

144063

B4124

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 35<sup>e</sup> année, n° 11-12, 1966, pp. 778-800

## L'ÉTUDE DES MOUVEMENTS D'EXPRESSION CHEZ LES *TILAPIA* (POISSONS CICHLIDES)

par J.-Cl. RUWET et J. VOSS  
*Institut de Zoologie — Aquarium*  
*Université de Liège*

### SUMMARY

Agonistic and sexual displays have been studied in *Tilapia guineensis* (a substratum spawner species) and *T. macrochir* (a mouth-brooder species), which represent the two types of familial organization knowned in Cichlid fishes.

Holding territory males, sexual partners, and parents exhibit colour patterns and display charactersic innate movements with signaling and releasing function. These have been extensively described elsewhere (cf. Voss et RUWET). But beyond the descriptive view-point, it is possible to study the motivations underlying these movements. For example, in agonistic behaviour, one can recognize movements depending on a strong tendency to attack, and movements depending on a strong tendency to fly. But one can also recognize movements resulting from a definite conflict between these two opposite tendencies.

Comparison between homologous actions in the two species suggests that *guineensis* is a more aggressive species than *macrochir*. We believe that the long courtship in *guineensis*, as opposed to the very short one in *macrochir*, is necessary to remove the stronger tendency to attack the female, but as a result, the pair bond is more persistent than in *macrochir*. Intraterritorial fight is more frequent in breeding *macrochir* males than in *guineensis*. These one, being more aggressive, prevent neighbours from intruding their territory, and fight mostly takes place at the frontiers (interterritorial fight).

Finally it is suggested that the very confused taxonomy of the *Tilapia* genus will be enriched by ethological data on innate displays and colour patterns.

Présenté par G. Hamoir, le 15 décembre 1966.

## INTRODUCTION

Dans les activités particulières de leur vie sociale et familiale, les animaux sont, essentiellement, sous l'influence de trois systèmes instinctifs commandant respectivement l'agressivité, la fuite, et la sexualité. A chacun de ces systèmes correspondent toute une série de comportements.

WHITMAN (1898) chez les pigeons, HEINROTH (1910) chez les anatides, et HUXLEY (1914) chez le Grèbe huppé, ont montré combien ces comportements, ceux de rivalité ou composant la parade sexuelle spécialement, pouvaient être stéréotypés, ritualisés, exécutés sous une forme et à une fréquence finalement prévisibles. Celles-ci sont tellement immuables, chez une espèce et dans des circonstances données, qu'elles peuvent être utilisées comme unité de description, de mesure, de comparaison. Ce sont, au même titre que les structures morphologiques, des caractéristiques héréditaires de groupes taxinomiques (« Erbkoordination », LORENZ, 1937 ; coordinations motrices héréditaires ; « fixed action patterns »).

Ces réactions innées stéréotypées ont une fonction signalante ; elles jouent, au sein du groupe social, un rôle essentiel d'information et de coordination. Pour expliquer le processus d'enchaînement des actions signalantes ou stimuli-signaux et des réactions innées appropriées, on a eu longtemps recours à une comparaison imagée : chaque stimulus-signal est une clé, donnant accès chez le partenaire à une porte, et à une seule ; celle-ci, ouverte, libère la réaction adéquate. La stricte dépendance d'une réaction innée vis-à-vis d'un stimulus signal déterminé laisse en effet supposer l'existence d'un mécanisme neurosensoriel recevant sélectivement, filtrant les informations fournies aux organes des sens, et qui, en présence de la combinaison appropriée de stimuli (la clé), libère la réaction adéquate (« das angeborene auslösende Schema », LORENZ, 1937 ; « das angeborene auslösemechanismus » A.A.M. ou « Innate releasing mechanism » I.R.M., TINBERGEN, 1953 ; Mécanisme inné de déclenchement).

Mais ce schéma est insuffisant pour expliquer qu'en présence d'un stimulus déterminé, ce n'est pas toujours la conduite prévue qui survient. On peut observer des conduites tout à fait inattendues ou des mouvements de compromis où on reconnaît distinctement des composantes relevant de deux systèmes instinctifs différents. Apparemment et contrairement au vieux schéma « clé-porte-réac-

tion », un stimulus-signal peut activer simultanément deux ou plusieurs mécanismes déclencheurs.

Le concept de construction hiérarchisée des instincts, de construction hiérarchisée des mécanismes moteurs des conduites (BAERENDS, 1941-1960 ; TINBERGEN, 1942-1953) rend compte de cette possibilité d'une stimulation simultanée de plusieurs systèmes moteurs (responsables par exemple, des actions de fuite et d'attaque). TINBERGEN et ses collaborateurs ont montré qu'en cas d'interaction entre deux systèmes instinctifs différents, plusieurs phénomènes peuvent se produire :

Dans la conduite *ambivalente*, chaque système instinctif activé fait valoir son influence *s i m u l t a n é m e n t*, ce qui donne un mouvement de compromis (position plus ou moins inclinée du cou et du bec, et plus ou moins écartée des ailes chez la Mouette rieuse, entre les positions extrêmes d'attaque et de fuite par exemple : TINBERGEN, 1952-1959 ; MOYNIHAN, 1955), ou *s u c c e s s i v e m e n t*, ce qui donne un mouvement composite (comme dans la danse nuptiale de l'Epinoche mâle, où on reconnaît alternativement des éléments types d'attaque et de fuite : VAN IERSEL, 1953).

Dans la conduite de *substitution* (« Übersprungbewegung » ; « Derived activity » ; KORTLAND, 1940 ; TINBERGEN, 1940, 1952), les deux systèmes instinctifs activés avec une force égale (VAN IERSEL, 1953) se freinent, se neutralisent mutuellement, tandis que leur action freinante sur les autres systèmes diminue, permettant à ceux-ci de se manifester (deux coqs rivaux se mettent brusquement à picorer ; deux Avocettes cessent le combat et prennent l'attitude de sommeil, etc....).

Dans la conduite de *redirection* (« Umrichten »), l'action dépendant d'un des deux systèmes instinctifs activés n'est pas freinée par l'action de l'autre, mais elle change d'orientation, et est souvent dirigée vers un objet de remplacement (« Ersatzobjekt ») : au lieu de frapper son antagoniste, une Mouette porte ses coups sur une touffe d'herbe par exemple (BASTOCK, MORRIS, MOYNIHAN, 1953).

Chacune de ces conduites d'ambivalence, de substitution ou de redirection résultant de l'activation simultanée de deux systèmes instinctifs différents a elle-même une fonction signalante pour le partenaire. Les travaux de MORRIS (1957) ont montré qu'au cours de l'évolution, ces conduites ayant acquis une fonction signalante pouvaient devenir indépendantes du conflit d'impulsions pour

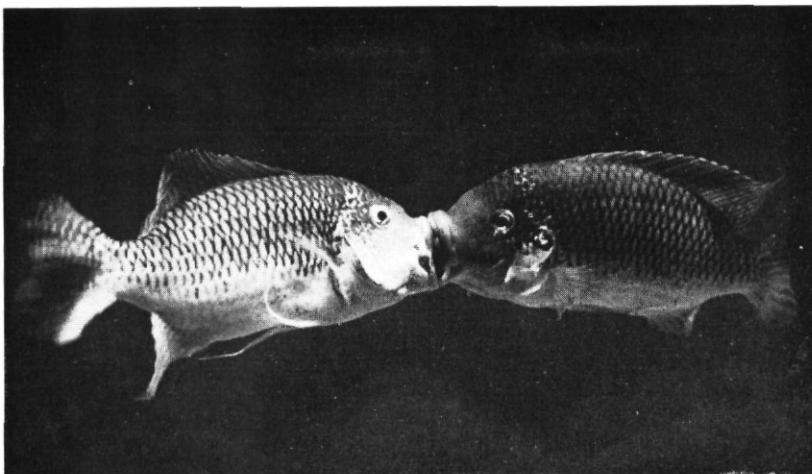


Photo 1

*Tilapia guineensis* : combat de bouches entre deux mâles territoriaux à leur frontière commune.

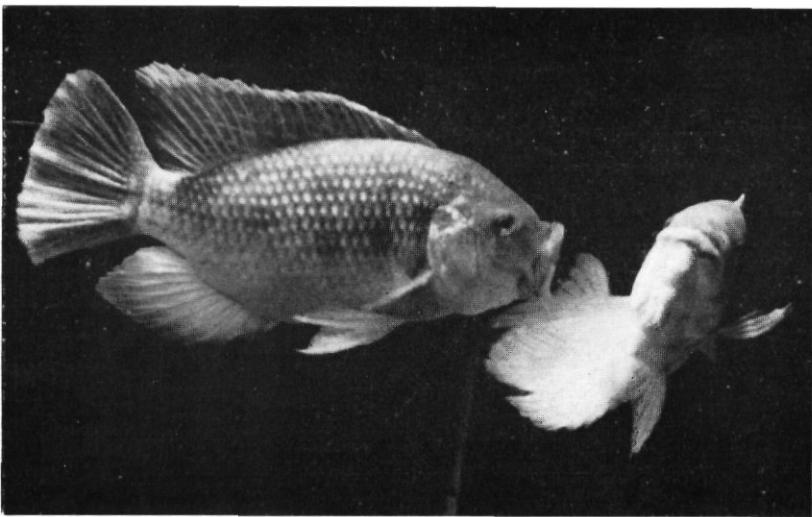


Photo 2

*Tilapia macrochir* : combat intraterritorial : le mâle de gauche porte une attaque latérale à l'intrus (à droite), qui inhibe la morsure par une inclinaison sur le flanc.

dépendre directement d'un mécanisme propre (processus de *ritualisation* : HUXLEY 1914 ; LORENZ, 1958-1965).

Les tableaux représentant la structure hiérarchique des mécanismes moteurs des conduites conçus à peu près en même temps par BAERENDS et TINBERGEN, sont donc satisfaisants pour expliquer l'origine et l'enchaînement des conduites animales innées. Mais il s'agit de tableaux théoriques basés sur des conclusions obtenues chez un petit nombre d'animaux différents (Epinoche, Mouette rieuse, Guêpe fouisseuse...). Il reste à établir des schémas rendant compte concrètement et en détail du comportement global d'espèces déterminées. Et ces recherches doivent être réalisées pour le plus grand nombre possible d'espèces animales ; le zoologue sait en effet qu'on ne peut ériger en système universel les conclusions obtenues chez une seule espèce ; en effet, étudiant diverses espèces de Cichlides, on a constaté que des actions signalantes homologues pouvaient, chez des espèces proches parentes, relever de systèmes instinctifs fonctionnels différents (in BAERENDS und BLOKZIJL, 1963). Ainsi, se trouve posé le problème de l'évolution du comportement au niveau de l'intégration des conduites à des systèmes fonctionnels, et le problème de l'utilisation des caractéristiques du comportement dans l'étude de la phylogénèse. L'Éthologie doit donc être comparative.

Des études de ce genre sont maintenant réalisables à Liège, grâce à la création de l'Aquarium, et à la mise en route de ses laboratoires-annexes. Elles reposent nécessairement sur l'inventaire et la description objective des conduites innées à fonction signalante, les mouvements d'expression. Nous avons réalisé ce travail de base chez deux poissons Cichlidés, les *Tilapia guineensis* (Blkr, 1863) et *macrochir* (Blgr, 1912). Inventaire et description des mouvements d'expression sont consignés en détail dans une autre publication (VOSS et RUWET). Nous nous bornerons ici, avant la discussion, à une rapide évocation du comportement de reproduction chez ces deux poissons.

#### DESCRIPTION DU COMPORTEMENT DE REPRODUCTION

##### A. *Tilapia guineensis*

*Le combat :*

Lorsque deux mâles territoriaux se rencontrent à leur frontière commune, ils se font face en une double *attaque frontale* : la gorge

gonflée et les opercules écartés, la bouche entre-ouverte et les nageoires couchées, ils glissent lentement l'un vers l'autre, puis brusquement, appliquant l'une contre l'autre leur bouche grande-ouverte, ils tentent de se repousser en donnant de violents coups de queue. Après plusieurs prises de bouches, les deux poissons, rompant le combat, retournent effectuer quelques *cercles* dans leur territoire respectif avant de repartir à l'attaque. On peut ainsi noter 25 à 30 reprises du *combat de bouches* à la frontière commune (c o m b a t i n t e r t e r r i t o r i a l) en l'espace de 10 minutes.

Si un mâle pénètre franchement dans le territoire du voisin, le combat (i n t r a t e r r i t o r i a l) prend une autre forme : la première réaction des deux poissons en présence est le *dressement des nageoires* ; puis écartant les opercules et gonflant la gorge, ils s'alignent parallèlement l'un à l'autre, dans le même sens ou en tête-bêche (*parade latérale*) ; chaque poisson se met alors à serpenter, à onduler du corps et de la queue, qui battent vers le flanc de l'adversaire (*combat de queues*). Mais presque toujours, le combat intraterritorial prend une forme plus violente : il est caractérisé par des *attaques latérales* se prolongeant le plus souvent en une morsure sur le flanc de l'intrus.

Les mâles territoriaux et décidés au combat ont une parure brillante et irisée de vert et de bleu ; la base des écailles, aux flancs, est soulignée de noir ; la tache tilapia est claire ; tête et opercules sont marqués de grandes taches vertes et bleues confluentes ; le ventre et la gorge sont clairs.

Le combat cesse souvent à partir du moment où un des adversaires manifeste des signes d'*infériorité*. Celle-ci peut être apparente dès le début de la rencontre. Beaucoup plus souvent, elle survient après quelques « combats de queues » et « attaques latérales » ou après quelques « combats de bouches ». Le poisson inférieur évite de plus en plus le combat ; sa coloration devient terne ; des bandes verticales sombres apparaissent sur les flancs ; la tache tilapia vire au noir et finalement, le poisson *fuit en surface*.

#### *La parade sexuelle :*

Lors de la mise en présence d'un mâle cantonné et d'une femelle sexuellement mûre, on assiste généralement tout d'abord à quelques mouvements agressifs du mâle (*attaques latérales, coups de queue*). Pour éviter de trop violentes attaques, la femelle pénétrant dans

un territoire occupé présente d'ailleurs dans sa coloration une infériorité symbolique (tache tilapia noire ; bandes verticales sombres diffuses sur les flancs...). Mais très vite cette coloration s'éclaire et les mouvements agressifs du mâle font place à la parade proprement dite : celle-ci est faite de brusques *crochets* que le mâle exécute autour et devant la femelle ; ces crochets sont quelquefois interrompus par des *mordillages de bouches* entre les deux partenaires. Dans l'heure qui suit la rencontre, le mâle exécute un peu partout dans son territoire de nombreuses *ondulations obliques* : il pique le museau vers le fond et imprime à sa queue de violents battements latéraux qui se communiquent au corps. La femelle y répond parfois par un mouvement identique. Tandis que les « ondulations obliques » diminuent, le mâle exécute de plus en plus fréquemment des mouvements véritablement de *creusement* : il prélève sur le fond, à l'emplacement du nid, des matériaux qu'il va recracher à quelque distance. La femelle creuse parfois en alternance avec le mâle, mais c'est surtout à ce dernier qu'incombe la préparation du nid. Le plus souvent, quand il creuse, la femelle se tient à ses côtés, et au moment où il se relève pour rejeter des matériaux, elle exécute contre son flanc une courte *glissade*. Après 2-3 jours, un substrat dur est dégagé sur le fond, et la cohésion du couple est assurée ; on n'observe plus aucun mouvement agressif du mâle vis-à-vis de sa compagne. A l'approche de la ponte, la femelle exécute de plus en plus fréquemment des « ondulations obliques », qui remplacent progressivement des mouvements préfigurant la ponte et la garde des œufs.

#### *Ponte et fécondation :*

Dans les heures précédant la ponte, les deux conjoints assurent en alternance la propreté du nid par un mouvement d'*ondulation* du corps au ras du fond, et par des mouvements préfigurant la ventilation des œufs. Ils exhibent une papille génitale hypertrophiée : celle du mâle n'atteint que 3 à 4 mm ; une heure avant la ponte, celle de la femelle est un tube d'un bon cm. Une demi-heure avant la ponte, la femelle en exécute en présence du mâle tous les mouvements caractéristiques, bien qu'aucun œuf ne soit émis : elle effectue une succession de passages sur le nid, ventre au ras du fond, en appliquant sa papille génitale sur le substrat. Elle entrecoupe cette *pseudoponte* de mouvements de *ventilation* (par les nageoires pectorales ou par soufflerie). Brusquement, la femelle dépose sur le fond une traînée d'œufs, sur une dizaine de cm... Le mâle la suit

aussitôt et les arrose de sa laitance. Ponte et fécondation sont des opérations longues : de 2 à 5 heures. Les deux conjoints en alternance, la femelle lentement et avec application, le mâle rapidement, traînent leur papille génitale sur le fond, en de courts trajets qui s'entrecroisent et se recoupent. S'interrompant l'un et l'autre pour effectuer de brèves ventilations, ils obtiennent finalement une plaque d'une dizaine de cm de diamètre comptant plusieurs milliers d'œufs.

*Comportement parental :*

Les parents, femelle surtout, assurent la propreté et l'aération des œufs collés au substrat, par des mouvements de *ventilation* (soufflerie ou battement des nageoires pectorales). Les œufs éclosent après 50 heures ; les jeunes s'extirpent de leur enveloppe transparente et au début, restent fixés au substrat par leur partie céphalique ; l'ensemble des alevins battant de la queue forme une masse grouillante. Peu après l'éclosion, les parents déménagent les jeunes vers une autre excavation en les *prenant en bouche*. Pendant 4 jours, les jeunes restent sur le fond, et sont continuellement regroupés par les parents, qui recrachent dans la masse ceux qui se sont écartés. Les jeunes restent également groupés quand ils commencent à nager ; ils forment un nuage compact dont les parents assurent la garde. Ces derniers arborent, à ce moment, une livrée caractéristique très contrastée, qui a commencé à apparaître très progressivement lors de la garde des œufs et qui se maintiendra pendant une quinzaine de jours : écaillure très brillante ; opercules irisés de vert et de bleu ; zébrures verticales et tache tilapia noires ; parties inférieures (menton, gorge, ventre, nageoires pelviennes, anale et moitié inférieure de la caudale) d'un beau noir velouté. Un des parents (mâle surtout) assure une *garde éloignée*, caractérisée par des *déplacements rapides* aux limites du territoire, et consistant à attaquer et écarter les intrus, tandis que l'autre parent (femelle surtout), assure une *garde rapprochée*, consistant en une *nage lente* près du fond, au-dessus du nuage d'alevins, dont le regroupement est assuré par des mouvements brusques exécutés sur place : séries de *secousses des nageoires*, brusquement tendues ou écartées et ramenées au corps ; *cahotement* ou secousses latérales de la tête, *tourniquet* de la femelle, qui tourne sur place 4-5 fois dans un sens, 4-5 fois dans l'autre.

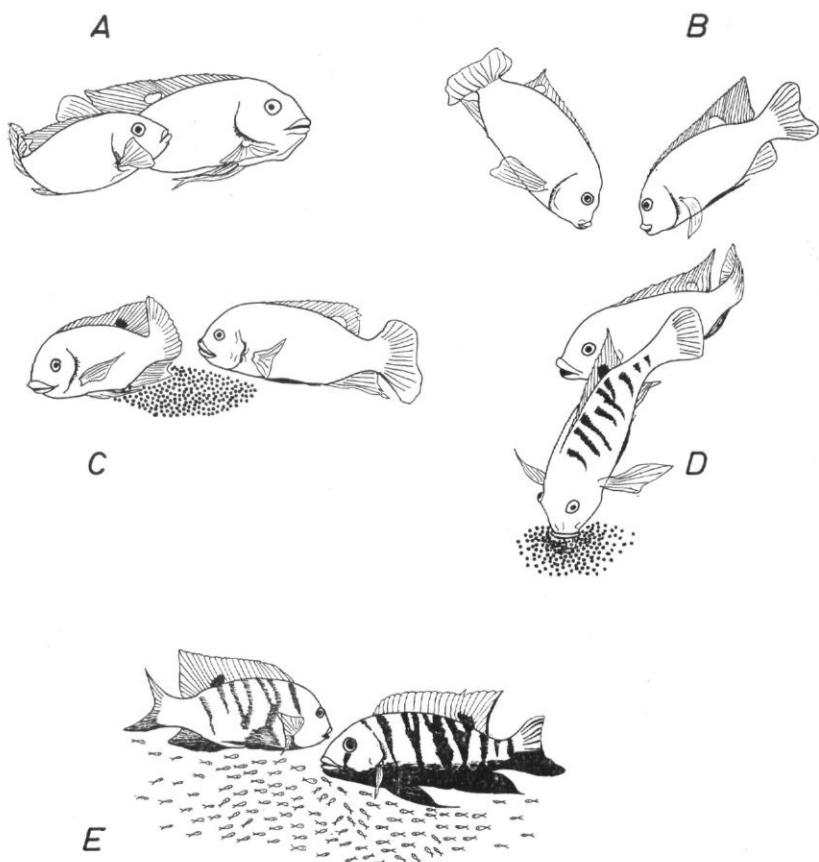


Fig. 1. — *Tilapia guineensis* : de haut en bas et de gauche à droite :

- Consolidation du couple : la femelle glisse à côté du mâle qui s'apprête à recracher du sable au bord du nid.
- Idem : les deux partenaires effectuent en alternance des « ondulations obliques » à l'emplacement de la future plaque de ponte.
- Ponte et fécondation : la femelle termine un passage de ponte, et le mâle s'apprête à la relayer pour féconder les œufs.
- Comportement parental : la femelle ventile les œufs en présence du mâle.
- Idem : garde des jeunes.

Remarquer les changements du patron de la livrée au cours d'un cycle de reproduction.

Montage réalisé d'après documents photographiques.

## B. *Tilapia macrochir*

*Le combat :*

Comme chez *T. guineensis*, le combat est lié à la période de reproduction ; il est le fait de mâles cantonnés défendant un territoire de nidification. La parure du mâle territorial est sombre et brillante, presque noire, à reflets verts et bleus ; les nageoires pelviennes sont noires ; les pectorales sont transparentes ; les commissures des lèvres sont veinées de noir ; le bord des nageoires dorsale et caudale est rougeâtre. Chaque mâle se tient au centre de son domaine. De temps à autre, il pique le museau dans les matériaux du fond, comme un soc de charrue, et il se propulse vers la périphérie par de violents coups de queue ; il crache les matériaux prélevés à la limite de son territoire, et d'une brusque volte face, revient en son centre. Ce mouvement de *creusement* a un caractère nettement agressif ; sa fréquence et son intensité augmentent lorsque des intrus circulent à proximité.

Lorsque deux mâles territoriaux voisins se rencontrent à leur frontière commune, ils se font face en une double *attaque frontale*, puis souvent, romrant le simulacre de combat, chacun retourne chez lui et effectue quelques creusements. Mais si l'un et l'autre sont très agressifs, l'attaque frontale se poursuit en un *combat de bouches*, bref et violent (*combat interterritorial*). Si un intrus pénètre dans un territoire (*combat intraterritorial*), la première réaction des poissons en présence est le *dressement des nageoires*, puis, gorge gonflée et opercules écartés laissant voir la membrane branchiostège, les deux poissons se rangent parallèlement, dans le même sens ou en tête-bêche (*parade latérale*) et se donnent de flanc de violents coups de queue latéraux, dont le mouvement de va-et-vient se communique à tout le corps (*combat de queues*). Ce combat de queues est ordinairement soutenu chez *T. macrochir*, et se prolonge bien au-delà de la première prise de contact. Si le propriétaire est très agressif, il peut chercher à prendre son adversaire de côté, par une *attaque latérale*, qui peut être suivie d'une *morsure* sur le flanc, fulgurante. Mais lorsque les deux poissons sont de force égale et décidés au combat, presque chaque attaque latérale est contrée, et la morsure empêchée, par un mouvement d'*inhibition* de l'adversaire : celui-ci s'incline sur le flanc opposé à l'attaquant, toutes les nageoires tendues, opercules écartés et gorge gonflée, tout en décrivant un arc de cercle qui le-

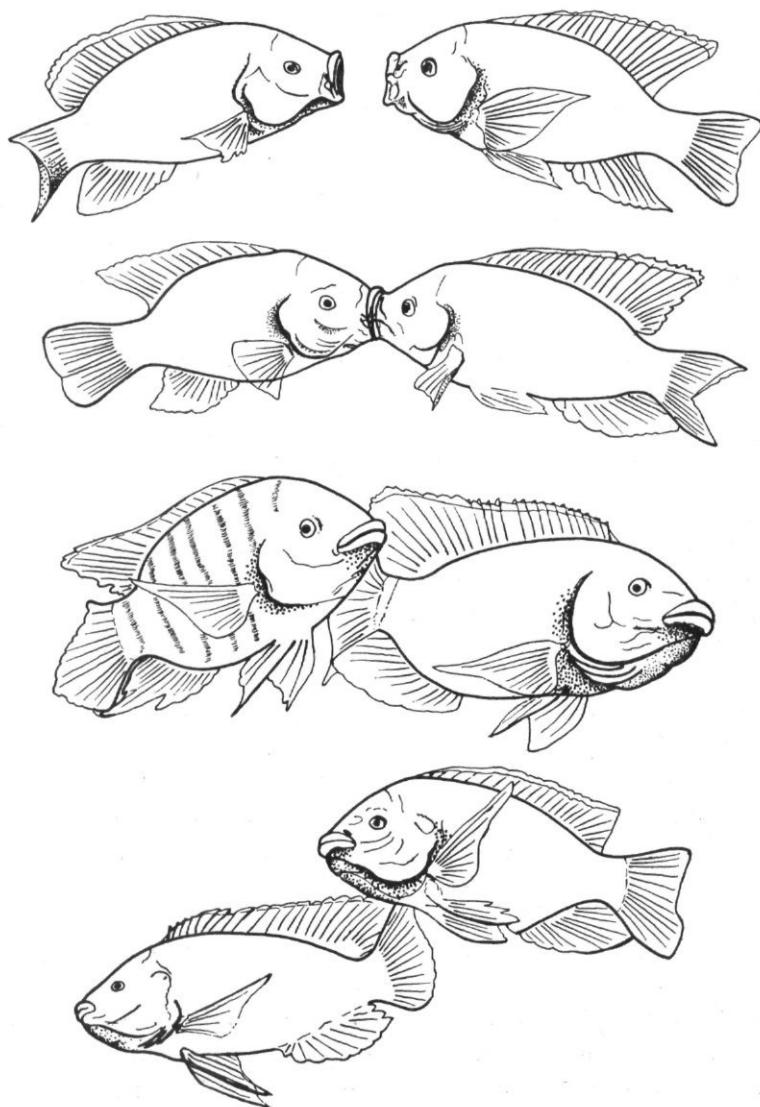


Fig. 2. — *Tilapia macrochir* : comportement de rivalité.

De haut en bas :

1. Double attaque frontale entre deux mâles territoriaux voisins.
2. Combat de bouches (combat interterritorial).
3. Combat de queues ; le mâle de gauche montre des signes d'infériorité.
4. Combat de queues.

place lui-même en position d'attaque latérale. C'est là la forme de combat la plus typique de *T. macrochir* : on peut assister à de longues séries de reprises, où chaque poisson, tour à tour, attaque et inhibe.

Un mâle peut toutefois marquer des signes d'*infériorité*. Celle-ci peut se marquer dès le début de la rencontre. Elle peut également se manifester petit à petit. Elle se marque par le repli des nageoires, la position oblique redressée du poisson, l'apparition de zébrures verticales sombres sur les flancs, la perte de la coloration nuptiale sombre.

L'inhibition aux attaques latérales disparaît. Ce poisson évite le combat et ne tarde pas à *fuir en surface*.

#### *Danse nuptiale, ponte et fécondation :*

La parade sexuelle de *T. macrochir* est caractérisée par sa rapidité, qui contraste avec la longue parade des espèces gardiennes comme *T. guineensis*. La femelle marque une attitude d'*infériorité symbolique* (position légèrement redressée, zébrures verticales sombres diffuses) en s'approchant du territoire d'un mâle cantonné, ce qui lui vaut d'éviter les attaques de ce dernier. Le mâle, en parure sombre et brillante, se porte au devant de la femelle et exécute sa danse nuptiale proprement dite, l'*invitation* : museau incliné vers le sol, filament sexuel largement étalé, précédant et cotoyant la femelle tour à tour, il la conduit vers le nid. La femelle s'étant arrêtée près du nid, le mâle effectue plusieurs passages de *pseudo-fécondation* : le corps animé de tremblements, il frôle le fond, se relève, recommence, et de temps en temps, remue de la bouche le substrat sur lequel il vient d'effectuer un passage. La femelle ayant pris place sur le nid, le mâle lui *touche des lèvres* la papille génitale, tandis qu'elle émet un lot de 12-15 œufs ; le mâle, émettant sa laitance, effectue à son tour un passage au-dessus des œufs, tandis que la femelle, lui touchant des lèvres le filament sexuel, reprend directement du sperme en bouche ; le mâle s'étant retiré, la femelle reprend en bouche les œufs qu'elle mélange à la laitance. La fécondation proprement-dite peut donc avoir lieu dans la bouche même de la mère (RUWET, 1961-1963 ; WICKLER, 1965). Toute l'opération, de l'arrivée de la femelle à la récupération des œufs en bouche, ne dure que 50 à 60 secondes. La femelle peut alors, ou s'en aller vers un territoire voisin, ou recommencer le même

cérémonial avec ce même mâle. Lors d'une ponte en aquarium, nous avons compté 50 expulsions successives d'œufs en une heure, soit une minute environ pour chaque ponte et fécondation. Une fréquence de ponte semblable a été notée dans la nature, mais dans ce cas, les lots successifs étaient fécondés par des mâles différents (polyandrie successive, cf. RUWET, ibidem).

*Comportement parental :*

La femelle seule assure les soins à la progéniture. Pendant une dizaine de jours, elle incube en bouche les œufs et les alevins à vésicule vitelline non résorbée. Elle favorise le passage de l'eau sur ceux-ci par un fréquent mouvement des mâchoires, le *mâchonnement*. Cette période est aussi caractérisée par de brusques *secousses latérales de la tête*, surtout quand le poisson est inquiété ; leur signification n'est pas évidente. Après leur expulsion de la bouche maternelle, les alevins forment un nuage qui reste groupé au voisinage du corps de la mère et suit ses moindres déplacements. Si la mère est effrayée, ses mouvements brusques déterminent le regroupement des jeunes qui s'agglutinent sous son corps : ventre et gorge, points d'insertion des nageoires paires, fente des opercules, lèvres (« Kontaktverhalten », PETERS, 1963). Le contact des jeunes contre sa peau provoque le *recul* de la mère ainsi que l'*ouverture de sa bouche* ; les alevins s'y engouffrent activement ; la mère peut également *happer* les jeunes, mais toujours en réponse initialement à un contact, contre ses lèvres spécialement : la femelle ne reprend jamais en bouche les œufs ou alevins à vésicule vitelline non résorbée qu'elle a expulsés prématurément dans un moment d'effroi ; le mouvement de recul et prise en bouche doit être provoqué par les alevins eux-mêmes. La stimulation réciproque de la mère et des jeunes est clairement démontrée par des expériences faites au moyen de leurres (cf. RUWET et VOSS, 1967) : les jeunes sont expulsés de la bouche de la mère, que l'on écarte ; on introduit dans l'aquarium au milieu de la masse dispersée des alevins un quelconque objet creux, une pipe en terre cuite par exemple ; en animant ce substitut grossier de la bouche maternelle d'un lent mouvement de va-et-vient, on détermine le regroupement des alevins, puis en imprimant à la pipe un brusque mouvement de recul, on provoque la pénétration active des jeunes dans cet abri artificiel. Cette réaction réciproque de la mère et des jeunes disparaît cinq à six jours après la première expulsion spontanée.

## DISCUSSION

La rapide évocation du comportement de reproduction des *Tilapia*, que l'on vient de lire, tient lieu de rappel. Inventaire et description des mouvements d'expression sont en effet plus longuement exposés ailleurs (VOSS et RUWET, 1966). Nous nous proposons ici, au-delà de l'aspect descriptif, d'amorcer une discussion portant sur la nature des motivations et stimuli responsables des conduites et de leur enchaînement, et de dégager quelques perspectives et hypothèses de travail qui s'offrent à l'Éthologiste.

### *Motivations responsables des mouvements d'expression :*

Depuis les conclusions de BAERENDS et TINBERGEN sur la structure hiérarchique des coordinations motrices, on sait que plusieurs systèmes moteurs responsables de la motivation des conduites innées peuvent être stimulés simultanément. Ainsi, par exemple, un poisson apparaissant au possesseur d'un territoire, peut provoquer chez ce dernier aussi bien une réaction d'attaque qu'une réaction de fuite ; si l'intrus est une femelle, il peut en outre, par les caractéristiques de son sexe, éveiller des réactions d'ordre sexuel. Si la situation extérieure responsable des stimulations est nette et sans équivoque, un seul système instinctif sera stimulé, et seules, apparaissent les réactions correspondant à ce système. Mais si la situation extérieure, équivoque, éveille simultanément plusieurs systèmes instinctifs, chacun d'entre eux fait valoir son influence, et les conduites correspondantes apparaissent simultanément ou successivement, sous forme ébauchée, donnant lieu à des mouvements composites ou à des mouvements de compromis (ambivalence). Il est dès lors intéressant de relever l'ordre d'apparition et de succession des conduites, pour déterminer les groupes d'actions qui apparaissent toujours ensemble, et par conséquent, les groupes de coordinations motrices qui obéissent à un facteur causal commun.

1. Examinons par exemple les *mouvements de rivalité*. Ils sont intéressants, car on peut logiquement supposer que la rivalité de deux mâles cantonnés met en jeu deux systèmes instinctifs différents commandant respectivement les actions d'Attaque et de Fuite. Chacun des deux poissons représente pour son rival une situation stimulante. Notre méthode a consisté à « manipuler » cette situa-

tion extérieure stimulante, en mettant en présence des mâles plus ou moins égaux ou plus ou moins inégaux. En opposant des mâles franchement inégaux, nous avons pu mettre en évidence *des groupes d'action correspondant à une situation nette et franche d'attaque d'une part, à une situation nette et franche de fuite d'autre part.*

Dans le premier cas (attaque frontale, combat de bouches, attaque latérale, morsure), les nageoires impaires sont repliées, la caudale ondule rapidement et puissamment, la bouche est entre-ouverte ou ouverte, la parure est brillante : chez *T. guineensis*, elle est très claire sur les flancs, avec la base des écailles noires, les opercules sont irisés de bleu et de vert, la tache tilapia est noire ; chez *T. macrochir* la parure est sombre, à reflets verts et bleus, le bord des nageoires dorsale et caudale est rougeâtre, les pelviennes sont noires.

Dans le second cas (infériorité, fuite en surface), les nageoires impaires sont également repliées, le poisson est légèrement redressé, sa parure est terne et zébrée de bandes verticales sombres ; la tache tilapia du *guineensis* est sombre, noire ; la parure du *macrochir* s'éclairent, pâlit ; ses pelviennes sont transparentes.

Remarquons que le combat de bouches, forme classique de combat interterritorial, et qui fait normalement suite à une double attaque frontale de la part des rivaux, ne survient que lorsqu'on oppose deux mâles égaux et franchement agressifs.

*Entre ces situations extrêmes d'attaque et de fuite, d'agressivité ou d'infériorité, il y a place pour toute une série de situations intermédiaires, traduisant un compromis entre les systèmes d'attaque et de fuite.* Chacun de ces deux systèmes instinctifs fait valoir son influence et les actions correspondantes se succèdent en alternance (ambivalence successive) ou se combinent (ambivalence simultanée). En l'absence de toute méthode efficace et précise pour mesurer les motivations, on s'exprime en attribuant une plus ou moins grande valeur à un quotient Attaque/Fuite (cf. BAERENDS und BLOKZIJL, 1963) représentant le conflit entre ces deux motivations.

Ainsi, lorsque nous mettons en présence à leur frontière commune deux mâles cantonnés égaux, et caractérisés par une faible valeur du Quotient A/F, nous voyons chaque poisson se porter vers le rival en une attitude agressive ; mais arrivé près de cette frontière, l'impulsion d'attaque cède le pas à l'impulsion à fuir le rival maintenant tout proche, et le poisson effectue une retraite vers le centre du territoire ; cette retraite s'effectue « à reculons » (*guineensis*),

par une volte-face (*macrochir*), tantôt des deux façons (*guineensis*) ; au fur et à mesure qu'il se rapproche du centre du territoire, l'impulsion à fuir diminue, et au contraire, l'impulsion à défendre ce territoire et à chasser le rival augmente ; le poisson se porte de nouveau vers la périphérie, son agressivité faiblissant au fur et à mesure qu'il se rapproche du rival. Ce mouvement de va-et-vient, d'attaque et de retraite, s'observe aussi bien chez le *guineensis* que chez le *macrochir*. C'est un bel exemple d'*ambivalence successive*, où chaque système instinctif fait valoir son influence en alternance avec l'autre.

A côté de ces conduites composites, il existe également des conduites de compromis, expression d'une *ambivalence simultanée* des systèmes responsables de l'attaque et de la fuite. BAERENDS und BLOKZIJL (1963) estiment que, en opposition aux mouvements francs d'attaque ou de fuite, où les nageoires impaires sont fermées, couchées, une ambivalence se traduit chez le *T. nilotica* et le *mossambica* par l'étalement des nageoires impaires. Le dressement des nageoires impaires est en effet chez le *guineensis* et le *macrochir* la première réaction d'un poisson cantonné face à un inconnu. Et c'est en début de rencontre que surviennent les conduites caractérisées par le dressement des nageoires impaires : parade latérale, combat de queues. Cette ambivalence cède alors le pas à une situation franche d'attaque ou de fuite en fonction de la meilleure connaissance que le poisson a pu acquérir de l'intrus.

En conclusion, nous pouvons classer les mouvements de rivalité en fonction de la valeur plus ou moins élevée du Quotient A/F, allant des mouvements franchement agressifs (attaque frontale, combat de bouches, attaque latérale, morsure) aux mouvements nets de fuite (infériorité, fuite en surface), en passant par des conduites ambivalentes de compromis (parade latérale, combat de queues, attaque et retraite, inhibition par inclinaison sur le flanc...).

2. La discussion des *mouvements de la parade sexuelle* ou danse nuptiale, de la ponte, et de la fécondation est beaucoup plus malaisée. Il est difficile d'affirmer si l'apparition d'un poisson stimule chez le partenaire possible de sexe opposé, en plus des systèmes d'attaque et de fuite, un système instinctif responsable des actions sexuelles. BAERENDS et BLOKZIJL (1963) ont formulé l'hypothèse que chez les *T. nilotica* et *mossambica*, il n'y avait, en dehors des actions proprement dites de ponte et fécondation, aucune action liée

*à la parade nuptiale relevant réellement d'un système instinctif sexuel ; toutes les actions de la parade nuptiale correspondraient ainsi à une valeur particulière du Quotient A/F.* De fait, au début de la rencontre entre futurs partenaires, il est possible de reconnaître chez le mâle une composante agressive. Ainsi, *T. guineensis* intercale dans sa danse faite de crochets devant et autour de la femelle, de nombreux éléments de mouvements à caractère agressif, comme des coups de queue, attaques latérales, écartement des opercules. Le mouvement d'invitation du *macrochir* présente également nettement une composante agressive, qui apparaît ce mouvement à la parade latérale : nageoires impaires dressées, coups de queue, opercules écartés, museau incliné vers le sol. Inversément, on peut reconnaître chez la femelle s'approchant d'un territoire une composante de fuite se traduisant par une attitude dite d'infériorité symbolique. Mais en dehors de cette composante agressive chez le mâle, et d'infériorité chez la femelle en début de rencontre, il n'est pas possible de déterminer la nature de l'autre motivation responsable de l'ambivalence se traduisant en parade sexuelle. Par la suite, le problème s'obscurcit davantage mais on reconnaît encore dans certains mouvements une composante agressive : glissement chez la femelle *guineensis*, creusement chez les deux espèces, ondulation oblique et nettoyage de la plaque de ponte par ondulations horizontales chez le *guineensis*. La parenté de forme, et sans doute aussi d'origine, de mouvements comme l'ondulation oblique, le creusement, le nettoyage de la plaque de ponte par ondulations horizontales, et même la pseudoponte et les mouvements qui s'enchaînent, est évidente.

Il reste donc à rechercher la nature de la ou des motivation(s) qui, combinée(s) à une composante d'attaque ou de fuite, provoque(nt) l'ambivalence responsable des actions de la parade sexuelle, de la ponte et de la fécondation.

3. Nous avons souligné, à l'occasion de la description des *mouvements à caractère parental*, la valeur signalante des attitudes et colorations caractéristiques de la période de garde des jeunes. Mais la recherche des motivations responsables de ces conduites n'a pas été abordée ici. Les mouvements à caractère parental sont en effet plus complexes encore que ceux de la parade sexuelle, en raison de l'action réciproque des parents et des jeunes, mais aussi des parents et des intrus. Ainsi, un parent responsable de la garde

des jeunes, face à un intrus, a une attitude nageoires impaires dressées, traduisant une ambivalence A/F, mais en plus, il conserve la coloration-signal particulière à cette période de garde des jeunes.

*Comparaison Tilapia guineensis — Tilapia macrochir :*

Quand on compare le comportement de rivalité de *T. guineensis* et *T. macrochir*, on constate que les deux espèces font usage du même arsenal de mouvements d'expression. Ceux-ci sont presqu'identiques dans leur forme chez les deux espèces. Cependant, si tous les mouvements de l'un se rencontrent aussi chez l'autre, l'usage qu'il est fait de cet arsenal peut être différent. Ainsi, la forme de combat la plus fréquente chez le *T. guineensis* est le combat de bouches ; l'attaque latérale, beaucoup plus rare, est presque toujours suivie d'une morsure se traduisant par un dommage corporel évident pour le poisson rival, puisqu'on voit presque toujours l'attaquant recracher des écailles arrachées à son flanc. Si le combat de bouches (combat interterritorial) existe chez le *macrochir*, la forme la plus fréquente de combat y est l'attaque latérale (combat intraterritorial), mais celle-ci est rarement suivie de morsure, car l'attaqué y répond par un mouvement d'inhibition en s'inclinant sur le flanc. Ce mouvement existe chez le *guineensis* mais n'est guère fonctionnel. Chez le *macrochir*, le combat se traduit rarement par des dommages corporels, grâce à ce mouvement d'inhibition. Le combat est donc beaucoup plus symbolisé chez le *macrochir* que chez le *guineensis*, ce qui est manifestement un signe de progrès.

En conclusion, la forme de combat la plus fréquente chez le *guineensis* est une forme plus agressive que celle observée le plus fréquemment chez le *macrochir* ; en outre, lorsqu'on compare chez les deux espèces des actions homologues, celles du *guineensis* révèlent une plus grande importance de la composante agressive ; enfin, il n'est pas étonnant que le combat intraterritorial (parades latérales et combats de queues) soit plus rare chez le *guineensis*, car l'agressivité plus grande de ce poisson est un obstacle sérieux à la pénétration dans le territoire ; le combat est donc localisé à la frontière commune.

Si maintenant, nous comparons les actions de rivalité homologues chez le *T. macrochir* et chez les *T. nilotica* et *mossambica* (cf. BAERENDS et BLOKZIJL, 1963 et 1964), on constate que les valeurs

du quotient A/F, l'importance de la composante agressive situent le *macrochir* à une position intermédiaire entre le *nilotica* et le *mossambica*. Il est intéressant de souligner qu'en ce qui concerne l'aire de répartition géographique, le long de l'axe Nord-Sud africain, *T. macrochir* occupe également une position intermédiaire (Luapula-Moëro) entre *T. nilotica* (bassin du Nil) et *T. mossambica* (bassin du Zambèze).

Le comportement sexuel et parental des deux espèces diffère sur des points essentiels qui ont été soulignés dans les pages précédentes. Nous nous contenterons ici d'opposer la rapidité de la parade et des opérations de ponte et fécondation, ainsi que la labilité du couple chez *T. macrochir*, à la très longue parade et à la parfaite cohésion du couple chez *T. guineensis*. Pour que deux animaux puissent coopérer à des opérations de ponte et fécondation, il faut qu'un équilibre s'installe entre les tendances à se fuir ou à s'attaquer. Cet équilibre est plus vite atteint chez le *macrochir*, mais y est plus fragile. Chez le *guineensis*, il n'est atteint qu'après une très longue parade, peut-être à cause de la tendance agressive plus forte à éliminer. Au cours de cette parade, chaque poisson apprend à connaître le conjoint ; des actions comme l'ondulation oblique et le creusement, qui sont souvent exécutées en alternance par les deux partenaires, assurent progressivement la synchronisation et la coordination des actions réciproques du couple, assurant ainsi l'enchaînement des actions vers la ponte et la fécondation. Les *macrochir*, au cours de leur très brève parade, n'ont pas le temps d'acquérir une telle connaissance du partenaire : ainsi, lorsque un couple engagé dans la série de manifestations aboutissant à la ponte et la fécondation est dérangé par un intrus, on voit le mâle chasser cet intrus, puis, de la même façon, chasser sa partenaire, la réaction en chaîne qui l'unissait à cette dernière ayant été rompue (cf. RUWET, 1963).

Soulignons enfin la parenté unissant, dans le comportement parental des deux espèces, des mouvements comme les secousses des nageoires et secousses latérales de la tête (cahotement), qui déterminent le regroupement des alevins au voisinage de l'exécutant.

#### *Validité des observations en aquarium :*

On peut se poser la question de savoir dans quelle mesure le confinement des poissons en aquarium modifie leur comportement,

dans quelle mesure les comportements observés sont encore représentatifs du comportement naturel. Il est évident que des conduites comme la fuite éperdue d'un mâle inférieur en surface, ou les cercles qu'effectuent deux mâles dans tout l'Aquarium après une longue série de combats de bouches, sont dus au confinement, à l'exiguïté ou à la forme de l'aquarium (!) et ne surviennent pas dans la nature. Il s'agit toutefois de conduites fixes, caractéristiques de conditions précises d'observation en aquarium, *et qui traduisent une motivation ou combinaison de motivations déterminées chez le poisson*. Seules, les situations extérieures sont anormales, mais le poisson ne pourra de toute façon pas improviser des conduites ; il ne pourra manifester que celles qui sont génétiquement possibles, qui font partie de son arsenal et traduisent des motivations sous-jacentes. C'est justement pour faire la part des modifications dues à une situation extérieure modifiée par le confinement que nous avons choisi d'étudier des espèces dont le comportement dans la nature est déjà relativement bien connu. De plus, dans la mesure où on sait qu'une situation déterminée est anormale et est due au confinement, cette situation peut présenter des enseignements car elle s'assimile alors à une expérience : ainsi lorsque nous maintenons deux mâles en opposition pendant des temps anormalement longs par rapport aux conditions naturelles, on peut permettre l'extériorisation et l'épuisement de la tendance agressive par de longues séries de combats de bouches ; il est intéressant de voir quelles sont les conduites qui peuvent apparaître après épuisement de cette tendance ; le maintien artificiel des poissons rivaux en champ clos apparaît ainsi comme *un moyen de manipuler la situation « intérieure » des poissons, comme un moyen d'investigation au niveau même des motivations*.

#### *Les mouvements d'expression et la systématique des Tilapia :*

La systématique des *Tilapia* a été basée jusqu'à ce jour sur la seule utilisation de critères morphologiques et biométriques. Or la classification de ce groupe, qui comprend de très nombreuses espèces, sous-espèces, et variétés, est encore incomplète, et confuse. En dehors de la description d'espèces ou variétés nouvelles, on ne peut plus guère attendre de progrès de ces critères morphologiques et biométriques. Dans sa récente révision systématique des espèces congolaises du genre *Tilapia*, THYS VAN DEN AUDENAERDE (1964) a pris soin d'ajouter à ses descriptions classiques, des informations

sur la coloration et le dessin des parures. Mais ces informations sont encore fragmentaires, et manquent pour la plupart des espèces. Mais de plus, jamais, les motivations correspondant à ces colorations et dessins de la parure ne sont connues ; ces informations prêtent donc à confusion. Nous avons vu en effet à quel point l'aspect (le « pattern ») d'un poisson pouvait être différent en fonction des péripeties de sa vie sociale ou familiale. Nous avons souligné d'autre part, dans un paragraphe précédent, que l'éthologie comparée permettait de reconnaître à certaines espèces (*macrochir*) un caractère plus évolué qu'à d'autres (*guineensis*) en raison par exemple, de la forme plus symbolisée et moins dommageable du combat, tandis qu'on peut établir entre d'autres espèces (*T. macrochir*, *nilotica* et *mossambica*) une filiation en fonction de l'importance de la composante agressive dans le comportement agonistique. On peut donc affirmer que la systématique des *Tilapia* recevra une nouvelle impulsion le jour où elle aura recours aux enseignements de l'éthologie comparée, non seulement pour compléter les descriptions, mais aussi pour établir des parentés et filiations entre espèces.

#### RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Dans les activités de leur vie sociale et familiale, les animaux exécutent toute une série d'actions stéréotypées innées qui ont une fonction signalante, une fonction de communication entre partenaires : les mouvements d'expression. Ceux-ci ont été étudiés chez deux poissons, les *Tilapia guineensis* et *macrochir*, qui représentent les deux types d'organisation familiale connus chez les Cichlidés. Ces mouvements se répartissent en mouvements de rivalité, de la parade sexuelle, de la ponte et de la fécondation, du comportement parental.

Au-delà de l'aspect descriptif de cette étude, il est possible de rechercher la nature des motivations responsables des conduites. Parmi les mouvements de rivalité, on reconnaît des groupes de conduites correspondant à une motivation franche d'attaque et des groupes des conduites correspondant à une motivation franche de fuite. Mais en outre, on reconnaît des mouvements de compromis ou des mouvements composites, résultant d'une stimulation simultanée des systèmes instinctifs responsables de la fuite et de l'attaque,

qui font valoir leur influence simultanément (ambivalence simultanée) ou successivement (ambivalence successive). Dans les mouvements de la parade sexuelle, on reconnaît nettement une composante agressive chez le mâle, et une composante de fuite chez la femelle ; mais la nature de la motivation qui, combinée à ces dernières, provoque l'ambivalence responsable de ces mouvements de la parade sexuelle, n'est pas connue. Les mouvements à caractère parental sont plus complexes encore ; mais on peut y reconnaître aussi une composante aggressive.

La comparaison de l'arsenal de mouvements d'expression des deux espèces permet de découvrir chez le *T. macrochir* une forme plus évoluée et plus symbolisée de combat, et de reconnaître à ce poisson une nature moins aggressive que le *T. guineensis*. La comparaison d'actions homologues chez différents Cichlidés du type familial maternel permet d'établir un classement de ces espèces en fonction de l'importance de la composante aggressive de leur comportement.

L'étude des mouvements d'expression chez les *Tilapia* se révèle donc riche de perspectives et hypothèses de travail dans les domaines :

a) de la *psychologie animale*, où est posé le problème de l'étude des motivations et stimuli responsables de l'exécution et de l'enchaînement des mouvements de la danse nuptiale et du comportement parental ;

b) de la *zoologie systématique*, où la description des parures correspondant aux différentes motivations viendra compléter les descriptions classiques, tandis que l'étude des actions homologues et de leurs motivations permettra l'établissement de filiations et parentés entre espèces.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAERENDS, G. P., 1941. — Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. *Tijdschr. Entomologie*, **84**, 68-275.
- BAERENDS, G. P., 1950. — Specializations on organs and movements with releasing function. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **4**, 337-360.
- BAERENDS, G. P., 1958. — Comparative methods and the concept of homology in the study of behaviour. *Arch. neerl. zool.*, **13**, suppl. 1, 401-418.

- BAERENDS, G. P., 1960. — Het organisme in zijn gemeenschap : aard en herkomst der communicatiemiddelen bij dieren. *Werken Rectoraat R. U. Gent*, **3**, 64-85.
- BAERENDS, G. P. and BAERENDS VAN ROON, J. M., 1950. — An introduction to the study of the ethology of Cichlid fishes. *Behaviour*, suppl. 1, Leiden, 1-242.
- BAERENDS, G. P. und BLOKZIJL, G. T., 1963. — Gedanken über das Entstehen von Formdivergenzen zwischen homologen Signalhandlungen verwandter Arten. *Zeitschr. für Tierpsych.*, **20**, 5, 517-528.
- BAERENDS, G. P. and BLOKZIJL, G. T., 1964. — On the origin of divergencies in the reproductive behaviour of *Tilapia* species. *Arch. Neerl. Zool.*, **XVI**, 1, comptes rendus, 1962.
- BASTOCK, M., MORRIS, D. and MOYNIHAN, M., 1953. — Some comments on conflict and thwarting in animals. *Behaviour*, **6**, 66-84.
- HEINROTH, O., 1910. — Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Int. Ornith. Congress*, Berlin, 589-702.
- HUXLEY, J. S., 1914. — The courtship behaviour of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*) ; with an addition to the theory of sexual selection. *Proc. Zool. Soc. London*, 491-562.
- KORTLAND, A., 1940. — Wechselwirkung zwischen Instinkten. *Arch. Neerl. Zool.*, **4**, 443-520.
- LORENZ, K., 1937. — Über den Begriff der Instinkthandlung. *Fol. Biotheor.*, **2**, 17-50.
- LORENZ, K., 1958. — The evolution of behaviour. *Scientific American*, 199, 6, 67-78.
- LORENZ, K., 1965. — Evolution of ritualization in the biological and cultural spheres. Ritualization of behaviour in animals and man. Meeting for discussion. *Zool. Soc. London*.
- MOYNIHAN, M., 1955. — Some aspects of reproductive behaviour in the black-headed gull and related species. *Behaviour*, suppl. 4, Leiden.
- MORRIS, D., 1957. — « Typical intensity » and its relation to the problem of ritualisation. *Behaviour*, **11**, 1-12.
- PETERS, H. M., 1963. — Untersuchungen zum Problem des angeborenen Verhaltens. *Die Naturwissenschaften*, **22**, 677-686.
- RUWET, J. Cl., 1961. — Contribution à l'étude des problèmes piscicoles au lac de retenue de la Lufira (Katanga). Éd. F.U.L.R.E.A.C., Univ. Liège, 82 pages.
- RUWET, J. Cl., 1962. — La reproduction des *Tilapia macrochir* et *melanopleura* au lac barrage de la Lufira (Katanga). *Revue de Zoologie et Botanique africaines*, **66**, 3-4, 243-271.
- RUWET, J. Cl., 1962. — Remarques sur le comportement de *Tilapia macrochir* et *T. melanopleura* (Pisces : Cichlidae). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **92**, 1, 171-177.

- RUWET, J. Cl., 1963. — Observations sur le comportement sexuel de *Tilapia macrochir* (Pisces : Cichlidae) au lac de retenue de la Lufira (Katanga). *Behaviour*, **22**, 3-4, 242-250.
- RUWET, J. Cl. et Voss, J., 1967. — Combat, danse nuptiale et reproduction chez les *Tilapia* (Poissons Cichlides). Commentaire d'un film 16 mm, couleurs ; Archives cin. Institut de Zoologie, Univ. Liège.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D. F. E., 1964. — Révision systématique des espèces congolaises du genre *Tilapia*. *Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren*, série in-8°, Sc. Zool., n° 124.
- TINBERGEN, N., 1940. — Die Übersprungbewegung. *Zeitschr. f. Tierpsych.*, **4**, 1-40.
- TINBERGEN, N., 1942. — An objectivistic study of the innate behaviour of animals. *Bibl. biotheor.*, I, 39-98.
- TINBERGEN, N., 1952. — « Derived » activities ; their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *Quart. Rev. Biol.* **27**, 1-31.
- TINBERGEN, N., 1953. — *L'étude de l'Instinct*. Payot, Paris, 318 pages.
- TINBERGEN, N., 1959. — Comparative studies of the behaviour of gulls. *Behaviour*, **15**, 1-70.
- TINBERGEN, N., 1963. — On aims and methods of Ethology. *Z. f. Tierpsych.*, **20**, 4, 410-433.
- VAN IERSEL, J. J. A., 1953. — An analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Behaviour*, suppl. 3, 156 pages, Leiden.
- VOSS, J. et RUWET, J. Cl., 1966. — Inventaire des mouvements d'expression chez les *Tilapia guineensis* et *macrochir* (Poissons Cichlides). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **96**, 2-3, 145-188.
- WHITMAN, C. O., 1898. — Animal behaviour. *Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Wood's Hole*, Boston, 285-338.
- WICKLER, W., 1965. — Signal value of the genital tassel in the male *Tilapia macrochir* (Pisces : Cichlidae). *Nature*, **208**, 595.