

## DES DIFFÉRENCES LIÉES AU SEXE DANS LES STRATÉGIES DE RÉPARTITION SPATIALE CHEZ DES POISSONS PORTE-ÉPÉE (*XIPHOPHORUS HELLERI*) MAINTENUS EN CAPTIVITÉ

P.-A. COTNOIR

Faculté des arts et des sciences  
Collège universitaire de Saint-Boniface  
200 avenue de la Cathédrale, Winnipeg (Manitoba) R2H 0H7

J.-P. BEAUGRAND et C. GOULET

Département de psychologie, Université du Québec à Montréal  
C.P. 8888, Succursale «A», Montréal (Québec) H3C 3P8

### Résumé

Le poisson Porte-épée est une espèce de cyprinodontiformes abondante dans les cours d'eau du Mexique et d'Amérique centrale. Elle est ovovivipare, non vraiment territoriale et établit des ordres de dominance. Nous avons mis en évidence des différences significatives de répartition spatiale, selon la position dans l'ordre de dominance et selon le sexe, en fonction de deux variables exogènes, la présence de congénères du sexe opposé et l'espace disponible. Les mâles dominants choisissent, de préférence, à l'espace disponible, un compartiment donnant l'accès à des femelles de leur propre espèce et chassent les mâles subordonnés dans le compartiment adjacent, tandis que les femelles optent pour un plus grand volume d'espace, indépendamment de la présence de congénères mâles. Ces résultats sont interprétés à la lumière des modèles de stratégies de reproduction propres à chacun des deux sexes.

### Abstract

The swordtail fish is a species particularly abundant in fresh water of Mexico and Central America. It is an ovoviviparous species, not really territorial which shows nip-right order. In this research, significant differences of spatial distribution have been found according to the position in the nip-right order and according to the sex of the fish. These differences bind with two external variables: the presence of sexual partners and the space available for the fish. The dominating males prefer a space partition allowing access to the females more than a compartment allowing access to more space in volume. They also chase their subordinates in the contiguous compartment of the aquarium. Females swordtails prefer the bigger compartment independently of the presence of conspecific males. These results are discussed in the light of reproductive strategies particular to each sex.

### Introduction

Le travail classique de Schjelderup-Ebbe (1922) sur les gallinacés décrit un ordre de dominance en termes de hiérarchie linéaire et transitive. Par la suite, des systèmes analogues de dominance ont été décrits pour de nombreuses autres espèces animales. Noble (1939), Noble & Borne (1940) et Braddock (1945, 1949) ont mis en évidence l'existence d'une hiérarchie de ce type chez des poissons cyprinodontiformes, appartenant au genre *Xiphophorus*. Ces poeciliidés colonisent un habitat s'étendant du Mexique au Honduras. Durant la saison des pluies, ces espèces fréquentent les terrains inondés en bordure

des cours d'eau. Au furet à mesure que la saison sèche progresse, les bassins se raréfiant, la densité de la population croît et la compétition s'accroît (Clark et al., 1954). Pour les mâles, les bassins surpeuplés deviennent le lieu de duels à caractère agonistique d'où émergent des ordres de dominance.

Dans une recherche portant sur l'organisation sociale des poissons porte-épée (*Xiphophorus helleri* Haeckel), Beaugrand et al. (1984) combinèrent deux composantes de l'environnement susceptibles d'affecter la répartition spatiale de ces animaux: la présence de partenaires sexuels et l'espace disponible. Ils disposèrent dans huit

aquariums de 54L (60 x 30 x 30 cm) quatre mâles et quatre femelles porte-épée; chaque aquarium étant divisé en deux sections, un grand compartiment mesurant 40 x 30 x 30 cm et un petit mesurant 20 x 30 x 30 cm. La séparation faite de fibre de verre opaque, permettait le passage des poissons en surface d'une section à l'autre.

Leurs travaux ont mis en évidence l'existence d'une structure hiérarchique, linéaire et transitive, dans 68% des cas chez les mâles portes-épée et 42% des cas chez les femelles. D'autres recherches réalisées sur ce sujet (Cayron, 1973; Franck & Goldenbogen, données non publiées) suggèrent que les ordres de dominance, linéaires et transitifs, sont moins fréquents chez les porte épée femelles que chez les mâles.

Entre autres résultats, les poissons se répartissaient en deux groupes distincts: le premier, composé du mâle dominant et des femelles, occupait le grand compartiment; le second, composé des trois autres mâles, occupait le petit compartiment, les mâles alpha leur interdisant l'accès du grand compartiment.

Pour les mâles de cette espèce ovovivipare dont le rôle se résume à la fécondation des femelles (Clark et al., 1954), la proximité de ces dernières constituerait le facteur déterminant du succès reproducteur. Par contre, les femelles seraient attirées par les qualités environnementales susceptibles d'accroître les chances de survie de leurs alevins. Dans une recherche portant sur les stratégies reproductives de poissons ovipares, *Cyprinodon pecosensis*, Kodric-Brown (1983) a montré que plus de 65,4% de la variance observée, dans le succès reproducteur des femelles, était liée à la complexité topographique du site de reproduction, alors que la taille des mâles et les conduites agonistiques ne comptaient que pour 1,8% de la variance totale. Kodric-Brown explique cette différence en affirmant que chez des espèces où les soins parentaux sont minimaux, sinon absents, et où la mortalité des cerfs est élevée, la stratégie des femelles viserait à maximiser l'investissement reproductif en choisissant un habitat qui favorise le développement et l'éclosion des veufs.

Si une stratégie analogue était adoptée par le poisson porte-épée, l'explication suivante pourrait s'appliquer aux résultats de Beaugrand et al. (1984): les femelles seraient attirées par le grand compartiment et, à son tour, la présence des femelles exercerait un attrait sur les mâles, le mâle alpha chassant alors les subordonnés dans le compartiment voisin. Ce n'est pas la seule hypothèse qui puisse expliquer le regroupement des femelles et des mâles alpha observé dans l'expérience de Beaugrand et al. (1984). Ainsi,

l'on pourrait envisager que le grand compartiment exerce une attraction sur les deux sexes. À l'opposé de notre proposition, il est possible que ce soit les mâles qui soient attirés par le grand compartiment, certains traits ou certaines postures propres au mâle dominant attirant alors les femelles. Toute combinaison de l'une ou l'autre de ces explications est également plausible à des degrés divers, car les résultats de Beaugrand et al. (1984) ne nous permettent pas de différencier le rôle joué par la présence des congénères de sexe opposé et celui de l'espace disponible.

Notre recherche eut donc pour principal objectif de déterminer si des poissons choisissent entre deux sites, celui qui offre le plus d'espace en volume et ce, en présence ou en l'absence de congénères du sexe opposé dans l'un ou l'autre des deux sites. Elle avait pour objectif secondaire de déterminer si l'ordre de dominance interfère avec ce choix des poissons.

Deux expériences furent menées indépendamment l'une de l'autre. La première testait l'hypothèse selon laquelle les mâles dominants préfèrent avant tout un compartiment occupé par des femelles de leur espèce. La seconde testait l'hypothèse voulant que les femelles préfèrent un compartiment offrant plus d'espace à celui donnant accès à des mâles de leur espèce.

## Matériel et méthodes

### SUJETS

Les sujets utilisés sont des poissons porte épée provenant de fournisseurs commerciaux ou obtenus par reproduction en laboratoire. Il s'agit de mâles et femelles adultes au moment de l'expérience. Ils furent entreposés dans quatre grands aquariums par groupes hétérosexuels de 70 à 80 individus. Tous les poissons furent nourris d'aliments déshydratés le matin, vers 8 h. Les aquariums furent maintenus à la température ambiante, oscillant entre 22° et 28°C. Une photopériode artificielle de 12 heures était maintenue dans la pièce avec début du nyctémère à 8 h.

### PREMIÈRE EXPÉRIENCE

L'expérience fut menée dans cinq aquariums de 54 L (60 x 30 x 30 cm). Tous les côtés des aquariums, à l'exception de la vitre avant, étaient peints en blanc. Les aquariums furent disposés sur une étagère. Les observations étaient réalisées au travers d'ouvertures pratiquées dans un écran placé devant les aquariums. Les aquariums étaient divisés par une cloison de plexiglas opaque disposée dans le sens de la largeur et par une cloison grillagée composée d'un tulle de fibres synthétiques disposé dans le sens de la longueur, de

manière à former un grand (40 x 30 x 15 cm) et petit (20 x 30 x 15 cm) compartiment avant et un grand et petit compartiment arrière de mêmes dimensions (fig. 1). Pour trois de ces aquariums, les grands compartiments étaient situés à droite et pour les deux autres à gauche. Chaque aquarium était muni d'un filtre intérieur dans le grand compartiment arrière et d'une pierre à air dans le petit compartiment arrière. Environ 3 cm de gravier couvrait le fond de chaque compartiment. Le niveau d'eau était constamment maintenu à environ 2 cm au-dessus de la séparation médiane de plexiglas, de telle sorte que dans la section avant les poissons pouvaient passer librement d'une section à l'autre. Une barrière était ajustée sur la section arrière de la cloison médiane, empêchant les poissons qui étaient à l'arrière de passer d'une section à l'autre.

L'expérience s'est déroulée dans trois conditions expérimentales. Dans la première condition, quatre femelles étaient placées dans le grand compartiment arrière; dans la seconde, elles étaient placées dans le petit compartiment arrière et dans la troisième aucune femelle n'était présente dans l'aquarium. Quatre mâles étaient ensuite introduits successivement et dans un ordre aléatoire, tantôt dans le grand compartiment avant, tantôt dans le petit compartiment avant. Ils étaient nettement reconnaissables par leurs différences morphologiques. Après trois jours d'acclimatation, des relevés furent effectués aux 10 min, jusque à concurrence de 10 relevés par séance d'observation. Chaque période d'observation totalisait quatre séances d'observation à raison d'une séance par jour. Une période d'observation correspondait ainsi à une semaine de calendrier. Pour chaque condition expérimentale, il y eut six périodes d'observation. Entre chaque période d'observation, les trois conditions furent attribuées

alternativement à chacun des aquariums. Un nouvel échantillonnage d'un groupe de 20 mâles fut fait dans les aquariums d'entreposage, avant que n'y soient retournés les mâles employés au cours de la période précédente.

Les observations ont consisté, d'une part, à déterminer l'ordre de dominance pour chacun des groupes de mâles à partir d'un critère de dominance préalablement établi et obtenu de la manière suivante. En admettant que le modèle binomial rend convenablement compte de la relation dominant-dominé s'établissant entre deux individus, nous pouvons affirmer qu'un minimum de six événements consécutifs et du même type est alors nécessaire pour atteindre l'intervalle de confiance recherché, soit  $P(x) < 0,05$ . Ainsi, un individu sera considéré comme dominant par rapport à un deuxième s'il chasse ce dernier à au moins six occasions consécutives, sans avoir été lui-même chassé au cours de ce laps de temps. Une activité de chasse regroupe en une même catégorie les comportements agonistiques d'approche, d'attaque, de morsure, de contact buccal, d'étalement latéral et d'ondulation latérale, qui devront obligatoirement être suivis des comportements de fuite ou de soumission de la part de l'opposant. Les comportements et postures agonistiques tels que décrits par Beaugrand et al. (1984), ont été retenus. Les activités de chasse pour chacun des mâles sont compilées à l'aide d'une matrice sociométrique tout au long de la période d'observation.

La deuxième opération consistait à relever la position de chacun des mâles dans l'aquarium: c'est-à-dire de déterminer dans quel compartiment chaque mâle se trouvait au moment du relevé. Comme il y avait 10 relevés par séance d'observation, nous avons obtenu 40 relevés par période d'observation pour chacun des aquariums.

#### DEUXIÈME EXPERIENCE

Quatre aquariums furent divisés en quatre compartiments égaux en suivant la méthode décrite précédemment. Pour deux d'entre eux, les grands compartiments étaient situés à droite; pour les deux autres, à gauche. Trois conditions expérimentales, semblables à celles décrites pour la première expérience furent également appliquées, à un détail près: dans la première condition, quatre mâles furent placés dans le grand compartiment arrière (et non avant); dans la seconde condition, les quatre mâles furent déposés dans le petit compartiment arrière; dans la troisième, aucun mâle n'était présent dans les aquariums. Les observations ont porté sur le choix effectué par les femelles placées en avant. Pour chaque condition expérimentale, 8 périodes d'observation furent réalisées. Les observations furent faites

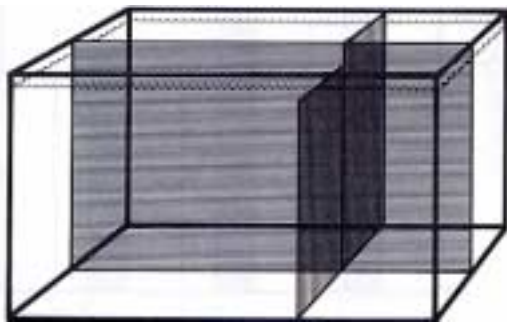


Figure 1. Représentation schématique du montage utilisé au cours des deux expériences. (1) •• «Partenaires sexuels» dans le grand compartiment; (2) «•Partenaires sexuels.. dans le petit compartiment; (3) „Partenaires sexuels.. absents

selon les procédures décrites pour la première expérience.

**Résultats**

Dans la première expérience, avec des mâles, un ordre complet de dominance, linéaire et transitif, fut noté dans 78% des cas. Par contre, dans la deuxième expérience réalisée avec des femelles, ce type de hiérarchie parfaite n'est obtenu que dans 27% des cas. Toutefois, les observations permettent de distinguer nettement les femelles dominantes dans plus de 75 des cas, et les mâles dominants dans tous les cas.

La figure 2 présente les relevés de présence des mâles dans le grand compartiment, pour chacun des rangs de dominance et pour chacune des conditions expérimentales. Pour toutes les conditions, l'hypothèse nulle stipule qu'un poisson pourra se retrouver, au hasard, 1/3 des fois dans le grand compartiment et 2/3 dans l'autre, étant donné les volumes inégaux respectifs. Des  $\chi^2$  appliqués aux données recueillies ne permettent pas de rejeter (hypothèse nulle ( $P > 0,01$ )) pour les mâles dominants en (absence de femelles présentes dans les compartiments arrière et pour les mâles dominés mis en présence de femelles placées dans le petit compartiment arrière. La figure 3 illustre les résultats obtenus pour les femelles dans les mêmes conditions. Cette fois, (analyse des  $\chi^2$  permet de rejeter l'hypothèse nulle dans toutes les conditions, sauf pour celle sans mâles présents dans les compartiments arrière, les femelles dominantes se répartissant alors aléatoirement entre les deux compartiments ( $P < 0,01$ )) Une analyse logistiquie de données

binaires (Cox, 1972) a aussi été appliquée aux résultats des deux expériences afin d'en faire une analyse plus fine (tableau I). Ces analyses révèlent que pour les mâles dominants les différences sont significatives ( $P < 0,01$ ) pour chaque comparaison de conditions, tandis que pour les femelles dominantes, aucune différence significative n'est obtenue ( $P < 0,01$ ) pour [a Comparaison entre la condition où les mâles sont dans le grand compartiment arrière et la condition où ils sont dans le petit compartiment arrière. Chez les mâles dominés, aucune différence significative n'est décelée entre la condition où les femelles sont dans le grand compartiment arrière et celle réalisée en (absence des femelles. De même chez les femelles dominées, aucune différence significative n'apparaît entre la condition impliquant la présence des mâles dans le petit compartiment arrière ou celle réalisée en (absence des mâles. Une comparaison entre les mâles et les femelles alpha fait voir (existence d'une différence significative en regard de la condition impliquant la présence de congénères de sexe opposé dans le petit compartiment arrière, alors qu'une comparaison entre les mâles et les femelles dominés donne des différences significatives pour toutes les conditions.

Ces analyses révèlent les faits suivants: (1) les mâles alpha occupent plus fréquemment le compartiment faisant face à celui des femelles, peu importe s'il s'agit du petit ou du grand compartiment. (2) En (absence des femelles, les mâles alpha ne choisissent pas d'avantage le grand ou le petit compartiment. (3) Les mâles subalternes se tiennent plus fréquemment dans le compartiment opposé à celui occupé par (alpha.

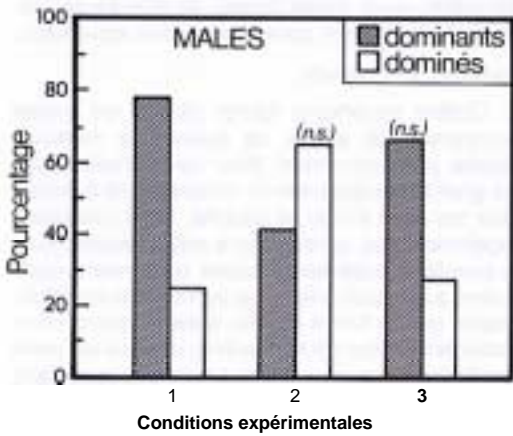


Figure 2 Représentation en bâtonnets des fréquences d'observations( %) dans le grand compartiment, des poissons mâles dominants et dominés, poW chacune des conditions expérimentales. (test du  $\chi^2$ )

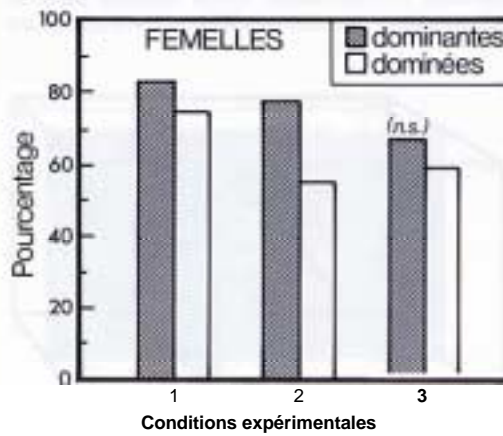


Figure 3. Représentation en bâtonnets des fréquences d'observations ( %) dans le grand compartiment, des poissons femelles dominantes et dl pour chacune des conditions expérimentales. (test du  $\chi^2$ )

(4) Quant aux femelles, il semble que la présence des mâles ne soit pas le facteur déterminant dans le choix d'un compartiment et ce, peu importe leur statut. (5) L'attraction qu'exerce l'espace disponible sur les femelles est en partie modulée par le statut. Dans ce cas toutefois, la présence des mâles ne semble pas avoir d'effet additif significatif.

### Discussion

Il ressort de nos résultats que l'ordre de dominance semble régir l'accès aux partenaires sexuels chez les mâles, l'espace disponible ne jouant qu'un rôle secondaire. A l'opposé, chez les femelles, l'ordre de dominance influence peu l'accès aux mâles, l'espace disponible semblant primer sur la présence de congénères mâles. Notons que pour les mâles, nous avons obtenu un ordre complet de dominance dans plus de trois quarts des cas, tandis que pour les femelles, il n'a été obtenu que pour un peu plus du quart. Chez les mâles, ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les poissons dominés, plus particulièrement les gamma et les oméga, le plus souvent confinés par le dominant contre l'une des parois de l'aquarium, n'interagissaient pas

suffisamment les uns avec les autres pour que des relations de dominance-soumission puissent être reconnues. Quant aux femelles, c'est probablement la fréquence peu élevée des échanges agonistiques qui est responsable du faible pourcentage obtenu de hiérarchies complètes.

Les espaces expérimentaux utilisés constituent-ils une ressource pertinente pour cette espèce? Les résultats obtenus sont-ils le reflet d'un artefact ou rendent-ils compte de processus se déroulant *in natura*? Il est difficile de répondre de façon définitive à ces deux questions à partir de ces seules expériences. Toutefois, les observations de Clark et al (1954), de même que de Goodyear (1973) nous permettent d'avancer que l'espace disponible est une variable importante pour cette espèce, particulièrement vitale au cours de la saison sèche. Occuper de plus grands bassins pourrait signifier, pour les poissons, un accès à une meilleure oxygénation, à des sources plus abondantes de nourriture, à des possibilités accrues de retraite en cas de prédation, etc. Néanmoins, pour les mâles, il est plus profitable, en terme de valeur sélective (fitness), de monopoliser les femelles pour leur seul succès reproducteur que de choisir un milieu riche en ressources. Par

TABLEAU I

Analyse logistique des données binaires pour les deux expériences

Conditions"	Delta		P(x) < 0,01	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
	Alpha			
1 et 2	7,84	1,46	S-	N.S.
1 et 3	2,72	4,60	S	S
2 et 3	5,42	3,32	S	S
	Dominé (es)			
1 et 2	10,73	9,52	S	S.S.
1 et 3	0,96	7,65	N. S.	S
2 et 3	14,08	2,26	S	N.S
	Alpha mâles et femelles			
	1,57			N.S.
	8,94			S
	0,33			N.S.
	Dominés mâles et femelles			
	19,37			S
	4,44			S
	13,33			S

«Partenaires sexuels» dans le grand compartiment (1); «partenaires sexuels» dans le petit compartiment (2); «partenaires sexuels» absents (3). S = significatif; N.S. = non significatif pour P (x) < 0,01

contre, pour les femelles, les stratégies d'investissement parental leur dicteront d'opter pour le milieu offrant le maximum de chances de survie à leur descendance. Il serait évidemment prématuré de conclure que nos seuls résultats corroborent le théorème affirmant que dominer équivaut à posséder une priorité d'accès à la reproduction puisque nous n'avions aucune mesure du succès reproducteur chez cette espèce.

La validité externe de cette recherche nécessite qu'elle soit complétée par d'autres expériences. Ces dernières pourraient tenir compte d'autres dimensions environnementales susceptibles d'influencer nos poissons, telles que la présence d'anfractuosités dans le milieu. En effet, en milieu naturel, il appert que ces poissons occupent des sites composés de fissures dans la paroi rocheuse des berges (observation personnelle de J. Beaugrand). Il serait également intéressant de pouvoir contrôler le cycle reproducteur des poissons afin de prendre en considération de possibles variations hormonales affectant leur comportement.

#### Références

- BEAUGRAND, J.-P., J. CARON & L. COMEAU, 1984. Social organization of small heterosexual groups of green swordtails (*Xiphophorus helleri*, Pisces, Poeciliidae) under conditions of captivity. - Behaviour, 91 : 24-60.
- BRADDOCK, J. C., 1945. Some aspects of the dominance-subordination relationship in the fish *Platypecifus maculatus*. - Physiol. Zool., 1 : 176-195.
- BRADDOCK, J. C., 1949. The effect of prior residence upon the dominance in the fish *Platypecifus maculatus*. - Physiol. Zool., 22: 161-169.
- CAYRON, G., 1973. Facteurs déterminant l'apparition des comportements agressifs et l'établissement d'une dominance chez les poissons. - Thèse de licence, Université de Louvain, Belgique.
- CLARK, E., L. R. ARONSON & M. GORDON, 1954. Mating behavior patterns in two sympatric species of *Xiphophorus* fishes: their inheritance and significance in sexual isolation. - Bull. Am. Mus. nat. Hist., 103: 138-234.
- COTNOIR, P. A., 1984. Étude de deux facteurs exogènes liés à la dominance chez les poissons porte épée mâles (*Xiphophorus helleri*, Pisces, Poeciliidae) maintenus en captivité. - Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal, 43 p.
- COX, D. R., 1972. Analyse des données binaires. Dunod, Paris, 122 p.
- GOODYEAR, C. P., 1973. Learned orientation in the predator avoidance behavior of mosquitofish, *Gambusia affinis*. - Behaviour, 45: 191-224.
- KODRIC-BROWN, A., 1983. Determinants of male reproductive success in pupfish (*Cyprinodon pecosensis*). - Anim. Behav., 31 : 128-137.
- NOBLE, G. K., 1939. The experimental animal from the naturalist's point of view. - Am. Nat., 73: 113-126.
- NOBLE, G. K. & R. BORNE, 1938. The social hierarchy in *Xiphophorus* and other fishes. - Bull. ecol. Soc. Am., 19: 14.
- NOBLE, G. K. & R. BORNE, 1940. The effect of sex hormones in the social hierarchy of *Xiphophorus helleri*. - Anat. Rec., 778: 147.
- SCHJELDERUP-EBBE, T., 1922. Soziale Verhältnisse bei Vögeln. - Z. Psychol., 90: 106-107.