



HAL
open science

Étude multi-traits du cannibalisme intra-cohorte chez les premiers stades de vie du sandre (*Sander lucioperca*)

Tatiana Colchen

► **To cite this version:**

Tatiana Colchen. Étude multi-traits du cannibalisme intra-cohorte chez les premiers stades de vie du sandre (*Sander lucioperca*). Biologie animale. Université de Lorraine, 2017. Français. NNT : 2017LORR0181 . tel-01905705

HAL Id: tel-01905705

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01905705v1>

Submitted on 4 Jan 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Université de Lorraine

Ecole doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits Environnement

(RP2E)

Unité de Recherche Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux (URAFPA)

THESE

Présentée à l'Université de Lorraine pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université de Lorraine

Discipline : Ecotoxicologie, Biodiversité, Ecosystèmes

Présentée et soutenue publiquement le 29 Novembre 2017 par

Tatiana COLCHEN

Etude multi-traits du cannibalisme intra-cohorte chez les premiers stades de vie du sandre (*Sander lucioperca*).

Composition du jury

Rapporteurs	Marie-Laure Bégout	Cadre de Recherche Ifremer, HDR La Rochelle
	Anne-Sophie Darmaillacq	Maitre de Conférences, HDR Université de Caen
Examineurs	Pascal Fontaine	Professeur des Universités Université de Lorraine, Nancy
	Patrick Kestemont	Professeur des Universités Université de Namur
	Heiko Rödel	Professeur des Universités Université Paris 13, Sorbonne Paris Cité
	Elisabeth Gross	Professeur des Universités Université de Lorraine, Metz
Directeur de thèse	Alain Pasquet	Chargé de Recherche CNRS, HDR Université de Lorraine, Nancy
Co-directeur de thèse	Fabrice Teletchea	Maître de Conférences, HDR Université de Lorraine, Nancy

Unité de Recherche Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux (UR AFPA) – Faculté
des Sciences et Technologies – Boulevard des Aiguillettes 54506 Vandœuvre-lès-Nancy

REMERCIEMENTS

Et voilà ce moment où il est temps de remercier toutes les personnes qui ont évalué, participé, et contribué à cette thèse mais aussi les personnes qui m'ont soutenue, supportée et encouragée. Ces remerciements signent la fin d'une magnifique aventure qui n'aurait été possible sans l'ensemble des personnes citées ci-dessous.

Tout d'abord, je tiens à remercier mes deux directeurs de thèse sans lesquels cette thèse aurait été impossible. Merci à vous deux de m'avoir fait confiance, de m'avoir soutenue et écoutée et surtout de m'avoir montrée la voie lorsque le chemin devenait sombre. Alain, je tenais à vous remercier d'avoir été présent à mes côtés jusqu'aux derniers moments de cette thèse. Merci pour ces longues discussions scientifiques mais pas seulement qui m'ont appris à réfléchir, à penser et à ouvrir mon esprit. Merci de m'avoir toujours orientée sans forcer mes choix. Enfin, merci pour votre humour et dérision qui vous caractérisent si bien, sans lesquels cette thèse n'aurait jamais pu exister. Fabrice, je tenais à te remercier d'avoir accepté de t'embarquer dans cette aventure du « comportement ». Merci pour ta rigueur et ta franchise qui ont permis de faire avancer cette thèse dans le bon sens. Merci de m'avoir accordée du temps pour des discussions sérieuses (ou pas) qui m'ont permis de réfléchir sur ma thèse mais aussi sur mon avenir. Tes blagues, ta joie de vivre et l'imitation de l'accent québécois ont rendu cette thèse plus agréable au quotidien. Cette thèse a été une vraie formation à la Recherche grâce à vous deux. J'ai une chance incroyable de vous connaître tous les deux. Sincèrement, merci.

Ensuite, je tiens à remercier Pascal sans qui cette thèse n'aurait pas été possible. Pascal, merci de m'avoir accueillie dans ton laboratoire et merci de m'avoir fait confiance pour travailler sur le projet Diversify. Merci d'avoir toujours été présent pour apporter un regard neuf sur ma thèse et de m'avoir toujours encouragée pendant ces trois années. Les week-ends à répartir les œufs de sandre à la plateforme et la consigne quotidienne « pas de travail isolé, il faut rentrer chez vous » me manqueront ! Un grand merci.

Je tiens à remercier les membres du jury qui ont accepté de relire et d'évaluer ce travail de thèse. Je tiens donc à remercier Mme Marie-Laure Bégout, Chargée de recherche à l'IFREMER et Mme Anne-Sophie Darmaillacq, Maître de conférences à l'Université de Caen qui ont accepté d'être rapporteurs de cette thèse et Mme Elisabeth Gross, Professeur à l'Université de Lorraine, M. Patrick Kestemont, Professeur à l'Université de Namur, et M. Heiko Rödel, Professeur à l'Université de Paris 13 qui ont accepté d'être examinateurs de cette thèse. C'est un immense honneur de vous compter parmi les membres de mon jury.

Je tiens également à remercier les trois membres de mon comité de thèse qui ont contribué à la réflexion et à l'amélioration de cette thèse : Violaine Colson, Julien Cote et Enric Gisbert. Un merci particulier à Enric pour son accueil à l'IRTA pendant un mois. Merci de m'avoir formée aux techniques d'histologie et d'analyse de morphométrie géométrique. J'en profite pour remercier Alicia Estevez qui m'a accueillie dans son unité. Merci à tous les deux pour votre gentillesse et vos conseils lors de ma venue à Sant Carles de la Ràpita.

Cette thèse n'aurait pas été possible sans larves de poissons. Donc, je tiens à remercier les sociétés Asialor et Fish2be de nous avoir fourni les poissons nécessaires aux expérimentations. Un merci particulier à Jean-Baptiste d'avoir tout fait pour que j'ai des poissons, même quand cela semblait impossible ! *I want to thank Daniel a lot. Thank you for your advises concerning pikeperch rearing and your help in Diversify experimentation.*

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier l'ensemble des partenaires du projet Diversify. En effet, ce projet a permis non seulement de financer cette thèse mais aussi d'ouvrir mon réseau au travers de différents meeting et congrès.

Je souhaite remercier l'ensemble de l'équipe « Domestication en Aquaculture Continentale ». Vous avez été comme une seconde famille pendant 3 ans. Merci à Patricia (pour la paperasserie administrative, pour ta rapidité à gérer les remboursements et ta joie de vivre), à Marielle (pour ta bonne humeur contagieuse et ta rigueur scientifique), à Dominique (pour nos discussions sur la classification des espèces, parce que franchement ce n'est pas simple !), à Thomas (pour ton humour noir et ta patience à m'expliquer un script sur R), à Sylvain (pour ta sympathie et l'intérêt que tu as porté à ma thèse), à Bérénice (pour nos conversations sur l'avenir après la thèse) et à Daniel (pour s'être assuré que je pouvais faire mes expérimentations dans de bonnes conditions). Un merci spécial à Yann, qu'aurait été ma thèse sans toi ? Merci pour tes conseils, ton savoir-faire et tes connaissances sur l'élevage et la biologie des poissons et merci aussi pour ton amitié (mais ça j'y reviendrai ;)). Un merci également à l'ensemble des membres de l'URAFPA et plus particulièrement à Cath, Guido, Claire, Cyril, et Frances pour votre accueil chaleureux au conseil de labo pendant un an et demi.

Un merci particulier à l'ensemble des collègues avec qui j'ai eu l'occasion de faire de l'enseignement : Dominique, Thomas, Marielle, Noémie, Nadège, Sabine et Sandra. Merci de m'avoir intégré dans votre équipe pédagogique pendant 3 ans, ce fut un réel plaisir de travailler avec vous. Un merci spécial à Sandra et Dominique pour votre bienveillance, votre encadrement et vos conseils en enseignement et en pédagogie et merci à Thomas, mon compagnon de route en écologie comportementale.

J'ai une petite pensée pour les premières personnes qui m'ont mises le pied à l'étrier de la Recherche. David, je tenais à te remercier pour tes encouragements, ta confiance et aussi ton amitié depuis maintenant 5 ans. Marie-Laure, merci de m'avoir accueilli dans ton laboratoire, moi petite stagiaire de M1, c'est un réel plaisir de t'avoir dans mon jury de thèse. Et enfin, Sébastien, merci de m'avoir donnée l'envie de faire une thèse et de m'avoir montrée la voie !

Je souhaite remercier l'ensemble des stagiaires qui ont travaillé avec moi : Elodie, Andréa, Soumaya, Alexis, Pierre, Mélissa, Alexia, Cyril, Laura, et Aymeric. Merci à tous pour votre sérieux et l'excellent travail que vous avez réalisé ! Une petite pensée pour les stagiaires qui ne travaillaient pas directement avec moi : Iris, Amandine, Coralie, Pauline et Ywen mais avec qui j'ai passé de bons moments !

Et c'est maintenant que les remerciements vont commencer à être longs (j'espère que vous avez pris une tasse de café ou un verre de pinard (certains se reconnaîtront !). Comment aurais-je réussi ma thèse, comment aurais-je surmonter cette étape de ma vie sans les personnes que je vais citer maintenant (je commence à pleurer sur mon ordi, ça ne va pas du tout !).

Tout d'abord, Maud. Je ne sais même pas s'il y a des mots pour te remercier comme j'aimerais le faire. Tu as été mon soutien, mon rayon de soleil du quotidien. Merci pour ton humour, ta joie de vivre et ta manière d'avoir les idées mal tournées dans une conversation très sérieuse. Merci également pour ta rigueur scientifique et tes conseils, même à la fin de ma thèse à travers le téléphone, parce que t'es partie trop loin ! Je n'ai qu'une chose à dire, dès que j'ai fini je viens à Montpellier et on se boit un verre de pinaard avec des pistaches au bord de la pisciine. Brian,

REMERCIEMENTS

merci d'avoir été là et de m'avoir soutenu pendant cette thèse. Merci pour ton humour et ta capacité à tout casser autour de toi ! Sans toi, certains moments auraient été tristes au labo ! Merci pour ton enseignement du jardinage et les longs moments à parler de nos avenir ! Vous êtes partis loin tous les deux et vous me manquez.

Maintenant, merci à mes compagnons de bureau, Amine et Tainá. Merci pour votre soutien surtout lors de ces derniers mois. Amine, merci pour ta gentillesse et ta capacité à me rassurer même quand je pense que tout est perdu ! Tainá, merci pour ton humour et ta bienveillance. Je vous souhaite le meilleur pour cette fin de thèse et pour votre avenir, vous le méritez.

Merci également à Lola et Jennifer, vous avez égayé mes journées avec vos sourires. Merci pour vos conseils au quotidien, pour votre soutien et le transfert de motivation d'un bureau à un autre. Bon courage à vous deux pour la fin de vos thèses !

J'ai une petite pensée pour les doctorants, post-doctorants et ATER qui sont passés par le laboratoire : Emilie, Sana, Didier, Evelyne, Daniel et Imen. Merci pour votre amitié.

Enfin un merci spécial à Yann ! Merci pour ton amitié, pour nos échanges sincères et pour toutes les conneries racontées. Merci pour le morceau de terrain nous ayant permis de faire un peu de jardin !

Merci à tous les copains de Nancy ou d'ailleurs. Sabine, Loic, Aline, Lili, JB, Geoffrey, Carlos, Maryse, Matthieu et Felipe pour ces innombrables soirées, camping ou déménagement à Nancy me permettant de penser à autres choses qu'à la thèse. Une petite pensée pour Marine et Maureen qui ont toujours pris des nouvelles pendant ces 3 ans. Un énorme merci à Caroline et Tom (ainsi que leurs deux enfants) pour votre soutien et vos messages qui réchauffent le cœur, vous êtes des personnes formidables, ne l'oubliez jamais. Enfin un merci aux copains rencontrés grâce au CFMI (aah le CFMI, au clair de la lune... petite pensée pour Camille) : Camille, Jessy, Guy, Lisa, Sophie, Oriane, Manuela, Alice, Cécile, Nathanaël et Mégane. Merci pour vos visites ou pour votre accueil dans vos maisons respectives, c'était chouette de passer des moments avec vous !

Merci à Val, Jean-François et Marc-Antoine pour votre soutien et votre accueil chaleureux à chaque fois que je viens chez vous ! Venir chez vous a été un bol d'air frais me permettant de souffler le temps d'un week-end !

Et maintenant, je voudrai remercier une personne qui a toujours cru en moi. Maman, merci pour l'amour que tu m'as apportée. Il n'y a pas eu que des moments faciles dans nos vies mais maintenant je sais que tout va bien se passer. Je tiens ta force de caractère et c'est pour cela que j'en suis là maintenant. Pascal, merci d'avoir redonné le sourire à ma mère et pour tes encouragements tout au long de ma thèse ! Merci à ma famille de m'avoir soutenue et surtout de toujours avoir essayer de comprendre ce que je faisais. Je vous assure maintenant les études sont finies... ou presque !

Et enfin, je tiens à remercier la personne qui m'a soutenue, encouragée, montrée que je pouvais réussir. François, tu es à mes côtés depuis maintenant plusieurs années et tu as toujours su avoir les mots justes pour me reconforter. Nous avons construit ensemble notre vie et je sais qu'elle repose sur des bases solides. Merci d'avoir supporté mes humeurs, de m'avoir ouvert tes bras quand je pleurais, de m'avoir donné ta force et ton amour pour que je puisse aujourd'hui mettre un point final à ma thèse et ouvrir un nouveau chapitre de notre avenir...

Je dédie cette thèse à mon grand-père parti trop tôt.

Table des matières

PRESENTATION DU PROJET DIVERSIFY (7FP-KBBE-2013)	9
ETAT DE L'ART	13
<u>I/ Le cannibalisme : généralités</u>	14
<u>II/ Le cannibalisme chez les Téléostéens</u>	17
<i>II.1 Classification du cannibalisme</i>	17
<i>II.2 Bilan des études sur le cannibalisme intra-cohorte depuis 2000</i>	23
<u>III/ Les variables comportementales individuelles</u>	30
<i>III.1. Les variations comportementales individuellement stables</i>	30
III.1.1. Origines des confusions dans l'utilisation de la terminologie	30
III.1.2. La terminologie couramment utilisée	32
a) Le tempérament	32
b) La personnalité	32
c) Le syndrome comportemental	33
d) Les « coping styles »	34
III.1.3. Les cinq axes de la personnalité et les variables de sortie utilisées chez les Téléostéens	36
a) L'audace	37
b) L'exploration	37
c) L'activité.....	38
d) L'agressivité	38
e) La sociabilité.....	39
<i>III.2. La prédation et les variabilités interindividuelles</i>	42
III.2.1. Définition et généralités sur la prédation	42
III.2.2. Développement de la prédation chez les Téléostéens	43
III.2.3. La variabilité interindividuelle dans la mise en place de la prédation	47
OBJECTIFS DE LA THESE	49
MATERIEL ET METHODES	53
<u>I/ Modèle biologique : le sandre (<i>Sander lucioperca</i>)</u>	55
<i>I.1. Présentation de l'espèce</i>	55
<i>I.2. Distribution géographique de l'espèce</i>	55
<i>I.3. Habitats</i>	56
<i>I.4. Reproduction et soin parentaux</i>	56
<i>I.5. Développement embryon-larvaire</i>	57
<i>I.6. Comportement</i>	61
I.6.1. Activité chez le sandre	61
I.6.2. Régime alimentaire	62
<i>I.7. Nécessité du développement de l'aquaculture de sandre</i>	62
<i>I.8. Points de blocage dans l'élevage du sandre</i>	63
<u>II/ Intégration du travail de thèse dans le projet Diversify</u>	64
<u>III. Structures d'élevage utilisées</u>	66
<i>III.1. Elevage larvaire de la Plateforme Expérimentale en Aquaculture (PEA)</i>	66
<i>III.2. Ecloseries de la Faculté de Sciences et Technologies (FST)</i>	67
<u>IV/ Bilan des expérimentations</u>	68
PARTIE I : DESCRIPTION DU CANNIBALISME CHEZ LE SANDRE	71
Contexte de la Partie I	72
CHAPITRE I : Etude de la mise en place du cannibalisme chez le sandre	73

TABLE DES MATIERES

<i>ARTICLE 1 : Behaviour of cannibals in intra-cohort cannibalism in pikeperch (Sander lucioperca) larvae and juveniles.</i>	74
CHAPITRE II : Impacts de facteurs d'élevage sur le cannibalisme chez le sandre	91
<i>ARTICLE 2 : The onset of cannibalism in pikeperch (Sander lucioperca): a multifactorial analysis.</i>	92
Bilan de la Partie I	113
PARTIE II : VALIDATION DES PREREQUIS CHEZ LE SANDRE	115
Contexte de la Partie II.....	116
CHAPITRE III : Etude de la personnalité à travers différents contextes chez le sandre	117
<i>ARTICLE 3 : Is personality of young fish consistent through different behavioural tests?</i>	118
CHAPITRE IV : Etude de la mise en place de la prédation chez le sandre	127
<i>ARTICLE 4: Behavioural differences between individuals could explain the onset of piscivory in fish</i>	128
Bilan de la Partie II	150
PARTIE III : LIEN ENTRE CANNIBALISME, PERSONNALITE ET PREDATION	151
Contexte de la Partie III.....	152
CHAPITRE V : Lien entre le cannibalisme et la personnalité chez les juvéniles de sandre	153
CHAPITRE VI : Lien entre cannibalisme et prédation chez les larves de sandre	173
Bilan de la Partie III	189
DISCUSSION GENERALE	191
<u>I/ Rappel des objectifs et plan de la discussion</u>	192
<u>II/ Sémantique et ajustement des termes utilisés au cours de la thèse</u>	193
<u>III/ Le cannibalisme est lié à des traits comportementaux caractérisant l'ichtyophagie</u>	198
<u>IV/ Conclusions : pertinence de l'étude de la variabilité individuelle en élevage</u>	201
<u>V/ Perspectives</u>	204
LISTE DES FIGURES	207
LISTE DES TABLEAUX	211
BIBLIOGRAPHIE	213
VALORISATIONS SCIENTIFIQUES	233
ANNEXE	237

**PRESENTATION DU
PROJET DIVERSIFY
(7FP-KBBE-2013)**

Titre du projet : explorer le potentiel biologique et socio-économique d'espèces nouvelles et/ou émergentes de poissons pour l'expansion de l'aquaculture Européenne.

Le projet DIVERSIFY (<http://www.diversifyfish.eu/>) est financé dans le cadre du « 7th Framework Program of the European Commission » (7FP-KBBE-2013) (**Figure 1**).

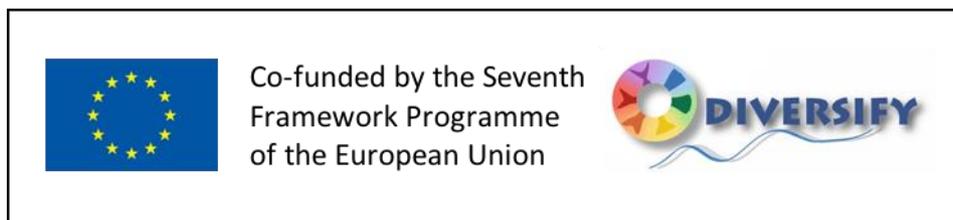


Figure 1. Logo du projet DIVERSIFY.

Ce projet de cinq ans (2013-2018) est coordonné par le Dr. Constantinos C. Mylonas de l'Institut de Biologie Marine, Biotechnologies et Aquaculture (IMBBC, Héraklion, Grèce) et a un budget total de 11,8 millions d'euros (dont environ 1 million d'euros pour le sandre). Le projet regroupe 38 partenaires appartenant aux 12 pays suivants : Allemagne, Belgique, Danemark, Espagne, France, Grande Bretagne, Grèce, Hongrie, Italie, Israël, Norvège, et Pays-Bas. Ces partenaires sont majoritairement des institutions académiques, mais le consortium comprend également une grande entreprise, dix petites et moyennes entreprises, et cinq associations professionnelles.

Six espèces nouvelles et/ou émergentes de poissons, avec un réel potentiel pour l'expansion de l'aquaculture européenne, ont été identifiées (**Figure 2**). Ces nouvelles espèces ont une croissance rapide et/ou un fort intérêt économique qui permettrait de fournir aux consommateurs des produits diversifiés avec une forte valeur ajoutée. Cependant, il existe des points de blocage à différents niveaux de l'élevage de ces espèces. Les espèces ciblées dans le projet sont : le maigre (*Argyrosomus regius*) et la sériole couronnée (*Seriola dumerili*) destinées à la culture en cage dans des eaux marines tempérées, le cernier commun (*Polyprion americanus*) pour la culture en cage dans des eaux marines froides et tempérées, le flétan atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*) pour la culture en cage en eaux marines et froides, et le mulot cabot (*Mugil cephalus*) pour la culture extensive en étang, ou encore en lagunes côtières (**Figure 2**). Une seule espèce de poisson d'eau douce a été sélectionnée dans ce projet, le sandre (*Sander lucioperca*), pour la culture intensive en systèmes recirculés (**Figure 2**).

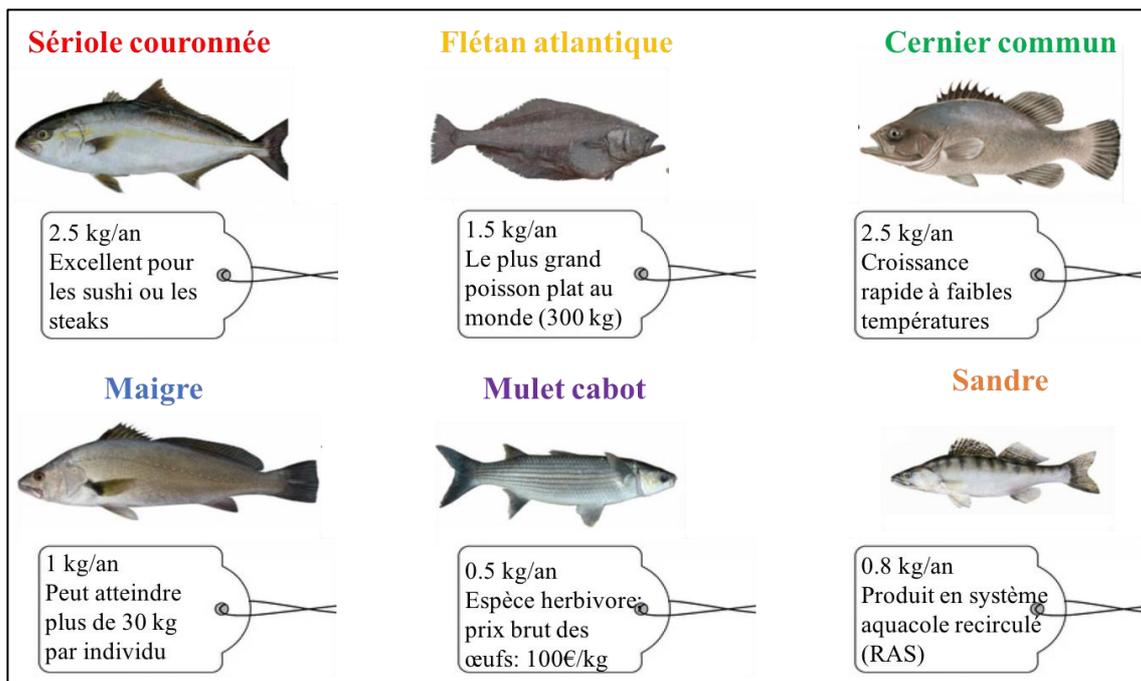


Figure 2. Espèces présentes dans le projet DIVERSIFY. (Source : <http://www.diversifyfish.eu/>).

Ces espèces ont été sélectionnées pour leurs performances zootechniques et économiques (**Figure 2**), pour couvrir l'ensemble de la zone géographique de l'Europe et plusieurs types d'aquaculture : en circuit fermé, ou en cage par exemple. L'objectif central du projet est de lever les principaux points de blocages existants dans l'élevage de ces six espèces.

Ma thèse s'est concentrée sur l'un des points de blocage majeurs dans l'élevage des premiers stades de vie (larves, juvéniles) du sandre : le cannibalisme intra-cohorte. Ce point de blocage réduit considérablement les potentialités de production piscicole de cette espèce car il entraîne un fort taux de mortalité causant d'importantes pertes économiques pour les pisciculteurs. Ma thèse a ainsi pour objectifs principaux de (1) décrire précisément le cannibalisme (l'apparition, la chronologie et les comportements associés), et (2) analyser par une approche multi-traités (comportements, morphologie et physiologie) de possibles différences entre des individus cannibales et non-cannibales. Parallèlement, j'ai étudié l'impact de combinaisons de facteurs d'élevage sur le cannibalisme chez cette espèce en appliquant un design expérimental de type multifactoriel dans le but d'optimiser un protocole d'élevage pour les premiers stades de vie du sandre.

ETAT DE L'ART

I/ Le cannibalisme : généralités

Dans les populations animales, les interactions entre les individus sont les éléments de base des relations ainsi que de la structure sociale qui en découle (**Figure 3** ; Hinde, 1976). Les relations sociales sont fondées sur une succession d'interactions entre deux individus, et l'ensemble des relations entre plusieurs individus permet de constituer un groupe présentant une structure sociale particulière (Hinde, 1976).

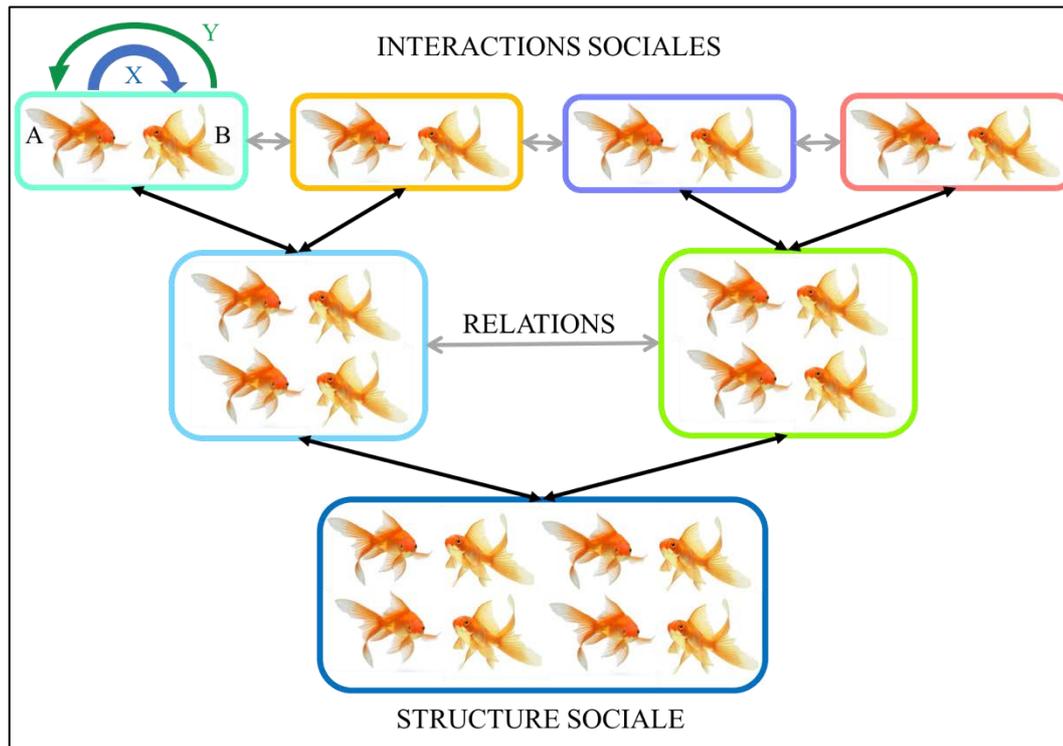


Figure 3. Schéma de la mise en place d'une structure sociale.

Une interaction sociale évolue entre deux individus et avec un ou plusieurs comportements différents : « A se comporte (X) avec B » et « B répond avec un comportement (Y) à A ». Une relation sociale repose sur une série d'interactions entre plusieurs individus et dépend de la qualité des interactions. La structure sociale dépend du contenu et de la qualité des relations entre les individus.

L'organisation dans un groupe social a des conséquences sur plusieurs fonctions comme la reproduction, la fuite face aux prédateurs ou encore l'exploitation des ressources alimentaires (Guevara et al., 2011). Cependant, le cannibalisme, qui est une relation intra-spécifique entre deux individus au sein d'un groupe, ne conduit pas à l'établissement d'une structure sociale particulière. En effet, en entraînant la mort d'un des deux individus, il modifie les relations qui auraient pu s'établir au sein du groupe. Le cannibalisme participe à la régulation de la population et peut-être comparé à une prédation intra-spécifique que nous détaillerons ci-dessous. Dans ce chapitre, nous nous attarderons à définir le cannibalisme, à

expliquer brièvement ses conséquences sur la structure des populations et détaillerons sa distribution taxonomique.

Le cannibalisme est l'acte de tuer et de consommer, tout ou partie, d'un individu de la même espèce, quel que soit son âge ou son stade de développement (Soulsby, 2013). Le cannibalisme est donc une interaction sociale, mais aussi une relation de prédation où la proie et le prédateur appartiennent à la même espèce, ce qui permet donc de le considérer comme une prédation intra-spécifique (Polis, 1981). Selon Soulsby (2013), la prédation entre des individus de la même espèce existe sous deux formes : la prédation active et la prédation passive. Les prédateurs actifs sont des individus qui chassent pour tuer et manger les individus de leur propre espèce et sont nommés cannibales actifs ou prédateurs de congénères. Les prédateurs passifs, eux, sont des individus qui mangent les membres de leur propre espèce déjà morts et sont nommés cannibales passifs ou charognards de congénères. Dans ma thèse, je me focaliserai uniquement sur les prédateurs actifs. Le cannibalisme actif implique l'existence d'un comportement de recherche, de chasse et de capture du congénère. Par conséquent, il est nécessaire pour le cannibale de posséder des caractéristiques morphologiques (appendices, bouche, dents), physiologiques (enzyme, tube digestif, glandes gastriques) et comportementales adaptées pour attaquer, capturer, tuer, consommer et digérer les tissus et les fluides d'un congénère. En plus de ces caractéristiques particulières aux carnivores, l'existence d'une différence de taille entre le cannibale et le cannibalisé semble nécessaire afin de minimiser le risque de blessures pour le cannibale, surtout lors des premiers stades de vie (Cuff, 1977 ; Hecht et Appelbaum, 1988 ; van Damme et al., 1989). En effet, le cannibalisme actif existe surtout chez les prédateurs et les deux adversaires possèdent les mêmes armes et l'attaque de la proie par le cannibale n'est pas sans risque. Par conséquent, le cannibale est généralement un peu plus grand que le cannibalisé mais en cas d'égalité de taille, ce dernier peut être plus vulnérable. Exceptées chez certaines espèces avec un dimorphisme sexuel important (majoritairement référencé chez les araignées ; Elgar et al., 1990 ; Elgar, 1991 ; Elgar et Fahey, 1996 ; Wilder et Rypstra, 2008), un prédateur n'attaque pas un congénère adulte pour le manger. Il existe alors une gamme de taille où le cannibale peut attaquer un congénère en limitant les risques lors de la chasse et de la capture. En effet, la manipulation d'un congénère de taille égale ou de plus grande taille est soit tout simplement impossible pour certains individus, soit très dangereuse pour d'autres (avec des risques de morsures, piqûres ou blessures mortelles pour l'assaillant). De plus, la manipulation et l'ingestion d'une proie de grandes dimensions requièrent un temps plus long,

réduisant la mobilité et la capacité de fuite du cannibale, qui devient alors plus vulnérable face aux congénères potentiellement cannibales mais aussi face à d'éventuels prédateurs (Cuff, 1980 ; Baras, 1998). A l'inverse, avec une petite proie par rapport à sa taille, le cannibale aura un rapport coûts/ bénéfices trop faible, exigeant beaucoup d'efforts pour chasser cette proie tout en apportant que très peu d'énergie. Les limites inférieures et supérieures de la gamme de taille où le cannibale peut attaquer un congénère ne sont généralement pas ou peu connues chez la plupart des espèces (Soulsby, 2013). Cependant, dans le cadre de la prédation interspécifique, le ratio taille de la proie sur la taille du prédateur a été plus largement étudié (Polis, 1981 ; Claessen et al., 2004) et sera développé plus tard (cf. partie III.2 de l'introduction).

Longtemps considéré comme un phénomène rare, voire même un artefact expérimental en contexte d'élevage mono-spécifique, le cannibalisme est en réalité très fréquent, et l'un des facteurs importants de la dynamique des populations sauvages et captives (Claessen et de Roos, 2003 ; Byström et al., 2012). Plusieurs conséquences du cannibalisme sur la dynamique des populations ont été référencées. La première est la régulation de l'effectif de la population. Elle a été démontrée à l'aide de plusieurs modèles dans lesquels le cannibalisme est un processus uniquement dépendant de la densité de la population (Claessen et al., 2004). La deuxième conséquence est la modification de la taille des individus de la population ou du sexe ratio. Par exemple, les modèles sur la taille des individus dans une population montrent qu'il y a une grande interconnexion entre le cannibalisme et la distribution de la taille dans la population, avec des implications directes sur la croissance des individus (Claessen et al., 2004). Cette sélection des proies peut, dans le cas où une classe d'âge est plus impactée (car plus petite), induire un déficit générationnel pour cette classe d'âge. Une autre conséquence est une stabilisation de la population si l'on considère les cannibales (qui persistent) et les proies (qui sont mangées par les cannibales) comme deux états stables (Claessen et de Roos, 2003). Cette stabilisation est le résultat de l'interaction entre les effets positifs et négatifs du cannibalisme (Cushing, 1991). L'effet positif peut être divisé en effet direct (gain d'énergie immédiat lié à la consommation d'un congénère ; Cushing, 1991) et indirect (médiation de la compétition pour partager des ressources avec l'élimination de compétiteurs potentiels (cannibalisés) dans la population (Fisher, 1987)). L'effet négatif se résume à la mortalité des cannibalisés.

Le cannibalisme actif est largement répandu au sein du règne animal (Elgar et Crespi, 1992 ; Askenasy, 1994 ; Alabi et al., 2009). Présent chez l'Homme depuis l'époque préhistorique, beaucoup d'études recherchent l'origine et l'évolution de ce comportement chez l'Homme mais aussi chez les animaux non-humains (Polis, 1981 ; Reed et Stenseth, 1984 ; Stenseth, 1985 ; Elgar et Crespi, 1992). Chez ces derniers, le cannibalisme a été décrit dans de nombreux groupes taxonomiques, des micro-organismes aux mammifères (Fox, 1975 ; Elgar et Crespi, 1992 ; Soulsby et al., 2013), aussi bien chez des espèces terrestres qu'aquatiques (marines ou d'eau douce) (Fox, 1975).

II/ Le cannibalisme chez les Téléostéens

Smith et Reay (1991) sont les premiers à avoir proposé une revue de la littérature consacrée au cannibalisme actif chez les Téléostéens. Ils ont mis en évidence sa présence chez 36 familles. Cependant, ces familles concernent pour la majorité des espèces dites « d'intérêt pour l'Homme » et donc nous pouvons faire l'hypothèse que le cannibalisme serait bien plus répandu et pourrait se trouver chez de nombreuses autres espèces (Dominey et Blumer, 1984). Ainsi, des études plus récentes, dédiées à l'élevage de nouvelles espèces pour l'aquaculture, ont quasi systématiquement répertorié l'existence du cannibalisme, essentiellement aux stades larvaires et juvéniles (Baras, 1998 ; 2012). Il a été décrit chez 390 espèces issues de 104 familles, dont 150 espèces étudiées uniquement en captivité (Pereira et al., 2017). Aussi, à l'heure actuelle, c'est davantage l'absence de cannibalisme actif chez une espèce de Téléostéens qui est considérée comme exceptionnelle, et non son existence.

II.1 Classification du cannibalisme

La classification du cannibalisme dans le règne animal est généralement réalisée en fonction du stade de développement ou à partir des liens de parenté existant entre le cannibale et sa proie. Chez les Téléostéens, la classification de Smith et Reay (1991) décrit le cannibalisme selon le stade de développement de la proie (œufs, larves, juvéniles ou adultes), selon la relation génétique entre le cannibale et la proie (cannibalisme filial, intra-fratrie ou entre non-apparentés), ou encore selon la relation d'âge entre le cannibale et sa proie (cannibalisme intra-cohorte ou inter-cohorte). Baras (1998) soulève qu'avec ce type de classification, en milieu naturel, où plusieurs cohortes ou fratries peuvent coexister, le nombre de cas de figures possibles est extrêmement diversifié et qu'en aquaculture, le nombre de cas est plus limité car la population est généralement mieux contrôlée (**Figure 4**). Par exemple, en

milieu contrôlé, tel qu'un système recirculé (RAS), l'oophagie n'est pas impossible mais extrêmement rare (**Figure 4**). En effet, les adultes peuvent consommer les œufs seulement si ceux-ci sont pondus dans le bassin, ce qui n'est généralement pas souhaité dans un système aquacole dédié à la production. De plus, les larves peuvent manger des œufs (**Figure 4**). Cependant, cela n'est possible qu'après le passage des larves à une nourriture exogène, ce qui impliquerait donc qu'il y ait d'importants décalages dans le développement des œufs au sein d'un même bassin, ce qui n'arrive jamais en milieu contrôlé. Enfin les juvéniles peuvent consommer des larves seulement dans le cas où il existe des croissances différentielles importantes entre les individus, ce qui induit que des poissons de même âge ne soient plus au même stade de développement (Ott et al., 2012). En aquaculture, ces poissons qui ont une croissance beaucoup plus rapide sont appelés « jumpers ». On peut remarquer que les relations de cannibalisme dans un système aquacole se limitent donc souvent à un contexte intra-cohorte, et parfois même à un contexte intra-fratrie pour les espèces à fécondité élevée (**Figure 4**). Dans le cadre de l'aquaculture, une meilleure compréhension du cannibalisme intra-cohorte permettrait (1) d'apporter des éléments de réponses pour améliorer les conditions d'élevage en diminuant le taux de cannibalisme et (2) de comprendre les mécanismes qui se mettent en place pour expliquer l'existence de ce cannibalisme en milieu naturel.

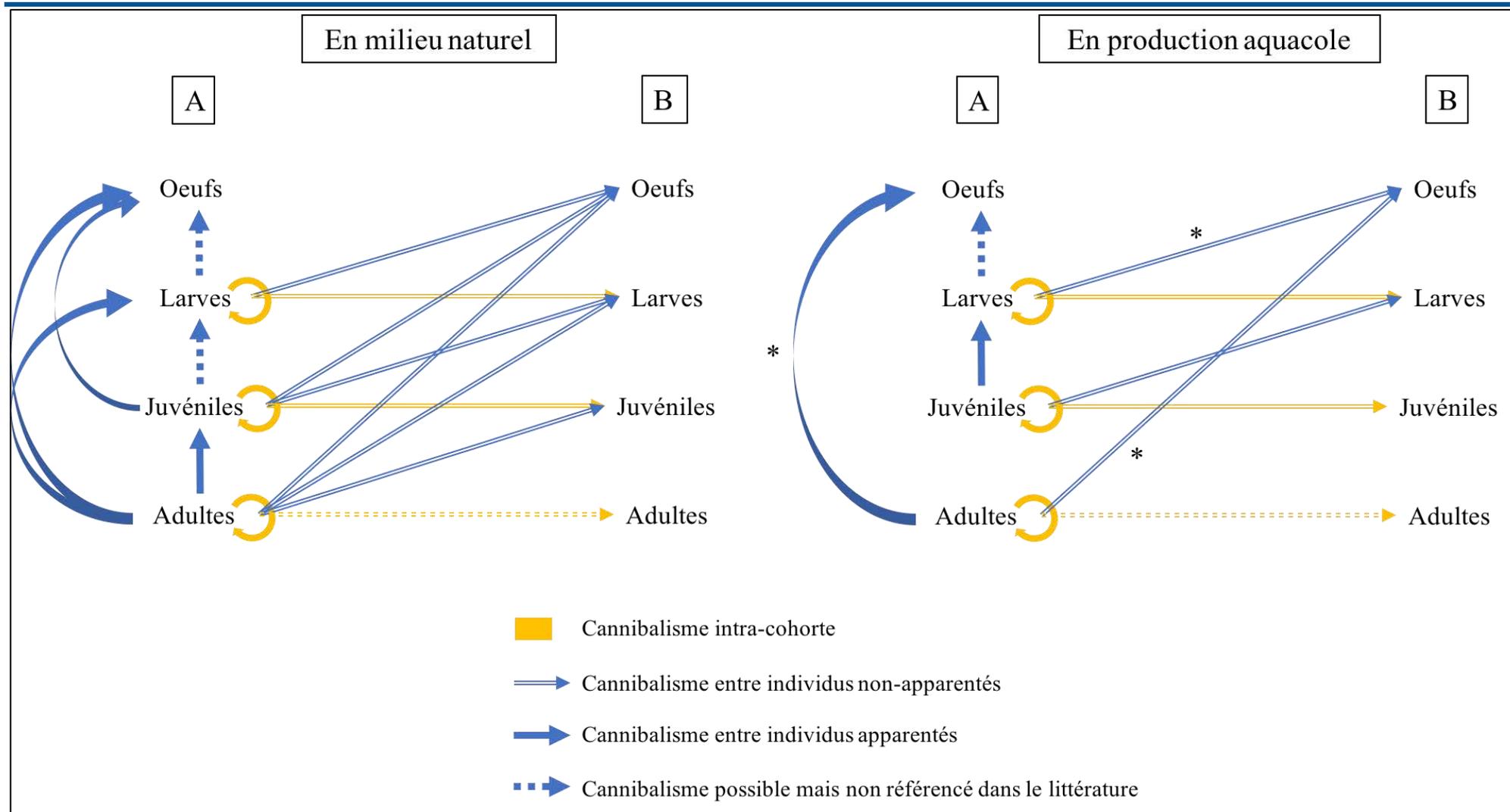


Figure 4. Différentes possibilités de cannibalisme chez les Téléostéens en milieu naturel et en production aquacole en fonction des stades de développement du prédateur (cannibale) et de la proie (cannibalisé), et de leurs liens de parenté.

Les traits pleins représentent des situations référencées dans la littérature tandis que les traits en pointillés représentent des situations possibles mais non référencées dans la littérature. Les individus (A) sont apparentés entre eux. Les individus (B) sont apparentés entre eux. Les individus (A) ne sont pas apparentés avec les individus (B). Les cas représentés avec (*) sont des cas survenant en cas d'erreur de manipulations. Schéma adapté de Baras, 1998.

Chez les Téléostéens, le cannibalisme intra-cohorte a été classé par Smith et Reay (1991) en deux sous-catégories : le cannibalisme intra-cohorte entre individus apparentés dans les stades post-éclosion et le cannibalisme intra-cohorte entre individus non-apparentés dans les stades post-éclosion. Il existe également le cannibalisme des œufs en intra-cohorte entre individus apparentés, mais il n'est pas référencé chez les Téléostéens.

Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéresserons uniquement au cannibalisme actif intra-cohorte au cours des premiers stades de vie post-éclosion chez les Téléostéens. Ce cannibalisme signifie que le cannibale et la proie ont le même âge car éclos au même moment mais, qu'ils ne sont pas forcément issus de la même ponte (la cohorte est différente de la fratrie). Le cannibalisme des stades post-éclosion implique une prédation active faisant appel à des tactiques d'approche, de capture et d'ingestion des proies par les cannibales, qui va de pair avec des possibilités de détection et d'évitement des cannibales par les proies (Baras, 1998). Les potentialités de capture sont d'autant plus grandes que la fréquence des interactions entre individus est plus importante, que la différence de taille entre les congénères favorise son expression et que les habitats utilisés par le prédateur et la proie sont similaires (Baras, 1998). Le cannibalisme intra-cohorte est le plus fréquemment cité en captivité tandis que le cannibalisme inter-cohorte l'est davantage en milieu naturel (Baras, 1998 ; Pereira et al., 2017), du fait des potentialités de croissance maximisées en captivité, de l'absence de proies vivantes alternatives favorisant l'expression de la prédation intra-spécifique et de l'absence de mixité entre les cohortes (Baras, 1998). La distinction inter-intra-fratrie n'est pas strictement liée au contexte d'élevage, mais bien au fait que, chez certaines espèces comme le brochet *Esox lucius*, le cannibalisme s'exerce préférentiellement à l'égard de proies « génétiquement différentes » (Bry et Gillet, 1980). C'est le cas également chez les Cichlidés, les Cyprinodontidés, les Gasterosteidés, les Poeciliidés et les Salmonidés (Smith et Reay, 1991). L'émergence du cannibalisme au sein d'une même cohorte varie en fonction des espèces, essentiellement selon la vitesse de développement, mais également en fonction du régime alimentaire strictement piscivore (ou ichtyophage = consommation de poisson) de l'espèce concernée (Smith et Reay, 1991 ; Baras, 1998). Autrement dit, le régime alimentaire naturel d'une espèce pourrait expliquer pourquoi elle peut adopter comme stratégie alimentaire alternative, le cannibalisme. En effet, il n'y a pas ou peu de cannibalisme chez des espèces essentiellement herbivores (la carpe amour *Ctenopharyngodon idella*, la carpe argentée *Hypophthalmichthys molitrix* ou le tilapia *Tilapia rendalli*) contrairement à des espèces qui sont piscivores au moins une partie de leur vie (le poisson chat *Clarias gariiepinus*, la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss*, la carpe commune *Cyprinus carpio*)

(Pienaar, 1990). Chez les premiers stades de vie d'espèces piscivores, le taux de cannibalisme actif diminue dans le temps, tandis que chez les espèces qui ne sont piscivores qu'une partie de leur vie ont un taux de cannibalisme qui décroît et qui peut même disparaître au cours du développement (Hecht et Pienaar, 1993). Si le cannibalisme s'arrête totalement, cela peut être dû au changement de nourriture et/ou être une conséquence de modifications morphologiques, comme la taille de la bouche qui ne permet plus d'avaler des proies devenues trop grosses (Hecht et Pienaar, 1993). Le cannibalisme ne peut s'exercer que si les structures anatomiques et physiologiques permettant à l'individu de consommer sa proie sont mises en place (Vandewalle et al., 1997). De plus, une disparition du cannibalisme pourrait être due au risque de blessures augmentant avec l'âge et inhérent au comportement de capture. Pour un même ratio de taille, les risques de blessures sont plus grands chez des poissons plus âgés (dus au développement des dents par exemple) que chez des plus jeunes.

Le cannibalisme intra-cohorte est divisé en deux types. Dans le cas du type I, appelé également le type précoce, la proie n'est pas totalement ingérée ou consommée. Ce premier type de cannibalisme apparaît durant la phase larvaire et est indépendant de l'hétérogénéité de taille des poissons. Généralement, lors du cannibalisme de type I, la proie est ingérée en premier par la queue puis avalée jusqu'à la base de la tête où celle-ci est coupée et non-ingérée (Cuff, 1980 ; **Figure 5**). Le type II, qui est une forme plus tardive de cannibalisme, est souvent associé à une hétérogénéité de croissance (Baras, 2012 ; Naumowicz et al., 2017) et correspond à une ingestion complète d'un individu généralement plus petit (Baras et Jobling, 2002 ; **Figure 5**).

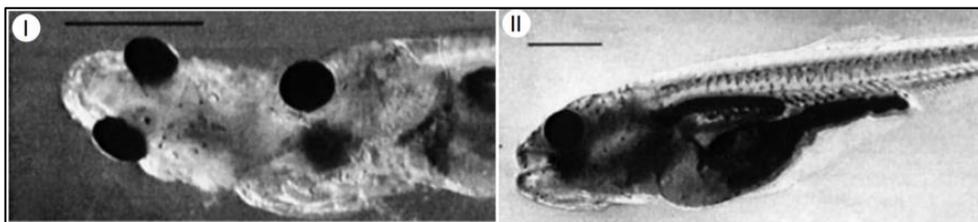


Figure 5. Illustration du cannibalisme de type I et II.

L'espèce représentée sur la photo est la dorade Brycon moorei. I. 36 heures post-éclosion ; II. 72 heures post-éclosion. L'échelle représente 1mm. Photos de Baras et Jobling, 2002.

Chez certaines espèces comme le colin d'Alaska *Theragra chalcogramma*, une consommation partielle d'une proie plus large peut coexister avec le cannibalisme de type II (Sogard et Olla, 1994). Généralement, chez les espèces prédatrices avec une large ouverture de bouche, le cannibalisme suit une dynamique oscillante (**Figure 6** ; Baras et Jobling, 2002). Cette oscillation reflète une alternance de périodes de présence (due à l'hétérogénéité de

taille) et d'absence de cannibalisme (**Figure 6**). Une fois que les cannibales ont prélevé toutes les proies comprises dans le ratio de taille leur permettant de les attaquer, il y a une diminution de l'hétérogénéité de taille suivie par une baisse du cannibalisme. Cependant, avec la croissance différentielle existante entre les individus, dès que le ratio de taille permettant aux cannibales de chasser un congénère est à nouveau atteint, le cannibalisme peut réapparaître. D'où la présence de pics successifs de cannibalisme (**Figure 6**).

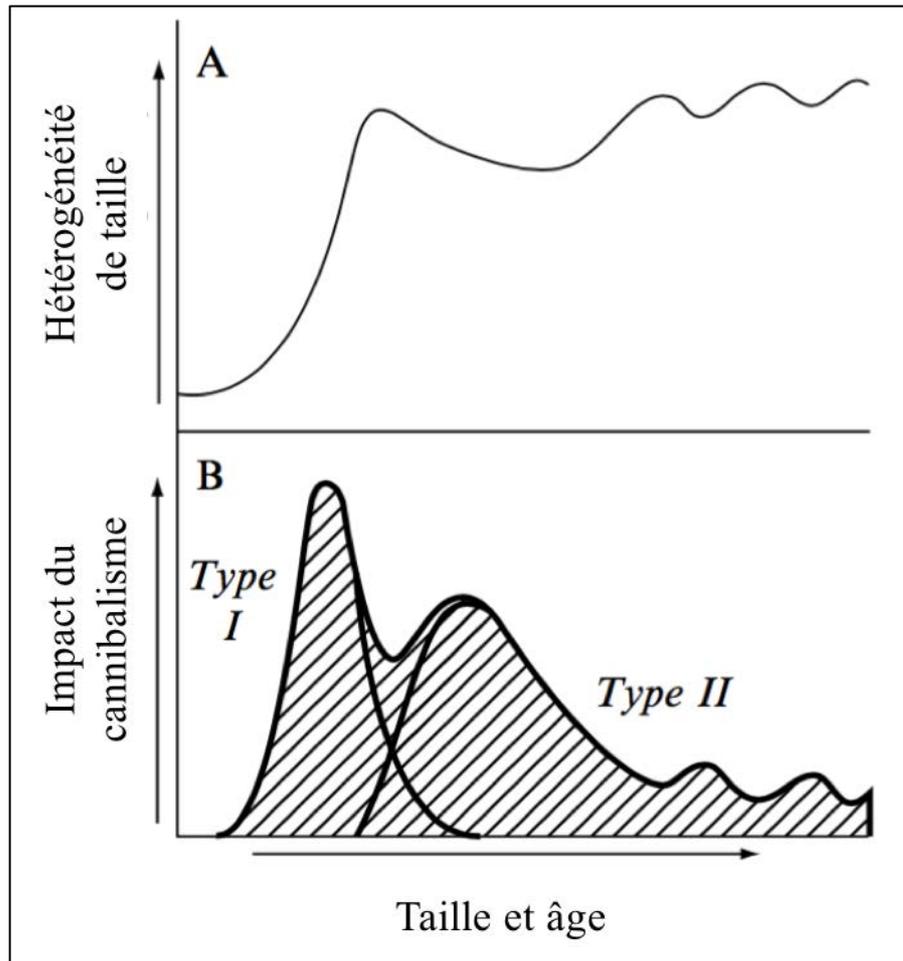


Figure 6. Modèle conceptuel de la dynamique d'hétérogénéité de taille (A) et du cannibalisme (B) chez les poissons d'élevage.

L'aire rayée représente l'effet des deux types (I et II) de prédation. (D'après Baras et Jobling, 2002).

D'un point de vue fonctionnel, le cannibalisme chez les Téléostéens peut commencer dès que les structures anatomiques permettant une prédation sont développées, c'est-à-dire dès le début de l'alimentation exogène. Il a été observé à 20 heures post-éclosion chez *Brycon moorei*, une espèce tropicale avec un développement très rapide (Baras et al., 2000a). Néanmoins, le cannibalisme émerge plus tard chez la majorité des espèces de Téléostéens (Baras et Jobling, 2002).

II.2 Bilan des études sur le cannibalisme intra-cohorte depuis 2000

Le cannibalisme intra-cohorte est un point de blocage majeur dans l'élevage de plusieurs espèces de Téléostéens, principalement lors des premiers stades de vie, comme chez le brochet *Esox lucius* (Bry et al., 1992), le colin d'Alaska (Sogard et Olla, 1994), *Cynoscion nebulus* (Manley et al., 2014), la dorade (Baras et al., 2000a, b), la morue *Gadus morhua* (Folkvord, 1997), la perche *Perca fluviatilis* (Baras et al., 2003 ; Byström et al., 2012), le poisson chat *Clarias gariepinus* (Baras et d'Almeida, 2001) et le sandre *Sander lucioperca* (Molnár et al., 2004). Plusieurs facteurs d'élevage ont été testés dans le but de diminuer voire d'éliminer totalement le cannibalisme.

Dans cette partie nous nous proposons de faire une synthèse bibliographique des travaux sur le cannibalisme intra-cohorte en milieu contrôlé chez les Téléostéens depuis 2000. Les études réalisées sur le terrain, grâce aux pêches sur plusieurs années, analysant majoritairement des contenus stomacaux, ont été exclues de l'analyse. En effet, même si le contenu stomacal permet de diagnostiquer le cannibalisme, nous ne pouvons pas être certains que celui-ci est un cannibalisme intra-cohorte. Cette revue a permis d'identifier 61 publications décrivant le cannibalisme intra-cohorte entre 2000 et 2017, dont 30 ont pour but d'étudier le cannibalisme actif intra-cohorte et 31 utilisent le cannibalisme comme variable de sortie, au même titre que la croissance ou la survie par exemple (ex : Szkudlarek et Zakęś, 2002 ; Al-Hafedh et Ali, 2004 ; Molnár et al., 2004 ; Corrêa et Cerqueira, 2007). Sur les 30 publications travaillant sur le cannibalisme actif intra-cohorte, seulement 12 publications réalisent une expérimentation sur les cannibales. En effet, soit les cannibales sont identifiés dans les bassins d'élevage et sont isolés, testés face à différentes situations (Baras et al., 2000a ; Dou et al., 2000 ; Sogard et Olla, 2000 ; Hseu, 2002 ; Baras et al., 2011b ; Baras et al., 2013 ; Byström et al., 2012 ; Ribeiro et Qin, 2015a) soit, à l'aide de données morphologiques, les chercheurs construisent un modèle permettant de prédire quel poisson pourrait être cannibale pour ensuite le tester (Hseu et al., 2003a ; Hseu et al., 2004 ; Fessehayé et al., 2004 ; Ribeiro et Qin, 2013). Ces dernières études concernent l'analyse du rapport de taille entre un cannibale et sa proie. Par exemple, Hseu et al. (2003) développent un modèle de régression linéaire pour prédire l'occurrence du cannibalisme en larviculture chez le Mérou à tâche orange (*Epinephelus coioides*). Les auteurs se sont basés sur la largeur de la bouche, la largeur du corps et la longueur totale (LT) pour prédire la longueur de la proie consommable par un cannibale en fonction de sa taille : $LT_{proie} = 0,80 LT_{cannibale} - 1,50$. Ce modèle leur permet de déterminer un seuil de 30% de différence de taille nécessaire entre un cannibale et

sa proie. Ce seuil permet de diviser une population en deux groupes de taille pour limiter le cannibalisme ou de réaliser un tri permettant d'enlever à priori les cannibales. Une expérience en laboratoire en complément à ce type de modèle a permis un réajustement du seuil (Fessehayé, 2006).

L'ensemble des études a été réalisé sur les larves (35 sur 61 publications), sur les juvéniles (25 sur 61 publications) ou sur les deux (1 sur 61 publications) (**Tableau 1**). Nous pouvons proposer deux explications à ce constat. La première explication concerne les 31 publications utilisant le cannibalisme comme variable de sortie. En effet, le cannibalisme en élevage est un réel problème lors des premiers stades de vie (Baras, 2012) et par conséquent de plus en plus de chercheurs essaient de résoudre ce problème en testant différents paramètres d'élevage. La seconde explication est que, d'un point de vue fondamental, les premiers stades de vie (larves et juvéniles) sont les stades où l'ensemble des comportements se mettent en place. Par conséquent, il apparaît plus aisé de comprendre un phénomène lors de sa mise en place que lorsque celui-ci est établi depuis longtemps, comme cela pourrait être le cas chez les adultes. De plus, le cannibalisme intra-cohorte chez les poissons adultes n'est pas référencé directement ni attesté. Notre synthèse bibliographique permet également de mettre en évidence que 70% des publications concernent les Perciformes et 15% les Siluriformes (**Tableau 1**). Ces deux ordres contiennent des espèces comptant parmi celles les plus élevées au monde : les Cichlidés (tilapia) avec 3,5 millions de tonnes et les Siluriformes avec 3,2 millions de tonnes produites (FAO, 2012).

A partir des publications référencées dans le **Tableau 1**, j'ai distingué trois méthodes pour rendre compte du cannibalisme actif intra-cohorte. Majoritairement, le nombre de cas de cannibalisme est comptabilisé (48 publications sur 61), soit en fréquence (%/jour) (Baras et al., 2000a) soit en taux global (%) (ex : Król et al., 2014) en fonction des conditions d'élevage appliquées ou des facteurs étudiés. Ce nombre de cas est généralement déterminé grâce à la mortalité constatée. En effet, les poissons non retrouvés morts dans le bassin sont comptabilisés comme des individus qui ont été cannibalisés. La seconde méthode utilisée est l'analyse des comportements (10 publications sur 61). Par exemple, Manley et al. (2015) travaillent sur le comportement des larves de truite de mer (*Cynoscion nebulosus*). Ils relèvent trois types de comportement représentatif d'un comportement prédateur : les morsures, les poursuites et les captures et les comparent en fonction de la fréquence de nourrissage. Enfin, la dernière méthode d'analyse est le contenu stomacal (3 publications sur 61). Cependant, la mise à mort nécessaire des poissons pour cette dernière méthode ne permet pas de faire un suivi individuel sur plusieurs jours.

Tableau 1. Bilan des publications depuis 2000 décrivant le cannibalisme actif intra-cohorte chez les Téléostéens.

Les publications ont été classées en fonction de l'ordre, la famille puis de l'espèce étudiée. Le nombre de publications est référencé en fonction du stade étudié : L : Larves ; J : Juvéniles. Les nombres de publications comportant des décimales correspondent aux publications travaillant sur ladite espèce et aux publications travaillant sur plusieurs espèces. La publication travaillant sur plusieurs espèces a été divisée par le nombre d'espèces étudiées.

Ordre	Famille	Espèce étudiée	Nombre de publications par cohorte	Références
Perciformes	Percidés	<i>Perca fluviatilis</i>	L : 7,5	Baras et al., 2003 ; Kestemont et al., 2003 ; Babiak et al., 2004 ; Mandiki et al., 2007 ; van Kooten et al., 2010 ; Byström et al., 2012 ; Król et al., 2015 ; Król et Zielinski, 2015
			J : 2	Heermann et Borcharding, 2013 ; Heermann et al., 2014
		<i>Sander lucioperca</i>	L : 5	Kestemont et al., 2007 ; Szkudlarek et Zakęs, 2007 ; Steinfeldt et al., 2011 ; Szczepkowski et al., 2011 ; Król et Zakęs, 2016
			J : 3	Szkudlarek et Zakęs, 2002 ; Molnár et al., 2004 ; Policar et al., 2013
	Latidés	<i>Lates calcarifer</i>	L : 2	Kailasam et al., 2002 ; Sukumaran et al., 2011
			J : 6	Qin et al., 2004 ; Appelbaum et Arockiaraj, 2010 ; Arockiaraj et Appelbaum, 2011 ; Ribeiro et Qin, 2013 ; Ribeiro et Qin, 2015a ; b
	Carangidés	<i>Seriola dumerili</i>	L : 0	-
			J : 1	Miki et al., 2011
	Serranidés	<i>Epinephelus coioides</i>	L : 1	Hseu et al., 2003a
			J : 3	Hseu, 2002 ; Hseu et al., 2003b ; Takeshita et Soyano, 2009
		<i>Epinephelus lanceolatus</i>	L : 1	Hseu et al., 2004
			J : 0	-
	Cichlidés	<i>Oreochromis niloticus</i>	L : 0	-
			J : 3	Fessehaye et al., 2004 ; Fessehaye, 2006 ; Abdel-Tawwab et al., 2006
	Sciaenidés	<i>Sciaenops ocellatus</i>	L : 1	Chiu Liao et Chang, 2002
			J : 1	Chang et Chiu Liao, 2003
		<i>Cynoscion nebulosus</i>	L : 2	Manley et al., 2014 ; 2015
			J : 0	-
	Scombridés	<i>Thunnus orientalis</i>	L : 1	Ishibashi et al., 2013
			J : 0	-
<i>Thunnus thynnus</i>		L : 0,33	Reglero et al., 2011	
		J : 0	-	

Perciformes	Scombridés	<i>Thunnus alalunga</i>	L : 0,33	Reglero et al., 2011	
			J : 0	-	
			<i>Auxis rochei</i>	L : 0,33	Reglero et al., 2011
				J : 0	-
	Moronidés		<i>Dicentrarchus labrax</i>	L : 1,5	Hatziathanasiou et al., 2002 ; Kestemont et al., 2003
				J : 0	-
Centropomidés		<i>Centropomus parallelus</i>	L : 0	-	
			J : 1	Corrêa et Cerqueira, 2007	
Siluriformes	Claridés	<i>Clarias gariepinus</i>	L : 2	Baras et d'Almeida, 2001 ; Adamek et al., 2011	
			J : 2	Al-Hafedh et Ali, 2004 ; Marimuthu et al., 2011	
		<i>Heterobranchus longifilis</i>	L : 1	Baras et al., 2014	
			J : 0	-	
	Siluridés	<i>Wallago attu</i>	L : 1	Sahoo et al., 2002	
			J : 0	-	
		<i>Silurus glanis</i>	L : 1	Król et al., 2014	
	J : 0		-		
	Bagridés	<i>Hemibagrus nemurus</i>	L : 0,5	Baras et al., 2013	
			J : 0,5	Baras et al., 2013	
	Pangasidés	<i>Pangasianodon hypophthalmus</i>	L : 1	Baras et al., 2011a	
			J : 0	-	
Pimelodidés	<i>Pseudoplatystoma punctifer</i>	L : 1	Baras et al., 2011b		
		J : 0	-		
Characiformes	Bryconidés	<i>Brycon moorei</i>	L : 2	Baras et al., 2000a, b	
			J : 0	-	
		<i>Brycon cephalus</i>	L : 1	Leonardo et al., 2008	
J : 0	-				
Pleuronectiformes	Paralichthyidés	<i>Paralichthys olivaceus</i>	L : 0	-	
			J : 1	Dou et al., 2000	
Scorpaeniformes	Anoplopomatidés	<i>Anoplopoma fimbria</i>	L : 0	-	
			J : 1	Sogard et Olla, 2000	
Salmoniformes	Salmonidés	<i>Salvelinus alpinus</i>	L : 0	-	
			J : 1	Byström et al., 2013	
Esociformes	Esocidés	<i>Esox lucius</i>	L : 1	Ziliukiene et Ziliukas, 2006	
			J : 0	-	
Gadiformes	Gadidés	<i>Gadus morhua</i>	L : 1	Puvanendran et al., 2008	
			J : 0	-	
Tetraodontiformes	Tetraodontidés	<i>Takifugu obscurus</i>	L : 1	Kang et al., 2011	
			J : 0	-	

Enfin, j'ai regroupé les facteurs susceptibles d'impacter le cannibalisme sous trois catégories : les facteurs biotiques, abiotiques et l'alimentation. Les facteurs alimentaires étant une catégorie importante, généralement étudiée indépendamment des autres, ont été répertoriés séparément des facteurs biotiques qui sont les plus fréquemment ciblés (**Figure 7**).

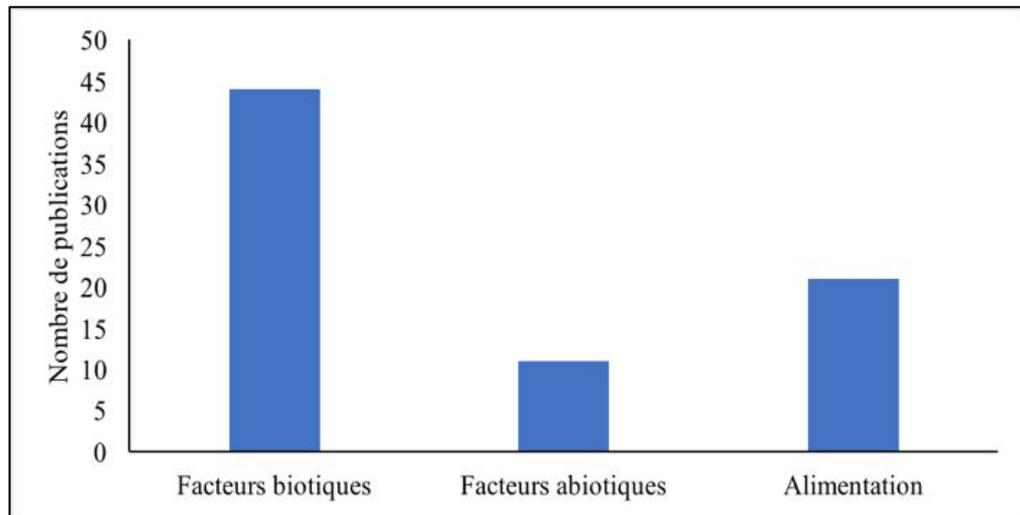


Figure 7. Nombre de publications étudiant les facteurs biotiques, abiotiques et l'alimentation sur les 61 publications traitant du cannibalisme intra-cohorte depuis 2000. *Certaines publications travaillent sur plusieurs facteurs et ont donc été référencées deux ou trois fois dans ce graphique.*

Les facteurs abiotiques regroupent des publications ciblant la turbidité de l'eau, la présence de refuge et de substrat, la température, la photopériode et l'intensité lumineuse. Les facteurs alimentaires regroupent la durée et les ratios du sevrage (passage d'un nourrissage avec des proies vivantes (par exemple, des *Artémia*) à une alimentation exclusivement composée de granulés), la composition et la qualité de la nourriture, le taux de rationnement quotidien et la fréquence de nourrissage. Enfin les facteurs biotiques réunissent les publications traitant des effets maternels, du tri des poissons, de la présence de proies ou de prédateurs, de l'âge de la proie et du prédateur, du ratio de taille entre la proie et le prédateur, du moment ou de la taille à l'éclosion, la taille, de l'hétérogénéité de taille et de la densité. Ces deux derniers facteurs sont les plus étudiés (**Figure 8**).

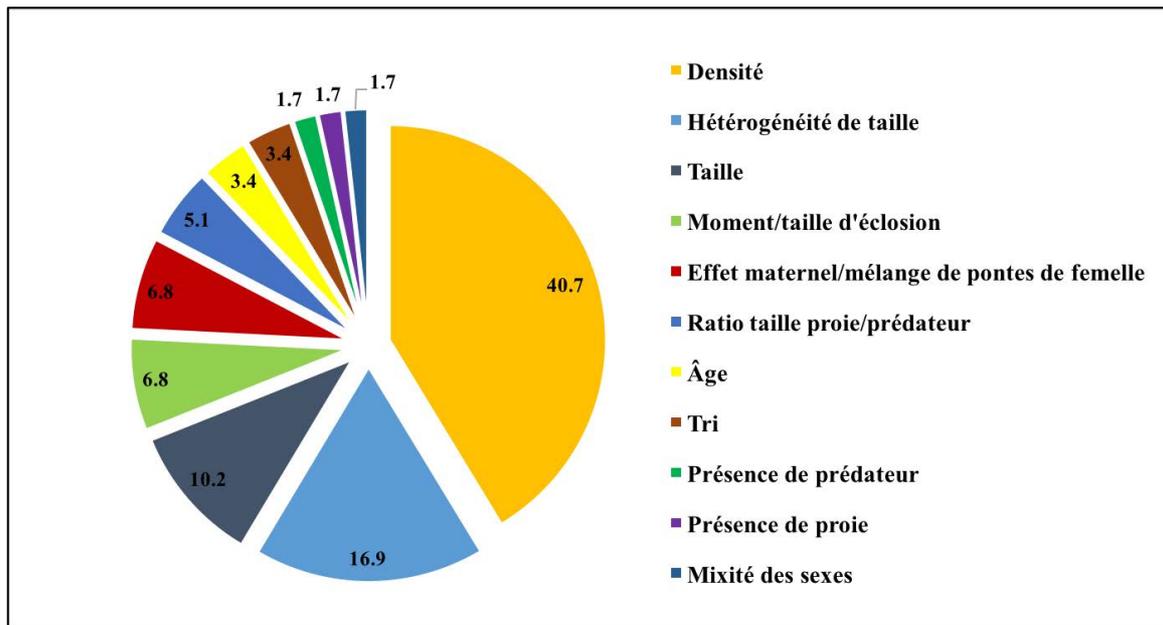


Figure 8. Pourcentage de publications étudiant les facteurs biotiques sur le cannibalisme actif intra-cohorte chez les Téléostéens.

Nous constatons, en conditions d'élevage, que le cannibalisme pourrait n'être qu'une fonction des conditions environnementales et qu'il serait induit majoritairement par la densité de poissons et l'hétérogénéité de taille entre les poissons. Cependant, des études antérieures à 2000, ont démontré que le cannibalisme pouvait être le résultat de différences génétiques (Wagner et al., 1999). En effet, une étude travaillant sur des lignées différentes a montré qu'il existait un caractère héritable du cannibalisme et que pour certaines espèces, il y avait de fortes variations individuelles à la propension d'exprimer un comportement cannibale (Amundsen et al., 1999). Cette propension peut être interprétée de deux façons différentes : soit comme une caractéristique comportementale liée à un profil comportemental individuel soit comme une spécialisation alimentaire individuelle. Ces deux interprétations mènent à deux hypothèses distinctes.

Premièrement, nous pouvons émettre l'hypothèse que la variabilité interindividuelle proviendrait de différence comportementale individuelle existant au sein d'une population. En effet, depuis plusieurs années, un concept appelé personnalité, tempérament ou encore syndrome comportemental (ces termes seront définis dans la partie III.1 de l'introduction) permet de mettre en évidence la distribution des réponses comportementales individuelles existant au sein d'une population face à une (ou des) situation(s) stressante(s). Ce concept a montré à plusieurs reprises, chez les Téléostéens, qu'il existait une réponse comportementale variable entre les individus au sein d'une même population face à la même situation. Il

permet, à l'aide de variables comportementales, de décrire des profils comportementaux différents entre les individus en les plaçant sur un continuum représentant la population. **Nous pouvons donc émettre une première hypothèse : la variabilité interindividuelle dans l'expression du cannibalisme serait due à l'existence d'un profil comportemental différent entre les cannibales et les non-cannibales.** Cette première interprétation permettrait alors d'envisager une « sélection » des non-cannibales en fonction de leur profil comportemental.

Deuxièmement, dans une même population, les individus peuvent avoir différents régimes alimentaires (Bryan et Larkin, 1972) et peuvent même se spécialiser sur un item alimentaire particulier (Curtis et al., 1995 ; Amundsen, 1997). Le cannibalisme ou le fait de consommer un congénère correspond à un régime alimentaire particulier : l'ichtyophagie intra-spécifique. Il n'a jamais été démontré, chez les Téléostéens, de bases génétiques pour la spécialisation alimentaire. La spécialisation individuelle (ou la propension différentielle à devenir cannibale et piscivore) peut aussi expliquer pourquoi certains « jumpers » chez les salmonidés deviennent piscivores stricts après être relâchés dans le milieu naturel (Damsgård et Langeland, 1994). Cela suggère que l'apparition du cannibalisme pourrait être liée à la mise en place de l'ichtyophagie qui apparaît chez tous les individus prédateurs à un moment donné où la consommation de poissons devient leur régime principal. La mise en place de l'ichtyophagie étant liée à de multiples modifications morphologiques, physiologiques et comportementales, qui sont des caractéristiques individuelles (cf. partie III.2 de l'introduction), cela pourrait expliquer la précocité de l'expression du cannibalisme chez certains individus directement liée à une variabilité interindividuelle dans la mise en place de l'ichtyophagie. **Notre seconde hypothèse est donc, que tous les individus ne deviendraient pas cannibales au même moment mais qu'ils ont tous le potentiel de le devenir à un moment (en devenant piscivores), ce qui impliquerait des problèmes de régulation du cannibalisme en milieu d'élevage.** En effet, dans ce cas, seuls les facteurs d'élevage permettraient de réguler le cannibalisme comme cela l'a déjà été montré (**Figure 7**) mais aucune « sélection » des non-cannibales ne serait possible.

En conclusion, le cannibalisme intra-cohorte, chez les Téléostéens, est majoritairement référencé en milieu d'élevage et a majoritairement été étudié en fonction de facteurs d'élevage (biotiques, alimentaires et abiotiques). Nous avons pu constater qu'aucune publication depuis 2000 ne prend en compte de variables propres à l'individu pour expliquer la propension à devenir cannibales, comme les variables

comportementales. Par conséquent, nous nous proposons dans le cadre de cette thèse, de comprendre l'origine de la variabilité comportementale interindividuelle observable dans la propension à être cannibale.

III/ Les variables comportementales individuelles

III.1. Les variations comportementales individuellement stables

Depuis plusieurs années, des différences comportementales interindividuelles ont été, d'abord remarquées puis ensuite démontrées chez les animaux domestiques et non-domestiques à travers différents contextes (Carere et Maestripieri, 2013). Dans le cadre de cette thèse, le terme contexte correspondra à une catégorie fonctionnelle de comportement (ex : l'alimentation, la reproduction, les soins parentaux, les comportements anti-prédateur ; Sih et al., 2004a) et non aux variables environnementales dans lequel le comportement s'exprime. L'étude de ces variations comportementales interindividuelles est l'un des domaines de recherche qui a pris le plus d'ampleur en biologie et en écologie comportementale lors de ces dernières années (Carere et Maestripieri, 2013). En effet, ces variations ont longtemps été considérées comme des artefacts de manipulations (Wilson, 1998) et donc non intégrables dans l'analyse des comportements. Cependant, depuis une trentaine d'années, de nombreuses études montrent que les individus d'une même espèce ou d'une même population (indépendamment de leur sexe ou de l'âge) présentent des différences comportementales sous des conditions environnementales identiques. Ces différences deviennent alors visibles et facilement mesurables quand les individus doivent faire face à des contraintes environnementales (Broom, 2001). Dans la littérature, ces variations comportementales sont référencées à l'aide de plusieurs termes entraînant parfois des confusions dans l'étude du comportement animal et des limites à l'interprétation des résultats. Nous nous proposons d'expliquer rapidement l'origine de ces confusions afin de définir chacun des termes couramment utilisés.

III.1.1. Origines des confusions dans l'utilisation de la terminologie

Les variations comportementales interindividuelles sont étudiées dans différents champs disciplinaires induisant une multiplication des termes utilisés (MacKay et Haskell, 2015). Gosling (2001) a démontré que la variété de terminologie et l'utilisation de cette terminologie dans différentes disciplines impactent négativement l'étude de ces variations.

MacKay et Haskell (2015) ont identifié trois problèmes majeurs entraînant des confusions dans la terminologie : un usage historique qui n'a jamais été discuté, un manque d'homogénéisation entre les différents champs disciplinaires et un manque de précision entre les différents niveaux de variations.

Historiquement, en éthologie appliquée, le terme « tempérament » est préférentiellement utilisé par rapport au terme « personnalité », pour éviter tout anthropomorphisme (Kilgour et Dalton, 1984 ; Gosling et John, 1999). Le « syndrome comportemental » est quant à lui associé à certaines pathologies en neurosciences (cf. Alzheimer ou maladies psychologiques, Stevens et al., 2001 ; Kruglanski et al., 2006). Ce bagage historique, fortement lié aux disciplines dans lesquelles sont utilisés ces termes amène un certain nombre de confusions. En effet, l'ensemble de ces termes est utilisé de manière différente par des éthologues, des psychologues, des neurologues ou encore des agronomes ou des vétérinaires (pour une synthèse de la littérature voir MacKay et Haskell, 2015). Enfin, le problème majeur entraînant le plus de confusion est l'utilisation de ces différents termes à l'échelle individuelle et à l'échelle populationnelle. Par exemple, la « personnalité » se réfère à un individu tandis que la « dimension de la personnalité » ou « traits de personnalité » se réfèrent à une population. Par exemple, le modèle à cinq facteurs de la personnalité chez l'homme décrit la population humaine au travers des limites culturelles et sociologiques en utilisant cinq dimensions ou traits : le « Névrosisme », l'« Agréabilité », l'« Extraversion », l'« Ouverture d'esprit » et la « Conscience ». En résumé, une « dimension de la personnalité » serait similaire à un axe de variation où la variance individuelle ne serait pas connue. Cette dimension ne peut donc être caractérisée que par la mesure au niveau de la population. Tandis que la personnalité est la résultante de ces dimensions chez un individu et donc l'unique coordonnée de cet individu dans un plan à plusieurs dimensions. Le syndrome comportemental est défini comme similaire à la personnalité ou à « la dimension de la personnalité » alors que ces deux termes définissent deux niveaux de variations différents : la personnalité est à l'échelle individuelle ce que la dimension de la personnalité est à l'échelle populationnelle. Cet exemple montre les analogies faites entre les différents termes utilisés et donc le travail nécessaire de synthèse en amont afin de redéfinir l'ensemble des concepts utilisés.

III.1.2. La terminologie couramment utilisée

Dans l'étude des variations comportementales, quatre termes sont principalement utilisés : « tempérament », « personnalité », « syndrome comportemental » et « coping style ». Nous nous proposons dans cette partie de revenir sur les définitions de chacun de ces termes et de conclure à l'aide d'un schéma intégratif inspiré de MacKay et Haskell (2015).

a) Le tempérament

Le tempérament est l'ensemble des différences comportementales interindividuelles stables dans le temps et/ou à travers différentes situations (Réale et al., 2007). Une situation est définie comme un ensemble de conditions environnementales données dans un espace-temps défini (Sih et al., 2004a). Une situation donnée peut évoluer à différents niveaux le long d'un gradient environnemental (ex : différents niveaux de risque de prédation ; Sih et al., 2004a). Dans la définition, le mot « stable » n'implique pas que la mesure du comportement ne peut pas changer avec l'âge ou les conditions environnementales, mais que les différences entre les individus se maintiennent (Réale et al., 2007). Le tempérament est le plus souvent considéré à l'échelle individuelle mais il peut être étendu au niveau populationnel. Le terme « tempérament » est majoritairement utilisé dans les sciences agricoles car plusieurs tests mesurant le bien-être animal se sont appuyés sur des tests couramment utilisés pour étudier le tempérament (Forkman et al., 2007). Ce terme est très peu utilisé dans les champs disciplinaires traitant des premiers stades de vie et plus généralement du développement (MacKay et Haskell, 2015).

b) La personnalité

Dans de nombreux cas, la personnalité est considérée comme synonyme de tempérament (Gosling, 2001 ; Bell 2007). La personnalité, décrite à l'échelle individuelle, est définie comme l'ensemble des réponses comportementales stables à un ou plusieurs stimuli dans différents contextes et non dans différentes situations environnementales (Stamps et Groothuis, 2010). Contrairement au tempérament, la personnalité est étudiée au travers des catégories fonctionnelles de comportement quelles que soit les conditions environnementales, ce qui implique que « personnalité » et « tempérament » ne sont pas totalement synonymes. A l'échelle populationnelle, on parle de « traits de personnalités » (MacKay et Haskell, 2015) définis comme des variables comportementales mesurant le comportement dans plusieurs contextes différents, qui peuvent varier entre les individus dans une population donnée mais

rester constantes dans le temps pour un individu (Biro et Stamps, 2008). Un trait de personnalité est donc une caractéristique comportementale de la population résultante des variations individuelles quant à ce comportement. Ainsi, Sih et al. (2004b) n'utilisent les traits de personnalité qu'à travers les contextes. A l'échelle individuelle, la personnalité est un concept complexe car il nécessite des mesures répétées d'un comportement identifié chez un individu à différents pas de temps et au travers de différents contextes. En effet, l'étude de la personnalité à différents moments du développement de l'individu apparaît plus compliquée car elle implique un suivi à long terme d'un même individu (Bell et al., 2009). Elle se concentre sur le comportement d'un individu par rapport à un autre, plutôt que sur la valeur absolue de la variable comportementale mesurée à un moment donné.

c) Le syndrome comportemental

Un syndrome comportemental est défini comme une suite de comportements corrélés entre eux à travers différentes situations et différents contextes en prenant en compte les individus d'une population (Sih et al., 2004a ; Bell, 2007 ; Dingemanse et al., 2007). Autrement dit, les individus d'une population répondent chacun de la même manière à un stimulus similaire dans deux ou plusieurs contextes différents et/ou situations différentes, mais les différences interindividuelles de réponse sont maintenues. Dans les syndromes comportementaux, les individus présentent un « type comportemental » (exemple : plus agressif versus moins agressif ; Sih et al., 2004a ; Dingemanse et al., 2010). Les syndromes comportementaux représentent une fonction de relation entre deux dimensions, au minimum, différentes dans une population et ne sont donc visibles qu'à l'échelle populationnelle. Ils ne peuvent, par conséquent, être étudiés que dans un cas de contextes multiples avec deux axes de variations, au minimum. Leur existence a été démontrée chez un certain nombre d'animaux comme par exemple chez l'épinoche (Huntingford, 1976), la mésange charbonnière (*Parus major* ; Drent et al., 2003), la brebis (*Ovis canadensis* ; Réale et Festa-Bianchet, 2003), une araignée (*Dolomedes triton* ; Johnson et Sih, 2005) et le calmar (*Euprymna tasmanica* ; Sinn et Moltschaniwskyj, 2005).

Les trois termes définis ci-dessus se réfèrent au comportement uniquement. En effet, « personnalité » et « tempérament » font référence à la stabilité du comportement chez un individu à travers différents contextes, situations et/ou à travers le temps et le « syndrome comportemental » permet de mettre en évidence les corrélations entre des traits comportementaux selon différents contextes et/ou différentes échelles de temps.

d) Les « coping styles »

Un quatrième concept, le « coping style » permet l'intégration de traits comportementaux et de traits physiologiques, à l'échelle individuelle et donc intègre des données de personnalité et des variables physiologiques. Chez les animaux, incluant les Téléostéens, les réponses comportementales individuelles différentes face aux contraintes environnementales sont souvent associées à des différences physiologiques (Øverli et al., 2007 ; Castanheira et al., 2015). Plusieurs de ces associations entre traits comportementaux et physiologiques ont été décrites comme stables sous des conditions stressantes et sont représentatives des « coping styles » et caractéristiques d'une population (Koolhaas et al., 1999). Classiquement, deux profils comportementaux d'individu sont observés en fonction de leurs réponses face à la situation stressante : les proactifs et les réactifs. Les proactifs ont une réponse de type « combat ou fuite » (« fight or flight ») présentant des comportements territoriaux et agressifs alors que les réactifs ont une réponse de type « immobile et cachée » (« freeze and hide ») avec des comportements d'immobilité et de faibles niveaux d'agressivité (**Tableau 2** ; Koolhaas et al., 1999 ; Castanheira et al., 2015). Cependant, il est important de noter que la distinction entre deux coping styles ne doit pas être interprétée comme une distribution binomiale de la population. En effet, dans la plupart des espèces, il y a une distribution continue des réponses avec une majorité d'individus qui exprime des réponses intermédiaires (Castanheira et al., 2015).

Tableau 2. Différences comportementales et physiologiques entre les individus proactifs et réactifs chez les Téléostéens face à une situation stressante.

*HHI : Axe Hypothalamo–Hypophyso–Interrénalien. D'après Castanheira et al., 2015.

	Proactif	Réactif	Références
Caractéristiques comportementales			
Fuite active face à l'élément stressant	+	-	Silva et al., 2010 ; Martins et al., 2011, Brelin et al., 2005 ; Laursen et al., 2011
Prise alimentaire	+	-	Martins et al., 2005a, b, 2006a, b ; van de Nieuwegiessen et al., 2008
Motivation alimentaire	+	-	Øverli et al., 2007 ; Kristiansen et Fernö, 2007
Prise de risque et exploration	+	-	Huntingford et al., 2010 ; Øverli et al., 2006a, MacKenzie et al., 2009 ; Millot et al., 2009
Agressivité	+	-	Øverli et al., 2004, 2005 ; Castanheira et al., 2013a, b
Sociabilité	-	+	Magnhagen, 2007 ; Magnhagen et Staffan, 2005 ; Magnhagen et Bunnefeld, 2009
Sensibilité aux stress environnementaux	-	+	Höglund et al., 2008
Plasticité, Flexibilité, Formation de routine	-	+	Chapman et al., 2010 ; Ruiz-Gomez et al., 2011
Caractéristiques physiologiques			
Réaction HHI*	-	+	Castanheira et al., 2013a ; Øverli et al., 2006b ; Trenzado et al., 2003
Réaction du système sympathique	+	-	Schjolden et al., 2006 ; Verbeek et al., 2008 ; Barreto et Volpato, 2011
Réaction du système parasympathique	-	+	Verbeek et al., 2008 ; Barreto et Volpato, 2011
Modulation hormonale	-	+	Leblanc et al., 2012
Consommation d'oxygène	+	-	Herrera et al., 2014 ; Killen et al., 2011 ; Martins et al., 2011
Disfonctionnement du myocarde	-	+	Johansen et al., 2011
Plasticité neuronal	-	+	Johansen et al., 2012
Immunité	+	-	Kittilsen et al., 2012

En conclusion, même s'il existe des différences entre les définitions décrites ci-dessus, l'ensemble de ces termes correspondent à des variations comportementales (et/ou physiologiques) interindividuelles. Ils se recoupent en certains points et peuvent être regroupés dans une figure permettant une représentation globale des définitions citées ci-dessus (**Figure 9**).

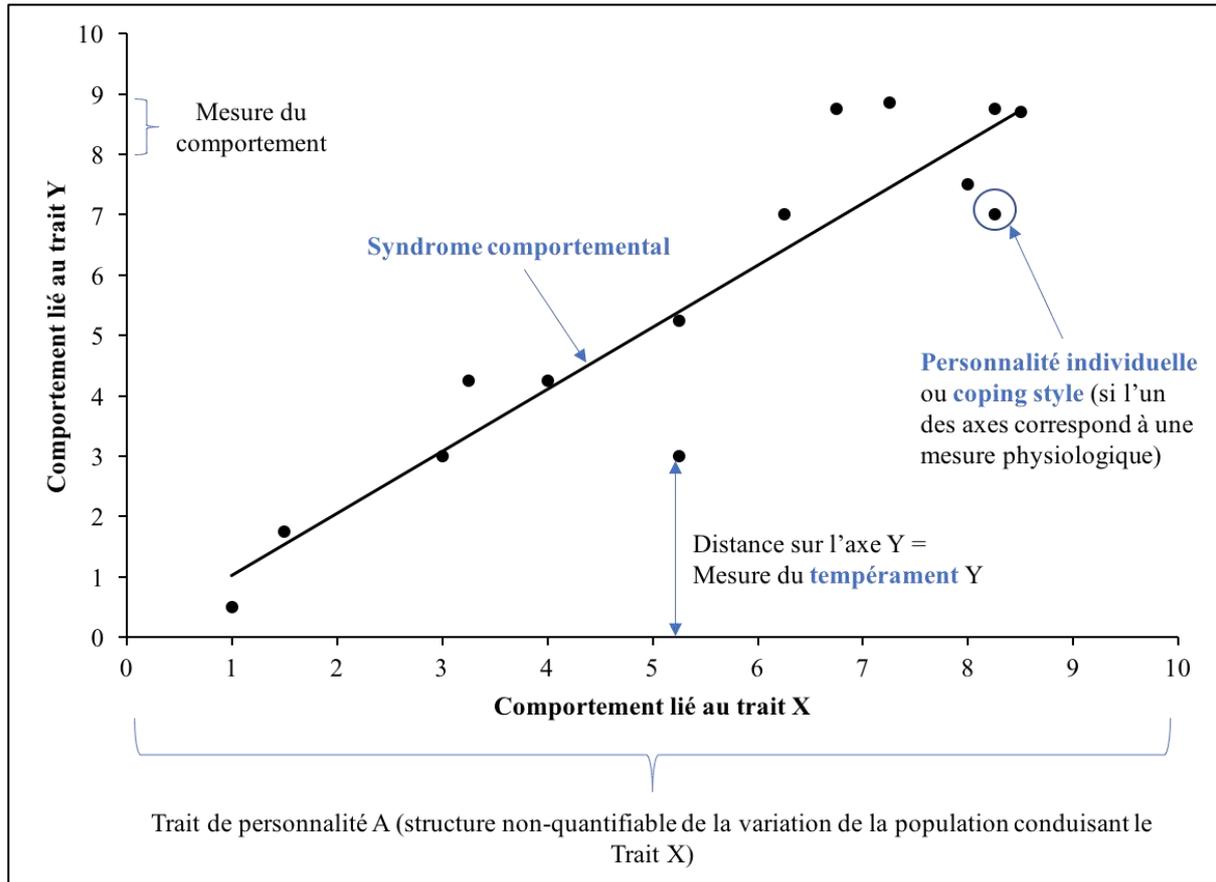


Figure 9. Schéma résumant le tempérament, la personnalité, le syndrome comportemental, et le coping style dans une population hypothétique avec deux structures de variation comportementale où chaque point représente un individu.

Schéma d'après MacKay et Haskell, 2015.

Quel que soit le concept utilisé (personnalité, tempérament, syndrome comportemental ou coping style) pour décrire la variabilité comportementale interindividuelle, il est toujours divisé en cinq axes. Nous allons donc décrire ces cinq axes et préciser les tests couramment utilisés chez les Téléostéens ainsi que les variables de sortie utilisées pour évaluer les réponses dans chacun des contextes ou des situations.

III.1.3. Les cinq axes de la personnalité et les variables de sortie utilisées chez les Téléostéens

Des synthèses récentes sur la personnalité animale (Gosling, 2001 ; Réale et al, 2007) ont souligné un manque de standardisation des méthodes utilisées pour quantifier les axes comportementaux. De nombreuses mesures sont utilisées pour décrire un seul axe de personnalité ou la même mesure est utilisée pour quantifier différents traits de la personnalité (Conrad et al., 2011). De nouveau, ce manque d'homogénéité dans la littérature nécessite une

synthèse des tests utilisés afin de les associer au bon axe de la personnalité. Nous allons donc décrire les cinq axes de la personnalité : l'audace, l'exploration, l'activité, l'agressivité et la sociabilité, et les illustrer à l'aide de tests couramment utilisés chez les Téléostéens.

a) L'audace

L'audace est l'un des deux axes les plus étudiés avec l'exploration. Il est une mesure de la réaction d'un individu face à une situation perçue comme dangereuse, comme la présence de prédateurs, par exemple (Réale et al., 2007). Il a été constaté que les variables utilisées pour évaluer l'audace (**Tableau 3**) sont également utilisées pour évaluer d'autres traits de personnalité (l'exploration, l'agressivité et l'activité). Par conséquent, Toms et al. (2010) considèrent la mesure de réaction à la nouveauté comme le meilleur outil pour caractériser l'audace. L'axe classiquement appelé « audace-timidité » (« boldness-shyness ») a été référencé chez de nombreuses espèces, dont les Téléostéens (Conrad et al., 2011). Par exemple, des différences individuelles stables lors de l'approche d'un individu vers un potentiel prédateur pour acquérir de l'information concernant son niveau de dangerosité (Pitcher et al., 1986) ont été montrées chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus* ; Bell et al., 2010), le poisson zèbre (*Danio rerio* ; Dugatkin et al., 2005), le guppy (*Poecillia reticulata* ; Dugatkin, 1991) et le vairon (*Phoxinus phoxinus* ; Magurran, 1986). Il a été montré une stabilité ontogénétique de l'audace variable entre les populations selon les ressources alimentaires présentes dans l'habitat (Bell et Stamps, 2004) et selon le régime alimentaire (Brown et al., 2005). Chez la perche, des individus classés comme timides (« shy »), en présence de congénères timides vont devenir plus audacieux, et à l'inverse, les individus classés comme audacieux (« bold ») vont avoir, en présence de congénères audacieux, tendance à prendre moins de risques (Magnhagen et Staffan, 2005). Ces résultats démontrent une certaine plasticité individuelle au sein de cet axe. Enfin, il est important de noter que les individus audacieux modifient moins leurs comportements dans des contextes différents contrairement aux individus timides (Magnhagen et Bunnefeld, 2009).

b) L'exploration

L'étude de l'exploration permet de classer les individus selon leurs réactions à la nouveauté. Les variables de sortie utilisées pour évaluer l'exploration sont similaires à celles utilisées pour l'audace (**Tableau 3**). Cependant, l'exploration se distingue de l'audace par le fait que celle-ci peut être exprimée en l'absence de prédateur ou tout autre stimulus

potentiellement dangereux. Des différences stables dans l'exploration ont été montrées, entre autres, chez les Cichlidés, Cyprinidés, et les Salmonidés (Conrad et al., 2011). Les conséquences de différences individuelles concernant cet axe de la personnalité peuvent avoir des répercussions au niveau de la population. Chez le fondule barré (*Rivulus hartii*), la latence pour sortir d'un refuge vers un nouvel environnement permet de prédire la dispersion des individus dans le milieu naturel (Fraser et al., 2001). En effet, plus les individus explorent rapidement leur nouvel environnement, plus ils vont se disperser rapidement dans le milieu naturel.

c) L'activité

L'activité, souvent étudiée simultanément avec un autre axe (audace ou exploration), est mesurée par la durée de mouvement d'un individu sur une période de temps et représente par conséquent son niveau général d'activité (Réale et al., 2007). L'activité est désormais considérée comme un axe à part entière de la personnalité (Réale et al., 2007) avec une mesure de fréquence ou de quantité de mouvements dans un environnement sécurisé et familier (**Tableau 3**). La variabilité comportementale interindividuelle a également été démontrée au niveau de l'activité chez *Sebastes auriculatus* (Lee et Berejikian, 2008) et chez *Pomacentrus spp* qui ajustent leurs activités journalières en fonction de la température (Biro et al., 2010). Par ailleurs, le niveau d'activité est souvent corrélé au niveau métabolique de chaque individu, par exemple chez le saumon (*Salmo salar* ; Cutts et al., 1998), l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus* ; Cutts et al., 2001) ou encore le bar (*Dicentrarchus labrax* ; Killen et al., 2011).

d) L'agressivité

Le comportement agressif apparaît dans une grande variété de contextes (compétition alimentaire, défense d'un territoire, reproduction, défense du nid) et à différents stades de développement (Conrad et al., 2011). Chez les Téléostéens, l'agressivité est mesurée le plus souvent dans le cadre de la compétition alimentaire ou de la défense du territoire (**Tableau 3**). L'agressivité a souvent été étudiée en relation avec les autres axes de la personnalité (Conrad et al., 2011). Une stabilité de ce comportement à différents âges a été démontrée chez *Lucania goodei* (McGhee et Travis, 2010) et l'ayu (*Plecoglossus altivelis* ; Katano et Iguchi 1996). Pour d'autres espèces comme le cichlidé à tête de lion (*Steatocranus casuarius*), les comportements observés lors d'une interaction agressive ne sont pas stables à 4-5,5 mois mais le sont à 12 mois (Budaev et al., 1999). Par ailleurs, chez l'épinoche, l'agressivité seule ne

semble pas stable dans le temps mais la corrélation entre l'agressivité et l'audace apparaît comme stable dans le temps (Bell et Stamps, 2004).

e) La sociabilité

La sociabilité est une réaction individuelle face à un congénère différente de celle de l'agressivité (qui est un axe à part entière de la personnalité) (**Tableau 3**). La sociabilité est souvent étudiée dans un contexte de formation de « shoal » (Krause et al., 2000). Le comportement d'un individu dans la formation de ce groupe de poissons est analysé. Un individu ayant tendance à rester dans le groupe sera considéré comme social et à l'inverse un individu ayant tendance à s'éloigner du groupe sera considéré comme asocial (Krause et al., 2000).

Tableau 3. Variables utilisées pour évaluer les cinq axes de la personnalité.

Axe de la personnalité	Variables utilisées pour évaluer l'axe chez les Téléostéens	Bibliographie
Audace	Latence à approcher un nouvel objet Latence à manger une nouvelle nourriture Latence à explorer un nouvel environnement Temps d'émergence d'un abri vers un environnement familier Inspection d'un prédateur	Frost et al., 2007 ; Sundström et al., 2004 ; Fraser et al., 2001 ; Brown et al., 2005 ; Dugatkin et al., 2005
Exploration	Latence à approcher un nouvel objet Latence à manger une nouvelle nourriture Latence à explorer un nouvel environnement	Réale et al., 2007 ; Conrad et al., 2011
Activité	Distance parcourue Durée de mouvement sur une période donnée	Ferrari et al., 2014 ; Colchen et al., 2017
Agressivité	Latence avant la première attaque ou poursuite Nombre d'attaques ou de poursuites Latence avant un combat Nombre de combats	Benus et al., 1992 ; Verbeeck et al., 1996 ; Bell et Stamps, 2004 ; Carere et al., 2005 ; Reyes-Tomassini, 2009
Sociabilité	Nombre de comportements d'attraction Nombre de comportements d'évitement	Réale et al., 2007

Chez les Téléostéens, les dispositifs utilisés pour étudier ces cinq axes de la personnalité sont généralement des adaptations des dispositifs développés chez les mammifères. Le **Tableau 4** regroupe les dispositifs classiquement utilisés chez les Téléostéens pour chacun des axes et la **Figure 10** les illustre. Ce tableau permet de mettre en évidence qu'un même dispositif peut être utilisé pour caractériser plusieurs axes de la personnalité.

Tableau 4. Dispositifs utilisés pour caractériser chacun des axes de la personnalité.
 1. *Audace* ; 2. *Exploration* ; 3. *Agressivité* ; 4. *Sociabilité* ; 5. *Activité*

Tests	1	2	3	4	5	Bibliographie
Test en open-field	x	x			x	Adriaenssens et al., 2012 ; Ferrari et al., 2014
Labyrinthe en T		x			x	Vignet et al., 2013 Péan et al., 2013
Labyrinthe en croix	x	x			x	Pasquet et al., 2015
Labyrinthe en Z	x	x			x	Ferrari, 2014
Interaction dyadique	x		x			Sundström et al., 2004
Test du miroir			x			Höjesjö et al., 2011 ; Adriaenssens et al., 2012 ; Chervet et al., 2011
Test de contention	x	x				Castanheira et al., 2013 ; Ferrari et al., 2014
Test de fuite	x	x			x	Millot et al., 2009
Test de l'objet nouveau	x	x	x		x	Sundström et al., 2004 ; Chervet et al., 2011 ; Höjesjö et al., 2011 ; Adriaenssens et al., 2012 ; Castanheira et al., 2013 ; Pasquet et al., 2015
Test de reprise de l'exploitation des ressources alimentaires		x				Castanheira et al., 2013
Test d'exploration		x				Chervet et al., 2011
Test d'attraction vers les congénères				x		Krause et al., 2000

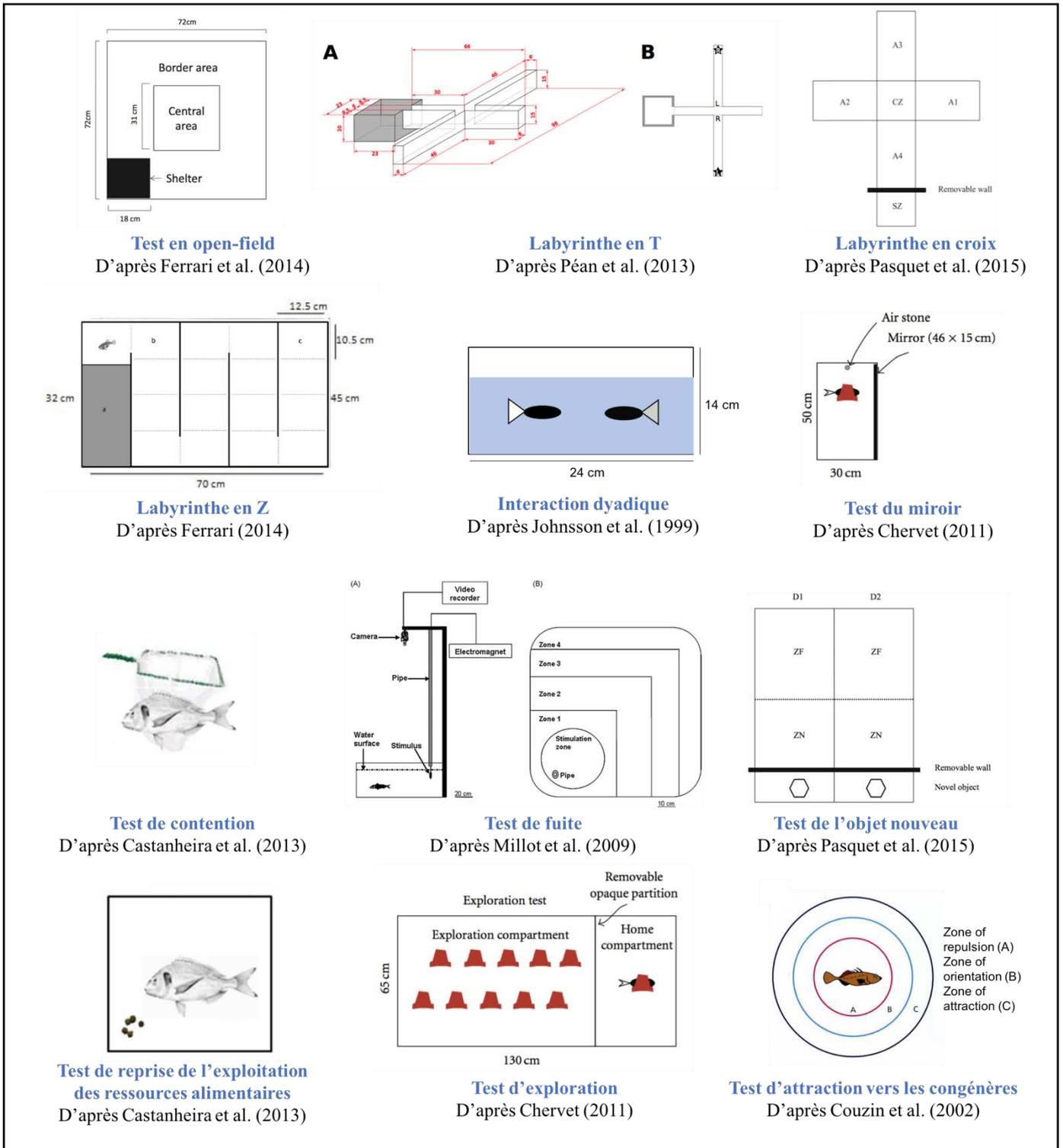


Figure 10. Illustration des différents dispositifs utilisés pour évaluer la personnalité.

Pour conclure, la variabilité comportementale individuellement stable a été démontrée de nombreuses fois chez les Téléostéens. Malgré la diversité des termes utilisés, tous permettent de définir des variations comportementales individuelles ou populationnelles. Au regard de la littérature dans ce domaine, nous émettons

l'hypothèse que le cannibalisme pourrait être lié à ces variations individuelles. En effet, nous avons vu, dans la partie précédente de cette introduction, qu'un cannibale possède des aptitudes particulières lui permettant de chasser et tuer ces proies. Nous pouvons supposer que ces aptitudes seraient directement liées aux variations individuelles comportementales, et donc plus précisément à la personnalité. Nous supposons qu'un individu téméraire, agressif aurait plus tendance à être un cannibale tandis qu'un individu peu téméraire, non agressif et social serait non-cannibale. Le statut de cannibale pourrait donc correspondre à une personnalité différente d'un non-cannibale.

Par ailleurs, nous avons proposé l'hypothèse de la mise en place de l'ichtyophagie précoce chez certains individus comme hypothèse alternative à celle de la personnalité. Chez une espèce piscivore, tous les individus seraient donc potentiellement cannibales, du fait que tous deviennent piscivores à un moment donné. L'ichtyophagie est un comportement prédateur particulier qui nécessite des ajustements comportementaux de la part du prédateur au cours de son développement. Par conséquent, nous détaillerons la prédation et le comportement prédateur dans le règne animal et plus précisément chez les Téléostéens. Puis, nous nous proposons de souligner l'existence d'une variabilité individuelle dans la mise en place de l'ichtyophagie, au sein d'une même population.

III.2. La prédation et les variabilités interindividuelles

III.2.1. Définition et généralités sur la prédation

La prédation est un ensemble de comportements par lesquels un animal dépense de l'énergie pour localiser, capturer et tuer une proie vivante (Curio, 1976). Chaque acte comportemental durant la prédation a donc des coûts (en termes d'énergie mais aussi de risques pour le prédateur) et des bénéfices (énergie récupérée de la proie). La prédation peut intégrer la théorie du fourragement optimal dans lequel de nombreux modèles assument que les proies peuvent être classées selon leur profitabilité pour le prédateur (Werner et Hall, 1974 ; Elnor et Hughes, 1978 ; Dunkin et Hughes, 1984). Dans ce cadre, la sélection de proies est influencée par plusieurs facteurs incluant le niveau de satiété (Beukema, 1968), le risque de prédation (Croy et Hughes, 1991) et l'expérience liée à l'apprentissage de la capture (Thomas, 1977 ; Cunningham et Hughes, 1984 ; Croy et Hughes, 1990). L'expérience et l'apprentissage peuvent particulièrement influencer les techniques utilisées par le prédateur pour attraper, capturer et manipuler une proie, comme par exemple chez le crabe (*Carcinus*

maenas) manipulant une moule (*Mytilus edulis*) (Cunningham et Hughes, 1984), chez l'épinoche (Croy et Hughes, 1990) ou chez l'Achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides* ; Nyberg, 1971). Cette expérience a pour conséquence la mise en place d'une séquence comportementale efficace nécessaire à la réalisation de la prédation. La prédation induit en amont une recherche active d'une proie, et une fois celle-ci repérée, une série de comportements caractérisant la prédation, plus ou moins variables selon les espèces (Curio, 1976), peut se mettre en place : des orientations, des approches, puis une attaque et enfin la capture (Curio, 1976). En ce qui concerne la mise en place d'une telle série comportementale, le cannibalisme est équivalent à un comportement de prédation. En effet, il implique une prédation active avec les mêmes comportements (orientation, approche, capture et ingestion de la proie), allant de pair avec des capacités de détection et d'évitement des cannibales par les proies (Baras, 1998). Cette séquence comportementale est applicable à l'ensemble des espèces prédatrices et piscivore et, par conséquent, des espèces cannibales avec tout de même quelques spécificités propres aux Téléostéens.

III.2.2. Développement de la prédation chez les Téléostéens

Les changements dans le comportement prédateur à travers les différents stades de développement sont communs chez les prédateurs généralistes (Tourinho et al., 2016) mais ils sont indispensables chez les espèces plus spécialistes, ce qui est le cas des Téléostéens piscivores. En effet, ceux-ci n'ont pas le même régime alimentaire au cours de leur développement. Il y a, à un moment donné dans le développement de l'animal, un changement de régime alimentaire, qui a été particulièrement bien étudié chez les Téléostéens piscivores (Mittelbach et Persson, 1998). Cette transition alimentaire est référencée, entre autres chez l'Achigan à grande bouche (Olson, 1996 ; Garcia-Berthou, 2002), la Gambusie *Gambusia affinis* (Garcia- Berthou, 1999), le crapet-soleil *Lepomis gibbosus* (Garcia-Berthou et Moreno-Amich, 2000), le brochet (Hart et Hamrin, 1988), la perche (Heermann et Borcharding, 2013) et le sandre (Persson et Brönmark, 2002). Ces Téléostéens piscivores consomment lors des premiers stades de vie, des petites proies comme du zooplancton ou des invertébrés benthiques avant de modifier leurs régimes alimentaires vers les poissons (l'ichtyophagie) (Mittelbach et Persson, 1998). La mise en place du comportement piscivore s'accompagne de modifications morphologiques, physiologiques et comportementales permettant la capture de la proie et sa digestion. En effet, le comportement du prédateur doit s'adapter afin de pouvoir réaliser la séquence comportementale complète, la morphologie doit

se modifier afin de pouvoir capturer et manipuler de nouvelles proies, et la physiologie doit évoluer afin de pouvoir les digérer.

Premièrement, l'une des conditions de la mise en place du comportement piscivore est l'existence d'une différence de taille entre le prédateur et sa proie (Dörner et Wagner, 2003). Chez les Téléostéens, la taille des poissons capturés augmente avec la taille du prédateur (Mittelbach et Persson, 1998). Selon les espèces, la taille maximale de la proie est comprise entre 35 et 70% de la taille du prédateur, et la taille minimale est comprise entre 5 et 25% (Mittelbach et Persson, 1998 ; Lundvall et al., 1999 ; Persson et al., 2000). De plus, les poissons les plus grands à la fin de leur première année de vie sont, en général, les premiers à devenir piscivores (Mittelbach et Persson, 1998), leur conférant un avantage au niveau de la croissance et par conséquent, augmentant l'hétérogénéité de taille dans la population. Dans un contexte d'élevage mono-spécifique, chez une espèce cannibale, le passage précoce à l'ichtyophagie de certains individus pourrait s'accompagner d'un passage précoce au cannibalisme et de ce fait leur conférerait également un avantage en termes de croissance. En élevage, ces poissons avec une croissance plus importante sont classiquement appelés « jumpers ». Ce scénario n'est possible que si l'hétérogénéité de taille entre les individus appartenant à la même cohorte est suffisante.

Cette différence de taille associée à la mise en place de l'ichtyophagie s'accompagne également de modifications morphologiques et physiologiques. Au niveau physiologique, il a été montré chez la bonite (*Sarda orientalis*) que juste après l'éclosion, le système digestif est immature alors qu'il se différencie en un système digestif de type larvaire à la première alimentation exogène (qui est constituée de rotifères et/ou d'*Artémia*) (Kaji et al., 2002). De plus, les auteurs précisent qu'il n'y a aucune larve de poisson présente dans l'estomac des larves de bonite à cet âge. Cependant, à partir du deuxième jour, les glandes gastriques commencent à apparaître et l'estomac commence à se transformer pour devenir totalement fonctionnel au troisième jour post-éclosion. Les auteurs précisent que ce développement peut sembler précoce étant donné que la morphologie externe est immature à cet âge, mais suggèrent que cette précocité serait due à la transition vers l'ichtyophagie chez cette espèce prédatrice. Les modifications de la morphologie du prédateur, ont principalement été observées dans le cadre d'études sur le cannibalisme (Hecht et Appelbaum, 1988 ; Otterå et Folkvord, 1993 ; Baras, 2012). La bouche et les yeux sont les deux éléments anatomiques principalement étudiés. Les dimensions de la bouche qui sont considérées chez les larves de Téléostéens sont la largeur de la bouche et l'ouverture maximale de celle-ci (Baras, 2012).

Cependant, la mesure de l'ouverture maximale de la bouche est controversée du fait que l'expérimentateur peut forcer l'ouverture et ainsi surestimée cette ouverture maximale. Baras (2012) propose donc une méthode alternative : un retrait rapide de l'eau où se situe la larve, lui fait ouvrir la bouche. Chez les larves, l'ouverture maximale de la bouche forme généralement un angle de 90° (Baras, 2012). Les études sur les yeux sont en lien avec les capacités de détection des proies. En 1999, en se basant sur plusieurs études, Jourdan a réalisé une chronologie de la formation de la rétine par rapport à l'apparition du comportement alimentaire et social chez la perche (d'après Otten, 1980 ; Guma'a, 1982 ; Vlavonou, 1996) et chez le bar (d'après Barnabé, 1975 ; Katavic et al., 1989 ; Mani-Ponset et al., 1993). Chez la perche, l'apparition des premiers comportements sociaux et les premiers cas de cannibalisme (entre 14 et 21 jours post-éclosion) apparaissent une fois que la couche des cônes simples est différenciée (permettant la perception de la lumière) et que la rétine est pigmentée. Lorsque les premiers cas de cannibalisme sont visibles, il y a une multiplication des cônes simples (photorécepteurs) et une augmentation de la distance de réaction du cannibale par rapport au mouvement des proies. Chez le bar, l'apparition des premiers comportements sociaux et le cannibalisme apparaissent plus tard (vers 30 jours post-éclosion) lorsque la rétine est plus développée (rétine à 10 couches pigmentée, assise de cônes simples différenciée, multiplication des cônes simples, établissement des connexions synaptiques, et formation des cônes jumeaux). En effet, chez le bar, le cannibalisme commence lorsque l'acuité visuelle est proche de celle de l'adulte contrairement à la perche, où le cannibalisme commence 10 à 15 jours plus tôt. Chez les Percidés, la rétine n'aurait pas besoin d'être complètement fonctionnelle pour permettre l'ichtyophagie, ce qui pourrait expliquer la transition rapide d'un régime zooplanctonophage à un régime piscivore.

Les changements du comportement prédateur au cours du développement (dus aux transitions alimentaires) sont fréquents chez les Téléostéens piscivores et se font à plusieurs niveaux. Tout d'abord, lors de la mise en place de la prédation, il est nécessaire de pouvoir détecter et identifier les proies. La détection fait appel aux organes des sens, dont la prédominance varie d'une espèce à l'autre. Chez les Salmonidés, les Cichlidés ou encore les Percidés, la vision est le principal mode de détection (Baras, 1998) tandis que chez les Siluriformes, la vision a une importance réduite par rapport à la chémoréception, au toucher par les barbillons ou à la détection de vibrations (Hecht et Appelbaum, 1988 ; Baras, 1998). La mise en place des organes des sens au cours de l'ontogénèse est progressive (Hubbs et Blaxter, 1986). Généralement, les yeux de la plupart des espèces au moment de la première

alimentation exogène ne sont composés exclusivement que de cônes qui sont des récepteurs photosensibles permettant la vision des couleurs (O'Connell, 1981 ; Kamaszewski et Ostaszewska, 2015). Les cellules en bâtonnets conditionnant l'adaptation à la lumière et à l'obscurité, de même que les réponses rétinomotrices et la perception des mouvements n'apparaissent que plus tard (Branchek et Bremiller, 1984). Elles permettent dans des conditions de visibilité réduites de percevoir une proie potentielle à une distance plus importante. Compte tenu de la mise en place progressive des organes des sens au cours de l'ontogénèse, le mode de détection des prédateurs par les larves peut différer de celui utilisé par les juvéniles ou les adultes (Baras, 1998). Ensuite, il est important de noter qu'il existe des modifications au niveau du type d'attaque chez les Percidés (Houde, 2001 ; Turesson et al., 2002) qui seront détaillées dans le partie *Matériel et méthodes* de cette thèse lors de la présentation du modèle biologique, le sandre. Enfin, le comportement du prédateur n'est pas le seul à être modifié lors du passage à l'ichtyophagie. En effet, il existe chez les proies des mécanismes de défenses individuels ou collectifs. Au niveau individuel, il existe des postures de défense en « J » typiques chez les larves de *Seriola quinqueradiata* permettant d'augmenter la surface corporelle apparente limitant ainsi le risque de prédation (Sakakura et Tsukamoto, 1996). Une posture en « C » est également décrite chez les larves de plusieurs espèces confrontées à des prédateurs (synthèse dans Eaton et DiDomenico, 1986). La défense des proies peut également être biochimique ou morphologique avec la présence de rayons dorsaux épineux par exemple (voir Baras, 1998). Au niveau collectif, les individus peuvent se regrouper pour former un « shoal » ou « school » (en fonction de la polarisation (mouvements et accélération synchronisés) du groupe ou non) permettant une défense efficace face aux prédateurs en créant un « effet de confusion » (Landeau et Terborgh, 1986).

Le cannibalisme étant une prédation intra-spécifique, l'intégration de l'ensemble de ces modifications chez les espèces ayant une transition alimentaire vers l'ichtyophagie permettrait de mieux comprendre l'apparition du cannibalisme dans un contexte d'élevage mono-spécifique. Par exemple, l'apparition de jumpers dans les bassins serait liée à une précocité individuelle dans la mise en place de la prédation (Mittelbach et Persson, 1998), à condition qu'il existe une variabilité interindividuelle dans la mise en place de la prédation au sein d'une population.

III.2.3. La variabilité interindividuelle dans la mise en place de la prédation

L'ichtyophagie ne se met pas en place en même temps chez tous les individus. Par exemple, en milieu naturel, la mise en place de l'ichtyophagie chez la perche est très flexible en fonction des individus et est facilitée par une croissance rapide (Buijse, 1992). Le shift majeur vers l'ichtyophagie apparaît lorsque les perches mesurent entre 10 et 20 cm (Buijse et Van Densen, 1992). Cependant, tous les individus d'une même région ne font pas ce shift en même temps car il est dépendant de la densité et de la composition du zooplancton par rapport à la densité et la qualité de poissons présents dans le milieu. Par conséquent, lors de la première année de vie des perches, la mise en place de l'ichtyophagie différentielle entre les individus entraîne une distribution bimodale de la taille des poissons dans la population (Van Densen, 1985 ; Buijse et Van Densen, 1992). Cette différence de croissance est sexe-dépendante. En effet, il semblerait que les perches femelles deviennent piscivores avant les mâles, accentuant la différence de taille entre les deux sexes. De plus, les perches qui ne sont pas devenues piscivores lors de leur seconde année deviendront piscivores plus tard (à 2 ou 3 ans) cela pouvant avoir d'importantes conséquences sur leur croissance. Cette mise en place plus tardive de l'ichtyophagie ne serait pas liée à l'absence de capacité (morphologique ou physiologique) pour réaliser le shift vers l'ichtyophagie mais serait liée à l'absence de changement comportemental nécessaire pour effectuer ce shift : passage d'une chasse solitaire à une chasse en groupe pour capturer une proie de type poisson (Thorpe, 1977). Cet exemple, permet de mettre en évidence que le shift vers l'ichtyophagie entraîne une modification comportementale, à l'échelle individuelle, majeure et donc que tous les individus ne sont pas aptes à réaliser ce changement en même temps. Enfin, la perche étant une espèce cannibale, la mise en place précoce de l'ichtyophagie chez certains individus, entraînant un développement plus rapide par rapport aux autres, induit par effet « boule de neige » une hétérogénéité de taille et un nombre de cas de cannibalisme plus important. Cependant, en milieu naturel, la présence de proies comme les éperlans, permet de limiter ce taux cannibalisme (Buijse, 1992). Par conséquent, dans un contexte d'élevage mono-spécifique, nous pouvons faire l'hypothèse que cette apparition précoce de l'ichtyophagie chez certains individus entraînerait un taux de cannibalisme plus élevé provoquant une perte de cheptel importante. De plus, certains individus auraient une croissance plus rapide augmentant l'hétérogénéité de taille (« jumpers »). Chez le doré jaune (*Sander vitreus*), il a été suggéré que le shift d'un type de nourriture à un autre est le résultat de changements ontogénétiques dans les capacités de fourragement du prédateur, en fonction de la disponibilité des proies et des conséquences

énergétiques sur les individus par la sélection de nouvelles proies (Galarowicz et Wahl, 2005). Ces exemples montrent qu'il existe une variabilité interindividuelle dans la mise en place des capacités de fourragement en fonction du développement, de l'expérience passée ou encore de l'apprentissage. En effet, des travaux récents sur la personnalité ont montré que des individus plus explorateurs ou plus agressifs sont plus performants pour acquérir des ressources (Øverli et al., 2007 ; Revelle et al., 2010 ; Guenther et al., 2014 ; Ferrari et al., 2015). Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que l'apparition de l'ichtyophagie chez un individu est également liée, en plus de la croissance ou de la physiologie, à son profil comportemental et donc à des traits de personnalité. Un individu dit proactif (téméraire, explorateur, et actif) réagit rapidement face aux changements de l'environnement, et est plus actif, permettant plus de rencontres avec des proies potentielles (ou congénères dans le cas du cannibalisme). Il changerait plus rapidement et plus facilement de régime alimentaire s'il est confronté à des proies potentielles nombreuses, ou congénères comme c'est le cas dans les structures d'élevage mono-spécifique. A l'inverse, un individu dit réactif (moins explorateur et moins actif) présenterait de meilleures capacités d'apprentissage lui permettant de s'adapter plus rapidement à des changements du milieu et donc d'être plus rapidement efficace face à un nouveau type de proies.

En conclusion, le cannibalisme est considéré comme une prédation intra-spécifique. Chez les Téléostéens, la mise en place de cette prédation sous la forme de l'ichtyophagie est dépendante de la morphologie, la physiologie et surtout du comportement individuel. Cependant, dans une population donnée, l'ichtyophagie ne se met pas en place chez tous les individus de façon synchrone. Nous pouvons alors émettre l'hypothèse que le cannibalisme pourrait potentiellement apparaître chez tous les individus ayant la capacité de devenir ichtyophage et se mettrait en place à des moments différents suivant le niveau de développement des individus.

En conclusion des deux chapitres précédents, nous pouvons émettre deux hypothèses : soit certains individus possédant des traits de personnalité particuliers pourraient devenir cannibales, soit tous les individus d'une population seraient potentiellement cannibales, mais le cannibalisme ne s'exprimerait que chez les prédateurs les plus précoces.

OBJECTIFS DE LA THESE

De par les problèmes qu'il peut causer en milieu d'élevage, le cannibalisme est très étudié depuis plusieurs années. L'augmentation du nombre d'articles sur ce sujet démontre la nécessité d'apprendre à gérer ce problème en milieu aquacole afin de permettre une augmentation de la production de certaines espèces à fort intérêt économique. Cependant, le cannibalisme, une fois mis en place dans une population, semble très difficile à éliminer (Baras et Jobling, 2002 ; Kestemont et al., 2015), malgré les nombreux efforts fournis dans l'étude de facteurs d'élevage qui pourraient potentiellement endiguer ce problème. Du point de vue de l'éthologue, le cannibalisme pose alors question. En effet, si ce phénomène ne semble pas être régulé par des facteurs extrinsèques, quelle est l'origine du cannibalisme ? Pourquoi, à un moment précis de son développement, un individu devient-il cannibale ?

Dans ce contexte, ma thèse a pour objectif de répondre à ces questions en accentuant la recherche sur la mise en place et le maintien du cannibalisme. Pour cela nous nous appuyerons sur les trois piliers qui constituent l'architecture comportementale de sa mise en place : le cannibalisme lui-même car c'est le point de blocage, le comportement prédateur (ou piscivore dans notre cas) car il est évident, de par la littérature, que le cannibalisme est une prédation intra-spécifique et les traits de personnalité car nous avons montré en introduction que les performances prédatrices pouvaient être directement liées à certains traits de personnalité.

Deux hypothèses ont émergé et ont été testées :

- Au sein d'une population donnée, certains individus présenteraient de plus grande disposition à être cannibales. Ceci implique qu'il existerait des différences entre un individu cannibale et un individu cannibalisé. Pour expliquer ces différences plusieurs études font référence à la variabilité interindividuelle en termes de différences morphologiques et génétiques mais rarement en termes de différences comportementales entre ces deux types d'individus. **Notre première hypothèse est la suivante : l'expression de l'ichtyophagie et du cannibalisme serait liée aux mêmes traits de personnalité. Nous nous proposons, donc, de rechercher les caractéristiques individuelles au niveau des traits de personnalité pouvant expliquer l'appartenance d'un individu au groupe des cannibales.**
- Tout individu pourrait être potentiellement cannibale mais l'expression de celui-ci serait dépendante de facteurs extrinsèques comme l'hétérogénéité de taille au sein de la population. Dans ce cadre, la sélection de proies plus petites par les cannibales pourrait être le résultat d'un choix et être équivalent à un comportement prédateur. **Par conséquent, rechercher les différences entre cannibales et cannibalisés pourrait se résumer à comprendre dans quelles conditions et à quel moment se**

met en place l'ichtyophagie. De plus, nous pouvons rechercher l'influence des traits de personnalité sur le comportement prédateur.

Nous avons synthétisé ces deux hypothèses qui ne sont pas exclusives mais complémentaires dans le schéma ci-dessous (**Figure 11**). Le but est de rechercher les relations entre les trois sommets du triangle en s'appuyant sur les faits connus suivants : premièrement, le cannibalisme est une prédation intra-spécifique et deuxièmement, les traits de personnalité influent sur les performances de prédation. On devrait donc logiquement s'attendre à ce que traits de personnalité et cannibalisme soient liés.

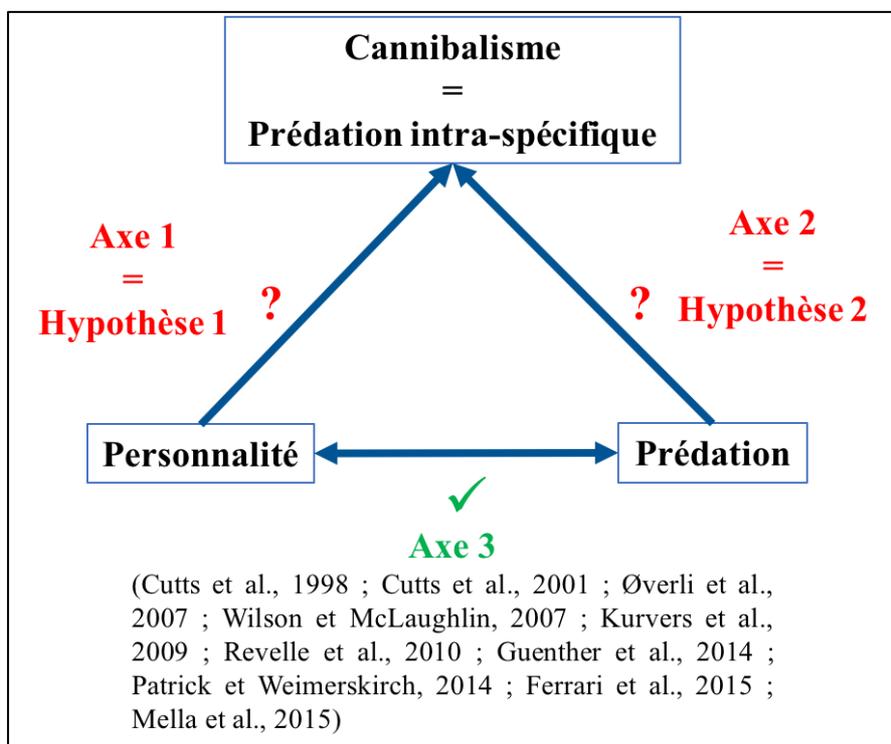


Figure 11. Objectifs et organisation de la thèse.

Pour tester ces hypothèses, nous avons travaillé chez une espèce où le cannibalisme est un problème majeur en milieu d'élevage, le sandre. La thèse a été divisée en trois parties. En amont de ces trois parties, nous présenterons la biologie de l'espèce étudiée, ainsi que les structures utilisées pour réaliser l'ensemble des expérimentations associées à ces différents chapitres dans une partie « *Matériel et méthodes* ».

- La **Partie I** a pour but de décrire le cannibalisme chez les premiers stades de vie du sandre. Avec cette première partie, nous voulions connaître la biologie de cette espèce et analyser précisément la mise en place du cannibalisme. Cette partie a été divisée en

deux chapitres. Le **chapitre I** a pour but de décrire le comportement cannibale et la mise en place du cannibalisme au cours du développement des premiers stades de vie du sandre. Ces informations sont indispensables pour analyser le comportement des individus testés dans la suite de la thèse. Le **chapitre II** a pour but de tester l'influence de facteurs d'élevage et leurs interactions sur le nombre de cas observés de cannibalisme. Ce chapitre s'intègre directement dans le projet DIVERSIFY et a pour but de tester l'impact de combinaisons de facteurs environnementaux, nutritionnels ou populationnels sur le cannibalisme. D'après la littérature, il semblerait que de nombreux facteurs seuls permettent de réguler le cannibalisme mais ne permettent pas de stopper le cannibalisme et donc de l'expliquer. Dans le cadre de cette thèse, il était nécessaire de vérifier qu'une interaction entre des facteurs d'élevage ne permettait pas d'expliquer le cannibalisme avant de proposer une alternative comportementale à celui-ci.

- La **Partie II** a pour but d'évaluer s'il est possible d'établir des traits de personnalité chez les premiers stades de vie du sandre, de définir précisément l'apparition du comportement piscivore et de démontrer l'existence d'un lien entre comportement piscivore et les traits de personnalité. Par conséquent, le **chapitre III** a pour objectif d'expérimenter différents tests comportementaux et de mettre en évidence l'existence de syndromes comportementaux chez les premiers stades de vie du sandre. Le **chapitre IV** a pour objectif d'étudier la variabilité interindividuelle dans la mise en place de l'ichtyophagie, ainsi que le lien pouvant exister entre les capacités prédatrices et la personnalité individuelle (troisième axe du triangle des objectifs) (**Figure 11**).
- La **Partie III** a pour but de tester les deux hypothèses émises précédemment. Après avoir vérifié que la mise en évidence de la personnalité et de la mise en place de l'ichtyophagie chez les premiers stades de vie du sandre était possible, nous avons pu tester nos deux hypothèses. Le **chapitre V** a pour objectif de tester le premier axe du triangle des objectifs : l'existence du lien entre le cannibalisme et la personnalité (**Figure 11**). Le **chapitre VI** a pour objectif de tester le deuxième axe du triangle des objectifs : l'existence du lien entre le cannibalisme et la mise en place de l'ichtyophagie (**Figure 11**).

MATERIEL ET METHODES

I/ Modèle biologique : le sandre (*Sander lucioperca*)

Dans le cadre du projet Diversify, il a été décidé d'étudier le cannibalisme chez le sandre (*Sander lucioperca*), appartenant à la famille des Percidés.

I.1. Présentation de l'espèce

A taille adulte, le sandre a un corps allongé, cylindrique et fusiforme permettant une nage rapide. Il possède une tête allongée avec un museau pointu (**Figure 12**). Les mâchoires sont puissamment dentées, mais il n'y a pas de dents sur la langue (Poulet, 2004). La bouche est largement fendue, jusqu'au bord postérieur de l'œil. L'œil est grand, globuleux et vitreux, avec un tapis réflecteur riche en pigment rétinien permettant une adaptation de la vision en lumière faible, favorisant une activité crépusculaire (Poulet, 2004). Le sandre dispose de deux nageoires dorsales, la première pourvue de rayons épineux séparée de la seconde par un court intervalle (Poulet, 2004). Le dos présente une coloration grise verdâtre avec des bandes verticales foncées alors que les flancs sont plus clairs. Le ventre est blanc sauf chez le mâle en période de reproduction qui présente une teinte plus sombre. Le sandre dépasse rarement 1m pour 10 à 15 kg.



Figure 12. Photos d'un sandre adulte et d'une larve (30 jours post-éclosion).
Sources photos : adulte (google image) ; larve (photo personnelle).

I.2. Distribution géographique de l'espèce

Le sandre se trouve en Europe et en Asie, mais sa distribution naturelle se situe entre l'Elbe à l'ouest, la zone autour de la mer baltique au nord et le sud-ouest de la Russie (**Figure 13**). Il a été introduit dans de nombreux pays, comme l'Allemagne, les Pays-Bas ou les pays du Maghreb pour la pêche sportive (Cowx, 1997 ; Lappalainen, 2001) ou pour la régulation de l'eutrophisation de certains plans d'eau (Salonen et al, 1996 ; **Figure 13**). Aujourd'hui, son

aire de répartition s'étend de la péninsule ibérique à la Mer d'Aral et de la Scandinavie aux pays du Maghreb (Poulet, 2004). Nouveau en France, le sandre serait arrivé dans la Saône et le Doubs par le canal du Rhône au Rhin. La première capture est datée de 1912 dans le canal de la Marne au Rhin mais les premiers efforts d'acclimatation remontent à 1851 (Daskiewicz, 1999). Suite à une expansion régulière depuis ces 50 dernières années, il se rencontre actuellement dans la Seine, la Loire, le Rhône et au sud, dans l'étang du Vaccarès en Camargue et dans l'étang de l'Olivier (Kiener, 1968), dans l'Hérault et jusqu'à la Garonne à partir des années 1950. Aujourd'hui, le sandre est présent dans l'ensemble du réseau hydrographique français (**Figure 13**).

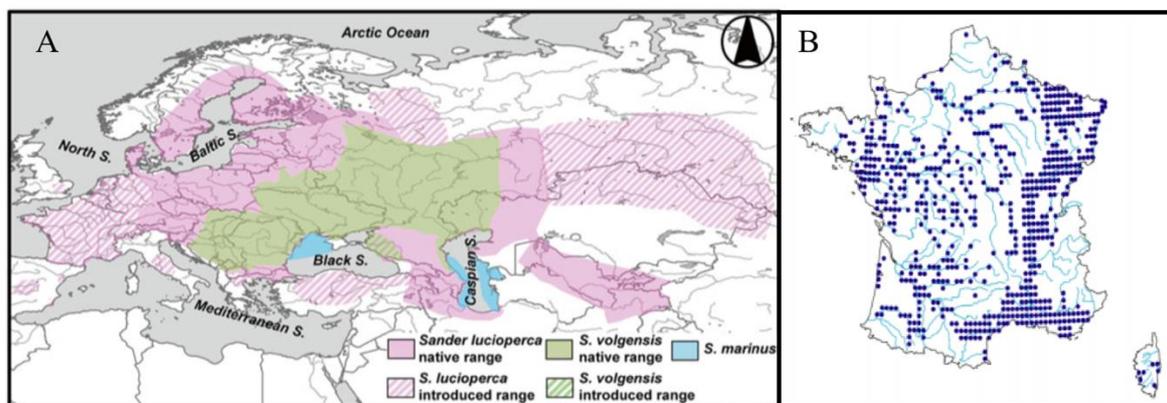


Figure 13. Répartition du sandre.

A. dans le monde (Stepien et Haponski, 2015) ; B. en France (Keith et Allardi, 2001)

I.3. Habitats

Le sandre fréquente des eaux calmes et profondes (lacs, réservoirs, ballastières) et des eaux courantes (fleuves, rivières) à cours plutôt lent (Kottelat et Freyhof, 2007). Le sandre possède un caractère lucifuge dû à sa sensibilité à la lumière, causée par une couche réfléchive épaisse dans la rétine (Feiner et Höök, 2015). Il affectionne, donc, les eaux libres au-dessus de hauts fonds durs (fond de sable, de graviers, de cailloux ou de rochers), sans vase ni végétation, à proximité des rives riches en racines.

I.4. Reproduction et soin parentaux

Le sandre est une espèce migratrice pendant la saison de reproduction avec une grande fidélité à un site de ponte particulier (Lappalainen et al., 2003). Les mâles sont les premiers à arriver sur le site où ils vont creuser un nid dans divers substrats incluant la végétation, le

sable ou les graviers (Lappalainen et al., 2003). Les femelles déposent les œufs, qui sont très collants, dans le nid et partent tout de suite après (Schlumberger et Proteau, 1996 ; Hermelink et al., 2011). Le mâle protège les œufs (Grabowska et Przybylski, 2015).

I.5. Développement embryo-larvaire

Pour décrire les différentes étapes de la fertilisation au stade juvénile, nous nous baserons sur la description d'Ott et al. (2012). Ces auteurs définissent deux périodes différentes : la période embryonnaire et la période larvaire (**Tableau 5, Figure 14**). Le changement entre ces deux périodes est caractérisé par le passage à une alimentation exogène, l'apparition de la vessie natatoire et le positionnement horizontal des nageoires pectorales stabilisant la nage de la larve. Ce changement est corrélé avec des changements morphologiques, physiologiques et comportementaux.

Le stade embryonnaire est très court. Les embryons éclosent entre 8 et 10 jours post-fécondation (à 13-14°C). L'embryon mesure alors $4,2 \pm 0,3$ mm. Cependant, la taille est très variable entre les populations (entre 4,5 à 7,0 mm pour Lappalainen et al. (2003) et entre 3,9 et 4,8 mm pour Lehtonen et al. (1996) et Craig (2000)) et en fonction des conditions d'élevage. Après l'éclosion, le sac vitellin et le globule lipidique diminuent, la segmentation est complète et les nageoires apparaissent sans différenciation. A la fin du stade embryonnaire, le poisson a une bouche fonctionnelle et les nageoires caudales et pectorales sont différenciées. La première étape (L1- **Tableau 5**) du stade larvaire est caractérisée par l'apparition de la vessie natatoire, de certaines dents sur la mâchoire et des nageoires pectorales en position verticale. La non-inflation de la vessie natatoire est commune et est un des problèmes majeurs dans la culture intensive des larves de sandre (Summerfelt, 1996).

L'alimentation exogène est une étape clé qui correspond au passage du stade embryonnaire au stade larvaire (Lehtonen et al., 1996 ; Craig, 2000 ; Ott et al., 2012). A ce stade, les larves ont une taille comprise entre 6,5 et 9 mm (Lehtonen et al., 1996 ; **Figure 12**). Le passage de larve à juvénile est caractérisé par la différenciation et la formation complète des nageoires (**Figure 14**), correspondant à la métamorphose. Il y a également une dégénérescence de caractéristiques temporaires larvaires et le juvénile ressemble à un petit adulte.

Tableau 5. Etapes principales du développement du sandre (Ott et al., 2012).

Période	Stades	Caractères principaux
Embryonnaire	E6	L'embryon est dans l'œuf. La tête et le corps sont repliés sur le sac vitellin. Développement de la région caudale mais sans la segmentation des myotomes caudaux postérieurs. Présence du cœur, de la lentille dans l'œil et des otolithes dans les vésicules auditives. Légère pigmentation autour de la rétine.
	E7	Début de l'éclosion. Seule la tête est repliée sur le sac vitellin. Le sac vitellin et le globule lipidique commence à rétrécir. La segmentation du corps est complète. Apparition des bordures de la proptérygie. Formation des nageoires pectorales.
	E8	La tête n'est plus que légèrement repliée sur le sac vitellin. La notochorde est droite. La mâchoire inférieure forme un creux, les nageoires pectorales immobiles sont en position oblique, le sang est rouge à cause de la synthèse de l'hémoglobine.
	E9	La bouche forme un trou et les mâchoires sont mobiles. La proptérygie commence à se différencier en lobes pour la future nageoire caudale, les nageoires pectorales sont mobiles.
Larvaire	L1	Début de l'alimentation exogène. L'alimentation est donc mixte (nourriture endogène et exogène). Apparition de la vessie natatoire. Les nageoires pectorales sont en position verticale. Les dents apparaissent sur les mâchoires.
	L2	Transition vers l'alimentation exclusivement exogène, le sac vitellin et le globule lipidique ont totalement disparu. La vessie natatoire est gonflée. Le mésenchyme de la proptérygie se rassemble en lobes caudaux.
	L3	Début de la flexion de la notochorde. Condensation du mésenchyme dans les lobes dorsal et anal. Premier actinotrichia dans la nageoire caudale, oblique et parallèle.
	L4	La flexion de la notochorde est complète, incisant légèrement la nageoire caudale. Actinotrichia se forment dans les nageoires dorsale et anale.
	L5	La nageoire caudale est profondément incisée. Développement total des rayons des nageoires dorsale et anale, début des rayons dans les nageoires pectorales et développement de la première dorsale et de la nageoire ventrale.
	L6	Rayons développés dans toutes les nageoires, les nageoires ventrales sont clairement allongées. Formation de la cloison dans le bulbe olfactif.
Juvéniles	J1	La tête est fuselée et le corps allongé. La bouche est totalement développée. Les nageoires pectorales s'allongent et tous les rayons sont divisés. Les écailles commencent à se développer au niveau du tronc caudal.
	J2	La forme définitive et la couleur du corps sont atteintes. Deux rayures dorso-ventrales entre la seconde dorsale et la nageoire anale apparaissent. La pigmentation est complète et la ligne latérale est visible.

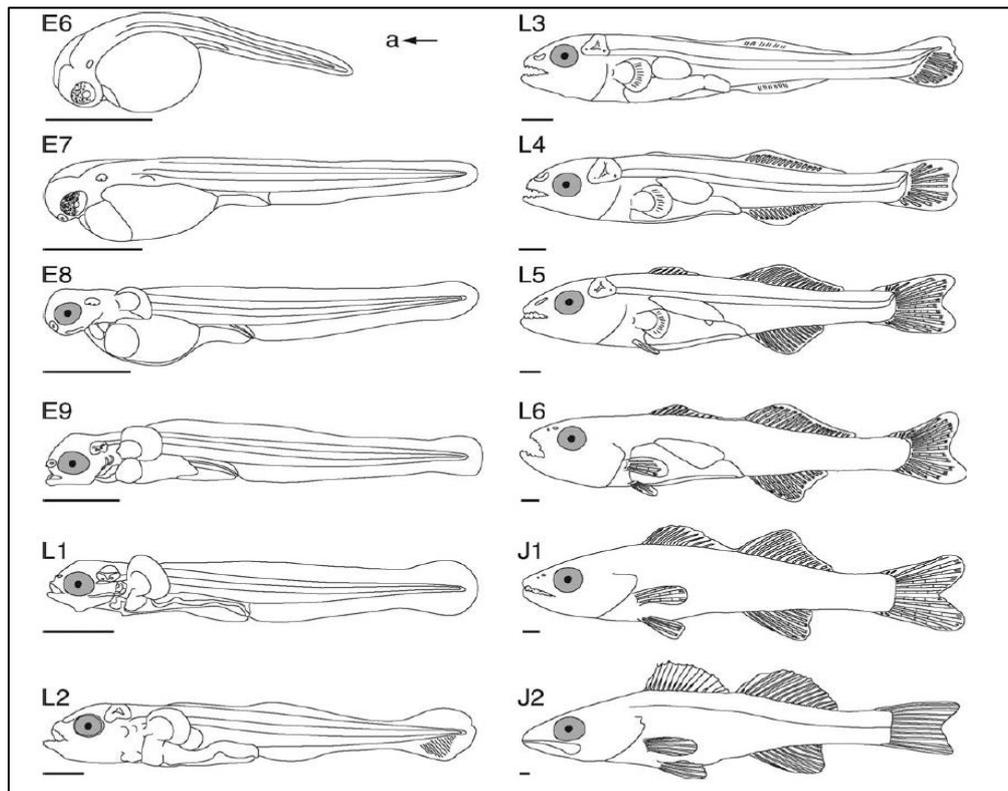


Figure 14. Stades embryonnaire (E6-E9), larvaire (L1-L6) et juvénile (J1-J2) du sandre. D'après Ott et al., 2012.

Les systèmes visuel et digestif se développent pendant les stades embryonnaires et ont été particulièrement bien étudiés chez le sandre.

De manière générale, la rétine des poissons est composée de deux structures photosensibles : les cônes et les bâtonnets. A l'éclosion, les yeux des larves de sandre sont pigmentés et visibles. La différenciation des couches rétinienne au niveau morphologique se met en place à l'éclosion et est complète à 7 jours post-éclosion (Kamaszewski et Ostaszewska, 2015 ; **Figure 15**). La rétine est composée de plusieurs couches : l'épithélium pigmentaire, la couche de photorécepteurs (cônes et bâtonnets), la couche nucléaire externe, la couche plexiforme externe, la couche nucléaire interne, la couche plexiforme interne et la couche de cellules ganglionnaires. Les photorécepteurs permettent de capter la lumière. Chez le sandre, espèce active au crépuscule et la nuit, les bâtonnets sont majoritairement développés, donnant une vision grossière mais plus sensible et adaptée aux faibles intensités lumineuses (Ali et al. 1977). Le signal lumineux est ensuite traité par les couches rétinienne internes et les cellules ganglionnaires permettant une intégration des mouvements, des couleurs ou encore des formes.

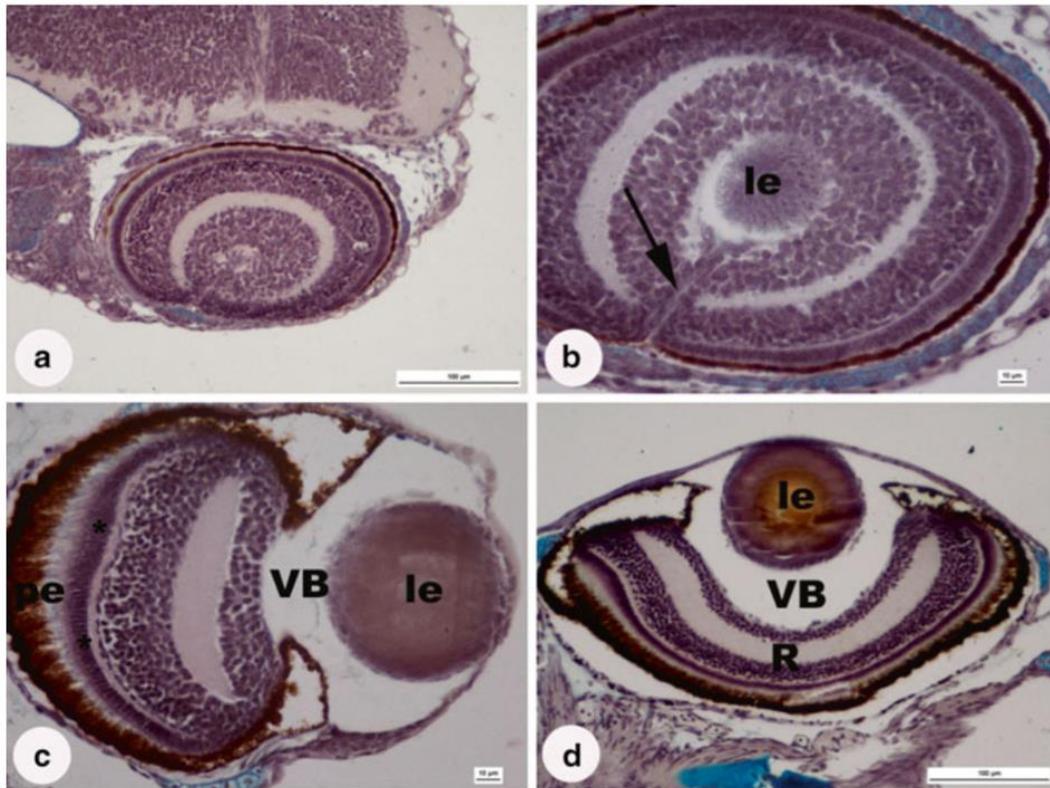


Figure 15. Développement de l'œil chez le sandre.

(a) Coupes longitudinales de l'œil de sandre à l'éclosion. (b) Section longitudinale de l'œil de sandre à 2 jours post-éclosion. La lentille (le) et le nerf optique sont visibles (flèche). (c) Coupe transversale de l'œil de sandre à 7 jours post-éclosion. Les couches rétiniennes sont complètement différenciées. La lentille (le), le corps vitreux (VB), la couche de photorécepteurs (cônes et bâtonnets) (*) et l'épithélium pigmentaire (pe) sont visibles. (d) Coupe transversale de l'œil de sandre à 13 jours post-éclosion. La lentille (le), le corps vitreux (VB) et la rétine sont visibles. Pour toutes les images, l'échelle est 10 µm. D'après Kamaszewski et Ostaszewska, 2015.

A la fin du stade embryonnaire, l'estomac, l'intestin, le foie et la vessie sont totalement développés. Au stade E9-L1 (90 degrés jours ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{J}^{-1}$) à 16°C), les larves montrent deux résidus du sac vitellin sous la partie antérieure de l'intestin : le globule lipidique et le vitellus. La résorption du vitellus commence deux jours après l'éclosion chez le sandre (Hamza et al., 2007) et est totale à $400^{\circ}\text{C} \cdot \text{J}^{-1}$. Le foie est également développé : c'est une réserve de glycogène. Après cette étape, les larves peuvent se nourrir de zooplancton. Ce mode d'alimentation est possible car d'autres organes sont développés : l'estomac possède de larges cellules muqueuses et une zone avec des microvillosités, et l'intestin possède une partie antérieure avec des anthérocytes (Mani-Ponset et al., 1994). L'épuisement total des réserves vitellines, entre 14 et 16 jours après fertilisation (Diaz et al., 2002), oblige la larve à passer à une alimentation exogène. Chez le sandre, le développement de l'estomac se déroule entre 15 et 20 jours post-éclosion avec en particulier l'apparition des glandes gastriques (Hamza et al.,

2015). Autour de 20 jours post-éclosion, l'estomac est totalement développé au niveau morphologique. Cependant, le développement des glandes gastriques n'est pas forcément accompagné de la mise en place de l'activité enzymatique (Hamza et al., 2015). En effet, chez le sandre, l'activité digestive de l'estomac commence environ 10 jours après le développement des glandes gastriques (Hamza et al., 2015) soit environ 30 jours post-éclosion.

I.6. Comportement

I.6.1. Activité chez le sandre

Chez l'adulte, l'activité du sandre est surtout crépusculaire et nocturne, le pic d'activité se situant, avec des variations saisonnières, entre 18 et 24h (Feiner et Höök, 2015). Elle est maximale durant l'été mais les sandres demeurent actifs durant l'hiver comme en témoignent les suivis par radiopistage (Jepsen et al., 1999). Le plus souvent sédentaire, il est capable de déplacements (jusqu'à 200 km) dans les cours d'eau (Goubier, 1976). Chez les Percidés, les larves commencent leur vie en montrant une phototaxie positive mais, à 8 semaines post-éclosion, la phototaxie s'inverse (Feiner et Höök, 2015).

Chez les larves, le type principal d'activité observé est la nage ; elles doivent rechercher leur nourriture, échapper aux prédateurs et trouver un territoire favorable. Au stade embryonnaire (E8-E9, **Figure 14**), il n'y a pas de vessie natatoire et seul le sac vitellin est utilisé pour se stabiliser dans le courant. Par conséquent, les embryons nagent activement vers la surface, attirés par la lumière et retombent passivement sur le fond. Le comportement de nage change durant le stade E9 (Moyenne \pm Ecart-type : $5,40 \pm 0,22$ mm de longueur totale) car les nageoires pectorales se redressent et deviennent mobiles. Au stade L2 (Moyenne \pm Ecart-type : $8,92 \pm 1,01$ mm de longueur totale), il y a une inflation de la vessie natatoire, qui améliore grandement la nage. En effet, les larves modifient leur nage en utilisant leur queue pour se maintenir dans le courant. Dans les conditions naturelles, il est connu que les embryons et les larves changent d'habitat : avec le sac vitellin, les poissons se trouvent à la surface de l'eau, à proximité de la végétation de la bordure littorale (Hudd et al., 1984). Les larves sans sac vitellin sont également à proximité de cette bordure littorale mais à une profondeur comprise entre 0,5 – 2 m proche du fond (Hudd et al., 1984 ; Uhro et al., 1990). Des modifications morphologiques et physiologiques entraînent une modification du comportement de nage permettant une transition vers les stades larvaires (souvent associés à un taux élevé de mortalité ; Szkudlarek et Zakeś, 2007 ; Löffler et al., 2008).

1.6.2. Régime alimentaire

Jusqu'à la fin de la période embryonnaire, les embryons se nourrissent sur leur réserve vitelline, donc ne présentent pas de comportement de chasse particulier. Au début de la période larvaire, les larves sont obligées de capturer activement leurs proies (petits invertébrés). Pour cela, elles adoptent un comportement typique juste avant l'attaque appelé le comportement en « S » (Houde, 2001) : arrivées à proximité de la proie, les larves forment un « S » avec leur corps et restent immobiles. Une rapide contraction des muscles permet une projection vers la proie. Dès la taille de 7 – 8 cm (4 mois d'âge), le sandre est presque exclusivement carnassier capturant des proies qui sont de plus petites tailles. Il est considéré comme un prédateur d'affût et de poursuite. Sa vitesse de nage est considérable au moment de l'attaque des proies : plus de trois fois sa longueur corporelle par seconde (Sullivan et Atchison, 1978).

Le cannibalisme intra et inter cohorte est largement répandu chez le sandre. Selon la littérature, en milieu d'élevage, il apparaît entre 16 et 22 jours post-éclosion en fonction des conditions d'élevage, puis il décroît après 30 et 35 jours et cesse lorsque les juvéniles ont atteint environ 5 cm (Hilge et Steffens, 1996 ; Kestemont et al., 2007). En culture intensive, le cannibalisme peut entraîner de lourdes pertes. De nombreux efforts ont été alloués pour comprendre et prévenir le cannibalisme des premiers stades de vie, qui apparaît irréversible une fois qu'il est établi dans une population (Steenfeldt et al., 2015). Chez le sandre, le cannibalisme ne semble pas être lié à des moments d'éclosion différents entre les individus d'une même ponte (Steenfeldt et al., 2015) mais semble être lié au taux de croissance élevé de certains individus pendant les stades larvaires (Kestemont et al., 2007). Il a été montré que les cannibales âgés de 35 jours post-éclosion, faisant partie des individus les plus grands, étaient également les individus les plus grands à 14 jours post-éclosion. De plus, les poissons non-cannibales appartenant à la même catégorie de taille que les cannibales à 35 jours post-éclosion, faisaient également partie des individus les plus grands à 14 jours (Steenfeldt et al., 2015). Par conséquent, les cannibales font parties des individus les plus grands très tôt dans le développement, mais il est possible pour des non-cannibales de grandir aussi rapidement.

1.7. Nécessité du développement de l'aquaculture de sandre

Ce poisson d'eau douce a un fort potentiel économique pour l'aquaculture continentale en Europe (FAO, 2012). Le contrôle de sa reproduction (Kucharczyk et al., 2007) et la

faisabilité bio-économique de l'élevage intensif du sandre (Steenfeldt et Lund, 2008 ; Steenfeldt et al., 2015) ont été démontrés. La demande en sandre a été renforcée par le fort déclin des captures de la Russie, l'Estonie et la Finlande, passant de 50 000 T en 1950 à 20 000 T aujourd'hui (FAO, 2009). Au cours de la dernière décennie, dix nouvelles fermes aquacoles ont été construites en Europe pour produire du sandre par un système RAS (Recirculating Aquaculture System) (Fontaine et al., 2012), avec une production estimée à 300-400 T. De nombreuses opérations commerciales ont été créées et/ou sont en cours de création en Belgique, en République Tchèque, au Danemark, en France, en Allemagne, en Italie, en Pologne, au Portugal et aux Pays-Bas. Le sandre a une forte valeur commerciale due à sa rareté : entre 25 et 40 € le kilo pour le filet de poisson issu d'élevage. Cependant, l'élevage du sandre reste compliqué avec plusieurs points de blocage dont le cannibalisme au niveau larvaire.

I.8. Points de blocage dans l'élevage du sandre

Plusieurs points de blocage ont été identifiés par les pisciculteurs : (a) forte sensibilité au stress, comme la manipulation d'où il résulte une forte mortalité, (b) un faible taux de survie aux stades larvaires (entre 5 et 10%) avec un taux élevé de malformations (entre 7 et 35%), (c) un manque de connaissance de la variabilité génétique des stocks de géniteurs utilisés. Le faible taux de survie aux stades larvaires est essentiellement dû (a) au taux élevé de cannibalisme, (b) au taux élevé de malformations et, (c) à l'hétérogénéité de croissance (**Figure 16**). La compréhension de ces points de blocage est indispensable pour diminuer les coûts de production et pour étendre la production en aquaculture de cette espèce en Europe.

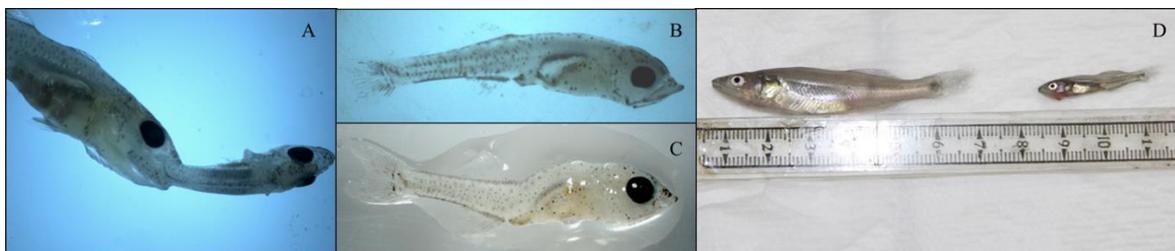


Figure 16. Problèmes majeurs rencontrés en élevage larvaire chez le sandre.
A. Cannibalisme. B-C. Malformations : prognathe et cyphose. D. Hétérogénéité de croissance. (Photos personnelles).

II/ Intégration du travail de thèse dans le projet Diversify

Dans le cadre du projet Diversify, deux volets majeurs ont été explorés au cours de la réalisation du projet.

Premièrement, étant donné l'absence de protocole d'élevage efficace pour les premiers stades de vie du sandre, il a été proposé de réaliser quatre expérimentations basées sur une analyse multifactorielle afin de fournir une combinaison optimale de facteurs d'élevage (environnementaux, nutritionnels et populationnels) pour les chercheurs et les pisciculteurs. L'analyse multifactorielle permet une étude simultanée de plusieurs facteurs en limitant le nombre d'unité d'élevage en l'absence de répliques (Kobilinsky, 2000 ; Gardeur et al., 2007). Dans l'ensemble des quatre expérimentations réalisées, quatre facteurs avec deux modalités par facteur ont été testés dans 8 unités expérimentales (8 bassins de 700 L ; cf. Partie II.1). Le plan expérimental fractionnaire est donc de type 2^{4-1} . La première expérimentation a été réalisée du 27 janvier au 6 mars 2015 et avait pour but d'étudier des facteurs environnementaux (ou facteurs d'élevage). La seconde expérimentation a été réalisée du 1^{er} février au 24 mars 2016 et avait pour but d'étudier les facteurs nutritionnels. La troisième expérimentation s'est déroulée du 20 février au 13 mars 2017 et avait pour but d'étudier les facteurs populationnels. Pour conclure, la quatrième expérimentation a pour but d'étudier une combinaison des modalités optimales de chacune des trois premières expérimentations. Cette dernière expérimentation se déroulera en 2018. Les facteurs et les modalités testés pour les trois premières expérimentations sont synthétisés dans le **Tableau 6**.

Tableau 6. Facteurs et modalités étudiés lors des expérimentations multifactorielles.

Facteurs	Modalité 1	Modalité 2
Facteurs abiotiques (facteurs environnementaux)		
Intensité lumineuse	5 lx	50 lx
Taux de renouvellement d'eau	50%	100%
Arrivée d'eau	A la surface du bassin	Au fond du bassin
Période de nettoyage	Matin	Soir
Facteurs alimentaires (facteurs nutritionnels)		
Début du sevrage	10 ^{ème} jour post-éclosion	16 ^{ème} jour post-éclosion
Type de distribution	Continue	Discontinue
Co-feeding	Oui	Non
Durée du sevrage	3 jours	9 jours
Facteurs biotiques (facteurs populationnel)		
Densité	Faible (50 larves. L ⁻¹)	Haute (100 larves. L ⁻¹)
Tri des jumpers	Oui	Non
Appartenance à une fratrie	Même fratrie	Fratries différentes
Poids de la femelle	Petite (<3kg)	Grande (>3kg)

Sur ces trois premières expérimentations, nous avons analysé différents paramètres zootechniques tous les sept jours à partir de la première alimentation exogène (4 jours post-éclosion). Afin d'étudier l'impact des facteurs sur la survie et sur la croissance des larves et des juvéniles, les paramètres suivants ont été mesurés ou calculés : la taille, le poids, les coefficients de variations de la taille et du poids, le taux de croissance global, la survie, et le taux d'inflation de la vessie. Lors de la première expérimentation, nous avons également décrit le développement anatomique du sandre à l'aide de coupes histologiques réalisées sur des échantillons prélevés tous les sept jours à partir de la première alimentation exogène. Enfin, lors de ces trois premières expérimentations, nous avons réalisé des observations quotidiennes (5 minutes par jour par bassin) du comportement des larves et des juvéniles et en particulier du cannibalisme. Nous avons dénombré les cas de cannibalisme par bassin, décrit le type de cannibalisme et capturé les cannibales afin de réaliser des mesures morphométriques précises (taille de la bouche et diamètre de l'œil). Sur ce premier volet, j'ai décidé, dans ce manuscrit, de ne présenter que les résultats sur les observations quotidiennes du cannibalisme (**Chapitre II**).

Le cannibalisme est un problème majeur en élevage larvaire chez le sandre. Depuis, plusieurs années de nombreux chercheurs tentent de trouver des solutions pour réduire ce problème. Au vu du peu d'études basées sur les variables individuelles pour expliquer le cannibalisme (cf. II.2), nous avons proposé une étude précise du cannibalisme chez le sandre en travaillant sur des variables comportementales. De plus, des paramètres morphométriques et anatomiques à l'échelle individuelle ont été intégrés dans l'étude. Ce volet sera donc le cœur de ce manuscrit. L'ensemble du *Matériel et méthodes* présenté ci-dessous ne concerne donc que ce deuxième volet.

Dans le cadre de ce second volet, les larves et juvéniles (entre le jour de l'éclosion et 52 ou 69 jours post-éclosion (selon les expériences)) ont été élevés dans différents systèmes d'élevage en fonction des objectifs et des facteurs à étudier. Dans cette partie, nous nous proposons de décrire les systèmes d'élevage utilisés. Par la suite, un tableau de synthèse regroupera les expérimentations réalisées en lien avec les structures d'élevage utilisées pour chacune des expérimentations (**Tableau 7**).

III. Structures d'élevage utilisées

III.1. Elevage larvaire de la Plateforme Expérimentale en Aquaculture (PEA)

Dans le cadre de l'étude du comportement des cannibales (**Chapitre I**), de la chronologie du cannibalisme (**Chapitre II**) en fonction de différents facteurs liés à l'élevage, de l'étude de la personnalité chez le sandre (**Chapitre III**), de l'étude du lien entre personnalité et prédation (**Chapitre IV**), et de l'étude du lien entre cannibalisme et personnalité (**Chapitre V**), les larves ont été élevées dans la station larvaire de la PEA. Cette station larvaire contient dix bassins de 700 L en RAS (**Figure 17**). Les dix bassins sont distribués en deux rangés de part et d'autre d'un système de recirculation d'eau incluant un filtre mécanique, un filtre biologique et une unité de stérilisation UV. Dans le cadre des trois expérimentations (**Tableau 7**), huit bassins ont été utilisés pour l'élevage larvaire. A l'aide d'observations quotidiennes de 5 minutes, directement réalisées sur les bassins par un observateur, les cannibales ont pu être identifiés et par la suite testés dans différents dispositifs et/ou analysés morphologiquement ou physiologiquement.

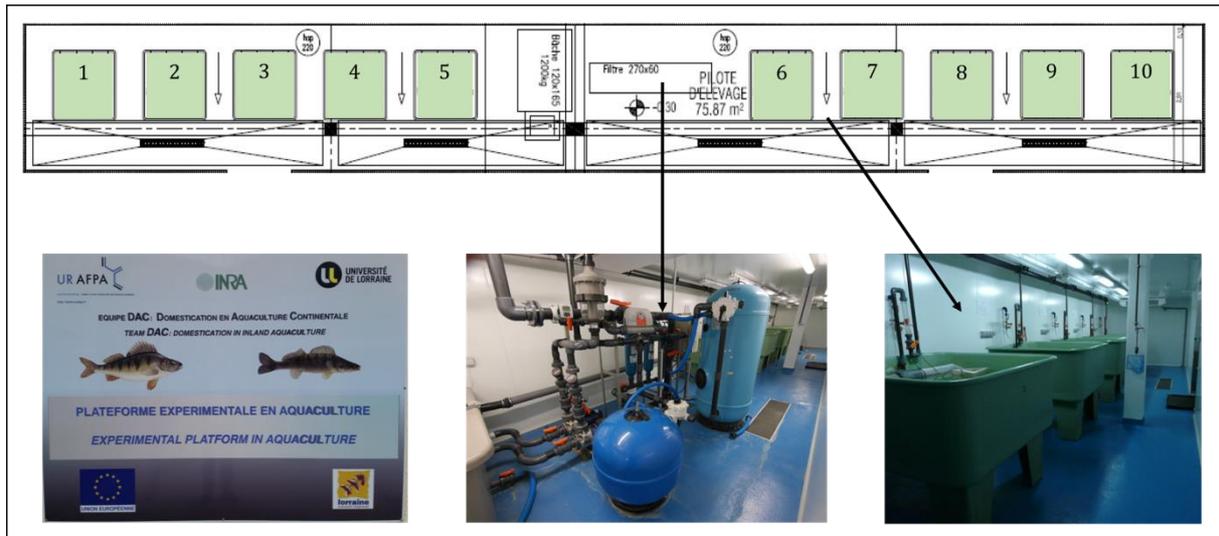


Figure 17. Station élévation larvaire de la PEA.

Photos et plan réalisés par Y. Ledoré

De plus, afin d'étudier la mise en place de la prédation chez les larves de sandre (**Chapitre III**), l'expérimentation a été réalisée dans un bassin de 500 L situé également à la PEA (**Figure 18**).

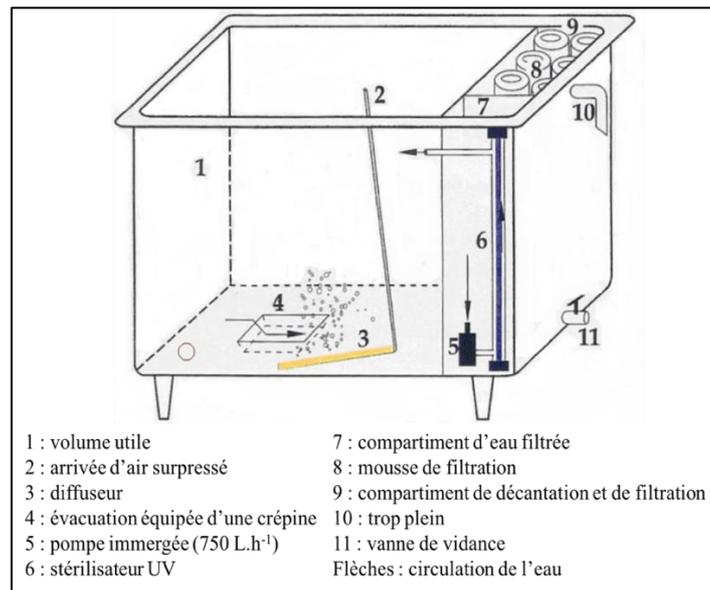


Figure 18. Schéma du bassin de 500 l.

Source : URAFPA, équipe DAC

III.2. Ecloseries de la Faculté de Sciences et Technologies (FST)

La dernière partie de ma thèse, ayant pour but d'étudier le lien entre le cannibalisme et la mise en place de l'ichtyophagie (**Chapitre VI**), a été réalisée dans quatre écloseries indépendantes situées à la FST (**Figure 19A**). L'intensité lumineuse au-dessus de chaque

écloserie peut être réglée (**Figure 19A**), ainsi que la température grâce aux groupes froid contenant chacun un thermostat et une lampe UV pour la stérilisation (**Figure 19B**). Chaque écloserie contient neuf clayettes (volume : 3 l) (**Figure 19C**) dans lesquelles ont été élevées des larves en forte densité (env. 100 larves / clayette). Certaines clayettes ont également été divisées en quatre zones à l'aide d'isoloirs (volume : 300 ml) (**Figure 19D-E**). Ces isoloirs ont permis de faire un élevage de larves en faible densité (quatre larves par isoloir). Dans le cadre de l'étude du lien entre le cannibalisme et la mise en place de l'ichtyophagie, ce dispositif a permis d'isoler des larves pouvant être définies comme non-cannibales. En effet, il était impératif de tester des larves ayant déjà exprimé du cannibalisme et des larves n'ayant jamais été cannibales. En isolant les larves avant l'apparition du cannibalisme (à 12 jours post-éclosion), nous avons pu à un moment donné, dans un isoloir contenant encore les quatre larves de départ, considérer qu'aucune d'entre elles n'était cannibale.

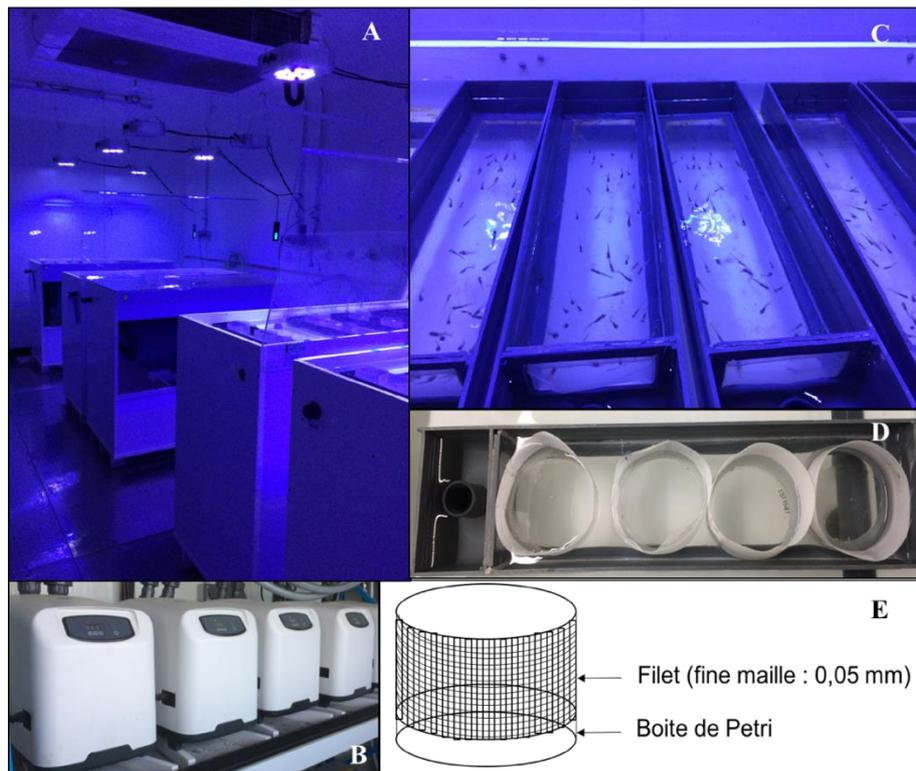


Figure 19. Ecloseries situées à la FST.

A. Salle thermo-régulée contenant les écloseries ; B. Groupes froid régulant la température de chaque écloserie ; C. Clayettes (9 au total par écloserie) ; D. Isoloirs utilisés pour élever les larves en petit nombre ; E. Schéma d'un isoloir. Photos personnelles

IV/ Bilan des expérimentations

Cette thèse a été structurée en six chapitres pour répondre aux objectifs résumés dans le triangle « cannibalisme – personnalité – prédation ». Le **Tableau 7** résume l'intégralité des expérimentations menées lors ce travail.

Tableau 7. Récapitulatif des expériences et des systèmes d'élevage utilisés.

Chapitres	Objectifs	Expérimentations	Méthodes	Systèmes d'élevage	Date et Origine
1	Décrire précisément le comportement cannibale.	Analyse du comportement face à un congénère	Test de cannibalisme Analyses vidéo	Huit bassins de la station larvaire à la PEA	2016 ; Asialor
2	Décrire la chronologie et les différents types de cannibalisme.	Impact de facteurs d'élevage (environnementaux, nutritionnels et populationnels) sur le taux et la chronologie du cannibalisme.	Observations quotidiennes de 5 min Description du type de cannibalisme	Huit bassins de la station larvaire à la PEA	2015, 2016 et 2017 ; Asialor (Pierrevillers, France)
3	Déterminer les tests de personnalité applicables chez les larves et juvéniles. Caractériser la cohérence des réponses comportementales à travers les contextes.	Détermination de tests discriminants de la personnalité. Analyse de la répétabilité des comportements à travers les contextes. Evaluation de l'existence de syndromes comportementaux.	Tests de personnalité Analyses vidéo	Trois bassins de la station larvaire à la PEA	2015 ; Asialor
4	Décrire la mise en place de la prédation chez les larves. Tester l'existence d'un lien entre les capacités prédatrices et la morphologie.	Analyse des capacités prédatrices à 5 moments différents du développement. Impact de la morphologie sur les capacités prédatrices.	Tests de prédation Analyses vidéo Analyses morphologiques	Un bassin de 500 l à la PEA	2016 ; Asialor
	Tester l'existence d'un lien entre la personnalité et la prédation.	Détermination des capacités prédatrices des individus. Analyse de la personnalité de chaque individu. Mise en relation des deux types de performances.	Tests de prédation Tests de personnalité Analyses vidéo	Huit bassins de la station larvaire à la PEA	2016 ; Asialor
5	Tester l'existence d'un lien entre la personnalité et le cannibalisme.	Analyse de la personnalité d'individus cannibales et d'individus pris au hasard dans les bassins. Détermination des capacités prédatrices de chaque individu face à des proies ou face à des congénères. Mise en relation des deux types de performances. Impact de la morphologie et de l'anatomie sur le statut cannibale.	Tests de personnalité Test de cannibalisme Test de prédation Analyses vidéo Analyses morphologiques Histologie	Huit bassins de la station larvaire à la PEA	2016 ; Asialor
6	Tester l'existence d'un lien entre le cannibalisme et la mise en place de l'ichtyophagie.	Impact des capacités prédatrices sur le statut cannibale. Analyse des capacités prédatrices face à des congénères. Analyse des capacités prédatrices face à des proies. Mise en relation des deux types de performances.	Tests de cannibalisme Tests de prédation Analyses vidéo	Ecloserie à la FST + Isoloirs	2017 ; Asialor

PARTIE I

DESCRIPTION DU

CANNIBALISME CHEZ

LE SANDRE

Contexte de la Partie I

Le cannibalisme est défini comme l'acte de tuer et de consommer un individu de la même espèce. En aquaculture, le type de cannibalisme le plus présent est le cannibalisme intra-cohorte. Chez les premiers stades de vie du sandre (*Sander lucioperca*), ce type de cannibalisme représente un point de blocage important freinant le passage vers un élevage intensif. Chez les larves, le cannibalisme intra-cohorte peut représenter jusqu'à 95% de mortalité en pisciculture. Chez cette espèce, l'acte de cannibalisme est très peu décrit dans la littérature. Comprendre le cannibalisme et la biologie de l'espèce permettrait de maîtriser et peut-être d'éliminer ce problème en élevage.

Dans le **chapitre I** de cette première partie, nous allons décrire l'évolution du cannibalisme chez les premiers stades de vie du sandre dès son apparition jusqu'à l'âge de deux mois post-éclosion. Puis nous préciserons les types de cannibalisme exprimés. Les observations ont été faites sur trois années (2015 à 2017) sur les larves mises en élevage dans le cadre du projet DIVERSIFY. De plus, la séquence comportementale de l'acte de cannibalisme sera décrite à l'aide d'analyses vidéo. Pour cela, 25 cannibales ont été testés dans un dispositif où ils étaient confrontés à trois autres larves de sandre. Pendant 20 minutes, le comportement des cannibales a été filmé puis analysé. Le nombre d'attaques, le nombre de captures et le type d'ingestion (par la tête ou par la queue) ont été considérés.

Dans le **chapitre II**, nous nous proposons d'étudier l'influence de facteurs environnementaux, nutritionnels, et populationnels sur la mise en place du cannibalisme chez les premiers stades de vie du sandre. Les données ont été obtenues à partir d'observations directes dans les bassins d'élevage qui nous ont permis de tester plusieurs combinaisons de facteurs environnementaux (luminosité, taux de renouvellement d'eau, nettoyage, niveau d'arrivée d'eau), nutritionnels (mode de distribution, durée du sevrage, début du sevrage, co-feeding) et populationnels (densité des larves, effet du tri des « jumpers », présence d'une fratrie ou de plusieurs dans un même bassin). Trois expériences (2015, 2016 et 2017) ont été conduites au cours desquelles nous avons réalisé 85 heures d'observation et observé 438 cas de cannibalisme.

CHAPITRE I

Etude de la mise en place du cannibalisme chez le sandre

ARTICLE 1 :

Behaviour of cannibals in intra-cohort cannibalism in pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae and juveniles.

Tatiana Colchen¹, Pascal Fontaine¹, Yannick Ledoré¹, Fabrice Teletchea¹, Alain Pasquet^{1,2}

¹ : Université de Lorraine, URAFPA. USC INRA 340. F-54506 Vandœuvre-lès-Nancy

² : CNRS. F-54506 Vandœuvre-lès-Nancy

Article en préparation

I/ Abstract

Cannibalism has been described in 390 species of teleost fish belonging to 104 families. In rearing condition, the intra-cohort cannibalism is one of the major bottlenecks during early life stages of pikeperch (*Sander lucioperca*). In our study, we propose to describe precisely the onset and occurrence of cannibalism during the first two months post-hatching. In a first experiment, we analysed the cannibalistic behaviour in three different experiments, which combine biotic and abiotic factors. In each experiment, the number of cannibalism cases was the same whatever the tested factors. Furthermore, from 14 to 48 dph, the majority of ingestion was realized by the tail first. After 48 dph, the number of prey ingestion by head increased. In a second experiment, we described the behavioural sequences exhibited to attack and capture a congener, taking into account the size ratio between the cannibal and its prey. The behavioural sequence to capture a congener was always the same: orientation, approach, attack and capture. Furthermore, a cannibal chose their prey 10 sec before attacking. It would seem that prey selection by cannibal is realized more by the size ratio than the activity of potential prey.

Keywords: freshwater fish, early life stages, intra-specific predation, prey selection

II/ Introduction

Few decades ago cannibalism, which is defined as the act of killing and consuming the whole or the major part of an individual belonging to the same species, irrespective of its stage of development (Polis, 1981; Smith and Reay, 1991; Hecht and Pienaar, 1993; Baras, 2012), was most often considered as an aberrant behaviour appearing only under stressful or unusual conditions such as in captivity or in farms. Yet, it has been described in a large number of species, from micro-organisms to mammals, under natural conditions (Fox, 1975; Smith and Reay, 1991; Elgar and Crespi, 1992), and it is now considered as an adaptive response for species to environmental constraints. Besides, as cannibalism is a predatory behaviour where prey and predator belong to the same species, it could be considered as an intra-specific predation (Polis, 1981) involving a behavioural sequence for the capture of a congener similar to the behavioural sequence to capture a prey.

In fish, cannibalism was observed in 390 species of teleost belonging to 104 families, with 150 species studied only in captivity (Pereira et al., 2017). It was described in wild environment as well as in farms. In fish farms, as cohorts are generally not mixed, inter-cohort cannibalism is less or never observed (for more details see Baras, 1998), whereas intra-cohort cannibalism is commonly found e.g. perch *Perca fluviatilis* (Baras et al., 2003), pike *Esox lucius* (Bry et al., 1992), or pikeperch *Sander lucioperca* (Molnár et al., 2004). Intra-cohort cannibalism implies that both the cannibal and the prey have the same age because they had hatched at the same time. Smith and Reay (1991) classified intra-cohort cannibalism in three categories: (i) sibling intra-cohort cannibalism on eggs (which is not referenced in teleost fish), (ii) sibling and (iii) non-kin intra-cohort cannibalism of post-hatching stages. In fish, intra-cohort cannibalism was described mostly in larval and juveniles' stages (Baras, 1998; 2012).

The onset of cannibalism in fish is dependent on species, development speed and potential feeding resources (Smith and Reay, 1991; Baras, 1998). This intra-cohort cannibalism is expressed in two behavioural types: the type I also called precocious type, appearing during larval stages and it is totally independent of the size heterogeneity between fish. In the type I, each prey is partially eaten and ingested. Classically, in type I, prey is first ingested by tail (Cuff, 1980). The type II, which appears latter in the development, is directly linked to the size heterogeneity between individuals in the population and smaller prey are totally ingested (Baras, 2012; Naumowicz et al., 2017) by the predator. The type II is characterized by a complete prey ingestion (Baras and Jobling, 2002), and this ingestion is

done either by head or by tail first. Both types of cannibalism are observed under rearing farm conditions.

Pikeperch is a freshwater species with a strong potential for inland aquaculture diversification in Europe and its demand has strengthened by the significant decline of wild catches (FAO, 2009). Furthermore, as a piscivorous fish, cannibalism caused between 20 and 50% of mortality during the early development stages in larviculture (Molnár et al., 2004; Kestemont et al., 2007). According to Kestemont et al. (2007), cannibalism appears only two weeks after hatching. At this moment, fish larvae show a typical hunt behaviour performing a “S-Shape” (Houde, 2001): at short distance of the prey, larva stops, folds as a spring and attacks (Turesson et al., 2002). When juvenile, a hunting behaviour called “hide and chase” appears: the predator moves towards prey and attacks it with a small and fast movement of the tail, which projects it forwards rapidly (Sullivan and Atchinson, 1978).

In our study, we propose to describe precisely the onset of cannibalism in pikeperch. In a first experiment, we analysed the cannibalistic behaviour under several combinations of biotic and abiotic factors. Observations were performed during three consecutive experiments, which aimed at studying environmental, nutritional and populational factors. For each experiment, the number of cannibalism cases was counted through direct observations, and the type of prey ingestion (by the tail or the head) was noted. Then, in a second experiment, we described the behavioural sequences exhibited to attack and capture a congener, taking into account the size ratio between the cannibal and its prey.

III/ Materials and methods

III.1. First experiment: the chronology of cannibalism

Fish and experimental conditions

Observations were conducted during three successive years (2015, 2016, 2017). For each year, larvae were obtained from a local brood stock maintained at SARL Asialor (57120, Pierrevillers, France) and transferred to the platform in inland aquaculture (UR AFPA, <http://www.urfpa.fr/main.php>, Vandœuvre-lès-Nancy, France) at the University of Lorraine. Observations were carried out in eight 700 l indoor tanks (two rows of 4 tanks) of a recirculated aquaculture system (RAS) equipped with mechanical and biological filters as well as a UV sterilization unit. For the first and second period (2015 and 2016), fish were reared until 69 days post-hatching (dph), and for the third one (2017) until 52 dph. Artificial lighting followed a 12h light/12h darkness cycle with light on from 08:00 to 20:00. Temperature was similar in all tanks and ranged from 16°C at hatching and incrementally

increased by 1°C per day to 20°C (Kestemont et al., 2007; Szkudlarek et Zakęś, 2007). Consequently, after 4 dph, water temperature was maintained at 20 ± 0.3°C. The physico-chemical properties of the water were monitored once or twice per week in each experiment. Fish were fed commercial food (first with nauplii of artemia (550-600 µm, Sep-Art Artemia cyst), then Larviva PROWEAN 100, 300, 500, 700 µm (BIOMAR®, France) and INICIOplus 0.8 mm (BIOMAR®, France) according to the experimental modalities tested, and to the protocol used by Schram et Philipsen (2003). Fish were fed between 8:30 to 17:30 during light period.

Table 1. Description of behaviour variables analysed in test of cannibalism. Focal fish is the tested fish.

Behaviours	Definitions
Orientation	The focal fish turned its body head-first toward the conspecific and visually tracked it (Bell and Sih, 2007)
Approach	The movement of the focal fish towards the other fish with slow swimming (Colchen et al., 2017)
Attack without S-shape	The focal fish moves towards prey and attacks it with a small and fast movement of the tail, which projects it rapidly (Sullivan and Atchinson, 1978).
Attack	A rapid movement of the focal fish towards other fish, with the mouth open (Colchen et al., in prep). Attack is characterized by a “S” position or a modification of the orientation of the tail of the focal fish before the rapid movement (Houde, 2001; Turesson et al., 2002)
S-shape	The focal fish make a “S” position in front of a congener without attacking (the rapid movement with the open mouth). Fish does not propel itself.
Capture	The focal fish bite a congener (Colchen et al., in prep)
Pursuit	The focal fish follow a congener after an attack or S-shape unsuccessful (without capture)

For more details on the tested factors see *Material and Methods* of Colchen et al. (2017) (**chapter II** of the thesis). From the first day of exogenous feeding, in each experiment, a sampling of 30 fish taken randomly in tanks was realized each week to make a growth monitoring of the population (**Fig. 1**).

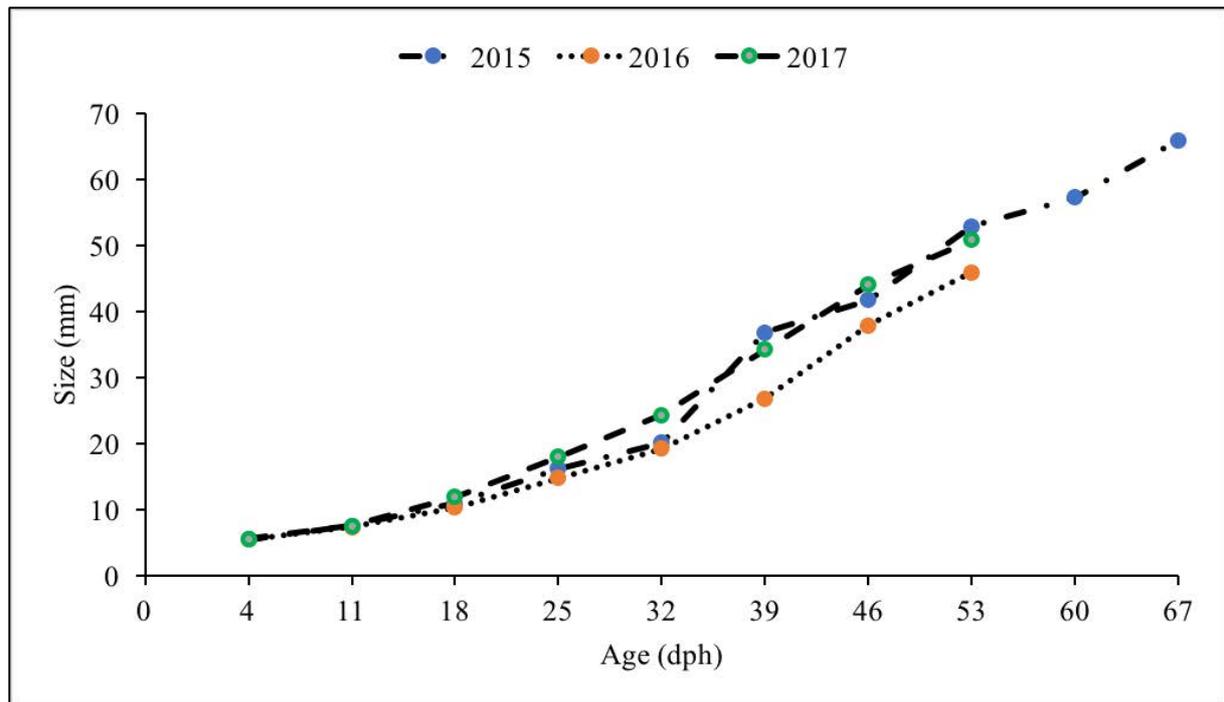


Figure 1. Growth curve of pikeperch larvae in the first set of experiments: size (mm) in function of age (dph: days post-hatching).

Cannibalism observations

The observations of cannibalism were realized directly in the tanks. From 10 dph to the end of the experiment, every day (including week-ends) between 9:00 am and 9:40 am, an observation of five minutes per tank was performed. For each year, it was always the same observer for all experiments. During observation sessions, the number of cases of cannibalism followed by successful captures, was recorded, and when it was possible, the cannibal and its prey were caught and euthanized by over-anesthetizing it a MS 222 bath (240 mg.l⁻¹) for measurement of total length (cm) of both the cannibal and the prey to calculate the size ratio. The number of cases of cannibalism was added per week. During observations, the type of ingestion, by tail-first or head-first, was also recorded. These types of ingestion were recorded when a fish was observed with a congener in its mouth and where head or tail of congener was visible. Furthermore, another category was added: after seven weeks old, fish were too rapid to be caught with a net when they attacked a prey. In these cases, we recognized a cannibal by its large stomach and the presence of a congener in it; these individuals were counted as cannibals and caught when possible. When the digestion was not in progress, the prey was removed from the cannibal stomach to be measured. Therefore, during the third year (2017), the attempt of attacks was characterized “by flank” when pikeperch attacked at the level of the pectoral fin and “by tail” when pikeperch attacked at the level of caudal fin.

III.2. Second experiment: description and analysis of the cannibal behaviour

Fish and experimental conditions

As for the previous experiment, eggs were obtained from stripping two domesticated females reared in a fish farm (Asialor, Pierrevillers 57, France) on 24/01/2016. After hatching (01/02/2016), fish were raised at URAFPA (<http://www.uraarpa.fr/main.php>, France) in RAS until 69 dph in height different tanks of 700 l. Artificial lighting followed a 12h light/12h darkness cycle with light on from 08:00 to 20:00 and the flow rate was 100L.h⁻¹. Water temperature was maintained at 20 ± 0.3°C. The physico-chemical properties of the water were monitored once or twice per week (dissolved oxygen: 8.06 ± 0.52 mg.l⁻¹; pH: 6.94 ± 0.77; ammonia: 5.31 ± 10.28 mg.l⁻¹; nitrite: 0.08 ± 0.07 mg.l⁻¹). Tanks were cleaned every day in the morning. Fish were fed commercial food (first with nauplii of artemia (550-600 µm, Catvis, Hertogenbosch, The Netherlands) from 4 to 18 dph, then Larviva PROWEAN 100, 300, 500, 700 µm (BIOMAR®, France) until 35 dph and INICIOplus 0.8 mm (BIOMAR®, France)) following the protocol used by Schram and Philipsen (2003). Fish were fed seven times per day (between 8:30 to 17:30).

Cannibalism observations

From 14 to 69 dph, every day, as previously described the same observer performed an observation of five minutes per tank. When a case of cannibalism was observed, the observer tried to catch the cannibal. On 192 cases of cannibalism observed, 35 cannibals were caught. On these 35 cannibals, a sub-sample of 25 cannibals (Mean ± SD = 34.6 ± 9.4 mm) was realized, between 28 and 52 dph old, and all the behaviours were observed and analysed during a behavioural test.

Behavioural test and output variables

After the observation cannibals were isolated individually during 24h in a net (15 cm* 25 cm) immersed in an 80L tank. After 24h, they were transferred in a smaller aquarium (20 cm x 7 cm x 4 cm with 2 cm of water) divided into two zones separated by a divider. Test was performed in a dedicated room separate from the rearing tanks. We placed the cannibal in a zone, and three congeners (unknown to the tested fish) were placed in the other one. After 30 min of acclimatization, the divider was removed and fish were left together for 20 min. All the tests were video recorded (Sony HDR-CX550VE). The videos were analysed and all

variables were measured with continuous focal observations (on the 20 min period). Behavioural variables were analysed with the Observer XT (Noldus, The Netherlands, version 10.0). Six behavioural variables for cannibals were retained throughout the entire 20 min: the orientation towards a potential prey, the approach, the pursuit, the “S-shape” behaviour in front of a congener but without an attack, the attack, the capture (for definitions see **Table 1**). Furthermore, distances before an attack, between cannibal and its prey (larva 1 on *Results* section) or the two others larvae (larvae 2 and 3 on *Results* section) were measured each second from 1 to 10 sec and at 20, 30, 40 and 50 sec before the attack. Only one attack per cannibal taken randomly during the 20 min of the test was analysed. Further, the swimming activity of larvae (larva 1 2 and 3 on *Results* section) was measured during one minute. These measures were done on the same attack than the distances. Finally, after the test, we euthanized all fish by over-anesthetizing in MS 222 bath (240 mg.l⁻¹) and total length of all fish (cannibal and prey) was measured to calculate the size ratio. The size ratio was compared between cannibals, which attacked and those, which did not.

Data analysis

Normality and homogeneity of variance for all data were tested on residuals, with the Shapiro-Wilk method for normality, and Levene method for homogeneity of variance. For swimming activity, as normality and homogeneity of variance were verified, we used an Anova test to analyse the data. In the first experiment, size ratio was tested with an Anova followed by Tukey post-hoc test and, in the second experiment, by t-test.

All statistics were realized with R software (version 3.2.4) except for χ^2 test, which was realized with StatView software (version 5.0). The level of significance used in all tests was $p < 0.05$.

IV/ Results

IV.1. First experiment: the chronology of cannibalism

Number of observed cases of cannibalism

Overall 438 cases of cannibalism were observed in all tanks during 141 days of observation for the three years combined. In the first year (2015), 142 cases of cannibalism were observed with the first case at 21 dph. There was an increase of cannibalism number between 21 dph and 41 dph, followed by a decrease between 41 dph and 48 dph and, at last an increase after 48 dph to 60 dph (**Fig. 2**). In the second year (2016), 192 cases of cannibalism were observed with the first case at 14 dph. There was a similar profile of its evolution than

during 2015 except that the increase after 48 dph was faster (**Fig. 2**). For the third year (2017), 104 cases of cannibalism were observed with the first case at 17 dph. There was an increase of the number of cases from 17 to 41 dph and a decrease after 41 dph (**Fig. 2**). In 2017, the observations stopped at 52 dph due to external constraints.

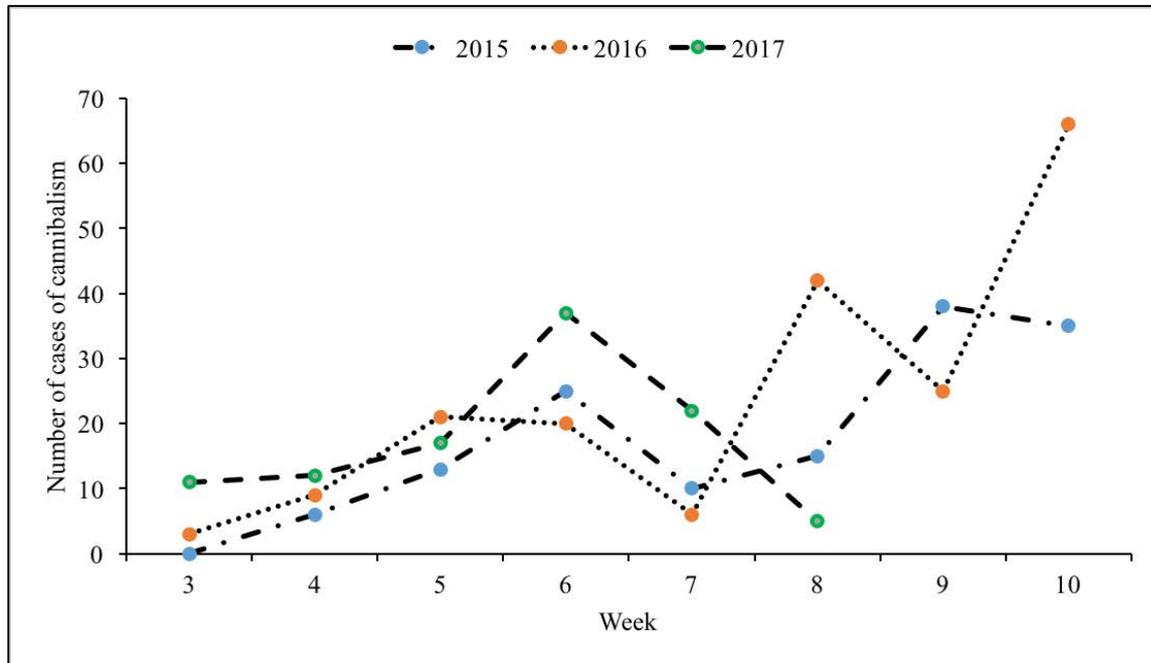


Figure 2. Total number of cases of cannibalism for the three experiments. On X-axis, weeks correspond to week after hatching. Cannibalism begun in all experiment during the third week after hatching. For each week, the number of cases were added on all tanks.

Characteristics of cannibalism

For the three years, there was an overall difference for the type of prey ingestion (by tail or by head) between observation weeks ($\chi^2 = 214.0$; $df = 7$; $p < 0.0001$). First, from 14 to 48 dph, the majority of ingestion was realized by the tail first (**Fig. 3**). After 48 dph, the number of prey ingestion by head increased (**Fig. 3**). Indeed, the type of prey ingestion was significantly different between the fifth (from 42 to 48 dph) and sixth week (from 49 to 52 dph) ($\chi^2 = 6.7$; $df = 1$; $p = 0.009$).

In the third year (2017), 85 attempts of attack were observed. Between 17 and 26 dph, 100 % of attacks ($n = 26$) were realized at the level of the pectoral fin. From 27 to 52 dph, 64.4% of attacks ($n = 38$) were realized by flank, at the level of the pectoral fin, and 35.6% of attacks ($n = 21$) at the level of caudal fin. Between 17 and 26 dph, 11% of attacks on flank were successful and only 8% between 27 and 52 dph.

During the three years, the number of cases of cannibalism was determined by the identification of fish with large stomach and it increased with time. For the third year, we did

not observe individuals with large stomach because the experiment stopped earlier than during the first two. Indeed, in the first two years (2015, 2016), after 49 dph, the individuals with large stomach represented 46% and 91% respectively of cases of cannibalism.

The size ratio between cannibal and prey was significantly different between the three years ($F = 13.4$; $df = 2$; $p < 0.0001$). There was no difference between the first (0.63 ± 0.1) and the second (0.6 ± 0.09) years ($z = 0.7$; $p = 0.45$), but there was a significant difference between second and third (0.72 ± 0.09) year ($z = - 4.01$; $p < 0.0001$) and between first and third year ($z = - 3.7$; $p < 0.0001$).

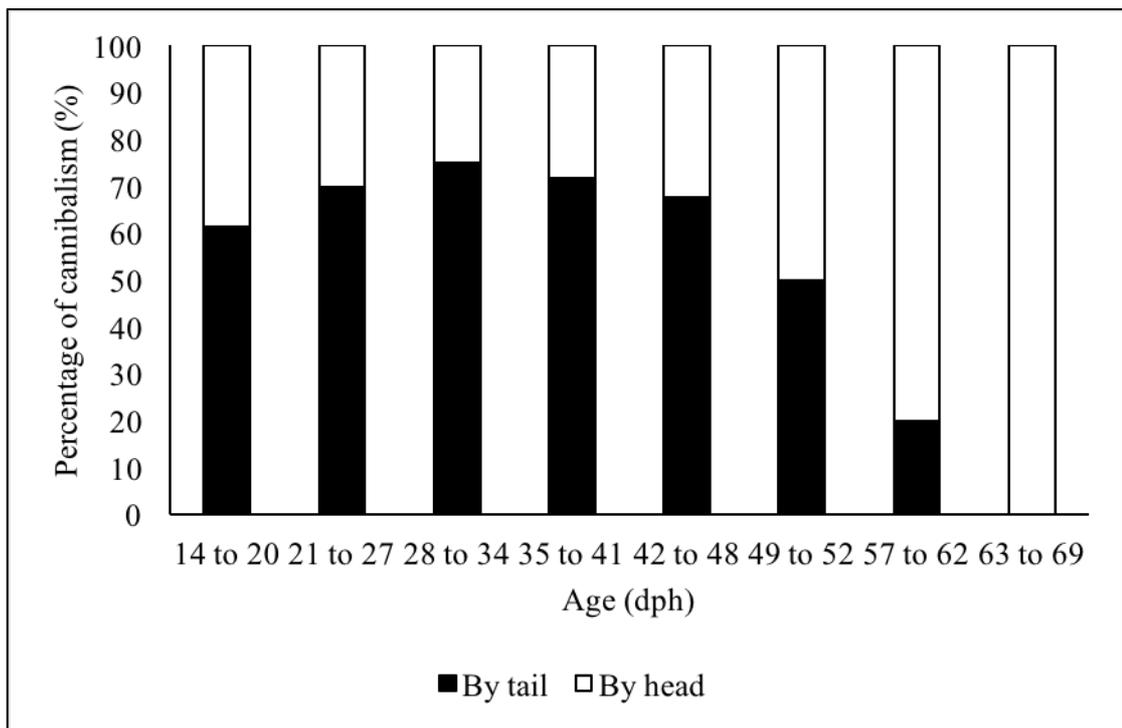


Figure 3. Percentage of cannibalism in function of age and type of ingestion. Percentages were cumulated for the three years.

IV. 2. Second experiment: description and analysis of the cannibal behaviour

Among the 25 cannibals tested in the behavioural test, seven attacked a congener and three of them were successful. Consequently, the behavioural sequence was analysed on these seven larvae, which had realized an attack. The behavioural sequence was summarized by an ethogram (**Fig. 4**). There were 83 orientations, 65 approaches, 15 attacks, 3 attacks without S-shape, 30 S-shape, 15 attacks after a S-shape, 3 pursuits and 3 captures in total for the seven-tested fish. We can note that 78 % of orientations were followed by an approach. After the approach, there was an attack without S-shape in 3 % of cases but 23 % of larvae made a S-shape (**Fig. 4**). When the larvae showed a S-shape, most often they attacked congeners (42 %) or congeners moved away, that resulted in a pursuit in 17 % of cases. Pursuits were followed

in 100 % of cases by a new “S” position. Finally, after an attack with a S-shape, cannibals were successful in 20 % of cases and captured their prey (Fig. 4).

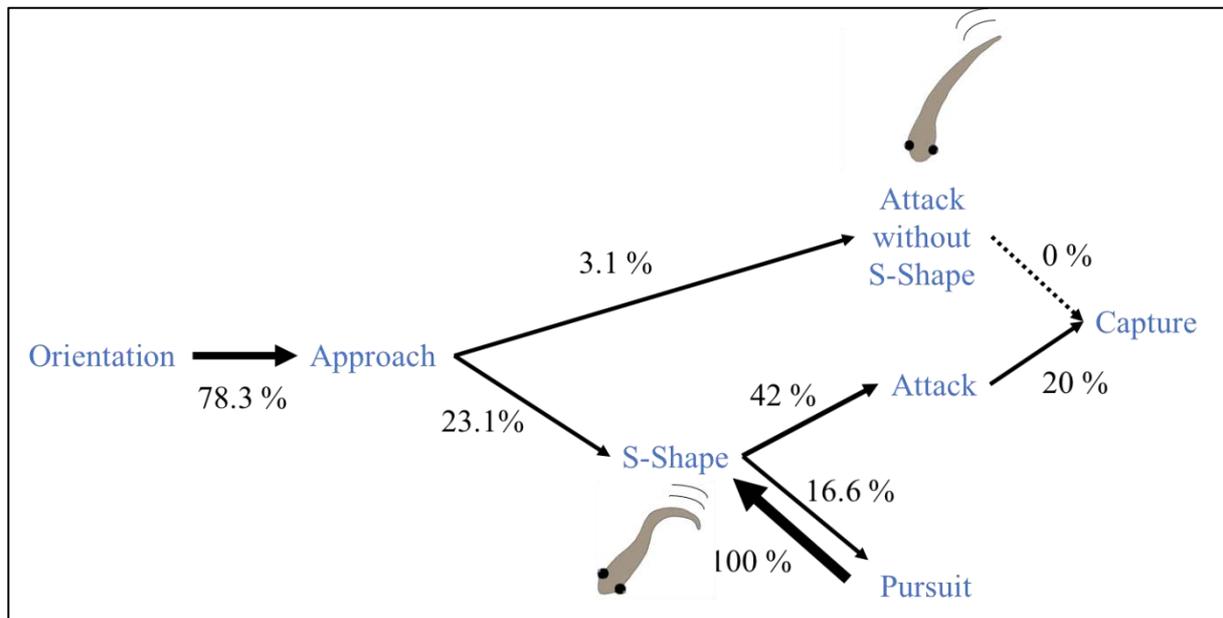


Figure 4. Ethogram of behavioural sequences to capture a congener.

The analysis of the evolution of the distances between the cannibal and its prey showed that from at least 10 s before the attack, cannibal had spotted its prey (Fig. 5). Indeed, after that, cannibal got closer to the prey (Fig. 5). It suggested that there was a choice of the prey by the cannibal, at least 10 s before the attack. This choice is not determined by the behaviour of the prey. Indeed, there was no difference in swimming activity between larva that was attacked and the two others during the minute before the attack (Anova: $F = 0.44$; $df = 2$; $p = 0.65$; Fig. 6). However, the cannibal choice could be influenced by the difference of size with the prey. The size ratio prey/cannibals size tended to be lower when there was an attack (0.63 ± 0.12) than when no attack occurred (0.75 ± 0.16) (t-test: $t = 1.82$; $p = 0.09$).

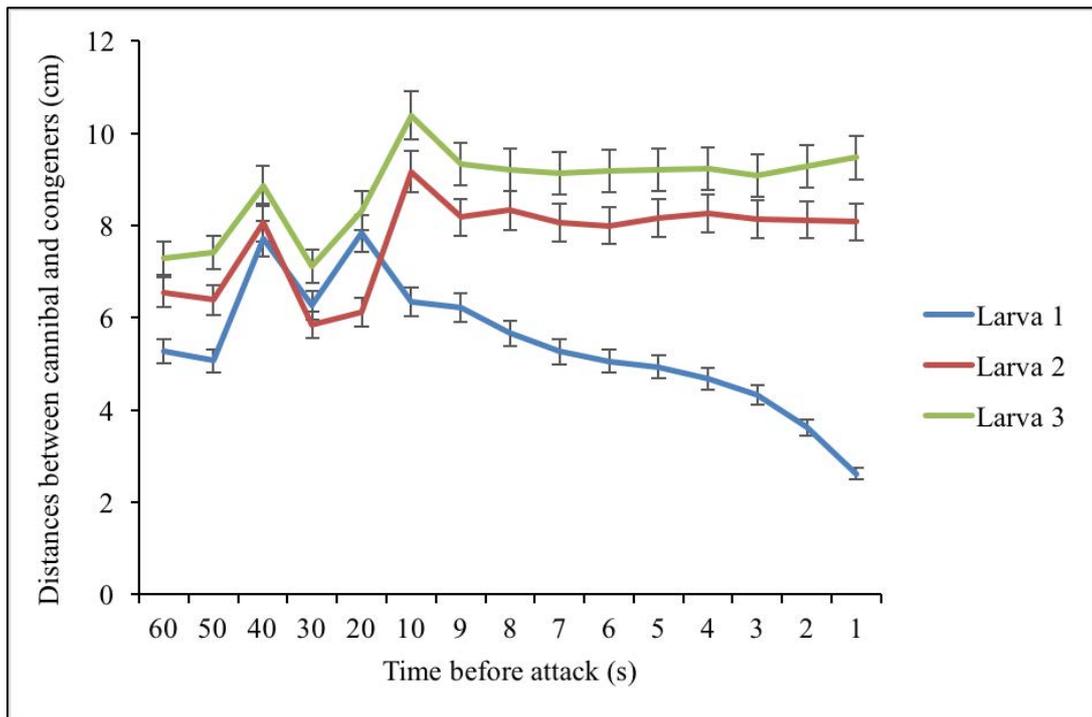


Figure 5. Mean \pm SE of distances (cm) between cannibal and congeners before attack. Larva called “Larva 1” was the larva, which was attacked.

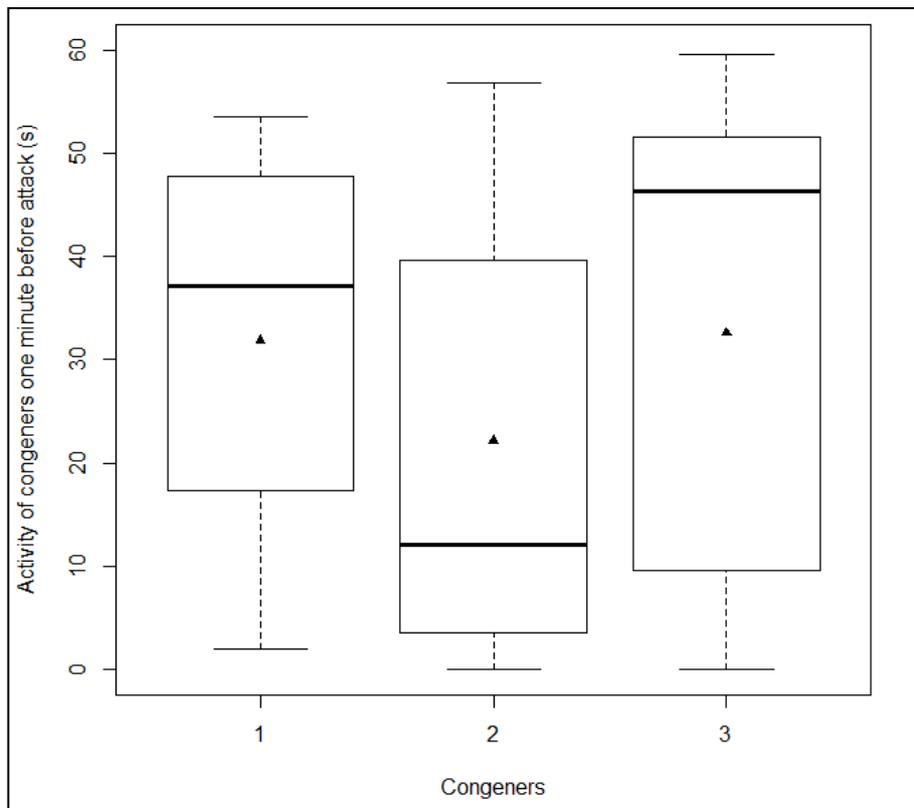


Figure 6. Swimming activity of congeners during one minute before attack. Larva called “Larva 1” was the larva, which was attacked. The black line is the median, the black triangle is the mean, white dots are outsiders and top and bottom lines are first and third quartiles.

V/ Discussion

In our study, we observed that cannibalism began between 14 and 21 dph. This result slightly differs from those of Kestemont et al. (2007). They showed that cannibalism in pikeperch began at 22 dph by studying the effects of weaning age and diet on larval growth and development. We could hypothesize that the first case of cannibalism was linked either to environmental, populational or nutritional factors applied or to the observation methods. In our study, we counted the number of cannibals seen during five minutes' periods of observation per tank, while in the other study (Kestemont et al. 2007) the number of cannibals resulted in the difference between the initial and final numbers of individuals in the aquariums: so, all disappeared larvae were considered as prey of a cannibal. Moreover, with their method, they had no precise count of cannibals because only one cannibal in the aquarium could be responsible of the death of several prey. Furthermore, we noted two peaks of cannibalism: one between 35 and 41 dph, and another one after 50 dph. It is somewhat different from the other studies. Kestemont et al. (2007) found an increase of the cannibalism rate between 22 and 25 dph and then a decrease after 30 dph. Hamza (2008) described a peak of mortality in pikeperch mainly due to cannibalism between 22 and 34 dph. Thus, it seems that there is a clear peak of cannibalism in pikeperch, yet the precise time differs between studies. This could be due to a high level of size heterogeneity between fish during this important period of development (Baras and Jobling, 2002). In cod (*Gadus morhua*) larvae, Puvanendran et al. (2008) suggested that the peak of cannibalism was linked to the ontogenetic shift (morphological and physiological modifications) due to metamorphosis, allowing a better swimming activity and improving the attack behaviour (with vertebrae and fin rays' development) and ingestion process (with stomach and pyloric caeca development) (Puvanendran et al., 2008). Here, between 17.71 ± 1.58 and 33.38 ± 1.94 , all fins are grown and developed (Ott et al., 2012). This larval size range corresponds approximately to an age between 32 and 42 dph in our experiment that coincides with our first peak of cannibalism. Furthermore, an early study on pikeperch rearing reported that cannibalism ceased at about 5 cm body length (Hilge and Steffens, 1996) that corresponds in our study to the age of 50 dph approximately. However, in our study, it is not the case at least for the two first years of observation (2015 and 2016). Indeed, we observed an increase of cannibalism after 56 dph. But for the third year (2017), observations stopped at 52 dph, and we observed a decrease of cannibalism at this moment. Our study demonstrated for the first time, in pikeperch juveniles that cannibalism decreased effectively towards 50 dph (46 ± 4.9 mm of total length) but increased again later on, from 50 dph. At this age and size, pikeperch juveniles were

definitively developed, with teeth fully developed (Ott et al., 2012) that could explain this new increase of cannibalism and the appearance of a new method of capture with the shift of prey ingestion from the tail to the head.

For the different types of attacks and ingestion, we showed that first there were lot of attempts of attacks mostly realized at the level of pectoral fin at the beginning of life of larvae and then there were only few attempts to catch prey by the tail. These findings are in agreement with Loadman et al. (1986) who reported that in young larvae of walleye (*Sander vitreum*), attacks were done on flank and on tail. Therefore, between 4 and 10 dph, from 92% to 100% of attacks were done at the level of pectoral fin and only 2% of them were successful (Loadman et al., 1986). In our study, at this age, we did not observe attack attempts on head directly, but we observed several cases of cannibalism by tail. It seems that attacks by head are characteristic of older larvae (Loadman et al., 1986). We could hypothesize that larvae, which make an attack by head were successful all the time. Indeed, we could assume that an attack by head is dangerous also for the predator due to the presence of teeth of the prey and the abilities to defend itself causing injuries to the cannibal; so, larvae, which attacked the prey by head take risk to be bitten by the congener. Despite this danger for head-first attack, we can observe, in our study, that after 49 dph, there was an important shift in the capture tactic, the larvae switching from tail-first to head-first attack and ingestion. This shift has already been reported in catfish (*Clarias gariepinus*) larvae (Hecht and Appelbaum, 1988). Authors characterized, first, from 8 to 45 mm, a tail first caught and swallowed up to head, which is subsequently bitten off and discarded, called type I cannibalism and then type II cannibalism where the prey was swallowed head first as a whole (Hecht and Appelbaum, 1988). We could hypothesize that, in pikeperch, this shift from tail-first to head-first ingestion is necessary due to spiny rays of prey, which are totally developed after 20 mm (Ott et al., 2012) and could provoke suffocation and, consequently, prevent the tail-first ingestion by the cannibal.

The size difference between cannibals and cannibalized have already been studied (Baras et al., 2000a; Hseu et al., 2004; Arokiaraj and Appelbaum, 2011; Ribeiro and Qin, 2013; Baras et al., 2014; Ribeiro and Qin, 2015). In our study, we observed in the second year that the size ratio between tested larva (cannibal) and the three congeners was smaller for attacked pikeperch than those, which were not attacked. We could hypothesize that there was an active selection of prey on the size. This hypothesis is reinforced by the fact that at least 10 seconds before the attack, cannibals had already chosen its prey (among the three proposed). After this time, the distance between cannibal and its chosen prey decreased significantly.

This active selection seems to be based more on the size of the prey than on the swimming activity. Consequently, our findings are in agreement with the hypothesis formulated by Lappalainen et al (2006) on pikeperch adults. Lappalainen et al. (2006) compared the difference of size between prey from other species and congeners consumed by adult pikeperch. It seems that the selection of prey was realized more on the size than on prey species. It seems that the active selection of prey in pikeperch larvae and juveniles was done also on its size.

VI/ Ethical note

All fish treatments and procedures used in this study were in accordance with the guidelines of the Council of European Communities (2010/63/UE) and the French Animal Care Guidelines (Animal approval No. APAFIS#1813-2015111618046759v2).

VII/ Acknowledgments

This project received funding from the European Union's Seventh Framework Programme for research, technological development and demonstration (KBBE-2013-07 single stage, GA 603121, Diversify). Thank you to J.B. Muliloto, E. Faux, A. Dias, A. Boyer, C. Barbier, L. Faber, A. Grisel, S. Hmila and P. Vallet for their technical help.

VIII/ References

- Arockiaraj, A.J., Appelbaum, S., 2011. Sibling cannibalism in juvenile barramundi, *Lates calcarifer* (Actinopterygii: Perciformes: Centropomidae), reared under different light conditions. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria* 41, 7–11. doi:10.3750/AIP2011.41.1.02
- Baras, E., 2012. Cannibalism in fish larvae: What have we learned?, in: *Larval Fish Aquaculture*. J. G. Qin, New York.
- Baras, E., 2000. Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. I. Ontogeny, dynamics, bioenergetics of cannibalism and prey size selectivity. *Journal of Fish Biology* 57, 1001–1020. doi:10.1006/jfbi.2000.1366
- Baras, E., 1998. Bases biologiques du cannibalisme chez les poissons. *Cah. Ethol* 18, 53–98.
- Baras, E., Dugué, R., Legendre, M., 2014. Do cannibalistic fish forage optimally? An experimental study of prey size preference, bioenergetics of cannibalism and their ontogenetic variations in the African catfish *Heterobranchus longifilis*. *Aquatic Living Resources* 27, 51–62. doi:10.1051/alr/2014006

- Baras, E., Jobling, M., 2002. Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fish. *Aquaculture research* 33, 461–479.
- Baras, E., Kestemont, P., M elard, C., 2003. Effect of stocking density on the dynamics of cannibalism in sibling larvae of *Perca fluviatilis* under controlled conditions. *Aquaculture* 219, 241–255.
- Bry, C., Basset, E., Rognon, X., Bonamy, F., 1992. Analysis of sibling cannibalism among pike, *Esox lucius*, juveniles reared under semi-natural conditions. *Environmental Biology of Fishes* 35, 75–84.
- Cuff, W.R., 1980. Behavioral aspects of cannibalism in larval walleye, *Stizostedion vitreum*. *Canadian Journal of Zoology* 58, 1504–1507.
- Elgar, M., Crespi, A. (Eds.), 1992. *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford Science Publications, Oxford.
- FAO, 2009. The state of food and agriculture. Livestock in the balance. ISSN: 0081-4539.
- Fox, L.R., 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual review of ecology and systematics* 6, 87–106.
- Hamza, N., Mhetli, M., Khemis, I.B., Cahu, C., Kestemont, P., 2008. Effect of dietary phospholipid levels on performance, enzyme activities and fatty acid composition of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. *Aquaculture* 275, 274–282. doi:10.1016/j.aquaculture.2008.01.014
- Hecht, T., Appelbaum, S., 1988. Observations on intraspecific aggression and coeval sibling cannibalism by larval and juvenile *Clarias gariepinus* (Clariidae: Pisces) under controlled conditions. *Journal of Zoology* 21–44.
- Hecht, T., Pienaar, A.G., 1993. A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. *Journal of the World Aquaculture Society* 24, 246–261.
- Hilge, V., Steffens, W., 1996. Aquaculture of fry and fingerling of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.)—a short review. *Journal of applied Ichthyology* 12, 167–170.
- Houde, E.D., 2001. Fish larvae. In: *Encyclopedia of Ocean Sciences* (Ed. Steele, J.H., Turekian, K.K. and Thorpe, S.A.). pp. 928-938. London: Academic Press.
- Hseu, J.R., Hwang, P.P., Ting, Y.-Y., 2004. Morphometric model and laboratory analysis of intracohort cannibalism in giant grouper *Epinephelus lanceolatus* fry. *Fisheries Science* 70, 482–486.
- Kestemont, P., Xueliang, X., Hamza, N., Maboudou, J., Imorou Toko, I., 2007. Effect of weaning age and diet on pikeperch larviculture. *Aquaculture* 264, 197–204. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.12.034

- Lappalainen, J., Olin, M., Vinni, M., 2006. Pikeperch cannibalism: effects of abundance, size and condition. Presented at the Annales Zoologici Fennici, JSTOR, pp. 35–44.
- Loadman, N., Moodie, G., Mathias, J., 1986. Significance of cannibalism in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 43, 613–618.
- Molnár, T., Hancz, C., Bódis, M., Müller, T., Bercsényi, M., Horn, P., 2004. The effect of initial stocking density on growth and survival of pike-perch fingerlings reared under intensive conditions. Aquaculture International 12, 181–189.
- Ott, A., Löffler, J., Ahnelt, H., Keckeis, H., 2012. Early development of the postcranial skeleton of the pikeperch *Sander lucioperca* (Teleostei: Percidae) relating to developmental stages and growth. Journal of Morphology 273, 894–908. doi:10.1002/jmor.20029
- Pereira, L.S., Agostinho, A.A., Winemiller, K.O., 2017. Revisiting cannibalism in fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries 27, 499–513. doi:10.1007/s11160-017-9469-y
- Polis, G.A., 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. Annual Review of Ecology and Systematics 12, 225–251.
- Puvanendran, V., Laurel, B., Brown, J., 2008. Cannibalism of Atlantic cod *Gadus morhua* larvae and juveniles on first-week larvae. Aquatic Biology 2, 113–118. doi:10.3354/ab00044
- Ribeiro, F.F., Qin, J.G., 2013. Modelling Size-Dependent Cannibalism in Barramundi *Lates calcarifer*: Cannibalistic Polyphenism and Its Implication to Aquaculture. PLoS ONE 8, e82488. doi:10.1371/journal.pone.0082488
- Ribeiro, F.F., Qin, J.G., 2015. Prey size selection and cannibalistic behaviour of juvenile barramundi *Lates calcarifer*. Journal of Fish Biology 86, 1549–1566. doi:10.1111/jfb.12658
- Schram, E., Philipsen, E., 2003. Production of market size pikeperch (*Sander lucioperca*) in a pilot recirculation system.
- Smith, C., Reay, P., 1991. Cannibalism in teleost fish. Reviews in Fish Biology and Fisheries 1, 41–64. doi:10.1007/BF00042661
- Sullivan, J.F., Atchison, G.J., 1978. Predator-prey behaviour of fathead minnows, *Pimephales promelas* and largemouth bass, *Micropterus salmoides* in a model ecosystem. Journal of Fish Biology 13, 249–253.

- Szkudlarek, M., Zakęś, Z., 2007. Effect of stocking density on survival and growth performance of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), larvae under controlled conditions. *Aquaculture International* 15, 67–81. doi:10.1007/s10499-006-9069-7
- Tureson, H. akan, Persson, A., Brönmark, C., 2002. Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. *Ecology of Freshwater Fish* 11, 223–233.

CHAPITRE II

Impacts de facteurs d'élevage sur le cannibalisme chez le sandre

ARTICLE 2 :

The onset of cannibalism in pikeperch (*Sander lucioperca*): a multifactorial analysis.

Tatiana Colchen¹, Yannick Ledoré¹, Fabrice Teletchea¹, Pascal Fontaine¹, Alain Pasquet^{1,2}

¹ : Université de Lorraine, URAFPA. USC INRA 340. F-54506 Vandœuvre-lès-Nancy

² : CNRS. F-54506 Vandœuvre-lès-Nancy

Article soumis dans la revue *Aquaculture Research* (30/08/2017)

I/ Abstract

Cannibalism is as the act of killing and consuming the whole or the major part of an individual belonging to the same species, irrespective of its stage of development. In pikeperch, a freshwater species, cannibalism during early life stages is a major bottleneck for its intensive rearing. A multifactorial experimental design was performed to study simultaneously the effect of several factors and their interactions on pikeperch larval rearing by using a factorial design. In this study, three experiments were conducted to investigate the impact of environmental, nutritional and populational factors on cannibalism. We showed that, in pikeperch, cannibalism begins between 14 and 21 dph depending of the studied factors but it seems that cannibalism rate and the onset of cannibalism were no impacted whatever a particular combination of factors. Even if some studies showed that cannibalism could decrease by acting on some rearing factors, we showed that with a standardizing rearing protocol, there is no optimal combination of factors that can stop or even reduce cannibalism in pikeperch larvae.

Keywords: freshwater fish species, intra-specific predation, aquaculture, multifactorial experiment, early life stages.

II/ Introduction

Cannibalism is defined as the act of killing and consuming the whole or the major part of an individual belonging to the same species, irrespective of its stage of development (Polis, 1981; Smith & Reay, 1991; Hecht & Pienaar, 1993; Baras, 2012). As cannibalism is a predatory relationship where prey and predator belong to the same species, it could be considered as intra-specific predation (Polis, 1981) involving a behavioural sequence for the capture similar to the behavioural sequence to capture a prey for a predator.

Historically, cannibalism was considered as a rare event or an experimental artefact under laboratory conditions (Fox, 1975; Dawkins, 1976). However, Polis (1981) suggested that cannibalism could impact population structure because it generally involves predation on individuals of different sizes and more recently several studies showed that cannibalism is common and had ecological and evolutionary influences (Cushing, 1991; Claessen, de Roos, & Persson, 2004; Pereira, Agostinho, & Winemiller, 2017). Cannibalism has been described in many species from micro-organisms to mammals, and especially in fish (Fox, 1975; Smith & Reay, 1991; Elgar & Crespi, 1992).

In fish, cannibalism was observed in 390 teleost species coming from 104 families with 150 species studied only in captivity (Pereira et al., 2017). It is described in wild environment as well as in fish farms. In aquaculture, intra-cohort cannibalism (predators and prey having the same age) is a major bottleneck in rearing of several species, mostly during the early life stages. For example, cannibalism is an important problem rearing of pike *Esox lucius* (Bry, Basset, Rognon, & Bonamy, 1992), walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Sogard & Olla, 1994), *Cynoscion nebulus* (Manley, Rakocinski, Lee, & Blaylock, 2014), dorada *Brycon moorei* (Baras et al., 2000), Atlantic cod *Gadus morhua* (Folkvord, 1997), perch *Perca fluviatilis* (Byström, Huss, & Persson, 2012), catfish *Clarias gariepinus* (Baras & d'Almeida, 2001) or pikeperch *Sander lucioperca* (Molnár et al., 2004).

The effects of several factors have been tested in order to decrease the cannibalism rate during these stages. In the last twenty years, many studies have concerned the impact of biotic, abiotic or feeding factors on cannibalism during early life stages for marine and freshwater species (for review see Naumowicz, Pajdak, Terech-Majewska, & Szarek, 2017; Pereira et al., 2017). Among freshwater species, pikeperch has gained attention as a promising new species in intensive fish farming (Nyina-wamwiza, Xu, Blanchard, & Kestemont, 2005; Kestemont, Dabrowski, & Summerfelt, 2015) with a great economic potential. Until now, several bottlenecks have prevented the success of the rearing of the larvae among which the high mortality due mainly to cannibalism during the early life stages (larvae and juveniles).

The cannibalism rate varies from 7.4 to 53% (Mamcarz, Kucharczyk, Kujawa, & Skrzypczak, 1997; Molnár et al., 2004; Lappalainen, Olin, & Vinni, 2006; Kestemont, Xueliang, Hamza, Maboudou, & Imorou Toko, 2007; Szczepkowski et al., 2011). This variability is mainly due to the objectives of studies and to the lack of homogeneity in the rearing protocols in terms of environmental conditions (*i.e.*: rearing structures, light or photoperiod), feeding rate or food quality, duration of the experiments, or in terms of densities of fish per tank or number of breeders used for spawning (Fontaine et al., in prep) and also in terms of observing the cannibalism.

In our study, we propose to study cannibalism through several combinations of biotic and abiotic factors on pikeperch. A multifactorial experimental design was developed to analyse simultaneously the effect of several factors and their interactions on pikeperch larval rearing using a factorial design (Gardeur, Mathis, Kobilinsky, & Brun-Bellut, 2007; Teletchea et al., 2009). Three experiments were carried out studying three sets of factors: environmental, nutritional and populational factors. In each experiment, interactions of factors were analysed to understand the influence of rearing factors on the cannibalism rate. We hypothesized that an optimal combination of factors for growth and survival could provide a decrease of cannibalism rate.

III/ Materials and Methods

III.1. Rearing conditions

For each experiment, larvae were obtained from local broodstock maintained at SARL Asialor (57120, Pierrevillers, France) and transferred to our experimental platform in inland aquaculture (UR AFPA, <http://www.uraipa.fr/main.php>, Vandœuvre-lès-Nancy, France) located at the University of Lorraine. Three experiments were carried out in eight 700 l indoor tanks (two rows of 4 tanks) associated in a unique recirculated aquaculture system (RAS) using common mechanical and biological filters as well as a UV sterilization unit (same water quality in all tanks). Fish were reared until 52 days post-hatching (dph) for the three experiments. Artificial lighting followed a 12h light/12h darkness cycle with light on from 8:00 am to 20:00 pm with a progressive increase of light intensity from 7:30 am to 8:00 am (from 0 to 5 or 50 lx, simulated dawn period) and a decrease of light intensity from 19:30 pm to 20:00 pm (from 50 or 5 to 0 lx, simulated dusk period). Temperature was similar in all tanks and ranged from 16°C and incrementally increasing by 1°C per day to 20°C (Hamza, Mhetli, & Kestemont, 2007; Kestemont et al., 2007; Szkudlarek & Zakęś, 2007). Consequently, after 4 dph, water temperature was maintained at $20 \pm 0.3^\circ\text{C}$. The physico-

chemical properties of the water were monitored once or twice per week in each experiment (**Table 1**). Fish were fed commercial food (first with nauplii of artemia (550-600 µm, Sep-Art Artemia cyst), then Larviva PROWEAN 100, 300, 500, 700 µm (BIOMAR®, France) and INICIOplus 0.8 mm (BIOMAR®, France) according to experimental modalities, and to the protocol used by Schram & Philipsen (2003). Fish were fed between 8:30 am to 17:30 pm during the light period.

Table 1. Mean ± SD (N: number of measurements) of water quality for each experiment. The water quality was averaged for each experiment on the total period of experiment. *The ammonia value was calculated on 10 values than 14 due to a pic of ammonia at the end of the experiment (Mean ± SD (N=4): 18.25 ± 12.02 mg.l⁻¹).

	Temperature (°C)	Dissolved oxygen (mg.l ⁻¹)	pH	Ammonia (mg.l ⁻¹)	Nitrite (mg.l ⁻¹)
Experiment 1	20.0 ± 0.3 (N = 9)	7.6 ± 0.4 (N = 9)	8.0 ± 0.2 (N = 9)	0.20 ± 0.1 (N = 19)	0.02 ± 0.02 (N = 15)
Experiment 2	20.0 ± 0.3 (N = 12)	8.1 ± 0.5 (N = 12)	6.9 ± 0.8 (N = 19)	0.13 ± 0.1* (N = 10)	0.08 ± 0.06 (N = 14)
Experiment 3	20.1 ± 0.14 (N = 19)	6.9 ± 0.8 (N = 19)	6.9 ± 0.7 (N = 42)	0.07 ± 0.1 (N = 20)	0.07 ± 0.05 (N = 20)

In each experiment, a fractional factorial experimental design was developed to study simultaneously the effect of four factors and their interactions on pikeperch larval development and cannibalism (Babiak, Brzuska, & Perkowski, 2000; Ruohonen, Kettunen, King, 2001). Indeed, this method allowed us to study two modalities per factor in a minimum number of tanks without replicate (Gardeur et al., 2007; Teletchea et al., 2009). Experimentally, the effects of the environmental, nutritional and populational factors will be studied successively in the three experiments. Other environmental factors, as temperature and chemical parameters (pH, ammonia ...) have not been considered within the experimental design because the structures of the experimental station (system RAS) did not allow us to test them separately per tank. Furthermore, as this study aims to design an optimal set of factors for fish farmers, we take into account the constraints (costs in terms of economic efficiency of human resources) linked to the use of particular modalities of each factor (i.e.

the cost of the electric energy for the light, which is a trade-off between the cost of the electricity and the optimal light for the development of the larvae).

III. 2. First experiment: test of the environmental factors

In this first experiment, larvae hatched on January 27th, 2015. The initial number of larvae per tank was 62,500 (90 larvae. l⁻¹). This experiment aims to investigate the effects of four environmental factors accurate for aquaculture: light intensity, water renewal rate, water current direction and cleaning period (**Table 2**).

- For light intensity, we chose two modalities: 5 lx and 50 lx according to several authors that showed that pikeperch larvae are very sensitive to high light intensities (Summerfelt, 1996; Hamza, Mhetli, Khemis, Cahu, & Kestemont, 2008; Lund & Steinfeldt, 2011; Lund, Skov, & Hansen, 2012).
- For water renewal rate, based on previous works (Szkudlarek & Zakęś, 2007; Lund & Steinfeldt, 2011; Lund et al., 2012), we chose to renew the water of the tanks using two modalities: 50% and 100% per hour.
- The water current direction in the tank may be important because it may influence the position of the larvae in the water column and their swimming activity. By requiring the larvae to swim in a current (*i.e.*: by carrying them the bottom), it may be responsible of mortality, deformities (non-inflation of the swim bladder, Summerfelt, 1996). For the water current direction in the tank, we chose the water down-flow or up-flow with a water arrival at the surface or the bottom of the tank.
- Period of tank cleaning by siphoning can be considered as a period of stress for the larvae. It can influence their foraging and swimming behaviours but also the water quality. In our study, it was done at two different times; in the morning after the first feeding or in the evening after the last daily feeding.

III.3. Second experiment: test of nutritional factors

Larvae hatched on the February 1st, 2016. The initial number of larvae per tank was 30,000 larvae in each (43 larvae. l⁻¹). For this second experiment, factors, which resulted in a better growth in the first experiment, were fixed: light was stabilized at 50 lx, the water renewal rate at 100% per hour, the water current direction was at the bottom of the tank and the cleaning period was fixed in the morning. In this second experiment, four nutritional factors related to feeding strategies classically used in aquaculture were tested: the beginning

of weaning (relatively to the age of the larvae), the type of food distribution, the co-feeding and the weaning duration (**Table 2**).

- For the beginning of weaning, we compared early weaning (from 10 dph) to a commonly used later weaning (16 dph) (Hamza et al., 2007). In commercial intensive rearing of pikeperch, weaning as early as possible is targeted in order to reduce the costs of feeding with *Artemia*. However, a precocious weaning seems to induce a lower growth rate (Steenfeldt, 2015).
- For the type of food distribution, a survey of the literature let us think that the frequency and type of daily feeding are highly variable among the different studies reported. The feeding frequency mainly depends on photoperiod. Moreover, the ration can be either discontinuous based on frequent meals, (i.e.: every 30 min during one or two hours (Ostaszewska, Dabrowski, Czuminska, Olech, & Olejniczak, 2005; Kestemont et al., 2007; Hamza et al., 2008; 2010; Hamza, Kestemont, Khemis, Mhetli, & Cahu, 2012; Ljubobratović et al., 2015; Król & Zakeś, 2016), or continuous using automatic feeders (Szkudlarek & Zakeś, 2007; Lund et al., 2012). We compared the consequences of a discontinuous feeding (one meal every 90 min and seven meals/day) to a continuous one (using peristaltic pumps for live preys and band feeders for artificial diet) over a 12h period (photophase).
- The co-feeding is a supplementation in inert diet at the live food to prepare for the diet transition called weaning. Some studies used a co-feeding with live and inert diets for larval pikeperch (Hamza et al., 2007; Szkudlarek & Zakeś, 2007; Ljubobratovic et al., 2015; Król & Zakeś, 2016) while other studies only offering live food (Lund et al., 2012; Lund, Höglund, Ebbesson, & Skov, 2014) before the weaning period. As, there was no consensus of the usefulness of the co-feeding, we tested either the effect of the absence of co-feeding or a co-feeding with a supplementation with inert food (100 µm Larviva Pro-wean, Biomar, Denmark, 10% of rationing applied after the weaning per day) at the live food (*Artemia nauplii*), 16 days before the weaning period.
- We tested two weaning durations corresponding to a rapid (3 days) or slow (9 days) feeding transition from *Artemia nauplii* to an artificial diet. A slow transition was applied by Kestemont et al. (2007) and Lund et al. (2014), whereas other protocols used a longer duration (Hamza et al., 2007; Lund et al., 2012).

III. 4. Third experiment: test of populational factors

Larvae hatched on the February 20th, 2017. The initial number of larvae per tank was 35,000 or 70,000 larvae each (in function of density tested - 50 or 100 larvae. l⁻¹). In this third experiment, environmental factors (light, water renewal rate, water current direction and cleaning period) were the same as in the second experiment and the nutritional factors were fixed relatively to the results of the second experiment: a discontinuous distribution of food was applied, also a co-feeding period, the beginning of the weaning period was at 16 dph and a weaning duration of 9 days. For this third experiment, four factors were tested: density, jumpers sorting out, sibling link and weight of females' breeders (**Table 2**).

- For the density, we tested a high or a low density (50 or 100 larvae. l⁻¹). High density is known to impact directly cannibalism rate (Mamcarz et al., 1997; Molnár et al., 2004). Molnár et al. (2004) showed that cannibalism rate increased with density while Mamcarz et al. (1997) showed an increase of cannibalism with density until a threshold.
- Jumpers are characterized by a rapid growth, which leads to a size heterogeneity in the population. Consequently, jumpers were considered as potential cannibals (many of them could be recognized with their large stomach, **Fig.1**) and the sorting out of these fish could impact directly the cannibalism rate.
- We tested the potential effect of the presence or not of sibling larvae simultaneously in tank, because Bry & Gillet (1980) showed that cannibalism occurred most often between larvae genetically separated.
- The weight of females' genitors impacted directly the size of the eggs and consequently the size of the larvae (Marteinsdóttir & Steinarsson, 1998; Heath, Fox, & Heath, 1999), and could affect directly the cannibalism rate (Baras, 2012), we tested two modalities: larvae from large (> 3 kg) or small females (< 3 kg).



Figure 1. Cannibals with a large stomach.

Table 2. Applied modalities of the factors in all experiments.

Factors	Modality 1	Modality 2
Environmental factors		
Light intensity	5 lx	50 lx
Water renewal rate	50%	100%
Water current direction	At the surface of the tank	At the bottom of the tank
Time of cleaning	Morning	Evening
Nutritional factors		
Beginning of weaning	10 th day	16 th day
Type of distribution	Continuous	Discontinuous
Co-feeding	Yes	No
Weaning duration	3 days	9 days
Populational factors		
Density	Small	High
Sorting out of fish' jumper	Yes	No
Sibling or not sibling	Sibling	Not sibling
Female weight	Small (<3kg)	Large (>3kg)

III. 5. Cannibalism observations

The observations of cannibalism were done directly in tanks. From 10 dph to the end of the experiment (52dph), every day between 9:00 am and 9:40 am, an observation of five minutes per tank was performed. In each experiment, it was always the same observer, trained himself by the same person for all experiments. During observation, the number of case of cannibalism (observed attacks, captures and ingestions of a fish on another fish) was recorded and the cannibal and its prey were caught, when it was possible, for morphological measurement: weight and length. First, the number of cases of cannibalism was average per week and report on the total number of cannibals observed during the experimentation for the results presentation of the percentage of cannibalism per week. In the three experiments, impacts of tested factors on the total number of observations of cannibalism in each tank were analysed only from 14 dph to 52 dph to have comparable periods of data collection.

III. 6. Data analysis

For the two first experiments, multifactorial analyses were carried out using the statistical software Analys (Kobilinsky, 2000; Gardeur et al., 2007). The detection of the potentially active effects of tested factors on the output variables was given by Daniel's graphics (Half Normal probability plot of basal estimation function, Daniel, 1959) using an oversaturated model of variance analysis. Daniel's graphics represent simple effect,

interaction between two factors or several interactions of two factors by a letter (described in figures captions). The interactions between three or more factors were considered insignificant representing a low level of the total variance. When an interaction or a simple effect seemed to have a potential effect on tested variables (read on Daniel's graphics), there were statistically tested with an Anova. When an interaction between two factors was found significant ($p < 0.05$), the potential single effects of these factors alone were also considered insubstantial and a test of Tukey was realized as post-hoc test. Data are presented as means \pm standard errors of the means.

For the third experiment, it was expected to do similar statistical analyses using the statistical software *Analys* (Kobilinsky, 2000). However, without a real explanation, we observed a high mortality level in tank 7 the February 22th, consequently we did not consider this tank and results were analysed according to another method. All statistical analyses were performed using the free software R version 3.2.4 (R Core Team, 2016). Homogeneity of variances was previously tested using Levene test (*leveneTest*, package '*car*', Fox & Weisberg 2011). Data were analysed by a two-way analysis of variance (ANOVA) using the *aov* function (R Core Team, 2016) with the FACTOR 1 and the FACTOR 2 as fixed effects (*aov* (Y~FACTOR 1*FACTOR 2) with Y: dependant variable). For the ANOVA validation, we tested the residuals for homogeneity and normality using residuals vs fitted values and samples vs theoretical quantiles (Q-Q) plots respectively (*plot*, R Core Team 2016) followed by a Shapiro-Wilk for normality (*shapiro.test*, R Core Team 2016). If necessary, data were log-transformed. When the data met the ANOVA assumptions, an anova Type I was performed to calculate F-tests (*anova*, R Core Team 2016) followed by a Tukey's range test based on Tukey–Kramer method for multiple comparisons as post-hoc test (*TukeyHSD*, R Core Team 2016). When data, even transformed, did not meet the assumptions for ANOVA (homogeneity of variance and normality), we used the aligned rank transformation for nonparametric factorial analysis (*aligned.rank.transform*, package '*ART*', Villacorta, 2015) followed by a pairwise comparison using Tukey and Kramer test (*posthoc.kruskal.nemenyi.test*, package '*PMCMR*', Pohlert 2014). The level of significance used in all tests was $p < 0.05$.

III. 7. Ethical note

This article does not contain any studies with human participants performed by any of the authors. During all procedures, we took care to minimize handling and stress as much as possible for the study animals. All fish treatments and procedures used in this study were in

accordance with the guidelines of the Council of European Communities (2010/63/UE) and the French Animal Care Guidelines (Animal approval No. C54-547-18).

IV/ Results

IV. 1. Onset of cannibalism and total number of cases in the three experiments

In the first experiment, 61 cases of cannibalism were observed. The first case of cannibalism was observed at 21 dph (Mean \pm SD of fish this week: 16.2 ± 1.6 mm). There was an increase of cannibalism between 21 dph and 41 dph, and a decrease between 41 dph and 52 dph (**Fig. 2**). In the second experiment, 65 cases of cannibalism were observed. There was a similar profile than the first experiment except that the first case of cannibalism was observed at 14 dph (Mean \pm SD of fish on this week: 10.3 ± 0.5 mm) (**Fig. 2**). For the third experiment, 108 cases of cannibalism were observed in total. The first case of cannibalism was observed at 17 dph (Mean \pm SD of fish on this week: 12.0 ± 1.4 mm). There was an increase of cannibalism number cases from 17 to 41 dph and a decrease after 41 dph (**Fig. 2**).

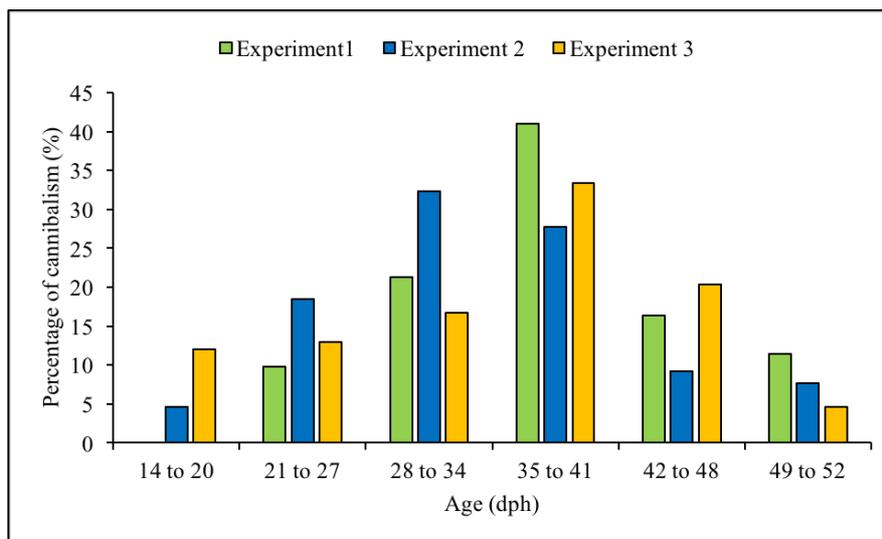


Figure 2. Percentage of cannibalism per week for the three experiments.

IV. 2. Impact of rearing factors on cannibalism: multifactorial experiment

In first experiment (environmental factors), we could conclude from the Daniel's graph (**Fig. 3A**), that the interaction between the light intensity and the water current direction and those between the water renewal rate and the cleaning period could influence the number of cases of cannibalism, but there was no significant interaction between light intensity and water current direction ($F = 3.9$; $df = 1$; $p = 0.14$; **Fig. 4A**). The interaction between water renewal rate and cleaning period was at the limit of significance ($F = 6.8$; $df = 1$; $p = 0.08$;

Fig. 4B). There was also a tendency for two simple effects: light intensity ($F = 9.0$; $df = 1$; $p = 0.06$) and cleaning period ($F = 9.0$; $df = 1$; $p = 0.06$). Indeed, the number of cases of cannibalism could be higher at 50 lx than at 5 lx and when the cleaning period took place in the morning rather than in the afternoon.

In the second experiment, we can conclude from the Daniel's graph (**Fig. 3B**), that the interactions between the beginning of weaning and the type of distribution and those between the co-feeding and the weaning duration could have a potential significant effect on the number of cases of cannibalism. Statistical analysis revealed that there was no significant interaction between the beginning of weaning and the type of distribution ($F = 2.7$; $df = 1$; $p = 0.2$; **Fig. 4C**) and no significant interaction between the co-feeding and the weaning duration ($F = 1.4$; $df = 1$; $p = 0.3$; **Fig. 4D**). Furthermore, there was no significant simple effect of the different factors on cannibalism.

For the third experiment, it was not possible to get Daniel's graphs to provide a significant interaction due to the lack of results for one tank. Consequently, all interactions were tested with ANOVA and no of them was significant ($p > 0.05$; **Table 3**).

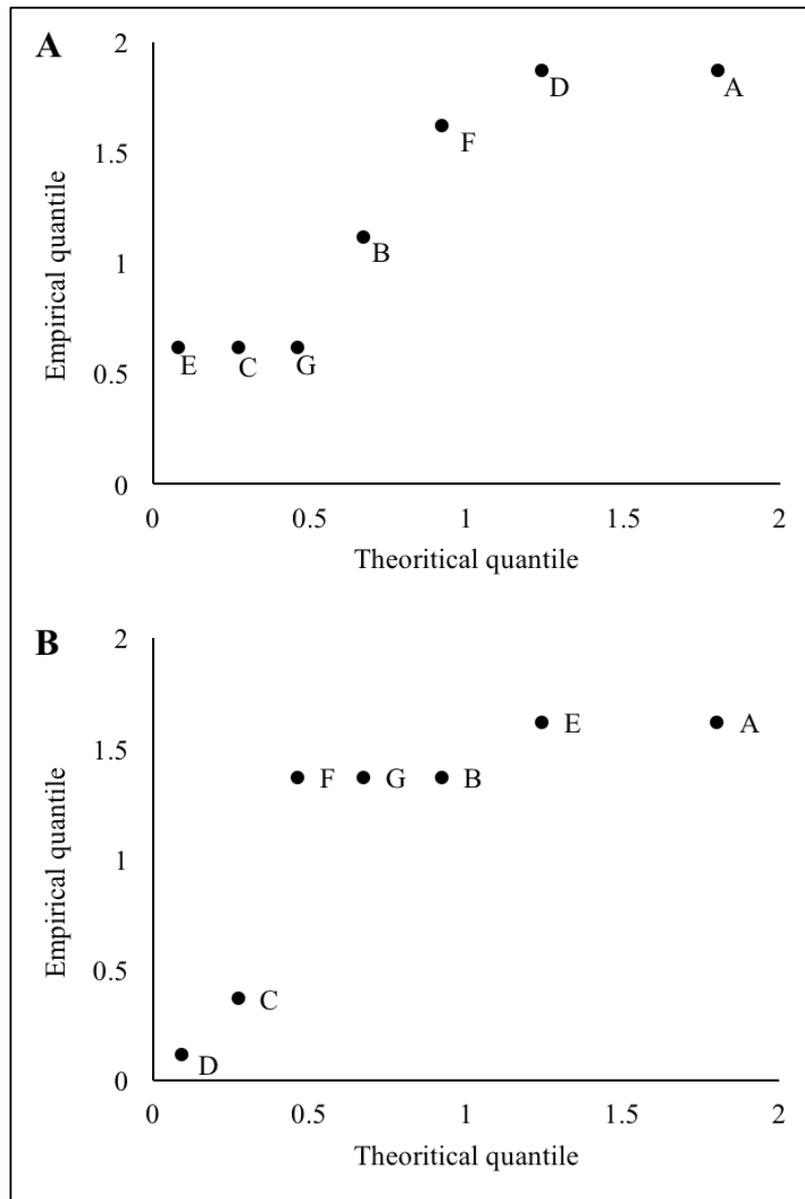


Figure 3. Daniel's graphs for experiment 1 (environmental factors)

(A) and experiment 2 (nutritional factors) (B). Letters represent a simple effect or an interaction between two factors A) A = Light intensity; D = Cleaning period; F = Light intensity*Water current direction or Water renewal rate*Cleaning period; B = Water renewal rate; G = Light intensity*Cleaning period or Water renewal rate*Water current direction; C = Water current direction; E = Light intensity*Water renewal rate or Water current direction*Cleaning period. B) A = Beginning of weaning; E = Beginning of weaning*Type of distribution or Co-feeding*Weaning duration; B = Type of distribution; G = Beginning of weaning* Weaning duration or Type of distribution*Co-feeding; F = Beginning of weaning*Co-feeding or Type of distribution*Weaning duration; C = Co-feeding; D = Weaning duration.

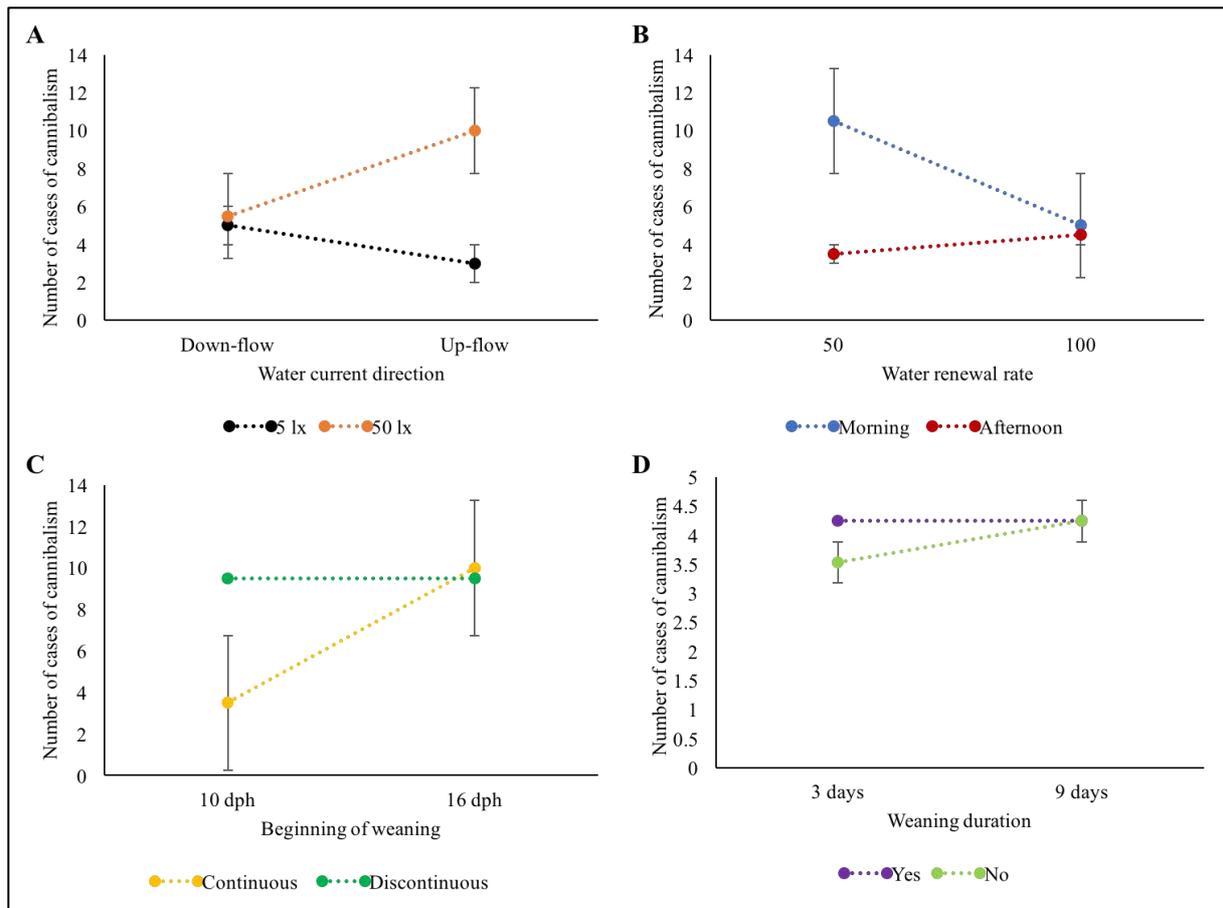


Figure 4. Potential significant interactions between factors for experiment 1 (environmental factors) and experiment 2 (nutritional factors) on the total number of cases of cannibalism. Data were represented by mean \pm standard error. **A)** Interaction between Water current direction and Light intensity. **B)** Interaction between Water renewal rate and Cleaning period. **C)** Interaction between Beginning of weaning and Type of distribution. **D)** Interaction between Weaning duration and Co-feeding.

Table 3. Results of Anova (F-value (F), degree of freedom (Df) and p-value (p)) for interaction between four factors of the third experiment on effects of populational factors.

Populational factors	Density	Sorting out of jumper's fish	Sibling	Female weight
Density	-	F < 0.0001 Df = 1 p = 1	F = 1.7 Df = 1 p = 0.3	F = 0.7 Df = 1 p = 0.4
Sorting out of jumper's fish	-	-	F = 1.4 Df = 1 p = 0.3	F = 0.2 Df = 1 p = 0.7
Sibling	-	-	-	F = 0.6 Df = 1 p = 0.5
Female weight	-	-	-	-

V. Discussion

The aim of this study was to investigate the effect of different combinations of rearing factors (environmental, nutritional and populational) on intra-cohort cannibalism rate in early stages of development of pikeperch. It appears that no tested combination had a significant impact on the cannibalism rate. In our study, there were no significant interactions between factors known to impact the cannibalism rate and already tested alone in previous studies.

Numerous studies worked on the impact of one or two factors simultaneously on cannibalism, and showed that several factors had an effect on cannibalism rate: environmental factors, such as light intensity (Dou, Seikai, & Tsukamoto, 2000; Qin, Mittiga, & Ottolenghi, 2004; Adamek, Kamler, & Epler, 2011), nutritional factors, such as the beginning of weaning (Kestemont et al., 2007), and populational factors like fish density (Kestemont et al., 2003; Molnár et al., 2004), fish sorting (Szczepkowski et al., 2011) or sibling link (Bry & Gillet, 1980; Adamek et al., 2011). For example, a low light intensity decreased the cannibalism rate in Barramundi *Lates calcarifer* juveniles (Qin et al., 2004) and in catfish larvae (Adamek et al., 2011). However, both studies did not observe and count directly cannibalism number but in general, they used the difference between the initial number of fish and daily dead fish and final number of fish: all fish that disappeared were considered as being cannibalized. We did not use the same method to evaluate cannibalism. The previous methods by direct count could induce a bias in results, mostly in larvae where the tissue degradation is rapid after the death: some individuals could disappear in less than a day after their death. Indeed, maybe larvae were considered as cannibalized with this method whereas they were degraded after their “natural” death. Our method gave a more precise count of the cannibalism rate despite the observation only on five minutes. Furthermore, we could imagine that there is a habituation of fish because the observations were made always at the same time, just before the tank cleaning. However, we chose this period due to the proximity with one of active hunt period of this species: dawn and dusk. Some observations were realized at other times (*i.e.*: in afternoon), and we observed very few cases of cannibalism. Consequently, we could assume that these five minutes during this period of the day gave an optimal representation of the cannibalism rate. Moreover, the first observation of cannibalism was different for the three experiments, and could be explained by the direct observation method. Indeed, during the first two weeks, larvae were very small (from 5.5 ± 0.5 mm at 4 dph to 11.09 ± 1.04 mm at 18 dph) and we assumed that five minutes of observation were not enough to detect all cannibalism cases. Later, older larvae, which were cannibals, were more visible due to a characteristic swimming at the surface of the tank with the congeners in their mouth.

In pikeperch, at our best knowledge, there was no study on the impact of light intensity on cannibalism rate. However, in perch larvae, of the same fish family, Kestemont et al. (2003) tested four different light intensities (5, 30, 90 and 400 lx) and demonstrated that there was no impact of light intensity on cannibalism rate. Even if, this study did not test 50 lx and analysed cannibalism with a count method (based on the initial number of fish less the daily mortality plus the final number of fish in tank), they found similar results (no impact of light intensity on cannibalism rate) as in our study. In this same study, the authors demonstrated that cannibalism rate increased with fish density in perch and in seabass (*Dicentrarchus labrax*). In pikeperch, results of impact of fish density on cannibalism rate were study dependent. Molnár et al. (2004), who directly observed cannibalism (individuals with large stomach) on juveniles (41.28 ± 0.88 mm), as in our study, demonstrated that the cannibalism rate increased with fish density. Whereas Mamcarz et al. (1997), who also directly observed cannibalism and counted dead fish to analyse cannibalism, demonstrated no impact of fish density on survival rate and consequently no impact on cannibalism rate. The difference in results of these two studies and ours could be explained in two ways. First, different rearing protocols were used. For example, rearing temperature ($23 \pm 0.5^\circ\text{C}$ vs $20 \pm 0.3^\circ\text{C}$) or dissolved oxygen (5.5 ± 0.3 vs 7.5 ± 1.7 mg/l) are not exactly the same, nevertheless these factors were known to impact directly cannibalism rate. For example, it was generally assumed that rearing at warm temperatures, which promoted faster growth, resulted in enhanced cannibalism, as a consequence of critical size heterogeneity at a younger age (Kestemont et al., 2003). This study could explain the variability on cannibalism results and demonstrated the necessity to homogenize rearing protocols to make comparisons. Second, even if the types of count of cannibalism were the same (direct observations), Mamcarz et al. (1997) and Molnár et al. (2004) worked on one or two factors at the same time: Mamcarz et al. (1997) worked only on fish density (9, 18 or 26 ind. dm^{-3}) and Molnár et al. (2004) on interaction between fish densities (1.25 g.l^{-1} vs 1.66 g.l^{-1} vs 2.08 g.l^{-1}) and type of food (live prey vs piece of fish). In our study, we worked simultaneously on the interactions between four factors with a multifactorial design that could explain the difference in result with other studies. So, different rearing protocols could explain difference between our results and those previously found by different authors. Most of the time, people manipulated only one or two factors as a maximum. In our three studies, we designed each experiment to test four factors in the same time. In such protocol, it was possible that a determined factor could have an impact alone but the interaction could hide the simple effect. For example, this hypothesis was confirmed by Dou et al., 2000, who, as in our study, directly observed the attack

behaviour in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) juveniles and they found a positive effect of a decrease of light intensity on the rate of attacks; it was not the case in our study perhaps because light intensity effect was counterbalanced by the effects of other factors tested simultaneously. But in fish farms, all the rearing factors are in interaction. Consequently, the multifactorial experiment design due to similarities with fish farms conditions, was an appropriate method to study the effects of rearing factors on pikeperch cannibalism.

To summarize, by using a multifactorial experiment, we observed no significant impact of a combination or one factor on cannibalism rate in pikeperch. Consequently, we could hypothesize that cannibalism is not regulated by rearing factors. Even if, some factors tested alone have impact on cannibalism, cannibalism could be more linked to intrinsic factors that could explain the absence of impact of factors combinations on cannibalism in our study. Indeed, a previous study have worked on different strains of fish and have demonstrated that it exists a heritable character of cannibalism and in some species, there was strong individual differences to express cannibal behavior (Amundsen, Svenning, & Slikavuoplo, 1999). These individual differences could be considered either as an individual specialization in diet (intra-species piscivory), and, in this condition, cannibalism would be directly linked to the onset of piscivory either as individual behavioural differences existing in a population, and in this case, cannibalism would be directly linked to differences in personality traits between individuals.

VI. Acknowledgments

This project received funding from the European Union's Seventh Framework Programme for research, technological development and demonstration (KBBE-2013-07 single stage, GA 603121, Diversify). Thank you to J.B. Muliloto, E. Faux, A. Dias, A. Boyer, C. Barbier, L. Faber, A. Grisel and S. Hmila for their technical help.

VII/ References

Adamek, J., Kamler, E., & Epler, P. (2011). Uniform maternal age/size and light restrictions mitigate cannibalism in *Clarias gariepinus* larvae and juveniles reared under production-like controlled conditions. *Aquacultural Engineering*, 45, 13–19. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2011.05.001>

- Amundsen, P., Svenning, M., & Slikavuoplo, S. (1999). An experimental comparison of cannibalistic response in different Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) stocks. *Ecology of Freshwater Fish*, 8, 43–48.
- Babiak, I., Brzuska, E., & Perkowski, J. (2000). Fractional factorial design of screening experiments on cryopreservation of fish sperm. *Aquaculture Research*, 31, 273–282.
- Baras, E. (1998). Bases biologiques du cannibalisme chez les poissons. *Cahier d'Ethologie*, 18, 53–98. (In French with abstract in English).
- Baras, E., Ndao, M., Maxi, M. Y. J., Jeandrain, D., Thomé, J. P., Vandewalle, P., & Méléard, C. (2000). Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. I. Ontogeny, dynamics, bioenergetics of cannibalism and prey size selectivity. *Journal of Fish Biology*, 57, 1001–1020. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1366>
- Baras, E. (2012). Cannibalism in fish larvae: What have we learned? In J. G. Qin (Ed.), *Larval Fish Aquaculture*. New York: Nova Science Publishers.
- Baras, E., & d'Almeida, A. F. (2001). Size heterogeneity prevails over kinship in shaping cannibalism among larvae of sharptooth catfish *Clarias gariepinus*. *Aquatic Living Resources*, 14, 251–256.
- Baras, E., & Jobling, M. (2002). Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fish. *Aquaculture Research*, 33, 461–479.
- Bry, C., Basset, E., Rognon, X., & Bonamy, F. (1992). Analysis of sibling cannibalism among pike, *Esox lucius*, juveniles reared under semi-natural conditions. *Environmental Biology of Fishes*, 35, 75–84.
- Bry, C., & Gillet, C. (1980). Réduction du cannibalisme précoce chez le brochet (*Esox lucius*) par isolement des fratries. *Bulletin Français de Pisciculture*, 277, 142–153. <https://doi.org/10.1051/kmae:1980010> (In French).
- Byström, P., Huss, M., & Persson, L. (2012). Ontogenetic constraints and diet shifts in Perch (*Perca fluviatilis*): mechanisms and consequences for intra-cohort cannibalism: Ontogenetic constraints and intra-cohort cannibalism. *Freshwater Biology*, 57, 847–857. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02752.x>
- Claessen, D., de Roos, A. M., & Persson, L. (2004). Population dynamic theory of size-dependent cannibalism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 333–340. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2555>
- Cuff, W. R. (1980). Behavioral aspects of cannibalism in larval walleye, *Stizostedion vitreum*. *Canadian Journal of Zoology*, 58, 1504–1507.

- Cushing, J. M. (1991). A simple model of cannibalism. *Mathematical Biosciences*, 107, 47–71.
- Daniel, C. (1959). Use of half-normal plots in interpreting factorial two-level experiments. *Technometrics*, 1, 311-341.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. New York: Oxford University Press.
- Dou, S., Seikai, T., & Tsukamoto, K. (2000). Cannibalism in Japanese flounder juveniles, *Paralichthys olivaceus*, reared under controlled conditions. *Aquaculture*, 182, 149–159.
- Elgar, M. A. C., & Crespi, J. B. (1992). *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford University Press.
- Folkvord, A. (1997). Ontogeny of cannibalism in larval and juvenile fishes with special emphasis on Atlantic cod. In C. Chambers & E.A. Trippel (Eds.), *Early life history and recruitment in fish populations* (pp. 251-278). Netherlands: Springer.
- Fox, L. R. (1975). Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 87–106.
- Fox J. & Weisberg S. (2011). *An {R} Companion to Applied Regression*, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Gardeur, J.-N., Mathis, N., Kobilinsky, A., & Brun-Bellut, J. (2007). Simultaneous effects of nutritional and environmental factors on growth and flesh quality of *Perca fluviatilis* using a fractional factorial design study. *Aquaculture*, 273, 50–63. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.09.024>
- Hamza, N., Mhetli, M., & Kestemont, P. (2007) Effects of weaning age and diets on ontogeny of digestive activities and structures of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. *Fish Physiology and Biochemistry* 33, 121–133.
- Hamza, N., Mhetli, M., Khemis, I. B., Cahu, C., & Kestemont, P. (2008). Effect of dietary phospholipid levels on performance, enzyme activities and fatty acid composition of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. *Aquaculture*, 275, 274–282. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.01.014>
- Hamza, N., Silvestre, F., Mhetli, M., Khemis, I. B., Dieu, M., Raes, M., ... Kestemont, P. (2010). Differential protein expression profile in the liver of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae fed with increasing levels of phospholipids. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 5, 130–137. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2010.03.005>

- Hamza, N., Kestemont, P., Khemis, I.B., Mhetli, M., Cahu, C. (2012) Effect of different sources and levels of dietary phospholipids on performances and fatty acid composition of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. *Aquaculture Nutrition*, 18, 249–257.
- Heath, D. D., Fox, C. W., & Heath, J. W. (1999). Maternal effects on offspring size: variation through early development of chinook salmon. *Evolution*, 53, 1605–1611.
- Hecht, T., & Pienaar, A. G. (1993). A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. *Journal of the World Aquaculture Society*, 24, 246–261.
- Kestemont, P., Jourdan, S., Houbart, M., Mélard, C., Paspatis, M., Fontaine, P., ... Baras, E. (2003). Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences. *Aquaculture*, 227, 333–356. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00513-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00513-1)
- Kestemont, P., Xueliang, X., Hamza, N., Maboudou, J., & Imorou Toko, I. (2007). Effect of weaning age and diet on pikeperch larviculture. *Aquaculture*, 264, 197–204. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.12.034>
- Kestemont, P., Dabrowski, K., & Summerfelt, R. C. (2015). *Biology and culture of percid fishes: Principles and practices*. Springer.
- Kobilinsky A. (2000) Logiciels Planor et Analys. Unité de Biométrie. INRA
- Król, J., & Zakęś, Z. (2016). Effect of dietary l-tryptophan on cannibalism, survival and growth in pikeperch *Sander lucioperca* (L.) post-larvae. *Aquaculture International*, 24, 441–451. <https://doi.org/10.1007/s10499-015-9936-1>
- Lappalainen, J., Olin, M., & Vinni, M. (2006). Pikeperch cannibalism: effects of abundance, size and condition (pp. 35–44). Presented at the *Annales Zoologici Fennici*, JSTOR.
- Ljubobratović, U., Kucska, B., Feledi, T., Poleksić, V., Marković, Z., Lenhardt, M., ... Rónyai, A. (2015). Effect of weaning strategies on growth and survival of Pikeperch, *Sander lucioperca*, larvae. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 15, 325–331.
- Lund, I., Höglund, E., Ebbesson, L. O. E., & Skov, P. V. (2014). Dietary LC-PUFA deficiency early in ontogeny induces behavioural changes in pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae and fry. *Aquaculture*, 432, 453–461. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.05.039>
- Lund, I., Skov, P. V., & Hansen, B. W. (2012). Dietary supplementation of essential fatty acids in larval pikeperch (*Sander lucioperca*); short and long term effects on stress tolerance and metabolic physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162, 340–348.

- Lund, I., & Steenfeldt, S. J. (2011). The effects of dietary long-chain essential fatty acids on growth and stress tolerance in pikeperch larvae (*Sander lucioperca L.*): Growth and stress tolerance of pikeperch larvae. *Aquaculture Nutrition*, 17, 191–199. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2009.00724.x>
- Mamcarz, A., Kucharczyk, D., Kujawa, R., & Skrzypczak, A. (1997). Influence of fish density on survival, growth and cannibalism development of pikeperch (*Stizostedion lucioperca L.*) larvae (pp. 343–346). Presented at the Island aquaculture and tropical aquaculture: Proc 2nd Int Workshop Aquaculture Percid Fish. European Aquaculture Society, Oostende, Belgium.
- Manley, C. B., Rakocinski, C. F., Lee, P. G., & Blaylock, R. B. (2014). Stocking density effects on aggressive and cannibalistic behaviors in larval hatchery-reared spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*. *Aquaculture*, 420–421, 89–94. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.10.040>
- Marteinsdóttir, G., & Steinarsson, A. (1998). Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *Journal of Fish Biology*, 52, 1241–1258.
- Molnár, T., Hancz, C., Bódis, M., Müller, T., Bercsényi, M., & Horn, P. (2004). The effect of initial stocking density on growth and survival of pike-perch fingerlings reared under intensive conditions. *Aquaculture International*, 12, 181–189.
- Naumowicz, K., Pajdak, J., Terech-Majewska, E., & Szarek, J. (2017). Intracohort cannibalism and methods for its mitigation in cultured freshwater fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27, 193–208. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9465-2>
- Nyina-wamwiza, L., Xu, X. L., Blanchard, G., & Kestemont, P. (2005). Effect of dietary protein, lipid and carbohydrate ratio on growth, feed efficiency and body composition of pikeperch *Sander lucioperca* fingerlings. *Aquaculture Research*, 36, 486–492.
- Ostaszewska, T., Dabrowski, K., Czuminska, K., Olech, W., & Olejniczak, M. (2005). Rearing of pike-perch larvae using formulated diets - first success with starter feeds. *Aquaculture Research*, 36, 1167–1176. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2005.01332.x>
- Pereira, L. S., Agostinho, A. A., & Winemiller, K. O. (2017). Revisiting cannibalism in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27, 499–513. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9469-y>
- Pohlert T. (2014) The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package, <http://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>

- Polis, G. A. (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 225–251.
- Qin, J. G., Mittiga, L., & Ottolenghi, F. (2004). Cannibalism reduction in juvenile Barramundi *Lates calcarifer* by providing refuges and low light. *Journal of the World Aquaculture Society*, 35, 113–118.
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ruohonen, K., Kettunen, J., King, J. (2001). Experimental design in feeding experiments. In D. Houlihan, T. Boujard, & M. Jobling (Eds.), *Food Intake in Fish* (pp. 88–107). Blackwell Sciences.
- Schram, E., & Philipsen, E. (2003). Production of market size pikeperch (*Sander lucioperca*) in a pilot recirculation system. (No. C065/03). RIVO.
- Smith, C., & Reay, P. (1991). Cannibalism in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1, 41–64. <https://doi.org/10.1007/BF00042661>
- Sogard, S. M., & Olla, B. L. (1994). The potential for intracohort cannibalism in age-0 walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, as determined under laboratory conditions. *Environmental Biology of Fishes*, 39, 183–190.
- Steenfeldt, S. (2015). Culture methods of pikeperch early life stages. In P. Kestemont, K. Dabrowski, & R. C. Summerfelt (Eds.), *Biology and culture of percid fishes: Principles and practices*. (pp. 295–312). Springer.
- Summerfelt, R.C. (1996). Walleye culture manual (pp. 416). NCRAC Culture Series 101.
- Szczepkowski, M., Zakęś, Z., Szczepkowska, B., Piotrowska, I., & others. (2011). Effect of size sorting on the survival, growth and cannibalism in pikeperch (*Sander lucioperca* L.) larvae during intensive culture in RAS. *Czech Journal Animal Sciences*, 56, 483–489.
- Szkudlarek, M., & Zakęś, Z. (2007). Effect of stocking density on survival and growth performance of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), larvae under controlled conditions. *Aquaculture International*, 15, 67–81. <https://doi.org/10.1007/s10499-006-9069-7>
- Teletchea, F., Gardeur, J.-N., Psenicka, M., Kaspar, V., Le Doré, Y., Linhart, O., & Fontaine, P. (2009). Effects of four factors on the quality of male reproductive cycle in pikeperch *Sander lucioperca*. *Aquaculture*, 291, 217–223. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.03.029>
- Villacorta P.J. (2015) ART: Aligned Rank Transform for Nonparametric Factorial Analysis. R package version 1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=ART>

Bilan de la Partie I

Cette première partie a permis de décrire la séquence comportementale utilisée par les cannibales pour capturer un congénère. De plus, nous avons montré qu'il y avait deux pics de cannibalisme lors des premières semaines de vie du sandre (correspondant à la mise en place des types I et II du cannibalisme). Comme chez d'autres espèces de poissons, il semblerait que la sélection de la proie se fasse par rapport au ratio de taille entre la proie et le prédateur plutôt qu'en fonction du comportement de la proie. Le premier chapitre a permis de décrire précisément le comportement cannibale et surtout la chronologie de la mise en place du cannibalisme chez le sandre. Cette connaissance sur la biologie du sandre, nous a permis par la suite d'anticiper la mise en place du cannibalisme et les comportements des individus cannibales, afin d'optimiser le travail de thèse. De plus, le second chapitre de cette thèse a permis de démontrer que le cannibalisme est présent quelle que soit la combinaison de facteurs testés. Ce constat nous permet de renforcer nos hypothèses de départ : le cannibalisme serait lié à un ou des facteurs intrinsèques à l'animal (cf. personnalité et/ou mise en place de l'ichtyophagie).

PARTIE II

VALIDATION DES

PREREQUIS CHEZ LE

SANDRE

Contexte de la Partie II

Avant de pouvoir répondre aux deux hypothèses émises dans la partie « Objectifs » de cette thèse, il était nécessaire de valider des prérequis.

Premièrement, avant de pouvoir étudier le lien potentiel entre traits de personnalité et cannibalisme (cf. première hypothèse), il était essentiel de déterminer l'existence de différences comportementales individuelles chez les premiers stades de vie du sandre à partir de tests comportementaux. Ce prérequis passait donc par la validation de tests de comportement. La personnalité est classiquement caractérisée par cinq traits comportementaux : l'exploration, l'activité, la témérité, l'agressivité et la sociabilité. Des tests permettent de définir un continuum dans une population, avec deux groupes extrêmes connus comme individus proactifs et réactifs. Les proactifs sont actifs, agressifs et audacieux et développent des routines comportementales, à l'inverse des réactifs. Dans le **chapitre III** nous avons validé les différents tests (cross-maze, sociabilité, contention) qui ont été utilisés par la suite. Pour cela, les réponses comportementales de 41 juvéniles de sandre (entre 50 et 64 jours post-éclosion) ont été établies et quantifiées dans trois tests de comportement différents : un test d'exploration, un test d'interaction dyadique et un test de contention.

Deuxièmement, avant de pouvoir tester la deuxième hypothèse de ma thèse sur le lien entre le cannibalisme et la mise en place de la prédation, il était nécessaire de disposer d'information sur le comportement piscivore chez le sandre. Comme le cannibalisme est considéré comme une prédation intra-spécifique, sa séquence comportementale et sa mise en place seraient les mêmes que pour la prédation. L'ontogénèse du passage au comportement piscivore est largement documentée chez les Téléostéens montrant une transition alimentaire, au cours du développement. Ce changement correspond à un changement comportemental avec des modifications des tactiques de capture de la proie. Dans le **chapitre IV**, nous avons décrit le comportement prédateur ainsi que sa mise en place. Pour la mise en place, nous avons testé les capacités prédatrices sur des larves de poissons (*Danio rerio*, 20 larves chaque fois), à cinq âges différents (23, 30, 37, 44 et 52 jours post-éclosion). Sur ces tests, le type et le nombre d'attaques ainsi que les captures ont été analysés. De plus, la morphologie et le ratio prédateur/proie a été prise en compte. Pour établir le lien entre expression du comportement piscivore et des traits de personnalité, 42 individus en plus du test de prédation (cf. ci-dessus) ont été analysés dans un test d'exploration (labyrinthe en croix) et un test de sociabilité face à des congénères.

CHAPITRE III

Etude de la personnalité à travers différents contextes chez le sandre

ARTICLE 3 :

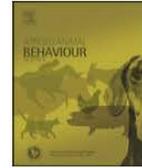
Is personality of young fish consistent through different behavioural tests?

Applied Animal Behaviour Science 194 (2017) 127–134



Contents lists available at ScienceDirect

Applied Animal Behaviour Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/applanim

Is personality of young fish consistent through different behavioural tests?

Tatiana Colchen^{a,*}, Elodie Faux^a, Fabrice Teletchea^a, Alain Pasquet^{a,b}^a University of Lorraine, URAPPA, USC INRA 340, F-54506 Vandœuvre-lès-Nancy Cedex 09, France^b CNRS (National Centre for Scientific Research), F-54500 Vandœuvre-lès-Nancy, Cedex 09, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Behavioural syndromes
Individual personality
Behavioural tests
Pikeperch juveniles
Sander lucioperca

ABSTRACT

Most studies carried out on personality recognized that personality is defined by behavioural traits consistent through time and/or contexts. In fish, most studies on personality were performed either on juveniles (aged between 6 months and 1 year) or adults, but very few focused on the early life stages. The main goal of this study is to characterize behavioural syndromes and to highlight the existence of a personality in young juvenile pikeperch, a species with a strong economic value. To study the consistency of behavioural responses of juvenile (50 and 64 days post-hatch) pikeperch *Sander lucioperca* ($n = 41$, total length = 5.8 ± 1.0 cm and mass = 1.6 ± 0.7 g), we performed three tests per fish in one day: exploration (cross-maze), dyadic and restraint test. In the cross-maze test, exploratory fish were more active and bolder. In the dyadic test, fish with the highest number of contacts, showed also more approaches, orientations and avoidance behaviours. In the restraint test, bolder fish were more active and tried to escape more often. Consequently, the investigation of the different behavioural responses of each fish highlighted behavioural syndromes in this species. Furthermore, for the first time, we showed, with a cross-context analysis, that young juvenile pikeperch, responded in the same way to exploration and dyadic test but their responses were opposite in the restraint test. Our results opened new opportunities for testing individual personality in very young fish that may help solving some aquaculture problems, such as intra-cohort cannibalism.

1. Introduction

Animal behaviour studies have allowed establishing that individuals exhibit consistent behavioural differences (Koolhaas et al., 1999; Bell et al., 2009; Killen et al., 2016), which are described by different terms, among which personality or behavioural syndromes. Yet, these two terms are not equivalent. Personality is defined as behavioural individual differences stable over time and/or in varying environmental contexts (Réale et al., 2007). Behavioural syndrome is a suite of correlated behaviours reflecting between- individual consistency in behaviour across multiple (two or more) situations (Sih et al., 2004). A population or species can exhibit a behavioural syndrome (Sih et al., 2004).

Different personality traits are recognized in animals in relation to diverse behavioural responses of individuals within the same population and the performances of these traits followed a continuum along the personality axis. Five traits have been identified: boldness-shyness, exploration-avoidance, activity, aggressiveness, and social tolerance (Sih et al., 2004; Réale et al., 2007; Cote et al., 2008). The boldness-shyness trait is a measure of the individual's reaction to a situation perceived as dangerous (Réale et al., 2007). Several tests exist to test

boldness-shyness among which the open-field test, maze-test or novel object test (Adriaenssens and Johnsson, 2013; Castanheira et al., 2013; Ferrari et al., 2014). In fish, several kinds of measures have been used to assess boldness-shyness (Toms et al., 2010). Behavioural variables include the latency to approach a novel object (Pasquet et al., 2015), or to explore a novel environment (Fraser et al., 2001), the time to emerge from a shelter (Ferrari et al., 2014), or to respond to a frightening stimulus (Millot et al., 2009). The exploration-avoidance trait includes behaviours that involve the individual willingness to investigate novel environments, food items or objects in the absence of predators or other frightening stimulus (Conrad et al., 2011). In fish, these behaviours could be analysed by the number of explored zone in a maze (Ferrari, 2014), as well as by the latency to explore a novel space in an open-field test and by the travelled distances in an open area (Adriaenssens et al., 2012; Ferrari et al., 2014). The activity trait is measured by the number or the frequency of movement in a familiar environment or by the time spent swimming in a given area (Pasquet et al., 2015; Colchen et al., 2016). The aggression is often measured by either the defence of a territory or by food resource competition (Conrad et al., 2011). For this trait, another approach is the assessment of 'competitive abilities' (Huntingford et al., 2010) rather than a direct

* Corresponding author at: University of Lorraine, Faculté des Sciences et Technologies, Boulevard des Aiguillettes, 54506, Vandœuvre-lès-Nancy, Cedex 09, France.
E-mail address: tatiana.colchen@univ-lorraine.fr (T. Colchen).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.applanim.2017.05.012>

Received 6 December 2016; Received in revised form 29 March 2017; Accepted 8 May 2017

Available online 15 May 2017

0168-1591/ © 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

measure of aggression, such as the number of attacks or bites. To study aggressiveness, the mirror test is classically used (Höjesjö et al., 2011; Adrianssens et al., 2012) or direct confrontations are realized in a dyadic test (Sundström, 2004). The sociability or social tolerance trait refers to an individual's reaction towards conspecifics, which does not correspond to an aggressive interaction. In fish, sociability is classically measured by avoidance or attraction to conspecifics (Conrad et al., 2011).

In fish, most studies on personality were performed either on juveniles (between 6 months and 1 year age) or adults (Dahlbom et al., 2011). In contrast, very few studies focused on the early life stages (larval and the first juvenile's stages) (Sundström, 2004; Pasquet et al., 2015; Tudorache et al., 2015). The small size as well as the difficulty to manipulate these first developmental stages could explain why there are so few studies focusing on personality. Nevertheless, understanding personality of the early life stages is an essential question to improve our knowledge on these stages and may contribute to solve one of the main bottlenecks in the rearing of new species, which is the intra-cohort larval cannibalism (Conrad et al., 2011; Baras, 2012; Teletchea and Fontaine, 2014), as observed in pikeperch *Sander lucioperca* (Kestemont et al., 2007).

Pikeperch has a strong economic potential for inland aquaculture diversification in Europe (Wang et al., 2009). To our knowledge, personality in larvae and juveniles of pikeperch has never been performed. To establish a personality profile, it is necessary that individuals respond consistently to different behavioural tests. To be sure that a behavioural test allows us to show personality, it is necessary to realize cross-context validations of behavioural measures (Réale et al., 2007). In our study, we aim at exploring the relationship between the fish behavioural responses, and for that we used three among the most common behavioural tests (see Conrad et al., 2011 for review). For a determined fish, the three tests (novel environment, social and net restraint) were all performed within the same day. The main goals of this study are: (i) to characterize behavioural syndromes between behaviours in each test, (ii) to highlight the existence of a personality and (iii) to realize a cross-context analysis of behavioural syndromes between tests in young pikeperch juveniles.

2. Material and methods

2.1. Fish and experimental conditions

Eggs were obtained from stripping of two domesticated females reared in a fish farm (Asialor, Pierrevillers 57, France) on January 26th, 2015. After hatching (January 27th, 2015), larvae were raised at URAPPA (<http://www.urafpa.fr/>, France) in a RAS (Recirculating Aquatic System). Fish were hand fed commercial food (first with nauplii of *Artemia* (550–600 µm, Catvis, Hertogenbosch, The Netherlands) from 4 dph to 18 dph, followed by Larviva PROWEAN 100, 300, 500, 700 µm (BIOMAR®, France) until 35 dph and INICIOplus 0.8 mm (BIOMAR®, France) according to the protocol used by Schram and Philipsen (2003). Fish were fed seven times per day (between 8:30 to 17:30). At 44 dph (stage 2, Ott et al., 2012), 41 fish were randomly sampled (total length = 5.8 ± 1.0 cm and mass = 1.6 ± 0.7 g). After anaesthesia (Tricaine methanesulfonate (MS 222): 80 mg L⁻¹), fish were tagged with Visible Implant Elastomers (VIE tag, Northwest Marine Technologies, USA; Bell and Sih, 2007). We used two different colours (blue and pink) and tags were injected in the operculum and/or in flanks of each fish on the right or the left side. Then, fish were distributed in three 700 L tanks (13–14 fish per tank) without enrichment. Throughout the entire experiment, artificial lighting followed a 12 h light/12 h darkness cycle with light on from 08:00 to 20:00 and a flow rate of 100L h⁻¹. Water temperature was maintained at 20 ± 0.3 °C. The physico-chemical properties of the water were monitored twice per week (dissolved oxygen: 7.66 ± 0.35 mg L⁻¹; ammonia 0.16 ± 0.09 mg L⁻¹; nitrite: 0.02 ± 0.02 mg L⁻¹). Tanks

were cleaned every day in the morning.

2.2. Characterization of behaviours

All behavioural tests were carried out on juveniles (N = 41) aged between 50 and 64 dph (stage 2, Ott et al., 2012). For each 700 L tank, fish were caught, identified and isolated in a bucket, one hour before the first test. Then each fish was submitted to the three tests during the same day: cross-maze test, dyadic test and net restraint test. Exploration and restraint test were performed randomly and dyadic test was always performed the last one. All tests were executed in a dedicated room separate from the rearing tanks. The water in the test devices was changed between each fish. Tests were video recorded (Sony HDR-CX550VE). All variables in the three tests were measured with continuous focal observations considering all the recording period (30 min) except for the swimming activity that was recorded during three time periods of two minutes. Behavioural data were obtained with the Observer XT software (Noldus, The Netherlands, version 10.0). After the tests, all fish were euthanized by over-anesthetizing them in MS 222 bath (240 mg L⁻¹).

2.2.1. Behaviours in the cross-maze test

Swimming activity, exploration and boldness were evaluated using a cross-maze test. The cross-maze (16 cm × 5 cm with 2.5 cm of water) was divided into five zones (Fig. 1), and placed on a translucent table with a light below. Fish were tested one by one. Each fish was placed in the acclimatization zone (7 cm × 5 cm) separated from the maze by a vertical divider. After a five-minute acclimatization period, the divider was opened and fish behaviour was video recorded for 30 min. If a fish did not go out of the acclimatization zone (AZ) during the 30 min' period, a latency of 1800s was attributed. For exploration and boldness, three variables were analysed: the individual latency to emerge from the acclimatization zone LE (in s), the time spent outside the acclimatization zone TOAZ (in s) and the total number of visited zones TNVZ (for definitions see Table 1). They were analysed over the whole 30 min period. Swimming activity SA (for definition see Table 1) was calculated over three periods of time: from the 5th to the 8th minute, from the 15th to the 18th minute and from the 25th to the 28th minute (adapted from Pasquet et al., 2015).

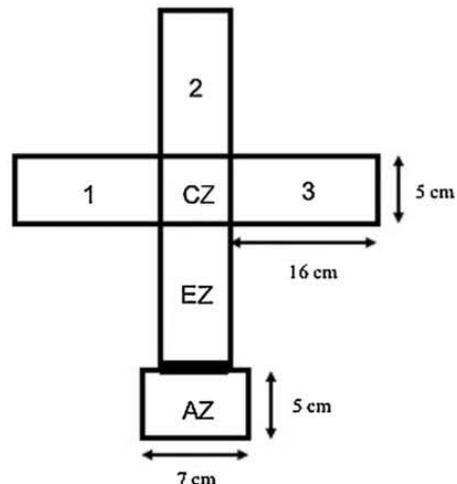


Fig. 1. Scheme of the device used for cross-maze tests. Maze was divided in six zones: acclimatization zone (AZ), entry zone (EZ), central zone (CZ) and three others zones (1,2,3). Between AZ and EZ, there was a removable divider.

Table 1
Description of behaviour variables analysed in the three behaviour tests. All these variables were used in PCA. Abbreviations used in the PCA are also described.

Cross-maze test	<p>Latency to emerge from the acclimatization zone (LE): time before going out of the acclimatization zone</p> <p>Time spent outside the acclimatization zone (TOAZ): sum of time spent in all zones except the acclimatization zone.</p> <p>Total number of visited zones (TNVZ): sum of number of visited zones during all time periods analysed.</p> <p>Swimming activity (SA): time when fish was active</p>
Dyadic test	<p>Approach (App): the movement of the focal fish towards the other fish with slow swimming</p> <p>Physical contact (C): a collision between two individuals, which could be a frontal or a lateral collision (Colchen et al., 2016)</p> <p>Orientation (O): the focal fish turned its body head-first towards the conspecific and visually tracked it (Bell and Sih, 2007)</p> <p>Avoidance (Av): when a congener approach, the focal fish go away</p>
Restraint test	<p>Escape duration (ED): sum of durations of each escape attempt.</p> <p>Number of escape attempts (NE): total number on two minutes' period of escape attempt.</p> <p>Latency before the first escape attempt (L1E): time before the first escape attempt</p>

2.2.2. Behaviours in the dyadic test

Dominance relationships between fish were evaluated with a dyadic test. Tests were carried out in an aquarium (20 cm × 12.7 cm × 20.4 cm with 13 cm of water) divided into two zones separated by a divider. One fish was placed in each zone. After 15 min, the divider was removed and fish were left together for 30 min. Four behaviours were noted throughout the entire 30 min period of observation: the number of orientations *O*, approaches *App*, avoidances *Av* and physical contacts *C* (for definitions see Table 1).

2.2.3. Behaviours in the restraint test

A restraint test was used to evaluate the behavioural responses of fish to a stressful situation. Just before running the test, fish were placed in an emerged net (15 cm × 13 cm × 9 cm) fixed on an aquarium (filled with five cm of water in case of the fish jumped out of the net) for a period of two minutes. Individual behaviour was analysed and individual variables of interest were calculated for the whole duration of the two-minute test. The three behaviours analysed throughout the entire duration of the test were: the latency (in s) before the first escape attempt, the number of escape attempts and the total escape duration (in s). An escape attempt was defined as an elevation of the body in the net (Ferrari et al., 2014a) (Table 1).

2.3. Statistical analyses

Normality and homogeneity of variance for all data were tested on residuals, with the Shapiro-Wilk method for normality and Levene method for homogeneity of variance. Non-parametric tests were performed due to the non-normality of data. Mean, standard deviation (SD), median, first and third quartiles were calculated for each variable (Table 2).

The statistical analysis was conducted in three steps. First, we characterized the personality traits of fish in each of the three tests looking for behavioural syndromes between traits with correlations

Table 2
Mean ± SD, Median, First and Third quartile of each behaviour variables tested in the three tests: cross-maze test, dyadic test and restraint test. For abbreviation see Table 1.

Behaviour variables	Mean	Standard deviation	Median	First quartile	Third quartile
App	1.08	1.71	0	0	1
C	0.25	0.62	0	0	0
Av	1.72	2.64	1	0	2
O	1.08	1.70	0	0	1
ED	18.15	8.51	18	11	23
NE	16.13	6.04	17	12	20
L1E	8.95	8.38	6	3	13
LE	522.85	536.05	470	4	801
TOAZ	613.05	516.72	769	0	1108
TNVZ	211.88	210.08	185	5	372
SA	232.85	194.98	315	29	377

between each variable within each test. For each behavioural test, a Spearman correlation was performed between all variables analysed during videos. Second, we highlighted personality of fish between the three tests. To do that, a Principal Component Analysis (PCA) was realized with all variables of the three tests. In the PCA, only principal components of the two first axes (Eigen values superior to 1) were considered for further analyses. For each PCA, we gave the percentage of variance of each variable on the first and second axis. Third, we realized a cross context consistency analysis, with Spearman correlations between variables of the three tests to determine whether behavioural syndromes exist between tests. All the statistical analyses were performed with R (version 3.2.3) and results were presented as mean ± SE and significant at *P* < 0.05.

3. Results

3.1. Cross-maze test

All significant correlations between behavioural variables are presented in Fig. 2. Fish that took a longer latency to emerge from the acclimatization zone showed significantly a lower number of visited zones (Fig. 2A). Furthermore, latency was neither correlated to swimming activity ($r_s = -0.08$; *p*-value = 0.6) nor with time spent outside the acclimatization zone ($r_s = 0.01$; *p*-value = 0.9). However, the time spent outside the acclimatization zone was significantly positively correlated with swimming activity (Fig. 2B) and with the total number of visited zones (Fig. 2C). The total number of visited zones was also significantly positively correlated with swimming activity (Fig. 2D).

3.2. Dyadic test

For dyadic test fish, those that approached more congeners, did more orientations ($r_s = 0.54$; *p*-value = 0.0003), and also had more physical contacts with them ($r_s = 0.43$; *p*-value = 0.005). Consequently, approach behaviour vs physical contacts and approach behaviour vs orientation behaviour were positively correlated. Furthermore fish, which oriented themselves more towards congeners, had more physical contacts with them ($r_s = 0.48$; *p*-value = 0.0013).

3.3. Restraint test

All significant correlations are presented in Fig. 3. The total escape duration was significantly positively correlated with the number of escape attempts (Fig. 3A), and was longer for individuals that tried to escape more. This was due to the number of an increase of escape attempts rather than the mean duration of escape attempts. Furthermore, Latency before the first escape attempt was significantly negatively correlated to the total escape duration (Fig. 3B) and the total number of escape attempts (Fig. 3C). Thus, fish waiting more before their first escape attempt, had lower escape attempts and consequently a shorter escape duration.

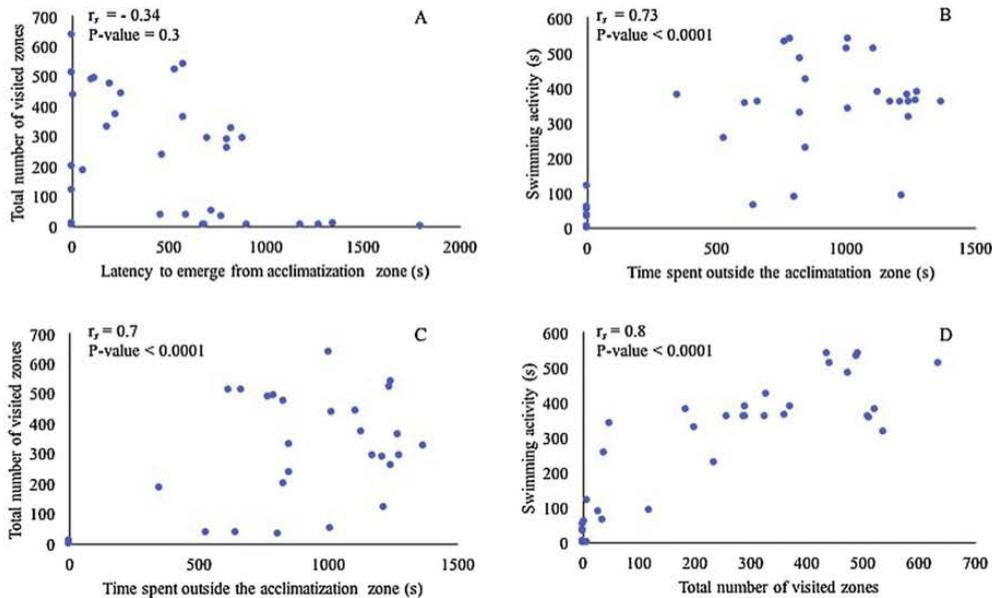


Fig. 2. Significant Spearman correlations between each variables of cross-maze test. The Rho-value (r_s) and p-value are indicated. Each point represents a tested fish.

3.4. Characterization of personality and cross context analysis

The first two axes of the PCA represented around 50% of the total variance (First axis = 33.6%, Second axis = 16.4%, Fig. 4). On the first axis (Eigen Value = 3.69), all behavioural variables of the cross-maze test (TNVZ, SA, TOAZ) and the dyadic test (O, App, C) were significantly positively correlated to the first axis, excepted for the latency to emerge from the acclimatization zone (LE), which was significantly negatively correlated to the first axis (Table 3). Furthermore, for the restraint test, the latency before the first escape attempt (L1E) was

significantly negatively correlated to the first axis (Table 3) and escape duration was positively correlated (Table 3). The second axis (Eigen Value = 1.8) represented chiefly the restraint test variables (NE (28%), LIS (25%), and ED (14%) of the total variance respectively) (Fig. 4). Latency before the first escape attempt was positively correlated with the second axis ($r = 0.67$; p-value < 0.0001; Table 3), but the number of escape attempts, and the total escape duration were negatively correlated to the second axis ($r = -0.7$; p-value < 0.0001 and $r = -0.5$; p-value < 0.001, respectively; Table 3). In the PCA, there was an important variability in the individual contribution to the total

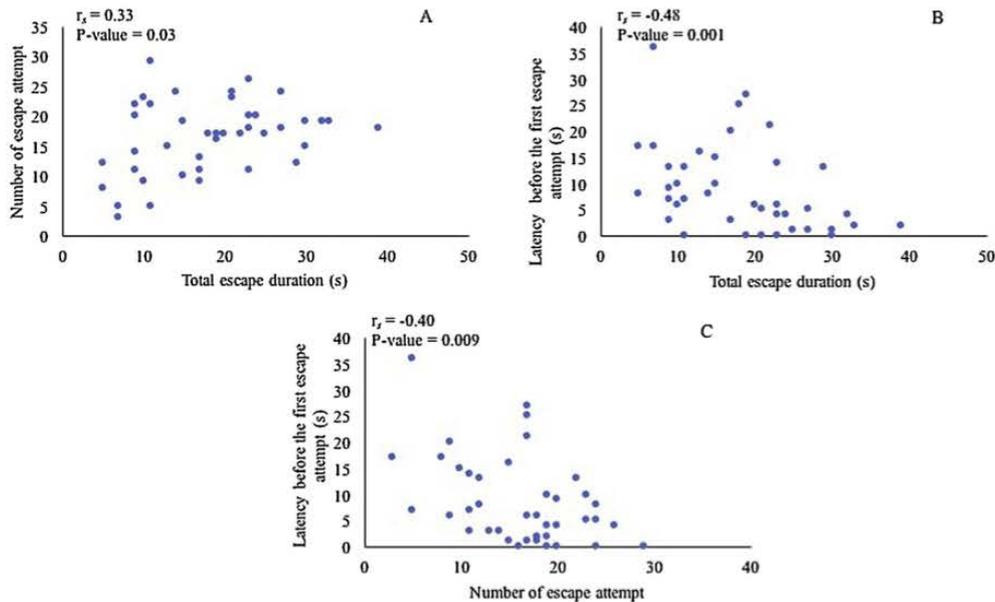


Fig. 3. Significant Spearman correlations between each variables of restraint test. The Rho-value (r_s) and p-value are indicated. Each point represents a tested fish.

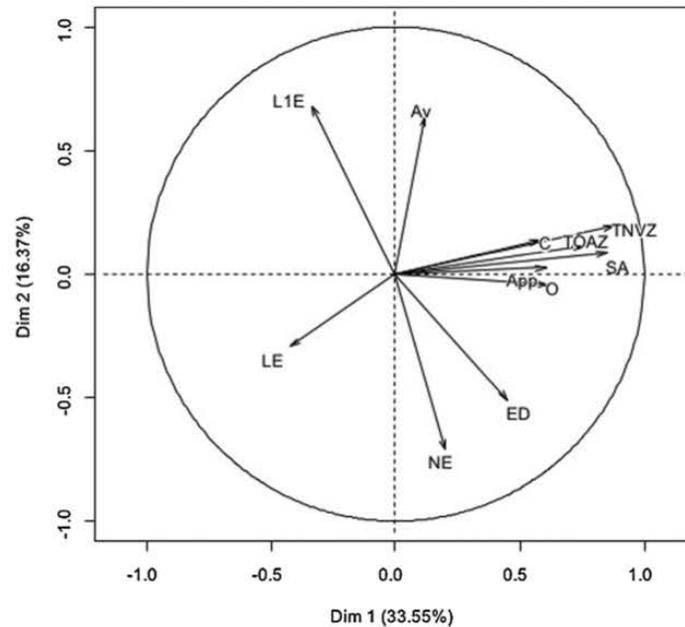


Fig. 4. PCA realized with 11 behavioural variables of the three tests (cross-maze test, dyadic test, restraint test). For cross-maze test: LE: Latency to Emerge from the acclimatization zone, NVZ: Number of Visited Zones, TOAZ: Time spent Outside of the Acclimatization Zone, A: Activity; for dyadic test: App: Approach, O: Orientation, Av: Avoidance, C: Contact; and for restraint test: NE: Number of Escape attempt, ED: total Escape Duration, L1E: Latency before the first Escape attempt.

Table 3
Correlation table of PCA analysis. For abbreviation see Table 1.

Behaviour variables	Axis 1		Axis 2	
	rho	p-value	rho	p-value
TNVZ	0.88	< 0.0001	-	-
SA	0.85	< 0.0001	-	-
TOAZ	0.76	< 0.0001	-	-
LE	-0.42	0.006	-	-
O	0.61	< 0.001	-	-
App	0.60	< 0.001	-	-
C	0.58	< 0.001	-	-
Av	-	-	0.63	< 0.001
NE	-	-	-0.71	< 0.001
L1E	-0.33	0.03	0.68	< 0.001
ED	0.45	0.003	-0.51	< 0.001

variance (from 0% to 26%). This implied that some fish exhibited a great variation in their behavioural responses in the restraint test.

Spearman correlations between the three behavioural tests (cross-context consistency analysis) gave few significant results. Between the exploration test and the dyadic test, approach behaviour was significantly positively correlated to time spent outside the acclimatization zone ($r_s = 0.34$; p-value = 0.03) and to the total number of visited zones ($r_s = 0.32$; p-value = 0.04). The total number of visited zones was positively correlated with the number of physical contacts ($r_s = 0.39$; p-value = 0.01) and to the orientation behaviour ($r_s = 0.31$; p-value = 0.04). Between the exploration test and the restraint test, the time spent outside the acclimatization zone was significantly positively correlated to the escape duration ($r_s = 0.34$; p-value = 0.03). Moreover, the latency to emerge from the acclimatization zone and the latency before the first escape attempt were not correlated (Fig. 5).

4. Discussion

The aim of this study was to characterize behavioural syndromes in very young pikeperch juveniles and to investigate the existence of personality. The comparison of the different behavioural responses from each fish in three common behavioural tests allowed us to assess behavioural syndromes. In cross-maze test, the exploratory fish were more active and bolder. In dyadic test, fish with the highest number of contacts, had also more approaches, orientations and avoidance behaviours. In restraint test, the bolder fish were more active in the net. However, when we realized a cross-context analysis, we found that there were two types of response in function of the tests. One of the most important results of the present study was that young pikeperch juveniles in exploration test and in dyadic test respond in the same way but their behavioural responses were opposite in the restraint test.

These results imply that first, behavioural syndromes appeared very early in the fish life. Few studies showed the existence of behavioural syndrome in first life stages and highlight personality (Pasquet et al., 2015; Tudorache et al., 2015). Considering the results of each test, we found behavioural syndromes in accordance with the literature. For exploration test, all variables were correlated and only the latency to emerge from the acclimatization zone was negatively correlated to the others. Fish with a high latency to emerge explored less (shorter period of time outside the acclimatization zone, less visited zones, less active). The exploration test is classically performed in several fish families, among which Clariidae, Cottidae, Cyprinidae or Centrarchidae (see Conrad et al., 2011 for review). However, conclusions on exploration test are often various and may be species and/or context-specific (Conrad et al., 2011). It would be interesting to test several fish families in the same exploratory test whether it is species-dependant or context-specific. In restraint test, individuals showing lower latency to escape, showed higher number of escape attempts and spent more time escaping (see Castanheira et al., 2013). Escaping behaviour during restraint test or confinement has been used to discriminate personality in other animals, such as pigs (Ruis et al., 2000; Bolhuis et al., 2005) as

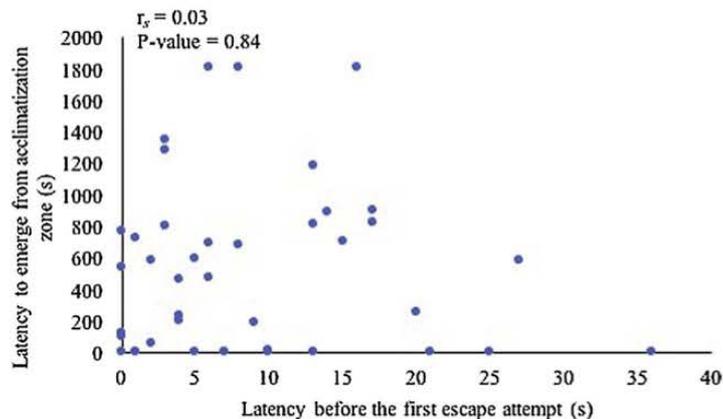


Fig. 5. Spearman correlation between latency to emerge from the acclimatization zone from cross-maze test and latency before the first escape attempt from restraint test. Rho-value (r_s) and p-value are indicated. Each point represents a tested fish.

well as in fish (Silva et al., 2010; Castanheira et al., 2013; Ferrari et al., 2014, 2015; Magnhagen et al., 2015). In fish studies as in our work, individuals, which attempt to escape more often, showed a bolder profile [in senegalensis sole *Solea senegalensis* (Silva et al., 2010); in seabream *Sparus aurata* (Castanheira et al., 2013); in seabass *Dicentrarchus labrax* (Ferrari et al., 2014); in arctic charr *Salvelinus alpinus* (Magnhagen et al., 2015)]. In their study, Castanheira et al. (2013) studied five behavioural tests in seabream and classified the restraint test as the most repeatable in time, and also, the most repeatable test through fish species. In fact, species cited above and pikeperch respond always in the same way to restraint test.

Furthermore, the correlation between behavioural responses in restraint or confinement tests with those in other behavioural tests is largely documented: with hypoxia test (Castanheira et al., 2013), with open-field test (Ferrari et al., 2014), with feeding test (Øverli et al., 2007). Consequently, we attempt to find an obvious relationship between behavioural variables of restraint test and the two other tests (exploration and dyadic tests). First, between exploration test and restraint test, we found only a positive correlation between the time spent outside the acclimatization zone and the escape attempt duration. This correlation allowed us to classify as bolder the individuals that had a higher score in those two tests. Individuals with a passive response during the restraint test tended to be shy during the exploration test as in the seabass (Ferrari et al., 2014). A positive correlation between latency to emerge of shelter and latency before the first escape attempt has already been found (Ferrari et al., 2014). In our study, we found no correlation between these two variables. We could explain this result by the design of our acclimatization zone in the exploration test. In Ferrari et al. (2014), this zone was a real shelter totally closed and opaque (protected from light), contrary to our test where the acclimatization zone was opened and not protected from light and so could not be considered as a refuge for the fish. In our study, we showed that there was no clear link between exploration and restraint test. Pikeperch is a species that shows a very high intra-cohort cannibalism rate (Molnár et al., 2004; Kestemont et al., 2007). Consequently, pikeperch exhibited some behaviours during cannibalism (attacks, bites), which are the same as during aggressive attacks. It has been shown that fish, which were more aggressive when being placed in a social dominant contest, had lower cortisol responses to a confinement test (Øverli et al., 2004). As more active fish in restraint test have also lower cortisol rate (Magnhagen et al., 2015), we could expect that it exists a behavioural syndrome between dyadic test and restraint test in pikeperch. In juvenile pikeperch, we found no significant correlation between these two tests. This lack of correlation could be first explained by the design of our dyadic test. Conrad et al. (2011) found that fish aggression was

often measured in territory defence or in feeding contests, which was not the case in our study. Second, the number of fish that become dominant depends mainly on the difference in boldness rank between the two fish in the pair (Sundström, 2004). In our study, fish used in the dyadic test came from the same tank. Consequently, we could hypothesize that a dominance relationship was already established between the two fish that could explain why there was no aggressive behaviour (attack, bite) between them but just few orientations, approaches, physical contacts, and avoidance behaviour. Under our dyadic context, fish did not need to show aggressive behaviour to establish the status between the two individuals, which could explain the lack of correlation. Nevertheless, between exploration test and dyadic test, PCA results showed a high positive correlation between the different variables. We can conclude that exploratory fish were more aggressive in dyadic test that confirm the correlation between exploration/boldness and dominance social rank (Sundström, 2004).

Each test allows us to show behavioural syndromes but there was no cross-context validation between the three tests. Exploration and dyadic tests resulted in the same conclusions, but responses in the restraint test were totally opposite. Responses observed in restraint test are similar to other studies (Castanheira et al., 2013; Magnhagen et al., 2015) and authors conclude that bold individuals showed more escape attempts during net restraint compared to shy individuals (Magnhagen et al., 2015). Consequently, it remains unclear why no cross-context consistency was observed in pikeperch for restraint test compared to the others. Other studies, also, did not show clear cross-context consistency between responses to behavioural tests (see: Coleman and Wilson, 1998; Ferrari et al., 2015). Coleman and Wilson (1998) showed that individuals were consistent for two traits (exploratory and risk-taking), but that the individual's exploration activity is not predictive of risk taking. In our study, the most active individuals in exploration test or in dyadic test were also individuals more active to escape from the net but behavioural responses in exploration test or in dyadic test cannot predict results in restraint test. This result could be due to the high intra-individual variability observed and may support a lack of consistency in cross-context analysis (Réale et al., 2010; Ferrari et al., 2015). Behavioural individual plasticity was highly context-specific. Exploration was quantified with the time spend to explore, the swimming activity or the number of visited zones. Consequently, this test could be more dependent of the physical strength of the larvae (Pasquet et al., 2015) than the resistance to a stress situation as in the restraint test (Magnhagen et al., 2015). Confinement or restraint test is commonly used for quantifying stress response, especially in fish (Cockrem, 2013).

The fact that the behavioural traits in exploration test and in

restraint test did not covariate implies that plasticity between these traits is not limited. It means that individual variations of these traits are adaptive and allow animals to behave in an optimal fashion in all situations (Conrad et al., 2011).

In conclusion, our study highlighted the possibility to discriminate behavioural syndromes in young juveniles of pikeperch. This result opens new opportunities for testing individual personality in the early life stages where there are major bottlenecks during rearing period, such as growth heterogeneity, high deformity rate and a very high mortality rate due to cannibalism (up to 29% in that species, Kestemont et al., 2007). Several studies worked on the impact of environmental (light, temperature, turbidity of water), nutritional (composition of food, quantity of food) and populational factors (density, dominance hierarchy) on the intra-cohort cannibalism rate (Smith and Reay, 1991; Hecht and Pienaar, 1993; Baras, 2012). Even though the rate of cannibalism decreased, none of these studies succeeded to stop cannibalism. Consequently, in captive populations, cannibalism seems to be more explain by individual characteristics. As the personality is also an individual behavioural characteristic, trying to establish a relationship between personality and cannibalism could be a promising way to answer the question why some larvae and juveniles of pikeperch become highly cannibals under rearing conditions.

Ethical note

Statement of welfare of animals: This article does not contain any studies with human participants performed by any of the authors. During all procedures, we took care to minimize handling and stress as much as possible for the study animals. All fish treatments and procedures used in this study were in accordance with the general guidelines of the Council of European Communities (1986, No. 86/609/CEE) and the French Animal Care Guidelines (Animal approval No. C54-547-18).

Acknowledgments

Thanks to Leigh Gebbie (LKG Scientific Editing and Translation, Australia) for her help to improve the English of this paper. Thanks to Julien Cote for his statistical help. Thanks to Yannick Ledoré for maintaining our fishes in good health. Thanks to anonymous reviewers provided numerous valuable comments on a draft manuscript.

This project received funding from the European Union’s Seventh Framework Programme for research, technological development and demonstration (KBBE-2013-07 single stage, GA 603121, Diversify). This research was also supported by the University of Lorraine through a grant to EF.

References

Adriaenssens, B., Johnson, J.I., 2013. Natural selection, plasticity and the emergence of a behavioural syndrome in the wild. *Ecol. Lett.* 16, 47–55. <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12011>.

Baras, E., 2012. In: Qin, J.G. (Ed.), *Cannibalism in fish larvae: what have we learned?* Larval Fish Aquaculture, New York.

Bell, A.M., Sih, A., 2007. Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecol. Lett.* 10, 828–834. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x>.

Bell, A.M., Hankison, S.J., Laskowski, K.L., 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Anim. Behav.* 77, 771–783. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.022>.

Bolhuis, J.E., Schouten, W.G.P., Schrama, J.W., Wiegant, V.M., 2005. Behavioural development of pigs with different coping characteristics in barren and substrate-enriched housing conditions. *App. Anim. Behav. Sc.* 93, 213–228. <http://dx.doi.org/10.1016/j.applanim.2005.01.006>.

Castanheira, M.F., Herrera, M., Costas, B., Conceição, L.E.C., Martins, C.I.M., 2013. Can we predict personality in fish? searching for consistency over time and across contexts. *PLoS One* 8, e62037. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0062037>.

Cockrem, J.F., 2013. Individual variation in glucocorticoid stress responses in animals. *Gen. Comp. Endocrinol.* 181, 45–58. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ygcen.2012.11.025>.

Colchen, T., Teletchea, F., Fontaine, P., Pasquet, A., 2016. Temperature modifies activity,

inter-individual relationships and group structure in fish. *Curr. Zool.* <http://dx.doi.org/10.1093/cz/zow048>. (<https://doi.org/>).

Coleman, K., Wilson, D.S., 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Anim. Behav.* 56, 927–936. <http://dx.doi.org/10.1006/aneb.1998.0852>.

Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B., Sih, A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *J. Fish. Biol.* 78, 395–435. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x>.

Cote, J., Dreiss, A., Clobert, J., 2008. Social personality trait and fitness. *P. Roy. Soc. B.* 275, 2851–2858. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.0783>.

Dahlbom, S.J., Lagman, D., Lundstedt-Enkel, K., Sundström, L.F., Winberg, S., 2011. Boldness predicts social status in zebrafish (*Danio rerio*). *PLoS One* 6, e23565. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0023565>.

Ferrari, S., Benhaim, D., Colchen, T., Chatain, B., Bégout, M.-L., 2014. First links between self-feeding behaviour and personality traits in European seabass, *Dicentrarchus labrax*. *App. Anim. Behav. Sc.* 161, 131–141. <http://dx.doi.org/10.1016/j.applanim.2014.09.019>.

Ferrari, S., Millot, S., Leguay, D., Chatain, B., Bégout, M.-L., 2015. Consistency in European seabass coping styles: a life-history approach. *App. Anim. Behav. Sc.* 167, 74–88. <http://dx.doi.org/10.1016/j.applanim.2015.03.006>.

Ferrari, S., 2014. *Caractérisation, Variabilité Et Héritabilité Des Traits De Personnalité Chez Les Téléostéens*. PhD Thesis. University of La Rochelle, France.

Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N., Skalski, G.T., 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *Amer. Nat.* 158, 124–135.

Höjesjö, J., Adriaenssens, B., Bohlin, T., Jönsson, C., Hellström, I., Johnsson, J.I., 2011. Behavioural syndromes in juvenile brown trout (*Salmo trutta*): life history, family variation and performance in the wild. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 1801. <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-011-1188-0>.

Hecht, T., Pienaar, A.G., 1993. A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. *J. World Aquac. Soc.* 24, 246–261. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1749-7345.1993.tb00014.x>.

Huntingford, F.A., Andrew, G., Mackenzie, S., Morera, D., Coyle, S.M., Pilarczyk, M., Kadri, S., 2010. Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio*. *J. Fish Biol.* 76, 1576–1591. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02582.x>.

Kestemont, P., Xueliang, X., Hamza, N., Maboudou, J., Toko I, Imorou, 2007. Effect of weaning age and diet on pikeperch larviculture. *Aquaculture* 264, 197–204. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.12.034>.

Killen, S., Adriaenssens, B., Marras, S., Claireaux, G., Cooke, S.J., 2016. Context dependency of trait repeatability and its relevance for management and conservation of fish populations. *Conserv. Physiol.* 4. <http://dx.doi.org/10.1093/conphys/cow007>.

Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci. Biobehav. R.* 23, 925–935.

Magnhagen, C., Backström, T., Øverli, Ø., Winberg, S., Nilsson, J., Vindas, M.-A., Brännäs, E., 2015. Behavioural responses in a net restraint test predict interrenal reactivity in Arctic char *Salvelinus alpinus*: test of stress-coping style in *Salvelinus alpinus*. *J. Fish. Biol.* 87, 88–99. <http://dx.doi.org/10.1111/jfb.12691>.

Millot, S., Bégout, M.-L., Chatain, B., 2009. Exploration behaviour and flight response toward a stimulus in three sea bass strains (*Dicentrarchus labrax* L.). *App. Anim. Behav. Sc.* 119, 108–114. <http://dx.doi.org/10.1016/j.applanim.2009.03.009>.

Molnár, T., Hancz, C., Bódis, M., Müller, T., Bercsényi, M., Horn, P., 2004. The effect of initial stocking density on growth and survival of pike-perch fingerlings reared under intensive conditions. *Aquac. Int.* 12, 181–189. <http://dx.doi.org/10.1023/B:AQUI.0000032079.62056.8c>.

Ott, A., Löffler, J., Ahnelt, H., Keckeis, H., 2012. Early development of the postcranial skeleton of the pikeperch *Sander lucioperca* (Teleostei: percidae) relating to developmental stages and growth. *J. Morphol.* 273, 894–908. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.20029>.

Øverli, Ø., Korzan, W.J., Höglund, E., Winberg, S., Bollig, H., Watt, M., Forster, G.L., Barton, B.A., Øverli, E., Renner, K.J., Summers, C.H., 2004. Stress coping style predicts aggression and social dominance in rainbow trout. *Horm. Behav.* 45, 235–241. <http://dx.doi.org/10.1016/j.yhbeh.2003.12.002>.

Øverli, Ø., Sørensen, C., Pulman, K.G., Pottinger, T.G., Korzan, W., Summers, C.H., Nilsson, G.E., 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neurosci. Biobehav. R.* 31, 396–412.

Pasquet, A., Sebastian, A., Begout, M.L., LeDore, Y., Teletchea, F., Fontaine, P., 2015. First insight into personality traits in Northern pike (*Esox lucius*) larvae: a basis for behavioural studies of early life stages. *Env. Biol. Fish.* 99, 105–115.

Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemans, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82, 291–318. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>.

Réale, D., Dingemans, N.J., Kazem, A.J.N., Wright, J., 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 365, 3937. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2010.0222>.

Ruis, M.A., te Brake, J.H., van de Burgwal, J.A., de Jong, I.C., Bolhuis, H.J., Koolhaas, J.M., 2000. Personalities in female domesticated pigs: behavioural and physiological indications. *App. Anim. Behav. Sc.* 66, 31–47.

Schram, E., Phillipsen, E., 2003. Production of market size pikeperch (*Sander lucioperca*) in a pilot recirculation system.

Sih, A., Bell, A., Johnson, J.C., 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 19, 372–378. [133](http://dx.doi.org/10.1016/j.</p>
</div>
<div data-bbox=)

T. Colchen *et al.*

Applied Animal Behaviour Science 194 (2017) 127–134

- tree.2004.04.009.
- Silva, P.J.M., Martins, C.I.M., Engrola, S., Marino, G., Øverli, Ø., Conceição, L.E.C., 2010. Individual differences in cortisol levels and behaviour of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles: evidence for coping styles. *App. Anim. Behav. Sci.* 124, 75–81. <http://dx.doi.org/10.1016/j.appanim.2010.01.008>.
- Smith, C., Reay, P., 1991. Cannibalism in teleost fish. *Rev. Fish Biol. Fish.* 1, 41–64. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00042661>.
- Sundström, L.F., 2004. Hatchery selection promotes boldness in newly hatched brown trout (*Salmo trutta*): implications for dominance. *Behav. Ecol.* 15, 192–198. <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/arg089>.
- Teletchea, F., Fontaine, P., 2014. Levels of domestication in fish: implications for the sustainable future of aquaculture. *Fish. Fish.* 15, 181–195. <http://dx.doi.org/10.1111/faf.12006>.
- Toms, C.N., Echevarria, D.J., Jouandot, D.J., 2010. A methodological review of personality-related studies in fish: focus on the shy-bold axis of behavior. *Int. J. Comp. Psy.* 23.
- Tudorache, C., ter Braake, A., Tromp, M., Slabbekoorn, H., Schaaf, M.J.M., 2015. Behavioral and physiological indicators of stress coping styles in larval zebrafish. *Stress* 18, 121–128. <http://dx.doi.org/10.3109/10253890.2014.989205>.
- Wang, N., Xu, X., Kestemont, P., 2009. Effect of temperature and feeding frequency on growth performances, feed efficiency and body composition of pikeperch juveniles (*Sander lucioperca*). *Aquaculture* 289, 70–73.

CHAPITRE IV

Etude de la mise en place de la prédation chez le sandre

ARTICLE 4:

Behavioural differences between individuals could explain the onset of piscivory in fish

Tatiana Colchen¹, Andréa Dias¹, Fabrice Teletchea¹, Alain Pasquet^{1,2}

¹ : Université de Lorraine, URAFPA. USC INRA 340. F-54506 Vandœuvre-lès-Nancy

² : CNRS. F-54506 Vandœuvre-lès-Nancy

Article soumis dans la revue *Behavioural Processes* (12/09/2017)

I/ Abstract

The onset of predatory behaviour in piscivorous fish results in a shift from zooplankton to fish prey. However, within the same population, individuals start piscivory at different times, resulting in size, morphological and behavioural heterogeneity. In the present article, we conducted two experiments on a freshwater species, pikeperch (*Sander lucioperca*) to study the onset of piscivory and its possible link with consistent behavioural differences. First, we highlighted that the shift from plankton to fish diet did not occur at the same age for all individuals within the same cohort. Under controlled conditions, some individuals attacked and ate fish prey three weeks after hatching, while others waited until they were six weeks old. This difference was not due to morphological differences between larvae. As the onset of piscivory depends on behavioural abilities, we tested a potential relationship between piscivory and consistent individual behavioural differences. Two behavioural tests (exploration and sociality) were conducted. All individuals (from 31 to 49 days post-hatching) were tested for piscivory, which highlighted a positive correlation between behavioural traits and fish attacks. This study showed that larval behaviour is an important component in the onset of piscivory and potentially also cannibalism in pikeperch larvae or juveniles.

Keywords: predatory behaviour; behavioural tests; freshwater fish; early life stages; *Sander lucioperca*.

II/ Introduction

Changes in the predatory behaviour throughout development are not necessarily essential for a generalist predator (Tourinho et al., 2016). However, they could be crucial for specialist species, such as piscivorous fish, which change diets during their lifetime. Dietary changes among piscivorous fish are related to morphological modifications (Buijse, 1992; Galarowicz and Whal, 2005; Hart and Ison, 1991), physiological needs (Pedersen and Falk-Petersen, 1992) but also to behaviours through learning processes (Benhaim et al., 2013). The onset of piscivory behaviour is widely documented in fish, especially for freshwater species (Mittelbach and Persson, 1998). Most piscivorous fish undergo ontogenetic shifts in their diet, among which Eurasian perch *Perca fluviatilis* (Heermann and Borchering, 2013), largemouth bass *Micropterus salmoides* (Garcia-Berthou, 2002), pumpkinseed sunfish *Lepomis gibbosus* (Garcia-Berthou and Moreno-Amich, 2000) or pikeperch *Sander lucioperca* (Persson and Brönmark, 2002). These fish first feed on small food items such as zooplankton and benthic invertebrates before switching to a piscivorous diet (Mittelbach and Persson, 1998). One of the requirements for the onset of piscivory behaviour is the size difference between the predator and its prey (Dörner and Wagner, 2003). The analysis of 27 species by Mittelbach and Persson (1998) demonstrated that among 1-year old fish, the largest individuals were the first to shift to piscivory and, consequently, the ones to obtain a growth advantage over their congeners. Many hypotheses have been put forward to explain an earlier shift to piscivory in fish: morphological traits such as mouth size (Hecht and Appelbaum, 1988; Otterå and Folkvord, 1993), physiological traits (Kaji et al., 2002), or environmental conditions (Mittelbach and Persson, 1998) have been proposed. Although behavioural traits have been less investigated (see Baras 2012 for review), it is apparent that there are important behavioural modifications when fish shift to a piscivorous diet. In this context, individuals with the same age within the same population do not change their behaviour at the same time.

Predatory behavioural traits may vary through ontogenetic stages (Tourinho et al. 2016) and could be related to behavioural emergence plasticity (Japyassu and Malange, 2014), itself directly linked to learning (Hénaut et al., 2014) or physiological processes (Anotaux et al., 2012). These predatory traits are related to other behavioural traits expressed during life history (predator avoidance, mating, social relationships). These correlations are known under the term of “behavioural syndromes” and define the behavioural profile of an individual (Conrad et al., 2011). Behavioural syndromes are defined as a suite of behavioural traits that co-vary across contexts or situations (Conrad et al., 2011). These behavioural differences could reflect underlying genetic differences among populations (Dingemanse et al

2002, 2003). They constitute an integrative method to study individual variation in behaviour. For instance, Wilson and McLaughlin (2007) showed prey hunting tactics related to activity or space use as a behavioural syndrome in brook trout (*Salvelinus fontinalis*).

Pikeperch (*Sander lucioperca*) appears to be a good model species to establish correlations between predatory behavioural traits and other larval behavioural abilities such as activity, exploration, boldness or aggressiveness. Pikeperch is a freshwater species with an important economic potential for inland aquaculture diversification in Europe. Its market demand has been strengthened by the collapse of wild catches (FAO, 2009). Intensive farming is an important issue for this species. Until now, bottlenecks appeared in most of the attempts to rear pikeperch in captivity. One of the most important is the high cannibalism rate during early-life stages (larvae and juveniles). Between 20 and 50% of mortality during larviculture is attributed to cannibalism (Molnár et al., 2004; Kestemont et al., 2007). At this stage, larvae express a typical predatory behaviour with “S-Shape” (Houde, 2001): once close to prey, larvae stop, fold as a spring and attack (Turesson et al., 2002). At juvenile stage, a different predatory behaviour called the “hide and chase” appears: the predator moves towards prey and attacks with a fast caudal fin movement, which projects it forwards rapidly (Sullivan and Atchinson, 1978). Under artificial rearing conditions, these behaviours are not consistent across individuals. For pikeperch, the shift to piscivory can appear when juveniles reach a size between 35 and 100 mm (Mittelbach and Persson, 1998). As a comparison, the onset of cannibalism, which is an intra-specific predatory behaviour, appears between 13 and 22 days post-hatching (dph) (11.0 ± 1.3 mm: Colchen unpublished data). Consequently, it would seem that the onset of piscivory appears earlier than Mittelbach and Persson (1998) established. This early predatory behaviour could be due to an individual diet specialization (Curtis et al., 1995; Amundsen et al., 1995) or to an individual behavioural profile (Wilson and McLaughlin, 2007).

The main goals of our study are: (i) to describe the onset of piscivory in relation to the age of pikeperch larvae, (ii) to characterize behavioural syndromes between behaviours, and (iii) to perform a cross-context analysis of behavioural syndromes between tests and predatory performances of young pikeperch juveniles.

III. Material and methods

III.1. Rearing conditions

For the two experiments, larvae hatched in the French farm Asialor (Pierrevillers – 57120–France) February, 1st 2016 and were brought back to the laboratory (PEA–UR AFPA

University of Lorraine, Nancy – France). For the first experiment, larvae were obtained from the stripping of one female fertilized by one male. After that, eggs were put in a 500 L tank. The water was maintained between 16°C and 17°C until 23 dph and then increased by one degree per day until reaching 21°C. The water parameters (mean \pm SD) were: dissolved oxygen rate = 8.2 ± 0.6 mg. l⁻¹ (number of measurement through the experiment, N = 9), pH = 7.8 ± 0.2 (N = 8), salinity = 0.2 ± 0.05 g. l⁻¹ (N = 6), ammonia (NH₄⁺) = 2.3 ± 1.9 mg. l⁻¹ (N = 6), and nitrite (NO₂⁻) = 0.5 ± 0.3 mg. l⁻¹ (N=6). For the second experiment, larvae were obtained from the fertilization of the eggs of two females by several males. After hatching, they were put in eight 700 l tanks. The temperature was 16°C and increased after hatching by one degree per day until 20°C. The physical and chemical parameters of the water (mean \pm SD) were: dissolved oxygen rate = 8.1 ± 0.5 mg. l⁻¹ (N = 12), pH = 6.9 ± 0.8 (N = 19), salinity = 0.8 ± 0.1 g. l⁻¹ (N = 5), ammonia (NH₄⁺) = 5.3 ± 10.3 mg. l⁻¹ (N = 14), and nitrite (NO₂⁻) = 0.08 ± 0.06 mg. l⁻¹ (N = 14). In the two experiments, four days' post-hatching (dph) larvae were fed *Artemia* nauplii, until weaning (21 dph), and then, they were fed artificial food (Larviva and Inicio Plus, Biomar).

III.2. Experiment 1: The onset of piscivory

For this experiment, larvae were transferred 24 h before tests to a smaller aquarium (20 L) in a behavioural room. Tests were realized on 20 larvae (at each age) at five different ages: at 23 dph (Mean total length \pm SD: 9.8 ± 0.6 mm), 30 dph (10.8 ± 1.4 mm), 37 dph (17.11 ± 1.9 mm), 44 dph (20.0 ± 2.0 mm) and 52 dph (28.8 ± 4.9 mm). All tests were realized with the same protocol. First, each larva was transferred from the aquarium to a device (20x7x4 cm with 2 cm of water), which was placed on a translucent table with a light (50 lx) placed below (Fig. 1A, B). The device was divided into two equal parts separated by a divider. The larvae were put in one compartment and prey in the other one. Two different kind of prey were used: zebrafish (*Danio rerio*) larvae and *Artemia* nauplii. For each pikeperch larva, the two tests were always performed in the same order with the zebrafish larvae first. We introduced *Artemia* nauplii always after zebrafish larvae in order to control the motivation of pikeperch larvae to attack and to catch prey: it was particularly accurate for larvae that did not attack the zebrafish. In each test, three zebrafish larvae were introduced (Mean \pm SD = 4.08 ± 0.81 mm) (**Fig. 1A**). After 30 min of acclimatization for predator and prey, the divider between the two parts of the device was removed and behaviours of pikeperch larvae and prey were recorded during 20 min (**Fig. 1A**). Then, the surviving zebrafish were removed. The divider was replaced and *Artemia* nauplii (Age: between 24 and

48 hours; approximately 40 artemia per test) were placed in the empty part of the device (**Fig. 1B**). Then, the divider was removed and pikeperch larvae were let 20 min for hunting (**Fig. 1B**). All behaviours were video recorded with a camera (Sony Handycam, DCR-SR72) positioned 80 cm above the device. The water in the device was the same as in the aquarium and renewed between each fish.

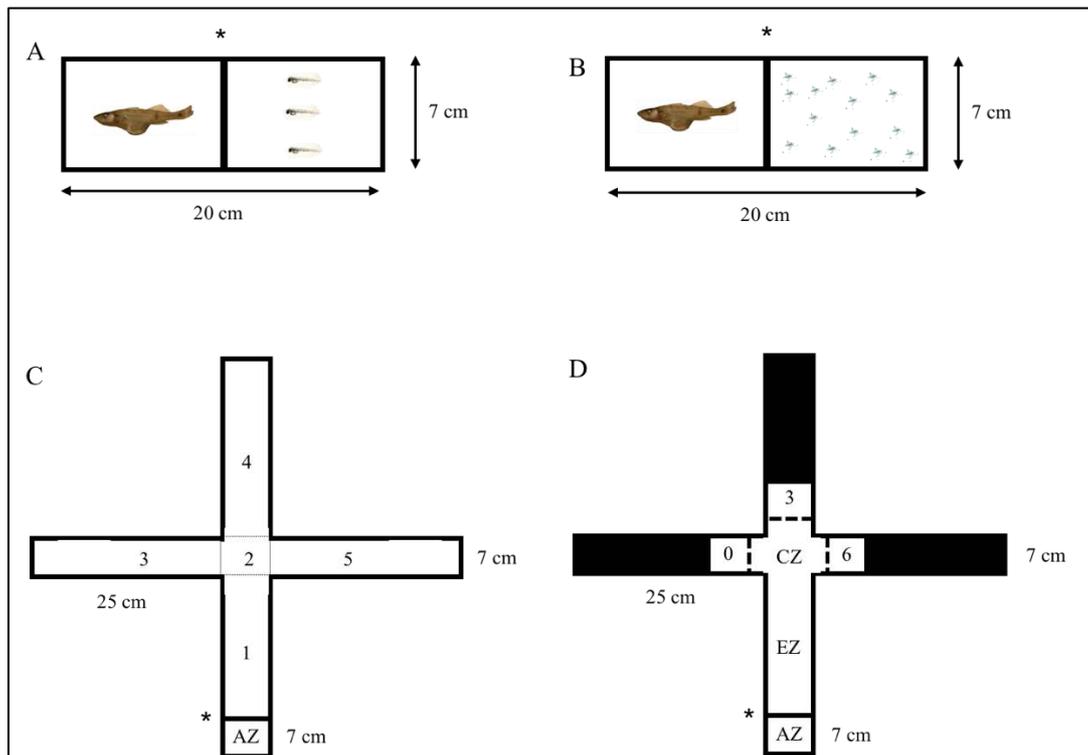


Figure 1: Scheme of the devices used for behavioural tests. First experiment: the onset of piscivory: (A) test with three zebrafish larvae, (B) test with approximately 40 *Artemia* nauplii. Second experiment: the link between predatory behaviour and behavioural traits: (C) Exploration test realized in a cross-maze with six zones: acclimatization zone (AZ) and five zones (1, 2, 3, 4, 5). (D) Sociability test realized in a cross-maze with six zones: acclimatization zone (AZ), entry zone (EZ), centre zone (CZ) and three zones without congener or with three or six congeners (0, 3, 6). For exploration test and sociability test (*) representing the removable divider.

Videos were analysed with The ObserverXT10® software (Noldus, Netherlands). The following behaviours were analysed:

- Attack, characterized by a rapid movement of the pikeperch towards the zebrafish larvae, with the mouth opened. This behaviour is easily identifiable: just before the attack, the larva stopped and adopted an “S” shape (Houde, 2001, Turesson et al., 2002), or just modified the orientation of its caudal fin.
- Capture, which corresponds to the bite of the prey by the pikeperch.

Other parameters were taken into account:

- The latency before the first attack.
- The distance between the prey and the pikeperch larva before the attack (when “S” shape was clear), taken from the mouth of the predator until the middle of the prey.
- For *Artemia* nauplii, it was not possible to see the capture by the pikeperch larvae because the former was not visible on the video recorder. So, we noted only attacks, which were clearly identified by the “S” shape of the pikeperch larvae.

After the tests, all pikeperch larvae were measured and four morphological parameters were measured (TL = Total Length, MP = Mouth Perimeter, ML = Mouth Width, ED = Eye Diameter) (**Fig. 2**).

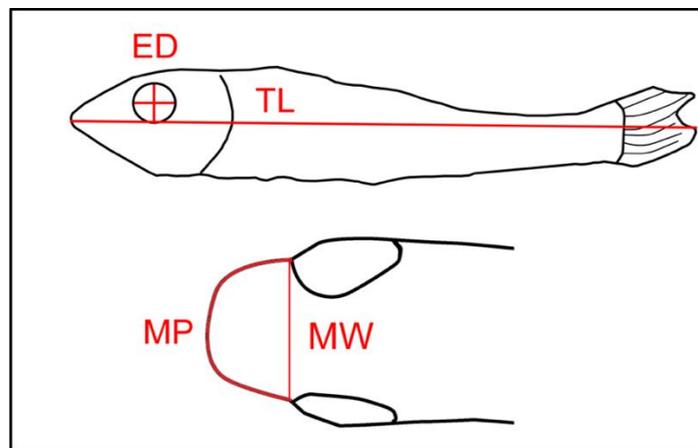


Figure 2: Morphological parameters taken into account in the first experiment: the onset of piscivory. (ED) Eye Diameter, (TL) Total Length, (MP) Mouth perimeter, (ML) Mouth Width.

III.3. Experiment 2: Link between predatory behaviour and other behavioural traits

For this second experiment, pikeperch larvae were transferred in a larger aquarium (80 l), isolated from each other by putting them individually in an immersed-net (16x13x13 cm). A total of 42 larvae (Mean \pm SD: 32.1 \pm 10.8 mm) taken at random in the 700 l tank were used in this experiment. Each individual was tested in two different contexts with a cross maze (25x7 cm with 2 cm of water) (**Fig. 1C, D**). In the exploration test, the focal larva can explore the entire maze (**Fig. 1C**). Fish were placed in the acclimatization zone (7x7x2 cm) separated from the maze by a divider (**Fig. 1C**). After 30 min, the divider was opened and the fish behaviour was video recorded during 20 min. In a sociability test, the same device was used; but we changed the configuration and closed three arms of the maze in their middle with a plastic transparent divider (**Fig. 1D**). Dividers were also pierced with very small holes to allow water exchanges between the different arms of the maze. In the three arms of the maze,

we placed respectively 0, 3 and 6 pikeperch larvae of the same age than the tested individual (Fig. 1D). Tested larvae were put in the acclimatization zone for 30 min like the other larvae in the different arms of the maze. After 30 min, we opened the divider and the focal larva was let free to choose arms to explore during 20 min. All the sequences were video recorded and analysed with The ObserverXT10® software (Noldus, Netherlands).

For the exploration test, the following behaviours were analysed: the individual latency (in s) to emerge from the acclimatization zone, the number of visited zones of the maze. Furthermore, the swimming activity was calculated over three periods of time of two min each: from 3th to 5th min, from 10th to 12th min and from 18th to 20th min, as previously justified (Pasquet et al., 2015). For the sociability test, we analysed the total duration (in s) spent near zones with (three or six) or without congener.

At the end of the sociability test, larvae were placed in acclimatization zone during 30 min and arms of maze were closed as for the test on the onset of piscivory. After 30 min, larvae were confronted to three-zebrafish prey with the same protocol as in “the onset of piscivory” test. The number of attacks and the number of captures were recorded.

III.4. Statistical analysis

For the first experiment, we tested whether the time of the day at which the test was realized could influence larval behaviours (attack, capture) by using a General Linear Model using number of attacks and captures as fixed variables and with the time of the day separated into four time periods (period 1: from 8:30 am to 11:30 am, period 2: from 11:30 am to 14:30 pm, period 3: from 14:30 pm to 17:30 pm, and period 4: from 17:30 pm to 20:30 pm) as the random variable (glm, package ‘glmmADMB’, Zuur et al., 2009). The time of the day did not affect the number of attacks ($\chi^2_3 = 6.7$, $P = 0.07$) or the number of captures ($\chi^2_3 = 2.8$, $P = 0.42$). After that, we compared the percentage of pikeperch larvae that attacked, and ate zebrafish, or *Artemia* nauplii between the different ages with a χ^2 test. When the global comparison was significant, we compared ages two by two. After this comparison, we excluded the data obtained during the first age (23 dph), because there was only one attack and no capture of zebrafish. On the following statistical test (for the attack efficiency, the distances of attack, behavioural syndromes and morphological analyses), the normality was tested by Shapiro-Wilk test and the homogeneity of variance was test with Levene test (leveneTest package ‘car’, Fox and Weisberg, 2016). When data did not fit with normality or homogeneity, we used non-parametric test. The attack efficiency was calculated as the ratio

between the numbers of captures on the numbers of attacks only for attacking larvae. For comparison between ages, we used a Kruskal-Wallis test due to the non-homogeneity of data.

We compared the distances of attacks between ages. Pikeperch larva populations were divided into three groups at each age: a larva can have a successful attack with a capture (AC), or a non-successful attack without capture in another attacks (AnC1), and a larva can have no successful attack at all during all the duration of the test (AnC2). The two first cases (AC and AnC1) were paired data, and AnC1–AnC2 were non-paired data. Comparison between AC and AnC1 were analysed by using a linear mixed model (lmer, package ‘lme4’, Bates et al., 2014) with age and type of capture as fixed effects and the fish as random effect (model=lmer (distance~(age*capture+(1|fish)) and distances as dependant variables. Comparison between AnC1 and AnC2 were analysed by a linear mixed model (lm, package ‘lme4’, Bates et al., 2014) with age and capture as fixed effects (model=lm(distance~(age*capture)) with distance as independent variable). In each comparison, for model validation, residuals were tested for homogeneity and normality using residuals vs fitted values and sample vs theoretical quantiles (Q-Q) plots respectively (plotresid, package ‘RVAideMemoire’, Hervé and Hervé, 2017). When the model was validated, a correlation table for various statistical models was performed to calculate F-tests (Anova, ‘package ‘car’, Fox and Weisberg, 2016) followed by a simultaneous test for general linear hypotheses as post-hoc test with Bonferroni correction (glht, package ‘multcomp’, Hothorn et al., 2016).

The study of the relationship between responses in the two behavioural tests and piscivory was realized in two steps. First, behavioural syndromes between all behavioural variables were tested with correlations. As the data did not follow normality, we used a Spearman rank correlations between all variables analysed. Then, we also highlighted the link between behavioural responses and piscivory with Spearman rank correlations between the number of attacks in piscivory test and behavioural variables of exploration and sociability tests. As 26 pikeperch larvae had a score of 0 for capture, there were not enough pikeperch larvae which made capture of zebrafish (n = 16), to make correlations with the behavioural variables of exploration and sociability tests. For morphological analysis as data did not fit normality and homogeneity, we used Mann-Whitney U test at each age for each parameter by comparing larvae which captured and those, which did not capture.

All statistics were realized with R software (version 3.2.4) except for χ^2 test, which were realized with StatView software (version 5.0). The level of significance used in all tests was $P < 0.05$.

III.5. Ethical note

During all procedures, we took care to minimize handling and stress as much as possible for the study animals. All fish treatments and procedures used in this study were in accordance with the guidelines of the Council of European Communities (2010/63/UE) and the French Animal Care Guidelines (Animal approval No. APAFIS#1813-2015111618046759v2).

IV/. Results

IV.1. Experiment 1: The onset of piscivory

The percentage of pikeperch larvae attacking zebrafish increased with age ($\chi^2_4 = 36.9$, $P < 0.0001$; **Fig. 3**), particularly between 23 and 30 days ($\chi^2_1 = 13.8$, $P = 0.0002$; **Fig. 3**). With *Artemia* nauplii, the percentage of larvae attacking changed also with age ($\chi^2_4 = 26.7$, $P < 0.0001$; **Fig. 3**). This percentage increased significantly from 23 days (45%) until 37 days (95%), (23 dph vs 30 dph: $\chi^2_1 = 5.2$, $P < 0.02$ and 23 dph vs 37 dph: $\chi^2_1 = 11.9$, $P < 0.001$), and, it decreased after 37 dph (only 30% at 52 dph) (37 dph vs 52 dph: $\chi^2_1 = 18.02$, $P < 0.0001$, and 44 dph vs 52 dph: $\chi^2_1 = 10.1$, $P < 0.001$; **Fig. 3**).

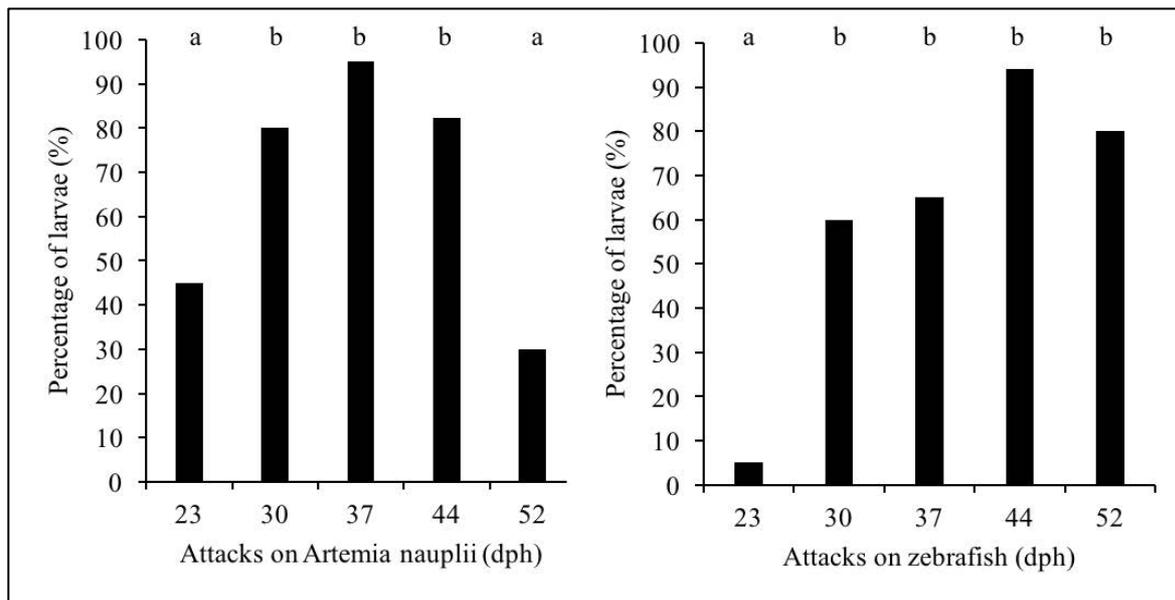


Figure 3: Percentage of larvae of the five groups of ages (23, 30, 37, 44 and 52 days post-hatching) attacking zebrafish larvae or *Artemia* nauplii. Two different letters mean a significant difference at $P < 0.05$.

Furthermore, there was a significant interaction between age and type of food consumed ($\chi^2_8 = 391.5$, $P < 0.0001$; **Fig. 4**). At 30 dph, larvae attacked less *Artemia* nauplii than at 23 dph and more zebrafish ($\chi^2_2 = 77.5$, $P < 0.0001$; **Fig. 4**). Between 30 and 37 dph, there was no difference ($\chi^2_8 = 3.0$, $P = 0.22$). At 44 dph, pikeperch larvae, which attacked

Artemia nauplii, attacked also zebrafish ($\chi^2_2 = 43.2$, $P < 0.0001$; **Fig. 4**). Indeed, after 30 dph, most of pikeperch larvae were able to attack fish (Fig. 4). If we removed the day 23dph, attack efficiency did not vary significantly with age (Kruskal-Wallis test, $H_3 = 7.5$; $P = 0.07$; **Fig. 5**).

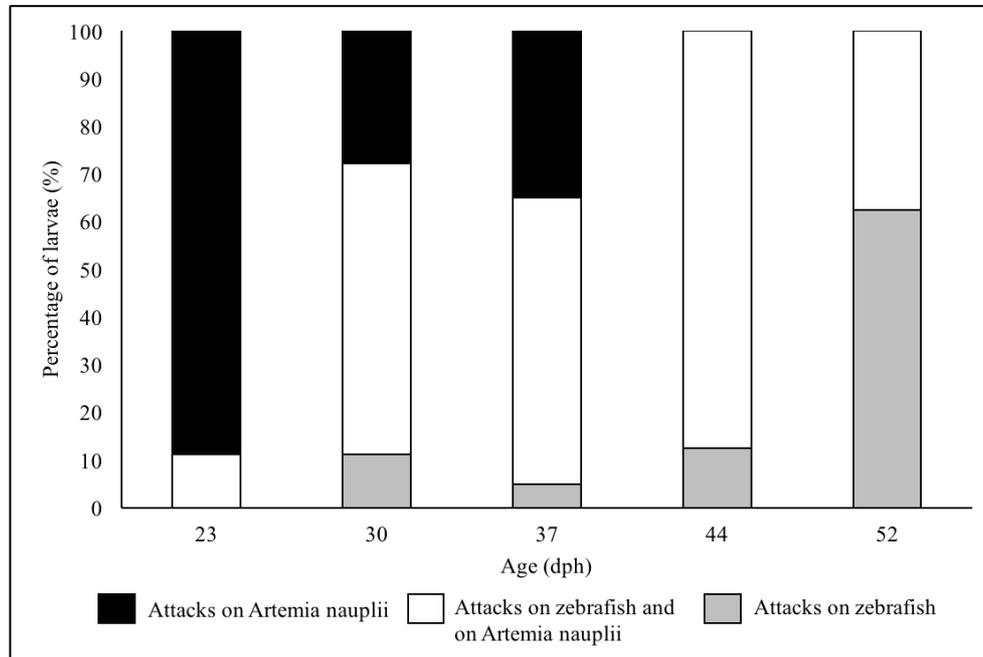


Figure 4: Percentage of larvae of the five groups of ages (23,30, 37, 44 and 52 days post-hatching) attacking zebrafish larvae or *Artemia* nauplii or both zebrafish and *Artemia* nauplii.

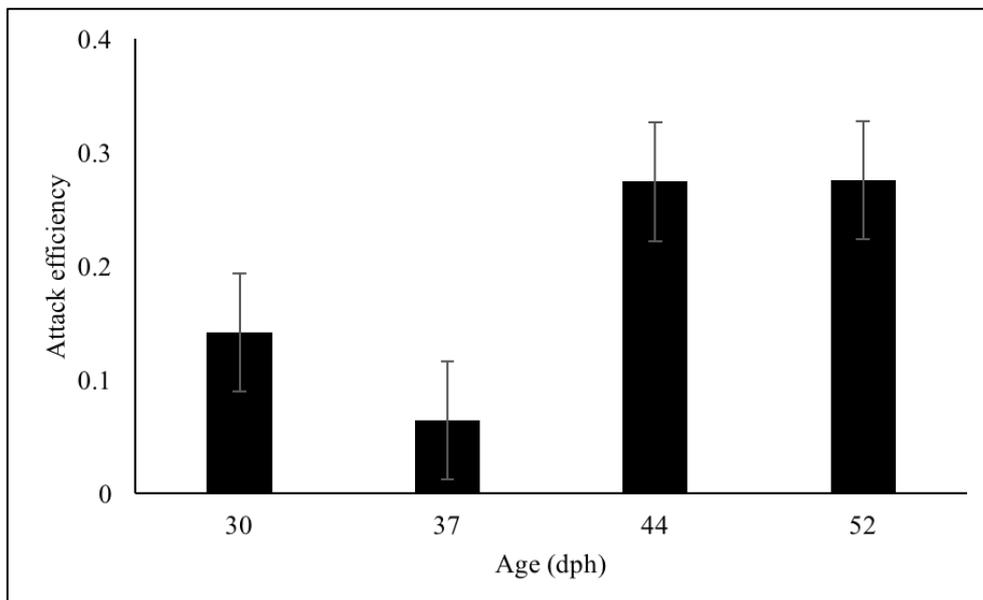


Figure 5: Mean \pm SE of the number of successful attacks on the zebrafish larvae on the total number of attacks for the pikeperch larvae attacking and capturing prey, relatively to their age.

There was an overall difference between age for the distances of attack between AC and AnC1 ($\chi^2_3 = 9.78$, $P = 0.02$) and between a previous success or not of the capture ($\chi^2_1 = 15.14$, $P < 0.0001$; **Fig. 6**). The distances of attack increased with age. Indeed, there was a significant difference between 30 dph and 52 dph ($z = 2.58$, $P = 0.05$; **Fig. 6**). The comparison between AnC1 and AnC2 (non-capture attacks for non-successful individuals) showed that the distance of attack was impacted by age only ($\chi^2_3 = 69.99$, $P = 0.04$; **Fig. 6**). However, attack distances were not different between AnC1 and AnC2 ($\chi^2_1 = 1.0$, $P = 0.7$; **Fig. 6**).

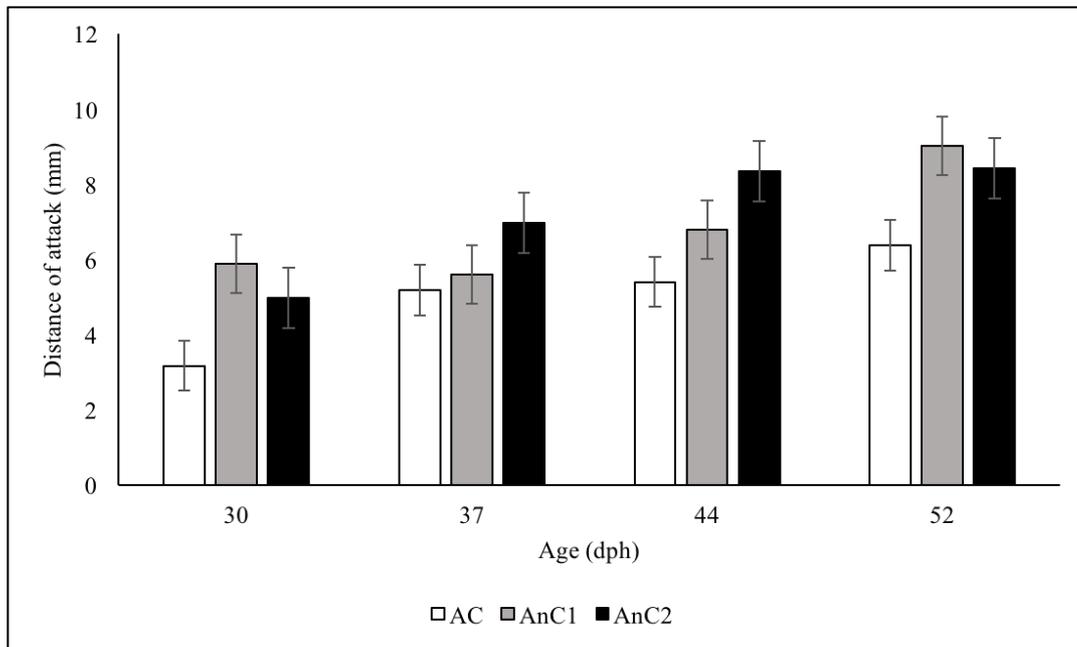


Figure 6: Mean \pm SE of the distance of attack for the different groups of ages, for successful attacks (AC), or for the non-successful attacks of larvae attacking and capturing zebrafish larvae (AnC1), and for larvae showing only non-successful attacks (AnC2).

For morphological parameters, there was no significant difference between larvae, which captured or not zebrafish (**Table 1**).

Table 1: Means and Standard Deviation (SD) of morphological parameters in function of the capture success in the test in front of zebrafish. Results of Mann-Whitney-U-test (*U* and *P*-value) comparing the morphological parameters of successful fish capture and non-successful fish capture: Total Length (TL) in mm, Mouth Perimeter (MP) in mm, Mouth Width (MW) in mm, and Eye Diameter (ED) in mm.

Age (dph)	Morphological parameters	Successful fish capture	Non-successful fish capture	<i>U</i>	<i>P</i> -value
23	TL	-	9.77 ± 0.66	-	-
	MP	-	-	-	-
	MW	-	-	-	-
	ED	-	-	-	-
30	TL	11.42 ± 1.20	10.59 ± 1.44	55	0.14
	MP	4.37 ± 0.70	3.29 ± 1.64	46	0.34
	MW	2.49 ± 0.42	1.89 ± 0.97	48	0.26
	ED	0.83 ± 0.05	0.75 ± 0.09	58	0.08
37	TL	18.49 ± 0.01	16.96 ± 2.00	28	0.26
	MP	5.65 ± 0.32	4.96 ± 0.77	30	0.17
	MW	3.19 ± 0.02	3.02 ± 0.40	20	0.85
	ED	1.34 ± 0.05	1.21 ± 0.15	27	0.32
44	TL	19.92 ± 2.41	20.07 ± 1.77	31	0.74
	MP	5.83 ± 1.40	6.07 ± 1.04	30	0.67
	MW	3.32 ± 0.66	3.62 ± 0.44	25	0.36
	ED	1.42 ± 0.16	1.44 ± 0.10	35	1
52	TL	27.35 ± 2.65	30.33 ± 6.27	42	0.58
	MP	8.36 ± 0.99	9.38 ± 1.92	30	0.14
	MW	4.71 ± 0.46	5.14 ± 0.90	35	0.28
	ED	1.89 ± 0.16	2.02 ± 0.23	31	0.17

IV.2. Experiment 2: Link between predatory behaviour and other behavioural traits.

All correlations between behavioural variables of exploration test and sociability test are presented in **Table 2**. Active fishes were significantly the most explorative in cross-maze and spent significantly more time near zones with congeners (three or six) than near zone without congener. Fish, which spent time near three congeners was also those, which spent time near six congeners in the sociability test.

Table 2. Matrix of correlation between all variables of the two behavioural tests: exploration and sociability. Variables for the exploration test were the swimming activity (E_A), the total number of visited zone (E_NVZ), and the latency to swim out of the acclimatization zone (E_L), and variables for the sociability test were the total duration near the empty zone (S_0), the total duration near zone with three congeners (S_3), the total duration near zone with six congeners (S_6).

	Tests	Exploration test			Sociability test		
Tests	Variables	E_A	E_NVZ	E_L	S_0	S_3	S_6
Exploration test	E_A	-	$r_s = 0.77$ $p < 0.0001$	$r_s = 0.02$ $p = 0.88$	$r_s = 0.30$ $p = 0.05$	$r_s = 0.46$ $p = 0.002$	$r_s = 0.42$ $p = 0.005$
	E_NVZ	-	-	$r_s = -0.07$ $p = 0.67$	$r_s = 0.27$ $p = 0.08$	$r_s = 0.47$ $p = 0.002$	$r_s = 0.37$ $p = 0.01$
	E_L	-	-	-	$r_s = -0.03$ $p = 0.84$	$r_s = -0.23$ $p = 0.13$	$r_s = -0.04$ $p = 0.82$
Sociability test	S_0	-	-	-	-	$r_s = 0.23$ $p = 0.14$	$r_s = 0.25$ $p = 0.12$
	S_3	-	-	-	-	-	$r_s = 0.57$ $p < 0.0001$
	S_6	-	-	-	-	-	-

There was a significant correlation between swimming activity and the number of attacks on zebrafish ($r_s = 0.41$; $P = 0.006$; **Fig. 7A**). There was, also, a significant correlation between the time spent near six congeners and the number of attack on zebrafish ($r_s = 0.32$; $P = 0.04$; **Fig. 7B**). There were no significant correlations between the number of attacks on zebrafish and the latency to swim out of the acclimatization zone ($r_s = -0.03$; $P = 0.82$), the total number of visited zone ($r_s = 0.19$; $P = 0.23$), the total duration near the empty zone ($r_s = 0.17$; $P = 0.28$), the total duration near the zone with three congeners ($r_s = 0.24$; $P = 0.13$).

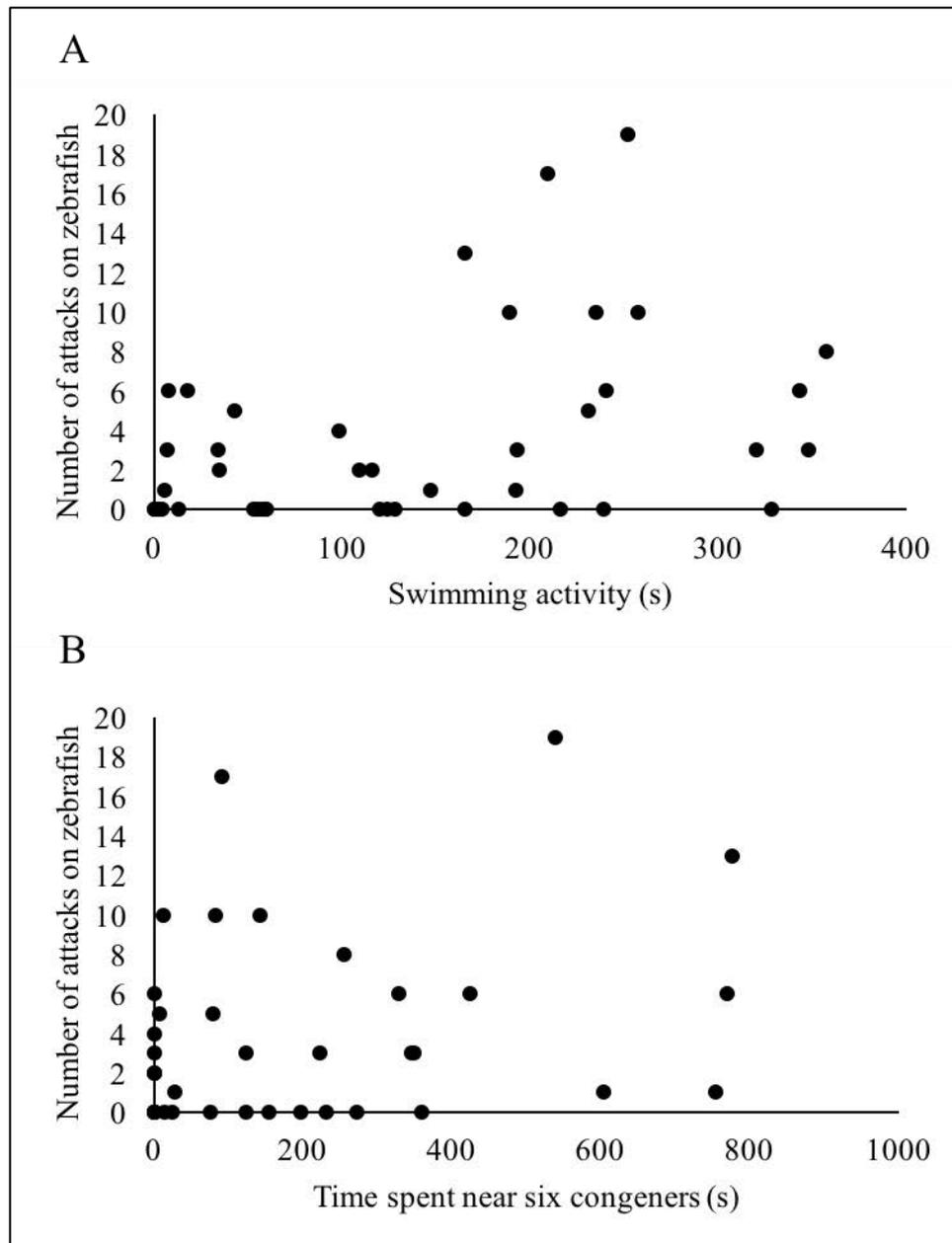


Figure 7: Significant Spearman correlations between the number of attacks on zebrafish and two variables of behavioural tests: (A) Swimming activity (s) and (B) Time spent near six congeners (s). Each point represented a tested fish.

V/ Discussion

Our work highlighted the behavioural shift leading to piscivory for pikeperch, a freshwater predatory species. This shift from *Artemia* nauplii to piscivory for the first individual appeared between three weeks post hatching when the larvae were about 11.0 (\pm 1.3) mm in length. However, the shift to piscivory did not occur at the same time among individuals and therefore, can be described as an individual characteristic. During our study, no morphological differences between larvae were found, regardless of the shifting time. We

also showed that there were consistent behavioural trait differences between larvae, and that these differences could be related to the success of the shift. More explorative, bolder and more active larvae had the ability to capture and eat fish in a more efficient way than less explorative, shy, and less active ones.

In mammals, when a predatory shift exists, young predators often learn to catch their prey through games or by following their parent's lessons (Caro, 1995). This is not the case for species without parental care, common among predatory fish species. For these species, individuals must find solutions by themselves and they have little time to learn efficient capture behaviours. The efficiency depends on the development of cognitive abilities but also on physical aptitudes. Young individuals need some morphological and physical aptitudes to hunt a prey (Hecht and Appelbaum, 1988), but the acquisition of these aptitudes throughout development could not explain the shift to piscivory. Cognitive abilities, such as learning, may be necessary to induce this shift.

Dietary modifications could result from the development of some morphological or physiological traits (Hecht and Appelbaum, 1988; Otterå and Folkvord, 1993; Kaji et al., 2002). For example, the mouth gape differs from the larval to the adult life stages and this phenomenon is important to determine the dietary change (Bellwood et al., 2015). Mouth morphology modifications could be related to the shift to piscivory (Hellig et al., 2010) and it could be a limiting factor (Nilsson and Brönmark, 2000). For pikeperch larvae, our study did not show any morphological differences, including mouth size, regardless of the shifting time. As a consequence, the abilities of learning new behavioural patterns could be the factor behind the shift for pikeperch larvae to moving prey.

According to recent studies, it was shown that individual differences in behaviour may be related to individual differences in cognitive performance. Individual differences in learning speed in cognitively-challenging tasks have recently been demonstrated (Morton et al., 2013, Thornton and Lukas, 2012) whilst individual differences in cognitive abilities leading to behavioural differences have been documented (Øverli et al., 2007; Revelle et al., 2010; Guenther et al., 2014; Ferrari et al., 2015). In our study, we showed that individuals taking more risks (displaying a bolder behaviour) are more explorative or aggressive and should be more successful in gathering resources. In this context, these individuals made fast decisions, which allowed them to benefit from environmental resources in the short term. Non-bolder individuals could improve accuracy by investing more time in the decision process, and reducing the rate of errors (Chittka et al., 2009; Trimmer et al., 2008). We assume that it is the same process that could be involved in piscivory. Bolder and explorative

fish found an earlier response and reacted rapidly to changes in their environment in order to benefit of new potential prey. Our results support the hypothesis that some individual behavioural traits could give advantages to perform predatory behaviour before others.

These intra-cohort individual behavioural differences lead to energy use and growth. Juveniles, which switch from a diet based on zooplankton or invertebrates to a piscivorous one, gain a lot in the use of energy, and their growth is accelerated. For example, when age-0 yellow perch shifted from zooplankton to benthic invertebrates and fish prey items, their size increased following an increased energetic gain and a decreased foraging cost (Graeb et al., 2006). This growth acceleration exists for a large number of marine and freshwater species (Keast, 1985; Wicker and Johnson, 1987; Juanes et al., 1994; Galarowicz et al., 2006; Scharf et al., 2009). To sum up, individual shifts to piscivory may lead to population size heterogeneity, as fish juveniles that shift earlier to piscivory could benefit from the exploitation of new resources. Under natural conditions, this can be regulated by the presence of a wide variety of prey: bolder individuals may benefit from faster prey whilst, reactive individuals may benefit from the presence of plankton or invertebrates. In conclusion, both populations could maintain themselves over long-term periods and adapt to resources available in the short term.

Under intensive farming conditions where prey variety is heavily restricted, cannibalism occurs among predatory species. Most of the time fish live with conspecific individuals belonging to the same cohort. Cannibalism is an intra-specific predation, which is defined as the act of attacking, hunting, capturing, killing and consuming the whole, or the major part, of an individual belonging to the same species, irrespective of its stage of development (Smith and Reay, 1991; Elgar and Crespi, 1992). In aquaculture, cannibalism is an important bottleneck for the domestication of emergent predatory species, mostly in larviculture (Teletchea and Fontaine, 2011). In this context, it is crucial for better understanding of fish cannibalism, to study the onset of piscivory. Intra cohort cannibalism is mainly observed in farmed species especially during the larval and juvenile stages (Baras, 2012; Pereira et al., 2017). In these populations, some individuals capture and eat conspecifics. It generally matches with the shift from a planktonic diet to a carnivorous one. In aquaculture controlled conditions, carnivorous diet is generally represented by artificial diet (pellets). We could interpret the high level of pikeperch cannibalism under farming conditions as the consequence of early piscivory onset for several individuals. In this case, the only prey they have to their disposal are conspecifics and the first meal gives them a growth

advantage on the others. Moreover, our results suggested that these individuals were more active and explorative individuals than the other ones.

VI/ Conclusion

The shift to piscivory can appear very early (at three weeks old) in some individuals of pikeperch larvae. However, we demonstrated that all pikeperch larvae are able to hunt fish prey at six weeks old. Consequently, this early piscivory onset for some individuals could explain the emergence of cannibalism in reared populations. Furthermore, the predatory abilities are linked to individual behavioural traits. In conclusion, the early shift to piscivory could explain the early onset of cannibalism in rearing conditions.

VII/ Acknowledgments

Thanks to L. Toomey for her help to improve the English of this paper. Thanks to Y. Ledoré for maintaining our fishes in good health. Thanks to M. Peignier and M. Alix to design Figure 2. This project received funding from the European Union's Seventh Framework Programme for research, technological development and demonstration (KBBE-2013-07 single stage, GA 603121, Diversify). This research was also supported by the University of Lorraine through a grant to AD.

VIII/ References

- Anotaux, M., Marchal, J., Châline, N., Desquilbet, L., Leborgne, R., Gilbert, C., Pasquet, A., 2012. Ageing alters spider orb-web construction. *Anim. Behav.*, 84, 1113–1121. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.08.017>
- Amundsen, P.-A., Damsg, B., Arnesen, A. M., Jobling, M., Jørgensen, E. H., 1995. Experimental evidence of cannibalism and prey specialization in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Environ. Biol. Fishes*, 43, 285–293.
- Baras, E., 2012. Cannibalism in fish larvae: What have we learned?, in: Qin, J.G. (Ed), *Larval Fish Aquaculture*. Nova Science Publishers, New York, pp. 1-37.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. <https://arxiv.org/abs/1406.5823>.
- Bellwood, D. R., Goatley, C. H., Bellwood, O., Delbarre, D. J., Friedman, M., 2015. The rise of jaw protrusion in spiny-rayed fishes closes the gap on elusive prey. *Curr. Biol.*, 25, 2696–2700.

- Benhaïm, D., Bégout, M.-L., Lucas, G., Chatain, B., 2013. First Insight into Exploration and Cognition in Wild Caught and Domesticated Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*) in a Maze. PLoS ONE, 8, e65872. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065872>
- Buijse, A., 1992. Dynamics and exploitation of unstable percid populations. Landbouwniversiteit Wageningen, Wageningen.
- Caro, T., 1995. Pursuit-deterrence revisited. Trends Ecol. Evolut., 10, 500–503.
- Chittka, L., Skorupski, P., Raine, N. E., 2009. Speed accuracy tradeoffs in animal decision making. Trends Ecol. Evolut., 24, 400–407. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.010>.
- Conrad, J. L., Weinersmith, K. L., Brodin, T., Saltz, J. B., Sih, A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. J. Fish Biol., 78, 395–435. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x>.
- Curtis, M. A., Bérubé, M., Stenzel, A., 1995. Parasitological evidence for specialized foraging behavior in lake-resident Arctic char (*Salvelinus alpinus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 52, 186–194.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., van Oers, K., van Noordwijk, A. J., 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. Anim. Behav., 64, 929–938. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2006>
- Dingemanse, N. J., Both, C., van Noordwijk, A. J., Rutten, A. L., Drent, P. J., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). Proc. R. Soc. Lond. [Biol], 270, 741–747. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300>
- Dörner, H., Wagner, A., 2003. Size-dependent predator-prey relationships between perch and their fish prey. J. Fish Biol., 62, 1021–1032. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00092.x>.
- Elgar, M. A. C., Crespi, B. J., 1992. Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa. Oxford University Press, New York.
- FAO 2009. The state of food and agriculture. Livestock in the balance. ISSN: 0081-4539.
- Ferrari, S., Millot, S., Leguay, D., Chatain, B., Bégout, M.-L. 2015. Consistency in European seabass coping styles: A life-history approach. Appl. Anim. Behav. Sci., 167, 74–88. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.03.006>.
- Fox, J., Weisberg, S., 2016. Package “car.” Companion to Applied Regression. R Package Version, 2–1.
- Galarowicz, T. L., Wahl, D. H., 2005. Foraging by a young-of-the-year piscivore: the role of predator size, prey type, and density. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 62, 2330–2342. <https://doi.org/10.1139/f05-148>

- Galarowicz, T. L., Adams, J. A., Wahl, D. H., 2006. The influence of prey availability on ontogenetic diet shifts of a juvenile piscivore. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 63, 1722–1733.
- García-Berthou, E., 2002. Ontogenetic diet shifts and interrupted piscivory in introduced largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Int. Rev. Hydrobiol.*, 87, 353–363.
- García-Berthou, E., Moreno-Amich, R. 2000., Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. *J. Fish Biol.*, 57, 29–40. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1285>.
- Graeb, B. D. S., Mangan, M. T., Jolley, J. C., Wahl, D. H., Dettmers, J. M., 2006. Ontogenetic Changes in Prey Preference and Foraging Ability of Yellow Perch: Insights Based on Relative Energetic Return of Prey. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 135, 1493–1498. <https://doi.org/10.1577/T05-063.1>.
- Guenther, A., Finkemeier, M. A., Trillmich, F., 2014. The ontogeny of personality in the wild guinea pig. *Anim. Behav.*, 90, 131–139. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.032>.
- Hart, P. J. B., Ison, S., 1991. The influence of prey size and abundance, and individual phenotype on prey choice by the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatm L.* *J. Fish Biol.*, 38, 359–372.
- Hecht, T., Appelbaum, S., 1988. Observations on intraspecific aggression and coeval sibling cannibalism by larval and juvenile *Clarias gariepinus* (Clariidae: Pisces) under controlled conditions. *J. Zool.*, 214, 21–44.
- Heermann, L., Borcherdig, J., 2013. Competition, predation, cannibalism: the development of young-of-the-year perch populations in ponds with bream or roach. *J. App. Ichthyol.*, 29, 549–554. <https://doi.org/10.1111/jai.12044>.
- Hellig, C. J., Kerschbaumer, M., Sefc, K. M., Koblmüller, S., 2010. Allometric shape change of the lower pharyngeal jaw correlates with a dietary shift to piscivory in a cichlid fish. *Naturwissenschaften*, 97, 663–672. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0682-y>.
- Hénaut Y., Machkour-M'rabet S., Lachaud J.P., 2014. The role of learning in risk avoidance during spider-ant interactions? *Anim. Cogn.*, 17, 185–195. <https://doi.org/10.1007/S10071-013-0651-X>.
- Hervé, M., Hervé, M. M., 2017. Package “RVAideMemoire.” Retrieved from <ftp://opensuse.c3sl.ufpr.br/CRAN/web/packages/RVAideMemoire/RVAideMemoire.pdf>.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R. M., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S., Hothorn, M. T., 2016. Package “multcomp.” Simultaneous Inference in General Parametric Models. Project for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <http://ftp5.gwdg.de/pub/misc/cran/web/packages/multcomp/multcomp.pdf>.

- Houde, E.D., 2001. Fish larvae, in: Steele, J. H., Turekian, K. K., Thorpe, S. A. (Eds.), Encyclopedia of Ocean Sciences. Academic Press, London, pp. 928–938.
- Japyassú, H. F., Malange, J., 2014. Plasticity, stereotypy, intra-individual variability and personality: Handle with care. Behav. Proc., 109, 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.016>
- Juanes, F., Stouder, D., Feller, K. 1994. What determines prey size selectivity in piscivorous fishes. Libr. Mar. Sci., 18, 79–102
- Kaji, T., Kodama, M., Arai, H., Tagawa, M., Tanaka, M. 2002. Precocious development of the digestive system in relation to early appearance of piscivory in striped bonito *Sarda orientalis* larvae. Fish. Sci., 68, 1212–1218. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2002.00557.x>.
- Keast, A., 1985. The piscivore feeding guild of fishes in small freshwater ecosystems. Environ. Biol. Fishes, 12, 119–129.
- Kestemont, P., Xueliang, X., Hamza, N., Maboudou, J., Imorou Toko, I., 2007. Effect of weaning age and diet on pikeperch larviculture. Aquaculture, 264, 197–204. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.12.034>.
- Mittelbach, G. G., Persson, L., 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 55, 1454–1465.
- Molnár, T., Hancz, C., Molnár, M., Horn, P., 2004. The effects of diet and stocking density on the growth and behaviour of pond pre-reared pikeperch under intensive conditions. J. Appl. Ichthyol., 20, 105–109. <http://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00529.x>.
- Morton, F. B., Lee, P. C., Buchanan-Smith, H. M., Brosnan, S. F., Thierry, B., Paukner, A., de Waal, F.B.M., Widness, J., Essler, J.L., Weiss, A., 2013. Personality structure in brown capuchin monkeys (*Sapajus apella*): Comparisons with chimpanzees (*Pan troglodytes*), orangutans (*Pongo spp.*), and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). J. Comp. Psychol., 127, 282. <http://dx.doi.org/10.1037/a0031723>.
- Nilsson, P. A., Brönmark, C., 2000. Prey vulnerability to a gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. Oikos, 88, 539–546.
- Otterå, H., Folkvord, A., 1993. Allometric growth in juvenile cod (*Gadus morhua*) and possible effects on cannibalism. J. Fish Biol., 43, 643–645.
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Pulman, K. G., Pottinger, T. G., Korzan, W., Summers, C. H., Nilsson, G. E., 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. Neurosci. Biobehav. Rev., 31, 396–412. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2006.10.006>.

- Pasquet, A., Sebastian, A., Begout, M. L., LeDore, Y., Teletchea, F., Fontaine, P., 2015. First insight into personality traits in Northern pike (*Esox lucius*) larvae: a basis for behavioural studies of early life stages. *Environ. Biol. Fishes*, 99, 105–115.
- Pereira, L. S., Agostinho, A. A., Winemiller, K. O., 2017. Revisiting cannibalism in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 27, 499–513 <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9469-y>.
- Pedersen, T., Falk-Petersen, I. B., 1992. Morphological changes during metamorphosis in cod (*Gadus morhua* L.), with particular reference to the development of the stomach and pyloric caeca. *J. Fish Biol.*, 41, 449–461.
- Persson, A., Brönmark, C., 2002. Foraging capacity and resource synchronization in an ontogenetic diet switcher, pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Ecology*, 83, 3014–3022.
- Revelle, W., Will, J. Rosenthal, A., 2010. Individual differences in cognition: New methods for examining the personality – cognition link, in: Gruszka, A., Gerald, M., Szymura, B. (Eds.), *Handbook of individual differences in cognition: Attention, memory, and executive control*. Springer, New York, pp. 27–49.
- Scharf, W. R., Heermann, L., König, U., Borchering, J., 2009. Development of abundance and size structure of young-of-the-year perch populations using three methods. *Fish. Res.*, 96, 77–87. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.09.008>.
- Smith, C., Reay, P., 1991. Cannibalism in teleost fish. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 1, 41–64.
- Sullivan, J. F., Atchison, G. J., 1978. Predator-prey behaviour of fathead minnows, *Pimephales promelas* and largemouth bass, *Micropterus salmoides* in a model ecosystem. *J. Fish Biol.*, 13, 249–253.
- Teletchea, F., Fontaine, P., 2011. Particularities of early life stages in temperate freshwater fish species: comparisons with marine species and implications for aquaculture practices. *Aquac. Res.*, 42, 630-654.
- Thornton, A., Lukas, D., 2012. Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. [Biol]*, 367, 2773–2783. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0214>.
- Tourinho, L., de Almeida Mendonça, A., Japyassu, H. F., 2016. Ontogenetic variation in the predatory behavior of the orb-weaver spider *Azilia histrio*: detecting changes in behavioral organization. *J. Ethol.*, 34, 219-229. <https://doi.org/10.1007/s10164-016-0467-7>.
- Trimmer, P. C., Houston, A. I., Marshall, J. A., Bogacz, R., Paul, E. S., Mendl, M. T., McNamara, J. M., 2008. Mammalian choices: combining fast-but-inaccurate and slow-but-accurate decision-making systems. *Proc. R. Soc. Lond. [Biol]*, 275, 2353–2361.

- Turesson, H. A., Persson, A., Brönmark, C., 2002. Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. *Ecol. Fresh. Fish*, 11, 223–233. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2002.00019.x>.
- Wicker, A. M., Johnson, W. E., 1987. Relationships among fat content, condition factor, and first-year survival of Florida largemouth bass. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 116, 264–271.
- Wilson, A. D. M., McLaughlin, R. L., 2007. Behavioural syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. *Anim. Behav.*, 74, 689–698. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.01.009>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., Smith, G. M., 2009. Zero-truncated and zero-inflated models for count data, in: Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (Eds.), *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, pp. 261–293.

Bilan de la Partie II

Cette seconde partie avait pour but de valider les tests comportementaux utilisés par la suite et de vérifier qu'il était possible d'utiliser ces tests dès les premiers stades de vie, en validant des techniques de manipulations des individus et des tests utilisés pour minimiser le stress.

Le **chapitre III**, nous a permis de définir les tests qui seront utilisés par la suite pour déterminer la personnalité chez les premiers stades de vie du sandre et travailler ainsi sur l'existence possible d'un lien entre personnalité et cannibalisme avec des tests fiables. Nous avons démontré que le test d'exploration était tout à fait adapté pour les juvéniles de sandre. En revanche, il apparaît que le test de contention est un test trop stressant pour les premiers stades de vie et donc ne permet pas de mettre en évidence de syndromes comportementaux entre les réponses observées dans ce test et celles des autres tests. Dans le **chapitre III**, nous avons néanmoins, mis en évidence pour la première fois, l'existence de syndromes comportementaux, entre les autres tests, chez les premiers stades de vie du sandre. L'existence de ces syndromes dès les plus jeunes âges laisserait sous-entendre que l'existence d'une variabilité dans les réponses comportementales engendrerait ou non des individus cannibales chez les sandres.

Le **chapitre IV** a permis de montrer qu'il existait une corrélation, entre les performances de prédation et les réponses comportementales exprimées dans les tests de personnalité. De plus, lors de l'étude de la mise en place de l'ichtyophagie, nous avons démontré que celle-ci ne se mettait pas en place au même moment chez tous les individus. Par conséquent, l'apparition du cannibalisme pourrait être liée à l'émergence de capacités précoces de prédation de certains individus. Dans un cadre d'élevage mono-spécifique, cette précocité dans la prédation générerait l'apparition de cannibales.

L'existence de syndromes comportementaux lors de tests de personnalité et la connaissance de la mise en place de l'ichtyophagie différentielle chez les sandres permettent d'envisager de tester les deux hypothèses émises dans les « Objectifs » de ce travail.

PARTIE III

LIEN ENTRE

CANNIBALISME,

PERSONNALITE ET

PREDATION

Contexte de la Partie III

Cette troisième partie a pour but de comparer les comportements des cannibales avec ceux des non-cannibales. En effet, la littérature et notre propre étude (**Chapitre II**) sur l'influence des facteurs environnementaux, nutritionnels et populationnels montrent qu'ils ne peuvent à eux seuls ni réduire le cannibalisme ni impacter la chronologie de celui-ci. Par conséquent, nous avons émis l'hypothèse que l'apparition du cannibalisme était liée à des variables propres à l'individu. Dans ce cadre, nous avons émis deux hypothèses sur le fait qu'un individu soit cannibale ou non. La première est que le cannibalisme serait lié à la personnalité de chaque individu et la seconde est qu'un individu deviendrait cannibale en fonction de ces performances précoces de prédation, elles-mêmes liées à la personnalité.

Dans le **chapitre V**, nous avons essayé d'établir un lien entre cannibalisme et personnalité. Cette étude est basée sur 25 juvéniles connus comme cannibales à partir d'observations directes et sur 42 poissons « témoins » pris au hasard dans les mêmes bassins d'élevage. Au bout de 24h, tous les poissons sont analysés respectivement dans deux tests afin de déterminer leurs réponses comportementales face à des situations inconnues : un test en labyrinthe en croix pour déterminer l'exploration, la témérité et l'activité et un test de sociabilité. A la fin des deux tests, les poissons ont été mis à mort puis une analyse morphométrique géométrique et une analyse histologique ont été réalisées pour déterminer l'existence d'un profil morphologique particulier et de possibles différences anatomiques (œil et muscle) entre les cannibales et les « témoins ».

Dans le **chapitre VI**, nous avons essayé de mettre en évidence le lien entre le statut ou non de cannibale et les capacités prédatrices des individus. Tous les individus ont été élevés dans des clayettes contenues dans des écloséries. Les cannibales ont été repérés comme précédemment à l'aide d'observations directes. Les non-cannibales ont été obtenus en élevant des larves de même âge que les cannibales par groupe de quatre dans des isoloirs. Cet élevage en petit groupe a permis d'identifier des non-cannibales, lorsque tous les individus présents dans un isoloir étaient encore présents quelques jours ou semaines plus tard. Cannibales et non-cannibales ont été passés en test de prédation (similaire au test utilisé dans le **chapitre III**) et de cannibalisme (similaire au test utilisé dans le **chapitre I**). Ces deux tests ont permis de déterminer les comportements des cannibales et des non-cannibales face à des proies ou des congénères. Le but de ces tests était d'évaluer si les non-cannibales, n'ayant jamais consommé de congénères, étaient capables de chasser une proie. Les cannibales quant à eux devaient en principe, réussir à capturer une proie et un congénère.

CHAPITRE V

Lien entre le cannibalisme et la personnalité chez les juvéniles de sandre

Chapitre V :

Lien entre cannibalisme et personnalité chez les juvéniles de sandre.

Une partie des résultats de ce chapitre ont été valorisés dans un short-paper rédigé dans le cadre du congrès Larvi (Ghent, 4-7 septembre) (cf. Annexe). Pour la cohérence du chapitre V avec le reste de la thèse, nous avons décidé de présenter l'ensemble des résultats en français.

I/ Résumé

Après avoir démontré qu'il était possible de mettre en évidence des syndromes comportementaux chez les juvéniles de sandre, nous pouvons maintenant tester la première hypothèse de cette thèse : l'existence d'un lien entre personnalité et cannibalisme. Le but de ce chapitre est de démontrer que certains comportements, classiquement analysés dans les études de personnalité, sont liés au statut « cannibale ». Pour cela, nous avons comparé des cannibales à des individus pris au hasard dans la population (« témoins ») en analysant les comportements ainsi que des caractères morfo-anatomiques. En effet, nous avons montré dans l'introduction de cette thèse, que les cannibales, encore appelé, « jumpers » semblent avoir une morphologie et une anatomie différente de celles des « témoins ». Nous avons donc comparé le profil morphologique, ainsi que les capacités « motrices » et visuelles des cannibales aux individus pris au hasard, et testé leurs comportements. Les juvéniles de sandre ont été confrontés à deux tests comportementaux : un test d'exploration permettant de déterminer l'audace, l'activité, et l'exploration et un test de sociabilité permettant d'évaluer la nature des interactions sociales entre le poisson testé et des congénères. Les poissons ont été photographiés, afin de comparer le profil morphologique des deux groupes. Ensuite ils ont été mis à mort pour réaliser des coupes histologiques sur certains organes (yeux, muscles) afin d'évaluer les capacités visuelles et les capacités locomotrices des cannibales par rapport aux individus « témoins ». Cette étude ne nous a pas permis de mettre en évidence un lien direct entre personnalité et cannibalisme chez les juvéniles de sandre. En revanche, elle a permis de montrer une différence de capacité visuelle entre les cannibales et les individus « témoins ».

Mots clés : exploration, activité, sociabilité, audace, rétine, morphologie

II/ Introduction

La personnalité permet de décrire des différences interindividuelles, au niveau de traits comportementaux, constantes à travers le temps et les contextes (Koolhaas et al., 1999 ; Sih et al., 2004). Les traits comportementaux étudiés dans le cadre de la personnalité sont souvent corrélés entre eux et semblent avoir une base génétique (van Oers et al., 2005) suggérant que la personnalité est fondamentale dans la mise en place et l'organisation des comportements, dont le fourragement (Kurvers et al., 2010 ; Patrick et Weimerskirch, 2014 ; Mella et al., 2015). En effet, plusieurs études ont démontré un lien entre l'audace et la capacité de fourragement individuelle (chez les oies (*Branta leucopsis* ; Kurvers et al., 2009), l'albatros (*Thalassarche melanophrys* ; Patrick et Weimerskirch, 2014), ou chez l'opossum d'Australie (*Trichosurus vulpecula*, Mella et al., 2015)). Chez les Téléostéens, il a même été mis en évidence des corrélations positives entre l'activité individuelle et les capacités de fourragement, chez le saumon Atlantique (*Salmo salar L.*, Cutts et al., 1998) et chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus L.*, Cutts et al., 2001). Enfin, Wilson et McLaughlin (2007) ont montré chez l'omble chevalier, que les tactiques de recherche de proies dans la colonne d'eau sont corrélées à l'activité et à l'utilisation de l'espace. Cette dernière étude démontre l'existence d'un syndrome comportemental entre un trait de personnalité et le comportement de fourragement. Dans ce contexte, il semblerait que les poissons les plus audacieux soient des fourrageurs plus habiles (Conrad et al., 2011). Par conséquent, la personnalité et les performances prédatrices seraient fortement corrélées.

Le cannibalisme est défini comme l'acte de tuer et de consommer tout ou partie d'un individu de la même espèce quel que soit son âge ou son stade de développement (Fox 1975 ; Polis, 1981 ; Smith et Reay, 1991). Le cannibalisme a été étudié chez de nombreuses espèces des micro-organismes jusqu'aux mammifères (Elgar et Crespi, 1992) incluant les Téléostéens (Smith et Reay, 1991 ; Baras, 2012). Chez ces derniers, le lien entre personnalité et fourragement semble bien défini (Cutts et al., 1998 ; Cutts et al., 2001 ; Wilson et McLaughlin, 2007). Le cannibalisme étant considéré comme une prédation intra-spécifique (Polis, 1981), nous avons émis l'hypothèse qu'il serait directement lié aux traits comportementaux individuels réunis sous le concept de personnalité. De plus, les cannibales possèdent des caractéristiques morphologiques particulières : une taille plus importante que les proies (Baras et Jobling, 2002), une ouverture de la bouche plus grande (Baras, 2012), ou une vision plus performante (Baras, 1998). Un individu cannibale aurait donc un comportement, une morphologie et une anatomie différente du reste de la population.

Dans cette étude, nous nous proposons d'étudier le cannibalisme chez les premiers

stades de vie du sandre (*Sander lucioperca*), où le cannibalisme est majoritairement présent en condition d'élevage entraînant une forte mortalité. Afin de mieux comprendre le cannibalisme chez cette espèce, nous nous proposons d'analyser les différences comportementales, morphologiques et anatomiques entre des cannibales et des individus pris au hasard dans la population. Pour ce faire, nous avons étudié (1) le lien entre le cannibalisme et les traits de personnalité, (2) les différences de profil morphologique et (3) le développement de certains organes (rétine et muscles) chez les deux groupes étudiés.

III/ Matériels et méthodes

III.1. Origines des poissons et conditions d'élevage

Les œufs proviennent de pontes obtenues le 24/01/2016 de deux femelles élevées dans une ferme aquacole (Asialor, Pierrevillers 57, France). Après éclosion (01/02/2016), les larves ont été élevées au sein du laboratoire l'URAFPA (www.orafpa.fr, France) dans un système RAS (Recirculating Aquatic System) jusqu'à 52 jours post-éclosion dans huit bassins de 700 l. La lumière était artificielle (50 lx) et suivait un cycle de 12h de jour/ 12h de nuit avec la lumière allumée de 8h à 20h et un débit d'eau de 100l/h. La température de l'eau était maintenue à $20 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$. Les paramètres physico-chimique de l'eau ont été mesurés deux fois par semaine (oxygène dissous : $8.06 \pm 0.52 \text{ mg.l}^{-1}$; pH: 6.94 ± 0.77 ; ammonium: $5.31 \pm 10.28 \text{ mg.l}^{-1}$; nitrite: $0.08 \pm 0.07 \text{ mg.l}^{-1}$). Les bassins étaient nettoyés tous les matins. Les poissons ont été nourris avec de la nourriture commerciale : premièrement avec des nauplii d'*Artémia* (550-600 μm , Catvis, Hertogenbosch, The Netherlands) de 4 à 18 jours post-éclosion puis avec de l'aliment sec, Larviva PROWEAN 100, 300, 500, 700 μm (BIOMAR®, France) jusqu'à 35 jours post-éclosion puis avec INICIOplus 0.8 mm (BIOMAR®, France) après 35 jours post-éclosion. Le protocole de nourrissage correspond à celui développé par Schram et Philipsen (2003). Les poissons étaient nourris sept fois par jour (entre 8h30 et 17h30).

III.2. Echantillonnage des poissons

Dans le but de comparer le comportement, la morphologie et l'anatomie de cannibales aux individus pris au hasard dans la population que nous appellerons « témoins », il était nécessaire d'obtenir des cannibales. Pour ce faire nous avons réalisé des observations directes de cannibalisme dans les huit bassins utilisés dans les autres expérimentations. A partir de 10 jours post-éclosion jusqu'à la fin de l'expérience, de 9h à 9h40, cinq minutes d'observation ont été réalisées par bassin. Lorsqu'un cas de cannibalisme était observé, l'observateur

essayait de capturer le cannibale. Sur les 192 cas de cannibalisme observés, 35 cannibales ont été capturés. Sur ces 35 cannibales, un sous-échantillon de 25 individus (longueur totale moyenne \pm Ecart Type : $34,6 \pm 9,4$ mm) a été prélevé entre 28 et 52 jours post-éclosion. Ces 25 cannibales ont été comparés en tests de comportement à 42 « témoins » pris au hasard dans l'élevage (dans les huit bassins).

III.3. Tests de comportement

Les comportements des poissons ont été mesurés dans deux tests différents : un test d'exploration permettant d'évaluer l'activité de nage, l'exploration et la témérité et un test de sociabilité permettant d'évaluer les relations interindividuelles.

Le test d'exploration a été réalisé dans un labyrinthe en croix (25cm×7cm avec 2,5cm d'eau) divisé en cinq zones et mis sur une table translucide éclairée par une lumière placée en dessous (**Fig. 1A**). Les poissons ont été testés individuellement. Ils sont tout d'abord placés dans la zone d'acclimatation (7cm×5cm) séparée du labyrinthe par une cloison amovible (**Fig. 1A**). Après 30 minutes d'acclimatation, la cloison est retirée et le comportement des poissons est filmé pendant 20 minutes. Pendant ce test, trois paramètres ont été relevés : la latence de sortie de la zone d'acclimatation (s) mesurant la témérité (E_LS), le nombre total de zones visitées mesurant l'exploration (E_NZV), et l'activité de nage (E_A). Si un poisson ne sort pas de la zone d'acclimatation pendant les 20 minutes, une latence de 1200s lui est attribuée. La latence de sortie de la zone d'acclimatation et le nombre total de zones visitées sont mesurés sur les 20 minutes tandis que l'activité est mesurée sur trois périodes de temps parmi les 20 minutes : de la 1^{ère} à la 3^{ème} minute, de la 9^{ème} à la 11^{ème} minute et de la 17^{ème} à la 19^{ème} minute.

Les relations interindividuelles ont été évaluées dans le même labyrinthe en croix que pour le test d'exploration. Le labyrinthe est divisé en cinq zones avec une zone d'acclimatation, une zone d'entrée, une zone centrale et trois zones contenant zéro, trois ou six congénères (**Fig. 1B**). Ces trois dernières zones sont séparées du reste du labyrinthe par des parois transparentes percées de trous permettant au poisson testé de voir les congénères et assurant une circulation d'eau entre les différentes zones. Après une période d'acclimatation de 30 minutes, les poissons testés sont libres de visiter le labyrinthe pendant 20 minutes. Nous avons relevé quatre paramètres lors de ce test : la latence de sortie de la zone d'acclimatation (s) (S_LS) et les temps passés à côté de la zone contenant zéro (S_Z0), trois (S_Z3) ou six congénères (S_Z6).

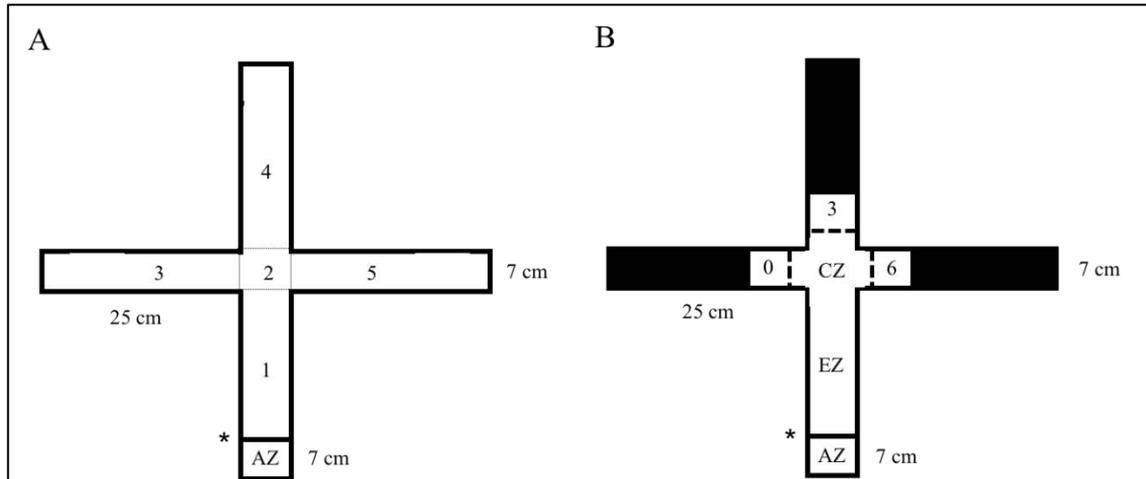


Figure 1. Dispositif utilisé pour les tests de comportements.

(A) Test d'exploration avec une zone d'acclimation (AZ) et quatre zones d'exploration. (B) Test de sociabilité avec une zone d'acclimation (AZ), une zone d'entrée (EZ), une zone centrale (CZ) et 3 zones contenant zéro (0), trois (3) ou six (6) congénères. Dans les deux tests (*) signifie que la cloison est amovible.

III.4. Morphologie géométrique

Après les tests de comportement, les poissons ont été mis à mort à l'aide d'une surdose d'anesthésiant (MS 222 à 240 mg.l⁻¹) afin de prendre des photos pour réaliser une analyse morphométrique géométrique. Pour cette analyse de morphologie, nous avons utilisé une analyse morphométrique basée sur des landmarks. Les poissons ont été photographiés en position latérale avec la tête vers la droite. Sur chaque poisson, 15 landmarks ont été positionnés (Fig. 2) grâce au logiciel tpsDig (Rohlf, 2003a). Ainsi pour chaque individu, les coordonnées cartésiennes x et y sont déterminées pour chaque landmarks posé. L'échelle est déterminée grâce au papier millimétré placé en dessous de l'individu.

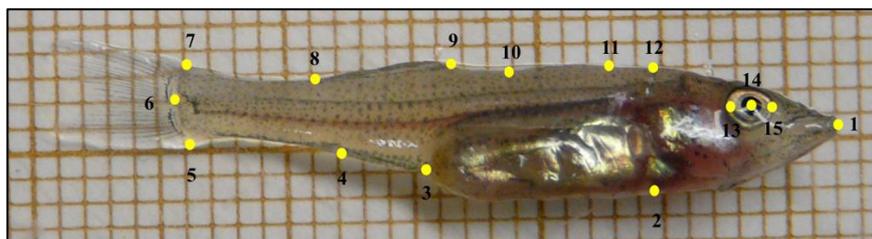


Figure 2. Description des landmarks.

1. Extrémité de la mâchoire supérieure ; 2. Base de l'opercule, ventrale ; 3. Base antérieure de la nageoire anale ; 4. Base postérieure de la nageoire anale ; 5. Base de la nageoire caudale, ventrale ; 6. Base de la nageoire caudale, au niveau de la ligne latérale ; 7. Base de la nageoire caudale, dorsale ; 8. Base postérieure de la seconde nageoire dorsale ; 9. Base antérieure de la seconde nageoire dorsale ; 10. Base postérieure de la première nageoire dorsale ; 11. Base antérieure de la première nageoire dorsale ; 12. Base de l'opercule, dorsale ; 13. Extrémité postérieure de l'œil ; 14. Centre de l'œil ; 15. Extrémité antérieure de l'œil.

III.5. Histologie

Suite à l'analyse morphométrique, les poissons sont conservés dans du formol tamponné à 10% (Sigma-Aldrich, HT501128-4L) afin de réaliser une analyse histologique. L'histologie a été réalisée à l'IRTA (www.irta.cat, Sant-Carles de la Ràpita, Espagne). Nous avons réalisé des coupes sur deux parties d'intérêt distinctes des poissons. Premièrement, les yeux ont été extraits et coupés en section frontale afin d'analyser le nombre de couches contenues dans la rétine et de mesurer l'épaisseur de chacune d'elles. Deuxièmement, le poisson a été coupé en arrière de l'anus afin de réaliser une coupe frontale de la partie musculaire au début de la queue. Cette analyse a permis de compter le nombre de fibres musculaires et de mesurer la taille de ces fibres afin d'évaluer les capacités locomotrices des poissons. Une fois les parties d'intérêt découpées et extraites, les échantillons ont été déshydratés à l'aide d'une série d'éthanol croissante (de 70 à 100% d'éthanol) et mis dans la paraffine liquide à l'aide d'un automate Histolab ZX-60Myr (**Fig. 3A**). Ensuite, les blocs de paraffine ont été préparés dans une station appelée AP280-2Myr afin de placer les échantillons dans le sens souhaité pour réaliser les coupes (**Fig. 3B**). Les blocs de paraffine refroidis (**Fig. 3C**) ont été ensuite coupés en série de coupes frontales (3 µm d'épaisseur) à l'aide d'un microtome automatique Microm HM (Leica Microsystems Nussloch GmbH, Nussloch, Germany) puis les coupes ont été placées sur des lames de verre (**Fig. 3D**). Les lames ont été placées ensuite toute une nuit à 40°C. Enfin, les échantillons ont été déparaffinés à l'aide d'une série de bain de xylène et colorés par l'hématoxiline (utilisée pendant cinq minutes) puis l'éosine (utilisée pendant cinq minutes) (**Fig. 3E**). Les coupes ont été analysées avec un microscope optique (Nikon Eclipse Ni-U) à x40 de grossissement (Nikon France, Champigny-sur-Marne, France). Au total, les 25 cannibales et 18 poissons « témoins » ont été utilisés dans l'analyse d'histologie.

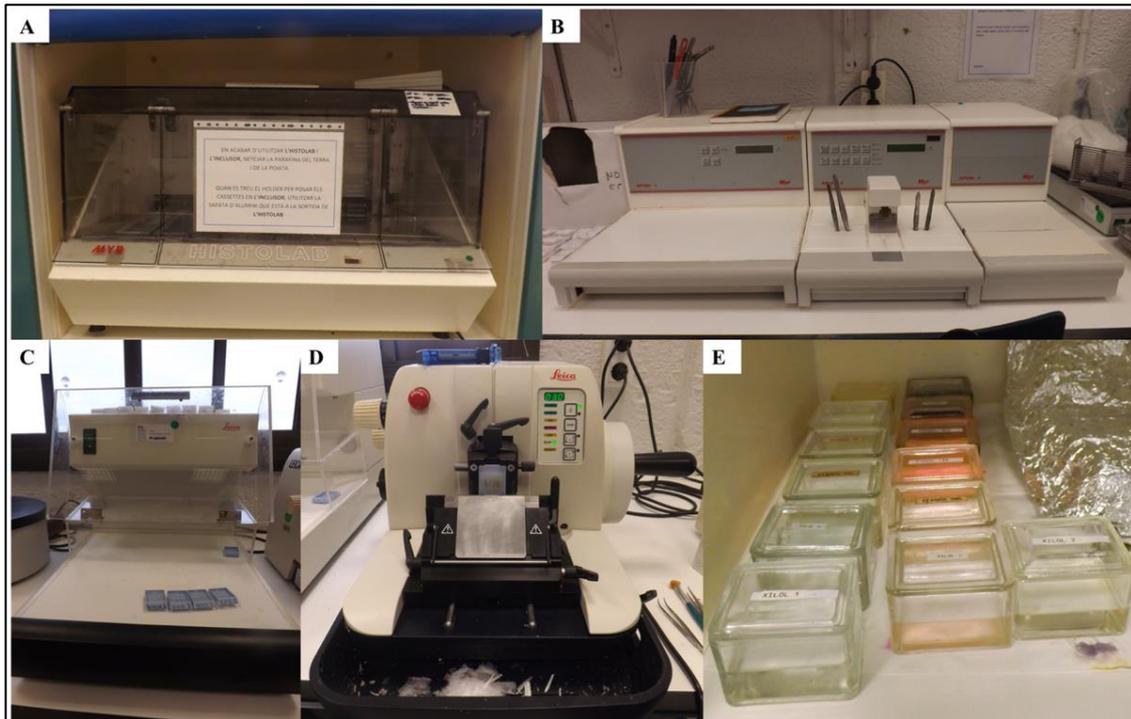


Figure 3. Etapes majeures de l'histologie.

(A) Déshydratation et paraffinage dans l'automate Histolab ZX-60Myr. (B) Préparation des blocs de paraffine dans la station AP280-2Myr. (C) Refroidissement des blocs de paraffine avant la coupe. (D) Coupes frontales ($3\ \mu\text{m}$ d'épaisseur) avec un microtome automatique Microm HM (Leica Microsystems Nussloch GmbH, Nussloch, Germany). (E) Déparaffinage dans une série de bains de xylène puis coloration par l'hématoxiline (utilisé pendant cinq minutes) puis l'éosine (utilisée pendant cinq minutes).

Pour les yeux, l'épaisseur de sept couches composant la rétine a été mesurée : la couche des cellules ganglionnaire (GCL), la couche nucléaire externe (ONL), la couche nucléaire interne (INL), la couche plexiforme externe (OPL), la couche plexiforme interne (IPL), la couche de photorécepteurs (P) et l'épithélium pigmentaire (PE) (**Fig. 4**). Pour les muscles, les fibres musculaires ont été dénombrées et classées en grandes et petites fibres et les diamètres minimal et maximal ont été mesurés pour chacune des fibres sur quatre zones différentes de la coupe (**Fig. 5**).

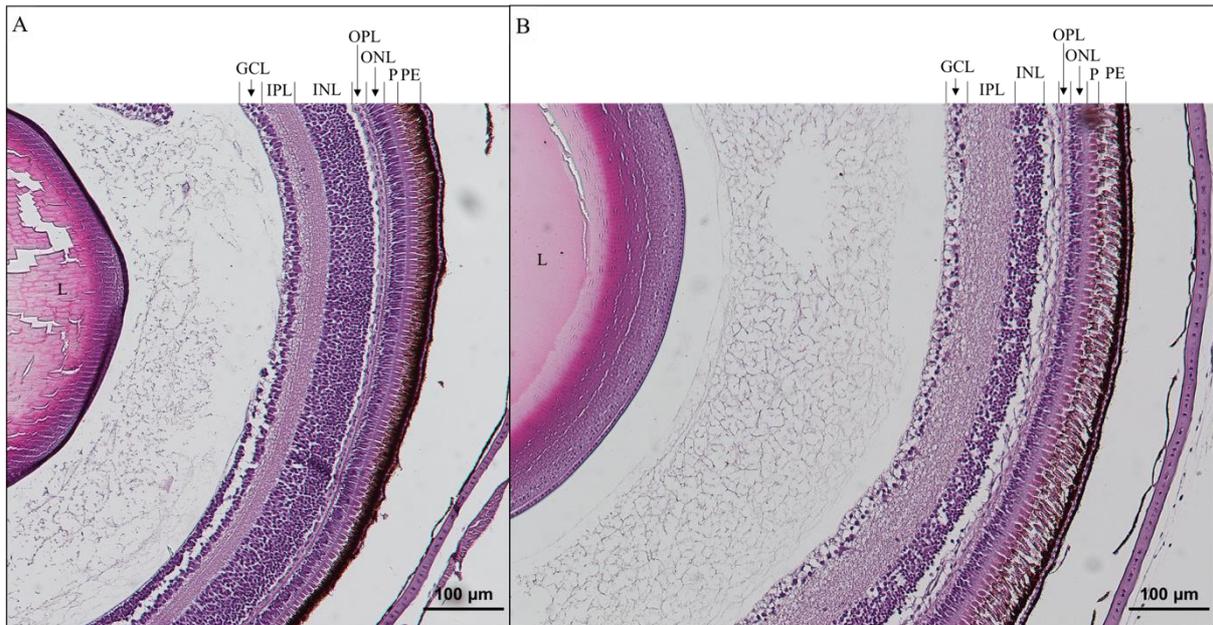


Figure 4. Coupes histologiques frontale de la rétine

(A) Coupe de la rétine d'un cannibale. (B) Coupe de la rétine d'un « témoin »

Signification des abréviations : la lentille (L), la couche des cellules ganglionnaire (GCL), la couche plexiforme interne (IPL), la couche nucléaire interne (INL), la couche plexiforme externe (OPL), la couche nucléaire externe (ONL), la couche de photorécepteurs (P) et l'épithélium pigmentaire (PE).

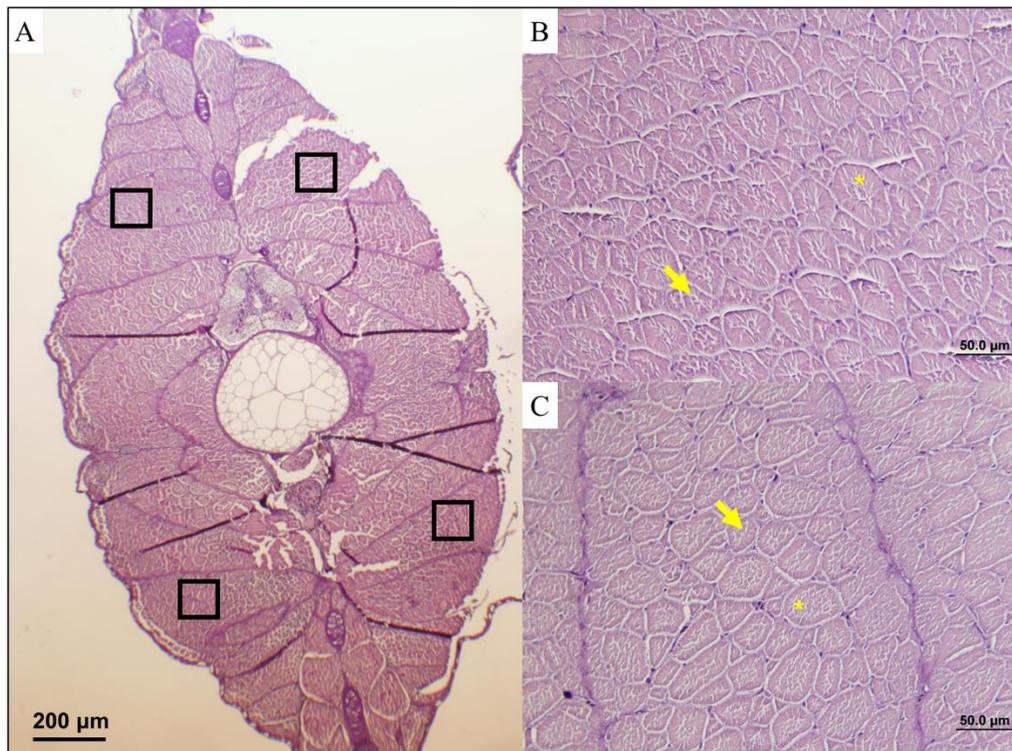


Figure 5. Coupes histologiques frontales de la partie musculaire.

(A) Coupe entière ; les carrés noirs représentent les agrandissements réalisés pour effectuer les comptages et les mesures des fibres. (B-C) Agrandissements réalisés sur des parties de la coupe ; les flèches jaunes montrent des petites fibres et les (*) jaune représentent les grandes fibres.

III.6. Analyses statistiques

Pour tous les paramètres comportementaux, la normalité (test de Shapiro) et l'homogénéité des variances (test de Levene) ont été vérifiées. L'ensemble des données respectant une loi de distribution normale et l'homogénéité des variances, les paramètres comportementaux ont été comparés entre les cannibales et les poissons « témoins » dans les bassins par un test-t (Student) pour données indépendantes. L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé avec le logiciel R (version 3.0.3) et les résultats sont présentés sous forme de box-plot pour les paramètres comportementaux représentant la moyenne, la médiane, le premier et troisième quartile ainsi que les individus sortant du lot. Les résultats sont considérés significatif à $p < 0.05$. Enfin, l'ensemble des paramètres mesurés ont été regroupés dans une ACP (package R « FactoMineR ») puis une projection des individus a été réalisée afin de visualiser la répartition des cannibales et des « témoins » dans la population.

Pour l'analyse morphologique, l'ensemble des coordonnées obtenues pour les cannibales et les poissons « témoins » sont analysées par une méthode de superimposition procrustéenne généralisée (GPA) dans le logiciel tpsRelw (Rohlf, 2003b). Cette procédure permet d'éliminer les variations dues aux effets de translation, de rotation et d'échelle. Cette méthode fournit des coordonnées alignées de chaque landmark pour chaque individu ainsi qu'une configuration moyenne du jeu de données. Les coordonnées alignées ont ensuite été analysées par la *Relative Warps Analysis*, qui est une analyse en composante principale.

Pour étudier les paramètres analysés en histologie, une Ancova sur chaque paramètre mesuré a été réalisée en prenant en compte la longueur totale de chaque individu comme co-variable. L'analyse a été réalisée avec le logiciel R (version 3.0.3). Les résultats sont considérés significatif à $p < 0.05$.

IV/ Résultats

IV.1. Analyse du comportement

Dans le test d'exploration, les cannibales ne sont pas plus actifs que les poissons « témoins » (cannibales : Moyenne \pm écart-type = $171,7 \pm 110,3s$; « témoins » : $137,5 \pm 111,9s$; $t = 1,22$; ddl = 65 ; $p = 0,23$; **Fig. 6A**). Les cannibales ne sortent pas plus rapidement que les « témoins » de la zone d'acclimatation (cannibales : $237,3 \pm 346,1s$; « témoins » : $182,0 \pm 335,5s$; $t = 0,64$; ddl = 65 ; $p = 0,52$; **Fig. 6B**). Les cannibales n'explorent pas plus de zones que les « témoins » (cannibales : $68,7 \pm 74,8$; « témoins » : $52,1 \pm 65,4$; $t = 0,95$; ddl = 65 ; $p = 0,34$; **Fig. 6C**).

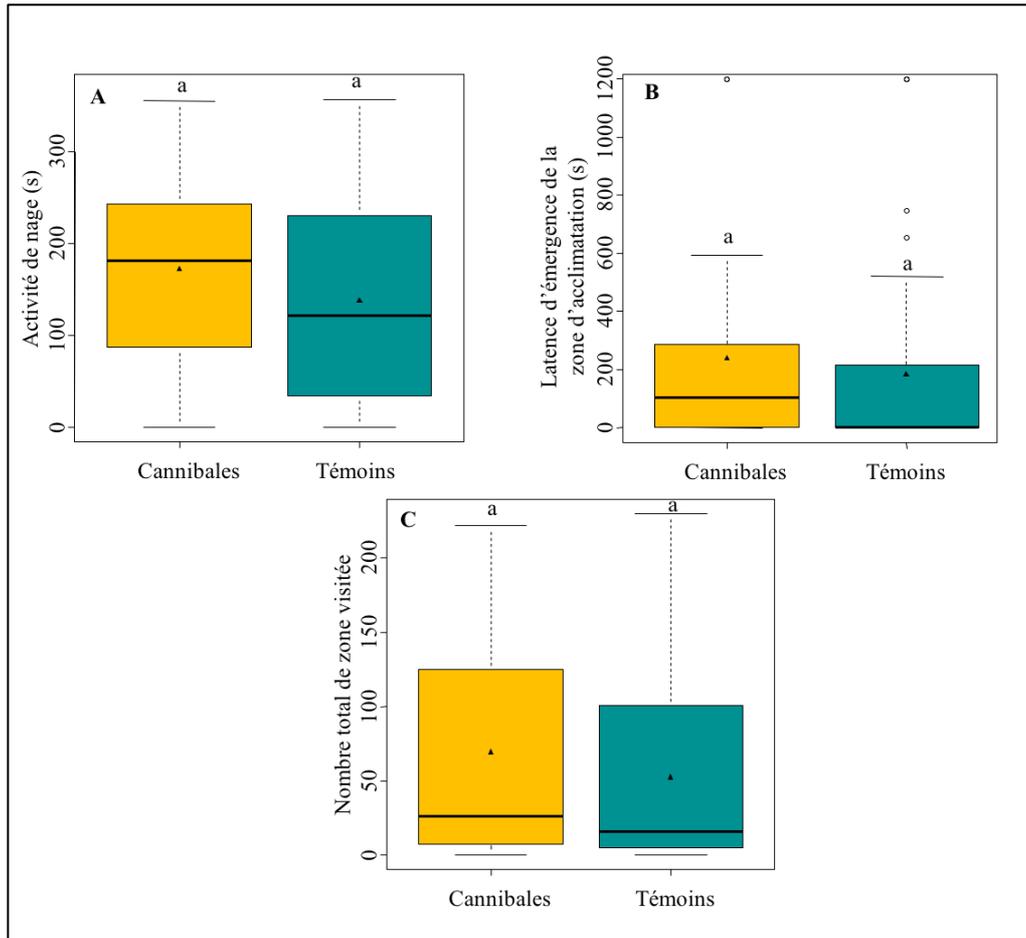


Figure 6. Paramètres mesurés dans le test d'exploration.

(A) *Activité de nage (s)* ; (B) *Latence de sortie de la zone d'acclimatation (s)* ; (C) *Nombre de zones visitées*. La ligne noire représente la médiane, le triangle noir représente la moyenne et les points blancs représentent les individus extrêmes. Les lettres différentes montrent une différence statistique à $p < 0,05$.

Dans le test de sociabilité, les cannibales ne sortent pas plus rapidement que les « témoins » de la zone d'acclimatation (cannibales : $159 \pm 233,1s$; « témoins » : $251,6 \pm 395,1s$; $t = -1,06$; $ddl = 65$; $p = 0,29$; **Fig. 7A**). Les cannibales ne passent pas plus de temps à proximité de la zone contenant zéro congénère (cannibales : $124,6 \pm 271,03s$; « témoins » : $152,4 \pm 271,4s$; $t = -0,4$; $ddl = 65$; $p = 0,69$; **Fig. 7B**), trois congénères (cannibales : $126,4 \pm 134s$; « témoins » : $130,8 \pm 177,02s$; $t = -0,11$; $ddl = 65$; $p = 0,91$; **Fig. 7C**) ou six congénères (cannibales : $257,7 \pm 267,4s$; « témoins » : $176,02 \pm 229,6s$; $t = 1,32$; $ddl = 65$; $p = 0,2$; **Fig. 7D**).

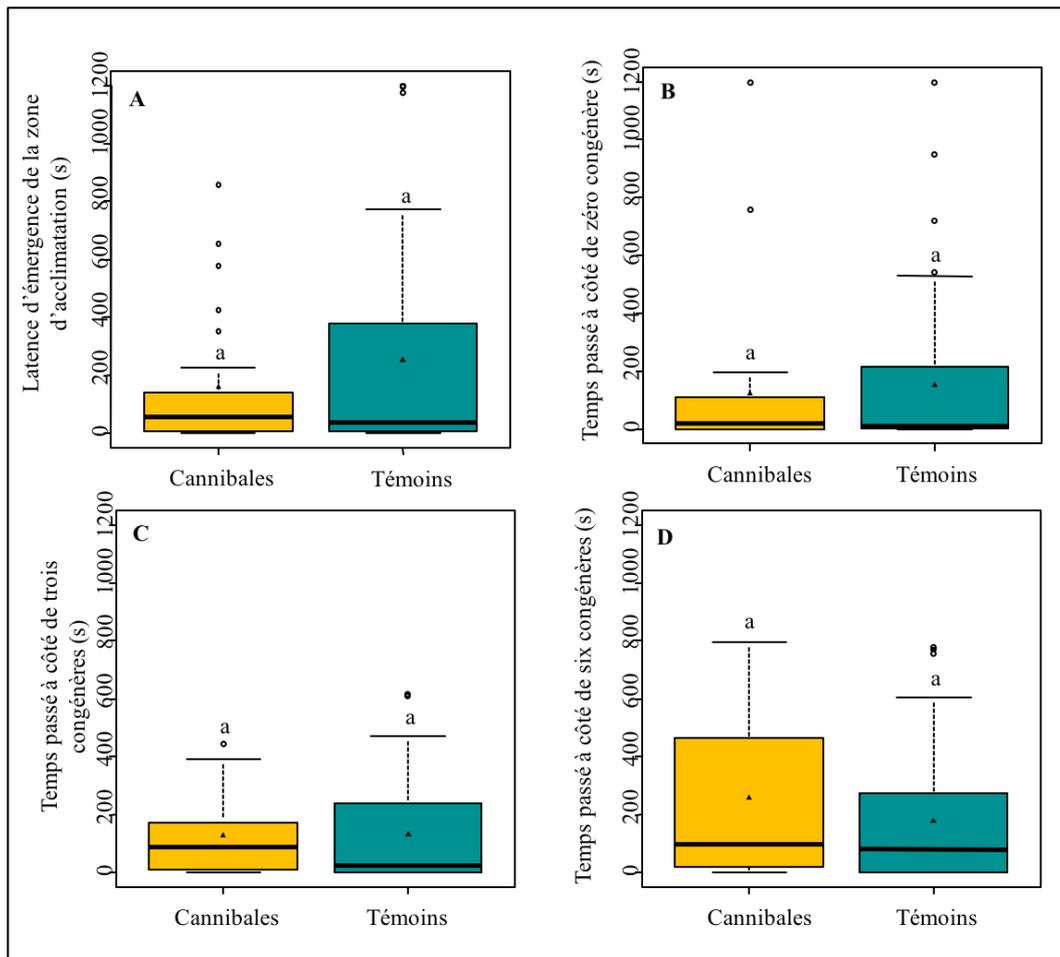


Figure 7. Paramètres mesurés dans le test de sociabilité.

(A) Latence de sortie de la zone d'acclimatation (s) ; (B) Temps passé à proximité de la zone contenant zéro congénères (s) ; (C) Temps passé à proximité de la zone contenant trois congénères (s) ; (D) Temps passé à proximité de la zone contenant six congénères (s). La ligne noire représente la médiane, le triangle noir représente la moyenne et les points blancs représentent les individus extrêmes. Les lettres différentes montrent une différence statistique à $p < 0,05$.

L'ACP permet d'expliquer 56,4% de la variance totale (39,0 % pour le premier axe et 17,4 pour le second). L'activité est corrélée positivement avec le nombre de zones visitées ($r = 0,81$; $n = 67$; $p < 0,001$; **Fig. 8A**), avec le temps passés à proximité de zones contenant des congénères (zone avec trois congénères : $r = 0,44$; $n = 67$; $p < 0,001$ et zone avec six congénères : $r = 0,33$; $n = 67$; $p < 0,01$; **Fig. 8A**). La latence de sortie dans le test de sociabilité est corrélée négativement avec l'activité ($r = -0,32$; $n = 67$; $p < 0,01$; **Fig. 8A**) et avec le temps passés à proximité de zones contenant des congénères (zone avec trois congénères : $r = -0,34$; $n = 67$; $p < 0,01$ et zone avec six congénères : $r = -0,34$; $n = 67$; $p < 0,01$; **Fig. 8A**). La projection des individus sur les axes montre que les cannibales et les « témoins » ne se distinguent pas : tous les individus sont mélangés sur cette projection, sans distinction de deux groupes (**Fig. 8B**).

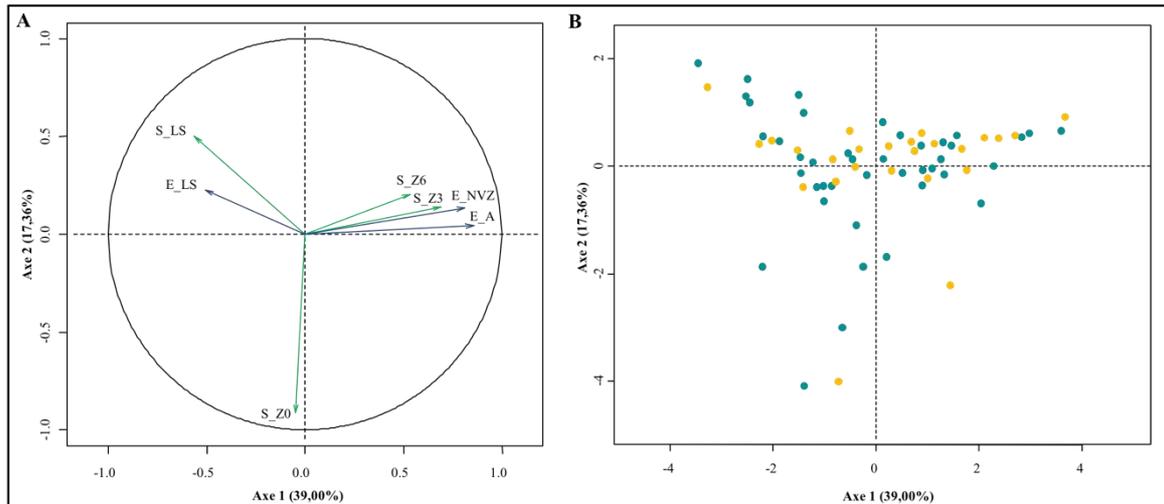


Figure 8. ACP réalisée avec les variables comportementales issues des tests de personnalité. (A) ACP avec trois variables issues du test d'exploration (*E_LS* : latence de sortie de la zone d'acclimatation ; *E_NVZ* : nombre de zone visitée ; *E_A* : activité de nage) et quatre variables issues du test de sociabilité (*S_LS* : latence de sortie de la zone d'acclimatation ; *S_Z0* : temps passé à proximité de la zone sans congénères ; *S_Z3* : temps passé à proximité de la zone avec trois congénères ; *S_Z6* : temps passé à proximité de la zone avec six congénères). (B) Projection des individus cannibales et « témoins » en fonction des variables utilisées dans l'ACP. Les points bleus représentent les « témoins » et les points jaunes les cannibales.

IV.2. Analyse morphométrique géométrique

L'analyse morphométrique ne montre pas de différence morphologique entre les cannibales et les « témoins » (**Fig. 9**). Le résultat de la *Relative Warps Analysis* montre que les deux premiers axes expliquent 63% de la variance (42% pour le premier axe et 21% pour le second).

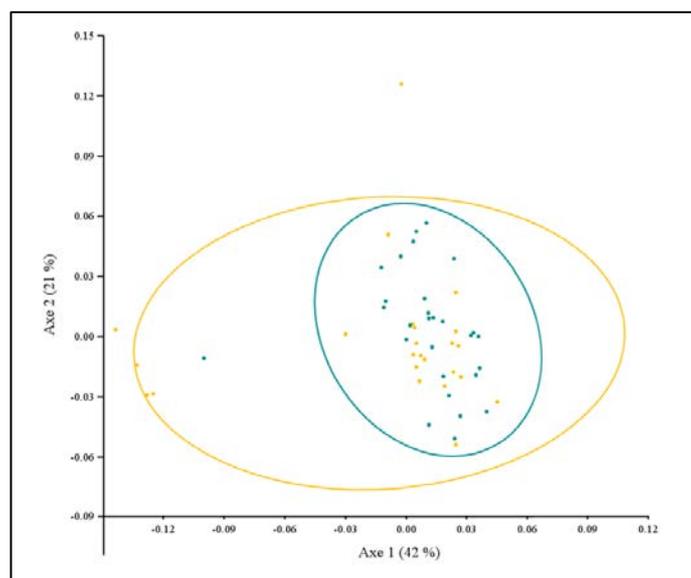


Figure 9. Analyse morphométrique
Les points jaunes représentent les cannibales et les points bleus les « témoins ».

IV.3. Analyse histologique

Pour les yeux, la couche contenant les cellules ganglionnaires (GCL) et la couche nucléaire interne (INL) sont significativement plus épaisses chez les cannibales que chez les « témoins » (Tableau 1 ; Fig. 4 ; Fig. 10A ; B). Toutes les autres couches ne sont pas significativement différentes (Tableau 1) et il n’y a pas d’effet de la taille sur aucun des paramètres pris en compte ($p > 0,05$). Pour les muscles, aucun des paramètres mesurés ne semble significativement différent entre les cannibales et les individus « témoins » mais il y a un effet taille pour chaque paramètre mesuré ($p < 0,05$; Fig. 5 ; Tableau 1).

Tableau 1. Résultats de l’Ancova entre les cannibales et les « témoins » pour les paramètres mesurés sur les coupes de muscles et de rétine.

Signification des abréviations : la couche des cellules ganglionnaire (GCL), la couche plexiforme interne (IPL), la couche nucléaire interne (INL), la couche plexiforme externe (OPL), la couche nucléaire externe (ONL), la couche de photorécepteurs (P) et l’épithélium pigmentaire (PE).

	Paramètres	Cannibales (Moyenne ± Ecart-type)	Témoins (Moyenne ± Ecart-type)	Valeur de F	Valeur de p
Rétine	Épaisseur de GCL (μm)	35,03 ± 15,58	24,60 ± 6,51	3,90	0,05
	Épaisseur de IPL (μm)	48,61 ± 16,40	53,46 ± 20,27	0,49	0,49
	Épaisseur de INL (μm)	61,90 ± 23,05	45,44 ± 9,43	4,98	0,03
	Épaisseur de OPL (μm)	15,59 ± 10,91	17,54 ± 7,42	0,27	0,61
	Épaisseur de ONL (μm)	24,02 ± 11,73	23,21 ± 5,39	0,04	0,83
	Épaisseur de P (μm)	21,78 ± 13,96	21,49 ± 7,65	0,004	0,95
	Épaisseur de PE (μm)	36,84 ± 23,17	43,31 ± 15,44	0,72	0,40
Muscle	Nombre de grandes fibres	27,62 ± 7,19	25,58 ± 6,27	0,74	0,40
	Nombre de petites fibres	22,28 ± 9,69	29,00 ± 10,78	2,64	0,12
	Diamètre maximal des fibres (μm)	35,84 ± 6,31	34,95 ± 5,76	0,33	0,57
	Diamètre minimal des fibres (μm)	24,46 ± 4,75	23,53 ± 5,82	0,76	0,39

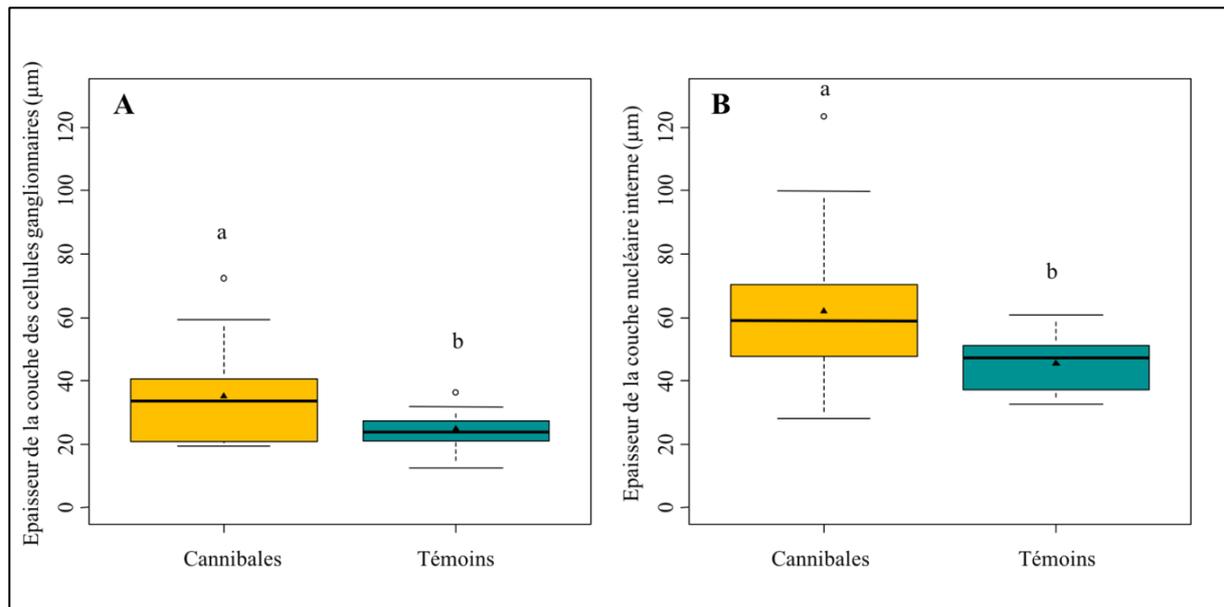


Figure 10. Mesures des couches de l'œil entre les cannibales et les « témoins ». (A) *Épaisseur de la couche des cellules ganglionnaires (μm) en fonction du statut cannibales ou « témoins ».* (B) *Épaisseur de la couche nucléaire interne (μm) en fonction du statut cannibales ou « témoins ».* La ligne noire représente la médiane, le triangle noir représente la moyenne et les points blancs représentent les individus extrêmes. Les lettres différentes montrent une différence statistique à $p < 0,05$.

V/ Discussion

Cette étude a permis de mettre en évidence qu'il n'existait pas de différence dans les réponses comportementales (audace, activité, exploration et sociabilité) étudiées ni de profils morphologiques différents entre les cannibales et les « témoins ». En revanche, il semblerait que d'un point de vue anatomique il y ait des différences au niveau de certaines couches de la rétine.

Nous avons émis l'hypothèse que le cannibalisme serait directement lié à la personnalité étant donné les fortes corrélations trouvées entre le fourragement et les différents traits de personnalité dans des études antérieures (Kurvers et al., 2010 ; Patrick et Weimerskirch, 2014 ; Mella et al., 2015). Cependant, il semblerait que chez le sandre, le fait d'être cannibale à un moment donné soit indépendant de la personnalité individuelle. Nous pouvons toutefois soulever un problème méthodologique : la comparaison entre cannibales et les individus « témoins ». En effet, nous n'avons pas comparé des cannibales avec des individus, dont nous étions certains qu'ils n'avaient jamais été cannibales. Il y a donc un risque qu'ils y aient des cannibales parmi les individus « témoins ». A cela nous pouvons objecter que, premièrement, le comportement cannibale étant tellement particulier que les individus cannibales auraient dû présenter des réponses comportementales très différentes par

rapport au reste de la population. Deuxièmement, les cannibales ne représentent qu'une faible proportion de la population, donc lorsqu'on capture au hasard des individus dans les bassins, la probabilité de capturer un cannibale est très faible, surtout au début du phénomène. En conclusion, l'absence de différence entre la personnalité des cannibales et des « témoins » ne peut pas être attribuée simplement à un biais méthodologique. Par ailleurs, une étude récente montre un lien étroit entre des traits comportementaux et l'expression du cannibalisme chez des larves de poissons chat (*Lophiosilurus alexandri*) (Araújo Torres et al, 2017). En effet, les auteurs montrent qu'il y a significativement plus de cannibalisme dans un groupe composé uniquement d'individus audacieux, ou dans un groupe composé d'individus audacieux et timides que dans un groupe composé uniquement d'individus timides. Cependant, cette étude ne travaille pas à l'échelle individuelle. En effet, les auteurs réalisent un test de groupe (test de prise de risque en groupe, par exemple) pour déterminer une personnalité. On pourrait penser que dans de tels tests, l'effet social soit plus important que la réponse comportementale de la prise de risque individuelle. Dans notre étude, suite à des tests de réponses individuelles, il semblerait que la personnalité n'influe pas sur le fait d'être cannibale ou non chez les juvéniles de sandre.

Par ailleurs, le sandre est un prédateur dont les capacités physiques sont essentielles pour identifier et capturer des proies. Nos résultats montrent que les cannibales n'ont pas un profil morphologique différent du reste de la population ni une musculature particulière qui pourraient leur permettre d'être plus performants vis à vis de la capture. En revanche, certaines couches de la rétine présentent des différences en termes d'épaisseur entre les cannibales et les « témoins ». Deux couches (la couche de cellules ganglionnaires et la couche nucléaire interne) sont impliquées dans la collecte d'informations captées par les photorécepteurs et permettent de détailler les formes, les couleurs ou les mouvements par exemple. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que la vision chez les cannibales serait plus précise que celles des autres individus de la population au même âge. De plus, les poissons ont une rétine qui continue de grandir après l'embryogénèse (Lyall, 1957 ; Fernald, 1989) donc les couches rétinienne sont en constante augmentation. La couche nucléaire interne contient les corps cellulaires des cellules de Müller (Mack et al., 1998). Les cellules de Müller ont la capacité de se modifier et de se démultiplier pour maintenir les fonctions gliales et donc maintenir les performances visuelles même chez un poisson en croissance (Mack et al., 1998). En effet, lorsque les larves grandissent, la densité des cellules de Müller diminue mais leurs nombres totaux augmentent compensant l'épaississement de la couche nucléaire interne afin de conserver les performances visuelles à leur maximum (Mack et al., 1998). Il semblerait

donc que cette compensation soit maximale chez les cannibales de sandre, leur permettant une vision plus performante malgré une croissance plus rapide.

En conclusion, cette étude ne permet pas de mettre en évidence un lien direct entre personnalité et cannibalisme chez les juvéniles de sandre. En revanche, elle nous a permis de montrer une capacité visuelle supérieure pour les cannibales par rapport au reste de la population.

Dans le cadre de ma thèse, cette étude démontre que le premier axe du triangle des hypothèses n'a pas été vérifié. Pourtant, la littérature semble montrer qu'il existe un lien fort entre personnalité et capacité de fourragement. Chez le sandre, le fourragement est caractérisé par l'ichtyophagie et nous avons montré que les capacités prédatrices étaient liées à la personnalité (troisième axe du triangle). Par conséquent, il nous reste à tester la seconde hypothèse (deuxième axe du triangle), c'est-à-dire l'existence d'un lien entre cannibalisme et prédation. En effet, le cannibalisme étant défini comme une prédation intra-spécifique, nous pouvons supposer qu'il existe une corrélation forte entre les deux. Cependant, la personnalité étant liée aux capacités prédatrices mais non au cannibalisme, même si une forte corrélation existait entre personnalité et prédation, nous pouvons émettre l'hypothèse alternative qui est que le cannibalisme et la prédation reposeraient sur des mécanismes différents.

VI/ Références bibliographiques

- Baras, E., 2012. Cannibalism in fish larvae: What have we learned? in: Larval Fish Aquaculture. J. G. Qin, New York.
- Baras, E., 1998. Bases biologiques du cannibalisme chez les poissons. Cahier d'Ethologie 18, 53–98.
- Baras, E., Jobling, M., 2002. Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fish. Aquaculture research 33, 461–479.
- Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B., Sih, A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. Journal of Fish Biology 78, 395–435. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x
- Cutts, C.J., Adams, C.E., Campbell, A., 2001. Stability of physiological and behavioural determinants of performance in Arctic char (*Salvelinus alpinus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58, 961–968.

- Cutts, C.J., Betcalfe, N.B., Caylor, A.C., 1998. Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate. *Journal of Fish Biology* 52, 1026–1037.
- Elgar, M., Crespi, A., 1992. Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa.
- Fernald, R.D., 1989. Fish vision, in: *Development of the Vertebrate Retina*. Springer, pp. 247–265.
- Fox, L.R., 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual review of ecology and systematics* 6, 87–106.
- Khadka, K.K., Foellmer, M.W., 2013. Does personality explain variation in the probability of sexual cannibalism in the orb-web spider *Argiope aurantia*? *Behaviour* 150, 1731–1746. doi:10.1163/1568539X-00003117
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosciences & Biobehaviour R.* 23, 925–935.
- Kurvers, R.H.J.M., Eijkelenkamp, B., van Oers, K., van Lith, B., van Wieren, S.E., Ydenberg, R.C., Prins, H.H.T., 2009. Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Animal Behaviour* 78, 447–453. doi:10.1016/j.anbehav.2009.06.002
- Kurvers, R.H.J.M., Prins, H.H.T., van Wieren, S.E., van Oers, K., Nolet, B.A., Ydenberg, R.C., 2010. The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 601–608. doi:10.1098/rspb.2009.1474
- Lyall, A.H., 1957. The Growth of the Trout Reina. *Journal of Cell Science* 3, 101–110.
- Mack, A.F., Germer, A., Janke, C., Reichenbach, A., 1998. Müller (Glial) Cells in the Teleost Retina: Consequences of Continuous Growth. *GLIA* 22, 306–313.
- Mella, V.S.A., Ward, A.J.W., Banks, P.B., McArthur, C., 2015. Personality affects the foraging response of a mammalian herbivore to the dual costs of food and fear. *Oecologia* 177, 293–303. doi:10.1007/s00442-014-3110-8
- Patrick, S.C., Weimerskirch, H., 2014. Personality, foraging and fitness consequences in a long-lived seabird. *PLoS One* 9, e87269.
- Polis, G.A., 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 225–251.
- Rohlf, F., 2003a. Tps-Dig version 1.37. Freeware available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>.

- Rohlf, F., 2003b. tpsRelw v. 1.35. Ecology and Evolution, SUNY, Stony Brook.
- Schram, E., Philipsen, E., 2003. Production of market size pikeperch (*Sander lucioperca*) in a pilot recirculation system.
- Sih, A., Bell, A., Johnson, J.C., 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 19, 372–378. doi:10.1016/j.tree.2004.04.009
- Smith, C., Reay, P., 1991. Cannibalism in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 1, 41–64. doi:10.1007/BF00042661
- Torres, I.F.A., da C. Júlio, G.S., Figueiredo, L.G., de Lima, N.L.C., Soares, A.P.N., Luz, R.K., 2017. Larviculture of a carnivorous freshwater catfish, *Lophiosilurus alexandri*, screened by personality type. *Behavioural Processes*. doi:10.1016/j.beproc.2017.09.001
- Van Oers, K., De Jong, G., Van Noordwijk, A.J., Kempenaers, B., Drent, P.J., 2005. Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour* 142, 1185–1206.
- Wilson, A.D.M., McLaughlin, R.L., 2007. Behavioural syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. *Animal Behaviour* 74, 689–698. doi:10.1016/j.anbehav.2007.01.009

CHAPITRE VI

Lien entre cannibalisme et prédation chez les larves de sandre

Chapitre VI : Lien entre cannibalisme et prédation chez les larves de sandre.

I/ Résumé

Après avoir vérifié que la mise en place du comportement piscivore ou ichtyophagie pouvait intervenir à des moments différents au cours du développement des larves de sandre, nous allons tester l'existence d'un lien possible entre mise en place de l'ichtyophagie et cannibalisme. Pour cela, des larves de sandre ont été élevées en groupe d'une centaine d'individus à partir de 14 jours post-éclosion dans des clayettes de quatre écloséries indépendantes. Les cannibales ont été au préalable déterminés grâce à des observations directes dans des bassins d'élevage. Parallèlement, d'autres poissons ont été élevés par groupe de quatre dans des isolements dans les mêmes écloséries. Cet élevage nous a permis d'identifier des non-cannibales disponibles et de même âge que les cannibales prélevés dans les clayettes. Les comportements des cannibales et des non-cannibales ont été analysés dans deux tests comportementaux : un test de prédation où les individus étaient confrontés à trois proies (larves de poisson zèbre) et un test de cannibalisme dans lequel ils étaient confrontés à trois congénères. Ces deux tests ont permis de mettre en évidence les comportements prédateurs (orientation, approche, attaque et capture), définis dans le **chapitre I**, des cannibales et des non-cannibales dans les deux situations. Le but de ces deux tests étant de déterminer l'efficacité de capture des individus et de surtout d'évaluer si les individus non-cannibales, n'ayant jamais attaqué et consommé de congénères, sont capables d'exprimer un comportement prédateur vis à vis d'une proie. Cette étude a permis de montrer un lien direct entre le cannibalisme et les capacités prédatrices. En effet, les individus cannibales sont plus performants (moins d'orientations, d'approches et d'attaques, mais plus de captures) vis à vis des proies et des congénères que les non-cannibales.

Mots clés : Ichtyophagie, prédation intra-spécifique, comportement, morphométrie géométrique, poisson d'eau douce.

II/ Introduction

La prédation est définie comme étant l'ensemble des items comportementaux par lesquels le prédateur dépense de l'énergie pour localiser, blesser et tuer une proie vivante dans le but de la consommer. D'un point de vue évolutif, la relation proie-prédateur peut être vue comme une course aux armements, les deux présentant des ajustements morphologiques et comportementaux en réponse aux changements dans ces traits apparus chez l'autre. Le prédateur améliorera ainsi, au cours du temps ses stratégies de recherche, de reconnaissance et d'attaque mais en contrepartie, la proie optimisera ses capacités de camouflage et d'évitement. D'un point de vue énergétique, la prédation a souvent été associée à la théorie optimale d'approvisionnement (Optimal Foraging Theory) qui permet de prédire les modalités de ces stratégies sous certaines conditions écologiques (MacArthur et Pianka, 1966 ; Krebs et Davies, 2009). Dans le cadre de cette dernière théorie, et en fonction de leur régime alimentaire, on peut distinguer deux types de prédateurs : les généralistes, avec un temps de manipulation de la proie assez long mais un temps de recherche minime car les proies sont variées et donc potentiellement plus nombreuses dans le milieu, et les spécialistes avec un temps de manipulation de la proie plus court mais un temps de recherche important. La séparation entre ces deux types de prédateurs n'est pas nette : un prédateur peut être généraliste sous des environnements avec de faibles disponibilités en proies, et spécialiste dans le cas contraire (MacArthur et Pianka, 1966).

Le cannibalisme étant une prédation intra spécifique (Polis, 1981), le passage entre le statut de prédateur et celui de cannibale pourrait se faire selon les mêmes conditions que le passage généraliste-spécialiste et dépendre du contexte environnemental, avec la présence ou non de proies potentielles : si les proies potentielles du prédateur sont présentes dans le milieu, celui-ci les choisira préférentiellement, mais dans le cas contraire, ce seront les congénères qui serviront de proies.

Chez le sandre, le comportement prédateur se met en place graduellement au cours de l'ontogenèse (cf. **chapitre IV**). Durant le développement embryonnaire, aucun comportement de chasse n'est observé. En effet, la transition du stade embryonnaire vers le stade larvaire est caractérisée par le début de l'alimentation exogène, où le sandre se nourrit de zooplancton, avec la mise en place d'un comportement de chasse. Les larves présentent alors des comportements de chasse en « S » : la larve, à une courte distance de la proie, se « replie » comme un ressort puis se détend pour attaquer (Houde, 2001). Par la suite, les larves de sandre modifient leur alimentation et deviennent ichtyophage. C'est alors que se met en place un comportement piscivore caractérisé par un comportement de chasse de type « affûts et

poursuites » (Turesson et al., 2002). L'ichtyophagie apparaît très tôt chez certains individus, quand la larve atteint environ 20mm, mais ne devient présente dans toute la population seulement qu'au début du stade juvénile, si les conditions de croissance sont favorables (à une longueur totale de 7-8 cm soit à l'âge environ de 4 mois) (Persson et Brönmark, 2008). Dans le milieu naturel, le sandre chasse en période de faible luminosité au crépuscule et la nuit (Dörner et al., 2007) : son système visuel lui assure une parfaite vision en lumière réduite (Ali et al., 1977). Le passage à l'ichtyophagie est également dépendant de la disponibilité en proies (Buijse et Houthuijzen, 1992, Claessen et al., 2002). Les conditions environnementales comme la température influent sur la croissance des proies et des prédateurs, et ajustent de ce fait la disponibilité dans le milieu, de proies d'une certaine taille permettant ou non le passage à l'ichtyophagie (Buijse et Houthuijzen, 1992, Claessen et al., 2002). Par exemple, le sandre adulte consomme des proies de plus petite taille par rapport à la sienne. Ce ratio taille proie/prédateur entre dans une gamme spécifique appelée « fenêtre de prédation », qui varie en fonction de la nature de la proie (Claessen et al., 2002). Si la taille de la proie augmente avec celle du prédateur au cours de l'ontogenèse (Dörner et al., 2007), le ratio peut diminuer dans le cadre du choix de la proie. En effet, chez le sandre, il existe une préférence pour les petites proies car les sandres doivent tenir compte de certains éléments contraignants de leur anatomie (taille de la bouche) et de leurs capacités digestives (présence d'enzymes adaptées) (Turesson et al., 2002).

Le cannibalisme est très fréquent chez le sandre. D'après des expériences préliminaires, dans nos conditions d'élevage nous avons observé un cannibalisme débutant à 14 jours post-éclosion jusqu'à 80 jours post éclosion ; des cas de cannibalisme sont encore observables à des stades de développement plus avancés (40-150g) (données personnelles). Le cannibalisme est un des points de blocages majeurs dans l'élevage intensif en aquaculture des larves de sandre, espèce d'intérêt aquacole. Mais le cannibalisme n'est pas seulement un point de blocage pour l'élevage intensif ; on sait maintenant qu'il n'est pas rare en milieu naturel. Il a été montré expérimentalement qu'il améliorerait la « fitness » (Polis, 1981, Baras et Jobling, 2002) et que dans certaines circonstances, il permet de stabiliser une population (Kohlmeier et Ebenhöf, 1995 ; Baras et Jobling, 2002) ou sert de « canot de sauvetage » à certains individus lorsque les ressources alimentaires se font rares.

L'objectif de ce travail est de mettre en évidence un lien entre la mise en place de l'ichtyophagie et le cannibalisme. Nous émettons l'hypothèse qu'un individu non-cannibale à un moment donné ne serait pas capable à cet instant d'exprimer un comportement prédateur efficace. Ce qui suppose que pour être cannibale, il faut être capable de réaliser la séquence

comportementale complète nécessaire à la capture d'une proie. Il ne faut pas oublier que nous avons montré (**chapitre IV**) qu'après 44 jours post éclosion, tous les individus que nous avons testés ont exprimé ce comportement prédateur, donc, chez le sandre, les cannibales seraient des prédateurs précoces et le cannibalisme serait lié directement à la mise en place de l'ichtyophagie.

III/ Matériels et méthodes

III.1 Origine et élevage des larves

Les œufs proviennent des pontes obtenues le 24/01/2017 de deux femelles élevées dans une ferme aquacole française (Asialor, Pierrevillers 57, France). Après l'éclosion (01/03/2017), les larves ont été élevées au sein de l'URAFPA (www.urfpa.fr, France) dans un système RAS (Recirculating Aquatic System) jusqu'à 14 jours post-éclosion dans un bassin de 700 l. Dans cette salle, l'intensité lumineuse était de 50 lx, la température de 16°C au départ et augmentée de 1 degré par jour jusqu'à 20°C. L'arrivée d'eau se situait au fond du bassin. Les bassins étaient nettoyés tous les matins (à l'aide d'un siphon). A 14 jours post-éclosion, les larves ont été transférées vers les écloséries. La température de l'eau était maintenue à $20 \pm 0.0^\circ\text{C}$. Les paramètres physico-chimiques de l'eau ont été mesurés une fois par semaine (oxygène dissous : $8.28 \pm 0.98 \text{ mg.l}^{-1}$; pH: 7.83 ± 0.05 ; ammonium: $0 \pm 0 \text{ mg.l}^{-1}$; nitrite: $0.32 \pm 0.14 \text{ mg.l}^{-1}$). Les écloséries étaient nettoyées tous les matins. Les poissons ont été nourris avec de la nourriture commerciale : premièrement avec des nauplii d'*Artémia* (550-600 μm , Catvis, Hertogenbosch, Pays-Bas) de 4 à 18 jours post-éclosion puis avec de l'aliment sec, Larviva PROWEAN 100, 300, 500, 700 μm (BIOMAR®, France) jusqu'à 35 jours post-éclosion puis INICIOplus 0,8 mm (BIOMAR®, France). Les larves ont été élevées dans quatre écloséries différentes. Les larves ont été mises en groupe dans trois clayettes par éclosérie (une centaine de larves par clayette), afin d'obtenir des cannibales identifiés lors d'observation de cinq minutes par clayette toutes les heures. Si un cas de cannibalisme était observé, le cannibale était prélevé et placé dans un isoloir. D'autres larves ont été élevées en isoloir par groupe de quatre afin d'obtenir des non-cannibales. Pour se faire, chaque matin les mortalités dans ces isoloirs ont été notées. Si quatre larves étaient présentes, elles étaient considérées comme non-cannibales. Afin de pallier à la mortalité importante chez les larves de sandre, nous avons, au départ, utilisé un grand nombre d'isoloirs (96) soit 384 larves.

III.2. Déroulement de l'expérience

Lorsque le premier cas de cannibalisme a été observé, les tests de comportement ont commencé. Le cannibale et un non-cannibale (échantillonné au hasard au sein d'un isoloir) et ayant le même âge, ont été isolés pendant 24h et privés de nourriture la veille des tests à partir de 17h. Le lendemain, les deux larves ont été placées dans les mêmes tests de comportement, soit en présence de proies (test de prédation) soit de congénères (test de cannibalisme). Pour chaque individu, l'ordre des tests est réalisé aléatoirement. Un cannibale et un non-cannibale sont analysés au même moment dans le même test dans deux dispositifs en parallèle. Après ce premier test de comportement (test de prédation ou de cannibalisme), les larves sont remises en isoloir jusqu'au lendemain. Après 24h, elles passent dans le second test de comportement.

III.3. Tests de comportement

Pour les deux tests (prédation et cannibalisme), une seule branche d'un labyrinthe en croix (20 cm x 7 cm x 4 cm avec 2 cm de hauteur d'eau) a été utilisée et divisée en deux zones par une cloison amovible. Pendant 30 minutes, la larve testée est placée dans une des zones en acclimatation. Dans l'autre zone de la branche, selon le test, trois larves de poisson zèbre (test de prédation) ou trois congénères (test de cannibalisme) sont déposés, en même temps que la larve de sandre testée afin de leur laisser le même temps d'acclimatation. Après 30 minutes, la cloison amovible a été retirée et les larves étaient libres de se déplacer dans toute la branche pendant 20 minutes. Durant cette période, les comportements ont été enregistrés par vidéo. Le temps d'acclimatation n'est pas pris en compte dans l'analyse vidéo. Pour les différents tests de comportement, les paramètres retenus concernent uniquement le prédateur ou le cannibale (et non les proies) et sont les suivants : le nombre d'orientations, d'approches, d'attaques totales (en « S » et « sans S ») et de capture (**Tableau 1**). La performance (nombre de captures/le nombre d'attaques) a également été calculée pour les deux lots. Pour les cannibales, nous avons également comparé le type d'attaque en « S » ou « sans S » (**Tableau 1**) dans le test de prédation par rapport à ceux effectués dans le test de cannibalisme.

Tableau 1. Définition des comportements étudiés

Comportement	Définitions
Orientation	Le prédateur tourne son corps tête la première vers la proie ou le congénère et le suit du regard (Bell et Sih, 2007)
Approche	Mouvement du prédateur vers la proie ou le congénère avec une nage lente (Colchen et al., 2017)
Attaque “sans S”	Le prédateur avance vers la proie ou le congénère et l’attaque avec un petit mouvement rapide de la queue, le projetant rapidement (Sullivan et Atchinson, 1978).
Attaque en “S”	Un mouvement rapide du prédateur vers la proie ou le congénère, avec la bouche ouverte (Colchen et al., in prep). L’attaque est caractérisée par une position en « S » avant un rapide mouvement (Houde, 2001)
Capture	Le prédateur mord afin d’attraper la proie ou le congénère (Colchen et al., in prep)

Grâce aux observations de cinq minutes toutes les heures de l’ensemble des clayettes, nous avons obtenu 59 cannibales âgés de 17 à 34 jours post-éclosion auxquels nous avons associé 59 non-cannibales. Sur la totalité de ces larves, deux cannibales sont morts pendant l’isolement avant d’être passé en test et un cannibale et un non-cannibale sont morts entre les deux tests. Nous avons donc éliminé quatre couples de l’analyse. Nous avons analysé les comportements de 55 cannibales et 55 non-cannibales. Sur les 110 vidéos, quatre vidéos sont inexploitable pour des raisons techniques, nous avons donc supprimé les couples cannibales et non-cannibales correspondant, c’est-à-dire passés les mêmes jours dans les deux tests de comportement. Au final, l’analyse a été réalisée sur 51 cannibales (longueur totale moyenne \pm écart-type : $19,2 \pm 4,7$ mm) vs 51 non-cannibales (longueur totale moyenne : $16,8 \pm 2,7$ mm). Dans le cadre de ce manuscrit, une première analyse sur 20 larves (âgée de 17 à 34 jours post-éclosion) de chaque groupe est présentée.

III.4. Analyses statistiques

Tout d’abord, nous avons vérifié s’il existait une différence de longueur totale entre les deux groupes. Il est important de préciser que la longueur totale est significativement différente entre les deux groupes ($n = 102$ (51 individus dans chaque groupe) ; $Z = 3,05$; $p = 0,002$).

Puis, nous avons vérifié que l’ordre de passage des tests de comportement n’avait pas d’influence sur l’ensemble des comportements analysés (orientations, approches, attaques et capture) sur $n = 20$ larves, grâce à une GLM (glm, package ‘glmmADMB’, Zuur et al., 2009) en mettant le comportement comme une variable fixe en fonction du statut cannibale ou non-cannibale et l’ordre de passage du test comme un effet aléatoire. Aucun comportement n’est

influencé par l'ordre de passage, ni par l'interaction entre l'ordre de passage et le statut (Tableau 2).

Tableau 2. Influence de l'ordre et du statut*ordre sur les comportements analysés (orientation, approche, attaque et capture)

	Orientation	Approche	Attaque	Capture
Ordre	$\chi^2 = 1,83; p = 0,18$	$\chi^2 = 2,14; p = 0,14$	$\chi^2 = 0,29; p = 0,59$	$\chi^2 = 0,004; p = 0,95$
Status x Ordre	$\chi^2 = 0,99; p = 0,32$	$\chi^2 = 0,98; p = 0,32$	$\chi^2 = 0,42; p = 0,52$	$\chi^2 = 1,25; p = 0,26$

Pour tous les paramètres comportementaux, la normalité (test de Shapiro) et l'homogénéité des variances (test de Levene) ont été vérifiées. L'ensemble des données ne respectant pas une loi de distribution normale ni l'homogénéité des variances, les paramètres comportementaux ont été comparés entre les cannibales et les non-cannibales par un test de Mann-Whitney pour données indépendantes. Le nombre d'individus est de 20 dans les deux groupes. De plus, pour les cannibales, les comportements exprimés (orientations, approches, attaques et captures) dans le test de prédation ont été comparés aux comportements exprimés dans le test de cannibalisme. Les données ne respectant pas une loi de distribution normale ni l'homogénéité des variances, ces paramètres comportementaux ont été comparés entre les deux tests par un test de Wilcoxon pour données appariées dépendantes. Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (version 3.0.3) et les résultats sont présentés sous forme de box-plot pour les paramètres comportementaux représentant la moyenne, la médiane, le premier et troisième quartile ainsi que les individus extrêmes. Les résultats sont présentés sous forme de Moyenne \pm Ecart-type. Les résultats sont considérés significatif à $p < 0.05$.

IV/ Résultats

IV.1. Comparaison entre les cannibales et les non-cannibales dans les deux tests

Dans le test de prédation, les comportements analysés sont significativement différents entre les cannibales et les non-cannibales, les cannibales réalisant moins d'orientations ($W = 92,5$; $n = 20$; $p = 0.003$), d'approches ($W = 101,5$; $n = 20$; $p = 0.007$) et d'attaques ($W = 125$; $n = 20$; $p = 0.04$) que les non-cannibales, mais ils totalisent plus de captures ($W = 320$; $n = 20$; $p = 0.0005$) (Fig. 2). La performance des cannibales est significativement plus élevée que celles des non-cannibales dans le test de prédation (Moyenne \pm écart type : cannibales : $0,34 \pm 0,29$; non-cannibales : $0,04 \pm 0,06$; $W = 313$; $n = 20$; $p = 0,0003$).

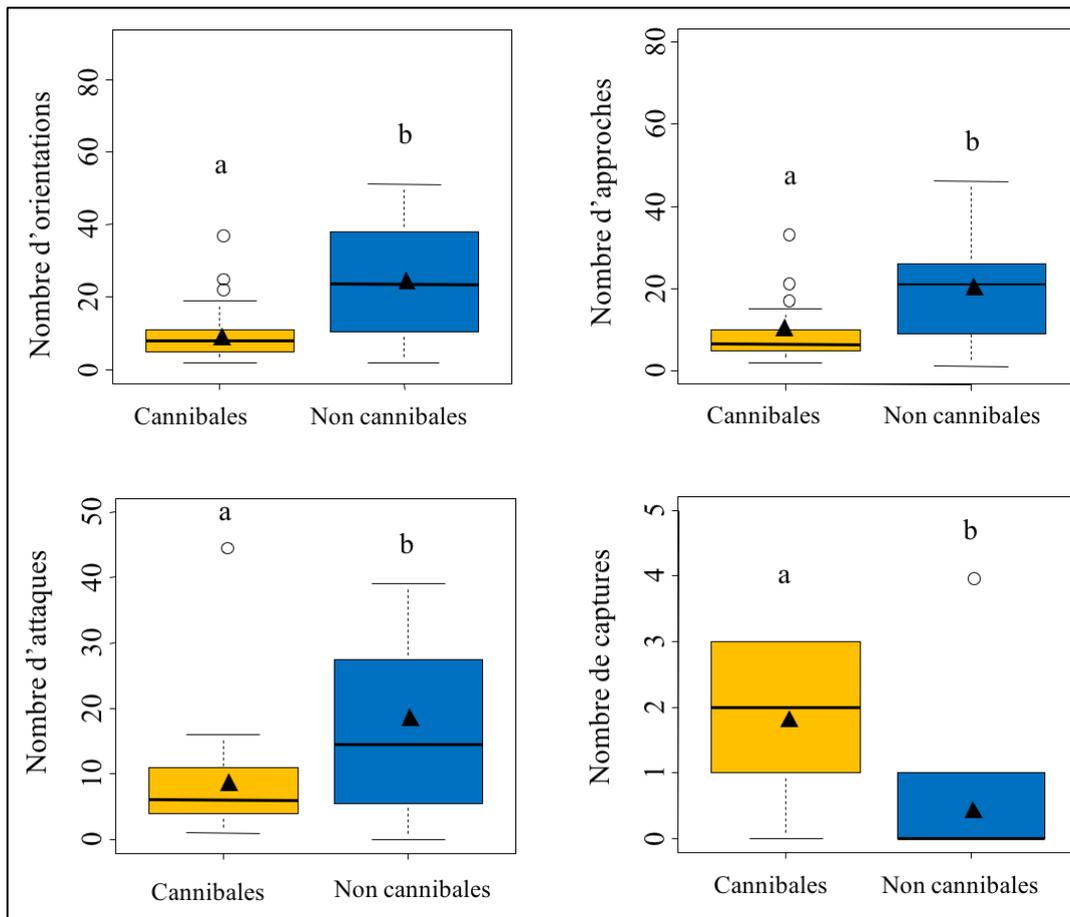


Figure 2. Comparaison des comportements entre les cannibales et les non-cannibales dans le test de prédation.

La ligne noire représente la médiane, le triangle noir représente la moyenne et les points blancs représentent les individus extrêmes. Les lettres différentes montrent une différence statistique à $p < 0,05$

Dans le test de cannibalisme, le nombre d'orientations ($W = 205,5$; $n = 20$; $p = 0,9$), le nombre d'approches ($W = 211,5$; $n = 20$; $p = 0,8$) et le nombre d'attaques ($W = 217$; $n = 20$; $p = 0,6$) ne sont pas significativement différent entre les cannibales et les non-cannibales, mais le nombre de captures est significativement plus importants pour les cannibales que les non-cannibales ($W = 254$; $n = 20$; $p = 0,04$). Dans ce test, la performance des cannibales est plus élevée que celle des non-cannibales (respectivement : $m = 0,21 \pm 0,31$ et $m = 0,04 \pm 0,10$; $W = 159,5$; $n = 20$; $p = 0,05$).

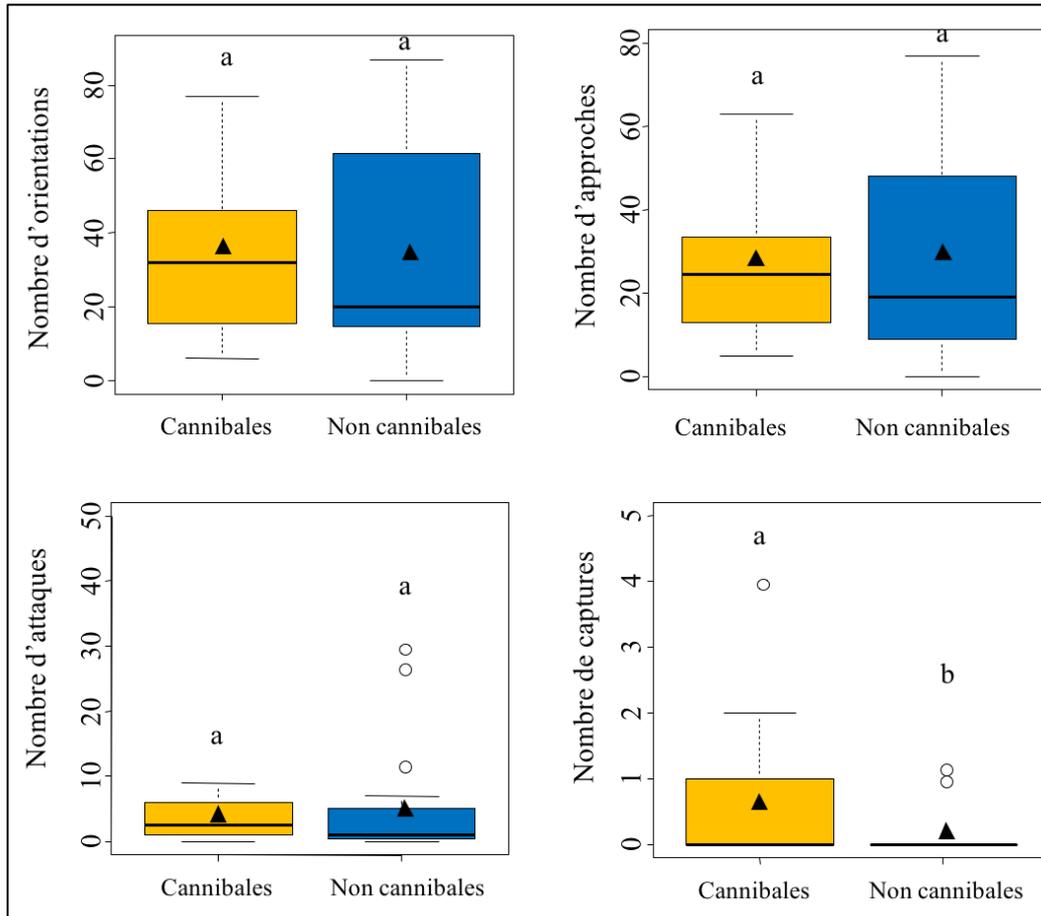


Figure 3. Comparaison des comportements entre les cannibales et les non-cannibales dans le test de cannibalisme.

La ligne noire représente la médiane, le triangle noir représente la moyenne et les points blancs représentent les individus extrêmes. Les lettres différentes montrent une différence statistique à $p < 0,05$.

IV.2. Comparaison des comportements des cannibales dans les deux tests

Les cannibales font significativement plus d'orientations ($V = 180,5$; $n = 20$; $p = 0,0006$), et d'approches ($V = 191$; $n = 20$; $p = 0,001$) vers les congénères dans le test de cannibalisme que vers les proies dans le test de prédation. Par contre ils font moins d'attaques ($V = 18$; $n = 20$; $p = 0,003$) et de captures dans ce test que dans le test de prédation ($V = 14$; $n = 20$; $p = 0,01$) (**Fig. 4**). Les performances réalisées par les cannibales ne sont pas différentes entre le test de prédation et celui de cannibalisme (respectivement, $m = 0,34 \pm 0,29$ et $m = 0,21 \pm 0,31$; $n = 20$; $V = 26$; $p = 0,1$).

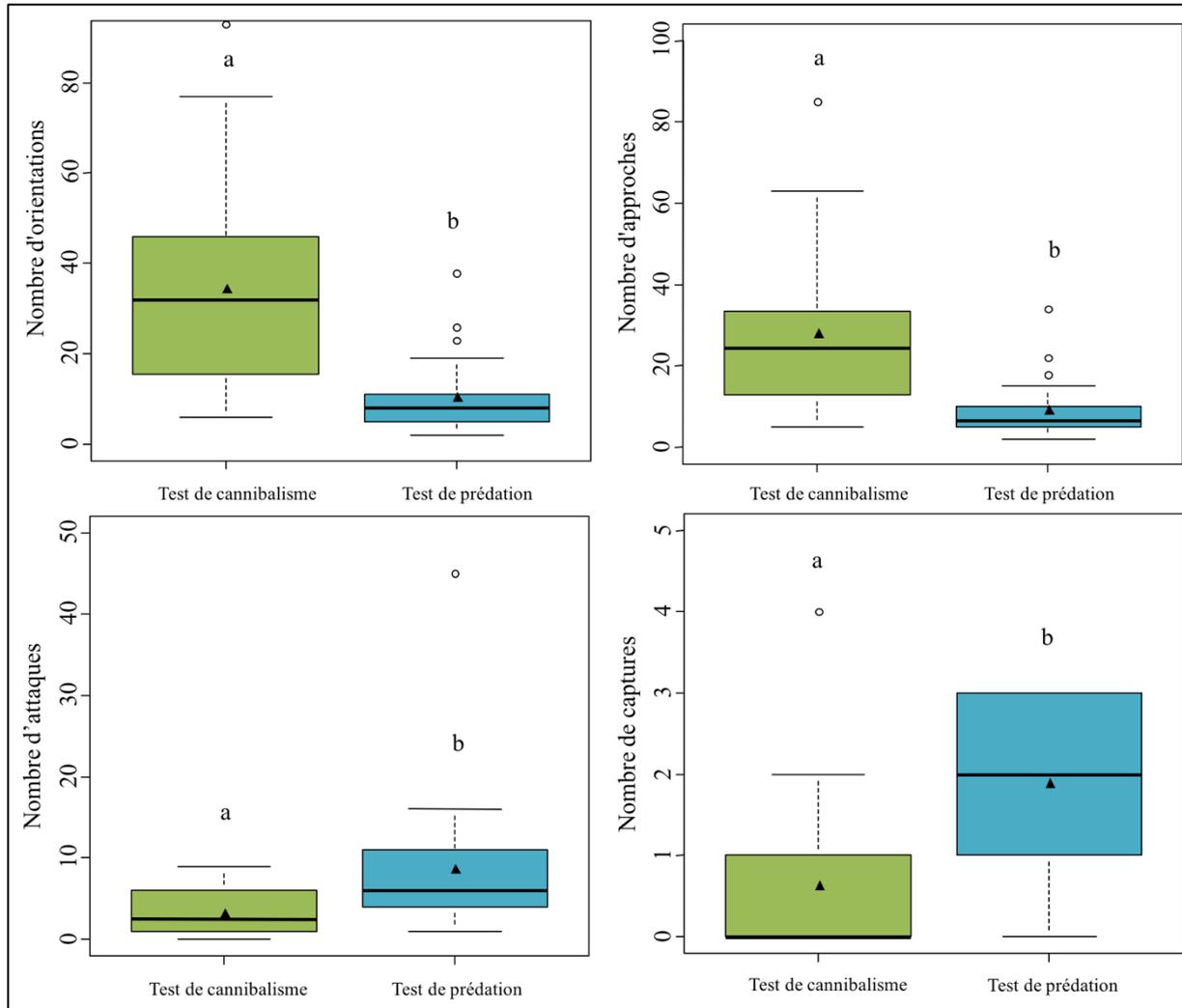


Figure 4. Comparaison des comportements des cannibales entre le test de cannibalisme et celui de prédation.

La ligne noire représente la médiane, le triangle noir représente la moyenne et les points blancs représentent les individus extrêmes. Les lettres différentes montrent une différence statistique à $p < 0,05$.

De plus, les cannibales réalisent significativement plus d'attaque en « S » dans le test de prédation que dans le test de cannibalisme (respectivement, $m = 7,3 \pm 6,9$ et $m = 2,5 \pm 2,5$; $n = 20$; $V = 9$; $p = 0,0008$) tandis que le nombre d'attaque « sans S » n'est pas différent entre le test de prédation ($m = 0,75 \pm 1,25$) et le test de cannibalisme ($m = 1,45 \pm 1,45$; $V = 25$; $n = 20$; $p = 0,5$).

V/ Discussion

Cette étude nous a permis de montrer un lien direct entre l'expression de comportements cannibales et celle de comportements prédateurs que l'on retrouve dans l'ichtyophagie chez le sandre. Premièrement, les cannibales sont capables de capturer des

proies et des congénères alors que les non-cannibales n'expriment quasiment pas de comportements de capture de congénères et peu de capture de proie. Deuxièmement, il y a une différence entre les cannibales et les non-cannibales au niveau des performances prédatrices. En effet, lors du comportement de prédation vis à vis de proies d'une autre espèce, les non-cannibales réalisent beaucoup d'orientations, d'approches et d'attaques pour très peu de captures alors que les cannibales réalisent moins d'orientations, moins d'approches et moins d'attaques mais sont plus performants dans la capture. En d'autres termes, lorsqu'un cannibale déclenche une séquence d'attaque, la capture est presque systématique, que ce soit une proie ou un congénère. Troisièmement, les cannibales ne sont pas plus performants dans le test de prédation que dans le test de cannibalisme. Ils réalisent plus d'orientations et d'approches avec un congénère qu'avec une proie, mais moins d'attaques et de captures. Dans la séquence, ils se comporteraient avec leurs congénères comme les non-cannibales le font avec des proies dans le test de prédation.

Le fourragement des piscivores se décompose en une séquence comportementale commune à toutes les espèces : la recherche, l'identification et la localisation (que nous avons paramétré en orientation puis approche), l'attaque, la capture et l'ingestion de la proie (Holling, 1965 ; Endler, 1991). L'acquisition de cette séquence apparaît comme nécessaire pour passer à l'ichtyophagie. Nous pouvons constater dans notre étude que, à l'âge où nous les avons testés, les non-cannibales ne maîtrisent pas complètement cette séquence contrairement aux cannibales. En effet, ils réalisent de nombreuses orientations, puis approches sans qu'elles soient suivies d'attaques ou lorsqu'ils réalisent des attaques, elles n'aboutissent pas à une capture. Il semblerait que les non-cannibales ne maîtrisent pas totalement la séquence de capture et qu'ils soient encore dans un processus d'essais-erreurs et donc, dans une phase d'apprentissage de la séquence comportementale, contrairement aux cannibales qui possèdent pleinement cette séquence. L'estimation de la distance efficace d'attaque pourrait être l'élément clé de cet apprentissage. Dans le quatrième chapitre de cette thèse, nous avons montré qu'il y aurait une distance optimale pour réussir une attaque. Les cannibales se situent chaque fois à bonne distance lorsqu'ils déclenchent leur attaque. Nous pouvons supposer qu'il y a un apprentissage de cette distance d'attaque qui se ferait lors de tentatives répétées du prédateur. L'estimation de cette distance met en jeu des capacités de perception de la proie qui ne sont pas les mêmes dans les deux groupes d'individus. En effet, nous avons montré (**Chapitre V**) que le développement des couches rétinienne et en particulier celles qui sont impliquées dans la vision en faible intensité (Ali et al., 1977 ; Dörner et al., 2007) et dans la perception des mouvements, sont plus développées au même

âge chez les cannibales que les non-cannibales. Avec cette précocité de développement les cannibales auraient plus de temps pour améliorer leurs performances prédatrices.

La différence de performance des cannibales dans le test de prédation comparée au test de cannibalisme pourrait s'expliquer dans le cadre de la théorie de la course aux armements (Abrams, 1986 ; Chapman et Partridge, 1996 ; Toledo et al., 2007). En effet, les poissons zèbre et les sandres n'ont pas les mêmes capacités pour se défendre face à un prédateur. Nous pouvons donc supposer que c'est pour cela que les cannibales font moins d'attaques et réussissent moins de captures dans le test de cannibalisme par rapport au test de prédation. Les congénères mis dans le test de cannibalisme ont le même âge que les cannibales testés, ils sont donc entre le stade L5 ou L6 (Ott et al., 2012), à ces stades les rayons épineux des nageoires dorsales et l'ensemble des nageoires sont développés et les dents sont déjà présentes. Pour le cannibale, il est plus risqué d'attaquer un congénère que d'attaquer une proie (poisson zèbre). En effet, on peut remarquer que les cannibales face à des congénères réalisent beaucoup d'orientations et d'approches, comme les non-cannibales dans le test de prédation avant de lancer une attaque. Même si les séquences pour attaquer et capturer un congénère ou une proie pour les cannibales semblent être les mêmes, il y a des différences quantitatives dans les actes exprimés qui montrent que les cannibales « reconnaissent » dans un congénère une proie potentiellement dangereuse. Ils optent donc pour une tactique qui leur fera courir moins de risque. Cela semble être confirmé par la différence de type d'attaque qu'il utilise dans les deux tests. En effet, pour attaquer les poissons zèbre, le cannibale maîtrise l'attaque en « S » et utilise majoritairement cette attaque pour capturer les proies. Par contre, il semblerait que pour attraper un congénère, le cannibale n'ait pas encore la maîtrise de la technique à utiliser. L'attaque en « S » est caractéristique des sandres attaquant du zooplancton et des invertébrés (Houde, 2001). Les individus cannibales et non-cannibales sont capables de réaliser ce type d'attaque, lorsqu'ils sont nourris avec des *Artémia* et ils l'utilisent pour les capturer. Pour attaquer des proies de type « poissons », les cannibales et les non-cannibales utilisent cette méthode d'attaque en « S » mais il semblerait que pour attaquer un congénère cette méthode ne soit pas suffisamment performante et qu'il faille passer à un autre type d'attaque, du type « affût-poursuite » (Turesson et al., 2002). Chez le sandre, cette transition vers ce type d'attaque apparaîtrait entre 35 et 40 jours post-éclosion (données personnelles). Notre résultat semble montrer que le cannibalisme serait lié à la mise en place d'un comportement ichtyophage efficace et non à la mise en place de la prédation qui apparaît dès que les individus sont capables de capturer des invertébrés avec une chasse « en S ». Dans le **chapitre IV** de cette thèse, il a été montré qu'au début du développement, les sandres

pouvaient être capables de capturer des *Artémia* mais ne pas être capables de capturer des proies de type « poisson ». Dans cette étude, nous montrons que tous les individus capables de capturer des proies de type « poissons » sont des individus potentiellement cannibales.

Pour conclure, le cannibalisme serait directement lié à la mise en place de comportements nécessaires à l'ichtyophagie. En effet, les individus capables de capturer une proie sont capables de capturer un congénère même si l'on peut constater que le degré de difficulté n'est pas le même. Dans le milieu naturel, le comportement de fourragement des poissons piscivores structure le réseau trophique avec des répercussions sur l'ensemble de la communauté et plus généralement de l'écosystème (Ranåker et al., 2014). Le cannibalisme, dans le milieu naturel apparaît comme un « canot de sauvetage » à une partie de la population lorsque les ressources alimentaires se font rares. Dans ce contexte, un individu doit être capable de capturer une proie pour pouvoir capturer un congénère. Dans un milieu d'élevage mono-spécifique, les ressources alimentaires ne sont pas rares car ils sont nourris quotidiennement. En revanche, nous pouvons assumer que face à une alimentation essentiellement composée de granulés, le cannibalisme apparaisse comme une nourriture alternative. Le sandre étant un prédateur piscivore, il semblerait que dès que la séquence comportementale nécessaire pour capturer une proie soit mise en place chez un individu, celui-ci acquiert la potentialité de devenir cannibale. Ce constat permettrait d'expliquer pourquoi certains auteurs concluent que dès que le cannibalisme est mis en place dans une population de sandre, celui-ci est irréversible (Baras et Jobling, 2002 ; Steinfeldt et al., 2015).

VI/ Références bibliographiques

- Abrams, P.A., 1986. Adaptive responses of predators to prey and prey to predators: the failure of the arms- race analogy. *Evolution* 40, 1229–1247.
- Ali, M.A., Ryder, R.A., Anctil, M., 1977. Photoreceptors and visual pigments as related to behavioural responses and preferred habitats of perches (*Perca spp.*) and pikeperches (*Stizostedion spp.*). *J. Fish. Res. Board Can.* 34, 1475–1480.
- Baras, E., Jobling, M., 2002. Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fish. *Aquaculture research* 33, 461–479.
- Chapman, T., Partridge, L., 1996. Sexual conflict as fuel for evolution. *Nature* 381, 189.
- Claessen, D., Van Oss, C., de Roos, A.M., Persson, L., 2002. The impact of size-dependent predation on population dynamics and individual life history. *Ecology* 83, 1660–1675.

- Dörner, H., Hülsmann, S., Hölker, F., Skov, C., Wagner, A., 2007. Size-dependent predator-prey relationships between pikeperch and their prey fish. *Ecology of Freshwater Fish* 16, 307–314. doi:10.1111/j.1600-0633.2006.00223.x
- Endler, J.A., 1991. Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vision research* 31, 587–608.
- Holling, C.S., 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada* 97, 5–60.
- Houde, E.D., 2001. Fish larvae. In: *Encyclopedia of Ocean Sciences* (Ed. Steele, J.H., Turekian, K.K. and Thorpe, S.A.). pp. 928-938. London: Academic Press.
- Kohlmeier, C., Ebenhöf, W., 1995. The stabilizing role of cannibalism in a predator-prey system. *Bulletin of Mathematical Biology* 57, 401–411.
- Krebs, J.R., Davies, N.B., 2009. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. John Wiley & Sons.
- MacArthur, R.H., Pianka, E., 1966. On optimal use of patchy environment. *The American Naturalist* 100, 603–609.
- Ott, A., Löffler, J., Ahnelt, H., Keckeis, H., 2012. Early development of the postcranial skeleton of the pikeperch *Sander lucioperca* (Teleostei: Percidae) relating to developmental stages and growth. *J. Morph.* 273, 894–908. doi:10.1002/jmor.20029
- Persson, A., Brönmark, C., 2008. Pikeperch *Sander lucioperca* trapped between niches: foraging performance and prey selection in a piscivore on a planktivore diet. *Journal of Fish Biology* 73, 793–808. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.01956.x
- Polis, G.A., 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 225–251.
- Ranåker, L., Persson, J., Jönsson, M., Nilsson, P.A., Brönmark, C., 2014. Piscivore-Prey Fish Interactions: Mechanisms behind Diurnal Patterns in Prey Selectivity in Brown and Clear Water. *PLoS ONE* 9, e102002. doi:10.1371/journal.pone.0102002
- Steenfeldt, S., 2015. Culture Methods of Pikeperch Early Life Stages, in: *Biology and Culture of Percid Fishes*. Springer, pp. 295–312.
- Toledo, L.F., Ribeiro, R.S., Haddad, C.F.B., 2007. Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology* 271, 170–177. doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00195.x

Turesson, H. akan, Persson, A., Brönmark, C., 2002. Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. Ecology of Freshwater Fish 11, 223–233.

Bilan de la Partie III

Cette troisième partie avait pour but de tester les deux hypothèses émises dans le cadre de cette thèse. La première étant l'existence d'un lien entre personnalité et cannibalisme et la seconde l'existence d'un lien entre cannibalisme et mise en place du comportement piscivore.

Le **chapitre V** a permis de démontrer qu'il n'y avait pas de lien entre des traits de personnalité et le cannibalisme. En effet, les cannibales ne sont pas caractérisés par des traits comportementaux particuliers liés à la personnalité. En revanche, il semblerait que les cannibales aient de meilleures capacités visuelles (caractérisées par une épaisseur plus importante de la couche nucléaire interne et de la couche cellulaire ganglionnaire) leur permettant une meilleure intégration des informations sur les couleurs, les formes et les mouvements. De plus, nous avons montré qu'il n'y a pas de différence de profil morphologique entre les cannibales et le reste de la population.

Dans le **chapitre VI**, nous avons démontré l'existence d'un lien direct entre le cannibalisme et la mise en place du comportement piscivore. Nous avons mis en évidence que les cannibales ou les non-cannibales face à une proie ou face à un congénère utilisent la même séquence comportementale mais que les cannibales sont des prédateurs plus performants que les non-cannibales. En effet, face à une proie ou face à un congénère, les non-cannibales réalisent beaucoup plus d'orientations, d'approches, d'attaques que les cannibales mais sont moins performants dans la capture. En revanche, l'attaque d'un congénère même pour un cannibale ne semble pas sans difficulté. En effet, en comparant les comportements dans le test de prédation et dans le test de cannibalisme, les cannibales réalisent beaucoup d'orientations, d'approches et d'attaques sans forcément réussir à chaque fois à capturer le congénère. Il semblerait que ce succès dépende d'une transition d'un type d'attaque en « S » vers une attaque « sans S » qui est classiquement utilisée dans la capture de proies de type « poisson ».

En conclusion, les cannibales sont de meilleurs prédateurs grâce à l'acquisition de nouvelles tactiques d'attaques et aussi à de meilleures capacités visuelles.

DISCUSSION GENERALE

I/ Rappel des objectifs et plan de la discussion

En aquaculture, le cannibalisme est un des principaux points de blocage de l'élevage de très nombreuses espèces (Naumowicz et al., 2017). C'est pour cela que depuis plusieurs années, il y a une augmentation importante du nombre de publications se concentrant sur son étude. Au cours des dernières décennies, il a été mis en évidence que certains facteurs (biotiques, abiotiques ou encore alimentaires) pouvaient influencer directement le taux de cannibalisme (cf. synthèses pour les Téléostéens en général : Naumowicz et al., 2017 ; Pereira et al., 2017 et pour les larves : Hecht et Pienaar, 1993 ; Baras, 2012). Chez le sandre, il a ainsi été démontré que la densité, ou encore le début du sevrage pouvaient influencer sur le taux de cannibalisme. En effet, bien que Mamcarz et al. (1997) aient mis évidence que la densité n'a pas d'influence sur le taux de cannibalisme, Molnár et al. (2004) montrent que le taux de cannibalisme est plus élevé avec une forte densité. Concernant le sevrage, Kestemont et al. (2007) ont démontré qu'avec un sevrage précoce, le taux de cannibalisme diminue. Le problème est qu'en condition d'élevage, tous les facteurs sont en interaction. Par conséquent, avant de tester l'hypothèse que le cannibalisme résulterait chez le sandre de différences comportementales, nous avons, tout d'abord, voulu vérifier que le cannibalisme n'était pas influencé uniquement par certaines combinaisons de facteurs d'élevage. Dans le **chapitre II**, nous avons démontré que plusieurs combinaisons de facteurs biotiques (environnementaux), alimentaires (nutritionnels) et abiotiques (populationnels) n'avaient pas d'influence significative sur le taux et sur la chronologie du cannibalisme. Ainsi nous avons été amenés à tester des hypothèses alternatives complémentaires et non exclusives basées sur des variables individuelles, pouvant expliquer le cannibalisme : (i) le cannibalisme serait lié à la personnalité de l'individu et/ou (ii) il serait lié à la mise en place du comportement ichtyophage au cours du développement.

Cette discussion sera divisée en quatre parties. Premièrement, nous nous proposons de discuter les termes utilisés pour définir la personnalité et ses relations avec la notion de syndrome comportemental afin de préciser le cadre conceptuel de nos expérimentations. En effet, à l'issue de cette thèse, nous sommes arrivés à la conclusion que certains termes utilisés au début n'étaient pas adéquats par rapport à la méthodologie effectivement utilisée. Deuxièmement, nous proposons d'apporter une réflexion sur l'absence de liens entre cannibalisme et personnalité chez le sandre, en revisitant le triangle des hypothèses que nous avons proposé dans les objectifs. Troisièmement, nous proposons de conclure sur nos résultats en les intégrant à la littérature existante, et quatrièmement, nous proposerons une

perspective à ce travail en exploitant le résultat majeur de cette thèse : le lien entre le cannibalisme et l'ichtyophagie.

II/ Sémantique et ajustement des termes utilisés au cours de la thèse

Premièrement, nous voulions tester le lien possible entre cannibalisme et personnalité. Cependant, au préalable, il était nécessaire de s'assurer qu'il était effectivement possible de mettre en évidence la personnalité chez des juvéniles de sandre. Nous avons expliqué dans l'introduction de ce manuscrit que la personnalité était un concept complexe décrit à l'aide de différents mots souvent considérés comme synonymes alors qu'ils ne le sont peut-être pas. Depuis plusieurs années, de nombreux articles sont publiés afin d'expliquer les différences entre les termes et l'intérêt de leur existence (Stamps et Groothuis, 2010 ; Uher, 2011 ; MacKay et Haskell, 2015). Plusieurs synthèses bibliographiques définissent la personnalité comme l'existence de différences comportementales entre les individus, qui sont stables à travers le temps et les contextes (Dall et al., 2004 ; Dingemanse et Réale, 2005 ; Réale et al., 2007 ; Biro et Stamps, 2008 ; Dingemanse et al., 2009 ; Toms et al., 2010 ; Uher, 2011). Ces différences représenteraient la variabilité du phénotype comportemental. Cependant, à l'échelle expérimentale, plusieurs études utilisent la même définition de personnalité sans tester les comportements dans le temps ou quand cela est fait, c'est avec un laps de temps très court entre les tests (par exemple : Kurvers et al., 2009 ; Jones et Godin, 2010 ; Naguib et al., 2011 ; Mella et al., 2015 ; Pasquet et al., 2015). On peut alors s'interroger : est-ce que la stabilité des comportements est vraiment testée dans le temps (pour de nombreuses espèces, la réponse est clairement non) et surtout comment les résultats peuvent-ils être interprétés au regard de la durée de vie de l'espèce ? En effet, une ou deux semaines d'écart ou même un ou deux jours pour réaliser des tests comportementaux doivent être relativisés par rapport à la durée de vie de l'animal avant de pouvoir conclure que les différences comportementales sont stables dans le temps. Il est néanmoins important de préciser qu'en pratique, au vu du taux de survie très faible chez les poissons, surtout lors des premiers stades de vie, cela impliquerait de tester dès le début de l'expérimentation, un très grand nombre d'individus pour être sûr, quelques mois plus tard, d'avoir un nombre suffisant d'individus pour une analyse statistique de leur personnalité. Pour pallier ce problème de répétabilité dans le temps, il serait nécessaire de définir pour chaque espèce ou au moins pour des espèces ayant une histoire de vie similaire, une (ou des) étape(s) de validation du délai suffisant entre les tests permettant de confirmer (ou non) une constance des différences comportementales au cours du temps (Réale

et al., 2010). Récemment, quelques auteurs ont modifié la définition de la personnalité en indiquant que les différences comportementales individuelles devaient être stables dans le temps et/ou à travers les contextes (Smith et Blumstein, 2008 ; Stamps et Groothuis, 2010 ; Carter et al., 2012). Cependant, cette définition ne semble pas faire consensus au sein de la communauté scientifique. En effet, à titre d'exemple, après une recherche (moteur de recherche = « google scholar »), avec les mots clés suivants : personality = behaviours stable « across time **and/or** across context », seuls 17 résultats sortent positifs avec les possibilités (et/ou) alors que 1360 résultats sortent avec les mots clés suivants : personality = behaviours stable « across time **and** context ». Pour la majorité de la communauté scientifique, l'application du concept de personnalité n'est valable que si cette dernière a été testée à travers les contextes et aussi dans le temps. De plus, les définitions sont souvent mal interprétées. Par exemple, Nyqvist et al. (2013) définit la personnalité de la manière suivante : « *The occurrence of animal personalities, where individuals in a population vary consistently in their behaviour through time **or** across contexts* » en citant comme référence Bell et al. (2009), qui elle donne comme définition de la personnalité « [...] *personality* [...] *refer to behavioural consistency through time **and** across situations* ».

Par conséquent, après des lectures attentives, des recherches bibliographiques et la confrontation de nos propositions face aux pairs du domaine lors de la soumission d'articles, nous avons constaté que le travail réalisé dans le **chapitre III** ne correspondait pas au concept de « personnalité » car nous n'avons pas testé la stabilité des différences comportementales dans le temps. En effet, nous n'avons jamais vérifié qu'il existait une constance dans le temps de traits comportementaux liés à la personnalité. En revanche, nous avons testé des corrélations entre différents traits comportementaux obtenus dans le cadre de contextes différents. Une telle analyse des liens entre comportements en fonction des contextes renvoie directement à la définition de « syndromes comportementaux » qui sont une suite de comportements corrélés entre eux à travers différentes situations ou différents contextes en prenant en compte l'ensemble des individus d'une population (Sih et al., 2004a ; Bell, 2007 ; Dingemanse et al., 2007 ; Réale et al., 2010). Par conséquent, nous avons décidé d'utiliser le concept de syndromes comportementaux plutôt que celui de personnalité dans le **chapitre III**. Ainsi par rapport aux objectifs initiaux de cette thèse, le sommet « personnalité » du triangle décrits dans la partie « Objectifs » a été modifié en « syndromes comportementaux » ; terme qui s'est avéré plus adapté aux tests et aux analyses réalisées dans ce travail (**Figure 20**).

En termes de résultats, nous avons montré qu'il était possible de mettre en évidence des syndromes comportementaux chez les juvéniles de sandre. En effet, après avoir comparé les

résultats obtenus dans trois tests comportementaux (labyrinthe en croix, test en dyade et test de contention), nous avons montré l'existence de corrélations entre les comportements analysés dans deux des trois tests (labyrinthe en croix et test en dyade).

Maintenant, si nous remplaçons cette modification de terme dans le déroulement de la thèse, nous nous apercevons qu'elle apparaît après l'expérimentation du **chapitre V**. En effet, l'expérimentation du **chapitre III** a été réalisée en 2015 et pour nous, les résultats montraient clairement une personnalité chez les juvéniles de sandre. La possibilité de mettre en évidence cette personnalité chez les juvéniles de sandre rendait alors possible de tester l'hypothèse d'un lien entre cannibalisme et personnalité (cf. « objectifs »). Nous avons donc testé l'existence possible d'un lien entre cannibalisme et personnalité en 2016, soit avant le retour des commentaires de la part de pairs sur l'article issu de l'expérimentation de 2015. Par conséquent si pour le **chapitre III**, nous avons pu remplacer le terme personnalité par celui de syndrome comportemental, pour le **chapitre V**, nous avons maintenu ce terme de personnalité car initialement c'est celui qui avait été choisi et l'analyse statistique utilisée dans ce chapitre se réfère à ce dernier et non à celui de syndrome comportemental. Il serait maintenant intéressant de refaire cette analyse dans le cadre de cette nouvelle approche et de regarder la répartition des individus cannibales et des « témoins » en fonction des corrélations entre traits comportementaux.

Deuxièmement, nous avons émis, au début de cette thèse, l'hypothèse que le cannibalisme pourrait être lié à la prédation. Pourtant après l'analyse de la littérature et l'observation des larves de sandre, il semblerait que le comportement de prédation apparaisse avant même le cannibalisme. Le cannibalisme ne serait pas lié directement au comportement prédateur mais à la mise en place d'un comportement prédateur particulier : l'ichtyophagie. En effet, les larves de sandre, dès quatre jours post-éclosion sont capables de capturer et de consommer du zooplancton (Schram et Philipsen, 2003 ; Hamza et al., 2008). Cette capture de zooplancton (par exemple, les *Artémia*) requiert une méthode de chasse particulière : la chasse en « S » (Houde, 2001). Le comportement prédateur se met donc en place dès le début du stade larvaire et n'est pas synonyme du comportement piscivore. Les larves passent d'un régime zooplanctonophage à un régime ichtyophage impliquant un comportement piscivore. Nous nous sommes alors demandés si le comportement de chasse en « S » classiquement utilisé face au zooplancton était toujours utilisé face aux proies de type « poisson » ou si ce comportement évoluait avec la transition alimentaire. Le cannibalisme étant un comportement ichtyophage, nous nous sommes alors concentrés sur la mise en place du comportement

piscivore. C'est pour cette raison que nous avons décidé de remplacer le sommet du triangle « prédation » par « ichtyophagie ». (**Figure 20**).

Au vu de nos résultats, nous avons montré qu'il existait une mise en place différentielle de l'ichtyophagie entre les individus. Dans le **chapitre IV**, nous avons ainsi démontré que les individus peuvent mettre en place l'ichtyophagie entre 23 et 44 jours post-éclosion (au regard des températures appliquées dans ce chapitre) soit entre $390^{\circ}\text{C}\cdot\text{J}^{-1}$ et $800^{\circ}\text{C}\cdot\text{J}^{-1}$. Mais à partir de 44 jours post-éclosion, tous les individus sont capables de capturer une proie de type « poisson », donc d'être ichtyophages. En outre, nous avons montré chez les larves de sandre des corrélations entre les traits comportementaux impliqués dans l'analyse des syndromes comportementaux (activité et temps passé aux côtés de congénères) et les capacités prédatrices piscivores. Ceci confirme chez le sandre, que la personnalité est fortement liée aux comportements d'exploitation des ressources comme chez de nombreuses espèces (Cutts et al., 1998 ; Cutts et al., 2001 ; Øverli et al., 2007 ; Wilson et McLaughlin, 2007 ; Kurvers et al., 2009 ; Revelle et al., 2010 ; Guenther et al., 2014 ; Patrick et Weimerskirch, 2014 ; Ferrari et al., 2015 ; Mella et al., 2015) (**Figure 20**).

En conclusion, les objectifs ont été rédigés en fonction de la littérature connue pour l'ensemble du règne animal. En théorie, les hypothèses émises pour le sandre auraient pu être émises pour d'autres espèces cannibales chez les poissons. Grâce à nos expérimentations, nous avons confirmé ou infirmé ces hypothèses chez une espèce prédatrice, cannibale. Après avoir effectué quelques changements au niveau des termes utilisés par rapport à ceux initialement choisis dans la partie « objectifs », l'hypothèse 1 (axe 1) a été infirmée (**Figure 20**). En effet, nous n'avons pas montré de liens directs entre le cannibalisme et les traits comportementaux étudiés au travers de la personnalité. En revanche, l'hypothèse 2 (axe 2) a été confirmée. En effet, nous avons montré un lien direct entre le cannibalisme et l'ichtyophagie chez le sandre (**Figure 20**).

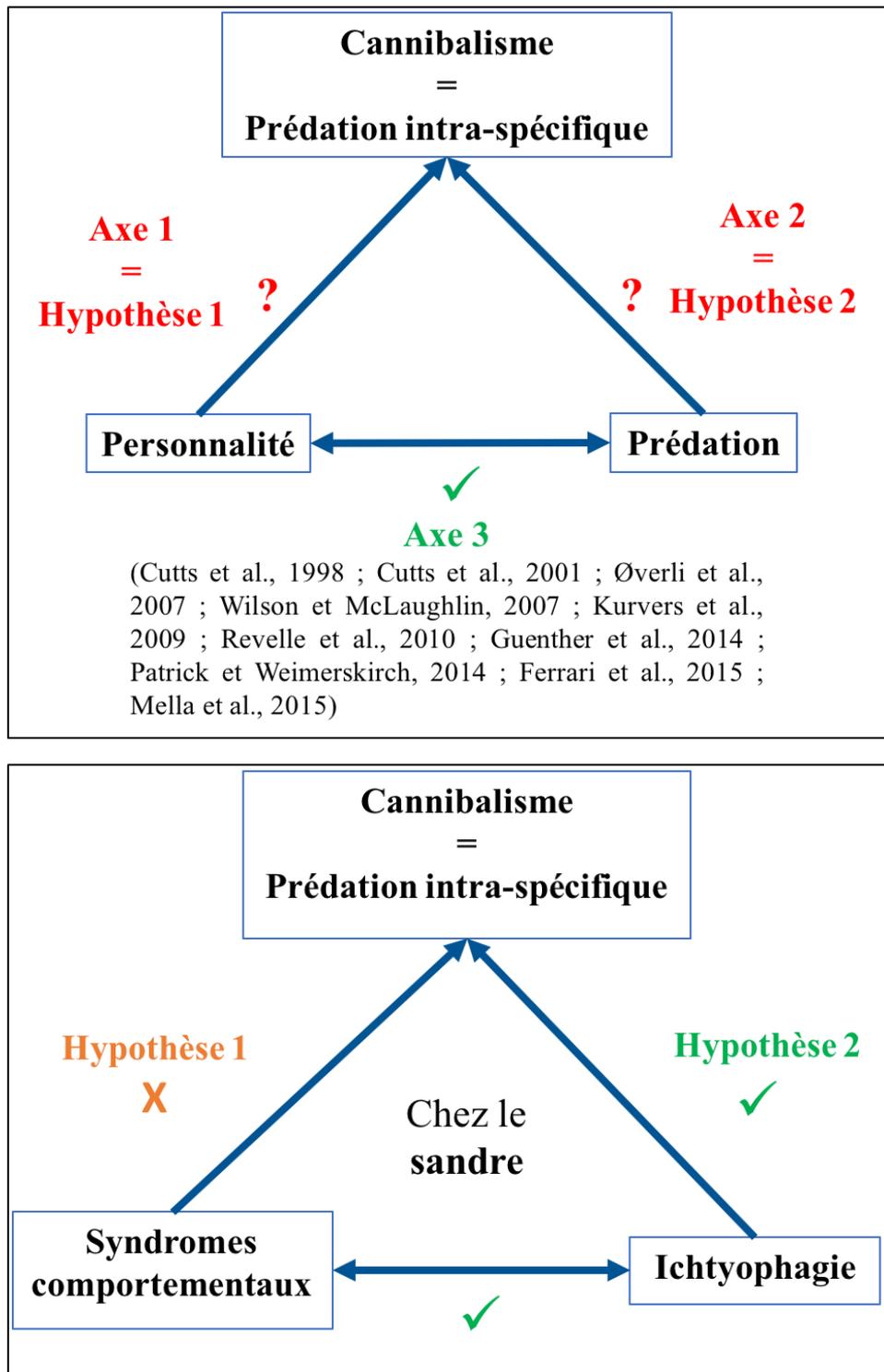


Figure 20. Schéma montrant l'évolution sémantique au cours de la thèse entre l'introduction et la discussion.

Le schéma du haut est un rappel du triangle des objectifs évoqué dans la partie « objectifs » de la thèse. Le schéma du bas est l'évolution du triangle suite aux résultats obtenus au cours de la thèse. Les éléments en rouge montrent les hypothèses de départ qui étaient à confirmer ou à infirmer. Les éléments en vert montrent ce qui a été validé chez le sandre et en orange ce qui a été infirmé chez le sandre.

III/ Le cannibalisme est lié à des traits comportementaux caractérisant l'ichtyophagie

Les capacités prédatrices sont directement liées à certains traits de personnalité chez de nombreux animaux (cf. bibliographie de l'axe 3 ; **Figure 20**). Nous avons donc émis une première hypothèse chez le sandre que le cannibalisme, étant une prédation intra-spécifique, serait lié à la personnalité. Cependant, dans le **chapitre V**, nous n'avons pas réussi à montrer de différences de traits de personnalité entre les cannibales et des individus « témoins » pris au hasard dans la population. Un tel résultat pourrait être expliqué par un possible biais méthodologique. En effet, nous ne savions pas exactement si parmi les individus pris au hasard, nous n'avions pas capturé à la fois des individus cannibales et non-cannibales. Cependant, le taux de cannibalisme chez le sandre est compris entre 7 et 30 % (Molnár et al., 2004 ; Kestemont et al., 2007 ; Szczepkowski et al., 2011), donc, en prenant des individus au hasard au sein d'une population, la proportion de cannibales est faible. De plus, le comportement cannibale étant tellement particulier que les individus cannibales auraient dû présenter des réponses comportementales très différentes par rapport au reste de la population. Par conséquent, l'absence de lien entre cannibalisme et personnalité ne peut donc pas être expliquée par un biais méthodologique. Comment expliquer alors que le cannibalisme qui est une prédation intra-spécifique (Polis, 1981) ne soit pas lié à la personnalité, alors que celle-ci est liée au comportement prédateur (**chapitre IV**) ?

Nous pouvons émettre l'hypothèse que le cannibalisme ne reposerait pas sur la même séquence comportementale que la prédation d'une proie de type « poisson ». Nous avons vu dans l'introduction de cette thèse, que la prédation était constituée d'une suite d'actes comportementaux : recherche de la proie, orientation, approche, attaque, capture puis ingestion. Dans le **chapitre I** et **VI**, nous avons démontré que qualitativement la séquence comportementale était la même pour le cannibalisme et l'ichtyophagie. Pour résumer, nous avons démontré que les items comportementaux utilisés pour la capture des proies « poissons » et des congénères ne seraient pas différents mais que les cannibales seraient plus performants dans la capture qu'un non-cannibale aussi bien face à une proie que face à un congénère. Par conséquent, la mise en place de la séquence comportementale reposerait sur des capacités d'apprentissage qui seraient différentes entre les cannibales et les non-cannibales. Chez le sandre, il semblerait que la capacité de capturer un congénère repose sur l'acquisition d'une nouvelle tactique de capture : la position d'attaque « sans S ». En effet,

nous avons décrit dans le **chapitre VI**, que l'attaque en « S », ne serait pas performante pour capturer un congénère. Si ce type d'attaque semble adéquat pour capturer une proie de type « *Artémia* » ou « poisson », nous avons remarqué que face à un congénère, le cannibale utilisait aussi bien l'attaque en « S » que l'attaque directe « sans S » donc sans un temps d'arrêt que nécessite la position en « S ». Ce résultat semblerait montrer qu'une transition d'un type d'attaque vers un autre soit nécessaire et soit lié à une transition alimentaire. Cette transition alimentaire a déjà été référencée de nombreuses fois chez les Téléostéens : l'Achigan à grande bouche (Olson, 1996 ; Garcia-Berthou, 2002), la Gambusie (Garcia-Berthou, 1999), le Crapet-soleil (Garcia-Berthou et Moreno-Amich, 2000), le brochet (Hart et Hamrin, 1988), la perche (Heermann et Borcharding, 2012) ou le sandre (Persson et Brönmark, 2002) et s'accompagne généralement d'une transition comportementale, particulièrement chez le sandre (Persson et Brönmark, 2002 ; Graeb et al., 2005). Le changement de comportement se réalise généralement au changement de proies : des invertébrés aux poissons. Cette transition comportementale est nécessaire chez le sandre pour capturer un congénère. Sur le long terme, l'attaque « sans S » encore appelée chasse de type « affût-poursuite » sera adoptée par le sandre lorsqu'il devient piscivore. D'un point de vue comportemental, cette transition est tout à l'avantage du prédateur. En effet, la position en « S » implique que le prédateur s'arrête à une certaine distance de sa proie, se positionne et se propulse. La distance d'attaque doit être très précisément évaluée. Toute erreur d'évaluation entraîne un échec. Dans le **chapitre IV**, nous avons montré qu'une distance trop courte ou trop longue face à une proie entraînait un échec pour le prédateur. Par contre, avec une position d'« affût-poursuite », il n'y a pas d'arrêt du prédateur lui permettant d'ajuster la distance qui le sépare de la proie. Par ailleurs, le succès de l'attaque est extrêmement dépendant du comportement de la proie. Nous avons observé, que si la proie se déplace au même moment que le prédateur a formé le « S », il n'est plus possible pour lui de se déplacer ou de réajuster son axe d'attaque pour se réaligner avec la proie. En revanche, l'attaque « sans S » apparaît comme plus adaptative pour le prédateur. Cependant, attaquer une proie en mouvement et une proie à l'arrêt ne demande pas la même gestion d'informations pour le prédateur. L'adoption d'un comportement plus « complexe » comme l'affût-poursuite par rapport à la position en « S » nécessite l'intégration d'informations, en particulier sur le mouvement des proies. Dans le **chapitre V**, nous avons montré que les cannibales avaient des capacités visuelles différentes par rapport aux autres individus de la population. La couche rétinienne permettant une intégration précise d'informations de leur environnement, en particulier la détection de mouvement, est plus épaisse chez les cannibales.

Les cannibales développent des techniques de chasse que les autres individus n'ont pas encore acquises. En effet, ils utilisent une nouvelle méthode de chasse plus précocement par rapport au reste de la population. Il est à noter que le développement de ces nouvelles méthodes va de pair avec le développement de nouvelles capacités visuelles (perception du mouvement). Les cannibales sont donc des individus de la population qui semblent avoir un développement plus rapide que les autres individus. Mais si un développement plus précoce ou plus rapide des cannibales peut expliquer leur statut (ils passent plus rapidement à une alimentation ichtyophage dû à l'apprentissage d'une nouvelle tactique de capture, à des caractéristiques anatomiques et peut être physiologiques adaptés), il ne faut pas oublier que le couple prédateur-proie est composé de deux éléments : le prédateur et la proie. Nous avons vu comment le prédateur peut évoluer pour devenir un cannibale, mais les proies ne sont pas équivalentes. Une proie « poisson » reste une proie et l'approche d'un prédateur modifie son comportement. Face à un prédateur, une proie peut avoir différentes techniques pour éviter ou fuir un prédateur. Ces techniques peuvent reposer sur des stratégies populationnelles (Landeau et Terborgh, 1986 ; Pitcher et Parrish, 1993) ou sur des comportements individuels (Eaton et DiDomenico, 1986 ; Sakakura et Tsukamoto, 1996). Quoiqu'il en soit, le prédateur doit activement rechercher ses proies et la séquence comportementale pour la capturer doit être adaptée aux comportements d'évitement des proies. Par contre, la situation pourrait être différente dans le cas du cannibalisme qui se produit dans un groupe de conspécifiques. Les comportements de fuite ou d'évitement des prédateurs ne devraient pas exister au sein d'un groupe composé de conspécifiques lié par des relations sociales. Il serait donc nécessaire pour un cannibale, de mettre en place une tactique différente pour capturer un congénère par rapport à une proie. Ainsi, qu'un individu soit « téméraire » ou « timide », l'apprentissage de cette tactique serait totalement indépendant de la personnalité, ce qui expliquerait l'absence de lien entre cannibalisme et personnalité. En effet, le cannibalisme serait dépendant des capacités visuelles du cannibale et de l'acquisition de nouvelles tactiques d'attaque, dues à l'absence de comportement de type « proie » des congénères. En condition d'élevage monospécifique, les cannibales pourraient rapidement acquérir une technique très efficace pour la capture de congénères et peut-être se « désintéresser » de l'aliment sec sous forme de granulé qui leur est distribué.

Pour conclure, il serait pertinent d'étendre le travail sur les mécanismes qui au cours du développement font que l'acquisition de capacités perceptives des larves et juvéniles de sandre diffère entre les individus. De plus, il serait pertinent d'accentuer l'étude

comportementale en confrontant des populations de larve de sandre à des proies potentielles en condition d'élevage. En effet, nous avons analysé les réponses comportementales des cannibales et d'individus non-cannibales dans des tests ne comprenant qu'un nombre limité de proies (3) et qui plus est des proies ne correspondant pas à des proies naturelles. Il serait donc intéressant de tester les larves et juvéniles de sandre en présence ou non de proies potentielles et de comparer les tactiques de capture utilisées dans un contexte de mixité d'espèce par rapport à un élevage classique mono-spécifique. Cette mixité permettrait de vraiment savoir si l'apprentissage des tactiques de capture est le même face à une proie « poisson » ou face à congénère.

IV/ Conclusions : pertinence de l'étude de la variabilité individuelle en élevage

Ce travail a permis une meilleure compréhension du cannibalisme d'un point de vue comportemental. En effet, en larviculture, le cannibalisme a souvent été étudié en considérant les effets de facteurs d'élevage, comme des facteurs biotiques (la densité, l'hétérogénéité de taille), abiotiques (l'intensité lumineuse, la température, la présence d'abris) ou encore l'effet social du groupe (Hecht et Pienaar, 1993 ; Baras, 2012 ; **Figure 21**). La principale conséquence de ces facteurs est une influence sur l'hétérogénéité de taille et cette hétérogénéité impacte directement le cannibalisme. Ces expériences ont été menées dans un but de mettre en évidence des facteurs permettant de limiter (ou arrêter totalement) le cannibalisme en aquaculture (**Figure 21**). Les études précédentes se sont concentrées sur l'influence des contraintes extrinsèques sur le cannibalisme, mais jusqu'à présent, à notre connaissance, aucune étude n'avait recherché l'origine du cannibalisme dans d'éventuelles différences comportementales entre individu. Cela peut être dû à la difficulté d'analyser simultanément le comportement, la morphologie et l'anatomie sur les premiers stades de vie qui sont très difficiles à maintenir en élevage (mortalité importante, sensibilité élevée aux fluctuations physico-chimiques) et à étudier (petite taille, pigmentation faible). En proposant une étude à l'échelle comportementale basée sur la variabilité interindividuelle, cette thèse a permis d'apporter un regard nouveau sur la manière d'aborder le cannibalisme (**Figure 21**). En effet, si nous intégrons nos résultats aux résultats connus dans la littérature, d'un point de vue phénotypique, l'expression du comportement piscivore est directement liée à l'expression du cannibalisme tandis que nous n'avons pas trouvé de lien direct entre la personnalité et le cannibalisme (**Figure 21**). De plus, à l'inverse des facteurs environnementaux ou de l'effet du groupe, la mise en place de l'ichtyophagie semble être directement en lien avec le

cannibalisme, sans présenter de relations avec l'hétérogénéité de taille. Le cannibalisme est donc lié à la capacité individuelle de mettre en place précocement l'ichtyophagie. En effet, un individu maîtrisant la séquence comportementale (apprise dès la consommation *d'Artémia*) nécessaire à l'attaque et la capture d'une proie, devra également intégrer les différentes tactiques de capture en fonction du type de proies proposées. Les capacités d'apprentissage de ces nouvelles tactiques de capture vont de pair avec des modifications anatomiques, morphologiques et physiologiques permettant le développement de nouveaux comportements. Les larves de sandre passant plus précocement à l'ichtyophagie sont aussi celles qui développent plus précocement des aptitudes physiques, telle que la vision par rapport aux autres de même âge : ceci souligne l'importance de la variabilité interindividuelle dans une population. Les cannibales seraient des prédateurs ichtyophages précoces par rapport aux autres même si tous les individus d'une même cohorte peuvent potentiellement devenir cannibale à un moment ou à un autre. Ce résultat montre la nécessité de prendre en compte la variabilité interindividuelle dans l'élevage d'espèces piscicoles. En effet, la variabilité comportementale existante entre les individus de la même cohorte, apparaît comme un facteur majeur dans la régulation du cannibalisme en milieu contrôlé.

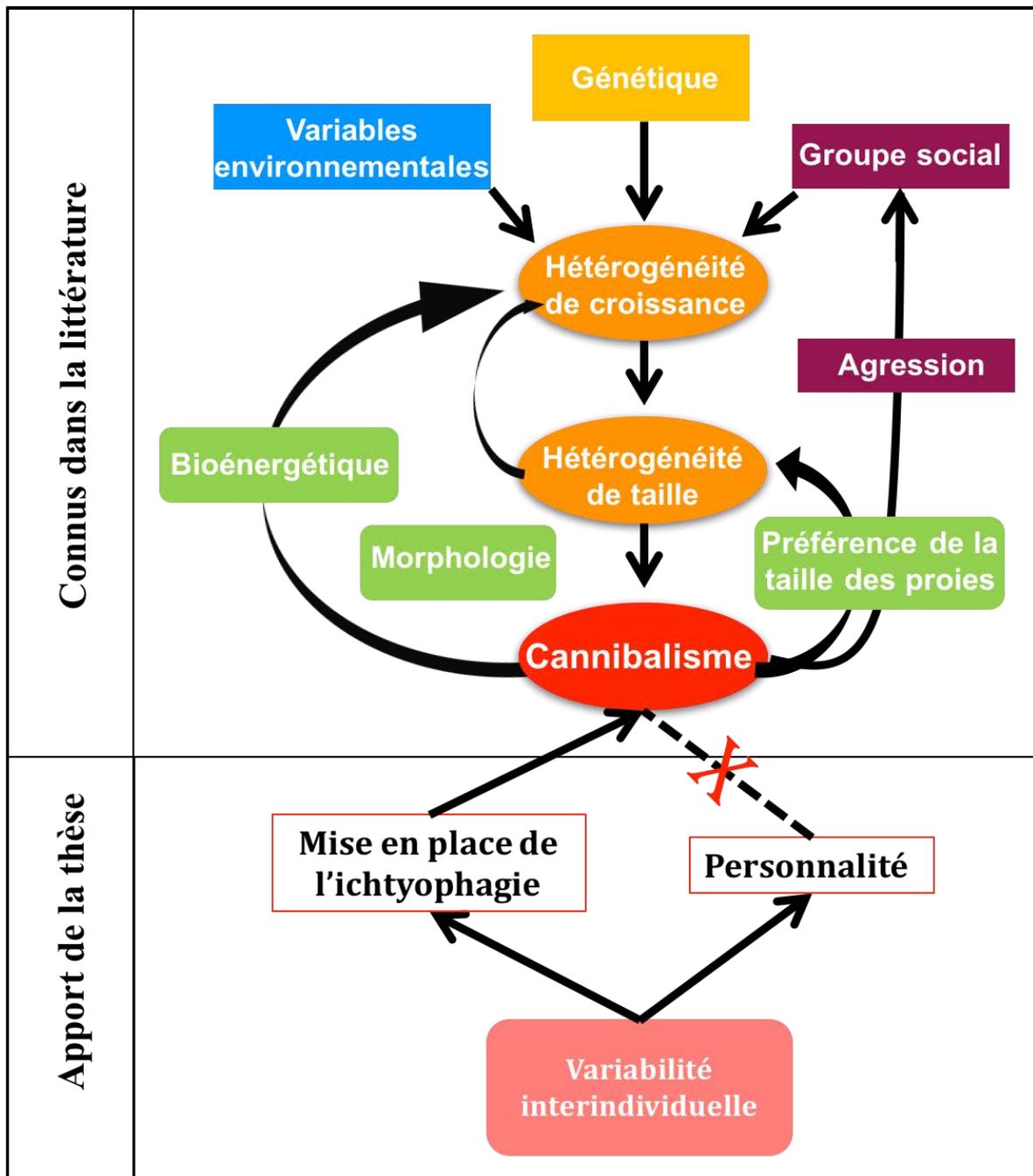


Figure 21. Principaux facteurs expliquant le cannibalisme en larviculture.
 Adaptée d'après Hecht et Pienaar, 1993 ; Baras, 2012.

V/ Perspectives

Nous avons montré, chez le sandre, que le cannibalisme serait lié à la mise en place précoce du comportement piscivore. En effet, d'un point de vue comportemental, les individus qui n'étaient pas capables de capturer une proie de type « poissons », n'étaient pas capables également de capturer un congénère et qu'inversement les cannibales étaient de meilleurs prédateurs que les non-cannibales. Quelles pourraient être les conséquences de ces résultats sur une éventuelle régulation du cannibalisme en milieu d'élevage ?

Depuis longtemps, les chercheurs et les pisciculteurs ont mis en place des techniques pour tenter de réguler le cannibalisme comme la synchronisation des pontes ou le tri par la taille (Naumowicz et al., 2017). La synchronisation des pontes a toujours joué un rôle important chez plusieurs espèces de poisson car elle permet de maintenir un stock homogène avec une hétérogénéité de taille limitée (Naumowicz et al., 2017). Pour autant, le cannibalisme de type I n'est pas limité par l'hétérogénéité de taille (Ribeiro et Qin, 2015b) et donc, même avec un stock homogène et un tri par la taille, le cannibalisme de type I pourrait se maintenir. De plus, même en synchronisant les pontes, il suffit d'un infime décalage dans l'éclosion pour que l'hétérogénéité apparaisse et que le cannibalisme se mette en place chez des espèces prédatrices (Naumowicz et al., 2017). En effet, chez la dorade, l'émergence du cannibalisme serait majoritairement liée au développement de dents (Baras et al., 2000a, b). Cela suggère qu'un individu ayant une éclosion un peu tardive, ou avec un développement un peu plus lent, qui ne sera peut-être pas visible en termes de taille, peut être capturé par un congénère ayant un développement plus rapide de certains organes (la mâchoire par exemple) (Naumowicz et al., 2017). De plus, d'après nos observations, chez le sandre, le tri par la taille ne semble pas diminuer le nombre d'individus ayant une croissance plus rapide que le reste de la population, couramment appelé « jumpers », en tout cas lors des premiers stades de vie. En effet, en retirant les « jumpers » régulièrement, nous nous sommes aperçus que de nouveaux jumpers apparaissaient les jours suivants. Pourtant, cette méthode de tri est la plus simple et la plus utilisée en conditions d'élevage. Il semblerait qu'il y ait un seuil de différence de taille auquel les cannibales puissent être retirés pour avoir un réel impact sur le cannibalisme. Par exemple, le seuil est de 50% chez le barramundi (Ribeiro et Qin, 2013), de 88% chez le brochet (Szczepkowski, 2009), 75% chez la morue de l'Atlantique (Folkvord et Otterå, 1993) et 55% chez l'omble chevalier (Jobling et al., 1993). Chez le sandre, il a déjà été montré que le tri au niveau larvaire avait un impact sur la survie et sur le taux de cannibalisme (Szczepkowski et al., 2011), contrairement à notre étude où, en interaction avec d'autres

facteurs populationnels, le tri n'a pas d'impact sur le taux de cannibalisme. Dans le **chapitre I**, nous avons montré un ratio de taille moyen entre le prédateur et la proie compris entre 62% et 75%, le maximum observé étant de 95% ce qui pourrait être considéré comme le seuil maximum. Avec un tel seuil, le tri serait compliqué et ne pourrait pas être réalisé à grande échelle en conditions d'élevage.

Désormais, avec les résultats de ce travail, en sachant que le cannibalisme est lié à la mise en place de l'ichtyophagie, il pourrait être intéressant de proposer des méthodes alternatives pour limiter le cannibalisme en milieu contrôlé.

Premièrement, nous pourrions proposer des proies de type « poisson » rapidement au cours de l'élevage pour réduire le cannibalisme. En effet, les larves de sandre sont classiquement nourries avec des *Artémia* puis rapidement avec de l'aliment sec (Schram et Philipsen, 2003). Cependant, il a été montré qu'avec un sevrage plus long, donc avec un apport d'*Artemia* plus long, le cannibalisme était réduit (Kestemont et al., 2007). Nous pouvons faire l'hypothèse que la présence d'*Artémia* induit une prédation active des larves de sandre et donc qu'ils prédatent moins de congénères. Ajouter des proies « poisson » couramment appelées « vifs » est un mode d'alimentation généralement utilisé chez les adultes. Nous pouvons supposer que si nous proposons des proies plus précocement dans le développement, dès les stades larvaires, cela pourrait diminuer le cannibalisme. Il y aurait cependant quelques règles à respecter. En effet, il semblerait que le sandre ait une préférence pour des proies proche phylogénétiquement comme la perche plutôt que le gardon (Dörner et al., 2007) et que cela influence directement le cannibalisme et la prédation interspécifique (Byström et al., 2013). De plus, en fonction du jour ou de la nuit, le sandre n'aurait pas la même sélectivité des proies (Ranåker et al., 2014). Ces informations permettraient d'établir le meilleur protocole possible pour tester la mixité dans les bassins.

Deuxièmement, depuis des années, les pisciculteurs et les chercheurs sélectionnent des poissons ayant une croissance importante. Cependant, dans le cadre d'une espèce cannibale, cette méthode de sélection a tendance à favoriser la sélection d'individus à croissance rapide qui pourraient être potentiellement des cannibales. En effet, nous avons vu dans l'introduction, qu'il existait une hétérogénéité de taille entre les cannibales et le reste de la population provoquant des taux de cannibalisme élevés chez le sandre. Avec la mise en évidence d'une relation entre le cannibalisme et la mise en place de l'ichtyophagie, nous pourrions envisager une sélection faite sur les individus qui sont les moins bons prédateurs ou qui ont une mise en place du comportement piscivore plus tardive. Cependant, une telle sélection aurait tendance à privilégier les individus présentant un développement et une

croissance moins rapide. Si une telle sélection était faite cela permettrait de limiter les cas de cannibalisme mais pas le comportement cannibale et si une sélection était faite sur des individus avec une mise en place tardive de l'ichtyophagie cela permettrait de reculer le début du cannibalisme et donc d'éviter des pics de cannibalisme précoce. En effet, nous avons vu qu'il y a deux pics de cannibalisme chez le sandre lors des premiers stades de vie : un entre 35 et 41 jours post-éclosions et un autre après 50 jours post-éclosion. En sachant, que les cas les plus tardifs de mise en place de l'ichtyophagie ont été observés jusqu'à 44 jours post-éclosion, la sélection de ces individus permettrait d'éviter le premier pic de cannibalisme, représentant une perte importante dans les bassins (Hamza et al., 2008).

Pendant longtemps le cannibalisme a été considéré comme un artefact dû à l'expérimentation (Fox, 1975). En milieu naturel, le cannibalisme est très peu observé et semblerait être occasionnel (Pereira et al., 2017). En revanche, il est référencé dans 1% des 30 000 espèces marine et d'eau douce de Téléostéens (Lévêque et al., 2008) majoritairement en aquaculture. Il semblerait donc que le cannibalisme soit dû aux conditions d'élevage entraînant la multiplication de ce comportement considéré comme « aberrant ». D'après certains auteurs, une fois le cannibalisme mis en place dans une population élevée en milieu contrôlé, il est impossible de le supprimer (Baras et Jobling, 2002 ; Steinfeldt et al., 2015), ce que confirment nos données. Dans le cadre de la domestication du sandre, la mixité d'espèce ou encore la sélection de lignée à ichtyophagie tardive (correspondant à un lent niveau de croissance) permettraient peut-être de réduire considérablement le cannibalisme en élevage et d'apporter une solution durable pour les pisciculteurs.

LISTE DES FIGURES

LISTE DES FIGURES

Cette liste des figures comprend les figures de l'introduction, des objectifs, du matériels et méthodes et de la discussion de ce manuscrit :

Figure 1. Logo du projet DIVERSIFY.	10
Figure 2. Espèces présentes dans le projet DIVERSIFY. (Source : http://www.diversifyfish.eu/).	11
Figure 3. Schéma de la mise en place d'une structure sociale.	14
Figure 4. Différentes possibilités de cannibalisme chez les Téléostéens en milieu naturel et en production aquacole en fonction des stades de développement du prédateur (cannibale) et de la proie (cannibalisé), et de leurs liens de parenté.	19
Figure 5. Illustration du cannibalisme de type I et II.	21
Figure 6. Modèle conceptuel de la dynamique d'hétérogénéité de taille (A) et du cannibalisme (B) chez les poissons d'élevage.	22
Figure 7. Nombre de publications étudiant les facteurs biotiques, abiotiques et l'alimentation sur les 61 publications traitant du cannibalisme intra-cohorte depuis 2000.	27
Figure 8. Pourcentage de publications étudiant les facteurs biotiques sur le cannibalisme actif intra-cohorte chez les Téléostéens.	28
Figure 9. Schéma résumant le tempérament, la personnalité, le syndrome comportemental, et le coping style dans une population hypothétique avec deux structures de variation comportementale où chaque point représente un individu.	36
Figure 10. Illustration des différents dispositifs utilisés pour évaluer la personnalité.	41
Figure 11. Objectifs et organisation de la thèse.	51
Figure 12. Photos d'un sandre adulte et d'une larve (30 jours post-éclosion).	55
Figure 13. Répartition du sandre.	56
Figure 14. Stades embryonnaire (E6-E9), larvaire (L1-L6) et juvénile (J1-J2) du sandre.	59
Figure 15. Développement de l'œil chez le sandre.	60
Figure 16. Problèmes majeurs rencontrés en élevage larvaire chez le sandre.	63
Figure 17. Station élevage larvaire de la PEA.	67
Figure 18. Schéma du bassin de 500 l.	67
Figure 19. Ecloseries situées à la FST.	68

LISTE DES FIGURES

Figure 20. Schéma montrant l'évolution sémantique au cours de la thèse entre l'introduction et la discussion.	197
Figure 21. Principaux facteurs expliquant le cannibalisme en larviculture.....	203

LISTE DES TABLEAUX

LISTE DES TABLEAUX

Cette liste de tableaux comprend les tableaux de l'introduction, des objectifs, du matériels et méthodes et de la discussion de ce manuscrit :

Tableau 1. Bilan des publications depuis 2000 décrivant le cannibalisme actif intra-cohorte chez les Téléostéens.	25
Tableau 2. Différences comportementales et physiologiques entre les individus proactifs et réactifs chez les Téléostéens face à une situation stressante.	35
Tableau 3. Variables utilisées pour évaluer les cinq axes de la personnalité.	39
Tableau 4. Dispositifs utilisés pour caractériser chacun des axes de la personnalité.	40
Tableau 5. Etapes principales du développement du sandre (Ott et al., 2012).	58
Tableau 6. Facteurs et modalités étudiés lors des expérimentations multifactorielles.	65
Tableau 7. Récapitulatif des expériences et des systèmes d'élevage utilisés.	69

BIBLIOGRAPHIE

Cette bibliographie comprend les références bibliographiques de l'introduction, des objectifs, du matériels et méthodes et de la discussion de ce manuscrit :

A

- Abdel-Tawwab, M., El-Marakby, H., Ahmad, M.H., 2006. Cannibalism in *Oreochromis niloticus* (Linnaeus): effect of stocking density, feed quality and submerged macrophytes. *Indian Journal of Fisheries* 53, 245–251.
- Adamek, J., Kamler, E., Epler, P., 2011. Uniform maternal age/size and light restrictions mitigate cannibalism in *Clarias gariepinus* larvae and juveniles reared under production-like controlled conditions. *Aquacultural Engineering* 45, 13–19. doi:10.1016/j.aquaeng.2011.05.001
- Adriaenssens, B., van Damme, R., Seebacher, F., Wilson, R.S., 2012. Sex cells in changing environments: can organisms adjust the physiological function of gametes to different temperatures? *Global Change Biology* 18, 1797–1803. doi:10.1111/j.1365-2486.2012.02672.x
- Alabi, T., Patiny, S., Verheggen, F., Francis, F., Haubruge, É., 2009. Origine et évolution du cannibalisme dans les populations animales: pourquoi manger son semblable? *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 13, 409.
- Al-Hafedh, Y.S., Ali, S.A., 2004. Effects of feeding on survival, cannibalism, growth and feed conversion of African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell) in concrete tanks. *Journal of Applied Ichthyology* 20, 225–227.
- Ali, M.A., Ryder, R.A., Anctil, M., 1977. Photoreceptors and visual pigments as related to behavioural responses and preferred habitats of perches (*Perca spp.*) and pikeperches (*Stizostedion spp.*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34, 1475–1480.
- Amundsen, P., 1997. Significance and temporal persistence of individual specialization in cannibalistic Arctic char, *Salvelinus alpinus*. *Nordic Journal of Freshwater Research* 73, 28–34.
- Amundsen, P., Svenning, M., Slikavuoplo, S., 1999. An experimental comparison of cannibalistic response in different Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) stocks. *Ecology of Freshwater Fish* 8, 43–48.
- Appelbaum, S., Arockiaraj, A.J., 2010. Sibling cannibalism in juvenile Asian sea bass (*Lates calcarifer*) reared under different photoperiods. *AAFL Bioflux* 3, 384–392.
- Arockiaraj, A.J., Appelbaum, S., 2011. Sibling cannibalism in juvenile barramundi, *Lates calcarifer* (Actinopterygii: Perciformes: Centropomidae), reared under different light conditions. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria* 41, 7–11. doi:10.3750/AIP2011.41.1.02
- Askenasy, H. (Ed.), 1994. *Cannibalism: from sacrifice to survival*. Prometheus Books.

B

- Babiak, I., Mandiki, S.N., Ratsinjomanana, K., Kestemont, P., 2004. Initial weight and its variation in post-larval Eurasian perch affect quantitative characteristics of juvenile cohorts under controlled conditions. *Aquaculture* 234, 263–276. doi:10.1016/j.aquaculture.2003.12.010
- Baras, E., 1998. Bases biologiques du cannibalisme chez les poissons. *Cahier d'Éthologie* 18, 53–98.
- Baras, E., Ndao, M., Maxi, M., Jeandrain, D., Thomé, J., Vandewalle, P., Mélard, C., 2000a. Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. I. Ontogeny, dynamics, bioenergetics of cannibalism and prey size selectivity. *Journal of Fish Biology* 57, 1001–1020. doi:10.1006/jfbi.2000.1366

- Baras, E., Maxi, M., Ndao, M., Mélard, C., 2000b. Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. II. Effect of initial size heterogeneity, diet and light regime on early cannibalism. *Journal of Fish Biology* 4, 1021–1036.
- Baras, E., Fortuné d'Almeida, A., 2001. Size heterogeneity prevails over kinship in shaping cannibalism among larvae of sharptooth catfish *Clarias gariepinus*. *Aquatic Living Resources* 14, 251–256.
- Baras, E., Jobling, M., 2002. Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fish. *Aquaculture research* 33, 461–479.
- Baras, E., Kestemont, P., Mélard, C., 2003. Effect of stocking density on the dynamics of cannibalism in sibling larvae of *Perca fluviatilis* under controlled conditions. *Aquaculture* 219, 241–255.
- Baras, E., Raynaud, T., Slembrouck, J., Caruso, D., Cochet, C., Legendre, M., 2011a. Interactions between temperature and size on the growth, size heterogeneity, mortality and cannibalism in cultured larvae and juveniles of the Asian catfish, *Pangasianodon hypophthalmus* (Sauvage). *Aquaculture Research* 42, 260–276. doi:10.1111/j.1365-2109.2010.02619.x
- Baras, E., Silva del Aguila, D.V., Montalvan Naranjos, G.V., Dugué, R., Koo, F.C., Duponchelle, F., Renno, J.-F., Garcia-Dávila, C., Nuñez, J., 2011b. How many meals a day to minimize cannibalism when rearing larvae of the Amazonian catfish *Pseudoplatystoma punctifer*? The cannibal's point of view. *Aquatic Living Resources* 24, 379–390. doi:10.1051/alr/2011141
- Baras, E., 2012. Cannibalism in fish larvae: what have we learned?, in: Qin, J.G. (Ed.), *Larval Fish Aquaculture*. Nova Science Publishers [ISEM 2012-053], New York, pp. 1–37.
- Baras, E., Hafsaridewi, R., Slembrouck, J., Priyadi, A., Moreau, Y., Pouyaud, L., 2013. Do cannibalistic fish possess an intrinsic higher growth capacity than others? A case study in the Asian redbtail catfish *Hemibagrus nemurus* (Valenciennes, 1840). *Aquaculture Research* 45, 68–79. doi:10.1111/j.1365-2109.2012.03205.x
- Baras, E., Dugué, R., Legendre, M., 2014. Do cannibalistic fish forage optimally? An experimental study of prey size preference, bioenergetics of cannibalism and their ontogenetic variations in the African catfish *Heterobranchus longifilis*. *Aquatic Living Resources* 27, 51–62. doi:10.1051/alr/2014006
- Barnabé, G., 1975. La genèse des activités locomotrices et trophiques chez la larve du loup *Dicentrarchus labrax*(L.) (Poisson, Serranidae). *CR Acad. Sci. Paris* 280, 755–757.
- Barreto, R.E., Volpato, G.L., 2011. Ventilation rates indicate stress-coping styles in Nile tilapia. *Journal of Biosciences* 36, 851–855. doi:10.1007/s12038-011-9111-4
- Bell, A.M., Stamps, J.A., 2004. Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* 68, 1339–1348. doi:10.1016/j.anbehav.2004.05.007
- Bell, A.M., 2007. Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 755–761. doi:10.1098/rspb.2006.0199
- Bell, A.M., Sih, A., 2007. Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters* 10, 828–834. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x
- Bell, A.M., Hankison, S.J., Laskowski, K.L., 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour* 77, 771–783. doi:10.1016/j.anbehav.2008.12.022
- Bell, A.M., Henderson, L., Huntingford, F.A., 2010. Behavioral and respiratory responses to stressors in multiple populations of three-spined sticklebacks that differ in predation pressure. *Journal of Comparative Physiology B* 180, 211–220. doi:10.1007/s00360-009-0395-8
- Benus, R., Koolhaas, J.M., Van Orttmerssen, G.A.V., 1992. Individual strategies of aggressive and non-aggressive male mice in encounters with trained aggressive residents. *Animal Behaviour* 43, 531–540.

- Beukema, J.J., 1968. Predation by the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): the influence of hunger and experience. *Behaviour* 31, 1–125.
- Biro, P.A., Stamps, J.A., 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution* 23, 361–368. doi:10.1016/j.tree.2008.04.003
- Biro, P.A., Beckmann, C., Stamps, J.A., 2010. Small within-day increases in temperature affects boldness and alters personality in coral reef fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 71–77. doi:10.1098/rspb.2009.1346
- Branchek, T., Bremiller, R., 1984. The development of photoreceptors in the zebrafish, *Brachydanio rerio*. I. Structure. *Journal of Comparative Neurology* 224, 107–115.
- Brelvi, D., Petersson, E., Winberg, S., 2005. Divergent stress coping styles in juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Annals of the New York Academy of Sciences* 1040, 239–245.
- Broom, D.M., 2001. The evolution of pain. Presented at the Symposium on The Science and Philosophy of Pain II, pp. 17–21.
- Brown, C., Jones, F., Braithwaite, V., 2005. In situ examination of boldness–shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyrhaphis episcopi*. *Animal Behaviour* 70, 1003–1009.
- Bry, C., Basset, E., Rognon, X., Bonamy, F., 1992. Analysis of sibling cannibalism among pike, *Esox lucius*, juveniles reared under semi-natural conditions. *Environmental Biology of Fishes* 35, 75–84.
- Bry, C., Gillet, C., 1980. Réduction du cannibalisme précoce chez le brochet (*Esox lucius*) par isolement des fratries. *Bulletin Français de Pisciculture* 142–153. doi:10.1051/kmae:1980010
- Bryan, J.E., Larkin, P., 1972. Food specialization by individual trout. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 29, 1615–1624.
- Budaev, S.V., Zworykin, D.D., Mochek, A.D., 1999. Consistency of individual differences in behaviour of the lion-headed cichlid, *Steatocranus casuarius*. *Behavioural Processes* 48, 49–55.
- Buijse, A.D., 1992. Dynamics and exploitation of unstable percid populations. Wageningen Agricultural University, Wageningen.
- Buijse, A.D., Houthuijzen, R.P., 1992. Piscivory, growth, and size-selective mortality of age 0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 894–902. doi:10.1139/f92-100
- Buijse, A.D., Van Densen, W.L.T., 1992. Flexibility in the onset of piscivory and growth depensation in Eurasian perch, *Perca fluviatilis* L. Dynamics and exploitation of unstable percid populations. Wageningen Agricultural University, Netherlands 89–121.
- Byström, P., Huss, M., Persson, L., 2012. Ontogenetic constraints and diet shifts in perch (*Perca fluviatilis*): mechanisms and consequences for intra-cohort cannibalism. *Freshwater Biology* 57, 847–857. doi:10.1111/j.1365-2427.2012.02752.x
- Byström, P., Ask, P., Andersson, J., Persson, L., 2013. Preference for cannibalism and ontogenetic constraints in competitive ability of piscivorous top predators. *PLoS ONE* 8, e70404. doi:10.1371/journal.pone.0070404

C

- Carere, C., Drent, P.J., Privitera, L., Koolhaas, J.M., Groothuis, T.G.G., 2005. Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour* 70, 795–805. doi:10.1016/j.anbehav.2005.01.003
- Carere, C., Maestriperi, D. (Eds.), 2013. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Carter, A., Goldizen, A., Heinsohn, R., 2012. Personality and plasticity: temporal behavioural reaction norms in a lizard, the Namibian rock agama. *Animal Behaviour* 84, 471–477. doi:10.1016/j.anbehav.2012.06.001

- Castanheira, M.F., Herrera, M., Costas, B., Conceição, L.E.C., Martins, C.I.M., 2013a. Linking cortisol responsiveness and aggressive behaviour in gilthead seabream *Sparus aurata*: Indication of divergent coping styles. *Applied Animal Behaviour Science* 143, 75–81. doi:10.1016/j.applanim.2012.11.008
- Castanheira, M.F., Herrera, M., Costas, B., Conceição, L.E.C., Martins, C.I.M., 2013b. Can we predict personality in fish? Searching for consistency over time and across contexts. *PLoS ONE* 8, e62037. doi:10.1371/journal.pone.0062037
- Castanheira, M.F., Conceição, L.E.C., Millot, S., Rey, S., Bégout, M.-L., Damsgård, B., Kristiansen, T., Höglund, E., Øverli, Ø., Martins, C.I.M., 2015. Coping styles in farmed fish: consequences for aquaculture. *Reviews in Aquaculture* 9, 23–41. doi:10.1111/raq.12100
- Chang, E.Y., Chiu Liao, I., 2003. Sibling cannibalism of young red drum, *Sciaenops ocellatus*, in relation to size disparity and metabolic rates. *Environmental biology of fishes* 68, 407–415.
- Chapman, B.B., Morrell, L.J., Krause, J., 2010. Unpredictability in food supply during early life influences boldness in fish. *Behavioral Ecology* 21, 501–506. doi:10.1093/beheco/arq003
- Chervet, N., Zöttl, M., Schürch, R., Taborsky, M., Heg, D., 2011. Repeatability and heritability of behavioural types in a social cichlid. *International Journal of Evolutionary Biology* 2011, 1–15. doi:10.4061/2011/321729
- Chiu Liao, I., Chang, E.Y., 2002. Timing and factors affecting cannibalism in red drum, *Sciaenops ocellatus*, larvae in captivity. *Environmental biology of fishes* 63, 229–233.
- Claessen, D., de Roos, A.M., 2003. Bistability in a size-structured population model of cannibalistic fish—a continuation study. *Theoretical Population Biology* 64, 49–65. doi:10.1016/S0040-5809(03)00042-X
- Claessen, D., de Roos, A.M., Persson, L., 2004. Population dynamic theory of size-dependent cannibalism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271, 333–340. doi:10.1098/rspb.2003.2555
- Colchen, T., Teletchea, F., Fontaine, P., Pasquet, A., 2017. Temperature modifies activity, inter-individual relationships and group structure in fish. *Current Zoology* 163, 175–183. doi:10.1093/cz/zow048
- Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B., Sih, A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *Journal of Fish Biology* 78, 395–435. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x
- Corrêa, C.F., Cerqueira, V.R., 2007. Effects of stocking density and size distribution on growth, survival and cannibalism in juvenile fat snook (*Centropomus parallelus Poey*). *Aquaculture Research* 38, 1627–1634. doi:10.1111/j.1365-2109.2007.01823.x
- Couzin, I.D., Krause, J., James, R., Ruxton, G.D., Franks, N.R., 2002. Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of theoretical biology* 218, 1–11.
- Cowx, I.G., 1997. L'introduction d'espèces de poissons dans les eaux douces européennes : succès économiques ou désastres écologiques ? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 57–77. doi:10.1051/kmae:1997011
- Craig, J.F. (Ed.), 2000. *Percid fishes: systematics, ecology and survival*. Blackwell Science Ltd.
- Croy, M.I., Hughes, R.N., 1990. The combined effects of learning and hunger in the feeding behaviour of the fifteen-spined stickleback (*Spinachia spinachia L.*), in: *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. Springer, pp. 215–234.
- Croy, M.I., Hughes, R.N., 1991. The influence of hunger on feeding behaviour and on the acquisition of learned foraging skills by the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia L.* *Animal Behaviour* 41, 161–170.
- Cuff, W.R., 1977. Initiation and control of cannibalism in larval walleyes. *The Progressive Fish-Culturist* 39, 29–32.
- Cuff, W.R., 1980. Behavioral aspects of cannibalism in larval walleye, *Stizostedion vitreum*. *Canadian Journal of Zoology* 58, 1504–1507.

- Cunningham, P.N., Hughes, R.N., 1984. Learning of predatory skills by shorecrabs *Carcinus maenas* feeding on mussels and dogwhelks. Marine Ecology Progress Series 21–26.
- Curio, E., 1976. The ethology of predation., Zoophysiology and ecology. Springer-Verlag, Berlin.
- Curtis, M.A., Bérubé, M., Stenzel, A., 1995. Parasitological evidence for specialized foraging behavior in lake-resident Arctic char (*Salvelinus alpinus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52, 186–194.
- Cushing, J.M., 1991. A simple model of cannibalism. Mathematical Biosciences 107, 47–71.
- Cutts, C.J., Betcalfe, N.B., Caylor, A.C., 1998. Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate. Journal of Fish Biology 52, 1026–1037.
- Cutts, C.J., Adams, C.E., Campbell, A., 2001. Stability of physiological and behavioural determinants of performance in Arctic char (*Salvelinus alpinus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58, 961–968.
- D**
- Dall, S.R., Houston, A.I., McNamara, J.M., 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. Ecology letters 7, 734–739.
- Damsgård, B., Langeland, A., 1994. Effects of stocking of piscivorous brown trout, *Salmo trutta* L., on stunted Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). Ecology of Freshwater Fish 3, 59–66.
- Daszkiewicz, P., 1999. A hitherto unknown document on the first proposal to introduce pikeperch *Stizostedion lucioperca* (Percidae) in France. Cybium 23, 315–317.
- Diaz, J.-P., Mani-Ponset, L., Blasco, C., Connes, R., 2002. Cytological detection of the main phases of lipid metabolism during early post-embryonic development in three teleost species: *Dicentrarchus labrax*, *Sparus aurata* and *Stizostedion lucioperca*. Aquatic Living Resources 15, 169–178.
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L., Drent, P.J., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 270, 741–747. doi:10.1098/rspb.2002.2300
- Dingemanse, N.J., Réale, D., 2005. Natural selection and animal personality. Behaviour 142, 1159–1184.
- Dingemanse, N.J., Wright, J., Kazem, A.J.N., Thomas, D.K., Hickling, R., Dawnay, N., 2007. Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. Journal of Animal Ecology 76, 1128–1138. doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01284.x
- Dingemanse, N.J., Van der Plas, F., Wright, J., Réale, D., Schrama, M., Roff, D.A., Van der Zee, E., Barber, I., 2009. Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. doi:10.1098/rspb.2008.1555
- Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N., Réale, D., Wright, J., 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. Trends in Ecology & Evolution 25, 81–89. doi:10.1016/j.tree.2009.07.013
- Dominey, W.J., Blumer, L.S., 1984. Cannibalism of early life stages in the fishes, in: Hausfater, G., Hrdy, S.B. (Eds.), Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives. Aldine, New York, pp. 43–64.
- Dörner, H., Wagner, A., 2003. Size-dependent predator-prey relationships between perch and their fish prey. Journal of Fish Biology 62, 1021–1032. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00092.x
- Dörner, H., Hülsmann, S., Hölker, F., Skov, C., Wagner, A., 2007. Size-dependent predator-prey relationships between pikeperch and their prey fish. Ecology of Freshwater Fish 16, 307–314. doi:10.1111/j.1600-0633.2006.00223.x
- Dou, S., Seikai, T., Tsukamoto, K., 2000. Cannibalism in Japanese flounder juveniles, *Paralichthys olivaceus*, reared under controlled conditions. Aquaculture 182, 149–159.

- Drent, P.J., Oers, K. v., Noordwijk, A.J. v., 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 45–51. doi:10.1098/rspb.2002.2168
- Dugatkin, L.A., 1991. Dynamics of the TIT FOR TAT strategy during predator inspection in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29, 127–132.
- Dugatkin, L.A., McCall, M.A., Gregg, R.G., Cavanaugh, A., Christensen, C., Unseld, M., 2005. Zebrafish (*Danio rerio*) exhibit individual differences in risk-taking behavior during predator inspection. *Ethology Ecology & Evolution* 17, 77–81.
- Dunkin, S. de B., Hughes, R., 1984. Behavioural components of prey-selection by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on barnacles, *Semibalanus balanoides* (L.), in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 79, 91–103.

E

- Eaton, R.C., DiDomenico, R., 1986. Role of the teleost escape response during development. *Transactions of the American Fisheries Society* 115, 128–142.
- Elgar, M., Ghaffar, N., Read, A.F., 1990. Sexual dimorphism in leg length among orb-weaving spiders: a possible role for sexual cannibalism. *Journal of Zoology* 222, 455–470.
- Elgar, M.A., 1991. Sexual cannibalism, size dimorphism, and courtship behavior in orb-weaving spiders (Araneidae). *Evolution* 45, 444–448.
- Elgar, M., Crespi, A. (Eds.), 1992. *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford Science Publications, Oxford.
- Elgar, M.A., Fahey, B.F., 1996. Sexual cannibalism, competition, and size dimorphism in the orb-weaving spider *Nephila plumipes Latreille* (Araneae: Araneoidea). *Behavioral Ecology* 7, 195–198.
- Elnor, R.W., Hughes, R.N., 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *The Journal of Animal Ecology* 103–116.

F

- FAO, 2009. *The state of food and agriculture. Livestock in the balance*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- FAO, 2012. *The state of world fisheries and aquaculture: 2012*. Food and Agriculture Organization of the United Nations., Rome.
- Feiner, Z.S., Höök, T.O., 2015. Environmental biology of percid fishes, in: Kestemont, P., Dabrowski, K., Summerfelt, R.C. (Eds.), *Biology and Culture of Percid Fishes*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 61–100.
- Ferrari, S., 2014. *Caractérisation, variabilité et héritabilité des traits de personnalité chez les Téléostéens*. Université de La Rochelle, France.
- Ferrari, S., Benhaïm, D., Colchen, T., Chatain, B., Bégout, M.-L., 2014. First links between self-feeding behaviour and personality traits in European seabass, *Dicentrarchus labrax*. *Applied Animal Behaviour Science* 161, 131–141. doi:10.1016/j.applanim.2014.09.019
- Ferrari, S., Millot, S., Leguay, D., Chatain, B., Bégout, M.-L., 2015. Consistency in European seabass coping styles: A life-history approach. *Applied Animal Behaviour Science* 167, 74–88. doi:10.1016/j.applanim.2015.03.006
- Fessehaye, Y., Rezk, M., Bovenhuis, H., Komen, H., 2004. Size dependent cannibalism in juvenile Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*), in: 6th International Symposium on Tilapia in Aquaculture (ISTA)–New Dimensions on Farmed Tilapia. pp. 230–240.
- Fessehaye, Y., 2006. Natural mating in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L.: Implications for reproductive success, inbreeding and cannibalism. Wageningen University, Wageningen.
- Fisher, M.E., 1987. An age-structured fish population model with coupled size and population density. *Mathematical biosciences* 86, 15–34.

- Folkvord, A., 1997. Ontogeny of cannibalism in larval and juvenile fishes with special emphasis on Atlantic cod., in: Chambers, R.C. (Ed.), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*, Fish and Fisheries Series. Chapman & Hall, London, pp. 251–278.
- Fontaine, P., Wang, N., Teletchea, F., 2012. Domestication of new species and diversification in inland aquaculture, the example of Percid fish. Presented at the Third workshop on fish culture, Paris, France.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M.-C., Canali, E., Jones, R.B., 2007. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology & Behavior* 92, 340–374. doi:10.1016/j.physbeh.2007.03.016
- Fox, L.R., 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual review of ecology and systematics* 6, 87–106.
- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N., Skalski, G.T., 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist* 158, 124–135.
- Freyhof, J., Kottelat, M., 2007. *Alburnus vistonicus*, a new species of shemaya from eastern Greece, with remarks on *Chalcalburnus chalcoides macedonicus* from Lake Volvi (Teleostei: Cyprinidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 18, 205.
- Frost, A.J., Winrow-Giffen, A., Ashley, P.J., Sneddon, L.U., 2007. Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 333–339. doi:10.1098/rspb.2006.3751

G

- Galarowicz, T.L., Wahl, D.H., 2005. Foraging by a young-of-the-year piscivore: the role of predator size, prey type, and density. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62, 2330–2342. doi:10.1139/f05-148
- García-Berthou, E., 1999. Food of introduced mosquitofish: ontogenetic diet shift and prey selection. *Journal of Fish Biology* 55, 135–147.
- García-Berthou, E., Moreno-Amich, R., 2000. Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. *Journal of Fish Biology* 57, 29–40. doi:10.1006/jfbi.2000.1285
- García-Berthou, E., 2002. Ontogenetic diet shifts and interrupted piscivory in introduced largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *International Review of Hydrobiology* 87, 353–363.
- Gardeur, J.-N., Mathis, N., Kobilinsky, A., Brun-Bellut, J., 2007. Simultaneous effects of nutritional and environmental factors on growth and flesh quality of *Perca fluviatilis* using a fractional factorial design study. *Aquaculture* 273, 50–63. doi:10.1016/j.aquaculture.2007.09.024
- Gosling, S.D., John, O.P., 1999. Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *Current Directions in Psychological Science* 8, 69–75. doi:10.1111/1467-8721.00017
- Gosling, S.D., 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animals research? *Psychological bulletin* 127, 45–86.
- Goubier, J., 1976. Nourriture du sandre *Sander lucioperca* (L.). *Bulletin Français de Pisciculture* 77–79. doi:10.1051/kmae:1976005
- Grabowska, J., Przybylski, M., 2015. Life-history traits of non-native freshwater fish invaders differentiate them from natives in the Central European bioregion. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 25, 165–178. doi:10.1007/s11160-014-9375-5
- Graeb, B.D., Galarowicz, T., Wahl, D.H., Dettmers, J.M., Simpson, M.J., 2005. Foraging behavior, morphology, and life history variation determine the ontogeny of piscivory in two closely related predators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62, 2010–2020. doi:10.1139/f05-112

- Guenther, A., Finkemeier, M.A., Trillmich, F., 2014. The ontogeny of personality in the wild guinea pig. *Animal Behaviour* 90, 131–139. doi:10.1016/j.anbehav.2014.01.032
- Guevara, J., Gonzaga, M.O., Vasconcellos-Neto, J., Avilés, L., 2011. Sociality and resource use: insights from a community of social spiders in Brazil. *Behavioral Ecology* 22, 630–638.
- Guma'a, S.A., 1982. Retinal development and retinomotor responses in perch, *Perca fluviatilis* L. *Journal of Fish Biology* 20, 611–618.

H

- Hamza, N., Mhetli, M., Kestemont, P., 2007. Effects of weaning age and diets on ontogeny of digestive activities and structures of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. *Fish Physiology and Biochemistry* 33, 121–133. doi:10.1007/s10695-006-9123-4
- Hamza, N., Mhetli, M., Khemis, I.B., Cahu, C., Kestemont, P., 2008. Effect of dietary phospholipid levels on performance, enzyme activities and fatty acid composition of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. *Aquaculture* 275, 274–282. doi:10.1016/j.aquaculture.2008.01.014
- Hamza, N., Ostaszewska, T., Kestemont, P., 2015. Development and functionality of the digestive system in percid fishes early life stages, in: *Biology and Culture of Percid Fishes*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 239–264.
- Hart, P., Hamrin, S.F., 1988. Pike as a selective predator. Effects of prey size, availability, cover and pike jaw dimensions. *Oikos* 51, 220. doi:10.2307/3565645
- Hatziathanasiou, A., Paspatis, M., Houbart, M., Kestemont, P., Stefanakis, S., Kentouri, M., 2002. Survival, growth and feeding in early life stages of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) intensively cultured under different stocking densities. *Aquaculture* 205, 89–102.
- Hecht, T., Appelbaum, S., 1988. Observations on intraspecific aggression and coeval sibling cannibalism by larval and juvenile *Clarias gariepinus* (Clariidae: Pisces) under controlled conditions. *Journal of Zoology* 214, 21–44.
- Hecht, T., Pienaar, A.G., 1993. A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. *Journal of the World Aquaculture Society* 24, 246–261.
- Heermann, L., Borchering, J., 2013. Competition, predation, cannibalism: the development of young-of-the-year perch populations in ponds with bream or roach. *Journal of Applied Ichthyology* 29, 549–554. doi:10.1111/jai.12044
- Heermann, L., Scharf, W., van der Velde, G., Borchering, J., 2014. Does the use of alternative food resources induce cannibalism in a size-structured fish population? *Ecology of Freshwater Fish* 23, 129–140. doi:10.1111/eff.12060
- Hermelink, B., Wuertz, S., Trubiroha, A., Rennert, B., Kloas, W., Schulz, C., 2011. Influence of temperature on puberty and maturation of pikeperch, *Sander lucioperca*. *General and Comparative Endocrinology* 172, 282–292. doi:10.1016/j.ygcen.2011.03.013
- Herrera, M., Castanheira, M.F., Conceição, L.E.C., Martins, C.I., 2014. Linking risk taking and the behavioral and metabolic responses to confinement stress in gilthead seabream *Sparus aurata*. *Applied Animal Behaviour Science* 155, 101–108. doi:10.1016/j.applanim.2014.03.001
- Hilge, V., Steffens, W., 1996. Aquaculture of fry and fingerling of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.)—a short review. *Journal of applied Ichthyology* 12, 167–170.
- Hinde, R.A., 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man* 1–17.
- Höglund, E., Gjøsøn, H.-M., Pottinger, T.G., Øverli, Ø., 2008. Parental stress-coping styles affect the behaviour of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* at early developmental stages. *Journal of Fish Biology* 73, 1764–1769. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.02068.x
- Höjesjö, J., Adriaenssens, B., Bohlin, T., Jönsson, C., Hellström, I., Johnsson, J.I., 2011. Behavioural syndromes in juvenile brown trout (*Salmo trutta*); life history, family variation and performance in the wild. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 1801–1810. doi:10.1007/s00265-011-1188-0

- Houde, E.D., 2001. Fish larvae., in: Steele, J.H., Turekian, K.K., Thorpe, S.A. (Eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, London, pp. 928–938.
- Hseu, J.-R., 2002. Effects of size difference and stocking density on cannibalism rate of juvenile grouper *Epinephelus coioides*. *Fisheries science* 68, 1384–1386.
- Hseu, J.-R., Chang, H.-F., Ting, Y.-Y., 2003a. Morphometric prediction of cannibalism in larviculture of orange-spotted grouper, *Epinephelus coioides*. *Aquaculture* 218, 203–207.
- Hseu, J.R., Lu, F.I., Su, H.M., Wang, L.S., Tsai, C.L., Hwang, P.P., 2003b. Effect of exogenous tryptophan on cannibalism, survival and growth in juvenile grouper, *Epinephelus coioides*. *Aquaculture* 218, 251–263.
- Hseu, J.-R., Hwang, P.P., Ting, Y.-Y., 2004. Morphometric model and laboratory analysis of intracohort cannibalism in giant grouper *Epinephelus lanceolatus* fry. *Fisheries Science* 70, 482–486.
- Hubbs, C., Blaxter, J., 1986. Ninth larval fish conference: Development of sense organs and behaviour of Teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Transactions of the American Fisheries Society* 115, 98–114.
- Hudd, R., Hildén, M., Urho, L., Axell, M.-B., Jåfs, L.-A., 1984. Fishery investigations (in 1980–1982) of the Kyrönjoki River estuary and its influence area in the Northern Quark of the Baltic sea. Report-National Board of Waters (Finland).
- Hughes, R.N., Dunkin, S. de B., 1984. Behavioural components of prey selection by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on mussels, *Mytilus edulis* (L.), in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 77, 45–68.
- Huntingford, F.A., 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback *Gasterosteus Aculeatus*. *Animal Behaviour* 24, 245–260.
- Huntingford, F.A., Andrew, G., Mackenzie, S., Morera, D., Coyle, S.M., Pilarczyk, M., Kadri, S., 2010. Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio*. *Journal of Fish Biology* 76, 1576–1591. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02582.x

I

- Ishibashi, Y., Miki, T., Sawada, Y., Kurata, M., 2013. Effects of feeding conditions and size differences on aggressive behaviour and cannibalism in the Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* (Temminck and Schlegel) larvae. *Aquaculture Research* 45, 45–53. doi:10.1111/j.1365-2109.2012.03203.x

J

- Jepsen, N., Koed, A., Økland, F., 1999. The movements of pikeperch in a shallow reservoir. *Journal of Fish Biology* 54, 1083–1093.
- Jobling, M., Baardvik, B.M., Christiansen, J.S., Jørgensen, E.H., 1993. The effects of prolonged exercise training on growth performance and production parameters in fish. *Aquaculture International* 1, 95–111.
- Johansen, I.B., Lunde, I.G., Rosjo, H., Christensen, G., Nilsson, G.E., Bakken, M., Øverli, Ø., 2011. Cortisol response to stress is associated with myocardial remodeling in salmonid fishes. *Journal of Experimental Biology* 214, 1313–1321. doi:10.1242/jeb.053058
- Johansen, I.B., Sørensen, C., Sandvik, G.K., Nilsson, G.E., Höglund, E., Bakken, M., Øverli, Ø., 2012. Neural plasticity is affected by stress and heritable variation in stress coping style. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics* 7, 161–171. doi:10.1016/j.cbd.2012.01.002
- Johnson, J.C., Sih, A., 2005. Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58, 390–396. doi:10.1007/s00265-005-0943-5

- Johnsson, J.I., Nöbbelin, F., Bohlin, T., 1999. Territorial competition among wild brown trout fry: effects of ownership and body size. *Journal of Fish Biology* 54, 469–472.
- Jones, K.A., Godin, J.-G.J., 2010. Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 625–632. doi:10.1098/rspb.2009.1607
- Jourdan, S., 1999. Influence de facteurs abiotiques, la photopériode et l'intensité lumineuse, sur la survie et la croissance des larves, post-larves et juvéniles de perche commune *Perca fluviatilis* L. Université de Lorraine, Nancy.

K

- Kailasam, M., Thirunavukkarasu, A.R., Abraham, M., Chandra, P.K., Subburaj, R., 2002. Influence of size variation and feeding on cannibalism of Asian sea bass *Lates calcarifer* (Bloch) during hatchery rearing. *Indian Journal of Fisheries* 49, 107–111.
- Kaji, T., Kodama, M., Arai, H., Tagawa, M., Tanaka, M., 2002. Precocious development of the digestive system in relation to early appearance of piscivory in striped bonito *Sarda orientalis* larvae. *Fisheries science* 68, 1212–1218.
- Kamaszewski, M., Ostaszewska, T., 2015. Development of the sense organs in Percid fishes, in: Kestemont, P., Dabrowski, K., Summerfelt, R.C. (Eds.), *Biology and Culture of Percid Fishes*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 227–237.
- Kang, D.Y., Him, H.C., Kang, H.W., 2011. Influence of density and feeding frequency on early life history and cannibalism of river Puffer, *Takifugu obscurus*. *Development & Reproduction* 15, 77–85.
- Katano, O., Iguchi, K. 'ichiroh, 1996. Individual differences in territory and growth of ayu, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae). *Canadian journal of zoology* 74, 2170–2177.
- Katavić, I., Jug-Dujaković, J., Glamuzina, B., 1989. Cannibalism as a factor affecting the survival of intensively cultured sea bass (*Dicentrarchus labrax*) fingerlings. *Aquaculture* 77, 135–143.
- Keith, P., Allardi, J. (Eds.), 2001. *Atlas des poissons d'eau douce de France*. Muséum National d'Histoire Naturelle., Paris, France.
- Kestemont, P., Jourdan, S., Houbart, M., Mélard, C., Paspatis, M., Fontaine, P., Cuvier, A., Kentouri, M., Baras, E., 2003. Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences. *Aquaculture* 227, 333–356. doi:10.1016/S0044-8486(03)00513-1
- Kestemont, P., Xueliang, X., Hamza, N., Maboudou, J., Imorou Toko, I., 2007. Effect of weaning age and diet on pikeperch larviculture. *Aquaculture* 264, 197–204. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.12.034
- Kestemont, P., Dabrowski, K., Summerfelt, R.C. (Eds.), 2015. *Biology and Culture of Percid Fishes*. Springer Netherlands, Dordrecht. doi:10.1007/978-94-017-7227-3
- Kiener, A., 1968. L'évolution des populations de sandre dans deux étangs méditerranéens. *Actes de la Réserve de Camargue* n° 36.
- Kilgour, R., Dalton, C. (Eds.), 1984. *Livestock behaviour. A practical guide*. Granada publishing, London, UK.
- Killen, S.S., Marras, S., McKenzie, D.J., 2011. Fuel, fasting, fear: routine metabolic rate and food deprivation exert synergistic effects on risk-taking in individual juvenile European sea bass: Metabolic rate, food deprivation, and risk-taking in sea bass. *Journal of Animal Ecology* 80, 1024–1033. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01844.x
- Kittilsen, S., Johansen, I.B., Braastad, B.O., Øverli, Ø., 2012. Pigments, parasites and personality: towards a unifying role for steroid hormones? *PLoS ONE* 7, e34281. doi:10.1371/journal.pone.0034281
- Kobilinsky, A., 2000. La planification des expériences - choix des traitements et dispositif expérimental. *Journal de la société française de statistique* 141, 51–54.

- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 23, 925–935.
- Kottelat, M., Freyhof, J. (Eds.), 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat.
- Krause, J., Hoare, D.J., Croft, D., Lawrence, J., Ward, A., Ruxton, G.D., Godin, J.-G.J., James, R., 2000. Fish shoal composition: mechanisms and constraints. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267, 2011–2017. doi:10.1098/rspb.2000.1243
- Kristiansen, T.S., Fernö, A., 2007. Individual behaviour and growth of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed sinking and floating feed: Evidence of different coping styles. *Applied Animal Behaviour Science* 104, 236–250. doi:10.1016/j.applanim.2006.09.007
- Król, J., Flisiak, W., Urbanowicz, P., Ulikowski, D., 2014. Growth, cannibalism, and survival relations in larvae of European catfish, *Silurus glanis* (Actinopterygii: Siluriformes: Siluridae)—attempts to mitigate sibling cannibalism. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 44, 191–199. doi:10.3750/AIP2014.44.3.03
- Król, J., Dauchot, N., Mandiki, S.N., Van Cutsem, P., Kestemont, P., 2015. Cannibalism in cultured Eurasian perch, *Perca fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes: Percidae)—Implication of maternal influence, kinship, and sex ratio of progenies. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 45, 65–73. doi:10.3750/AIP2015.45.1.07
- Król, J., Zieliński, E., 2015. Effects of stocking density and weaning age on cannibalism, survival and growth in European perch *Perca fluviatilis* larvae. *Polish Journal of Natural Sciences* 30, 403–415.
- Król, J., Zakęś, Z., 2016. Effect of dietary l-tryptophan on cannibalism, survival and growth in pikeperch *Sander lucioperca* (L.) post-larvae. *Aquaculture International* 24, 441–451. doi:10.1007/s10499-015-9936-1
- Kruglanski, A.W., Pierro, A., Mannetti, L., De Grada, E., 2006. Groups as epistemic providers: Need for closure and the unfolding of group-centrism. *Psychological Review* 113, 84–100. doi:10.1037/0033-295X.113.1.84
- Kucharczyk, D., Kestemont, P., Mamcarz, A., 2007. Artificial reproduction of pikeperch. Mercurius, Olsztyn, Poland.
- Kurvers, R.H.J.M., Eijkelenkamp, B., van Oers, K., van Lith, B., van Wieren, S.E., Ydenberg, R.C., Prins, H.H.T., 2009. Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Animal Behaviour* 78, 447–453. doi:10.1016/j.anbehav.2009.06.002
- L**
- Landeau, L., Terborgh, J., 1986. Oddity and the “confusion effect” in predation. *Animal Behaviour* 34, 1372–1380.
- Lappalainen, J., 2001. Effects of environmental factors, especially temperature, on the population dynamics of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)). University of Helsinki, Finland.
- Lappalainen, J., Dörner, H., Wysujack, K., 2003. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.))—a review. *Ecology of Freshwater Fish* 12, 95–106.
- Laursen, D.C., L. Olsén, H., Ruiz-Gomez, M. de L., Winberg, S., Höglund, E., 2011. Behavioural responses to hypoxia provide a non-invasive method for distinguishing between stress coping styles in fish. *Applied Animal Behaviour Science* 132, 211–216. doi:10.1016/j.applanim.2011.03.011
- LeBlanc, S., Höglund, E., Gilmour, K.M., Currie, S., 2012. Hormonal modulation of the heat shock response: insights from fish with divergent cortisol stress responses. *AJP: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 302, R184–R192. doi:10.1152/ajpregu.00196.2011

- Lee, J.S.F., Berejikian, B.A., 2008. Effects of the rearing environment on average behaviour and behavioural variation in steelhead. *Journal of Fish Biology* 72, 1736–1749. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.01848.x
- Lehtonen, H., Hansson, S., Winkler, H., 1996. Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic sea. *Ann. Zool. Fennici* 33, 525–535.
- Leonardo, A.F.G., Hoshiba, M.A., Senhorini, J.A., Urbinati, E.C., 2008. Canibalismo em larvas de matrinxã, *Brycon cephalus*, após imersão dos ovos à diferentes concentrações de triiodotironina (T3). *Boletim do Instituto de Pesca* 34, 231–239.
- Löffler, J., Ott, A., Ahnelt, H., Keckeis, H., 2008. Early development of the skull of *Sander lucioperca* (L.) (Teleostei: Percidae) relating to growth and mortality. *Journal of Fish Biology* 72, 233–258. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01699.x
- Lundvall, D., Svanbäck, R., Persson, L., Byström, P., 1999. Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 1285–1292.

M

- MacKay, J., Haskell, M., 2015. Consistent individual behavioral variation: the difference between temperament, personality and behavioral syndromes. *Animals* 5, 455–478. doi:10.3390/ani5030366
- MacKenzie, S., Ribas, L., Pilarczyk, M., Capdevila, D.M., Kadri, S., Huntingford, F.A., 2009. Screening for coping style increases the power of gene expression studies. *PLoS ONE* 4, e5314. doi:10.1371/journal.pone.0005314
- Magnhagen, C., Staffan, F., 2005. Is boldness affected by group composition in young-of-the-year perch (*Perca fluviatilis*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57, 295–303. doi:10.1007/s00265-004-0834-1
- Magnhagen, C., 2007. Social influence on the correlation between behaviours in young-of-the-year perch. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 525–531. doi:10.1007/s00265-006-0280-3
- Magnhagen, C., Bunnefeld, N., 2009. Express your personality or go along with the group: what determines the behaviour of shoaling perch? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, 3369–3375. doi:10.1098/rspb.2009.0851
- Magurran, A.E., 1986. Predator inspection behaviour in minnow shoals: differences between populations and individuals. *Behavioral ecology and sociobiology* 19, 267–273.
- Mamcarz, A., Kucharczyk, D., Kujawa, R., Skrzypczak, A., 1997. Influence of fish density on survival, growth and cannibalism development of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.) larvae. Presented at the Island aquaculture and tropical aquaculture: Proc 2nd Int Workshop Aquacult Percid Fish. European Aquaculture Society, Oostende, Belgium, pp. 343–346.
- Mandiki, S.N.M., Babiak, I., Król, J., Rasolo, J.F.R., Kestemont, P., 2007. How initial predator–prey ratio affects intra-cohort cannibalism and growth in Eurasian perch *Perca fluviatilis* L. larvae and juveniles under controlled conditions. *Aquaculture* 268, 149–155. doi:10.1016/j.aquaculture.2007.04.036
- Mani-Ponset, L., Diaz, J., Divanach-Kentouri, M., Connes, R., 1993. Structure de la rétine et potentialités visuelles susceptibles d’influer sur le comportement trophique du loup (*Dicentrarchus labrax*) adulte et en cours de développement. *European Aquaculture Society Special Publication* 18, 359–372.
- Mani-Ponset, L., Diaz, J.-P., Schlumberger, O., Connes, R., 1994. Development of yolk complex, liver and anterior intestine in pikeperch larvae, *Stizostedion lucioperca* (Percidae), according to the first diet during rearing. *Aquatic Living Resources* 7, 191–202.
- Manley, C.B., Rakocinski, C.F., Lee, P.G., Blaylock, R.B., 2014. Stocking density effects on aggressive and cannibalistic behaviors in larval hatchery-reared spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*. *Aquaculture* 420–421, 89–94. doi:10.1016/j.aquaculture.2013.10.040

- Manley, C.B., Rakocinski, C.F., Lee, P.G., Blaylock, R.B., 2015. Feeding frequency mediates aggression and cannibalism in larval hatchery-reared spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*. *Aquaculture* 437, 155–160. doi:10.1016/j.aquaculture.2014.11.012
- Marimuthu, K., Umah, R., Muralikrishnan, S., Xavier, R., Kathiresan, S., 2011. Effect of different feed application rate on growth, survival and cannibalism of African catfish, *Clarias gariepinus* fingerlings. *Emirates Journal of Food and Agriculture* 23, 330–337.
- Martins, C.I., Aanyu, M., Schrama, J.W., Verreth, J.A., 2005a. Size distribution in African catfish (*Clarias gariepinus*) affects feeding behaviour but not growth. *Aquaculture* 250, 300–307.
- Martins, C.I.M., Schrama, J.W., Verreth, J.A.J., 2005b. The consistency of individual differences in growth, feed efficiency and feeding behaviour in African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) housed individually. *Aquaculture Research* 36, 1509–1516. doi:10.1111/j.1365-2109.2005.01372.x
- Martins, C.I.M., Trenovski, M., Schrama, J.W., Verreth, J.A.J., 2006a. Comparison of feed intake behaviour and stress response in isolated and non-isolated African catfish. *Journal of Fish Biology* 69, 629–636. doi:10.1111/j.1095-8649.2006.01121.x
- Martins, C.I., Schrama, J.W., Verreth, J.A., 2006b. The relationship between individual differences in feed efficiency and stress response in African catfish *Clarias gariepinus*. *Aquaculture* 256, 588–595.
- Martins, C.I.M., Castanheira, M.F., Engrola, S., Costas, B., Conceição, L.E.C., 2011. Individual differences in metabolism predict coping styles in fish. *Applied Animal Behaviour Science* 130, 135–143. doi:10.1016/j.applanim.2010.12.007
- McGhee, K.E., Travis, J., 2010. Repeatable behavioural type and stable dominance rank in the bluefin killifish. *Animal Behaviour* 79, 497–507. doi:10.1016/j.anbehav.2009.11.037
- Mella, V.S.A., Ward, A.J.W., Banks, P.B., McArthur, C., 2015. Personality affects the foraging response of a mammalian herbivore to the dual costs of food and fear. *Oecologia* 177, 293–303. doi:10.1007/s00442-014-3110-8
- Miki, T., Nakatsukasa, H., Takahashi, N., Murata, O., Ishibashi, Y., 2011. Aggressive behaviour and cannibalism in greater amberjack, *Seriola dumerili*: effects of stocking density, feeding conditions and size differences: Cannibalism in greater amberjack. *Aquaculture Research* 42, 1339–1349. doi:10.1111/j.1365-2109.2010.02722.x
- Millot, S., Bégout, M.-L., Chatain, B., 2009. Exploration behaviour and flight response toward a stimulus in three sea bass strains (*Dicentrarchus labrax* L.). *Applied Animal Behaviour Science* 119, 108–114. doi:10.1016/j.applanim.2009.03.009
- Mittelbach, G.G., Persson, L., 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 1454–1465.
- Molnár, T., Hancz, C., Bódis, M., Müller, T., Bercsényi, M., Horn, P., 2004. The effect of initial stocking density on growth and survival of pike-perch fingerlings reared under intensive conditions. *Aquaculture International* 12, 181–189.

N

- Naguib, M., Flörcke, C., van Oers, K., 2011. Effects of social conditions during early development on stress response and personality traits in great tits (*Parus major*). *Developmental psychobiology* 53, 592–600.
- Naumowicz, K., Pajdak, J., Terech-Majewska, E., Szarek, J., 2017. Intracohort cannibalism and methods for its mitigation in cultured freshwater fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 27, 193–208. doi:10.1007/s11160-017-9465-2
- Nyberg, D.W., 1971. Prey capture in the largemouth bass. *American Midland Naturalist* 128–144.

Nyqvist, M.J., Gozlan, R.E., Cucherousset, J., Robert Britton, J., 2013. Absence of a Context-General Behavioural Syndrome in a Solitary Predator. *Ethology* 119, 156–166. doi:10.1111/eth.12049

O

- O'Connell, C.P., 1981. Development of organ systems in the Northern anchovy, *Engraulis mordax*, and other teleosts. *American Zoologist* 21, 429–446.
- Olson, M.H., 1996. Ontogenetic niche shifts in largemouth bass: variability and consequences for first-year growth. *Ecology* 77, 179–190. doi:10.2307/2265667
- Ott, A., Löffler, J., Ahnelt, H., Keckeis, H., 2012. Early development of the postcranial skeleton of the pikeperch *Sander lucioperca* (Teleostei: Percidae) relating to developmental stages and growth. *Journal of Morphology* 273, 894–908. doi:10.1002/jmor.20029
- Otten, E., 1980. Vision during growth of a generalized Haplochromis species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). *Netherlands Journal of Zoology* 31, 650–700.
- Otterå, H., Folkvord, A., 1993. Allometric growth in juvenile cod (*Gadus morhua*) and possible effects on cannibalism. *Journal of fish biology* 43, 643–645.
- Øverli, Ø., Korzan, W.J., Höglund, E., Winberg, S., Bollig, H., Watt, M., Forster, G.L., Barton, B.A., Øverli, E., Renner, K.J., Summers, C.H., 2004. Stress coping style predicts aggression and social dominance in rainbow trout. *Hormones and Behavior* 45, 235–241. doi:10.1016/j.yhbeh.2003.12.002
- Øverli, Ø., Winberg, S., Pottinger, T.G., 2005. Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout—a review. *Integrative and comparative biology* 45, 463–474.
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Nilsson, G.E., 2006a. Behavioral indicators of stress-coping style in rainbow trout: do males and females react differently to novelty? *Physiology & Behavior* 87, 506–512. doi:10.1016/j.physbeh.2005.11.012
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Kiessling, A., Pottinger, T.G., Gjøen, H.M., 2006b. Selection for improved stress tolerance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) leads to reduced feed waste. *Aquaculture* 261, 776–781. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.08.049
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Pulman, K.G., Pottinger, T.G., Korzan, W., Summers, C.H., Nilsson, G.E., 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 31, 396–412.

P

- Pasquet, A., Sebastian, A., Bégout, M.L., Ledoré, Y., Teletchea, F., Fontaine, P., 2015. First insight into personality traits in Northern pike (*Esox lucius*) larvae: a basis for behavioural studies of early life stages. *Environmental Biology of Fishes* 99, 105–115. doi:10.1007/s10641-015-0459-4
- Patrick, S.C., Weimerskirch, H., 2014. Personality, foraging and fitness consequences in a long lived seabird. *PLoS One* 9, e87269.
- Péan, S., Daouk, T., Vignet, C., Lyphout, L., Leguay, D., Loizeau, V., Bégout, M.-L., Cousin, X., 2013. Long-term dietary-exposure to non-coplanar PCBs induces behavioral disruptions in adult zebrafish and their offspring. *Neurotoxicology and Teratology* 39, 45–56. doi:10.1016/j.ntt.2013.07.001
- Pereira, L.S., Agostinho, A.A., Winemiller, K.O., 2017. Revisiting cannibalism in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 27, 499–513. doi:10.1007/s11160-017-9469-y
- Persson, A., Brönmark, C., 2002. Foraging capacity and resource synchronization in an ontogenetic diet switcher, pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Ecology* 83, 3014–3022.

- Persson, L., Byström, P., Wahlström, E., 2000. Cannibalism and competition in Eurasian perch: population dynamics of an ontogenetic omnivore. *Ecology* 81, 1058–1071.
- Persson, L., De Roos, A.M., Claessen, D., Byström, P., Lövgren, J., Sjögren, S., Svanbäck, R., Wahlström, E., Westman, E., 2003. Gigantic cannibals driving a whole-lake trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 4035–4039.
- Pienaar, A.G., 1990. A study of coeval sibling cannibalism in larval and juvenile fishes and its control under culture conditions. Rhodes University, Grahamstown, South Africa.
- Pitcher, T.J., Green, D.A., Magurran, A.E., 1986. Dicing with death: predator inspection behaviour in minnow shoals. *Journal of Fish Biology* 28, 439–448.
- Pitcher, T.J., Parrish, J., 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts., in: Pitcher, T. (Ed.), *Behaviour of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London, pp. 363–440.
- Policar, T., Stejskal, V., Kristan, J., Podhorec, P., Svinger, V., Blaha, M., 2013. The effect of fish size and stocking density on the weaning success of pond-cultured pikeperch *Sander lucioperca* L. juveniles. *Aquaculture International* 21, 869–882. doi:10.1007/s10499-012-9563-z
- Polis, G.A., 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 225–251.
- Poulet, N., 2004. Le sandre (*Sander lucioperca* (L.)) : biologie, comportement et dynamique des populations en Camargue (Bouches du Rhône, France). Université de Toulouse III - Paul Sabatier, Toulouse.
- Puvanendran, V., Laurel, B., Brown, J., 2008. Cannibalism of Atlantic cod *Gadus morhua* larvae and juveniles on first-week larvae. *Aquatic Biology* 2, 113–118. doi:10.3354/ab00044

Q

- Qin, J.G., Mittiga, L., Ottolenghi, F., 2004. Cannibalism reduction in juvenile barramundi *Lates calcarifer* by providing refuges and low light. *Journal of the World Aquaculture Society* 35, 113–118.

R

- Ranåker, L., Persson, J., Jönsson, M., Nilsson, P.A., Brönmark, C., 2014. Piscivore-prey fish interactions: mechanisms behind diurnal patterns in prey selectivity in brown and clear water. *PLoS ONE* 9, e102002. doi:10.1371/journal.pone.0102002
- Réale, D., Festa-Bianchet, M., 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour* 65, 463–470. doi:10.1006/anbe.2003.2100
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82, 291–318. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x
- Réale, D., Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N., Wright, J., 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3937. doi:10.1098/rstb.2010.0222
- Reed, J., Stenseth, N.C., 1984. Evolution of cannibalism in an age-structured population. *Bulletin of mathematical biology* 46, 371–377.
- Reglero, P., Urtizbera, A., Torres, A.P., Alemany, F., Fiksen, Ø., 2011. Cannibalism among size classes of larvae may be a substantial mortality component in tuna. *Marine Ecology Progress Series* 433, 205–219.
- Revelle, W., Wilt, J., Rosenthal, A., 2010. Individual differences in cognition: new methods for examining the personality-cognition link, in: Gruszka, A., Matthews, G., Szymura, B. (Eds.), *Handbook of Individual Differences in Cognition*. Springer, New York, pp. 27–49.
- Reyes-Tomassini, J.J., 2009. Behavioral and neuroendocrine correlates of sex change in the gilthead seabream, *Sparus aurata*. University of Maryland, College Park.

- Ribeiro, F.F., Qin, J.G., 2013. Modelling size-dependent cannibalism in barramundi *Lates calcarifer*: cannibalistic polyphenism and its implication to aquaculture. PLoS ONE 8, e82488. doi:10.1371/journal.pone.0082488
- Ribeiro, F.F., Qin, J.G., 2015a. Prey size selection and cannibalistic behaviour of juvenile barramundi *Lates calcarifer*. Journal of Fish Biology 86, 1549–1566. doi:10.1111/jfb.12658
- Ribeiro, F.F., Qin, J.G., 2015b. Bioenergetics of cannibalism in juvenile barramundi *Lates calcarifer* (Bloch): exploring growth advantage of fish fed live prey and formulated diet. Aquaculture Research 47, 2324–2333. doi:10.1111/are.12685
- Ruiz-Gomez, M. de L., Huntingford, F.A., Øverli, Ø., Thörnqvist, P.-O., Höglund, E., 2011. Response to environmental change in rainbow trout selected for divergent stress coping styles. Physiology & Behavior 102, 317–322. doi:10.1016/j.physbeh.2010.11.023

S

- Sahoo, S.K., Giri, S.S., Sahu, A.K., 2002. Cannibalism, a cause of high mortality in *Wallago attu* (Schneider) larvae. Indian Journal of Fisheries 49, 173–177.
- Sakakura, Y., Tsukamoto, K., 1996. Onset and development of cannibalistic behaviour in early life stages of yellowtail. Journal of Fish Biology 48, 16–29.
- Salonen, S., Helminen, H., Sarvala, J., 1996. Feasibility of controlling coarse fish population through pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) stocking in lake Koylionjarvi, SW Finland. Annales Zoologici Fennici 33, 451–457.
- Schjolden, J., Pulman, K.G., Pottinger, T.G., Tottmar, O., Winberg, S., 2006. Serotonergic characteristics of rainbow trout divergent in stress responsiveness. Physiology & behavior 87, 938–947.
- Schlumberger, O., Proteau, J.-P., 1996. Reproduction of pike-perch (*Stizostedion lucioperca*) in captivity. Journal of Applied Ichthyology 12, 149–152.
- Schram, E., Philipsen, E., 2003. Production of market size pikeperch (*Sander lucioperca*) in a pilot recirculation system (No. C065/03). RIVO-Netherlands Institute for Fisheries Research, The Netherlands.
- Sih, A., Bell, A., Johnson, J.C., 2004a. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends in Ecology & Evolution 19, 372–378. doi:10.1016/j.tree.2004.04.009
- Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C., Ziemba, R.E., 2004b. Behavioral syndromes: an integrative overview. The quarterly review of biology 79, 241–277.
- Silva, P.I.M., Martins, C.I.M., Engrola, S., Marino, G., Øverli, Ø., Conceição, L.E.C., 2010. Individual differences in cortisol levels and behaviour of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles: Evidence for coping styles. Applied Animal Behaviour Science 124, 75–81. doi:10.1016/j.applanim.2010.01.008
- Sinn, D.L., Moltschanowskyj, N.A., 2005. Personality traits in dumpling squid (*Euprymna tasmanica*): context-specific traits and their correlation with biological characteristics. Journal of Comparative Psychology 119, 99–110. doi:10.1037/0735-7036.119.1.99
- Smith, B.R., Blumstein, D.T., 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. Behavioral Ecology 19, 448–455. doi:10.1093/beheco/arm144
- Smith, C., Reay, P., 1991. Cannibalism in teleost fish. Reviews in Fish Biology and Fisheries 1, 41–64. doi:10.1007/BF00042661
- Sogard, S.M., Olla, B.L., 2000. Effects of group membership and size distribution within a group on growth rates of juvenile sablefish *Anoplopoma fimbria*. Environmental Biology of Fishes 59, 199–209.
- Sogard, S.M., Olla, B.L., 1994. The potential for intracohort cannibalism in age-0 walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, as determined under laboratory conditions. Environmental Biology of Fishes 39, 183–190.
- Soulsby, D. (Ed.), 2013. Animal cannibalism: the dark side of evolution. 5m Pub., UK.

- Stamps, J., Groothuis, T.G.G., 2010. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews* 85, 301–325. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x
- Steenfeldt, S.J., Lund, I., 2008. Development of methods of production for intensive rearing of pikeperch juveniles. (No. 199). DTU Aqua Research Report, University of Denmark, Denmark.
- Steenfeldt, S., Lund, I., Höglund, E., 2011. Is batch variability in hatching time related to size heterogeneity and cannibalism in pikeperch (*Sander lucioperca*)?: effects of hatching time in pikeperch. *Aquaculture Research* 42, 727–732. doi:10.1111/j.1365-2109.2010.02681.x
- Steenfeldt, S., 2015. Culture methods of pikeperch early life stages, in: Kestemont, P., Dabrowski, K., Summerfelt, R.C. (Eds.), *Biology and Culture of Percid Fishes*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 295–312.
- Stenseth, N.C., 1985. On the evolution of cannibalism. *Journal of theoretical biology* 115, 161–177.
- Stepien, C.A., Haponski, A.E., 2015. Taxonomy, distribution, and evolution of the Percidae, in: Kestemont, P., Dabrowski, K., Summerfelt, R.C. (Eds.), *Biology and Culture of Percid Fishes*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 3–60. doi:10.1007/978-94-017-7227-3_1
- Stevens, D., Charman, T., Blair, R., 2001. Recognition of emotion in facial expressions and vocal tones in children with psychopathic tendencies. *The Journal of genetic psychology* 162, 201–211.
- Sukumaran, K., Thirunavukkarasu, A.R., Kailasam, M., Sundaray, J.K., Subburaj, R., Thiagrajan, G., 2011. Effect of stocking density on size heterogeneity and sibling cannibalism in Asian seabass *Lates calcarifer* (Bloch, 1790) larvae. *Indian Journal of Fisheries* 58, 145–147.
- Sullivan, J.F., Atchison, G.J., 1978. Predator-prey behaviour of fathead minnows, *Pimephales promelas* and largemouth bass, *Micropterus salmoides* in a model ecosystem. *Journal of Fish Biology* 13, 249–253.
- Summerfelt, R.C. (Ed.), 1996. Intensive culture of Walleye fry, in: *Walleye Culture Manual*. NCRAC Culture series 101, Iowa State University, Ames, pp. 161–185.
- Sundström, L.F., Petersson, E., Höjesjö, J., Johnsson, J.I., Järvi, T., 2004. Hatchery selection promotes boldness in newly hatched brown trout (*Salmo trutta*): implications for dominance. *Behavioral Ecology* 15, 192–198. doi:10.1093/beheco/arg089
- Szczepkowski, M., 2009. Impact of selected abiotic and biotic factors on the results of rearing juvenile stages of northern pike *Esox lucius* L. in recirculating systems. *Archives of Polish Fisheries* 17, 107–147.
- Szczepkowski, M., Szczepkowska, B., Piotrowska, I., 2011. Impact of higher stocking density of juvenile Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus Mitchill*, on fish growth, oxygen consumption, and ammonia excretion. *Archives of Polish Fisheries* 19. doi:10.2478/v10086-011-0007-6
- Szkudlarek, M., Zakeś, Z., 2007. Effect of stocking density on survival and growth performance of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), larvae under controlled conditions. *Aquaculture International* 15, 67–81. doi:10.1007/s10499-006-9069-7
- Szkudlarek, M., Zakeś, Z., 2002. The effect of stock density on the effectiveness of rearing pikeperch *Sander lucioperca* (L.) summer fry. *Archives of Polish Fisheries* 10, 115–120.

T

- Takeshita, A., Soyano, K., 2009. Effects of fish size and size-grading on cannibalistic mortality in hatchery-reared orange-spotted grouper *Epinephelus coioides* juveniles. *Fisheries Science* 75, 1253–1258. doi:10.1007/s12562-009-0135-8
- Thomas, G., 1977. The influence of eating and rejecting prey items upon feeding and food searching behaviour in *Gasterosteus Aculeatus* L. *Animal Behaviour* 25, 52–66.

- Thorpe, J., 1977. Morphology, physiology, behavior, and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *P. flavescens* Mitchell. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 34, 1504–1514.
- Toms, C.N., Echevarria, D.J., Jouandot, D.J., 2010. A methodological review of personality-related studies in fish: focus on the shy-bold axis of behavior. *International Journal of Comparative Psychology* 23.
- Tourinho, L., de Almeida Mendonça, A., Japyassú, H.F., 2016. Ontogenetic variation in the predatory behavior of the orb-weaver spider *Azilia histrio*: detecting changes in behavioral organization. *Journal of ethology* 34, 219–229.
- Trenzado, C.E., Carrick, T.R., Pottinger, T.G., 2003. Divergence of endocrine and metabolic responses to stress in two rainbow trout lines selected for differing cortisol responsiveness to stress. *General and comparative endocrinology* 133, 332–340.
- Turesson, H., Persson, A., Brönmark, C., 2002. Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. *Ecology of Freshwater Fish* 11, 223–233.

U

- Uher, J., 2011. Individual behavioral phenotypes: An integrative meta-theoretical framework. Why “behavioral syndromes” are not analogs of “personality.” *Developmental Psychobiology* 53, 521–548. doi:10.1002/dev.20544
- Urho, L., 1990. Habitat shift larvae perch. *Annales Zoologici Fennici* 33, 329–340.

V

- Van Damme, P., Appelbaum, S., Hecht, T., 1989. Sibling cannibalism in koi carp, *Cyprinus carpio* L., larvae and juveniles reared under controlled conditions. *Journal of Fish Biology* 34, 855–863.
- Van de Nieuwegiessen, P.G., Schrama, J.W., Verreth, J.A.J., 2008. A note on alarm cues in juvenile African catfish, *Clarias gariepinus* Burchell: Indications for opposing behavioural strategies. *Applied Animal Behaviour Science* 113, 270–275. doi:10.1016/j.applanim.2007.11.008
- Van Densen, W.L.T., 1985. Piscivory and the development of bimodality in the size distribution of 0+ pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.). *Journal of Applied Ichthyology* 1, 119–131.
- Van Kooten, T., Andersson, J., Byström, P., Persson, L., de Roos, A.M., 2010. Size at hatching determines population dynamics and response to harvesting in cannibalistic fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67, 401–416. doi:10.1139/F09-157
- Vandewalle, P., Gluckmann, I., Baras, E., Huriaux, F., Focant, B., 1997. Postembryonic development of the cephalic region in *Heterobranchus longifilis*. *Journal of Fish Biology* 50, 227–253.
- Verbeek, M.E., Boon, A., Drent, P.J., 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133, 945–963.
- Verbeek, P., Iwamoto, T., Murakami, N., 2008. Variable stress-responsiveness in wild type and domesticated fighting fish. *Physiology & Behavior* 93, 83–88. doi:10.1016/j.physbeh.2007.08.008
- Vignet, C., Bégout, M.-L., Péan, S., Lyphout, L., Leguay, D., Cousin, X., 2013. Systematic screening of behavioral responses in two zebrafish strains. *Zebrafish* 10, 365–375. doi:10.1089/zeb.2013.0871
- Vlavanou, R., 1996. Elevage experimental de la perche *Perca fluviatilis* L.: développement larvaire et croissance. Université de Metz, Metz.

W

- Wagner, J.D., Glover, M.D., Moseley, J.B., Moore, A.J., 1999. Heritability and fitness consequences of cannibalism in *Harmonia axyridis*. *Evolutionary Ecology Research* 1, 375–388.
- Werner, E.E., Hall, D.J., 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology* 55, 1042–1052. doi:10.2307/1940354
- Wilder, S.M., Rypstra, A.L., 2008. Sexual size dimorphism predicts the frequency of sexual cannibalism within and among species of spiders. *The American Naturalist* 172, 431–440. doi:10.1086/589518
- Wilson, A.D.M., McLaughlin, R.L., 2007. Behavioural syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. *Animal Behaviour* 74, 689–698. doi:10.1016/j.anbehav.2007.01.009
- Wilson, D.S., 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 353, 199–205.

Z

- Žiliukienė, V., Žiliukas, V., 2006. Feeding of early larval pike *Esox lucius L.* reared in illuminated cages. *Aquaculture* 258, 378–387. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.04.010

VALORISATIONS SCIENTIFIQUES

Publications

- 2017 **Colchen, T.**, Dias, A., Teletchea, F., Pasquet, A. Behavioural differences between individuals could explain the onset of piscivory in fish. Soumis dans *Behavioural Processes*.
- 2017 **Colchen, T.**, Teletchea, F., Fontaine, P., Pasquet, A. The onset of cannibalism in pikeperch (*Sander lucioperca*): a multifactorial analysis. Soumis dans *Aquaculture Research*.
- 2017 **Colchen, T.**, Teletchea, F., Fontaine, P., Pasquet, A. Behavioural analysis of intra-cohort cannibalism in young fish. Larvi' 17 – Fish & Shellfish Larviculture Symposium. 1, 91-94
- 2017 **Colchen, T.**, Faux, E., Teletchea, F., Pasquet, A. Is personality of young fish consistent through different behavioural tests? *Applied Animal Behaviour Science*. 194; 127-134. DOI: 10.1016/j.applanim.2017.05.012.
- 2017 Benhaïm, D., Ferrari, S., **Colchen, T.**, Chatain, B., Bégout, M.-L. Relationship between individual and group learning in a marine teleost: A case study with sea bass under self-feeding conditions. *Learning and Behaviour*. 45, 276-286. DOI: 10.3758/s13420-017-0266-1.
- 2017 **Colchen, T.**, Teletchea, F., Fontaine, P., Pasquet, A. Temperature modifies activity, inter-individual relationships and group structure in fish. *Current Zoology*. 163, 175-183. DOI: 10.1093/cz/zow048.
- 2014 Ferrari, S., Benhaïm, D., **Colchen, T.**, Chatain, B., Bégout, M.-L. First links between self-feeding behaviour and personality traits in European seabass, *Dicentrarchus labrax*. *Applied Animal Behaviour Science*. 161, 131-141.

Deliverable du projet DIVERSIFY

- 2016 Fontaine, P., **Colchen, T.**, Gisbert, E., Pasquet, A., Teletchea, F. Determination of the effect of environmental factors on pikeperch larval rearing. Deliverable report D16.1. pp 18.
- 2016 Fontaine, P., **Colchen, T.**, Pasquet, A., Teletchea, F., Gisbert, E. Determination of the effect of nutritional factors on pikeperch larval rearing. Deliverable report D16.2. pp 13.
- 2017 Fontaine, P., **Colchen, T.**, Pasquet, A., Gisbert., E. Determination of the effect of populational factors on pikeperch larval rearing. Deliverable report D16.3. pp. 17.

Communications orales

- 2017 **Colchen T.**, Ledoré Y., Hmila S., Gisbert E., Zarski D., Pasquet A., Fontaine P*. Improvement of rearing conditions for juvenile pikeperch (*Sander lucioperca*) production in RAS. Aquaculture Europe 2017 (Dubrovnik, 17-20 Octobre)

- 2017 **Colchen T.***, Teletchea F., Fontaine P., Pasquet A. Behavioural analyses of intra-cohort cannibalism in young pikeperch (*Sander lucioperca*). 2017 Annual Coordination Diversify Meeting (Barcelone, 17-19 Janvier).
- 2016 Benhaim D.*, Ferrari S., **Colchen T.**, Chatain B., Bégout M.-L. Relationship between individual and group cognition in sea bass under self-feeding conditions. 46^{ème} colloque SFECA (Caen, 22-24 Mars).
- 2015 **Colchen T.***, Gisbert E., Ledoré Y., Krauss D., Teletchea F., Pasquet A., Fontaine P. Effects of four environmental factors on the survival and development of the larvae of pikeperch (*Sander lucioperca*). Aquaculture Europe 2015 (Rotterdam, 20-23 Octobre).
- 2015 Benhaim D.*, Ferrari S., **Colchen T.**, Bégout M.-L. Response learning consistency in sea bass groups under self-feeding conditions. Behaviour (Cairns, 9-14 Août).
- 2015 **Colchen T.***, Teletchea F., Fontaine P., Pasquet A. Effet de cinq températures sur le comportement social des truites communes (*Salmo trutta*). Congrès de la SFI : 6ème Rencontres de l'Ichtyologie en France (Paris, 24-27 Mars).
- 2014 Ferrari S.*, **Colchen T.**, Chatain B., Benhaim D., Bégout M.-L. Lien entre comportement d'auto-alimentation et traits de personnalité chez le bar Européen *Dicentrarchus labrax* (L). 44^{ème} colloque SFECA (Paris, 8-10 Juillet).

Communications affichées

- 2017 **Colchen T.**, Teletchea F.*, Fontaine P., Pasquet A. Behavioural analysis of intra-cohort cannibalism in young fish. Larvi 2017 (Ghent, 4-7 Septembre). Short paper accepted.
- 2017 **Colchen T.***, Teletchea F., Fontaine P., Pasquet A. Behavioural analysis of intra-cohort cannibalism in early life stages of fish. Behaviour 2017 (Estoril, 31 July- 7 Août).
- 2016 Dias A., **Colchen T.**, Teletchea F.*, Pasquet A. Ontogenesis of the predatory behavior of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. 40th Annual Larval Fish Conference (Salomons, MD, 19-23 Juin).
- 2015 Ledoré Y.*, **Colchen T.**, Faber L., Barbier C., Pasquet A., Teletchea F., Fontaine P. Effects of four feeding factors on survival and growth of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. Aquaculture Europe 2015 (Rotterdam, 20-23 Octobre).
- 2015 Faux E., **Colchen T.**, Fontaine P., Teletchea F., Pasquet A.* Cannibalism and personality in larval pikeperch (*Sander lucioperca*). 39th Annual Larval Fish Conference (Vienne, 12-17 Juillet).
- 2015 **Colchen T.**, Réalis-Doyelle E.*, Fontaine P., Teletchea F., Pasquet A. Effects of temperature on behavior and physiological development of larvae of a cold stenothermal fish, the brown trout (*Salmo trutta*). 39th Annual Larval Fish Conference (Vienne, 12-17 Juillet).

ANNEXE

LARVI '17 – FISH & SHELLFISH LARVICULTURE SYMPOSIUM
C.I. Hendry (Ed)
European Aquaculture Society, Special Publication No. XX, Oostende, Belgium, 2017

BEHAVIOURAL ANALYSIS OF INTRA-COHORT CANNIBALISM IN YOUNG FISH

T. Colchen¹, F. Teletchea¹, P. Fontaine¹, and A. Pasquet^{1,2}

¹ University of Lorraine, Unité de Recherches Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux (URAFPA), USC INRA 340, Vandoeuvre-lès-Nancy, France

² CNRS (National Center for French research)

Introduction

Cannibalism is a predatory feeding strategy that involves killing and consuming the whole, or major part, of an individual belonging to the same species, irrespective of its stage of development (Baras, 2012). It occurs in 30 fish families and is reported in both wild and farmed conditions. In aquaculture, cannibalism is highly undesirable and is one of the major bottlenecks in larviculture. Several studies look for causes of cannibalism (for review, see Naumowicz et al., 2017) searching for rearing factors (environmental, nutritional, populational) able to stop cannibalism (Hecht and Pienaar, 1993; Baras, 2012). Manipulating some of these factors reduces cannibalism but never stops it. Consequently, the existence of cannibals could be explained by individual characteristics that rearing factors can not regulate. A new concept called personality, defined as behavioural individual differences stable over time and/or in varying environmental contexts, has emerged (Réale et al., 2007). Several personality traits have been recognized in animals in relation to diverse behavioural responses of individuals within the same population and the performances of these traits followed a continuum along the personality axis. Five traits have been identified: boldness-shyness, exploration-avoidance, activity, aggressiveness, and social tolerance (Sih et al., 2004; Réale et al., 2007). As a consequence of inter-individual variability, we can assume that cannibals may have a different personality compared to other individuals of the population. To confirm this hypothesis, pikeperch (*Sander lucioperca*) is a good model because it has a strong economic potential for inland aquaculture diversification in Europe (Wang et al., 2009), and there is a high mortality rate due to cannibalism during early life stages (up to 29% in that species, Kestemont et al., 2007).

Materials and methods

Eggs were obtained from stripping two domesticated females reared in a French fish farm (Asialor, Pierrevillers 57, France) on January 22 2016. After hatching

(27/01/2015), larvae were raised at URAFPA (www.urfpa.fr, France) in a RAS (Recirculating Aquatic System). Fish were hand fed commercial food (first with nauplii of *Artemia* (550-600µm, Catvis, Hertogenbosch, The Netherlands) from 4 (days post-hatching: dph) to 18dph, followed by Larviva PROWEAN 100, 300, 500, 700µm (BIOMAR®, France) until 35dph and INICIOplus 0.8mm (BIOMAR®, France). We compared the behavioural responses of 42 fish taken randomly (unknown status) in the eight tanks to those of 25 cannibals of the same age (between 29 and 54dph) in two different tests of personality: a cross-maze test and a sociability test.

Swimming activity, exploration and boldness were evaluated using a cross-maze test. The cross-maze (25cm×7cm with 2.5cm of water) was divided into five zones, and placed on a translucent table with a light below. Fish were tested one by one. Each fish was placed in the acclimatization zone (7cm×5cm) separated from the maze by a vertical divider. After 30min of acclimatization, the divider was opened and fish behaviour was video recorded for 20min. If a fish did not go out of the acclimatization zone during the 20 minutes' period, a latency of 1200s was attributed. For exploration, three parameters were analysed: the individual latency to emerge from the acclimatization zone (in s), the total number of visited zones, and the swimming activity. They were analysed over the whole 20 minutes' period, except for swimming activity that was calculated over three periods of time: from the 1st to the 3rd minute, from the 9th to the 11th minute, and from the 17th to the 19th minute.

Relationships between fish were evaluated with a sociability test. A similar device as the cross-maze test was used for this test. Cross-maze was also divided into five zones with three zones occupied by small box separated from other zones by a transparent wall, to let the tested larvae to see congeners and small holes to let water circulated. In these small boxes, we put 0, 3, or 6 congeners. After an acclimatization period of 30min, larvae were tested for sociability during 20min. We measured four parameters: the latency to emerge from the acclimatization zone, and the time spent near 0, 3, and 6 congeners.

For all parameters, we tested the assumption of normality (Shapiro test) and of homogeneity of variances (Levene test). Consequently, data were compared with t-test for independent data. All statistical tests were performed with "R" software (version 3.0.3) and results are presented as mean, median, and outliers in box plots for all the parameters. Results were considered significant at $P < 0.05$.

Results and discussion

In the exploration test, cannibals were not significantly more active than random fish (cannibals: $171.7 \pm 110.3s$; unknown status: $137.5 \pm 111.9s$; $t=1.22$; $df=65$; $p=0.23$; Fig.1A). Cannibals did not emerge significantly faster than fish with

unknown status (cannibals: 237.3 ± 346.1 s; unknown status: 182.0 ± 335.5 s; $t=0.64$; $df=65$; $p=0.52$). Cannibals did not explore significantly more zones than fish with unknown status (cannibals: 68.7 ± 74.8 ; unknown status: 52.1 ± 65.4 ; $t=0.95$; $df=65$; $p=0.34$; Fig.1B).

In the sociability test, cannibals did not emerge significantly faster than fish with unknown status (cannibals: 159 ± 233.1 s; unknown status: 251.6 ± 395.1 s; $t=-1.06$; $df=65$; $p=0.29$). Cannibals did not spend more time near zone without congener than fish with unknown status (cannibals: 124.6 ± 271.03 s; unknown status: 152.4 ± 271.4 s; $t=-0.4$; $df=65$; $p=0.69$; Fig.1C). Cannibals did not spend more time near zone with three congeners than fish with unknown status (cannibals: 126.4 ± 134 s; unknown status: 130.8 ± 177.02 s; $t=-0.11$; $df=65$; $p=0.91$; Fig.1D). Cannibals did not spend more time near zone with 6 congeners than fish with unknown status (cannibals: 257.7 ± 267.4 s; unknown status: 176.02 ± 229.6 s; $t=1.32$; $df=65$; $p=0.2$; Fig.1E).

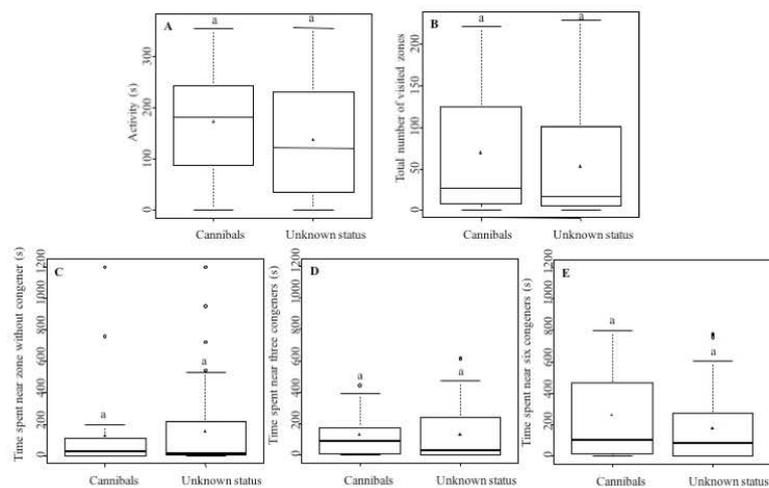


Fig. 1. Parameters used in both the exploration and the sociability tests: (A) activity (s), (B) total number of visited zones, (C), time spend near zone without congener (s), (D) time spend near three congeners (s), and (E) time spend near six congeners (s) in function of groups (cannibals and individuals with an unknown status). The black line is the median, the black triangle is the mean and the white dots are outliers.

To our knowledge, the present study is the first one that investigated the behavioural responses of cannibals compared to random sample of the population. We

showed that behavioural responses of cannibals did not differ from those of fish taken randomly within the same population. It seems that behavioural responses of personality did not allow us to characterize cannibals in young pikeperch juveniles.

Acknowledgments

This project received funding from the European Union's Seventh Framework Programme for research, technological development and demonstration (KBBE-2013-07 single stage, GA 603121, Diversify).

References

- Baras E. 2012. Cannibalism in fish larvae: What have we learned? pp.1-37. In: Larval Fish Aquaculture. Qin J. G. (Ed.). Nova Science Publishers, New York. 710p.
- Hecht T., and A.G. Pienaar. 1993. A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. *Journal of the world aquaculture society* 24.
- Kestemont P., X. Xueliang, N. Hamza, J. Maboudou, and I.I. Toko. 2007. Effect of weaning age and diet on pikeperch larviculture. *Aquaculture* 264: 197-204.
- Naumowicz K., J. Pajdak, E. Terech-Majewska, and J. Szarek. 2017. Intra-cohort cannibalism and methods for its mitigation in cultured freshwater fish. *Review in Fish Biology and Fisheries* 27:193-208.
- Réale D., S.M. Reader, D. Sol, P.T. McDougall, and N.J. Dingemanse. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318.
- Sih A., A. Bell, and J.C. Johnson. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Ecology and Evolution* 19:372-378.
- Wang N., X. Xu, and P. Kestemont. 2009. Effect of temperature and feeding frequency on growth performances, feed efficiency and body composition of pikeperch juveniles (*Sander lucioperca*). *Aquaculture* 289:70-73.

Le cannibalisme intra-cohorte est l'acte de tuer et consommer tout ou partie d'un individu conspécifique du même âge. Longtemps considéré comme un artefact d'élevage, le cannibalisme est maintenant admis comme un phénomène naturel pouvant être soumis à des mécanismes de sélection. Chez les Téléostéens, il est majoritairement référencé au niveau des premiers stades de vie. En condition d'élevage, plusieurs facteurs biotiques et abiotiques ont été testés sans réussir à totalement l'éliminer chez de nombreuses espèces. Dans ce contexte, cette thèse a pour objectifs de mieux comprendre la mise en place et le maintien du cannibalisme, chez le sandre, en se focalisant sur le lien entre cannibalisme, personnalité et mise en place de l'ichtyophagie. Cette thèse a été divisée en trois parties : (i) description du cannibalisme chez les premiers stades de vie du sandre et étude de l'influence de certains facteurs d'élevage, (ii) détermination des traits de personnalité chez les juvéniles, et mise en évidence de l'apparition du comportement piscivore chez les larves, (iii) recherche des liens entre cannibalisme, personnalité et mise en place de l'ichtyophagie. Cette thèse a montré que les facteurs d'élevage testés n'ont pas d'influence sur le cannibalisme. Elle a permis de démontrer l'existence de syndromes comportementaux dès les premiers stades de vie, que l'ichtyophagie ne se mettait pas en place au même âge chez tous les individus et que celle-ci était liée à la personnalité. Nos résultats montrent, également, que le cannibalisme chez les premiers stades de vie du sandre serait lié à la mise en place d'une ichtyophagie précoce et non à une personnalité particulière. On peut en déduire que le cannibalisme ne repose pas, au cours du développement, sur les mêmes caractéristiques individuelles que l'ichtyophagie.

Mots clés : Comportement, Personnalité, Prédation intra-spécifique, Ichtyophagie, Poisson d'eau douce.

Intra-cohort cannibalism is the act of killing and consuming the whole, or major part, of a conspecific individual of the same age. Most often considered as an artefact of captive conditions, it is now assumed that cannibalism is a natural phenomenon, which could be submitted to selection. In Teleosts, it is mostly found in early life stages. In rearing conditions, several biotic and abiotic factors have been already tested, yet without successfully stop it in several species. In this context, the aim of this thesis is to better understand the onset and the stability of cannibalism, in pikeperch, by focusing on the link between cannibalism, personality and the onset of ichtyophagy. This study comprised three main parts aiming at: (i) describing the cannibalism in early life stages and studying the impact of rearing factors, (ii) determining personality traits in juveniles and describing the onset of ichtyophagy in larvae, (iii) searching the link between cannibalism, personality and onset of ichtyophagy. This thesis showed that rearing factors have no impact on cannibalism. Furthermore, we found behavioural syndromes in early life stages and that the onset of ichtyophagy did not occur at the same time for all individuals. Our results highlight that cannibalism seems to be linked to the onset of ichtyophagy rather than individual personality. In conclusion, cannibalism is not due, throughout the development, to the same individual characteristics than ichtyophagy.

Keywords: Behaviour, Personality, Intra-specific predation, Ichtyophagy, Freshwater fish.