



**HAL**  
open science

**Electric signals and social behavior of the weakly electric fish *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Teleostei)**

Christian Graff

► **To cite this version:**

Christian Graff. Electric signals and social behavior of the weakly electric fish *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Teleostei). Neurosciences. Université Paris-Sud, 1986. Français. NNT: . tel-03298706

**HAL Id: tel-03298706**

**<https://hal.science/tel-03298706v1>**

Submitted on 23 Jul 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.

UNIVERSITE DE PARIS-SUD  
CENTRE D'ORSAY

THESE

présentée

Pour obtenir

Le TITRE de DOCTEUR en SCIENCES

PAR

CHRISTIAN GRAFF

---

Signaux Electriques et Comportement Social  
du Poisson à Faibles Décharges,  
Marcusenius macrolepidotus (mormyridae, teleostei)

soutenue le

17 Février 1986

devant la Commission d'examen

MM. A. BEAUMONT

V. BLOCH

Président

Y. FREGNAC

P. ROPARTZ

T. SZABO

UNIVERSITE DE PARIS-SUD  
CENTRE D'ORSAY

# THESE

présentée

Pour obtenir

Le TITRE de DOCTEUR en SCIENCES

PAR

**CHRISTIAN GRAFF**

---

**Signaux Electriques et Comportement Social  
du Poisson à Faibles Décharges,  
Marcusenius macrolepidotus (mormyridae, teleostei)**

soutenu le

17 Février 1986

devant la Commission d'examen

MM. A. BEAUMONT

V. BLOCH

Président

Y. FREGNAC

P. ROPARTZ

T. SZABO

A mes parents,

mes frères et soeurs,

à Gail et à Yolande,

... pour la force de leur affection,

au-delà du comportement social...

Que les membres du jury trouvent ici l'expression de ma reconnaissance, pour l'intérêt et le temps qu'ils ont bien voulu consacrer à l'examen de cette thèse:

Dr Thomas SZABO, qui a ouvert les chemins de la recherche sur les poissons électriques.

Pr Philippe ROPARTZ, qui a guidé mes études de biologie du comportement et m'a formé à l'éthologie.

Dr Yves FREGNAC, qui a accepté de juger un travail d'analyse du signal sur un modèle inaccoutumé des neurosciences.

Pr Vincent BLOCH, qui n'a pas hésité à considérer la psychophysiologie d'un vertébré parfois appelé inférieur.

Pr André BEAUMONT, qui a bien voulu porter son regard de biologiste généraliste sur un exemple aussi particulier du règne animal.

Je voudrais dire ici ma gratitude au Dr Paul FELTZ, professeur à l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, et au Dr Jeffrey M. GREENSPON, professeur aux Hobart and William Smith Colleges de Geneva, New York qui, par leur confiance et leur enthousiasme, ont su raviver le feu sacré aux moments difficiles.

Merci aussi à la Fondation de France qui a contribué à me soutenir financièrement pour cette étude, et au Centre National de la Recherche Scientifique qui m'a accueilli au Laboratoire de Physiologie Nerveuse de Gif sur Yvette où j'ai profité de tous les moyens nécessaires à cette étude.

Ont participé à ce travail:

- T. SZABO : direction de recherche
- D. ROUILLY : élevage et aquariologie
- S. LIBOUBAN : anatomie nerveuse
- J.P. DENIZOT, B. DJEBAR : histologie et cytologie
- M. BOUDINOT : informatique
- J. SERRIER : physiologie nerveuse, ethologie, programmation
- A. BAGADY : statistiques
- P. BELBENOIT : bibliographie, systématique
- M. SERRIER, L. COLLET : iconographie
- D. KEMENOVIC : mise en page
- J.P. BOUILLOT : photographie

Je tiens à les remercier pour la qualité de leur collaboration.

Cette thèse a été supervisée par

le Dr Jacques Serrier

que je remercie

pour son enseignement enthousiaste, sa critique incisive, son conseil éclairé

et son aide amicale.

## ABSTRACT



This thesis deals with Marcusenius macrolepidotus (mormyridae), a teleost fish, emitter of weak-electric pulses. Its locomotor and electric social behaviours are described.

The histology of the electric emitter- and receptor organs is presented. The movements of groups are first observed in various environments, and then quantified in experimental conditions. A novel set-up simultaneously records the electric pulses from the group and from one (individual) fish within the group. A computer analyses the rhythm of interpulse intervals.

The electric activity of each fish shows individual stereotypies. It changes according to locomotor activity. Fish of this species show a tendency to aggregate depending on the situation. The group's electric activity differs from a random mix of individual electric activities because of two types of interactions, namely stopping responses (to one fish, from the rest of the group), and echo responses (between two fish in the group).

These results show a social system built on communication signals to which humans are insensible.



1. <u>INTRODUCTION</u>	1
1.1. SIGNAUX DE COMMUNICATION, SYSTEMES, SYSTEME SOCIAL	1
1.1.1. Le signal de communication	
1.1.2. Système	
1.1.3. Systèmes biologiques	
1.2. COMMUNICATIONS ANIMALES	4
1.2.1. Définitions	
1.2.2. Description d'un système social	
1.3. ELECTRICITE ET ELECTROCOMMUNICATION	7
1.3.1. Rappels élémentaires de physique	
1.3.2. Electricité naturelle	
1.4. ELECTRORECEPTION	9
1.5. ELECTROMOTRICITE	11
1.5.1. Origine de l'électromotricité	
1.5.2. Aspects de l'électromotricité	
1.5.3. Fonctions de l'électromotricité	
1.5.3.1. Fonction des fortes décharges	
1.5.3.2. Fonctions des faibles décharges	
1.5.3.2.1. Electrolocalisation	
1.5.3.2.2. Electrocommunication	
1.6. ELECTROCOMMUNICATION CHEZ LES MORMYRES	16
1.6.1. Existence	
1.6.2. Communication et information	
1.6.3. Structures nerveuses	
1.6.4. Autres modes de communication	
1.6.5. Mode de décharge des mormyres	
1.7. BUT DU TRAVAIL	23
1.7.1. Objectifs de recherche	
1.7.2. Conclusion	
1° hypothèse: Existence d'un canal de communication	
2° hypothèse: Réalité d'un caractère social	
3° hypothèse: Communications électriques dans le groupe	

2. <u>MATERIEL ET METHODES</u>	26
2.1. MODELE D'ETUDE	26
2.1.1. Systématique des Mormyres	
2.1.2. Problèmes liés au modèle	
2.1.3. <u>Marcusenius macrolepidotus</u>	
2.1.4. Animaux	
2.2. ANATOMIE ET HISTOLOGIE	31
2.2.1. Morphologie générale	
2.2.2. Procédures histologiques	
2.2.3. Techniques d'observation fine	
2.2.3.1. Cerveau	
2.2.3.2. Organe électrique	
2.2.3.3. Récepteurs cutanés	
2.3. AQUARIUMS D'OBSERVATION	35
2.3.1. Aquariums à environnement varié	
2.3.2. Bacs expérimentaux	
2.3.2.1. Bac principal	
2.3.2.2. Bac accessoire	
2.4. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX	39
2.4.1. Etude de l'individu isolé	
2.4.2. Etude de dyades de poissons	
2.4.3. Etude de groupes de six poissons	
2.5. REPARTITION SPATIALE	41
2.5.1. Saisie des données	
2.5.2. Analyse	
2.6. COMPORTEMENT LOCOMOTEUR DES POISSONS	43
2.6.1. Sélection d'items comportementaux	
2.6.2. Items individuels	
2.6.3. Items associés aux congénères.	
2.7. FORME ET AMPLITUDE DE LA DECHARGE	46
2.7.1. Acquisition/enregistrement	
2.7.2. Analyse	

2.8. METHODES D'ETUDE DES RYTHMES DE DECHARGE	48
2.8.1. Saisie	48
2.8.1.1. Electrodes fixes	
2.8.1.2. Electrode individuelle	
2.8.1.2.1. Objectif du montage	
2.8.1.2.2. Principe	
2.8.1.2.3. Contraintes	
2.8.1.2.4. Description	
2.8.1.2.5. Le contact tournant	
2.8.1.2.6. Mise en forme des signaux	
2.8.2. Analyse des rythmes de décharge	53
2.8.2.1. Saisie et stockage	
2.8.2.2. Analyse	
2.8.2.3. Successions temporelles	
2.8.2.4. Distributions temporelles	
2.8.2.4.1. Pic, mode et écart momentané	
2.8.2.4.2. Classes d'intervalles	
2.8.2.5. Organisation temporelle	
2.8.2.6. Activités électriques composées	
2.8.2.7. Activité électrique de plusieurs poissons	

### 3. RESULTATS

3.1. ETUDE DU SYSTEME ELECTROSENSORIMOTEUR	65
3.1.1. Organes récepteurs	65
3.1.1.1. Knollenorganes	
3.1.1.2. Organes ampullaires	
3.1.1.3. Mormyromastes	
3.1.2. Cerveau	67
3.1.2.1. Observation d'une coupe parasagittale	
3.1.2.2. Rappels de physiologie	
3.1.3. Organe électrique	68
3.1.3.1. Vue externe	
3.1.3.2. Vue macroscopique	
3.1.3.3. Structure microscopique	
3.1.3.4. Rappels de physiologie	
3.1.4. Impulsion électrique	71
3.1.4.1. Allure générale de l'impulsion	
3.1.4.2. Paramètres: durée et symétrie	
3.1.4.3. Amplitude	
3.1.4.4. Dédoublement	
3.1.5. Conclusion	75
3.2. ETUDE DU RYTHME DE DECHARGE	76
3.2.1. Présentation de l'activité électrique	76
3.2.1.1. Allure générale	
3.2.1.2. Ordre de grandeur	
3.2.2. Distribution temporelle des intervalles inter-impulsion dans le cas de poissons au repos	77
3.2.2.1. Constantes et variations individuelles	
3.2.2.2. Constantes et variations interindividuelles	
3.2.3. Organisation séquentielle pour l'individu au repos	80
3.2.3.1. Ordre et désordre	
3.2.3.2. Combinaisons particulières	
3.2.3.3. Symétries	
3.2.3.4. Stéréotypies	
3.2.3.4.1. Tétragrammes	
3.2.3.4.2. Hexagrammes	
3.2.4. Constantes et variations selon l'activité locomotrice	87
3.2.4.1. Modifications prolongées	
3.2.4.2. Augmentation momentanée d'activité	
3.2.4.2.1. Activités électrique et locomotrice	
3.2.4.2.2. Etude de cas	
3.2.5. Conclusion	97

3.3. CAS DE DYADES DE POISSONS	98
3.3.1. Comportement locomoteur	
3.3.2. Activité électrique	
3.3.3. Conclusion	
3.4. OCCUPATION DE L'ESPACE ET ACTIVITE LOCOMOTRICE DE GROUPES DE POISSONS	94
3.4.1. Observation en aquariums à environnement varié	94
3.4.1.1. Préférences spatiales	
3.4.1.2. Groupements	
3.4.1.3. Territoire	
3.4.1.4. Rejet social	
3.4.1.5. Evolution au cours du temps de l'activité locomotrice	
3.4.1.6. Stabilisation	
3.4.2. Mesures en bac expérimental	98
3.4.2.1. Abris et eau libre	
3.4.2.2. Ordre des préférences spatiales pour les différentes zones du bac expérimental	
3.4.2.3. Comportement social dans le bac expérimental	
3.4.2.4. Evolution de l'occupation des différentes zones au cours du temps	
3.4.2.5. Regroupement et dispersion	
3.4.3. Conclusion	103
3.5. ACTIVITE ELECTRIQUE DANS UN GROUPE	104
3.5.1. Activité électrique d'un individu au repos dans un groupe	
3.5.1.1. Influence de la présence du groupe	
3.5.1.2. Influence de l'activité du groupe	
3.5.1.3. Ordre de grandeur des $i-i$	
3.5.1.4. Organisation séquentielle	
3.5.2. Interactions électriques entre individus dans le groupe	109
3.5.2.1. Activité électrique du groupe entier	
3.5.2.2. Réponse écho	
3.5.2.2.1. Données antérieures	
3.5.2.2.2. Existence	
3.5.2.3. Réponse d'arrêt	
3.5.2.3.1. Présentation	
3.5.2.3.2. Modification de l'activité électrique d'un individu (AEI)	
3.5.2.3.3. Stimulus déclencheur de l'arrêt	
3.5.3. Activité électrique du groupe	113
3.5.3.1. Distribution temporelle	
3.5.3.2. Organisation temporelle	
3.5.3.2.1. Réponse écho dans le groupe	
3.5.3.2.2. Réponse d'arrêt en groupe	
3.5.3.2.2.1. Présentation	
3.5.3.2.2.2. Contexte général	
3.5.3.2.2.3. Conditions précises d'apparition	
3.5.4. Conclusion	120

4. <u>DISCUSSION</u>	121
4.1. <u>MARCUSENIUS MACROLEPIDOTUS, MORMYRIDAE</u>	121
4.2. CANAL DE COMMUNICATION ELECTRIQUE	123
4.2.1. Electrosensibilité	
4.2.2. Electromotricité	
4.2.2.1. Forme de l'organe électrique, forme et amplitude de la décharge	
4.2.2.2. Dédoublément de l'impulsion	
4.3. RYTHME DE DECHARGE	116
4.3.1. Mode d'approche	
4.3.2. Rôle	
4.4. COMPORTEMENT SOCIAL	132
4.4.1. Conditions d'apparition des comportements sociaux	
4.4.2. Influence du milieu	
4.5. INTERACTIONS ELECTRIQUES DANS UN GROUPE	134
4.5.1. Enregistrement de l'activité électrique	
4.5.2. Comportements électriques	
4.5.3. Retournement	
4.6. SYSTEME SOCIAL	139
4.6.1. Méthode utilisée	
4.6.2. Existence d'un système social	
4.6.3. Electrolocalisation et électrocommunication sociale	
4.6.4. Caractéristiques du système	
4.7. CONCLUSION	144
4.8. POINT DE VUE	146
<u>REFERENCES</u>	147
<u>RESUME</u>	158

## 1. INTRODUCTION

L'étude des signaux échangés par les animaux peut s'orienter selon trois directions: 1- celui de la connaissance du mode de communication dans lequel s'inscrivent ces signaux, 2- la recherche des informations qu'ils contiennent, et 3- la détermination du réseau de communication, ou du système social qu'ils permettent d'élaborer. Cette dernière direction sera favorisée dans l'étude que nous allons entreprendre sur Marcusenius macrolepidotus, poisson de la famille des mormyres (mormyridae), capable de produire et de percevoir des décharges électriques faibles. Nous définirons en premier lieu les organes et les signaux permettant la communication électrique chez cette espèce, puis nous observerons son comportement de groupe et la façon dont les signaux y prennent part; nous discuterons de l'information portée par ces signaux.

Avant d'exposer le travail expérimental, nous allons définir ce que nous entendons par "signal de communication" et "système social". Nous allons ensuite rappeler comment l'électricité peut intervenir dans les communications animales.

### 1.1. SIGNAUX DE COMMUNICATION, SYSTEMES, SYSTEME SOCIAL

#### 1.1.1. Le signal de communication

Le signal traduit un acte de communication d'un émetteur vers un récepteur. Nous basant sur la définition de Shannon (1949): "the word communication will be used here in a very broad sense to include all procedures by which one mind (mechanism) will affect another", la communication inclut "tous les procédés par lesquels un esprit ou un mécanisme en affecte un autre". Le signal se présente d'abord comme indice, en tant que phénomène physique

produit par l'émetteur, puis comme stimulus en tant qu'action produite sur le récepteur. L'énergie impliquée dans le processus est transmise par un support, caractéristique physique propre au milieu. L'émetteur, le support et le récepteur forment un canal de communication, que l'on caractérise par la nature de l'énergie impliquée (électromagnétique, chimique, mécanique, calorifique...).

### 1.1.2. Système

Une même entité ou élément peut être à la fois émetteur et récepteur. Un émetteur peut affecter plusieurs récepteurs et réciproquement. Un ensemble d'éléments qui communiquent entre eux forment un système. Plusieurs systèmes peuvent eux-même communiquer entre eux pour constituer un super-système. La notion de communication, qui suppose d'une part émission d'indice, puis d'autre part, réception de stimulus, porte une dualité qui implique une dimension spatiale (distance), et une directionnalité qui implique une dimension temporelle: les sciences qui traitent de communication sont donc des sciences dynamiques (l'automatique, la sociologie, la physiologie ...): elles dépassent la description de la structure (dans l'espace) des ensembles et s'intéressent au fonctionnement (dans le temps) des systèmes; elles utilisent des concepts et des éléments d'analyse communs (signal, système, stimulation, action en retour, sélectivité...).

### 1.1.3. Systèmes biologiques

Dans les sciences de la vie, la physiologie se présente comme le domaine d'étude du fonctionnement d'unités vivantes. A différents niveaux d'explication



("hierarchical levels of explanation", Rose, 1976), ou de référence (Watzlawick et al., 1980), les unités vivantes constituent des systèmes: organite sub-cellulaire, cellule, organe, organisme, ... . Plusieurs organismes (végétaux, animaux) peuvent constituer un groupe social, un écosystème. Dans cette étude nous nous plaçons au niveau d'explication de l'animal entier comme élément émetteur/récepteur s'organisant en système social. C'est un niveau limite du domaine de la physiologie, (à l'opposé de la biochimie) où elle est relayée par la sociobiologie ou l'écoéthologie.

## 1.2. COMMUNICATIONS ANIMALES

Les canaux de communication mis en jeu au niveau d'explication des groupes sociaux en général incluent ceux que nous utilisons entre humains; ils correspondent aux canaux sensoriels de la vue, de l'ouïe, de l'odorat, du toucher et du goût. Les autres espèces utilisent soit des canaux analogues aux nôtres, mais définis par des paramètres limites et des seuils différents (bande passante: ultrasons, lumière ultraviolette ou polarisée, phéromones...), soit des canaux de communication qui nous sont apparemment inaccessibles: c'est le cas du canal électrique. L'appareil émetteur est en outre associé à un appareil décideur et encodeur, et l'appareil récepteur à un décodeur intégrateur. On situe ces appareils décideur, encodeur, décodeur et intégrateur dans le système nerveux central. La réception du signal est donc nécessaire mais non suffisante au transfert correct de l'information. La compatibilité des canaux de communication a pu favoriser notre connaissance des animaux utilisant des signaux visuels et acoustiques (mammifères et oiseaux en particulier) mais cette facilité de percevoir sans décoder correctement est la source de l'anthropomorphisme. A l'inverse, la finesse et la complexité des interactions que les poissons échangent entre eux et avec leur milieu a pu nous échapper à cause de la difficulté de percevoir leurs signaux: visuels, sonores, mécaniques (variations de pression de l'eau affectant la ligne latérale), chimiques ou électriques.

### 1.2.1. Définitions

Appliquée aux communications animales, la définition de Shannon inclut donc tous les procédés par lesquels un animal en affecte un autre. Un procédé comprend l'action - indice - de l'individu émetteur et l'effet - stimulus - sur l'individu récepteur. Les procédés s'inscrivent dans le comportement ou dans l'état physiologique des animaux. Les éthologues ont apporté diverses restrictions à cette idée de base: d'anciens auteurs imposaient une condition d'intentionnalité au signal, rejetant ainsi les relations proie-prédateur, ou de compétitivité; de plus récents ne retiennent que les cas où l'émission du signal est susceptible de représenter un avantage pour l'émetteur, ou plutôt, dans une optique évolutionniste, pour son espèce (Halliday et Slater 1983). Nous rechercherons des communications au sens large du terme, et discuterons sur la base des phénomènes observés pour déterminer s'ils répondent aux définitions plus restrictives.

### 1.2.2. Description d'un système social

Un ensemble d'animaux qui communiquent entre eux forme un système social. Pour caractériser un tel système, on indiquera:

\* Composition de l'ensemble:

- nature des éléments
- structure et activité de chaque élément

\* Communication entre éléments:

- structure du canal de communication:

appareil émetteur

énergie et support physique du signal

appareil récepteur

- mise en évidence d'une communication

corrélation entre l'émission d'un signal par un individu et

une modification d'activité d'un autre .

tous les éléments du groupe doivent être reliés de cette

façon pour constituer un système social.

Si la communication entre éléments du groupe ne peut pas être établie, on l'appellera une "agrégation" (Alcock 1975, Immelmann 1980).

Si au contraire une communication peut être définie, on l'appellera système social, pour lequel on peut décrire une activité globale propre, attribuer des propriétés:

\* Le groupe est "anonyme" si aucune distinction ne peut être faite entre les différents individus qui le composent sur la base des communications, "non anonyme" dans l'autre cas.

\* Il est "ouvert", si ses éléments peuvent être remplacés sans qu'il en soit affecté "fermé", dans le cas contraire.

### 1.3. ELECTRICITE ET ELECTROCOMMUNICATION

La connaissance du système social dépend donc de la possibilité de capter les signaux permettant la communication. Moyennant un appareillage adéquat, les signaux émis par les poissons électriques, pourtant totalement différents de ceux émis par Homo sapiens peuvent être enregistrés et analysés plus aisément que ceux qui emploient une autre forme d'énergie. En effet, les appareils de mesure et d'enregistrement actuels fonctionnent pour la plupart 1- en convertissant les signaux en énergie électrique pour 2- les retraduire (après traitement) en signaux visuels ou sonores. La première étape de ce processus est supprimée dans le cas des poissons électriques.

#### 1.3.1. Rappels élémentaires de physique

On peut considérer que la matière contient des particules portant des charges positives ou négatives. Les particules chargées de même signe se repoussent, elles s'attirent dans l'autre cas. Si un point de l'espace présente un excès d'un type de charges par rapport à un autre, ces deux points constituent des pôles électriques. Le déséquilibre entre les deux pôles, ou différence de potentiel représente une tension électrique (comparable à une pression ou une différence de pression pour un fluide; la tension s'exprime en volts). Cette tension s'accompagne d'un déplacement des charges entre les deux pôles, tendant à rétablir l'équilibre, c'est le courant électrique; (l'intensité du courant est comparable au débit pour un fluide; elle s'exprime en ampères). Le courant dépend de la conductivité du milieu dans lequel les charges se déplacent (la conductivité est comparable à la perméabilité pour un

fluide). Un milieu bon conducteur offre un chemin de faible résistance dans lequel le courant (débit) est fort, et tend à réduire la différence de potentiel (pression). (La résistance s'exprime en ohms). L'influence de deux pôles électriques sur le milieu constitue un champ électrique; il est plus important à proximité des pôles et plus faible à distance. Un déplacement de charges de puissance donnée restera localisé autour du segment qui relie les deux pôles si le milieu est très conducteur; si le milieu est résistant, c'est un volume important, environnant les deux pôles qui sera impliqué dans la diffusion du courant.

### 1.3.2. Electricité naturelle

Dans la nature, on connaît principalement des phénomènes électriques d'origine cosmique, atmosphérique et géophysique. Ce sont surtout certains phénomènes atmosphériques (orages) qui sont perceptibles sans appareillage. Les êtres vivants sont eux aussi des sources constantes de phénomènes électriques, en particulier les animaux par le fonctionnement des muscles et des nerfs: ces phénomènes sont au-dessous du seuil de nos sens. Seuls certains poissons (torpilles, "anguille électrique", "poisson-chat électrique" ...) produisent une électricité biologique de puissance suffisante à stimuler nos récepteurs: ce sont les poissons électriques à forte décharge. D'autres poissons enfin, tels la raie, les gymnotidae et les mormyridae possèdent un organe électrique émetteur de décharges de faible puissance, dont l'homme n'a pris connaissance que depuis quelques décennies, avec l'avènement d'appareils d'amplification et de conversion de l'électricité.

## 1.4. ELECTRORECEPTION

### 1.4.1. Récepteurs ampullaires

Dans la peau de la plupart des chondrychiens, tels les élastomobranches, se trouvent des ampoules de Lorenzini, récepteurs réagissant à des courants faibles, lentement variables ou continus (revue par Murray 1974). La sensibilité de certains élastomobranches (requins) est telle que chez Mustelus canis et Prionace glauca elle permet de déceler un poisson plat caché sous le sable à partir des variations de potentiels de champ électrique produits par les mouvements respiratoires de ce dernier (Kalmijn, 1974, 1982). Cette forme d'électroréception ne se trouve pas chez les Holostéens et les Téléostéens. Cependant, dans quatre ordres de Téléostéens, tous des eaux douces tropicales, certaines espèces présentent des récepteurs analogues: Siluriformes d'Asie et d'Afrique, Notoptériformes (Xenomystus) et Mormyriiformes d'Afrique, Gymnotiformes d'Afrique du Sud. Les récepteurs des mormyres sont constitués d'une ampoule contre laquelle sont apposées des cellules sensorielles; cette ampoule, remplie de "gelée" (polysaccharides acides, Denizot, 1971), est reliée à la surface par un canal contenant la même substance; ce canal est plus court que celui d'une ampoule de Lorenzini de chondrychthéen. Ils permettent de déceler les champs électriques continus ou de basse fréquence (Bennett, 1971).

### 1.4.2. Mormyromastes

Les mormyres possèdent une deuxième catégorie de récepteurs, les mormyromastes, constitués d'une cavité de "gelée", mais sans canal de liaison

avec l'extérieur. Deux types de cellules sensorielles sont associés à cette structure, qui réagissent à des changements rapides de potentiel électrique, comme ceux que produit ce poisson.

#### 1.4.3. "Knollenorgane"

Chez les mormyres, un troisième type d'électrorécepteur est constitué par une rosette de cavités ou logettes contenant chacune une cellule sensorielle de grande taille. Ces récepteurs sont peu nombreux (en général moins d'1/10 du nombre total d'électrorécepteurs) et plus abondants sur la tête du poisson. Ils réagissent eux aussi aux variations brèves de potentiel, comme celles qui correspondent à la décharge des mormyres; mais le seuil de sensibilité est plus bas que celui des mormyromastes.



## 1.5. ELECTROMOTRICITE

Certains poissons électrorécepteurs sont dotés d'un organe spécialisé émetteur de décharges électriques. Parmi les élasmobranches, les torpéidiniformes possèdent un organe émetteur de fortes décharges électriques; les rajiformes sont capables de décharges plus faibles. Parmi les téléostéens, deux genres, *Malpterurus* (Siluriforme) et *Electrophorus* (Gymnotiforme) sont capables de fortes décharges, et trois familles, Mormyridés et Gymnarchidés (Mormyriiformes) et Gymnotidés (Gymnotiformes), émettent des décharges faibles.

### 1.5.1. Origine de l'électromotricité

Ces décharges électriques d'origine animale que nous avons mentionné ne sont actuellement connues que chez les poissons. Les organes émetteurs présentent des homologies remarquables dans les différents groupes qui les ont développés. Ils sont constitués de tissus spécialisés dérivant, selon les études ontogénétiques (revue par Benett 1971, Denizot et al. 1982) de tissus excitables, c'est à dire de muscles, ou (rarement) de nerfs. L'unité morpho-fonctionnelle d'un organe électrique, l' électroplaque, est construite et fonctionne sur le même principe que celle d'un nerf (neurone) ou d'un muscle (fibre musculaire). Chaque unité excitable se présente schématiquement comme un sac constitué d'une membrane, contenant un milieu intérieur de composition différente de celle du milieu extérieur. Ces milieux sont riches en ions; les différences de concentration en ions (donc en charges), de part et d'autre de la membrane entraînent une différence de potentiel de quelques dizaines de millivolts: c'est le potentiel de repos. La membrane entretient de manière active la différence de concentration de certains ions entre les milieux

intérieur et extérieur ("pompes" à sodium, à chlore...). Lorsqu'une unité possédant une membrane excitable est stimulée, cette dernière devient pour un moment, à l'endroit stimulé, perméable au passage des ions (ouverture de "portes") et ceux-ci la traversent pour rétablir un équilibre de concentration (effet de la pression osmotique). Le déplacement des particules chargées (courant) à travers la membrane (conducteur) représente une décharge électrique. Cette décharge est très localisée sur une zone de la fibre nerveuse ou musculaire; la zone de passage des ions avance sur la membrane en s'auto-entretenant de proche en proche: c'est le potentiel d'action. Les organes électriques des poissons fonctionnent sur ce même principe, mais la surface où a lieu le potentiel d'action (zone de passage des ions) est plus étendue, et l'organisation particulière des cellules excitables qui les constituent permet de synchroniser et d'additionner les champs électriques générés dans chaque cellule. La résultante pour un poisson à forte décharge (Torpille, torpédiniforme ; Anguille électrique, gymnotiforme) peut atteindre plus d'une centaine de volts. Chez les poissons à faible décharge, les quelques volts ainsi produits restent en-deçà de nos seuils de perception.

#### 1.5.2. Aspects de l'électromotricité

La décharge des poissons à forte décharge se présente par rafales occasionnelles, intervenant dans des situations particulières de prédation ou de défense. Si l'animal est provoqué de façon répétée, il s'en suit un épuisement.

Les poissons dits "à faible décharge" déchargent en permanence, dès l'âge de quelques jours et dans toutes les phases de leur rythme d'activité

journalier ou saisonnier. Ils sont classés en deux groupes. 1 - Les gymnarchidés (Mormyriiformes) (Lissmann 1951) et les aptéronotidés (Gymnotiformes) ont une décharge continue, extrêmement régulière; on les appelle poissons à ondes (wave fish); la forme de la décharge est d'allure pseudosinusoidale, elle est caractéristique de l'espèce (Hopkins 1978). La fréquence de la décharge, dans une bande passante spécifique, est fixée pour chaque individu. 2 - Pour les genres Hypopomus et Gymnotus (carapo) (gymnotiformes), la durée des variations est petite par rapport à la période totale de la décharge, qui se présente comme une suite très régulière d'impulsions toutes identiques: on les classe parmi les poissons à impulsions ("pulse fish"). La fréquence augmente régulièrement lorsque ces poissons accroissent leur activité locomotrice (Westby 1972). La décharge des poissons de la famille des mormyridés se présente elle aussi comme une suite d'impulsions de forme spécifique, mais les intervalles de temps qui les séparent est extrêmement variable.

### 1.5.3. Fonctions de l'électromotricité

#### 1.5.3.1. Fonction des fortes décharges

Les fortes décharges provoquent sur les poissons situés à proximité une contraction incontrôlée des muscles qui les paralysent. Cet effet prend une part importante dans la stratégie prédatrice de la Torpille (*Torpedo* sp., Belbenoit 1970). Dans des cas extrêmes, la colonne vertébrale d'un poisson peut être brisée sous l'action de ses propres muscles soumis à l'effet de la décharge. De façon générale, l'effet est considéré comme nociceptif. Un dérangement provoque un réflexe de décharge chez les la Torpille ou l'Anguille

Electrique. On attribue donc aussi un rôle défensif à la décharge forte (Belbenoit, 1986).

#### 1.5.3.2. Fonctions des faibles décharges

Les faibles décharges stimulent des récepteurs particuliers propres aux espèces de poissons qui les émettent.

##### 1.5.3.2.1. Electrolocalisation

La décharge stimule les organes récepteurs de l'individu qui l'a émise; le courant qui les traverse dépend du milieu environnant, essentiellement de la conductivité de l'eau dans laquelle le poisson évolue. Si un objet plus ou moins conducteur est interposé sur le trajet de déplacement des charges (ou lignes de courant), la façon dont les récepteurs sont stimulés change, et l'objet est ainsi décelé par le poisson. Cette forme de détection des objets à partir de leurs propriétés électriques intervenant dans une auto-stimulation (Lissmann et Machin 1958) s'appelle électrolocalisation active. Elle met en jeu un type particulier de récepteurs: les organes tubéreux (Hagiwara et Morita 1963, Szabo et Hagiwara 1967). On retrouve ce principe de façon convergente chez les Mormyriiformes (ce sont les mormyromastes) et les Gymnotiformes. La perception des objets se fait donc par comparaison des influx afférents provoqués par stimulation des récepteurs par décharges successives perçue en présence ou en absence de l'objet (Harlan Meyer 1982). Cette interprétation peut expliquer les augmentations du rythme de décharge, et certains mouvements stéréotypés que l'on observe dans un environnement nouveau (probing motor acts), principalement des changements alternatifs de position par rapport aux

objets sondés ("va-et-vient", Toerring et Belbenoit 1979).

#### 1.5.3.2.2. Electrocommunication

Les décharges émises par un individu stimulent aussi les récepteurs électriques de ses congénères. Ceux-ci modifient leur décharge et leur comportement locomoteur en réponse à ce stimulus (Kramer 1976a, Serrier 1974, Tesseydre et Serrier 1985). Ce phénomène est appelé électrocommunication.

## 1.6. ELECTROCOMMUNICATION CHEZ LES MORMYRES

### 1.6.1. Existence

La communication électrique, suggérée par Möhres (1958), et Szabo (voir dans Lissmann 1961), a été mise en évidence au laboratoire par Moller au début des années 1970 (Moller 1969, 1970) sous la forme de modifications du rythme de décharge de Brienomyrus Niger en réponse à des trains d'impulsions électriques artificielles ("chocs carrés"), de durée et d'amplitude comparables à celles du poisson lui-même. Des modifications du même type ont été enregistrées par la suite en remplaçant la stimulation artificielle par un autre poisson (dans un petit réceptacle "transparent" à l'électricité) progressivement rapproché de l'individu testé (Moller et Bauer 1973). Les réponses électriques observées peuvent se ramener à trois grandes catégories: 1) Le poisson suspend sa décharge pendant une durée plus longue que celle qui sépare normalement deux impulsions successives; ce sont les réponses d'arrêt ou de pause. 2) La variabilité des intervalles entre impulsions successives baisse significativement; ce sont les réponses de régularisation. 3) Le poisson ajuste sa décharge avec une latence particulière suivant les impulsions de stimulation; ce sont les réponses écho et directe. Toutes ces réponses ont aussi été obtenues avec des rythmes de décharge préenregistrés. Quels que soient les stimuli électriques utilisés, les réponses électromotrices observées peuvent se ramener à ces trois catégories. Serrier (1982) a effectué une analyse fine des différentes réponses qu'il a pu obtenir à partir d'une impulsion-stimulus unique, La date des impulsions qui suivent le stimulus a été comparée à la date théorique des impulsions sans stimulus. Selon l'amplitude

et l'instant de la stimulation par rapport à la dernière impulsion du poisson, toute la gamme des réponses connues a pu être provoquée. La stimulation électrique peut aussi déclencher des réactions motrices telles que l'"attaque" des électrodes de stimulation (Kramer 1979), ou des déplacements orientés (Tesseydre 1983). Inversement, des réactions électriques peuvent intervenir en réponse à des stimuli d'autre nature, par exemple un arrêt en réponse à une stimulation visuelle (Lissmann 1958).

#### 1.6.2. Communication et information

Hopkins et Bass (1981) ont décrit une augmentation de la fréquence de régularisations rapides émises par des mâles de l'espèce Brachystius lors du passage de femelles de la même espèce, cette réaction n'apparaissant pas lors du passage d'autres poissons. L'analyse, ou même la simple audition des décharges enregistrées permet à l'observateur humain de détecter une présence de poisson électrique, de le localiser en partie sur la base de l'amplitude des impulsions, de reconnaître certaines espèces selon ses caractéristiques (Hopkins 1981). Le rythme de la décharge et les variations d'amplitude sont corrélés avec des changements de position et de niveau d'activité, ce qui a permis d'étudier les déplacements de ces animaux dans leur milieu naturel (Moller et al., 1979). Les paramètres sur lesquels nous nous basons pour acquérir ces informations semblent, d'après les tests, perceptibles au mormyre et nous portent à croire qu'une acquisition d'information analogue est effectuée par l'animal. Cependant, les notions de distance spatiale, d'espèce, de sexe ..., qui peuvent nous apparaître objectifs, ne correspondent sans doute que par recouvrements partiels aux notions de l'animal, qui est de plus sujet à des variations individuelles.

### 1.6.3. Structures nerveuses

Bien que le décodage et l'intégration de l'information soient difficilement analysables sur le plan conceptuel, des travaux de neuroanatomie fonctionnelle principalement effectués sur Gnathonemus Petersii, ont néanmoins permis de suivre les structures impliquées dans l'électrocommunication des mormyres ( Szabo, 1978). Les impulsions électriques stimulent les trois types de récepteurs cutanés (traitement primaire); ces récepteurs sont reliés au système nerveux central par l'intermédiaire des nerfs de la ligne latérale postérieure et antérieure. Le marquage des fibres a révélé deux voies sensorielles séparées, qui toutes deux relaient au niveau du rhombencéphale et du mésencéphale (traitements supérieurs).

L'une de ces deux voies est en relation avec les récepteurs ampullaires et les récepteurs tubéreux appelés mormyromastes, qui réagissent de façon graduelle selon l'amplitude du stimulus reçu. Des fibres ganglionnaires au contact de ces récepteurs sont activées à chaque décharge propre du poisson, et leur activité dépend de la conductivité du milieu. Ces fibres "relaient" dans le lobe de la ligne latérale, en direction du mésencéphale. C'est la voie de l'électrolocalisation.

Pour l'autre voie sensorielle, l'activité est initiée par d'autres récepteurs, les "Knollenorgane". De même que chez les Gymnotidés, la sensibilité de ces récepteurs est optimale pour des impulsions électriques de la forme propre à l'animal (Hopkins 1983). Ces récepteurs réagissent aux stimulations électriques brèves avec un seuil environ cent fois inférieur à celui des mormyromastes, mais sur le mode "tout ou rien". Cette voie sensorielle transmet de cette manière le rythme des impulsions émis par un



poisson émetteur. Elle projette elle aussi dans le mésencéphale, après avoir relayé dans le noyau du lobe de la ligne latérale. Les propres décharges du poisson pourraient interférer dans ce rythme, cependant elles en sont exclues. Des données anatomiques et des enregistrements électrophysiologiques (Szabo 1974) ont révélé qu'à chaque décharge du poisson émise par le poisson lui-même, initiée par un centre moteur rhombencéphalique, une efférence corollaire de ce centre inhibe la transmission de l'excitation provoquée (par cette même décharge sur les "Knollenorgane") au-delà du rhombencéphale. Cette voie semble donc réservée à l'électrocommunication.

Une partie importante de projections mésencéphaliques de ces deux voies d'électrosensibilité atteignent le métencéphale (cervelet). Le cervelet hypertrophié des Mormyridae recouvre l'ensemble de la masse céphalique, de façon analogue au cortex télencéphalique recouvrant l'encéphale des mammifères (Orts 1967). Ce "mormyrocébellum" se présente comme une vaste zone de convergence multisensorielle (Haugédé Carré 1980).

#### 1.6.4. Autres modes de communication

Les signaux émis et perçus par les Mormyres ne se limitent pas au canal électrique. La rétine de Marcusenius macrolepidotus a été décrite par Mc Ewan (1938); ses travaux suggèrent une sensibilité aux variations de luminosité plutôt qu'une distinction fine des formes. Teyssèdre et Moller (1982) ont étudié la réponse optomotrice de Gnathonemus petersii; elle disparaît dans un éclairage supérieur à 540 lux. Moller et al. (1982) ont montré l'importance de la vision dans la cohésion de groupes de cette espèce. Les poissons aveugles comme ceux rendus "électriquement silencieux" sont plus dispersés que les poissons intacts. Les poissons aveugles se groupent avec leurs congénères

intacts, mais aussi "électriquement silencieux". L'existence d'un système auditif élaboré (Orts, 1967) suggère une bonne audition, confirmée par des observations courantes. Par analogie aux autres poissons, on peut supposer l'existence de sensibilités chimique, et mécanique à travers les vibrations de l'eau perçues par le système de la ligne latérale. Tous ces canaux sensoriels (et peut-être d'autres) sont susceptibles d'intervenir dans les interactions entre congénères (Moller et al. 1982), de façon exclusive, redondante ou en combinaison, suivant la nature de l'information. L'activité essentiellement nocturne de ces poissons, l'absence d'émissions sonores détectables, découragent l'investigation des voies visuelles et auditives dans la communication. D'autre part, la détection et l'analyse d'éventuels signaux chimiques et vibratoires posent de sérieux problèmes techniques. Nous nous limitons donc aux mesures de paramètres électriques pour caractériser les communications entre ces animaux; cette approche est évidemment partielle, mais la partie abordée présente, outre des avantages méthodologiques remarquables, une importance dans la biologie de l'animal, si l'on peut en juger d'après le niveau de spécialisation des structures impliquées dans cette modalité.

#### 1.6.5. Mode de décharge des mormyres.

La décharge électrique des mormyres se présente comme une suite d'impulsions extrêmement brèves, séparées par des intervalles de temps hautement variables. La forme de l'impulsion est un caractère d'espèce (Hopkins, 1981); elle est constante pour un individu. L'intervalle de temps séparant deux impulsions est grand (10 à 1000 ms) par rapport à la durée de ces impulsions (0,2 à 0,6 ms) chez les espèces étudiées. Les variations de durée de

train de se battre (Kramer, Bell et al.); la réponse d'arrêt intervient chez des poissons placés en présence "électrique" l'un de l'autre. Elle peut durer de 1 s à plusieurs minutes. Lorsque des poissons sont en groupe de deux ou plus, leurs relations peuvent être étudiées par comparaison entre l'activité électrique composée des activités électriques des deux poissons d'une part, et d'autre part l'activité électrique théorique issue d'un mélange d'activités électriques individuelles indépendantes entre elles.

## 1.7. BUT DU TRAVAIL

### 1.7.1. Objectifs de recherche

Si l'existence d'une communication électrique a été bien établie chez les mormyres, sa connaissance au sein d'un groupe nécessite des mesures directes. Ces poissons sont en effet susceptibles d'utiliser leurs décharges électriques pour constituer un système social. Notre étude, effectuée dans des conditions contrôlées, concerne Marcusenius macrolepidotus, espèce de mormyre dont l'activité électrique n'avait pas encore été enregistrée.

Nous débuterons notre recherche par un examen de la peau de Marcusenius macrolepidotus, afin d'y retrouver les électrorécepteurs répertoriés chez les autres mormyres. La structure du système nerveux central sera décrite dans ses grandes lignes, pour une mise en parallèle avec celle d'autres espèces de cette famille. L'organe électrique sera décrit de la même manière, et nous en ferons une représentation tridimensionnelle. Enfin la décharge produite par cet organe retiendra notre attention: d'une part nous définirons les caractéristiques électriques de l'impulsion qui la compose; d'autre part, nous mesurerons l'intervalle de temps qui sépare deux impulsions successives. Nous délimiterons la gamme des durées que peut prendre cet intervalle de temps, le rythme avec lequel il varie; nous ferons ressortir les caractéristiques individuelles et spécifiques. Nous rechercherons une relation entre la durée moyenne et l'ordre dans lequel se succèdent ces intervalles, et l'activité motrice du poisson qui les produit. Ces travaux impliquent la mise au point d'une méthode d'analyse et de description adéquate.

Pour déterminer l'importance du contexte social chez ces animaux, nous observerons leur comportement locomoteur dans de grands aquariums aménagés avec des éléments naturels, contenant des groupes de tailles différentes. Nous retiendrons les constances observées dans ces différents groupes, pour déterminer si l'espèce est grégaire ou solitaire. Une étude plus systématique de la répartition de l'espace par des groupes de 6 poissons sera abordée en conditions expérimentales, afin de quantifier leurs relations et leur distribution dans l'espace.

A l'aide d'une électrode individuelle fixée sur un poisson, nous enregistrerons l'activité électrique de ce dernier au milieu du groupe. Nous la comparerons à celle de l'individu isolé. Nous enregistrerons simultanément l'activité électrique émise par l'ensemble du groupe, composée des impulsions de tous les poissons en même temps. Nous rechercherons de quelle façon les émissions du groupe affectent celles d'un individu, et réciproquement. Nous noterons des relations entre paires de poissons au milieu du groupe.

Nous relèverons les phénomènes de communication et tenterons de déterminer leur importance. L'information associée à la communication sera discutée par la suite.

#### 1.7.2. Conclusion

Nous voulons montrer, par les recherches de laboratoire présentées dans ce mémoire, un système social construit sur la base de l'électrocommunication dans un groupe de Mormyres.

1° hypothèse: Existence d'un canal de communication

Nous voulons décrire histologiquement les structures émettrices et réceptrices de phénomènes électriques chez cette espèce; nous voulons établir un répertoire de ces phénomènes électriques produits, avec un mode de représentation maniable.

2° hypothèse: Réalité d'un caractère social

Nous voulons mettre en évidence le caractère social de ces poissons tel qu'il peut apparaître "de visu", par une première approche globale et qualitative, complétée par une deuxième approche quantitative des phénomènes prépondérants.

3° hypothèse: Communications électriques dans le groupe

Nous voulons connaître les signaux émis par l'individu au sein du groupe, ceux qui émanent du groupe entier, et les relations qui les unissent, et montrer finalement que tous les individus sont reliés par l'électrocommunication.

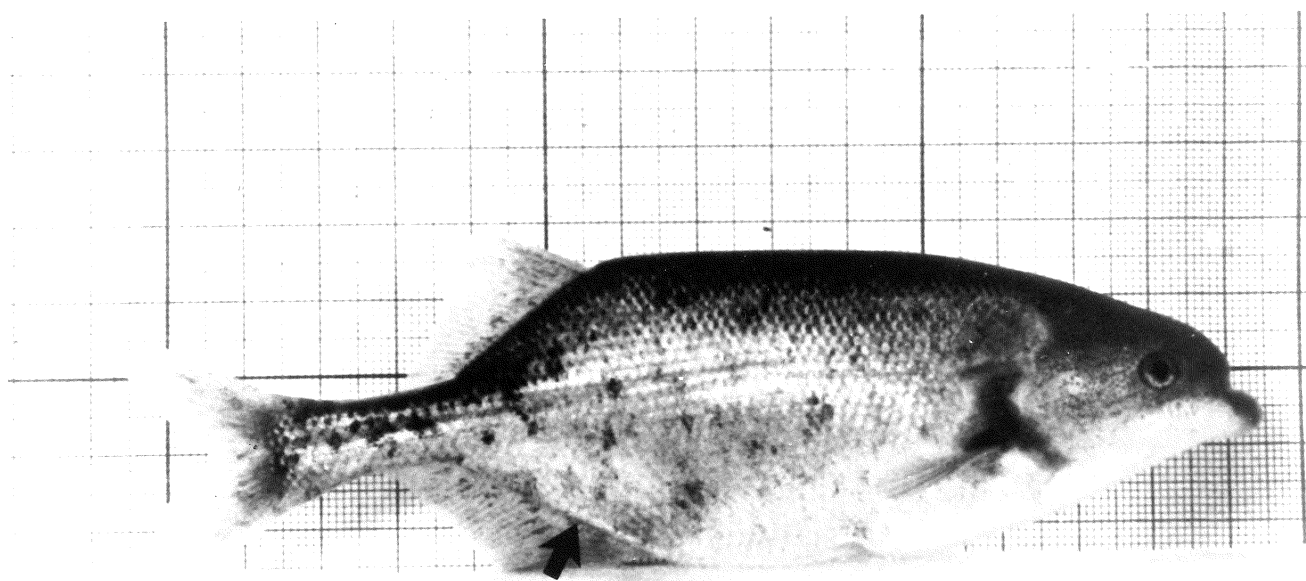
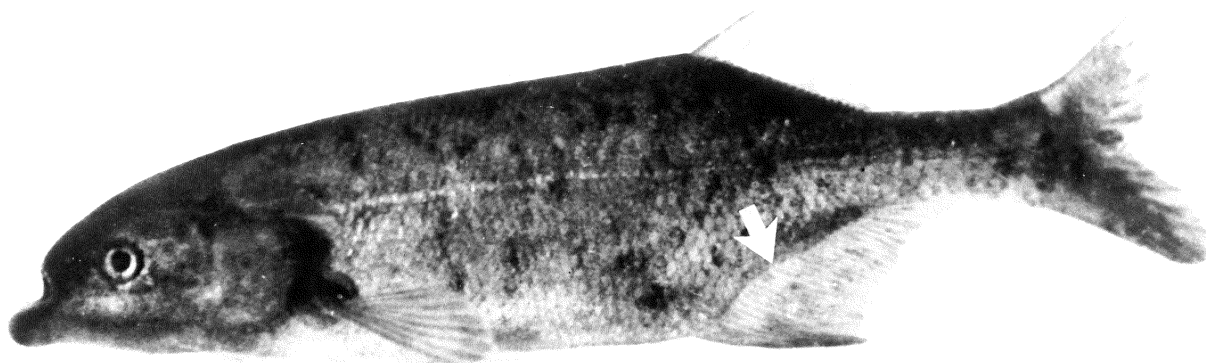


FIGURE 2.1. : SPECIMENS DE MARCUSENIUS\_MACROLEPIDOTUS (PHOTOGRAPHIES X1)

En haut: mâle; en bas: femelle, après deux ans de séjour au laboratoire.

Flèche: courbure du bord interne de la nageoire anale, caractérisant le sexe. Remarquer aussi la position de la bouche, ouverte au-dessus de l'appendice mentonnier. L'autopsie a révélé chez cette femelle des ovocytes développés.

## 2. MATERIEL ET METHODES

### 2.1. MODELE D'ETUDE

#### 2.1.1. Systématique des Mormyres

Les Mormyres, poissons électriques à impulsions, proviennent des eaux douces tropicales africaines. Ils sont présents dans les grands fleuves, les petits marigots, les grands lacs et les trous d'eau qui subsistent après la saison des pluies. Ces eaux sont généralement troubles et de faible conductivité. Ces Téléostéens appartiennent à la cohorte des ostéoglossomorphes, caractérisés par des dents linguales qui mordent en s'appuyant contre le palais (Lauder et Karel 1983). On distingue parmi les mormyriiformes (tous électriques à faible décharges) gymnarchidae (une seule espèce, à ondes) et mormyridae (à impulsions). Les représentants des mormyridae (Bertin et Arambourg 1958) ont "un corps fuselé, les nageoires dorsale et anale opposées, situées dans la partie postérieure du corps, une caudale fourchue à l'extrémité d'un pédoncule caudal allongé; ce pédoncule contient un organe électrique rudimentaire (en comparaison sans doute avec les poissons électriques reconnus à cette époque); la peau est épaisse et contient des récepteurs particuliers, sensibles à l'électricité." L'étude des communications électriques s'est appuyée principalement sur les espèces suivantes: Gnathonemus petersii, facilement reconnaissable à son appendice mentonnier hypertrophié (poisson-éléphant), Brienomyrus niger, Pollimyrus isidorii (ces deux espèces ont une tête plus massive, elles sont dépourvues d'appendice mentonnier), Mormyrus rume, dont l'appendice prolonge la bouche et Marcusenius cyprinoïdes, à appendice mentonnier réduit. Les observations

IES XI)

éjour au

isant le  
dessus de  
elle des



effectuées sur ces différentes espèces semblent comparables. La forme de l'impulsion électrique est caractéristique de chaque espèce et a pu servir de critère de reconnaissance pour la systématique (Hopkins 1981). Les variations interspécifiques du rythme de décharge sont difficiles à définir (Serrier 1974), pour des espèces de taille comparable; on remarque des fréquences plus lentes pour des espèces plus grandes (Kramer 1974) et inversement (Kramer 1978). Le choix d'une espèce modèle a souvent été dicté par sa disponibilité dans les laboratoires, tributaire de la taille (les espèces les plus grandes sont souvent représentées par des individus immatures), et des aléas du marché d'importation; une seule espèce de mormyre (Pollimyrus isidori) en effet se reproduit en captivité, moyennant un contrôle délicat des conditions: conductivité, niveau de l'eau, etc. (Kirschbaum 1984).

#### 2.1.2. Problèmes liés au modèle

Deux caractères ont conditionné l'étude des communications sociales des mormyres: sur le plan fondamental, la facilité de déclencher chez eux des comportements agressifs, et sur le plan méthodologique, la similarité des signaux émis par les individus d'une même espèce.

Lorsque l'on confine pour la première fois deux mormyres dans un même espace, ils présentent des comportements agressifs qui dominent complètement leurs interactions sociales. Cet aspect a souvent ramené le champ d'étude de leurs comportements sociaux à celui des comportements agonistiques, faciles à obtenir et quantifiables directement par le nombre de coups portés et reçus (Kramer 1976, Bell et al. 1974). Ces observations sont limitées dans le temps à cause des dommages infligés aux partenaires.

Lorsque plusieurs mormyres se trouvent dans un même endroit, il est impossible de distinguer les impulsions respectives des congénères, tant la forme de la décharge est constante pour une espèce donnée. L'amplitude varie selon la distance et l'orientation de l'émetteur par rapport au capteur, ce qui exclut une éventuelle reconnaissance des individus de tailles différentes par la puissance de leur émission. Cependant, à condition de connaître la position des partenaires, cette donnée physique pourrait permettre d'attribuer l'origine d'une impulsion à partir de son amplitude enregistrée simultanément de trois endroits différents.

Compte tenu de ces restrictions, plusieurs méthodes ont été employées pour étudier les interactions électriques chez les mormyres. La première est l'utilisation d'impulsions électriques synthétiques, sur un rythme artificiel ou préenregistré d'un autre individu (Moller 1970, Serrier 1974, Kramer 1976d, Tesseydre et Serrier 1985). La deuxième méthode consiste à maintenir les partenaires en contact électrique, mais confinés dans des compartiments séparés (Moller et Bauer 1976, Squire 1981). En mettant en présence des individus de diverses espèces dont les formes d'impulsions sont bien différentes, il a été possible de trier électroniquement (Kramer 1976a) ou "à la main et à l'oeil" (Kramer 1976c), les décharges provenant des poissons en présence. Une analyse similaire a été effectuée (sur de courtes séquences enregistrées dans la nature) sur des congénères, en se servant des critères suivants: 1) intervalle minimum entre deux impulsions d'un même individu, et 2) différence d'amplitude d'intervalles successifs (Serrier 1982). De leur côté, Bell et Russel (1974) ont fixé deux fils de cuivre isolé aux nageoires caudale et dorsale de Gnathonemus petersii anesthésiés; ils ont ensuite pu séparer les décharges de

ces poissons placés en paires avec un congénère, pendant que ceux-ci se battaient.

### 2.1.3. Marcusenius macrolepidotus

Le genre Marcusenius est répandu dans toutes les régions où l'on trouve des Mormyres; ce nom a été choisi en hommage à Marcusen, l'un des premiers biologistes ayant travaillé sur les mormyres (1854). On en distingue 37 espèces (Daget et Gosse, 1984). Quatre d'entre elles, M. pongolensis, M. macrolepidotus, M. senegalensis et M. cyprinoides se distinguent essentiellement sur des critères géographiques, les caractères morphologiques n'apparaissant qu'après analyse fine: nombre de dents, de rayons des nageoires (Levêque, en préparation). M. macrolepidotus (du grec makros, "grand" et lepidis, lepidos, "écaille") est répandu en Afrique de l'est, et se caractérise par des écailles plus grandes que celles des autres espèces. Cette espèce n'avait jamais été étudiée en laboratoire depuis la découverte de l'électrocommunication. Moller (1976) a mis en évidence un rôle de la décharge électrique dans les déplacements en groupes chez Marcusenius cyprinoides. De tels comportements sont apparus de manière évidente dans les groupes de M. macrolepidotus. Cet animal se présentait donc comme un bon modèle pour l'étude d'un système social défini par un mode de communication bien analysable.

### 2.1.4. Animaux

Les poissons électriques utilisés dans cette étude appartiennent à l'espèce Marcusenius macrolepidotus (Günther) (voir figure 2.1.). Capturés dans le lac Malawi, en Tanzanie, ils ont été fournis par le même revendeur en deux

lots parvenus au laboratoire à deux semaines d'intervalle. 115 sujets ont été observés, parmi lesquels 60 ont fait l'objet d'enregistrements électriques.

Leur longueur (standard: de la bouche à la base de la nageoire caudale) varie de 9,5 à 12,5 cm; la moyenne de taille adulte pour cette espèce est de 25 cm (Boulenger 1909). La taille de nos sujets a augmenté de 0,5 cm par an; cette croissance limitée peut être attribuée au confinement comme c'est la règle générale chez les poissons. On a cependant pu observer des changements dans la ligne du corps, marqué par un prise de graisse et une maturation des gonades dans certains cas. La reconnaissance des sexes n'a été possible que pour trois poissons sur dix environ, et mâles et femelles ont été étudiés indifféremment.

Les poissons sont nourris cinq fois par semaine avec des vers de vase (larves de chironomes). Ils sont répartis dans quatre aquariums. L'éclairage est maintenu 12 heures par jour à l'aide de tubes fluorescents blancs. L'eau est filtrée à travers une mousse de perlon; elle est chauffée par l'air ambiant qui la maintient entre 24 et 25 °C. La conductivité n'est pas contrôlée et peut atteindre 200 uS dans certains cas. Le fond des aquariums est recouvert de sable dans lequel poussent des plantes; des pierres, des morceaux de bois, et de grands éclats de pots en terre cuite, placés à divers endroits sur le sable, forment des zones de pénombre. Les aquariums sont de plus peuplés de petits gastéropodes aquatiques, qui contribuent à l'enrichissement général du milieu.

## 2.2. ANATOMIE ET HISTOLOGIE

### 2.2.1. Morphologie générale

Quinze Marcusenius macrolepidotus ont été photographiés dans un bac de verre (21 X 7 cm de base, 5 à 10 cm de hauteur d'eau) équipé de grilles centimétriques. Les mesures de certains caractères sont ainsi effectuées à partir de photographies. Les dimensions du pédoncule caudal sont de plus mesurées directement à l'aide d'un pied à coulisse.

### 2.2.2. Procédures histologiques

Deux types différents de fixation - immersion ou perfusion - ont été utilisés pour les observations anatomiques.

Trois spécimens morts accidentellement (combats) ont été fixés par immersion dans le formaldéhyde à 10 % .

Un autre animal a été sacrifié pour une fixation par perfusion sous anesthésie périphérique et générale. Après mesure de la décharge électrique, le poisson est anesthésié dans une solution de tricaine méthanesulfonate (MS 122, SANDOZ). Il est ensuite calé sur le dos à l'aide d'épingles sur une planche à dissection, l'anesthésie est maintenue par une intubation buccale du même produit. La cavité générale est ouverte en arrière des nageoires pectorales pour dégager le coeur et placer une canule dans le ventricule; le sinus veineux est ensuite coupé pour permettre l'écoulement vers l'extérieur. Le débit de perfusion à travers cette canule est de 150 à 200 ml/h. Après 10 à 15 minutes de rinçage au liquide de Ringer, le liquide de fixation ("glutarformol": mélange de 40 ml de glutaraldéhyde à 25 % du commerce et de 10

## 2.2. ANATOMIE ET HISTOLOGIE

### 2.2.1. Morphologie générale

Quinze Marcusenius macrolepidotus ont été photographiés dans un bac de verre (21 X 7 cm de base, 5 à 10 cm de hauteur d'eau) équipé de grilles centimétriques. Les mesures de certains caractères sont ainsi effectuées à partir de photographies. Les dimensions du pédoncule caudal sont de plus mesurées directement à l'aide d'un pied à coulisse.

### 2.2.2. Procédures histologiques

Deux types différents de fixation - immersion ou perfusion - ont été utilisés pour les observations anatomiques.

Trois spécimens morts accidentellement (combats) ont été fixés par immersion dans le formaldéhyde à 10 % .

Un autre animal a été sacrifié pour une fixation par perfusion sous anesthésie périphérique et générale. Après mesure de la décharge électrique, le poisson est anesthésié dans une solution de tricaine méthanesulfonate (MS 122, SANDOZ). Il est ensuite calé sur le dos à l'aide d'épingles sur une planche à dissection, l'anesthésie est maintenue par une intubation buccale du même produit. La cavité générale est ouverte en arrière des nageoires pectorales pour dégager le coeur et placer une canule dans le ventricule; le sinus veineux est ensuite coupé pour permettre l'écoulement vers l'extérieur. Le débit de perfusion à travers cette canule est de 150 à 200 ml/h. Après 10 à 15 minutes de rinçage au liquide de Ringer, le liquide de fixation ("glutarformol": mélange de 40 ml de glutaraldéhyde à 25 % du commerce et de 10

ml de formaldéhyde à 33% du commerce, q.s.p. 500 ml de tampon phosphate 0,1 M, pH 7,2) est injecté par cette canule pour une demi-heure.

### 2.2.3. Techniques d'observation fine

#### 2.2.3.1. Cerveau

Le cerveau de l'animal, fixé par perfusion, est extrait de la boîte crânienne. Après une post-fixation de quelques heures dans le glutarformol, il est placé dans une solution de sucrose à 30 % dans le tampon phosphate pH 7,2; ce traitement assure une cryoprotection. Puis il est congelé afin de lui donner une consistance propre à être coupé au microtome. Pour ce faire, il est posé sur une masse de glace; le froid est entretenu par une couronne de carboglace. Le cerveau est recouvert d'une pellicule de glace que l'on obtient en y versant de l'eau goutte à goutte. Les coupes sont ainsi effectuées sous "congélation" (2 °C) au microtome, selon le plan sagittal. Elles sont montées sur lames dans l'eau gélatinée (gélatine à 3 % dans l'alcool à 40°). Après deshydratation dans les alcools croissant, elles sont colorées au violet de crésyl 1/1000.

#### 2.2.3.2. Organe électrique

L'organe électrique est dégagé de la peau et des tendons qui le recouvrent.

Pour l'observation macroscopique (en particulier le comptage des plaques), les organes des individus fixés par immersion présentent un contraste suffisant, dû à la présence de sang dans les capillaires. L'organe des individus fixés par perfusion est post-fixé une heure dans le formaldéhyde puis

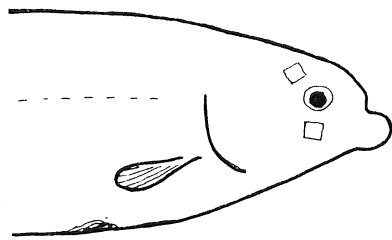


FIGURE 2.2.3.3. : PRELEVEMENTS  
DE PEAU

Carrés: emplacement des  
prélèvements pour étude des  
électrorécepteurs cutanés.

coloré au  
immergé  
pénétrati

Pour

prélevée

opérée so

étalée su

X1000) es

condenseu

violet de

Pour

(les tis

impropres

tetroxyde

demie, à

90, 95,

sectionnés

micron).

2.2.3.3. 1

Pour

cm2 sont p

immersion

violet de

microscop

sacrifié c



coloré au bleu de Toluidine; pour augmenter le contraste, il est également immergé 12 heures dans le bleu alcyon; afin de permettre une meilleure pénétration du produit, l'organe est sectionné longitudinalement.

Pour les observations directes au microscope optique, un électrocyte est prélevée sur un fragment d'organe fixé par immersion; cette dissection est opérée sous loupe binoculaire (X4 à X30), dans l'eau. La plaque disséquée est étalée sur une lame de verre, et un premier examen au microscope optique (X25 à X1000) est effectué en utilisant les effets de contraste de phase d'un condenseur de lumière. Un deuxième examen est effectué après coloration au violet de crésyl à 0,1 % .

Pour obtenir des coupes semi-fines, les tissus sont fixés par perfusion (les tissus fixés par immersion, fortement altérés par le choc osmotique, sont impropres à ce travail). Les fragments sont post-fixés dans une solution de tetroxyde d'osmium à 2 % dans le tampon Palade à pH 7,2 pendant une heure et demie, à 4°C, puis déshydratés dans des alcools de degrés croissants (70, 80, 90, 95, et 100°). Ils sont ensuite inclus dans la résine (Araldite) et sectionnés sagittalement à l'ultramicrotome en coupes semi-fines (0,5 à 1 micron).

#### 2.2.3.3. Récepteurs cutanés

Pour estimer la densité des récepteurs, des morceaux d'épiderme de 2 à 3 cm<sup>2</sup> sont prélevés sur la tête et sur le haut du dos d'un poisson fixé par immersion. Après fixation (30 mn) au liquide de Bouin, ils sont colorés au violet de crésyl (2 %.), déshydratés et montés sur lame pour observation au microscope optique. Deux fragments de peau prélevés sur la tête de l'animal sacrifié où les récepteurs sont plus abondants (Figure 2.2.3.3.); ils sont

post-fixés, deshydratés et inclus comme les fragments d'organe électrique. Les sections sont effectuées perpendiculairement à la surface de la peau.

### 2.3. AQUARIUMS D'OBSERVATION

#### 2.3.1. Aquariums à environnement varié

Les poissons sont observés durant la journée dans quatre grands aquariums de stockage. La période d'éclairage dure de 6 heures à 18 heures.

Le plus grand aquarium (215 X 150 X 30 cm) est éclairé par trois tubes de 40 W placés à 8 cm du niveau de l'eau, voilés par un boîtier de plastique translucide. Il contient cinquante Marcusenius macrolepidotus mais aussi dix Brienomyrus niger, dix Gnathonemus petersii, et cinq Ramphychtis sp., de la famille des Gymnotidae; aucune de ces espèces, toutes à faibles décharges, n'est sympatrique de M. macrolepidotus dans la nature, mais Gnathonemus petersii et Brienomyrus niger partagent leur biotope avec des espèces proches (Marcusenius cyprinoides). Cet aquarium est le seul dans lequel les poissons se trouvent en présence directe d'autres espèces. Le volume moyen disponible pour chaque poisson est d'environ 12 litres.

Un autre groupe de 35 poissons est observé dans un deuxième espace (63 X 70 X 29 cm), qui est une partie d'un aquarium de stockage divisé en deux par une cloison de verre ordinaire; cette cloison les sépare d'un Gymnarchus niloticus, poisson émettant des décharges électriques faibles avec une fréquence constante. Le tout est éclairé par un tube fluorescent de 20 W placée à 16 cm au-dessus du niveau de l'eau. L'espace disponible est de 3,7 litres par poisson.

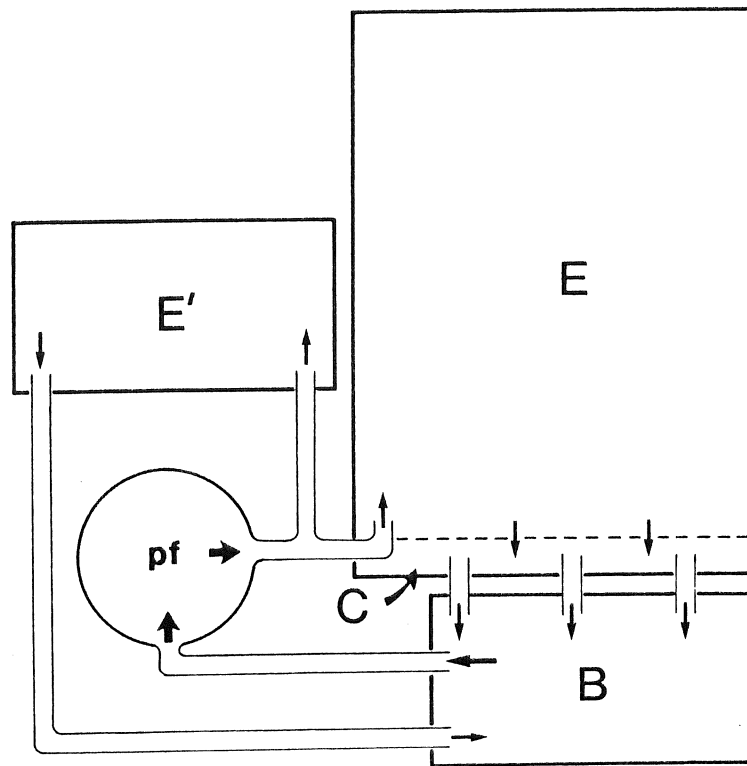


FIGURE 2.3.2. : SCHEMA DE CIRCULATION D'EAU ENTRE LES BACS EXPERIMENTAUX

E : bac d'enregistrement du rythme de décharge et du comportement locomoteur;  
 C : Compartiment intermédiaire, séparé par une cloison de plastique perforée;  
 E' : bac d'enregistrement de la forme de la décharge; B : bac tampon  
 (traitement de l'eau); pf : pompe-filtre.

2.3.2.1.  
 Le  
 (83 x  
 conducti  
 celles  
 déminéra  
 aussi d  
 assure l  
 tuyaux q  
 séparé d  
 criblée  
 rythme  
 incandes  
 poissons  
 mêmes h  
 du nivea  
  
 Ce  
 matière  
 collées p  
 d'entre  
 verre des  
 surplombs  
 (22 et 16  
 collées  
 deux parc

### 2.3.2.1. Bac principal

Le bac expérimental principal E, (Figure 2.3.2.1.) est construit en verre (83 x 55,5 x 27 cm). Le niveau de l'eau est maintenu entre 12 et 15 cm, sa conductivité (50 à 110 uS) et sa température (25 à 27 °C) correspondent à celles de biotopes connus des mormyres. L'eau est traitée (chauffée, filtrée, déminéralisée...) dans un petit bac adjacent dit "bac tampon" B, contenant aussi des plantes, qui favorisent l'équilibre biologique. Une pompe-filtre assure la circulation d'eau entre les deux bacs. Ils sont reliés par des tuyaux qui aboutissent dans un petit compartiment (4 cm de large) du grand bac, séparé de l'espace où évoluent les poissons par une cloison de plastique opaque criblée de trous, permettant le passage de l'eau. Le bac est éclairé au même rythme que les aquariums de stockage (6h00 - 18h00) par une lampe à incandescence de 150 W fixée à 2 m au-dessus de l'espace où évoluent les poissons, assurant un éclairage de ... lux. Le bac tampon est éclairé aux mêmes horaires par une lampe à incandescence de 60 W, placée à 40 cm au-dessus du niveau de l'eau.

Ce bac expérimental est équipé de 4 abris, constitués de plaquettes de matière plastique grise de forme trapézoïdale aux bords arrondis et lisses, collées par la grande base du trapèze à différents endroits dans le bac. Trois d'entre elles (34 et 13 x 7 cm) sont collées horizontalement sur les parois de verre des côtés, à mi-longueur et à 10 cm de hauteur; elles forment donc des surplombs qui constituent les trois abris cB, cF, et cE; deux autres plaquettes (22 et 16 X 7 cm), sont disposées parallèlement à 5,5 cm l'une de l'autre, collées verticalement sur le fond au centre; elles forment un couloir entre deux parois et constituent la cachette cD.

LUX

moteur;  
 rforée;  
 ac tampon

## 2.4. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

Pour tester le comportement en groupe dans le bac expérimental, on a observé les poissons isolés, en dyades et en groupes de six.

### 2.4.1. Etude de l'individu isolé

Onze Marcusenius macrolepidotus sont prélevés un à un dans les bacs de réserve pour être enregistrés dans le bac E, au cours de séances de 45 minutes. Un minimum de 43 heures d'habituation a été respecté avant les enregistrements, effectués de jour. Au cours de chaque séance, les enregistrements prennent en compte trois critères: répartition spatiale, comportement locomoteur, et activité électrique. L'activité électrique et le comportement locomoteur sont enregistrés sur magnétophone, la situation spatiale est notée à la cadence d'un relevé toutes les cinq minutes. Comme le poisson seul est généralement peu actif dans les conditions d'éclairage et d'habituation utilisées, on provoque après 40 minutes une augmentation de son activité locomotrice et électrique en trempant la main dans l'eau et en le suivant sans le toucher. Cette stimulation, effectuée en fin de séance, permet d'obtenir un enregistrement du poisson en activité. A l'issue de la séance, le sujet est placé dans le bac E' pour enregistrer la forme de sa décharge; on mesure ensuite l'amplitude de sa décharge hors de l'eau; finalement le poisson est mesuré et photographié.

### 2.4.2. Etude de dyades de poissons

Trois paires de poissons ont été successivement enregistrées dans le bac E, en séances de 45 minutes, identiques à celle décrite pour le poisson seul

## 2.5. REPARTITION SPATIALE

### 2.5.1. Saisie des données

Les séances d'enregistrement sont partagées en périodes de cinq minutes. A l'issue de chaque période, on marque au crayon sur un schéma du bac expérimental l'endroit où chacun des poissons a passé la majeure partie du temps. On appellera "relevé" le tracé obtenu (fig. 2.4.).

### 2.5.2. Analyse

La surface du fond est découpée en 12 zones de même superficie (figure 2.5.): trois zones (B, F, et E) comportent un abri), et 4 zones (B', C', D', et E') sont en pleine eau. Les 5 autres zones, ni couvertes ni en pleine eau, sont situées en bordure soit des parois de l'aquarium (A, A', F'), soit des plaquettes de matière plastique collées verticalement au centre du bac (C, D).

On compte pour chaque relevé le nombre de poissons présents dans chacune des zones. On quantifie ainsi:

- la "fréquence d'occupation" d'une zone: proportion de relevés d'une séance où cette zone est occupée, par un poisson au moins.
- la "densité d'occupation" d'une zone : nombre moyen de poissons qui l'occupent par relevé au cours d'une séance.

La fréquence et la densité d'occupation observées sont comparées à des valeurs théoriques d'équirépartition.

La densité théorique de 6 poissons dans 12 zones

Trente Marcusenius macrolepidotus évoluent dans le troisième bac (99 X 35 X 38 cm), éclairé par un tube de 20 W situé à 22 cm de la surface de l'eau. Ils se partagent donc environ 4 litres par poisson.

Il n'y a pas de sable au fond du dernier bac. L'éclairage y est assuré par deux tubes fluorescents de 20 W chacun. Ce bac (125 X 66 X 38 cm) a servi après les enregistrements expérimentaux, à recueillir les poissons pris dans les trois autres aquariums. Leur nombre augmente de 6 à 42 poissons en 7 semaines. L'espace individuel par poisson est de 8 litres au minimum.

Ainsi, les conditions dans lesquelles les poissons sont observés dans ces aquariums sont variées tant en ce qui concerne le nombre d'individus et la présence d'espèces différentes, que les caractéristiques de l'eau et l'éclairage. L'hétérogénéité des milieux garantit que les traits de comportement que l'on retrouvera dans ces divers aquariums correspondent à des caractères marqués de l'espèce.

### 2.3.2. Bacs expérimentaux

Des études quantitatives sont réalisées dans un ensemble de bacs expérimentaux spécialement aménagés. Il s'agit d'un bac principal E, et d'un bac accessoire E' de dimensions plus réduites, associés à un circuit de traitement de l'eau (figure 2.3.2.), qui comprend un bac "tampon", B.



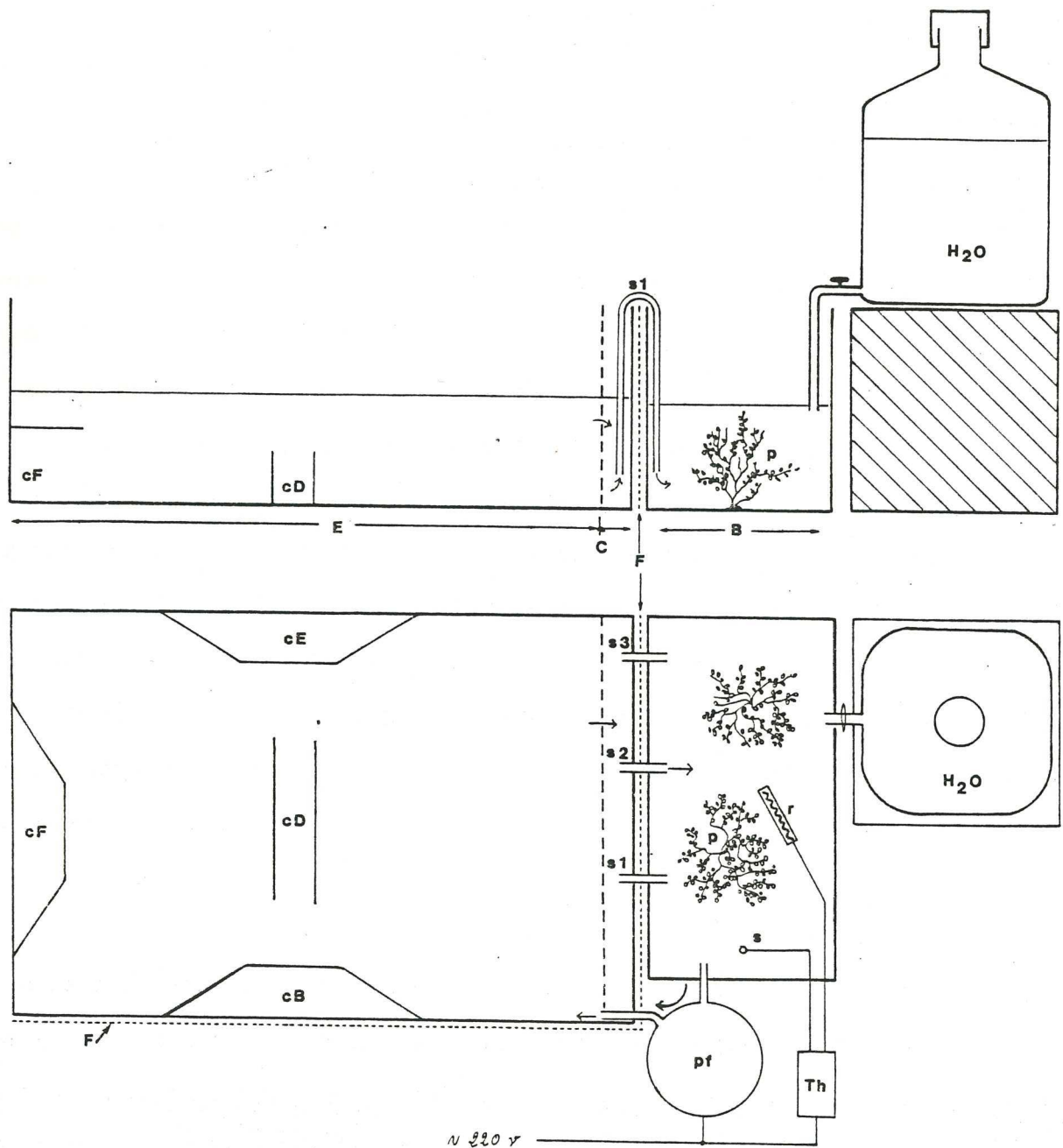


FIGURE 2.3.2.1. : PLAN DU BAC D'OBSERVATION

En haut : coupe; en bas : vue du haut.

E : espace d'observation, réservé aux poissons (79 x 55 x 27,5 cm); cB, cD, cE, cF : cachettes correspondant respectivement aux zones B, D, E, et F; la cachette cD du milieu est un espace limité par deux plaquettes verticales, les autres sont couverts par une plaquette horizontale contre la paroi du bac. C : compartiment avec tuyaux. F : grillage métallique (blindage). B : bac "tampon" contenant des plantes (p), un thermosenseur s et une résistance chauffante r reliés à un thermostat (Th); pf : pompe-filtre; les flèches indiquent le sens de circulation de l'eau; s1, s2, s3 : siphons pour le retour de l'eau; H2O : réserve d'eau déminéralisée permettant de maintenir malgré l'évaporation, le niveau de l'eau et sa conductivité. (Le deuxième bac expérimental E' ne figure pas sur ce plan.)

Les conditions d'enregistrement des activités électriques individuelles (section 2.8.1.2.) excluent la présence de tout obstacle (pierre, plante...), et ont imposé la conception et la mise en place des cachettes et du bac tampon. Le bac est posé sur une feuille d'aluminium et séparé de l'appareillage électrique par un écran de grillage; ces deux surfaces métalliques sont reliées électriquement à la terre afin de limiter au maximum les effets parasites dûs au secteur au cours des enregistrements de l'activité électrique ("blindage").

#### 2.3.2.2. Bac accessoire

Le deuxième bac expérimental E' est préparé pour les enregistrements de la forme des décharges. Il est de dimensions plus réduites (50 X 25 X 13 cm), et ne contient pas d'abris. Des expériences antérieures ayant révélé une déformation de la forme de la décharge à la suite de changements de température ou de conductivité du milieu; pour éviter cet inconvénient, la même eau circule dans les deux bacs, grâce à un montage de tuyaux.

cD, cE, S  
 achette S  
 ont couv  
 avec tuy  
 tes (p)  
 t (Th);  
 , s2,  
 permettant  
 (Le deu




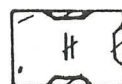



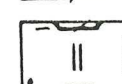
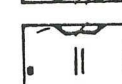

DATE	jeudi 25 août 1983	TEMP.	26,5 °C
HEURE	15 h	COND.	72 µS
VOIE 1	poisson E		
VOIE 2	α, β, γ, δ, ε, ζ (ques)		
0 (0)	.....		
	iI NB iN i'aie		
5 (94)	.....		
	iI T B <sup>aie</sup> N 1/2 T		?
10 (190)	.....		
	T <sup>b</sup> N T iI		
15 (282)	.....		
	T iI iN etc T NP		
20 (377)	.....		
	T N iI		?
25 (471)	.....		
	T iI B N T		
30 (565)	.....		
	(iS) T iI NB iI NB		
35 (659)	.....		
	(is) T iI NBT iI <sup>is</sup> NB		
40 (753)	.....		
	T iI NB T iB		
45 (847)	.....		
	iNE3		?
50	.....		

FIGURE 2.4. : FICHE D'ENREGISTREMENT D'UNE SEANCE D'OBSERVATION

Colonne de nombres à gauche: découpage en tranches de cinq minutes; en parenthèses, repères sur le compteur du magnétophone; lettres manuscrites principaux comportements enregistrés au cours de la tranche (voir liste items et de leurs abréviations en section 2.6.); à droite, relevés positions des poissons: chaque segment fin représente un poisson, le point représente le poisson équipé de l'électrode individuelle; les points d'interrogation en marge marquent des relevés aberrants, non considérés pour l'étude de la répartition spatiale.

pendant les  
trois séances  
enregistré  
celle-ci est  
tout.  
2.4.3. Etude  
Pour  
stockage cor  
de groupes  
de toutes les  
nombre d'in  
au hasard,  
de stockage  
d'habitatio  
seul. Chaqu  
observé en  
la même jo  
l'électrode  
garantir un  
groupe, si  
morphologiqu  
de la séance  
carrés. Ap  
sont mesurée

pendant les 40 premières minutes. Ces dyades sont chacune enregistrées en trois séances, et pour deux d'entre elles chaque individu de la paire est enregistré séparément. Pour tester l'effet de l'électrode individuelle, celle-ci est fixée alternativement sur l'un et sur l'autre poisson, ou pas du tout.

#### 2.4.3. Etude de groupes de six poissons

Pour étudier les comportements sociaux apparaissant dans les bacs de stockage contenant des dizaines de poissons, nous avons projeté l'utilisation de groupes nombreux. Cependant, afin d'obtenir un enregistrement satisfaisant de toutes les activités électriques simultanément, nous avons limité à 6 le nombre d'individus. Six groupes de six poissons sont prélevés successivement, au hasard, dans les bacs de stockage, à raison de trois poissons dans deux bacs de stockage différents, et placés dans le bac E. Après 35 à 50 heures d'habituation, ils sont enregistrés en séances identiques à celles du poisson seul. Chaque groupe est maintenu dans le bac E six jours de suite pour être observé en 4 à 6 séances de 45 minutes, à raison de deux séances au plus dans la même journée. Un poisson, différent à chaque séance, est équipé de l'électrode individuelle; afin d'éviter toute possibilité de confusion et garantir un véritable roulement dans l'enregistrement des individus d'un groupe, si un sujet n'est pas reconnaissable à ses particularités morphologiques (taille, sexe, corpulence, pigmentation), il est marqué à la fin de la séance par l'ablation d'un coin de nageoire de quelques millimètres carrés. Après six jours d'observation, les longueurs des poissons du groupe sont mesurées, et ils sont transférés dans le bac post-expérimental.

utes; entr  
anuscrits  
r liste de  
elevés de  
n, le poi  
es point  
idérés po

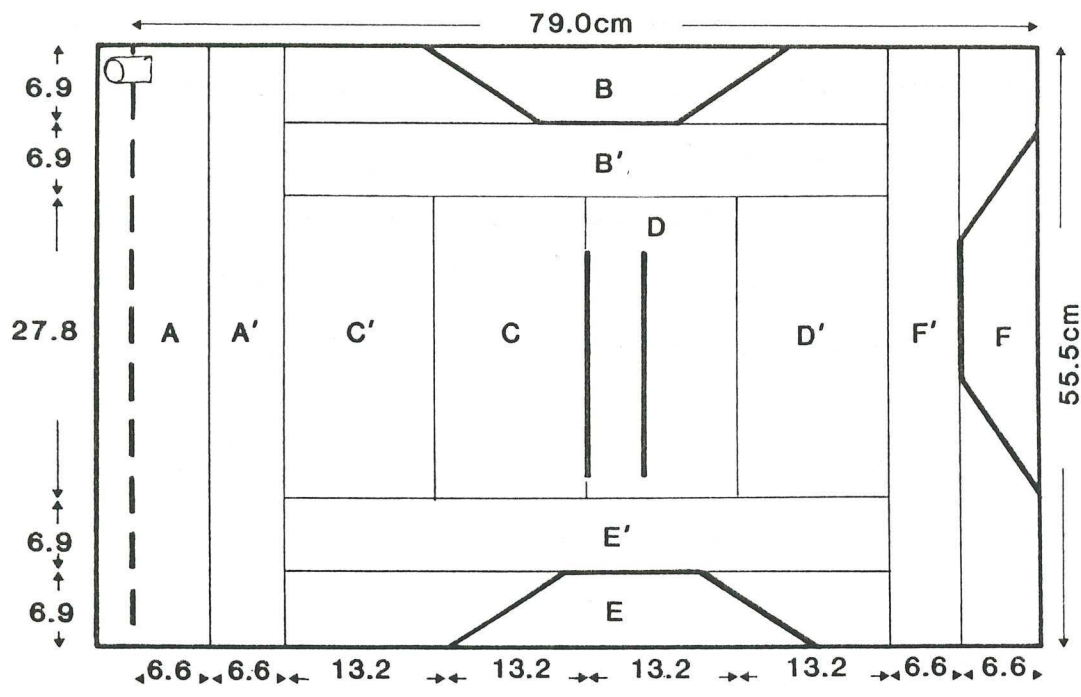


FIGURE 2.5. : DECOUPAGE THEORIQUE DE LA SURFACE DU BAC E

Traits fins: découpage théorique de l'espace occupé par les poissons en zones de même superficie; B, D, E, F: zones abritées, B', C', D', E': zones eau libre.

La fréquence  
6 poissons

Détail de

Densité th  
équilibré par  
pour chaq  
 $6/12 = 1/2$

Fréquence  
probabili  
magnétop  
or il y a  
r poisson

Parmi ces  
donnée es  
autres zo

la probab  
(nombre d

la probab  
6/17 repr

Sur-place

ceux qu

dérives

Actif: C

$$= 6/12 = 1/2 \text{ poisson par zone}$$

$$= 0,5.$$

La fréquence théorique d'occupation de l'une des 12 zones par l'un au moins des 6 poissons correspond à:

la probabilité qu'elle contienne au moins un poisson,

$$= 1 - (\text{probabilité pour cette zone d'être vide})$$

$$= 1 - (C_{6,11+6-1}) / (C_{6,12+6-1}) = 1 - (11/17) = 6/17$$

$$= 0,353.$$

#### Détail des calculs

##### Densité théorique

équirépartition de  $r = 6$  poissons dans  $n = 12$  zones

pour chaque zone:  $r/n = 6/12$  poissons en moyenne

$6/12 = 1/2$  poisson par zone représente une densité théorique de 0,5.

##### Fréquence théorique

probabilité pour une zone d'être occupée par (au moins) un poisson, soit:

$$1 - (\text{probabilité pour cette zone d'être vide})$$

or il y a  $C_{r,n+1}$  manières de placer (avec répétition et dans le désordre)

$r$  poissons dans  $n$  zones, soit, pour 6 poissons dans 12 zones:

$$C_{6,12+6-1} = C_{6,17} = 17! / (17-6)! 6! \text{ relevés différents équiprobables}$$

Parmi ces relevés possibles, il y en a un certain nombre pour lesquels une zone donnée est vide; c'est le nombre de relevés de  $r = 6$  poissons dans les  $n = 11$  autres zones, soit:

$$C_{6,11+6-1} = C_{6,16} = 16! / (16-6)! 6! \text{ relevés}$$

la probabilité pour une zone donnée d'être vide est égale au rapport:

(nombre de possibilités avec cette zone vide) / (nombre total de possibilités)

$$\text{soit } (16! / 10! \times 6!) / (17! / 11! \times 6!) = 11/17.$$

la probabilité qu'une zone soit occupée (par au moins un poisson) est donc:

$$1 - (11/17) = 6/17$$

$6/17$  représente donc une fréquence théorique de 0,353.

## 2.6. COMPORTEMENT LOCOMOTEUR DES POISSONS

### 2.6.1. Sélection d'items comportementaux

Pour saisir l'activité motrice des poissons, on a défini une série d'items comportementaux. Chaque item est représenté par un code en quelques syllabes permettant un enregistrement vocal sur l'une des pistes d'un magnétophone (TIR 115, Tandberg). L'individu équipé d'une électrode individuelle est observé en priorité; sauf cas particulier, les cinq autres individus du groupe ne sont pas identifiés; lorsque plusieurs poissons effectuent le même item, on précise simplement le nombre de poissons, et si l'individu équipé en fait partie. Chaque item peut être symbolisé par une lettre, précédée de "i" s'il est effectué par l'individu observé en priorité. Pour le dépouillement des données, les items les plus fréquemment observés sont écrits après chaque période de cinq minutes. En plus de la description vocale, chaque item est marqué temporellement par une impulsion (choc carré) sur l'une des piste du magnétophone.

### 2.6.2. Items individuels

Repos (T): cet item englobe les deux items suivants.

Immobilité (I): Le poisson repose sur le fond du bac sans aucun mouvement à l'exception des mouvements respiratoires (battements des opercules).

Sur-place (S): Le poisson est au-dessus du fond; ses mouvements sont limités à ceux qui lui permettent de se maintenir en équilibre sans se déplacer; les dérives vers l'avant ou l'arrière sont inférieures à une longueur de corps.

Actif: Cet item englobe indistinctement tous les items suivants.

Nage lente (A): Le poisson se déplace vers l'avant; ses nageoires pectorales interviennent dans la propulsion (vitesse maximale 1,5 cm/sec.).

Nage à reculons (R): Le poisson nage en arrière; la vitesse et les mouvements sont opposés mais comparables à ceux de la nage lente.

Nage rapide (N): Le poisson progresse vers l'avant; la propulsion est due à des ondulations latérales du corps, en particulier de la partie caudale. (Vitesse: entre 2 et 60 cm/sec, en général 25 cm/sec.).

Retournement (1/2): En moins de 2 secondes, le poisson effectue un demi-tour sur place.

Prise de nourriture (M): le poisson ingère de la nourriture.

Sondage (P): Le poisson touche son environnement avec son appendice mentonnier.

Mouchage (m): Le poisson touche la surface de l'eau avec sa bouche.

Frottage (F): Le poisson exerce avec le côté de son corps une pression accompagnée d'un mouvement, contre le fond ou l'une des cachettes.

N.B.: les items 1/2, M, P, m, et F sont ponctuels, ils durent moins de 2 secondes.

### 2.6.3. Items associés aux congénères.

Tranquilles (T): Tous les poissons sont au repos (en immobilité ou sur-place).

Butt (B): Le poisson cogne le flanc ou la tête d'un congénère avec son appendice mentonnier.

Poursuite (P): Le poisson nage rapidement derrière un congénère.

Menace(B'): Le poisson se dirige vers le congénère comme pour un "butt", mais ne le touche pas.

Parallel display (//): Deux poissons s'orientent parallèlement ou tête-bêche, à moins de 5 cm l'un de l'autre, en se donnant des coups de tête et/ou de queue.



Putsch (Z): Un poisson s'étant dirigé rapidement dans la direction d'un congénère immobile ou sur place, ce dernier s'éloigne tandis que le premier prend sa place; un "butt" ou une "menace" interviennent au moment de cette interaction.

Regroupement (E): Lorsque des poissons se trouvent situés à moins d'une longueur de corps l'un de l'autre, ils forment un ensemble. On indique le nombre de poissons qui constituent un tel regroupement, et si l'individu équipé en fait partie.

N.B.: Les items B, B' et Z sont ponctuels, ils durent moins de deux secondes.

Ce répertoire est inspiré principalement de celui de Crockett (1983).

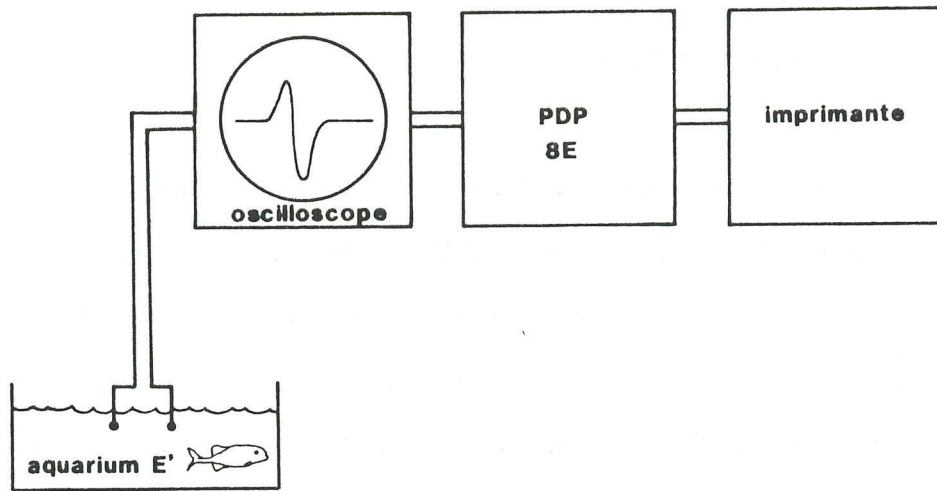


FIGURE 2.7. : SCHEMA DE PRINCIPE POUR L'ENREGISTREMENT DE LA FORME DE LA DECHARGE

2.7. FORM

2.7.1. Ac

Une

le bac c

variation

proximité

(Tektroni

décharge

signal a

l'ordinat

langage

signal ca

électrode

mouvement

Pour

hors de

contact c

une plan

échantil

extrémit

autre éch

(base de

anale et

## 2.7. FORME ET AMPLITUDE DE LA DECHARGE

### 2.7.1. Acquisition/enregistrement

Une paire d'électrodes en graphite écartées de 100 mm, est suspendue dans le bac d'enregistrement accessoire (E'); elle permet de recueillir les variations de potentiel générées par le poisson, qui nage librement à proximité. Le signal est visualisé sur un oscilloscope à mémoire numérique (Tektronix 5223 Digitizing Oscilloscope, 5A22N , 5B25N). La forme de la décharge est étudiée dans la bande 0 - 300 KHz. L'oscilloscope numérise le signal avec une résolution de 1 usec/point; les données sont transférées à l'ordinateur (PDP 8E, Digital) à travers une liaison GPIB par un logiciel en langage machine. On stocke ainsi 10 à 20 signaux par poisson. L'amplitude du signal capté dépend de la proximité et de l'orientation du poisson et des électrodes. On essaie de saisir des signaux d'amplitude comparable malgré les mouvements du poisson.

Pour évaluer l'amplitude du signal à la source, la décharge est mesurée hors de l'eau: le poisson, étendu sur le flanc dans une épuisette, est posé au contact de deux électrodes en argent sphériques (diamètre: 2,5 mm) fixées sur une planche de bois. Les signaux sont recueillis comme précédemment. Un échantillonnage est effectué en mesurant les différences de potentiel entre les extrémités du corps, (base de la nageoire caudale - appendice mentonnier) et un autre échantillonnage est effectué entre les extrémités de l'organe électrique (base de la nageoire caudale - mi-chemin des angles externes des nageoires anale et dorsale).

### 2.7.2. Analyse

Le traitement des données numérisées est assuré par des logiciels en Fortran IV. On retient cinq impulsions recueillies d'amplitude approximativement égale: la différence relative est inférieure à 10 % . Ces cinq décharges sont ensuite standardisées et moyennées. Le signal résultant est une image de la forme de la décharge dans laquelle les interférences sont atténuées. Lors d'enregistrement de l'amplitude de la décharge à la source, on remarque que l'amplitude de la décharge captée hors de l'eau varie non seulement avec la position précise des électrodes, mais aussi la couche d'eau qui mouille le poisson et la planche d'enregistrement; de plus, la résistance étant anormalement élevée dans ces conditions, l'organe se fatigue, provoquant des baisses importantes de l'amplitude de la décharge. On retient donc comme mesure de l'amplitude la valeur maximale enregistrée.

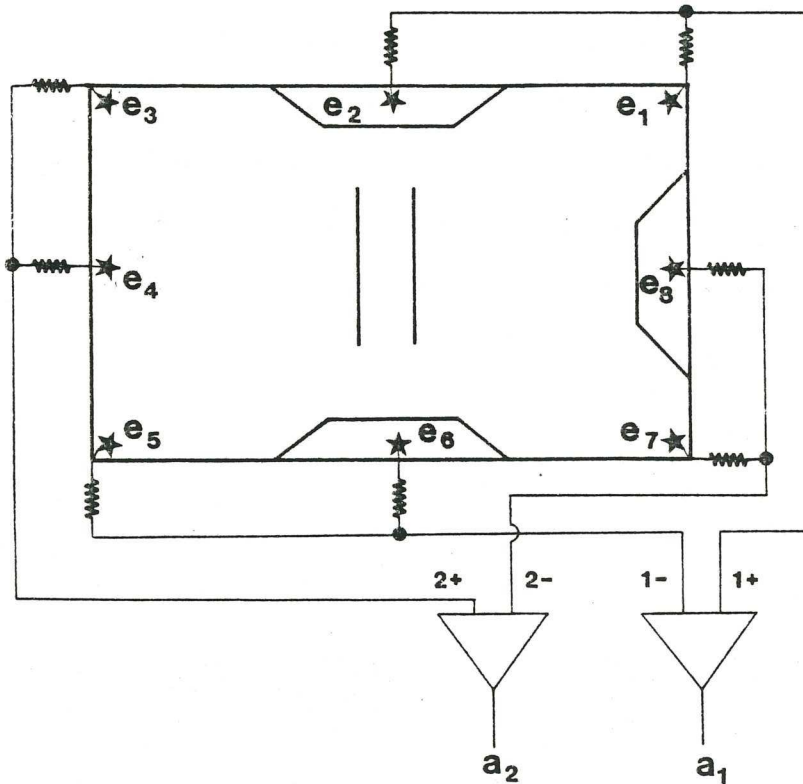
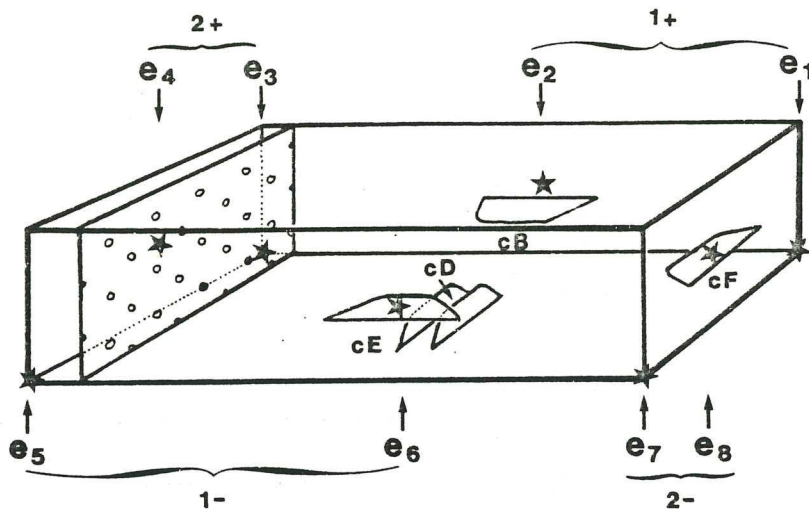


FIGURE 2.8.1.1.A. : EMPLACEMENT ET CONNEXION DES ELECTRODES FIXES DANS LE BAC EXPERIMENTAL E

En haut : vue en perspective; en bas : schéma éclaté des connexions.

$cB, cD, cE, cF$  : cachettes limitées par des plaquettes de matière plastique collées contre les parois du bac. Etoiles pointées par des flèches: emplacement des huit électrodes  $e_1$  à  $e_8$ . Accolades : paires d'électrodes constituant les pôles  $1+$  et  $1-$ ,  $2+$  et  $2-$  des deux jeux de mesure différentielle.

## 2.8. METHODES D'ETUDE DES RYTHMES DE DECHARGE

### 2.8.1. Saisie

Il est important de recueillir tous les signaux du groupe d'une part et, d'autre part, de pouvoir distinguer les signaux d'un individu au sein de ce groupe. Les positions des poissons agissant sur les signaux recueillis, nous avons expérimenté un système permettant d'enregistrer les poissons quelle que soit leur activité locomotrice. D'une part, un ensemble d'électrodes fixes distribuées tout autour de l'aquarium assure la saisie par au moins l'une d'entre elles quand les autres sont trop éloignées ou mal orientées par rapport à un poisson. D'autre part, une électrode individuelle est fixée directement sur l'un des poissons.

#### 2.8.1.1. Electrodes fixes

Dans le bac E, huit électrodes en argent (e1 à e8) permettent l'enregistrement du groupe ou du poisson isolé; quatre d'entre elles (e2, e4, e6, e8) sont fixées aux quatre coins du fond du bac, et les quatre autres à une hauteur de 11 cm, à mi-longueur des parois du bac (Figure 2.8.1.1.A.). Chaque électrode est associée en paire avec sa voisine, placée à 27,5 ou 41,5 cm d'elle. Pour que le milieu conducteur constitué par l'eau de l'aquarium ne soit déformé par des court-circuits entre les électrodes d'une paire, elles sont branchées chacune en série avec une résistance de 0,1 Megohm. Les électrodes sont ainsi reliées entre elles à travers une résistance équivalente de 0,2 Megohm, afin d'éviter de perturber les poissons.

XES

plastique  
emplacement  
tuant le

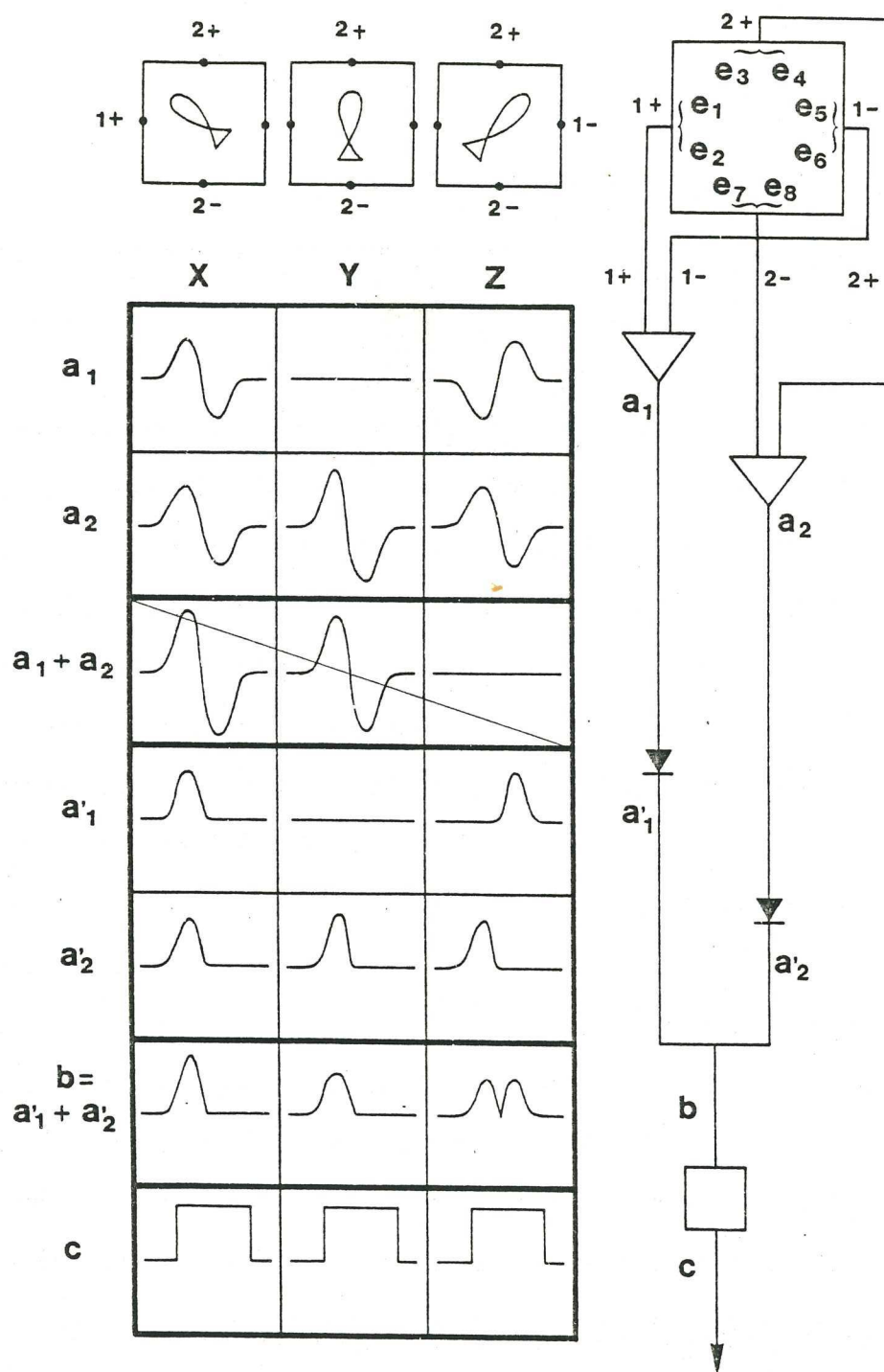


FIGURE 2.8.1.1.B. : MISE EN FORME DES ACTIVITES ELECTRIQUES DANS LE BAC E

En haut: schémas des trois positions caractéristiques (X, Y, et Z) d'un poisson par rapport aux deux jeux croisés de mesure différentielle ( $1+$  ;  $1-$ ) et ( $2+$  ;  $2-$ ), constituées de 8 électrodes fixes  $e_1$  à  $e_8$ .

A gauche, signaux correspondants, relevés à différents endroits du montage électronique simplifié schématisé à droite:  $a_1$  et  $a_2$  : préamplification;  $a'_1$  et  $a'_2$  : redressement par diodes;  $b$  : sommation par pont;  $c$  : mise en forme (choc carré).

## 2.8. METHODES D'ETUDE DES RYTHMES DE DECHARGE

### 2.8.1. Saisie

Il est important de recueillir tous les signaux du groupe d'une part et, d'autre part, de pouvoir distinguer les signaux d'un individu au sein de ce groupe. Les positions des poissons agissant sur les signaux recueillis, nous avons expérimenté un système permettant d'enregistrer les poissons quelle que soit leur activité locomotrice. D'une part, un ensemble d'électrodes fixes distribuées tout autour de l'aquarium assure la saisie par au moins l'une d'entre elles quand les autres sont trop éloignées ou mal orientées par rapport à un poisson. D'autre part, une électrode individuelle est fixée directement sur l'un des poissons.

#### 2.8.1.1. Electrodes fixes

Dans le bac E, huit électrodes en argent (e1 à e8) permettent l'enregistrement du groupe ou du poisson isolé; quatre d'entre elles (e2, e4, e6, e8) sont fixées aux quatre coins du fond du bac, et les quatre autres à une hauteur de 11 cm, à mi-longueur des parois du bac (Figure 2.8.1.1.A.). Chaque électrode est associée en paire avec sa voisine, placée à 27,5 ou 41,5 cm d'elle. Pour que le milieu conducteur constitué par l'eau de l'aquarium ne soit déformé par des court-circuits entre les électrodes d'une paire, elles sont branchées chacune en série avec une résistance de 0,1 Megohm. Les électrodes sont ainsi reliées entre elles à travers une résistance équivalente de 0,2 Megohm, afin d'éviter de perturber les poissons.

La page 49 se trouve près de la page 109 !



La page 49 se trouve près de la page 109 !

### 2.8.1.2. Electrode individuelle

#### 2.8.1.2.1. Objectif du montage

La distinction des décharges respectives de plusieurs poissons se déplaçant dans un même espace, enregistrés à partir d'électrodes fixes est impossible. Nous avons donc construit une électrode mobile, individuelle.

1) Pour éviter une perturbation physiologique, la fixation de l'électrode est externe, ne blesse aucun tissu, et évite l'utilisation d'un anesthésique aux effets secondaires possibles (Späth 1977, Favarger 1981).

2) Pour minimiser la gêne psychologique, la pose de l'électrode est rapide, effectuée sous l'eau, dans le bac où séjourne le poisson. Les signaux sont captés directement, excluant la pose d'un appareillage de conversion encombrant pour un animal de cette taille (ex: émetteur de signaux de haute fréquence avec piles).

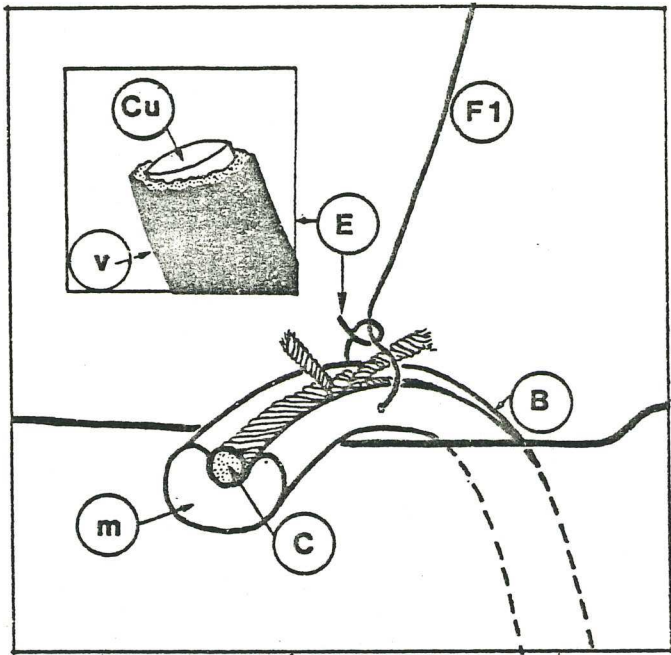
#### 2.8.1.2.2. Principe

Un bracelet maintient une électrode d'enregistrement à moins de cinq millimètres de l'organe électrique du poisson. L'électrode est suspendue par un fil très fin à un contact tournant à faible couple. Ce système permet de recueillir les décharges d'un poisson (intact et libre de ses mouvements) avec une amplitude presque constante, toujours supérieure à celle des congénères présents. On peut ainsi distinguer les émissions d'un individu au milieu de celles du groupe dans lequel il évolue librement. Le signal ainsi transmis est amplifié, filtré, mis en forme, et enregistré au magnétophone. Un traitement

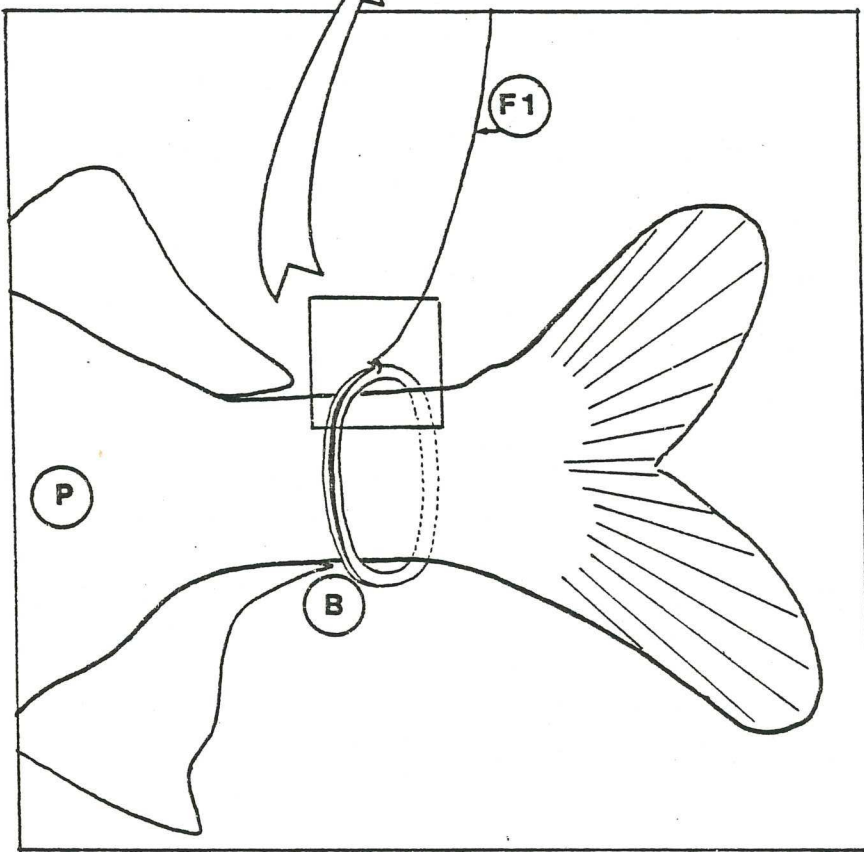
FIGURE 2.8.1.2.4. : VUE SCHEMATIQUE , A DIFFERENTES ECHELLES,  
DE L'ELECTRODE INDIVIDUELLE AVEC BRACELET

P : Poisson;  
B : Bracelet (en IIIa: coupe) constitué d'un coussinet de mastic aux silicones  
armé par un fil de coton c;  
E : Electrode, extrémité à nu d'un fil F1 de cuivre Cu isolé par émaillage y;  
F1 : Fil de cuivre émaillé ( $\varnothing = 0.1\text{mm}$ ) noué à travers le bracelet B et soudé à  
un autre fil plus fin F2;  
S : Soudure entre les deux fils F1 et F2;  
F2 : Fil de cuivre émaillé ( $\varnothing = 0,05\text{mm}$ ); il est doublé par deux fois, juste  
avant la soudure S avec F1, pour une transition progressive de rigidité;  
l'autre extrémité de ce fil est soudée au contact tournant;

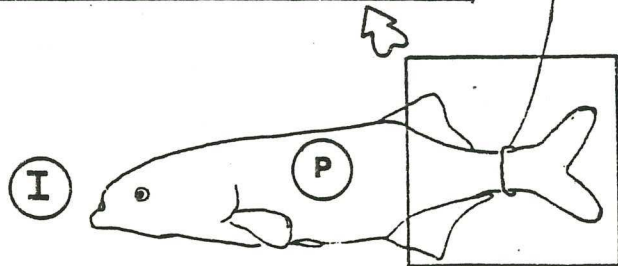
Echelles : I : 1/2 ; II : X 2 ; IIIa et IIIb : X 10 ; IV et V : X 100 .



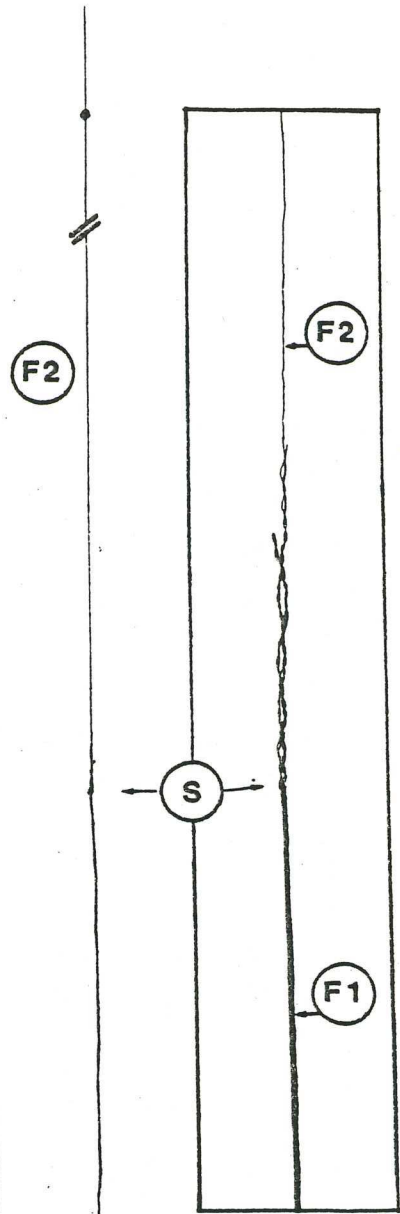
III<sub>A</sub>



II



I



III<sub>B</sub>

des enregistrements permet ensuite d'extraire l'activité de ce poisson de celle du groupe entier.

#### 2.8.1.2.3. Contraintes

L'utilisation d'un fil reliant le poisson exige certains aménagements:

- 1) Le fil peut s'accrocher à toute aspérité du milieu. Nous avons donc supprimé pierres et plantes du bac d'observation. Les zones de pénombres sont constituées par les plaquettes en matière plastique ne présentant aucun angle saillant aigu; le traitement physique et biologique de l'eau est entretenu dans le bac tampon.
- 2) Il limite à un seul le nombre d'individus équipés d'une telle électrode, afin d'éviter l'emmêlement de plusieurs fils de branchement. Les enregistrements individuels sont donc effectués à tour de rôle.

#### 2.8.1.2.4. Description

Un anneau de mastic aux silicones entoure le pédoncule caudal du poisson, dans lequel se trouve l'organe électrique (figure 2.8.1.2.4.). Ce matériau est lisse, élastique, chimiquement neutre, non irritant; des essais durant plusieurs heures n'ont laissé aucune trace visible sur la peau de l'animal. Le bracelet est modelé sur une forme (taillée dans une gomme de bureau) de section identique à celle du pédoncule caudal du poisson. Il est armé sur sa partie externe par un fil de coton, noué et en partie noyé dans le mastic pendant la polymérisation. On adapte à chaque individu un bracelet calibré à sa taille. Transperçant le mastic, un fil très fin de cuivre émaillé (type bobinage électrique, diamètre 0,1 mm) vient s'attacher à l'armature de coton. La section

FIGURE 2.8.1.2.5. : CONTACT TOURNANT  
(SCHEMA, X 2/3)

I: En fonctionnement. II: En cas de traction accidentelle sur le fil.

P: Pointe de fer soudée au fil: partie tournante, en contact par aimantation à la bille B, partie fixe.

B: Bille en acier galvanisé, maintenue par l'aimant A. Sous l'influence de ce dernier, elle est elle-même aimantée.

A: Aimant soudé au câble blindé cb, et collé au piston ps d'une seringue 10 ml.

cs: Corps de seringue percé d'une ouverture permettant le passage et les mouvements de l'extrémité de la pointe P et du fil F2.

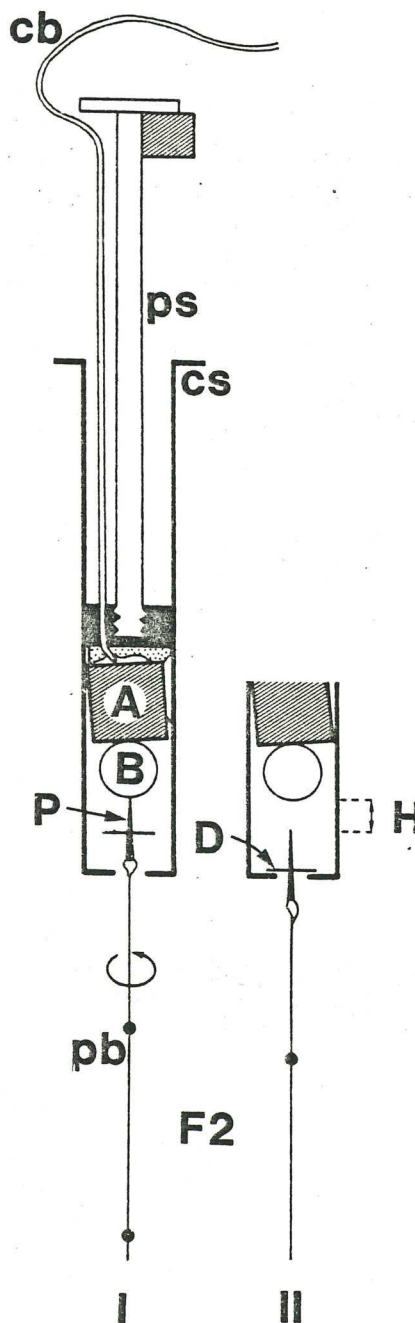
ps: Piston de seringue, par lequel le système est fixé au plafond.

D: Disque de carton plastifié fixé à la pointe P. Son diamètre est légèrement supérieur à l'ouverture de la seringue, empêchant la chute de l'aiguille à travers l'ouverture de la seringue.

H: hauteur ajustée par glissement du corps de seringue cs par rapport au piston ps, pour permettre le rappel par aimantation de la pointe P par la bille B.

pb: Plombs maintenant un alignement de la pointe P et de la portion du fil qui lui est soudé.

Un contact électrique est établi entre l'extrémité de la pointe et la bille; la faible surface de contact minimise les frottements de rotation. L'alignement des axes de la pointe et du fil permet la transmission optimale des mouvements de rotation, et évite que le fil ne touche le contour de l'ouverture de la seringue.



à nu de ce fil constitue l'électrode de mesure. La masse du fil et du bracelet réunis ne dépasse pas 50 mg, soit 0,25 % de la masse du poisson. Dans l'eau, le poids apparent est de 30 mg environ; comme le poisson porte le fil par une extrémité, l'autre étant suspendue hors de l'eau, sa charge (en poids) est inférieure à la moitié de cette valeur. La traction maximale exercée par le poisson lorsqu'il nage rapidement est de 1,5 g. Ce premier fil mesurant 30 cm environ est soudé hors de l'eau bout à bout à un deuxième fil encore plus fin. A ces différences de diamètre correspondent des différences dans la rigidité: le premier fil, moins souple, transmet au second les rotations auxquelles il est soumis par les mouvements du poisson. Le deuxième fil (type bobinage, diamètre 0,05 mm) mesure environ 270 cm; il est suspendu par l'autre extrémité à un contact tournant placé au-dessus du bac.

#### 2.8.1.2.5. Le contact tournant

Pour permettre la liberté des mouvements du poisson branché, nous avons construit un appareil permettant au fil de tourner sur lui-même sans interrompre la liaison électrique (figure 2.8.1.2.5.). Le moment d'inertie de cet appareil est extrêmement faible. Le deuxième fil est soudé dans l'alignement à une pointe d'acier qui représente la partie mobile du contact tournant. La partie fixe de ce contact tournant est constituée d'une bille aimantée.

La pointe d'acier (longueur 17 mm, diamètre 1 mm) est en contact avec la bille aimantée tout en tournant librement autour de son axe. La traction minimale qu'il faut exercer sur le fil pour séparer la pointe de la bille est équivalente à 5 grammes-force environ. Une telle séparation peut se produire lorsque le fil est accroché par un autre poisson. Pour éviter que la pointe et



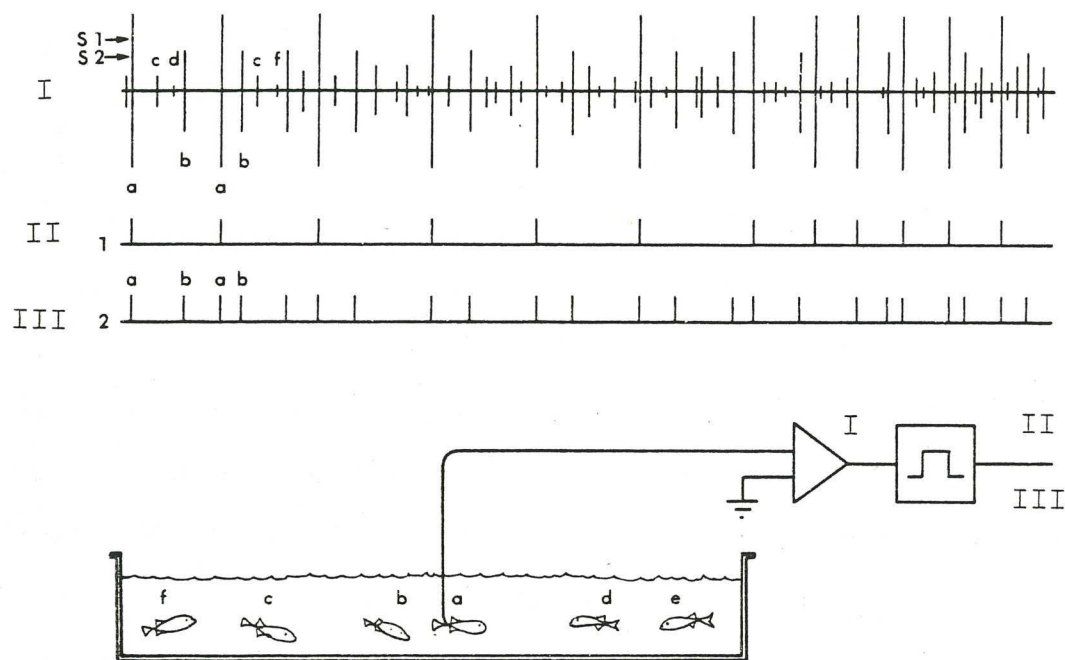


FIGURE 2.8.1.2.6. : PRINCIPE DE LA COLLECTE DES SIGNAUX AU SEIN DU GROUPE

En haut: tracé de l'activité électrique selon un axe des temps horizontal. L'amplitude du signal apparaît verticalement.

En bas: schéma du bac expérimental E et du système de mise en forme des signaux.

a : poisson équipé de l'électrode individuelle, et signaux correspondants;

b, c, ..., f : autres poissons plus ou moins proches, et leurs signaux;

I : tracé brut après préamplification et filtrage; II : activité électrique du poisson a, sélectionnée par mise en forme au seuil de déclenchement S1; III : activité électrique globale du poisson a et du poisson b le plus proche simultanément, après mise en forme, le seuil étant abaissé à S2.

le fil ne tombent alors dans le bac, un système réglable retient la pointe à proximité de l'aimant. Le contact se rétablit immédiatement grâce au rappel de l'aimant sur la pointe (voir Figure 2.8.1.2.5., II). L'interruption dure 0,4 secondes; elle est perceptible à l'oreille et peut donc être annoncée dans l'enregistrement vocal.

#### 2.8.1.2.6. Mise en forme des signaux

Les potentiels recueillis par l'électrode à proximité de l'organe électrique de l'individu choisi sont transmises à travers les fils de cuivre, la pointe d'acier, l'aimant puis un câble blindé soudé à ce dernier, jusqu'à un préamplificateur (Preamplifier 122, Tektronix Inc.). La résistance de ce circuit est de l'ordre de 50 KiloOhms, l'impédance d'entrée du préamplificateur de 10 MegOhms. La sortie de ce préamplificateur est envoyée dans un "trigger de Schmitt" (Type 161 Pulse Generator, Tektronix Inc.)(voir Fig 2.8.1.2.6.). Le seuil de déclenchement est contrôlé grâce à un oscilloscope à deux canaux (564B Tektronix Inc.) pour sélectionner les signaux provenant du poisson équipé. L'activité électrique de l'individu est ainsi enregistrée sous forme de "chocs carrés", simultanément à celle du groupe dont il fait partie, sur une autre piste du magnétophone.

#### 2.8.2. Analyse des rythmes de décharge

##### 2.8.2.1. Saisie et stockage

L'activité électrique du ou des poissons est ainsi enregistrée sous forme d'impulsions standardisées sur une piste du magnétophone. Certaines



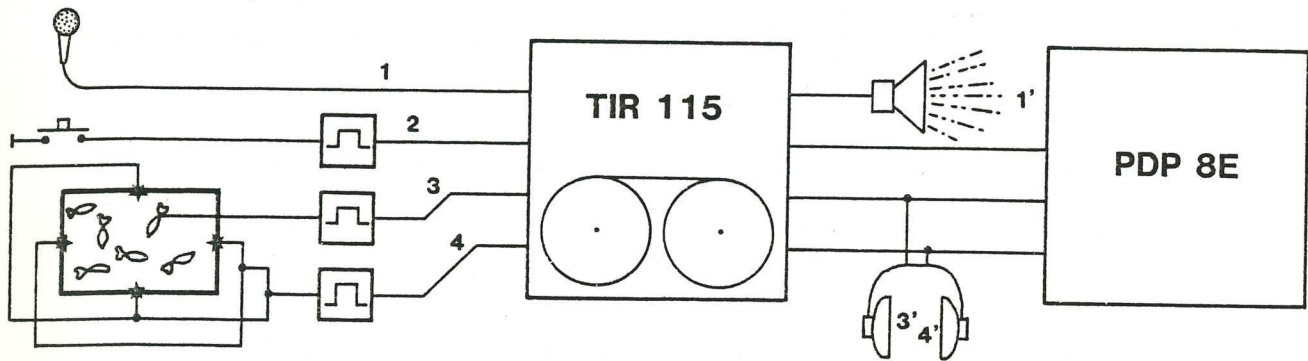


FIGURE 2.8.2.1. : SCHEMA RECAPITULATIF D'ENREGISTREMENT DANS LE BAC E

1 : enregistrement vocal et 2 : marquage temporel des comportements moteurs;

3 : activité électrique d'un poisson équipé de l'électrode individuelle;

4 : activité électrique du groupe.

1' : restitution sonore des comportements; 3', 4' : contrôle sonore des activités électriques.

TIR\_115: magnétophone; PDP\_8E: ordinateur.

séquences-échantillons choisies en fonction de l'activité locomotrice concomitante sont numérisées sur ordinateur par un logiciel en Fortran IV en temps réel. Le principe de cette saisie est le suivant: à chaque impulsion est attribuée une "date", qui est le temps en millisecondes séparant cette impulsion du début de la saisie. Des limites de temps/nombre d'évènements sont imposées par le programme de saisie et nécessitent des découpages des activités étudiées en séquences de quelques minutes. On emmagasine parallèlement les dates les impulsions provenant des deux voies du magnétophone correspondant à l'activité de l'individu et à celle du groupe dans lequel il se trouve. Une troisième entrée reçoit simultanément les impulsions commandées manuellement marquant temporellement les items comportementaux effectués au cours de la séquence (voir figure 2.8.2.1.).

#### 2.8.2.2. Analyse

L'étude de l'activité électrique de Marcusenius macrolepidotus est principalement basée sur la durée de l'intervalle de temps séparant deux impulsions consécutives (intervalle inter-impulsion ou  $i-i$ ), c'est-à-dire la différence entre deux dates consécutives. Le calcul de cette différence est la première opération effectuée par un logiciel Fortran, qui permet ensuite d'analyser la distribution de ces durées d' $i-i$  au cours du temps, ou les unes par rapport aux autres. Les exemples qui illustrent ces modes d'analyse sont construits à partir des premières impulsions d'une même séquence.

Pour rendre compte de l'activité électrique des poissons, on dispose de plusieurs méthodes.

a) La façon dont les  $i-i$  se suivent au cours du temps (succession temporelle).

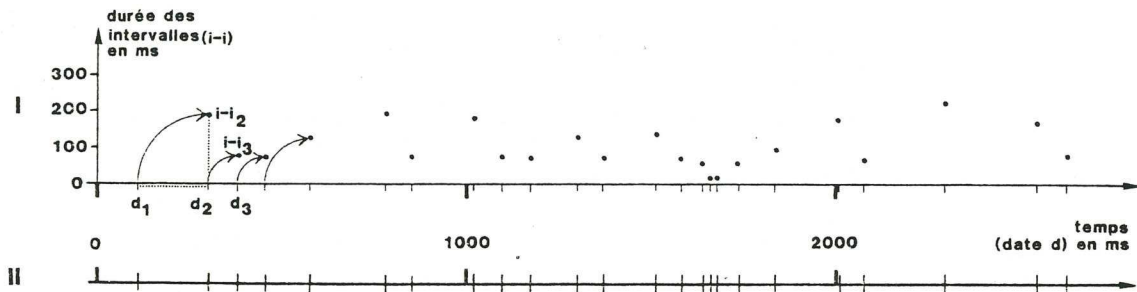


FIGURE 2.8.2.3.A. : MODES DE REPRESENTATION SEQUENTIELLE  
DE L'ACTIVITE ELECTRIQUE

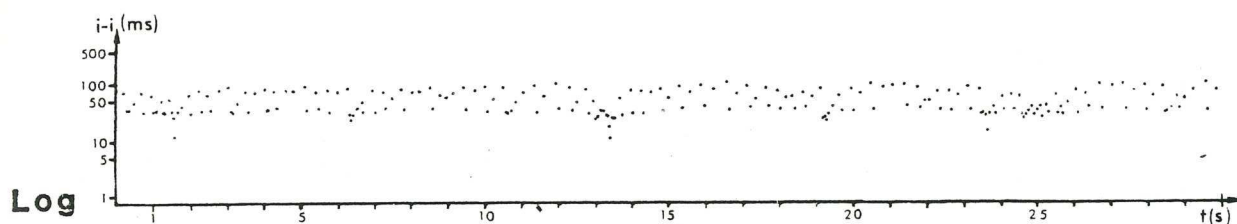
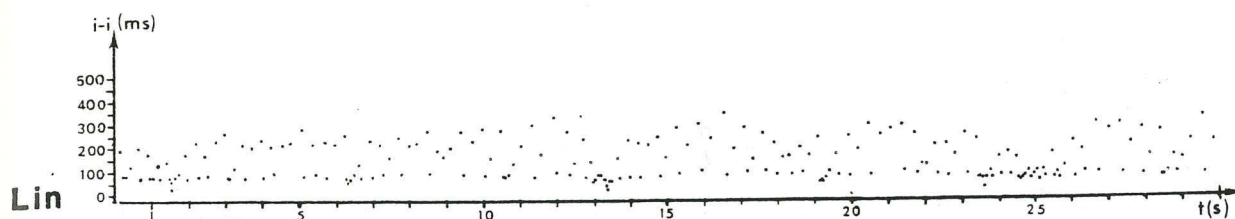
I : représentation développée; II : représentation brute.  
Abscisses: axe des temps en millisecondes; en II, report (flèches) en ordonnée  
de la date de chaque impulsion  $\underline{d(n)}$ , de la durée  $\underline{i-i(n)}$  de l'intervalle qui la  
sépare de l'impulsion précédente ( $i-i(n) = d(n) - d(n-1)$ ).

- b) La durée des i-i, leur répartition dans la gamme des valeurs possibles (distribution temporelle).
- c) La manière dont les i-i appartenant à différentes classes se suivent les unes par rapport aux autres (organisation temporelle).
- d) La corrélation entre la durée ou les patterns d'i-i et le contexte de la séquence: caractéristiques du poisson émetteur, son comportement et celui de ses congénères.

### 2.8.2.3. Successions temporelles

A la question générale: "Comment se présente le rythme de décharge des poissons", on répond par une représentation séquentielle; celle-ci tient compte de tous les paramètres. La formule la plus simple consiste à transcrire sur un axe des temps la date d'arrivée des impulsions. Cependant pour visualiser les différents rythmes sur des échantillons de durée étendue, il est préférable de réduire l'échelle de cet axe des temps considéré comme l'abscisse, et de reporter en ordonnée de la date de chaque impulsion la valeur de l'i-i qui sépare cette dernière de la précédente (figure 2.8.2.3.A). En raison de l'extrême variabilité des i-i (gamme de 1 à 1000 ms), et pour favoriser une représentation des différences relatives plutôt que celle des différences absolues, nous utiliserons une échelle logarithmique en ordonnée (voir figure 2.8.2.3.B.). Cependant, les représentations séquentielles sont très encombrantes, et pour l'étude approfondie de certains paramètres les données seront intégrées pour faciliter leur maniement.

## RYTHME LENT



## RYTHME RAPIDE

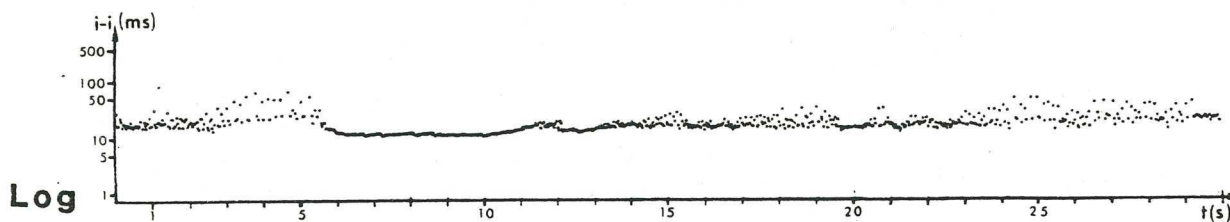
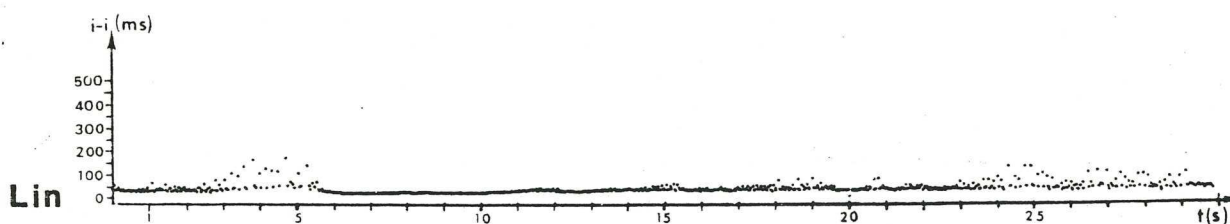


FIGURE 2.8.2.3.B. : COMPARAISON DES REPRESENTATIONS SEQUENTIELLES LINEAIRES ET SEMI-LOGARITHMIQUES

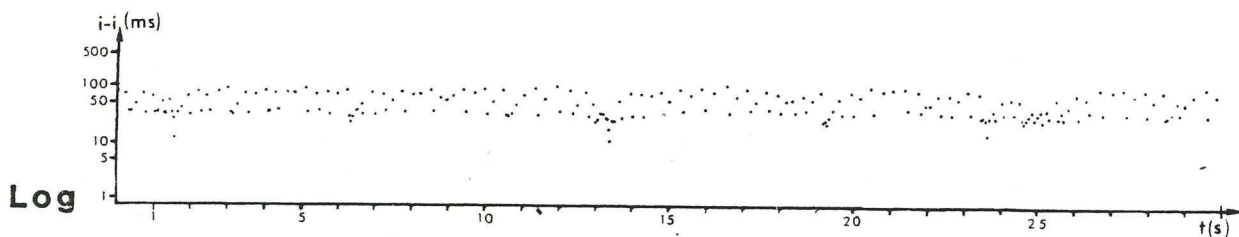
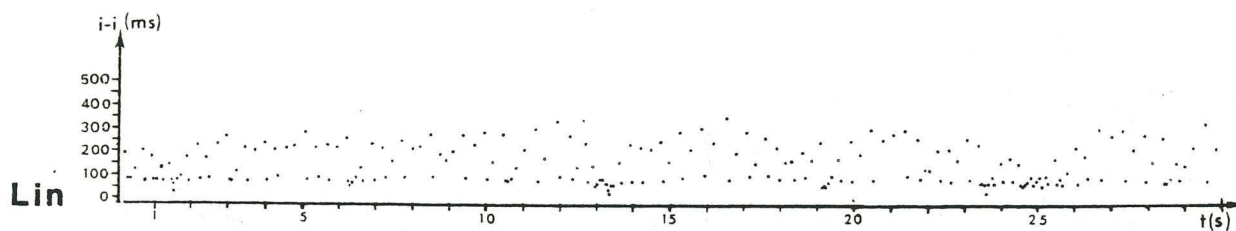
Abscisses : linéaires, temps en secondes, date des impulsions;  
ordonnées : durée des intervalles inter-impulsion correspondants en millisecondes; Lin: ordonnée linéaire; Log: ordonnée logarithmique.

- b) La durée des i-i, leur répartition dans la gamme des valeurs possibles (distribution temporelle).
- c) La manière dont les i-i appartenant à différentes classes se suivent les unes par rapport aux autres (organisation temporelle).
- d) La corrélation entre la durée ou les patterns d'i-i et le contexte de la séquence: caractéristiques du poisson émetteur, son comportement et celui de ses congénères.

### 2.8.2.3. Successions temporelles

A la question générale: "Comment se présente le rythme de décharge des poissons", on répond par une représentation séquentielle; celle-ci tient compte de tous les paramètres. La formule la plus simple consiste à transcrire sur un axe des temps la date d'arrivée des impulsions. Cependant pour visualiser les différents rythmes sur des échantillons de durée étendue, il est préférable de réduire l'échelle de cet axe des temps considéré comme l'abscisse, et de reporter en ordonnée de la date de chaque impulsion la valeur de l'i-i qui sépare cette dernière de la précédente (figure 2.8.2.3.A). En raison de l'extrême variabilité des i-i (gamme de 1 à 1000 ms), et pour favoriser une représentation des différences relatives plutôt que celle des différences absolues, nous utiliserons une échelle logarithmique en ordonnée (voir figure 2.8.2.3.B.). Cependant, les représentations séquentielles sont très encombrantes, et pour l'étude approfondie de certains paramètres les données seront intégrées pour faciliter leur maniement.

## RYTHME LENT



## RYTHME RAPIDE

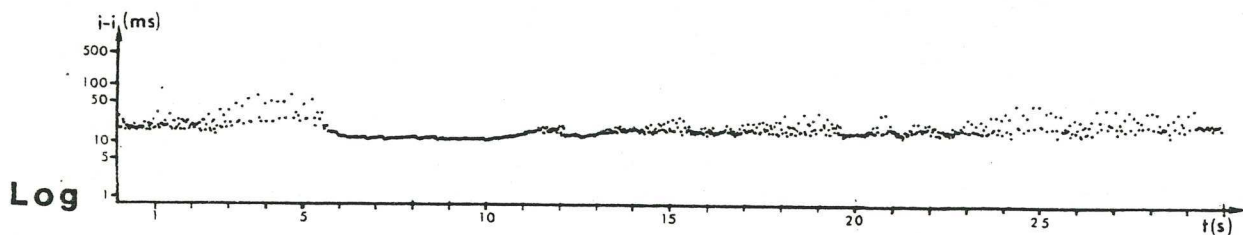
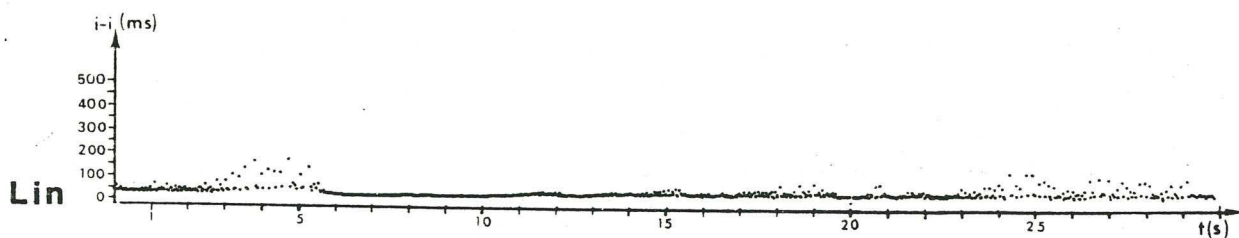


FIGURE 2.8.2.3.B. : COMPARAISON DES REPRESENTATIONS SEQUENTIELLES LINEAIRES ET SEMI-LOGARITHMIQUES

Abscisses : linéaires, temps en secondes, date des impulsions;  
ordonnées : durée des intervalles inter-impulsion correspondants en millisecondes; Lin: ordonnée linéaire; Log: ordonnée logarithmique.

### 2.8.2.4. Distributions temporelles

Nous avons adopté pour intégrer les enregistrements de longue durée la représentation en histogrammes inter-impulsions (HII). La variabilité étant plus importante pour les intervalles les plus grands, nous avons choisi un découpage en classes d'intervalle selon une progression géométrique.

#### 2.8.2.4.1. Pic, mode et écart momentané

Pour rendre compte de la durée des  $i-i$  d'une séquence, on les classe selon leur mesure entre des bornes choisies arbitrairement. On porte donc en abscisse les bornes des classes (en ms) et en ordonnée le nombre d' $i-i$  de la séquence se plaçant entre ces bornes. La quantité d' $i-i$  se situant entre deux bornes peut être ramenée au pourcentage par rapport au nombre total d' $i-i$  dans la séquence choisie. Les  $i-i$  se regroupent en plusieurs populations statistiques, apparaissant comme des pics sur les histogrammes. La classe d'intervalles la plus fournie de chaque pic est appelée mode et caractérise la population qu'il représente. Le nombre de modes ainsi définis dépend de la dispersion des  $i-i$  entre les différentes bornes; cette dispersion dépend bien sûr de la réalité biologique (existence de divers rythmeurs agissant sur la fréquence des décharges), mais elle est fortement altérée par le choix de certains paramètres de mesure. Ces paramètres sont: a) le nombre d' $i-i$  de la séquence étudiée, et b) le nombre de classes d'intervalles dans la gamme de mesure, lié à la largeur de ces classes (voir figure 2.8.2.4.1.).

a) Lorsque le nombre d' $i-i$  de la séquence (la taille de l'échantillon) est trop faible, les écarts momentanés dûs à l'ordre d'occurrence, donc de remplissage des  $i-i$  dans des classes adjacentes provoquent l'apparition de petits pics, qui



se confondent avec les pics qui nous intéressent. On choisit donc une taille de séquence aussi grande que possible; on est cependant limité par la durée du comportement effectué durant cette séquence, et les contraintes du logiciel de saisie. Pour permettre des comparaisons, on utilise des échantillons de même durée.

b) Lorsque le nombre des classes d' $i-i$  dans la gamme de mesure est trop important (classes d' $i-i$  trop étroites), le nombre d' $i-i$  correspondant à chacune d'elle reste faible, et les écarts momentanés prennent là aussi une importance relativement grande. D'autre part, à des classes d'intervalles trop larges correspond une faiblesse de précision dans la définition des modes, allant jusqu'à la confusion de deux pics distincts ou la disparition de certains pics très pointus.

#### 2.8.2.4.2. Classes d'intervalles

Les pics sont d'autant plus étalés qu'ils correspondent à des intervalles plus grands. L'usage veut que la largeur des classes d' $i-i$ , c'est à dire la différence entre les bornes consécutives ( $B(n)$  et  $B(n+1)$ ) dans un histogramme de distribution soit constante. Dans le cas qui nous intéresse, pour une taille limitée de l'échantillon, le dilemme est donc le suivant:

- ou bien on choisit des classes étroites donnant une bonne précision des modes, en particulier des petits  $i-i$ , mais les populations de grands  $i-i$  sont mal définies, car on obtient un éparpillement en petits pics,

- ou bien on choisit des classes d'intervalles larges, permettant de regrouper les  $i-i$  pour en définir des populations même parmi les plus grands, mais les populations des petits  $i-i$  sont définies avec une précision relativement mauvaise, et l'on risque de confondre des pics adjacents.

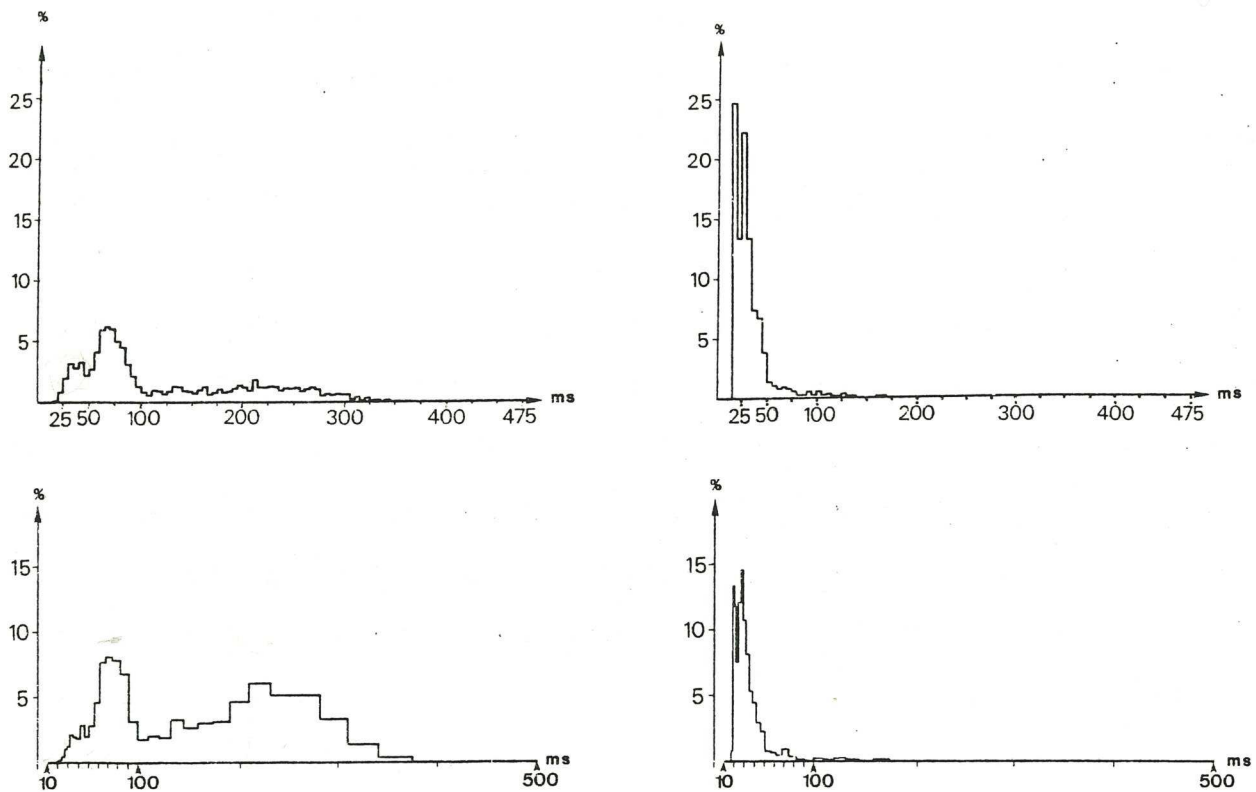


FIGURE 2.8.2.4.B. : REPRESENTATION DE LA DISTRIBUTION TEMPORELLE DES INTERVALLES INTER-IMPULSION (i-i) PAR HISTOGRAMMES :  
 IMPORTANCE DE LA PROGRESSION DES BORNES

Les séquences d'impulsions représentées sont les mêmes que celles de la figure précédente.

Abscisse : bornes des classes d'i-i; ordonnée : nombre d'i-i par classe.

en haut : progression arithmétique des bornes (incrément : 5 ms);

en bas : progression géométrique des bornes (raison : 1,1).

A gauche : poisson au repos; à droite : poisson actif.

N.B. : Dans la représentation du bas, la largeur des classes est aussi proportionnelle à la durée moyenne des i-i qu'elle contient; la surface du rectangle "nombre d'i-i de la classe X largeur de la classe" est donc proportionnelle au temps total couvert par les i-i qu'il représente. *(précision relative)*

*1 - raison = 10% dans cet exemple)*

Le problème de variation des écarts ("heteroscedasticity", Zar, 1985) est commun dans la littérature.

Ainsi Bauer (1974) définit chez G.petersii 2 ou 3 pics d'ii dans les histogrammes d'activité électrique de divers individus au repos. L'abscisse de ces pics varie légèrement d'un enregistrement à l'autre d'un même poisson. L'écart-type est de 0,5 classes de 5 ms pour le premier pic et de 1,4 classes pour le dernier (moyennes sur cinq poissons). Si l'on rapporte ces valeurs à la moyenne  $\bar{x}$  de l'abscisse de pic, le coefficient de variation est du même ordre de grandeur pour les deux pics (0,035 et 0,046). Une comparaison identique est effectuée sur l'intervalle le plus court et l'intervalle le plus long des séquences. On trouve des écarts-types de 0,5 et 3,2 classes respectivement, et des variations relatives correspondantes de 0,9 et 0,7 classes.

Toerring et Serrier (1978) observent les HII de M.cyprinoides. L'i-i minimum, de 14 ms environ, varie dans une même journée (4 enregistrements de 180 s) dans une fourchette de 4 ms, alors que l'i-i maximum de 345 ms environ, varie dans une même journée de 92 ms. Si l'on rapporte ces marges à leurs moyennes, elles sont de 29% pour l'intervalle le plus court et 27% pour le plus long.

Ils définissent 3 types de mode de 10 à 35 ms, de 50 à 120 ms et de 200 à 550 ms. Ces valeurs indiquent aussi que chaque mode est défini dans une marge proportionnelle à sa valeur.

Kramer (1978) présente chez P.isidori un HII pour lequel la largeur des pics est proportionnelle à l'abscisse du mode, qu'il s'agisse des trois modes d'un individu au repos, du mode unique du poisson qui nage, ou de celui du poisson agressif.

Teyssède (1985) a abordé un classement des intervalles i-i de G.petersii par

une méthode totalement différente (bout interval criterion, Fager and Young, 1980); elle définit ainsi des limites à 4 catégories d'i-i. L'écart-type de ces limites est proportionnel à leur moyenne.

Selon Zar (1984), lorsque les écarts-types sont proportionnels à la moyenne, il est préférable d'appliquer une transformation logarithmique pour le traitement des données. Le tableau des durées d'i-i serait donc remplacé par le tableau du log de ces i-i. Ces nouvelles valeurs seraient ensuite traitées selon les méthodes claquies, c.a.d. réparties en classes équidistantes de log (i-i). La distribution du log (i-i) en classes de largeur constante revient à une distribution des i-i correspondants dans des classes de largeur proportionnelle à leur valeur. Cette distribution revient à grouper les i-i dans des classes séparées par des bornes  $B_n$  telles que

$$\log (B_n) - \log (B_{n-1}) = C \text{ d'où}$$

$$\log (B_n/B_{n-1}) = C, \text{ et donc } B_n/B_{n-1} = K.$$

Nous avons préféré pour la représentation de l'histogramme conserver un axe des abscisses (durée des ii) linéaire, mais en adoptant un groupement des données selon le principe de la transformation logarithmique. Cette représentation a l'avantage d'être plus facilement rapportée à la représentation classique d'une part, et d'autre part celui de donner une indication du temps couvert par les différents types d'i-i (voir fig. 842B).

Afin de distinguer ou confondre les i-i avec une précision relative à leur valeur (les i-i courts dans des classes étroites, les i-i longs dans des classes larges), on adopte donc une progression de borne en borne non pas arithmétique ( $B(n) - B(n-1) = \text{incrément constant}$ ) mais géométrique ( $B(n) / B(n-1) = \text{raison constante}$ ). Pour avoir une précision maximale (1 ms) pour les i-i les plus courts, (de l'ordre de 10 ms), cette raison sera de 1,1, ce qui

correspond à une augmentation de 10% entre deux classes d'i-i consécutives. Cette précision correspond à la précision absolue de mesure de 1 ms appliquée aux intervalles les plus courts, de l'ordre de 10 ms. Dans une telle distribution, il y a 41 classes entre 10 et 500 ms.

Afin d'estimer l'ordre de grandeur de la durée des i-i d'une séquence, nous les comptabilisons et les répertorions sur 10 classes d'intervalles entre 1 et 1000 ms; ces limites correspondent respectivement à la contrainte du système d'enregistrement (mise en forme du signal) et à l'intervalle maximum entre deux impulsions consécutives d'un poisson. La progression est telle que la borne supérieure d'une classe est approximativement le double de la borne inférieure, et la durée moyenne des i-i contenus dans deux classes adjacentes passe donc du simple au double.

#### 2.8.2.5. Organisation temporelle

La représentation séquentielle permet de distinguer différentes suites possibles d'i-i de même durée (ce dont les distributions ne tiennent pas compte), mais ne procure pas de paramètres permettant de comparer quantitativement deux séquences. Pour cela, on compare en un premier temps les intervalles consécutifs et on définit pour chacun s'il est plus grand ou plus petit que le précédent. On attribue le signe + dans le premier cas et - dans le deuxième; on rejette les cas où les intervalles consécutifs sont égaux. (Ceux-ci sont très rares: 1 cas sur 1000 environ). Au tableau des valeurs des intervalles interimpulsions d'une séquence correspond donc un tableau de + et de - (voir exemple tableau 2.8.2.5.). Ces + et ces - sont combinés par groupes ordonnés de IP= 1, 2, 3, ... signes, constituant des monogrammes: (-) et (+),

TABLEAU 2.8.2.5. : PRINCIPE D'ETUDE DE L'ORGANISATION TEMPORELLE DES IMPULSIONS

En haut: suite des intervalles (en ms) d'une séquence de 254 impulsions, séparées par le signe (+ ou -) de la différence de chaque intervalle par rapport au précédent.

En bas: liste des combinaisons possibles selon le nombre IP de signes qui les constituent; pour chaque combinaison: son N° associé, son abondance (nombre), dans la séquence, la fréquence (freq. obs.) correspondante, la fréquence théorique pour une distribution aléatoire (freq. théo.), et le X2 correspondant.

\* pour IP=4, les combinaisons (tétragrammes) N° 4, 6, 11, et 13, et pour IP=6, les combinaisons (hexagrammes) N° 8, 22, 43, et 57 font l'objet d'un traitement particulier.

L'exemple présenté se caractérise par une régularisation de type II, qui est mise en évidence par une abondance des combinaisons d'alternance (tétragrammes 6 et 11, et hexagrammes 22 et 43 par exemple), et une valeur élevée des X2 correspondant à ces combinaisons.

1	285	-	81	+	212	-	92	+	213	+	288	+	306	-	85	+	218	+	265	-
2	246	-	82	+	154	+	245	+	87	-	60	-	46	-	257	+	54	+	64	-
3	80	-	51	+	37	+	89	+	94	-	101	+	65	-	117	+	146	+	54	-
4	89	+	60	-	37	+	45	-	196	-	176	-	62	-	272	+	135	+	80	-
5	77	+	111	+	188	-	228	-	228	+	65	-	251	+	64	+	148	+	177	-
6	83	+	254	-	89	+	228	-	328	-	69	+	219	+	253	+	84	+	234	-
7	313	-	74	+	135	-	72	-	59	-	23	+	294	+	294	+	69	+	162	+
8	82	+	186	+	329	-	65	-	104	+	123	+	186	-	55	+	75	-	71	+
9	126	-	72	+	174	-	74	-	194	+	82	+	208	+	84	+	224	+	64	-
10	182	+	75	+	159	-	215	+	81	-	215	+	288	-	82	+	218	+	266	-
11	185	+	206	+	305	-	90	-	216	+	129	+	258	-	86	+	302	+	293	-
12	295	-	271	+	87	+	180	+	274	-	60	+	88	+	163	+	194	+	80	-
13	195	-	85	+	163	+	185	+	72	+	108	+	53	-	31	+	28	+	52	-
14	39	+	62	-	26	+	63	-	28	+	37	+	66	-	32	+	40	-	38	+
15	33	+	64	-	33	-	35	-	36	+	32	+	41	-	32	+	40	-	42	+
16	75	-	42	+	43	-	41	-	38	+	44	-	59	+	39	+	85	-	46	+
17	73	-	42	+	43	-	86	-	50	+	81	-	43	-	52	+	106	-	44	+
18	34	+	52	+	51	+	131	+	46	+	32	+	72	-	46	-	25	+	126	-
19	132	+	52	+	121	+	47	-	50	+	57	+	116	+	273	+	158	+	100	-
20	57	+	156	-	61	+	162	+	61	+	249	+	63	+	64	+	79	+	65	-
21	64	-	59	+	141	+	58	-	197	+	63	+	261	+	222	+	132	+	65	-
22	236	-	66	-	65	+	256	+	73	+	299	+	72	+	65	+	230	+	318	-
23	71	+	267	-	74	+	274	+	61	+	62	+	154	-	71	-			65	-
24	38	-	26	+	35	+	60	-	123	+	62	+	248	-					68	-
25																				
26	118	+	192	-	74	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-

COMBINAISON NOMBRE FREQ.OBS. FREQ.THEO. CHI-2  
 1 + 1 135 0.53571 0.50000 0.64286  
 2 - 2 117 0.46429 0.50000 0.64286  
 FOUR IP = 1, N = 252, X2 GENERAL = 1.286

1 + + 1 39 0.15538 0.16666 0.19168  
 2 + - 2 96 0.38247 0.33333 1.81833  
 3 - + 3 96 0.38247 0.33333 1.81833  
 4 - - 4 20 0.07968 0.16666 11.39381  
 FOUR IP = 2, N = 251, X2 GENERAL = 15.222

1 + + + 1 8 0.03200 0.04167 0.56101  
 2 + + - 2 31 0.12400 0.12500 0.00200  
 3 + - + 3 80 0.32000 0.20833 14.96449  
 4 - + - 4 15 0.06000 0.12500 8.45000  
 5 - + + 5 31 0.12400 0.12500 0.00200  
 6 - - + 6 65 0.26000 0.20833 3.20380  
 7 - - - 7 15 0.06000 0.12500 8.45000  
 8 - - - 8 5 0.02000 0.04167 2.81731  
 FOUR IP = 3, N = 250, X2 GENERAL = 38.451

1 + + + + 1 0 0.00000 0.00833 2.07417  
 2 + + + - 2 8 0.03213 0.03333 0.01078  
 3 + + - + 3 27 0.10843 0.07500 3.71115  
 4 + + - - 4 3 0.01205 0.05000 7.17289  
 5 + - + + 5 25 0.10040 0.07500 2.14221  
 6 + - + - 6 55 0.22088 0.13333 14.31593  
 7 - + + + 7 11 0.04418 0.09166 6.12493  
 8 - + + - 8 4 0.01606 0.03333 2.22707  
 9 - + - + 9 8 0.03213 0.03333 0.01078  
 10 - + - - 10 23 0.09237 0.09166 0.00137  
 11 - - + + 11 53 0.21285 0.13333 11.80974  
 12 - - + - 12 12 0.04819 0.07500 2.38584  
 13 - - - + 13 6 0.02410 0.05000 3.34157  
 14 - - - - 14 9 0.03614 0.07500 5.01235  
 15 - - - + 15 4 0.01606 0.03333 2.22707  
 16 - - - - 16 1 0.00402 0.00833 0.55629  
 FOUR IP = 4, N = 249, X2 GENERAL = 63.124

1 + + + + + 1 0 0.00000 0.00139 0.34472  
 2 + + + + - 2 0 0.00000 0.00694 1.72112  
 3 + + + - + 3 7 0.02823 0.01944 0.98473  
 4 + + + - - 4 1 0.00403 0.01389 1.73502  
 5 + + - + + 5 11 0.04435 0.02639 3.03291  
 6 + + - + - 6 16 0.06452 0.04861 1.29079  
 7 + + - - + 7 2 0.00806 0.03611 5.40194  
 8 + + - - - 8 1 0.00403 0.01389 1.73502  
 9 + - + + + 9 5 0.02016 0.01944 0.00664  
 10 + - + + - 10 20 0.08065 0.05555 2.81156  
 11 + - + - + 11 44 0.17742 0.08472 25.15474  
 12 + - + - - 12 11 0.04435 0.04861 0.09238  
 13 + - - + + 13 4 0.01613 0.03611 2.74194  
 14 + - - + - 14 7 0.02823 0.05555 3.33321  
 15 + - - - + 15 3 0.01210 0.02639 1.91987  
 16 + - - - - 16 1 0.00403 0.00694 0.30214  
 17 - + + + + 17 0 0.00000 0.00694 1.72112  
 18 - + + + - 18 8 0.03226 0.02639 0.32360  
 19 - + + - + 19 20 0.08065 0.05555 2.81156  
 20 - + + - - 20 2 0.00806 0.03611 5.40194  
 21 - + - + + 21 14 0.05645 0.04861 0.31372  
 22 - + - + - 22 39 0.15726 0.08472 15.40275  
 23 - + - - + 23 9 0.03629 0.05555 1.65602  
 24 - + - - - 24 3 0.01210 0.01944 0.48791  
 25 - - + + + 25 3 0.01210 0.01389 0.05741  
 26 - - + + - 26 3 0.01210 0.03611 3.96027  
 27 - - + - + 27 8 0.03226 0.04861 1.36416  
 28 - - + - - 28 1 0.00403 0.02639 4.69751  
 29 - - - + + 29 2 0.00806 0.01389 0.60592  
 30 - - - + - 30 2 0.00806 0.01944 1.65080  
 31 - - - - + 31 1 0.00403 0.00694 0.30214  
 32 - - - - - 32 0 0.00000 0.00139 0.34472  
 FOUR IP = 5, N = 248, X2 GENERAL = 93.910

COMBINAISON NOMBRE FREQ.OBS. FREQ.THEO. CHI-2  
 1 + + + + + 1 0 0.00000 0.00020 0.04891  
 2 + + + + - 2 0 0.00000 0.00119 0.29393  
 3 + + + - + 3 0 0.00000 0.00397 0.98010  
 4 + + + - - 4 0 0.00000 0.00298 0.73507  
 5 + - + + + 5 1 0.00405 0.00675 0.26641  
 6 + - + + - 6 6 0.02429 0.01270 2.61451  
 7 + - + - + 7 1 0.00405 0.00992 0.85857  
 8 + - + - - 8 0 0.00000 0.00397 0.98010  
 9 + - - + + 9 2 0.00810 0.00675 0.06684  
 10 + - - + - 10 9 0.03644 0.01964 3.54659  
 11 + - - - + 11 12 0.04858 0.03075 2.55299  
 12 + - - - - 12 4 0.01619 0.01786 0.03824  
 13 - + + + + 13 1 0.00405 0.01409 1.76689  
 14 - + + + - 14 1 0.00405 0.02202 3.62375  
 15 - + + - + 15 0 0.00000 0.01091 2.69551  
 16 - + + - - 16 1 0.00405 0.00298 0.09548  
 17 - + - + + 17 0 0.00000 0.00397 0.98010  
 18 - + - + - 18 5 0.02024 0.01548 0.36267  
 19 - + - - + 19 18 0.07287 0.03353 11.40151  
 20 - + - - - 20 1 0.00405 0.02202 3.62375  
 21 - - + + + 21 1 0.00405 0.03075 0.50757  
 22 - - + + - 22 32 0.12955 0.03397 26.14877  
 23 - - + - + 23 8 0.03239 0.03591 0.08543  
 24 - - + - - 24 3 0.01215 0.01270 0.00593  
 25 - - - + + 25 1 0.00405 0.00992 0.85857  
 26 - - - + - 26 3 0.01215 0.02619 1.86020  
 27 - - - - + 27 6 0.02429 0.03591 0.29890  
 28 - - - - - 28 1 0.00405 0.01964 3.05793  
 29 + + + + + 29 1 0.00405 0.01091 1.06650  
 30 + + + + - 30 2 0.00810 0.01548 0.86899  
 31 + + + - + 31 1 0.00405 0.00575 0.12485  
 32 + + + - - 32 0 0.00000 0.00119 0.29393  
 33 + - + + + 33 0 0.00000 0.00119 0.29393  
 34 + - + + - 34 0 0.00000 0.00575 1.42124  
 35 + - + - + 35 7 0.02834 0.01548 2.64117  
 36 + - + - - 36 1 0.00405 0.01091 1.06650  
 37 - + + + + 37 10 0.04049 0.01964 5.46264  
 38 - + + + - 38 10 0.04049 0.03591 0.14382  
 39 - + - + + 39 1 0.00405 0.02619 4.62351  
 40 - + - + - 40 1 0.00405 0.00992 0.85857  
 41 - + - - + 41 3 0.01215 0.01270 0.00593  
 42 - + - - - 42 11 0.04453 0.03591 0.51121  
 43 - - + + + 43 32 0.12955 0.03397 26.14877  
 44 - - + + - 44 7 0.02834 0.03075 0.04690  
 45 - - + - + 45 3 0.01215 0.02202 1.09436  
 46 - - + - - 46 6 0.02429 0.03353 0.62897  
 47 - - - + + 47 3 0.01215 0.01548 0.17701  
 48 - - - + - 48 0 0.00000 0.00397 0.98010  
 49 - - - - + 49 0 0.00000 0.00298 0.73507  
 50 - - - - - 50 3 0.01215 0.01091 0.03440  
 51 - - - + + 51 2 0.00810 0.02202 2.17523  
 52 - - - + - 52 1 0.00405 0.01409 1.76689  
 53 - - - - + 53 1 0.00405 0.01786 2.63740  
 54 - - - - - 54 7 0.02834 0.03075 0.04680  
 55 - - - + + 55 1 0.00405 0.01964 3.05793  
 56 - - - + - 56 0 0.00000 0.00675 1.66626  
 57 - - - - + 57 2 0.00810 0.00397 1.06153  
 58 - - - - - 58 0 0.00000 0.00992 2.45049  
 59 - - - + + 59 2 0.00810 0.01270 0.41175  
 60 - - - + - 60 0 0.00000 0.00675 1.66626  
 61 - - - - + 61 1 0.00405 0.00298 0.09548  
 62 - - - - - 62 0 0.00000 0.00397 0.98010  
 63 - - - + + 63 0 0.00000 0.00119 0.29393  
 64 - - - + - 64 0 0.00000 0.00020 0.04891  
 FOUR IP = 6, N = 247, X2 GENERAL = 140.618

des bigrammes: (--), (-+), (+-) ou (++) , trigrammes: (---), (---+), (---) etc., tétragrammes, etc.

L'abondance d'un pattern particulier souvent répété peut être quantifiée par comptage des combinaisons correspondantes, dans chaque séquence-échantillon. Brudno et Marczynski (1977) indiquent la distribution des fréquences théoriques des différentes combinaisons pour une suite d'impulsions "aléatoire" pour laquelle la durée d'une i-i est indépendante de celle qui la précède. Cette distribution suit certaines règles de symétrie. Le degré d'organisation des décharges d'un poisson peut être évalué par calcul du chi-deux (X<sup>2</sup>):

$$X^2 = (\text{freq théo} - \text{freq obs})^2 / \text{freq théo}$$

La valeur du X<sup>2</sup> est importante lorsque la fréquence d'apparition de la combinaison est très différente d'une fréquence théorique dans une distribution "aléatoire". Cette technique a été utilisée pour l'étude du rythme de décharge de neurones. Elle a amené à la conclusion que l'activité de décharge d'une même cellule de l'hippocampe de chat présente une organisation temporelle significative durant l'état de sommeil à mouvements rapide des yeux, alors que durant le sommeil "lent", les variations d'intervalles entre décharges consécutives se combinent comme pour le modèle "aléatoire".

Dans l'exemple proposé (figures 2.8.2.3. et 2.8.2.4.), le poisson présente une alternance caractéristique d'intervalles courts et longs, traduite par deux modes sur l'histogramme. Ce pattern particulier est appelé régularisation type II (Bauer 1974). L'alternance peut être caractérisée par une abondance des combinaisons (+-) et (--), (+++) et (---), (+++-) et (---+), (++-+-) et (-++-+) et (-++-+-), ainsi que (++-+-) et (-++-+-). Un deuxième pattern caractéristique est la brève augmentation de fréquence, ou "bouffée" (Serrier 1974), à laquelle correspond une série de - suivie d'une série de +. Nous nous limiterons à



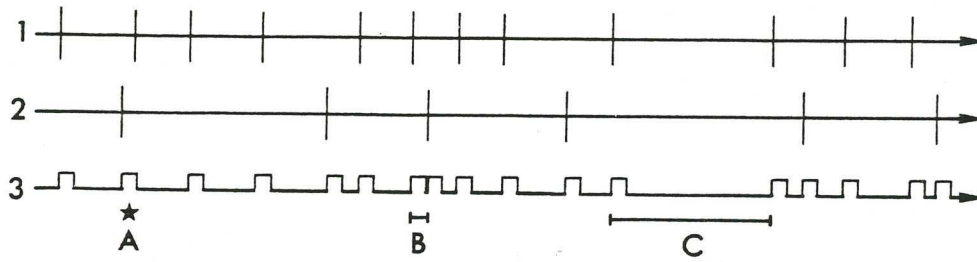


FIGURE 2.8.2.6. : MISE EN FORME DE L'ACTIVITE ELECTRIQUE GLOBALE DE PLUSIEURS POISSONS (PRINCIPE)

Les axes horizontaux représentent le temps; 1 et 2 : activités électriques individuelles, chaque segment vertical représente une impulsion; 3 : activité électrique globale après mise en forme, les impulsions sont indistinctement converties en chocs carrés.

A : confusion d'intervalles trop rapprochés : (déclenchement d'un choc carré unique); B : durée de l'intervalle minimum = durée du choc carré; C : durée de l'intervalle maximum.

l'étude de ces deux patterns. Pour ne travailler que sur les cas les plus simples, nous allons utiliser les combinaisons contenant un nombre pair de signes. Les combinaisons considérées sont donc:

pour IP = 4 (tetragrammes):  $---+$  et  $++--$ , ainsi que  $----$  et  $++++$  ;

pour IP = 6 (hexagrammes):  $-----$  et  $+++++$ , ainsi que  $-----$  et  $++++-$ .

Ces combinaisons ne présentent qu'un seul type de symétrie théorique, contrairement aux autres qui en ont deux,

par exemple:  $++--$  est symétrique de  $----$  (inversion de l'ordre)

et de  $-----$  (inversion de la valeur des signes). Dans une organisation aléatoire, les combinaisons symétriques sont en effectifs théoriquement égaux.

#### 2.8.2.6. Activités électriques composées

Les impulsions émises par plusieurs poissons étant captées et mises en forme simultanément par le même système, puis enregistrées sur le même support de magnétophone, certains intervalles interimpulsions ("hybrides") représentent la durée séparant deux impulsions provenant de deux poissons différents (voir figure 2.8.2.6.). Si l'activité électrique de ces deux poissons est indépendante, la durée des i-i hybrides sera limitée en valeur supérieure par le plus petit i-i maximum des individus séparés ("minimum maximorum"), et en valeur inférieure par le système de mise en forme. Le système de mise en forme supprime les i-i plus courts que le choc carré (0,3 ms). La présence dans cet enregistrement d'activités électriques composées d'i-i plus longs que l'i-i maximum d'un poisson seul indique que les impulsions de ce poisson sont plus espacées lorsqu'il est en présence d'un congénère; c'est un signe que le rythme de décharge est modifié dans cette situation. D'autres modifications peuvent

apparaître, traduisant une dépendance entre les rythmes de décharge des individus en présence. Pour estimer ces dépendances, nous comparons les enregistrements obtenus sur des groupes à des enregistrements artificiels obtenus par fusion de plusieurs enregistrements individuels. Il est en outre possible de supprimer de l'enregistrement de l'activité électrique globale du groupe entier les impulsions provenant de l'individu équipé de l'électrode; on définit ainsi l'activité électrique globale des cinq congénères en présence de cet individu.

#### 2.8.2.7. Activité électrique de plusieurs poissons.

Des latences caractéristiques (Heiligenberg 1976, Serrier 1983) peuvent séparer les décharges de deux mormyres en présence, (réponse écho). Pour tester les relations entre les activités électriques des poissons en groupe, un premier mode d'approche a été utilisé dès l'acquisition: en baissant le seuil de déclenchement de la voie reliée à l'électrode individuelle, au lieu de ne mettre en forme que les décharges du poisson équipé, on recueille de plus les décharges d'autres poissons proches de l'électrode qu'il porte. Cette procédure permet de capter l'activité électrique d'une paire de poissons au milieu d'un groupe (voir figure 2.8.1.2.6.). Un deuxième mode d'approche est utilisé au stade de l'analyse. Il s'agit d'une corrélation multiple entre  $i-i$  du groupe: on ne se limite pas aux intervalles entre impulsions consécutives, mais on examine les intervalles séparant chaque décharge de toutes celles qui la suivent dans une fenêtre donnée.

L'emploi de l'électrode individuelle pour enregistrer l'activité d'un individu au milieu d'un groupe requiert de vérifier son effet sur les

phénomènes observés. Nous avons donc enregistré l'activité électrique avant et après la pose de l'électrodes sur deux poissons isolés. Par la suite, les phénomènes observés sur le poisson en groupe et non apparents chez le poisson seul sont systématiquement confrontés aux données obtenues sur le poisson seul équipé de l'électrode individuelle.

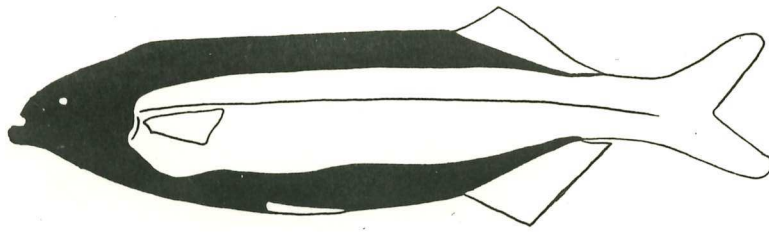


FIGURE 3.1.1. : EPIDERME ELECTROSENSIBLE

A - Répartition de l'épiderme contenant des électrorécepteurs (en noir), d'après Quinet 1971.

B - Photographie (agrandissement: 5 X)  
 grandes flèches: knollenorganes  
 petites flèches: organes ampullaires et mormyromastes

### 3. RESULTATS

#### 3.1. ETUDE DU SYSTEME ELECTROSENSORIMOTEUR

Nous avons en un premier temps caractérisé anatomiquement les appareils récepteurs (électrorécepteurs), intégrateur (système nerveux central) et émetteur (organe électrique) servant à l'électrocommunication chez Marcusenius macrolepidotus, en rappelant pour chacun leur fonctionnement physiologique tel qu'il a été étudié chez d'autres mormyres.

##### 3.1.1. Organes récepteurs

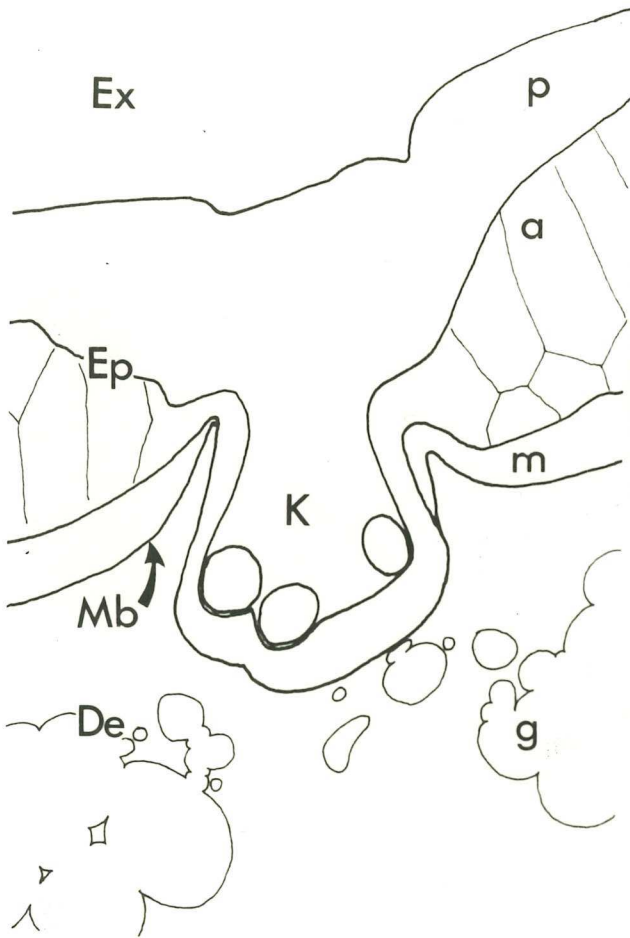
La peau de Marcusenius macrolepidotus (figure 3.1.1.) contient différents types de récepteurs sensoriels connus chez les mormyres (revue par Bullock 1983), se répartissant sur l'essentiel du corps, à l'exception des flancs et de la partie caudale (Quinet 1971). La densité, quantifiée sur un individu, est d'1 récepteur/mm<sup>2</sup> sur le dos, et de 3/mm<sup>2</sup> sur la tête. Elle est maximale à proximité des narines où elle atteint 8,8 récepteurs par mm<sup>2</sup>. Il existe trois types de récepteurs électriques, dont deux peuvent être distingués à l'oeil nu ou à la loupe binoculaire. Tous trois se présentent en coupe microscopique comme des invaginations de l'épiderme dans le derme.

##### 3.1.1.1. "Knollenorgane"

A l'oeil nu (Fig 3.1.1.), apparaissent des taches de taille proche du millimètre, à des positions relativement constantes chez les différents individus: au-dessus et au-dessous de l'oeil, sur l'opercule... Elles sont au

FIGURE 3.1.1.1. : KNOLLENORGAN

A - COUPE SCHEMATIQUE (100 X), B - COUPE MICROSCOPIQUE (350 X)



Ex: Milieu extérieur

Ep: Epiderme, constitué de

3 couches de cellules:

p: polygonales

a: aplaties

m: malpighiennes

Mb: Membrane basale

De: Derme, contenant

g: amas de graisse

pi: cellules pigmentaires

K : Organe tubéreux, comprenant

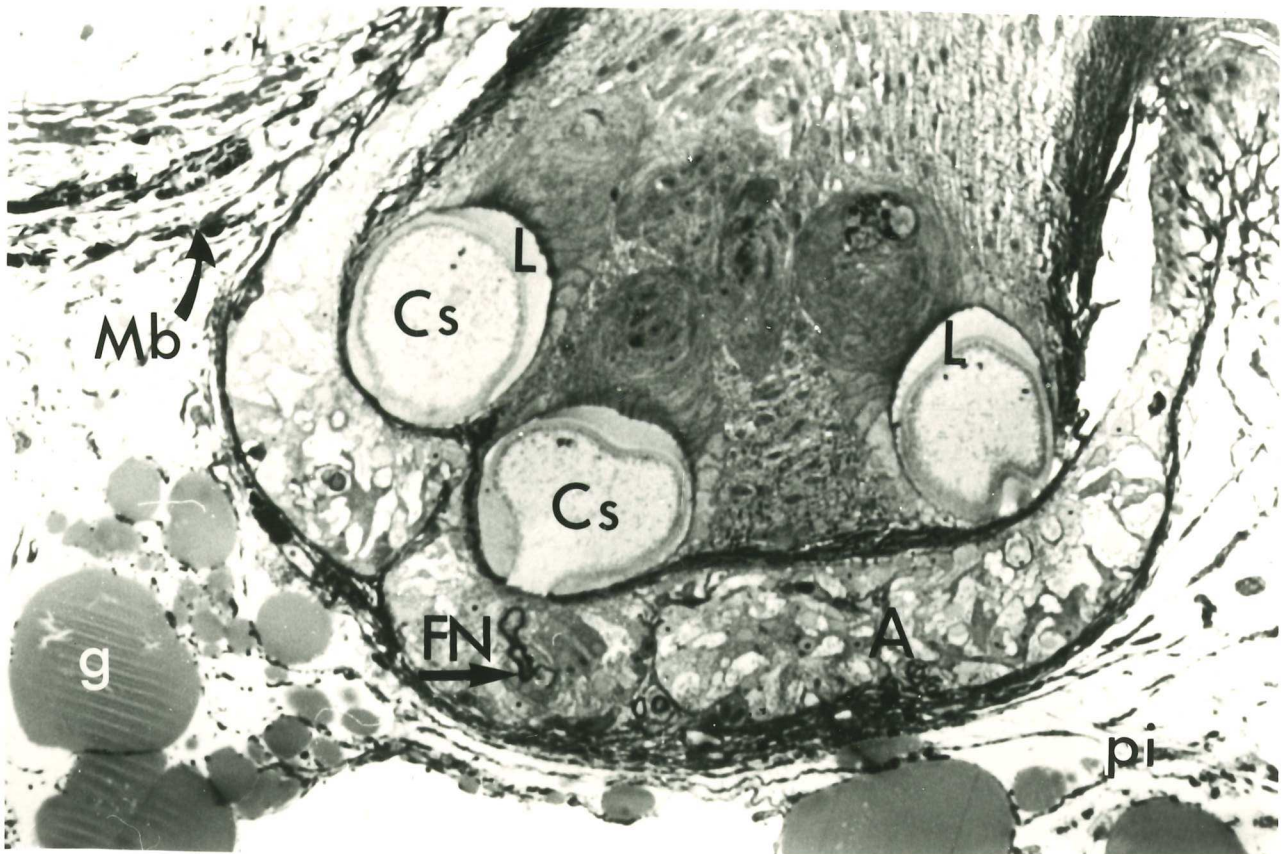
Cs: cellules sensorielles,  
chacune dans sa logette L

A : cellules accessoires

FN: fibre nerveuse

Noter la forme en corbeille de l'organe contenant un seul type de cellules sensorielles Cs de grande taille.

Coloration: Violet de Crésyl.



nombre de 100 (environ). Chaque tache représente un organe cutané, constitué de cellules de soutien formant une corbeille à fond épais, sur lequel se placent 4 à 8 cellules sensorielles de très grande taille incluses dans des logettes individuelles remplies d'une substance gélatineuse (polysaccharides acides, Denizot 1974). Le tout forme un bulbe (figure 3.1.1.), n'ayant pas de relation directe avec la surface extérieure de la peau. De tels organes dits "bulbeux" ou "tubéreux", comprenant un seul type de cellules sensorielles, sont appelés "Knollenorganes" (type "K" de la classification de Bullock (1982), en accord avec la description de Szabo (1974)). En raison de leur sensibilité aux stimuli électriques phasiques (Hopkins 1980) on attribue à ces récepteurs un rôle essentiel dans l'électrocommunication. Ils sont peu nombreux, plus abondants sur la tête où ils représentent au maximum un dixième du nombre total d'organes électrorécepteurs.

### 3.1.1.2. Organes ampullaires

A la loupe binoculaire, il est possible de distinguer d'autres taches ou points plus petits (figure 3.1.1.), qui sont les ouvertures de canaux remplis de gelée. L'observation d'une coupe perpendiculaire au plan de la peau, au microscope optique (figure 3.1.2), montre que chaque canal rejoint un amas globulaire de cellules sensorielles, lui-même logé dans une ampoule de cellules de soutien. Cette structure rappelle celle des ampoules de Lorenzini décrites chez les poissons cartilagineux. Ils correspondent aux organes ampullaires, du type "F" de la classification de Bullock (1982). Ils sont propres à quelques familles de téléostéens, et réagissent à des stimuli de natures diverses; ils permettent de déceler des champs électriques continus ou de basse fréquence (électro-localisation passive, Bennett 1971).



nombre de 100 (environ). Chaque tache représente un organe cutané, constitué de cellules de soutien formant une corbeille à fond épais, sur lequel se placent 4 à 8 cellules sensorielles de très grande taille incluses dans des logettes individuelles remplies d'une substance gélatineuse. Le tout forme un bulbe (figure 3.1.1.), n'ayant pas de relation directe avec la surface extérieure de la peau. De tels organes dits "bulbeux" ou "tubéreux", comprenant un seul type de cellules sensorielles, sont appelés "Knollenorganes". Ils sont peu nombreux, plus abondants sur la tête où ils représentent au maximum un dixième du nombre total d'organes électrorécepteurs.

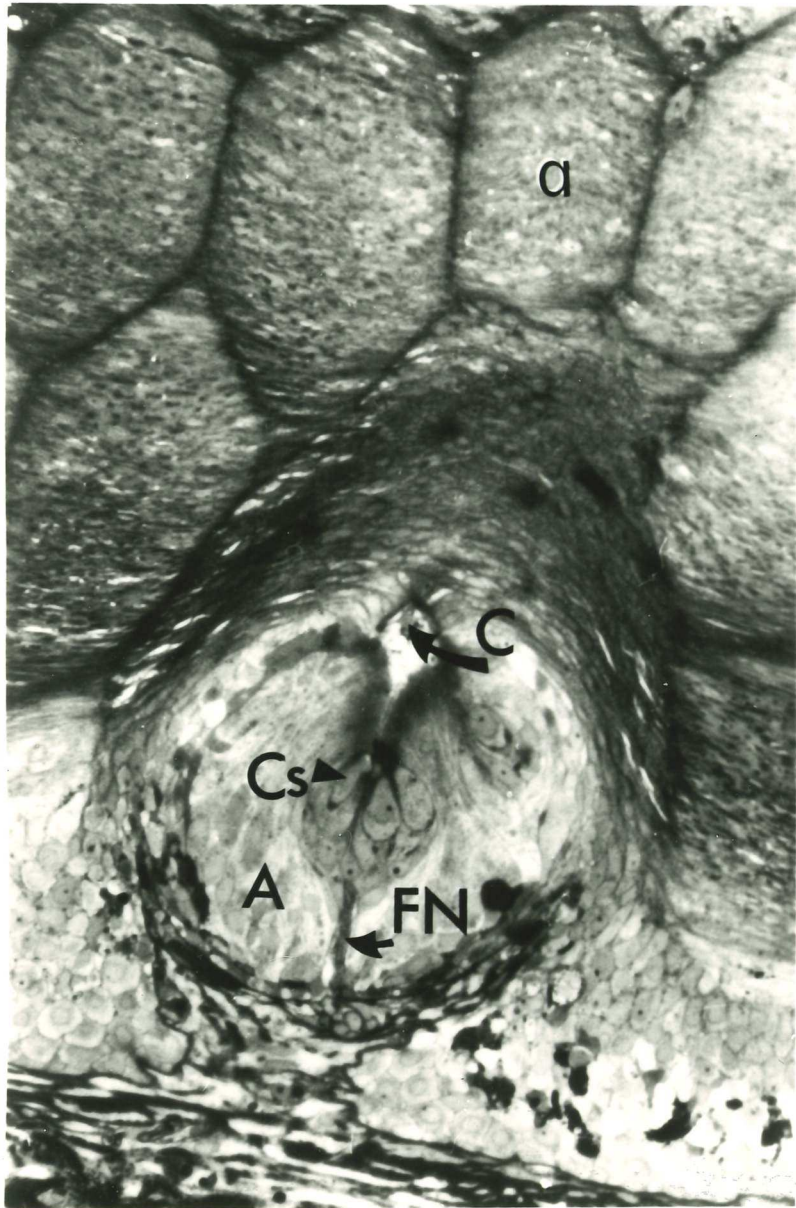
#### 3.1.1.2. Organes ampullaires

A la loupe binoculaire, il est possible de distinguer d'autres taches ou points plus petits (figure 3.1.1.), qui sont les ouvertures de canaux remplis de gelée. L'observation d'une coupe perpendiculaire au plan de la peau, au microscope optique (figure 3.1.2), montre que chaque canal rejoint un amas globulaire de cellules sensorielles, lui-même logé dans une ampoule de cellules de soutien. Cette structure correspond aux organes ampullaires du type "F" de la classification de Bullock (1982).

#### 3.1.1.3. Mormyromastes

C'est seulement au microscope que l'on peut observer, sur des coupes transversales de peau, un troisième type d'organes récepteurs, sans pore ni canal communiquant avec l'extérieur (figure 3.1.1.2.) Ce sont les plus abondants, puisqu'ils constituent plus des trois quarts des électrorécepteurs. Ils comportent une cavité remplie de substance gélatineuse transparente, qui

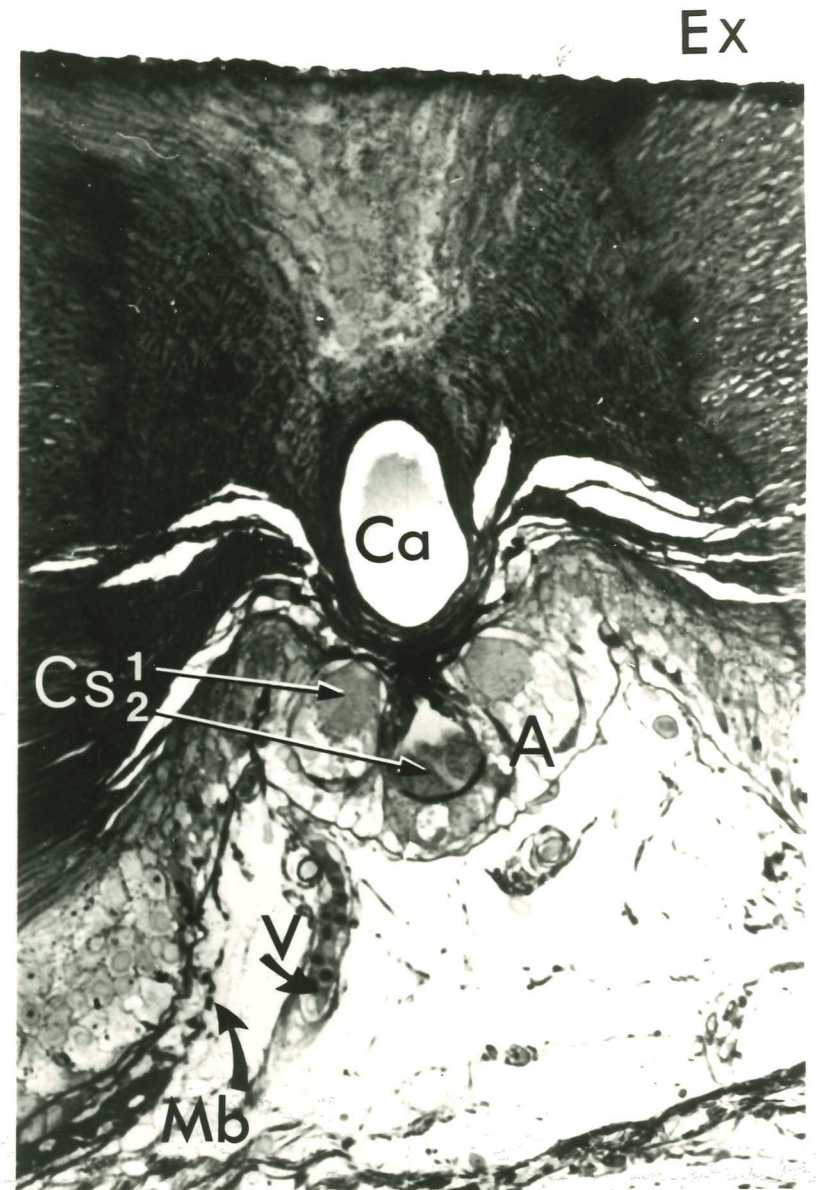
FIGURE 3.1.1.2. : COUPES MICROSCOPIQUES TRANSVERSALES  
à gauche: ORGANE AMPULLAIRE, à droite: MORMYROMASTE (350 X)



- Ex: milieu extérieur  
a : cellules aplaties  
Ca: cavité emplie de gelée  
C : canal empli de gelée  
relié à l'extérieur,  
vu en coupe  
Cs: cellules sensorielles,  
de types 1 et 2  
A : cellules accessoires  
FN: fibre nerveuse  
V : Vaisseau sanguin  
Mb: Membrane basale

Noter la lumière du canal C,  
se terminant en ampoule au  
niveau des cellules senso-  
rielles Cs, enveloppées  
dans un amas de cellules  
accessoires A.

Noter les cellules senso-  
rielles de type 1 Cs1,  
placées au contact de la  
cavité Ca, et les  
cellules sensorielles de  
type 2 Cs2, placées au  
fond du sac situé sous  
cette cavité.



surmonte un groupe de cellules en forme de bulbe, et sont pour cela classés (eux aussi) dans la catégorie des organes bulbeux. Des cellules sensorielles, relativement grandes, s'attachent en couronne à la base de cette cavité. Au milieu de cette couronne, une ouverture débouche sur un sac placé sous la cavité; le fond de ce sac est tapissé de cellules de soutien, portant un deuxième type de cellules sensorielles. Cette structure est identique à celle décrite par Szabo (1963) pour le mormyromaste de G. petersii. (Le sac central contient normalement, au-dessus des cellules sensorielles, un statolithe qui est invisible sur nos coupes par effet de la fixation utilisée.)

La peau de Marcusenius Macrolepidotus contient les trois types de récepteurs électriques connus chez les Mormyres, ce qui lui permet de percevoir des phénomènes électriques faibles, en particulier les déformations de sa propre décharge par l'environnement, et les signaux émis par ses congénères. La structure et la densité de ces récepteurs sont comparables à celles de G. petersii, selon les données de Quinet (1971) et Djebar (1984), ainsi que celles de Marcusenius moori (Quinet 1971).

### 3.1.2. Cerveau

#### 3.1.2.1. Observation d'une coupe parasagittale

Le cerveau de M. macrolepidotus (figure 3.1.2.), présente la structure commune aux mormyres, caractérisée par une valvula du cervelet hyper-développée (mormyrocerebellum) recouvrant l'ensemble de l'encéphale et présentant des replis réguliers. Dans le rhombencéphale, on observe un hyper-développement du lobe de la ligne latérale. Télencéphale et diencephale sont de taille normale

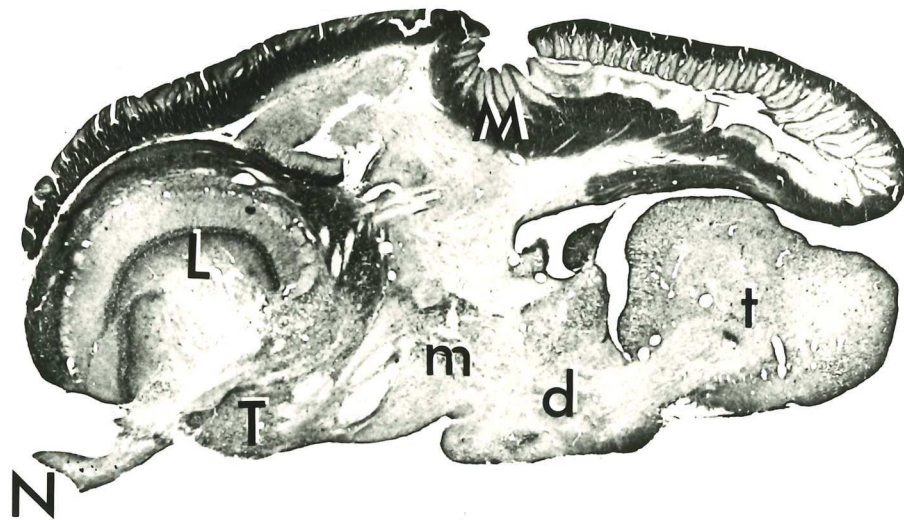


FIGURE 3.1.2. : COUPE PARASAGITALE DE CERVEAU  
DE MARCUSENIUS MACROLEPIDOTUS (10 X)

M : mormyrocerebellum ou valvula, I : tronc cérébral,  
L : lobe de la ligne latérale, N : nerf latéral  
t : télencéphale, d : Dienphale, m : mésencéphale.

Noter l'importance relative des  
structures métencéphaliques: lobe de  
la ligne latérale (L), et valvula (V).

pour un téléostéen.

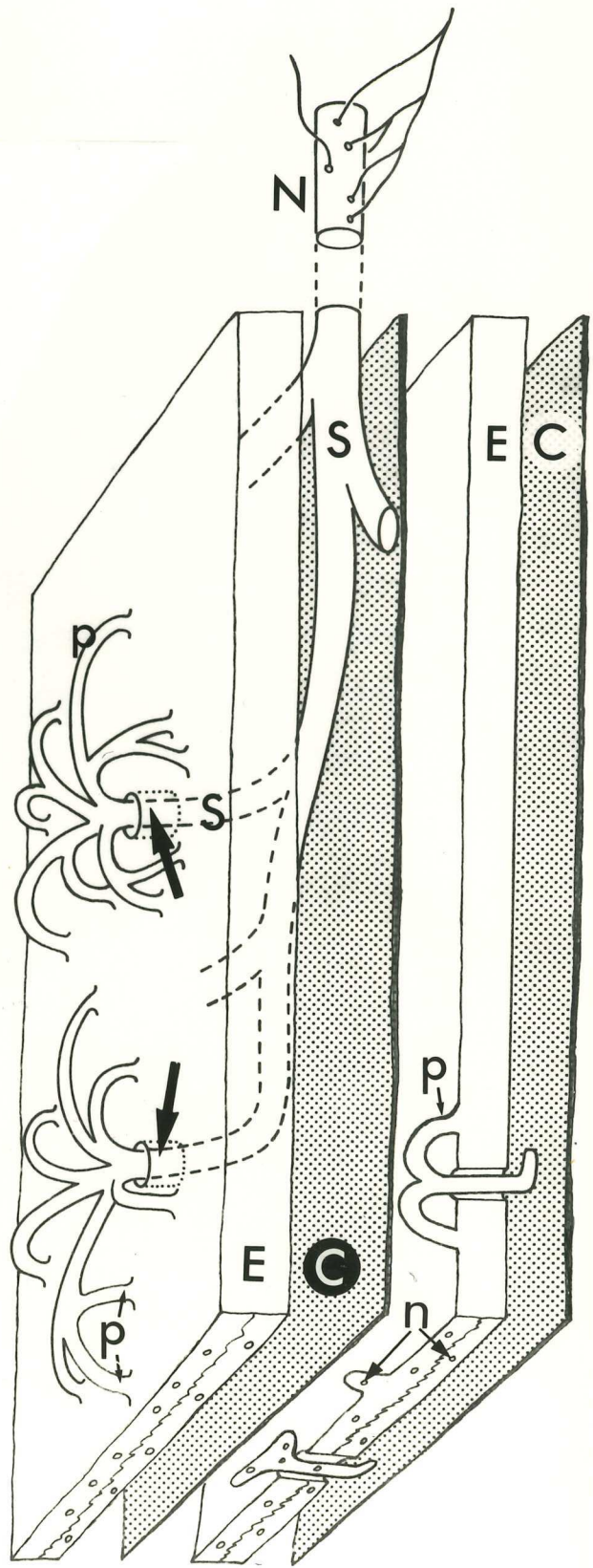
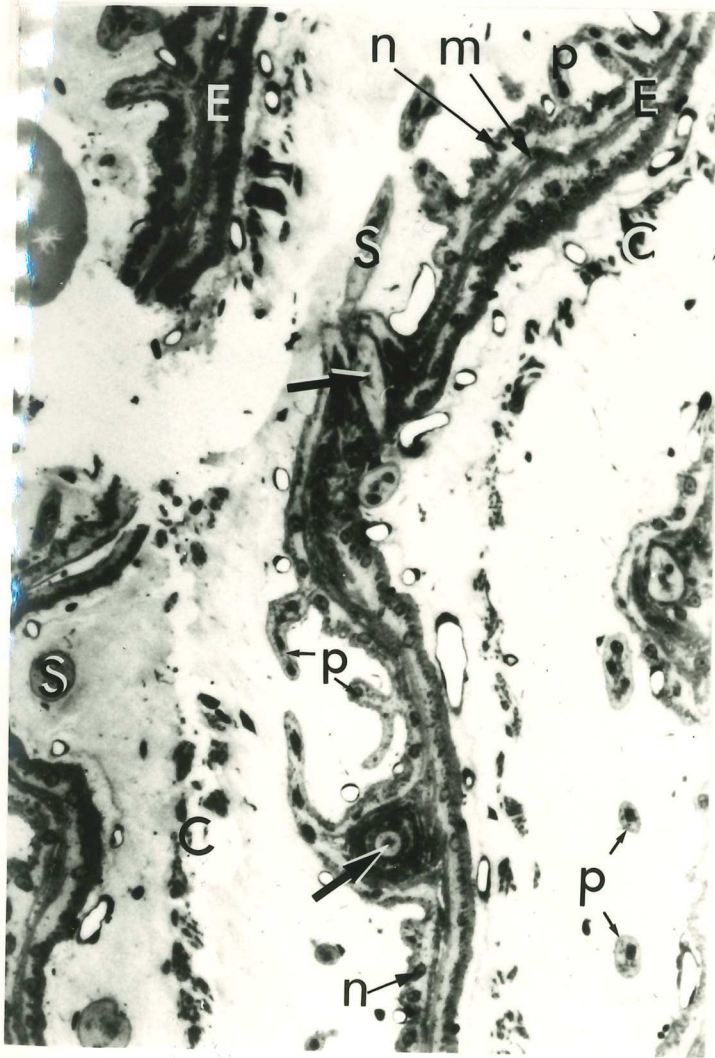
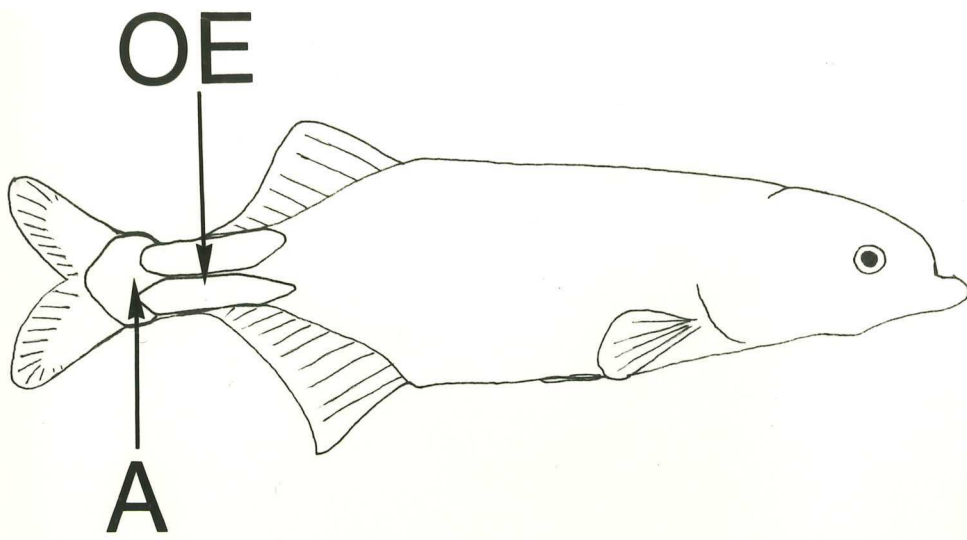
### 3.1.2.2. Rappels de physiologie

Si les fonctions des différentes parties correspondent dans les grandes lignes aux observations obtenues sur les autres espèces (voir introduction), le lobe de la ligne latérale recevrait les afférences des récepteurs de la ligne latérale, mais aussi des systèmes électrorécepteurs (Bell 1979). Le *mormyrocerebellum* se présenterait comme une zone de convergence d'afférences multisensorielles (Haugédé-Carré 1980), et une zone de départ d'efférences vers d'autres structures du cerveau agissant sur les centres moteurs, en particulier sur le centre de commande de la décharge électrique. Cet amas de cellules de grande taille, dont l'activité est corrélée coup pour coup avec celle des électromotoneurones stimulant l'organe électrique, se situe chez G. petersii, dans le tronc cérébral (Benett et al., 1967, Grant, Clause, Bell 1983).

### 3.1.3. Organe électrique

#### 3.1.3.1. Vue externe

Le pédoncule caudal de M. macrolepidotus contenant l'organe électrique est d'aspect massif. La surface de sa section par rapport à la longueur du corps est de  $16 \pm 4 \text{ mm}^2/\text{cm}$  alors qu'elle est de  $8 \text{ mm}^2/\text{cm}$  pour des G. petersii de taille comparable.



### 3.1.3.2. Vue macroscopique

L'organe électrique de M. macrolepidotus, comme celui des mormyres en général, est couvert latéralement par les tendons de la queue, qui prolongent les muscles du côté antérieur et s'attachent postérieurement en une masse renflée à la base de la nageoire caudale. (Ce renflement, apparent en vue externe, présente un intérêt pour la pose de l'électrode individuelle (section 2.8.1.2.4.). L'organe est principalement situé dans le pédoncule qu'il dépasse antérieurement de 10 % environ (voir figure 3.1.3.). Il est composé de quatre colonnes disposées parallèlement selon l'axe antéro-postérieur, apparaissant comme quatre quadrants en coupe transversale. Ces colonnes sont constituées de plaques empilées parallèlement au plan transversal. Leur nombre est de 120 par colonne pour un spécimen de 13 cm.

### 3.1.3.3. Structure microscopique

L'observation des plaques au microscope optique révèle qu'elles sont constituées chacune d'une seule membrane cellulaire, entourant un cytoplasme contenant de nombreux noyaux. Ce syncytium, appelé électrocyte, contient des myofilaments qui témoignent d'une origine musculaire (voir figure 3.1.3.). Les électrocytes sont séparés les uns des autres par une couche de tissus conjonctif. Comme pour les autres poissons de la famille, l'innervation de l'électrocyte prend place dans la zone centrale du pédoncule caudal, (à proximité de l'axe antéro-postérieur) sur un prolongement du même tissu (ou pédicule), qui se divise 6 à 7 fois dans l'intervalle compris entre deux plaques, du côté rostral. Chaque branche ainsi formée traverse la plaque dans le sens de l'épaisseur (perçement); on compte une centaine de points de

perçement par plaque. Chaque branche de pédicule se ramifie secondairement après perçement pour fusionner en de nombreux points d'évagination répartis sur toute la surface caudale de la plaque. La densité des évaginations sur la plaque, le nombre de perçements, peuvent être impliqués dans la forme de la décharge. Le nombre de perçements est élevé, selon l'étude comparative de Benett (1971).

#### 3.1.3.4. Rappels de physiologie

Si l'on se réfère aux travaux d'électrophysiologie de Bell et coll (1976), effectués sur G. Petersii, la dépolarisation (analogue à un potentiel d'action musculaire) est déclenchée à l'extrémité axiale des pédicules par certains neurones spinaux de la région caudale, les électromotoneurones. La dépolarisation post-synaptique avance le long du pédicule, puis dans les branches, traverse la plaque sans la stimuler, puis se propage par l'intermédiaire des évaginations sur toute la surface caudale de la plaque. C'est la dépolarisation rapide et synchrone de la face caudale de chacune des plaques qui induit à l'extérieur du poisson une différence de potentiel positive de la tête par rapport à la queue. Cette différence de potentiel représente une première déflexion importante constituant l'impulsion électrique. La dépolarisation est ensuite transmise à l'autre face (rostrale) qui induit donc un changement de potentiel de polarité inverse, qui constitue la deuxième déflexion importante de l'impulsion électrique.



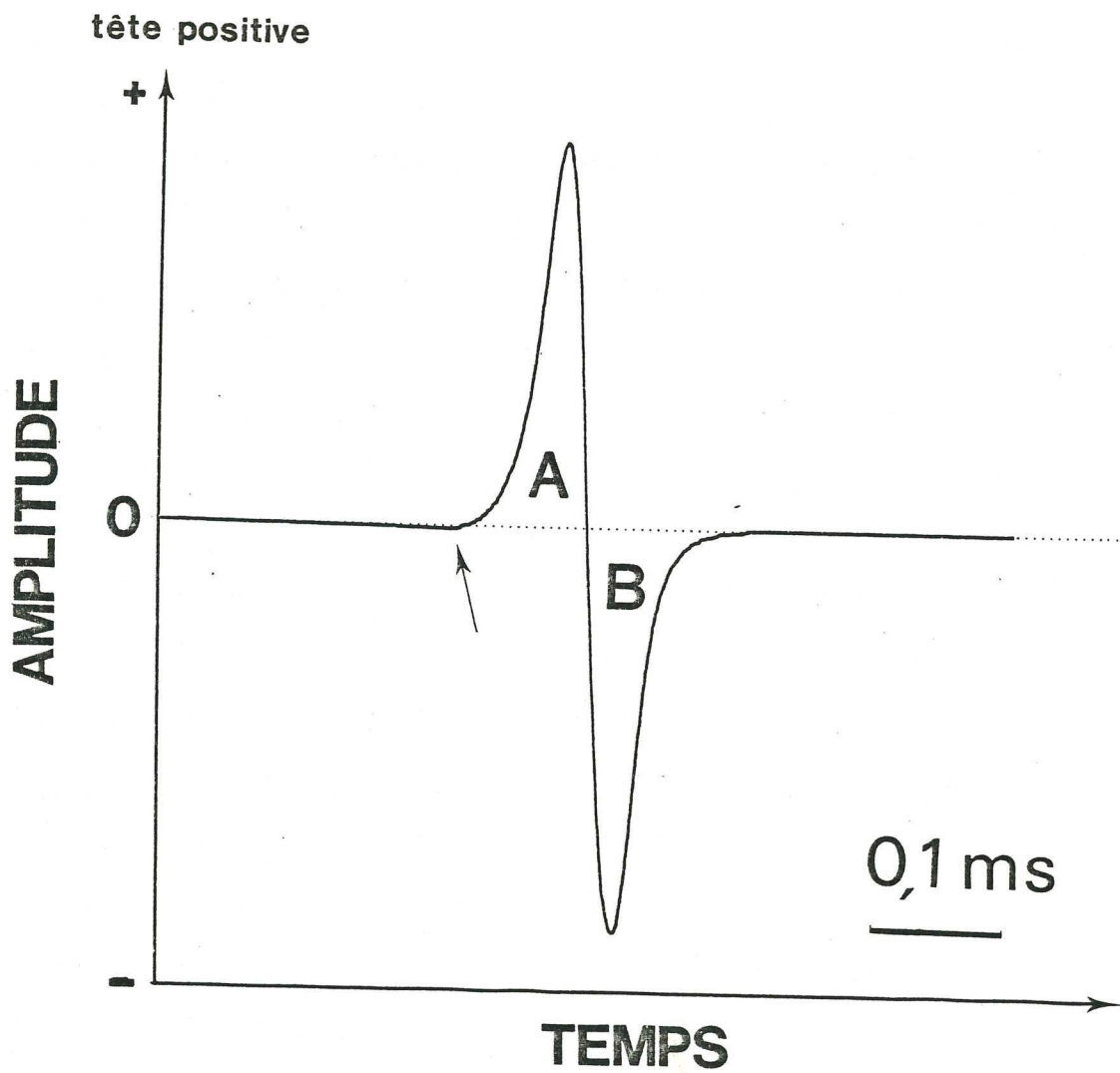


FIGURE 3.1.4.1.A. : TRACE OSCILLOGRAPHIQUE DE L'IMPULSION ELECTRIQUE

A et B: Phases principales.

flèche: dépolarisation initiale précédant les deux phases principales.

abscisse: temps

ordonnée: amplitude de la décharge, proportionnelle à la différence de potentiel entre l'avant (tête) et l'arrière du corps.

### 3.1.4. Impulsion électrique

La décharge d'un Mormyre se présente comme une suite irrégulière d'impulsions toutes identiques.

#### 3.1.4.1. Allure générale de l'impulsion

L'impulsion électrique de M. macrolepidotus apparaît biphasique et symétrique: elle ressemble à une portion d'une période de sinusoïde (voir figure 3.1.4.1.A.). La première phase ou déflexion principale de l'impulsion est une polarisation positive de l'avant du corps par rapport à l'arrière, la deuxième phase se présentant donc comme une inversion de celle-ci. Un examen plus précis indique que ce phénomène biphasique est précédé d'une dépolarisation et suivi d'une hyperpolarisation plus petites: elles représentent respectivement 0,4 % et 0,1 % de l'amplitude totale entre les deux grands pics. L'ensemble dure moins d'une milliseconde (données mesurées à 26°C). Ces durées sont similaires à celles que l'on mesure pour d'autres mormyres, mais la forme de la décharge de cette espèce est plus simple, par le nombre et la symétrie des phases qui la constituent (voir figure 3.1.4.1.B.). L'impulsion symétrique de M. macrolepidotus se distingue de celle des autres espèces qui présentent des phases mineures (dépolarisation initiale et post-hyperpolarisation) d'amplitudes plus importantes (Brienomurys niger), de forme moins régulière (Gnathonemus petersii), et dont les phases principales sont plus asymétriques (Marcusenius cyprinoides).

**Marcusenius cyprinoides**

**Gnathonemus petersii**

**Brienomyrus niger**

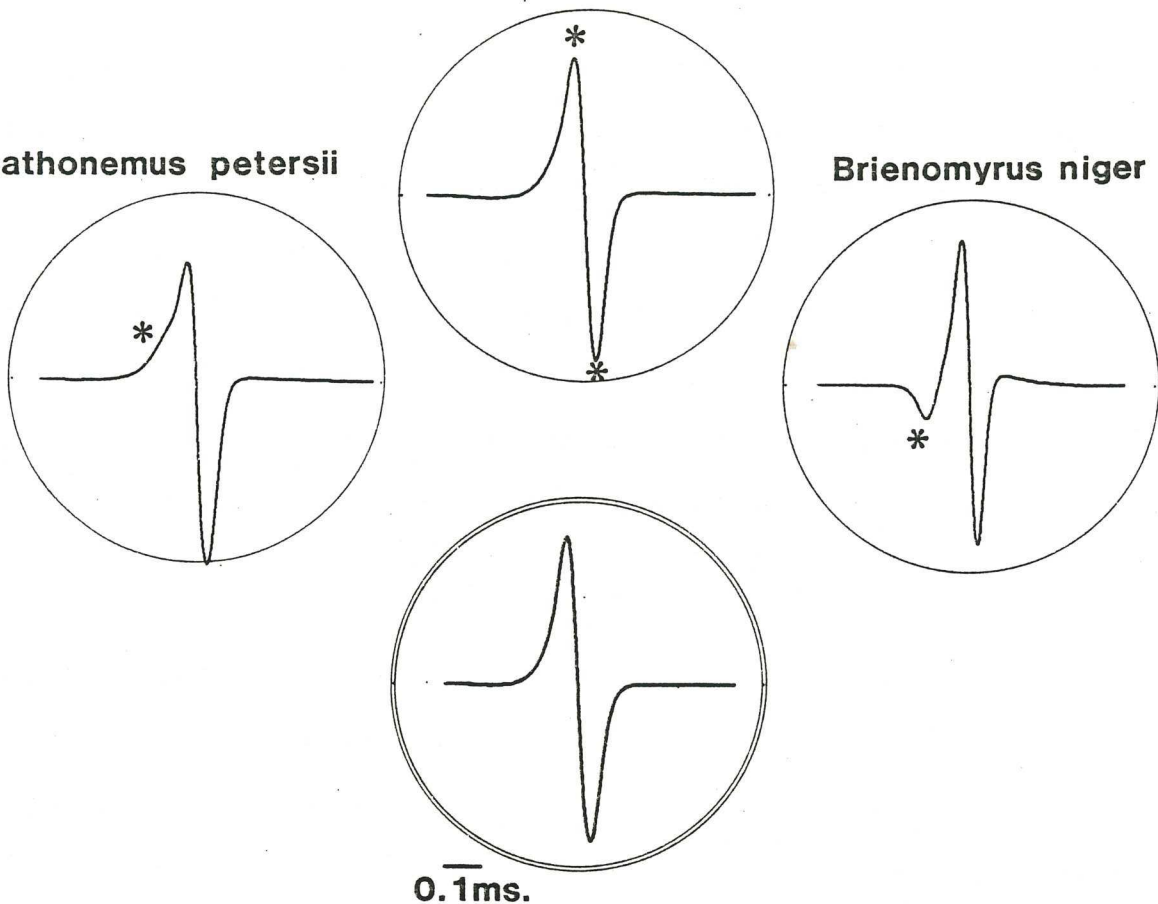


FIGURE 3.1.4.1.B. : TRACES OSCILLOGRAPHIQUES DE L'IMPULSION ELECTRIQUE DE PLUSIEURS MORMYRES

Comparaison de la forme de l'impulsion spécifique de Marcusenius macrolepidotus (en bas) à celle d'autres mormyres de taille et de comportement similaires.

Noter: la symétrie presque parfaite de la décharge biphasique de Marcusenius macrolepidotus; (étoiles): chez Marcusenius cyprinoides, une symétrie plus faible; chez Brienomyrus niger, les deux autres phases bien marquées, en particulier la dépolarisation initiale; chez Gnathonemus petersii, la forme irrégulière de la première phase principale.

Représentations standardisées: même amplitude entre les sommets des deux phases principales; centrage sur le point d'inversion de polarité entre ces deux phases.

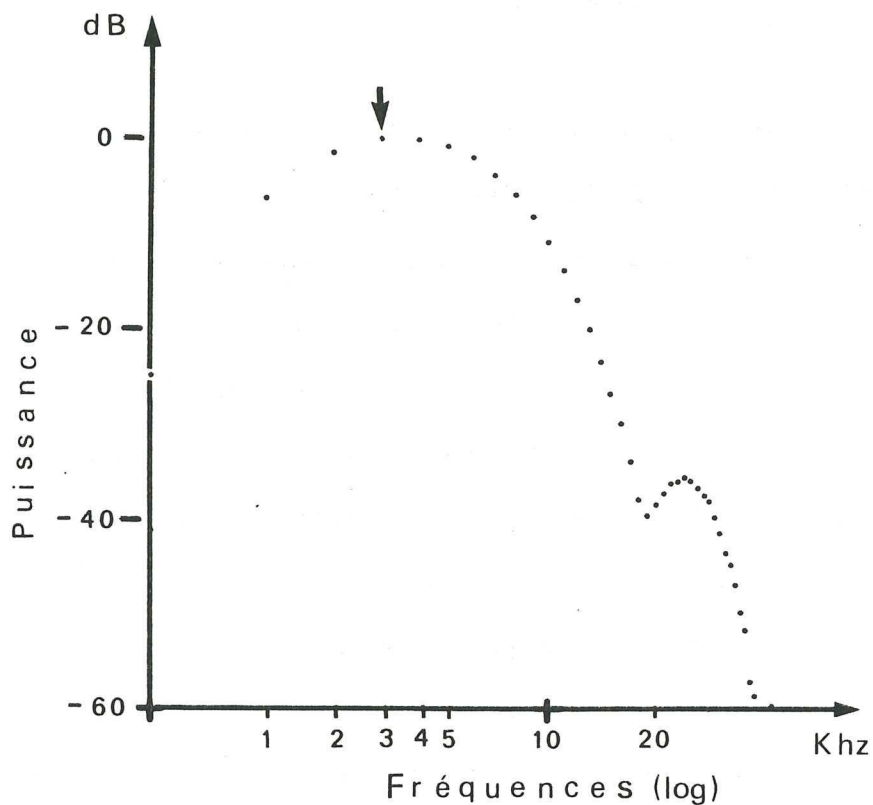


FIGURE 3.1.4.1.2. : SPECTRE DES FREQUENCES DE L'IMPULSION ELECTRIQUE  
(analyse de Fourier)

abscisse : fréquences (échelle log)

ordonnée : atténuation en décibels par rapport à la fréquence principale  
(flèche), située dans la bande des 3 KHz dans cet exemple.

3.1.4.

E

(ces 1

supéri

+/- 10

entre

potent

fréque

diagram

signal

un deu

au mo

attribu

princip

durée c

caracté

pic de

0,07; e

+/- 0,1

3.1.4.3

A

enregis

(séparé

que 1'

mormyres, mais la forme de la décharge de cette espèce est plus simple, par le nombre et la symétrie des phases qui la constituent (voir figure 3.1.4.1.B.). L'impulsion symétrique de M. macrolepidotus se distingue de celle des autres espèces qui présentent des phases mineures (dépolarisation initiale et post post-hyperpolarisation) d'amplitudes plus importantes (Brienomurys niger), de forme moins régulière (Gnathonemus petersii), et dont les phases principales sont plus asymétriques (Marcusenius cyprinoides).

### 3.1.4.2. Paramètres: durée et symétrie

Entre le début de la première phase principale et la fin de la deuxième, (ces limites étant choisies à partir d'un dépassement de la ligne de base supérieur de 1 % de l'amplitude pic à pic), la durée moyenne est égale à 440 +/- 100 microsecondes (température: 26 °C, conductivité moyenne 95,5 uS/cm, entre 60 et 132 uS/cm). Cette durée, très brève (inférieure à celle d'un potentiel d'action musculaire ou nerveux) est confirmée par une analyse des fréquences: le maximum d'énergie est dissipé dans la bande des 3 KHz. Sur le diagramme de Fourier (présentant les différentes fréquences qui composent le signal en fonction de leur amplitude par rapport à la fondamentale) on observe un deuxième mode entre 8 et 15 KHz, dont l'amplitude est 40 à 60 dB inférieure au mode principal correspondant à la fondamentale. Ce deuxième mode peut être attribué à la rapidité de l'inversion de polarité entre des deux phases principales. La symétrie apparente est attestée par le rapport moyen entre la durée des phases principales égal à 1,07 +/- 0,3. Cette symétrie est mieux caractérisée encore par la comparaison des intervalles de temps séparant chaque pic de la date d'inversion des polarités, dont le rapport est égal à 1,00 +/- 0,07; enfin, les amplitudes de ces deux pics sont dans un rapport moyen de 1,02

### 3.1.4.2. Paramètres: durée et symétrie

Entre le début de la première phase principale et la fin de la deuxième, (ces limites étant choisies à partir d'un dépassement de la ligne de base supérieur de 1 % de l'amplitude pic à pic), la durée moyenne est égale à  $440 \pm 100$  microsecondes (température:  $26^\circ\text{C}$ , conductivité moyenne  $95,5 \text{ uS/cm}$ , entre  $60$  et  $132 \text{ uS/cm}$ ). Cette durée, très brève (inférieure à celle d'un potentiel d'action musculaire ou nerveux) est confirmée par une analyse des fréquences: le maximum d'énergie est dissipé dans la bande des  $3 \text{ KHz}$ . Sur le diagramme de Fourier (présentant les différentes fréquences qui composent le signal en fonction de leur amplitude par rapport à la fondamentale) on observe un deuxième mode entre  $8$  et  $15 \text{ KHz}$ , dont l'amplitude est  $40$  à  $60 \text{ dB}$  inférieure au mode principal correspondant à la fondamentale. Ce deuxième mode peut être attribué à la rapidité de l'inversion de polarité entre des deux phases principales. La symétrie apparente est attestée par le rapport moyen entre la durée des phases principales égal à  $1,07 \pm 0,3$ . Cette symétrie est mieux caractérisée encore par la comparaison des intervalles de temps séparant chaque pic de la date d'inversion des polarités, dont le rapport est égal à  $1,00 \pm 0,07$ ; enfin, les amplitudes de ces deux pics sont dans un rapport moyen de  $1,02 \pm 0,12$ .

### 3.1.4.3. Amplitude

A la distance ( $5 \text{ cm}$  environ entre le poisson et les électrodes) où nous enregistrons la décharge, la différence de potentiel entre les électrodes (séparées de  $10 \text{ cm}$ ) est de  $600 \text{ mV}$  environ. Cette valeur est inférieure à celle que l'on mesurerait au contact de la source, et sans la chute de potentiel due

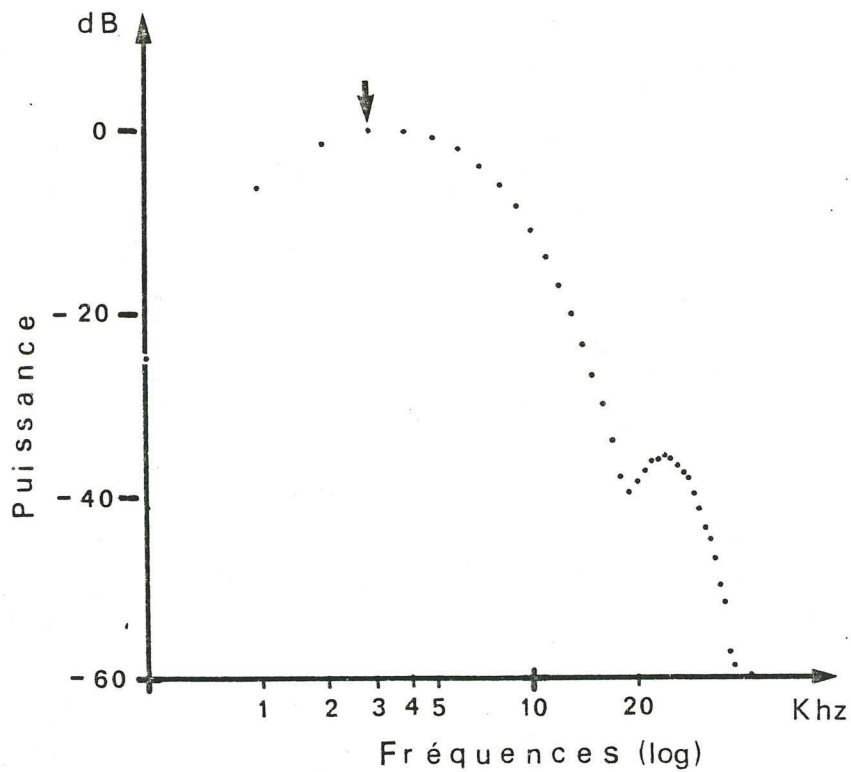


FIGURE 3.1.4.1.2. : SPECTRE DES FREQUENCES DE L'IMPULSION ELECTRIQUE  
(analyse de Fourier)

abscisse : fréquences (échelle log)

ordonnée : atténuation en décibels par rapport à la <sup>fréquence principale</sup> fondamentale  
(flèche), située dans la bande des 3 KHz dans cet exemple.

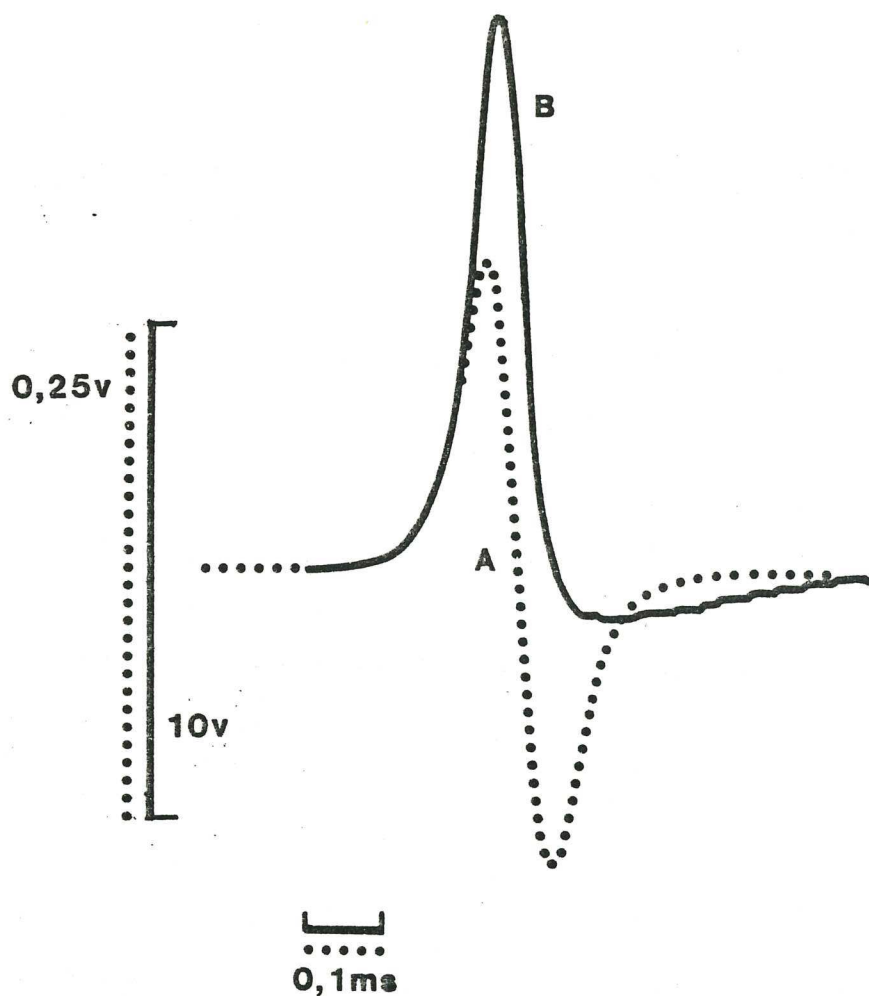


FIGURE 3.1.4.3. : TRACES OSCILLOGRAPHIQUES SUPERPOSEES DE DEUX IMPULSIONS ELECTRIQUES D'UN MEME POISSON, MONTRANT UNE DEFORMATION DE LA DECHARGE EMISE HORS DE L'EAU

- A: impulsion enregistrée dans l'eau, à 15 cm du poisson  
 B: impulsion enregistrée hors de l'eau, aux extrémités de l'organe électrique, par des électrodes au contact de la peau.

abscisse : temps

ordonnée : proportionnelle à l'amplitude, polarité tête positive vers le haut; échelle différente pour les deux mesures.



à la conductance de l'eau. Mais lorsque les électrodes sont placées sur le corps même du poisson, hors de l'eau, le signal produit est déformé: il y a d'une part un allongement de la durée de la décharge, et d'autre part une suppression partielle de la deuxième phase (tête négative) (voir figure 3.1.4.3.). La mesure de l'amplitude de la phase restante permet cependant une approximation de la tension maximale à la source: elle est de  $13,4 \pm 2,3$  V sur notre échantillon, la valeur la plus élevée étant de 17,8 V. Si l'on se réfère aux travaux de Bell et al. (1976) sur G. petersii, la puissance dissipée par la décharge est de l'ordre du milliwatt; cette puissance est "faible" puisqu'elle est imperceptible, que l'on trempe la main dans l'eau ou que l'on touche le poisson.

#### 3.1.4.4. Dédoublément

Lorsque le mormyre est transposé du bac de réserve en bac expérimental, sa décharge peut subir certaines modifications, (figure 3.1.4.4.). Il s'agit d'un dédoublément dans lequel apparaît à quelques millisecondes de l'impulsion connue, une autre impulsion d'amplitude plus faible. La première impulsion est toujours plus forte que la ou les suivante(s); le dédoublément peut en effet être simple ou multiple, et les impulsions successives d'amplitude variable. Certaines de ces impulsions ont une amplitude plusieurs dizaines de fois inférieures à celle de l'impulsion primaire. La durée qui sépare des impulsions successives a été mesurée par la technique utilisée pour l'étude des rythmes, qui implique une mise en forme (cf section 2.8.1.); certaines impulsions de faible amplitude ont donc pu rester inefficaces pour le seuil de déclenchement choisi; de plus, en raison de l'effet d'orientation, lorsque le poisson n'est pas immobile, des impulsions d'amplitude (faible) donnée peuvent

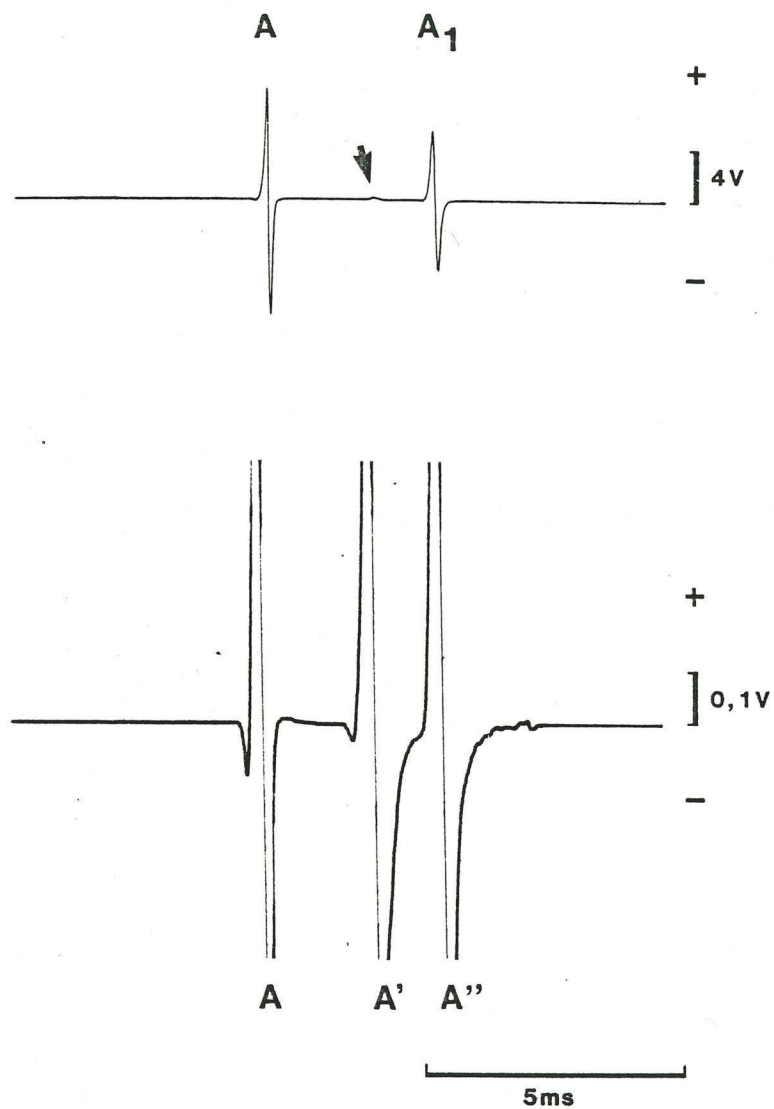


FIGURE 3.1.4.4. : TRACES OSCILLOGRAPHIQUES MONTRANT UN DEDOUBLEMENT DE LA DECHARGE

A : impulsion principale  
 A1, A', A'' : dédoublements

Tracés obtenus sur un même poisson hors de l'eau à quelques minutes d'intervalles, avec une calibration différente.

Remarquer (flèche) une petite impulsion supplémentaire entre A et A1, peut-être homologue de A'.

être ignorées ou non selon la disposition de l'organe émetteur et des électrodes.

Des mesures ont été effectuées sur un même poisson, transféré d'un bac de réserve à 2680 uS où il se trouvait avec des congénères, dans le bac expérimental à 89 uS, dans lequel il a été enregistré immédiatement.

Dans les 5 premières minutes suivant le transfert, le poisson est constamment actif, explorant son nouvel environnement. L'analyse de 200 secondes d'enregistrement révèle que:

- une décharge sur huit est dédoublée;
- le dédoublement est toujours simple (paires d'impulsions);
- les décharges dédoublées sont la plupart du temps regroupées en suites brèves de 2 à 4 décharges dédoublées;
- l'intervalle entre les deux impulsions d'une décharge dédoublée est assez constant, ne dépassant 1 ms que dans 3 cas sur 249.

Après une demi-heure d'habitation, le poisson s'est immobilisé dans le bac. Sur un enregistrement de 180 ms:

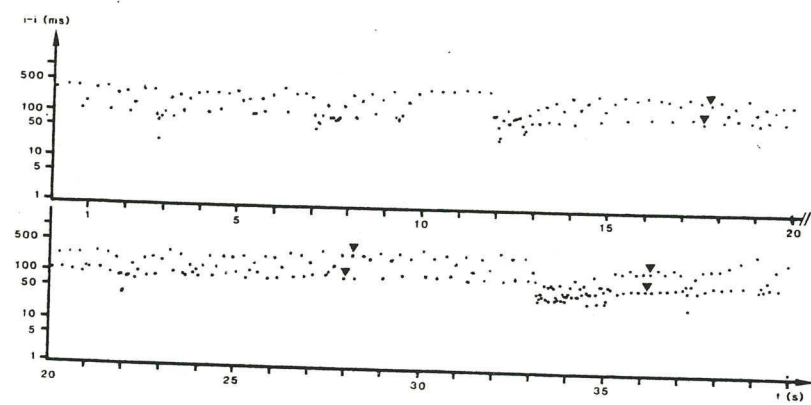
- les 3/4 des décharges sont dédoublées;
- la majorité des dédoublements est constituée de paires (211 sur 217), mais 5 triplets, 1 quadruplet et un heptuplet sont également observés.
- l'intervalle entre 2 impulsions de la décharge est variable: sur 229 intervalles, 9 d'entre eux sont inférieurs à 1 ms, 7 durent entre 1 et 2 ms, 90 entre 2 et 3 ms et 122 de 3 à 4 ms.

Nous considérons ce phénomène comme un artéfact moteur, dû au changement de conductivité. (Il justifie les 43 heures d'habitation à l'eau des bacs

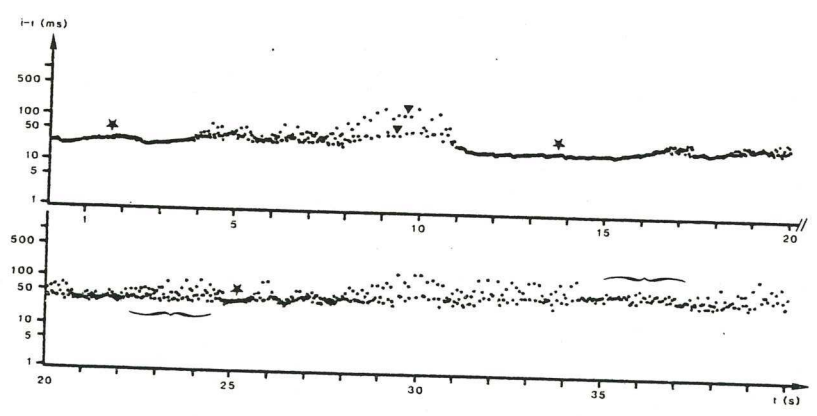
expérimentaux précédant les enregistrements.) Dans le cas où des décharges dédoublées apparaîtront cependant, elles seront assimilées, pour l'étude des rythmes, à des décharges normales à impulsion unique.

### 3.1.5. Conclusion

L'étude du système électrosensorimoteur de Marcusenius macrolepidotus montre la possibilité d'émettre et de percevoir des décharges électriques faibles sous forme d'impulsions de durée et d'amplitude faibles. Ces caractères sont communs aux autres mormyres, ainsi que la structure du système nerveux central, comportant un cervelet hyperdéveloppé.



267	313	295	89	134	268	293	85	211	235
78	130	251	256	67	52	20	67	84	165
62	203	85	162	218	228	82	227	93	215
250	149	166	75	80	174	86	210	299	88
231	240	189	75	40	56	51	82	139	68
69	62	67	74	126	231	72	175	251	87
189	289	76	70	89	175	266	321	313	313
342	323	313	88	92	51	26	32	81	130
62	86	88	93	58	39	48	105	66	140
65	165	73	202	70	134	247	65	146	200



24	24	24	23	24	23	25	23	21	21
20	19	19	19	20	21	21	21	21	20
21	21	21	20	21	21	20	21	21	22
22	22	22	22	23	24	23	24	24	24
25	24	24	23	25	25	25	24	24	24
25	27	27	25	26	27	26	25	26	27
26	27	26	27	28	26	27	26	26	26
29	27	27	31	27	27	27	27	27	26
29	27	27	28	26	28	26	28	28	28
25	29	26	23	27	25	26	26	23	26
									22

FIGURE 3.2.1.1. : RYTHME DE DECHARGE: VARIATIONS POUR UN MEME INDIVIDU

Diagrammes séquentiels sur 40 secondes d'activité électrique, et tableaux des valeurs des 100 premiers i-i de chaque séquence.

en haut: poisson au repos  
 en bas: poisson actif

triangles: stéréotypie propre à cet individu, sous la forme d'une alternance entre deux séries de valeurs (régularisation type II);  
 étoiles: régularisations; accolades: successions d'i-i variables.

Abcisse: temps en secondes (date des impulsions)  
 Ordonnée (logarithmique): durée de l'intervalle séparant une impulsion de de la précédente (i-i), en millisecondes.

### 3.2. ETUDE DU RYTHME DE DECHARGE

#### 3.2.1. Présentation de l'activité électrique

##### 3.2.1.1. Allure générale

Nous avons décidé de baser notre étude de l'activité électrique de M. macrolepidotus sur l'intervalle de temps séparant les impulsions électriques qui constituent sa décharge. La représentation séquentielle de cette activité électrique pour un poisson au repos révèle des variations importantes de la durée des i-i entre quelques dizaines et quelques centaines de millisecondes. Il existe aussi une répétition de certaines suites de variations, constituant ce que l'on peut appeler des stéréotypies. Ainsi, dans l'exemple de la figure 3.2.1.1., on observe que la durée des i-i varie alternativement autour de deux gammes de valeurs, ce qui apparaît sur l'histogramme séquentiel sous la forme de successions de points alignés sur deux niveaux différents de durée d'i-i (100 et 300 ms). Sur le deuxième exemple d'enregistrement représenté figure 3.2.1.1., provenant du même poisson dans des conditions différentes, la valeur des i-i varie dans une gamme inférieure, de quelques dizaines de millisecondes. Les stéréotypies décrites précédemment ont disparu, faisant place soit à des variations irrégulières et difficilement définissables, soit à des régularisations, c'est à dire des successions d'impulsions séparées par des intervalles de temps de durée limitée dans une gamme étroite de valeurs (20 à 40 ms). Ces différences d'activité électrique sont en relation avec des différences d'activité locomotrice.

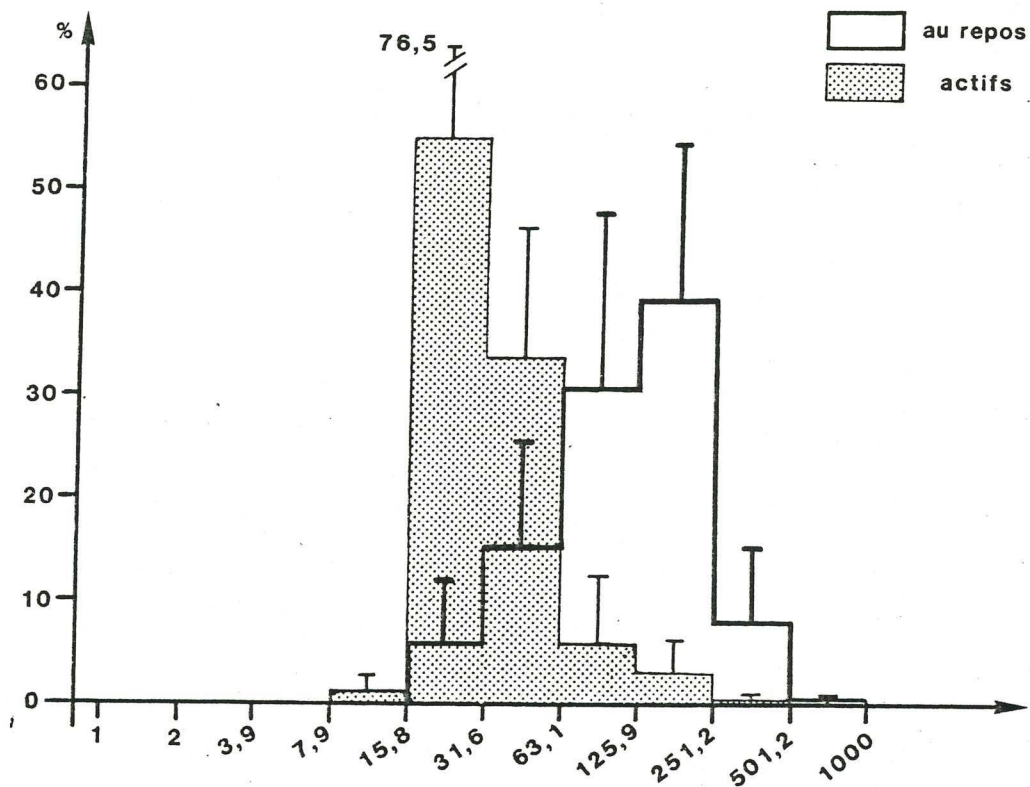


FIGURE 3.2.1.2. : ORDRE DE GRANDEUR DES i-i: MOYENNE ET ECARTS-TYPES  
CHEZ 10 POISSONS AU REPOS (300 S) OU ACTIFS (30 S)

Nombre (ramené en pourcentage) d'i-i répartis sur dix classes entre 1 et 1000 ms; la durée des i-i de deux classes adjacentes varie du simple au double (progression de raison 1,995).

abscisse : durée des i-i en ms (bornes des classes)

ordonnée : pourcentage des i-i compris entre les deux bornes.

### 3.2.1.2. Ordre de grandeur

Ce changement dans la durée moyenne des  $i-i$  émis par un même poisson à différents moments, est bien corrélé avec les changements d'activité locomotrice. Si nous comparons l'activité électrique de poissons au repos (immobiles ou sur-place durant l'essentiel du temps) à celle des mêmes poissons actifs (en train de nager durant l'essentiel du temps), nous observons dans 10 cas sur 10 une augmentation de la moyenne de  $i-i$  de la séquence, et un glissement des valeurs extrêmes, dans le sens d'une baisse des  $i-i$  du poisson actif. La figure 3.2.1.2. présente l'ordre de grandeur des  $i-i$  du poisson dans ces deux situations comportementales, et révèle qu'il n'existe jamais d' $i-i$  inférieurs à 8 ms, et que les intervalles de plus de 500 ms sont très rares. Ces caractéristiques sont propres à l'espèce dans nos conditions d'expérience.

### 3.2.2. Distribution temporelle des intervalles inter-impulsion dans le cas du poisson au repos

#### 3.2.2.1. Constantes et variations individuelles

La valeur des  $i-i$  ne correspond pas à une oscillation régulière ou aléatoire autour d'une valeur médiane ou moyenne unique. Il s'agit plutôt de quelques valeurs-repères, et les  $i-i$  se rapprochent en fait tantôt de l'une, tantôt de l'autre de ces valeurs; ces rapprochements à diverses valeurs-repères répartissent les  $i-i$  en populations d' $i-i$ , correspondant à des pics dans les histogrammes, l'abscisse du sommet du pic constituant la valeur repère. La taille de l'écart moyen séparant un  $i-i$  de la valeur-repère, c'est à dire la largeur du pic, est propre à chaque population d' $i-i$ . Ces



### FIGURE 3.2.2.1. : CONSTANTES ET VARIABILITES INDIVIDUELLES

Distribution des  $i-i$  dans l'activité électrique d'un même individu (histogrammes à progression géométrique). Pics ordonnés selon la taille.

Remarque: maintien des pics principaux dans les conditions données (au repos), absents quand le niveau d'activité est modifié. Triangles, étoiles, accolades: se reporter à la figure 3.2.1.1..

Dans cet exemple, de la première à la seconde séquence du poisson au repos:

le pic 1 : est présent comme pic N°1 à la même classe (même classe, même rang)

le pic 2 : est présent comme pic N°2 à la même classe (même classe, même rang)

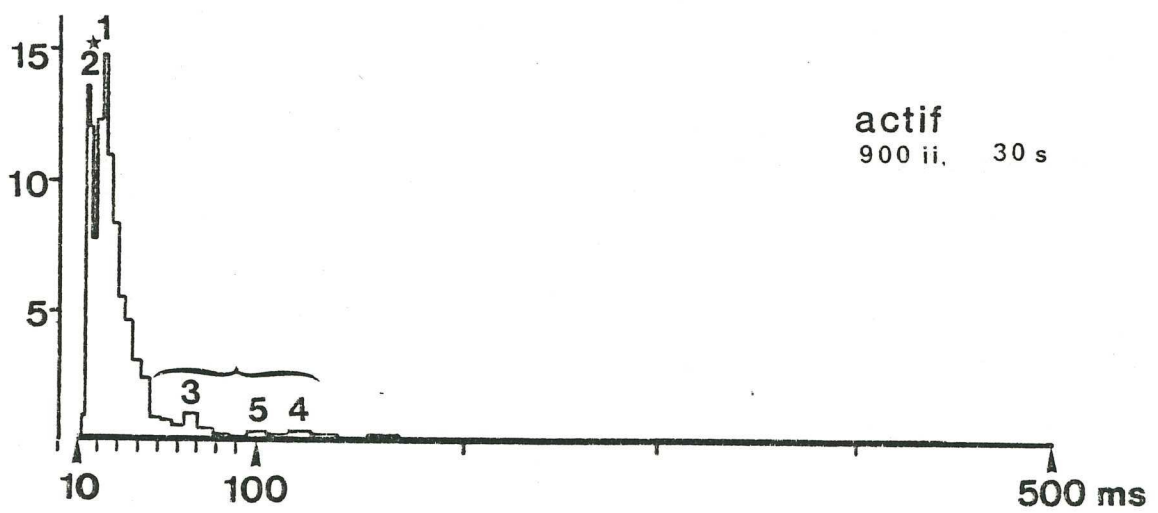
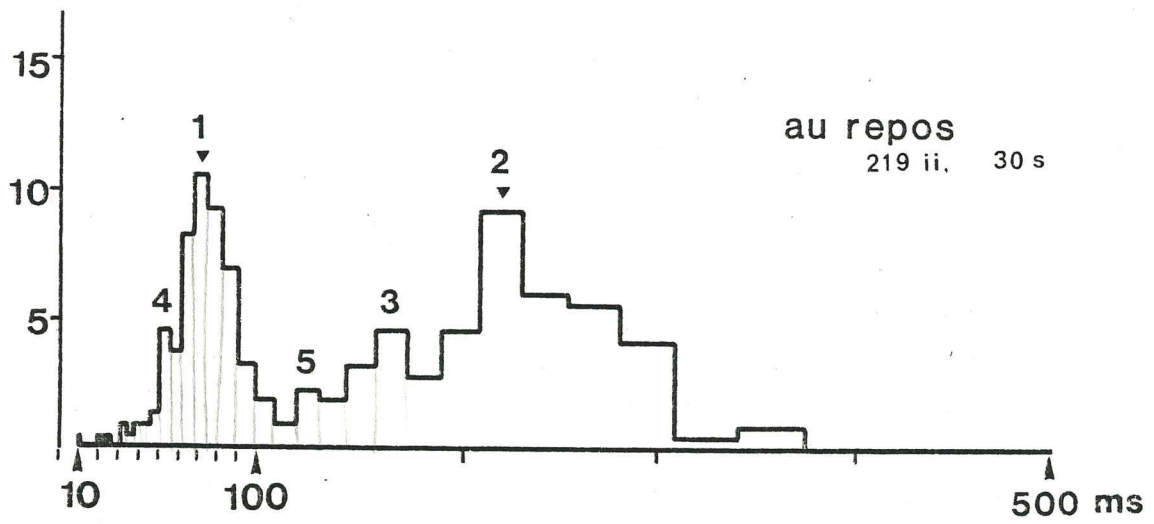
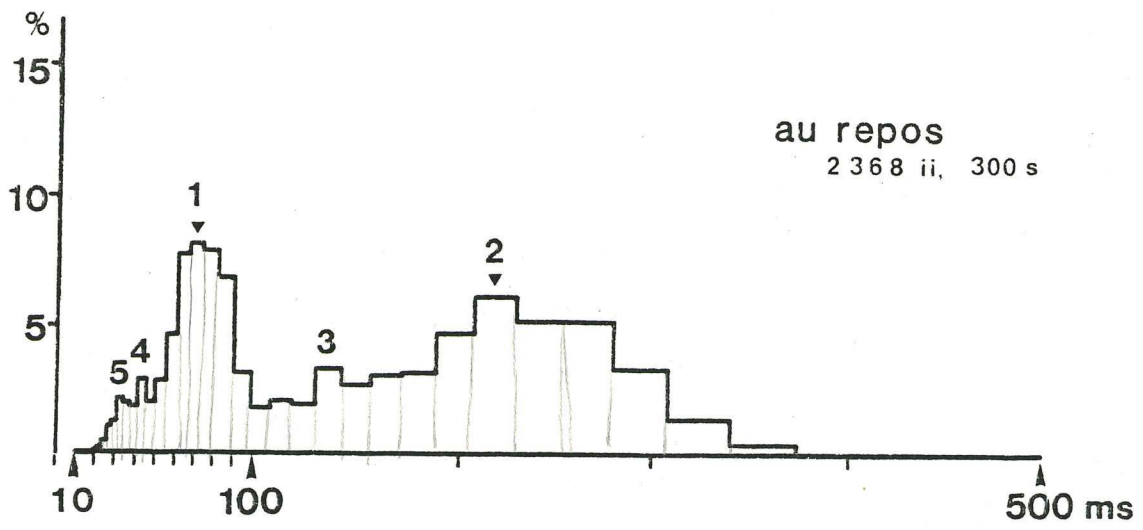
le pic 3 : est présent comme pic N°3, décalé de 2 classes vers les  $i-i$  supérieurs (vers la droite) (autre classe, même rang)  
on peut aussi considérer

qu'il est présent comme pic N°5, décalé d'1 classe vers les  $i-i$  inférieurs (vers la gauche) (autre classe, autre rang).

en haut : 300 secondes d'enregistrement du poisson au repos  
au milieu : 30 secondes d'enregistrement du poisson au repos  
en bas : 30 secondes d'enregistrement du poisson actif

abscisse : classes d' $i-i$

ordonnée : nombre d' $i-i$  par classe (en pourcentage)



TYPE DE PROGRESSION			ARITHMETIQUE			GEOMETRIQUE		
poisson	Pics	position	$\bar{m}$	$\sigma$	$\sigma/\bar{m}$	$\bar{m}$	$\sigma$	$\sigma/\bar{m}$
1	i-i courts	en classes	incrément: 5 ms	14,1	1,52	raison: 1,10	20,8	1,1
		en ms		70,5	7,60		0,11	69,5
	i-i longs	en classes	47,9	4,90	33,3		1,0	
		en ms	239,5	24,5	0,10		228,8	21,2
3	i-i courts	en classes	incrément: 10 ms	6,8	0,63	raison: 1,10	20,1	0,57
		en ms		6,8	6,3		0,09	65,0
	i-i longs	en classes	19,7	5,12	33,3		0,71	
		en ms	197	51,2	0,26		228,8	15,1

TABLEAU 3.2.2.1.A. CHANGEMENTS DE POSITION DES PICS SUR LES HISTOGRAMMES

Positions (moyenne  $\bar{m}$ , écart-type  $\sigma$ , et coefficient de variation  $\sigma/\bar{m}$  des deux principaux pics (i-i courts et i-i longs), relevées sur des histogrammes de distribution des i-i de deux types: à progression arithmétique (classique) ou géométrique des bornes de classes. Calculs effectués sur 10 séquences de 30 secondes, pour deux poissons (1 et 3) au repos.

Remarques: Le coefficient de variation est du même ordre de grandeur pour les deux pics. D'après les valeurs de l'écart-type en nombre de classes, par analyse de type géométrique, la position du pic des i-i longs est aussi stable que celle du pic des i-i courts. La position des pics n'est pas différente pour les deux types d'analyse.

situation donnée. Une appréciation des valeurs repères d'i-i peut être effectuée sur un histogramme tel que ceux présentés figure 3.2.2.1.

Ce type d'histogramme (à progression géométrique des bornes des classes) semble adapté à notre modèle, pour lequel la variabilité des i-i d'une population est grande lorsque la valeur-repère de cette population est élevée, et inversement. Pour nous en assurer, 10 séquences de 30 secondes du même poisson au repos ont été comparées entre elles (2 exemples, poissons 1 et 3). Sur des histogrammes des deux types (progressions arithmétiques et logarithmiques); l'abscisse des deux pics principaux (celui de gauche, i-i courts, et celui de droite, i-i longs) a été relevée dans les 10 enregistrements, et sa moyenne et son écart-type ont été calculés. Les résultats, sur deux exemples (tableau 3.2.2.1.A.) indiquent que la représentation utilisant des classes d'i-i à progression géométrique, équivalente à une distribution du log i-i limite les variations de la localisation des pics d'i-i longs à un niveau comparable à celle des variations des pics d'i-i courts.

Il apparaît sur le haut de la figure 3.2.2.1., représentant cinq minutes de l'activité électrique du poisson au repos, divers pics dont nous avons classé les cinq premiers dans l'ordre décroissant du nombre d'i-i contenu dans la classe du mode qui le caractérise (hauteur du pic). Les deux premiers pics dans cet exemple, correspondent à la stéréotypie caractéristique de l'activité électrique de cet individu, la régularisation de type II (double ligne sur la représentation séquentielle de la figure 3.2.1.1.). Une comparaison de cet histogramme (figure 3.2.2.1., en haut) à l'histogramme (figure 3.2.2.1., au milieu) obtenu à partir d'une séquence de 30 s du même poisson dans des conditions analogues, indique que des populations d'i-i similaires apparaissent: le premier pic est conservé ainsi que le second pic. Le troisième pic est décalé de deux classes, ce qui correspond à une différence de 20 %. Cette analyse a été menée sur 11 poissons différents: deux histogrammes ont été comparés: l'un obtenu sur une séquence de 300 s, l'autre obtenu sur une séquence de 30 s. Seuls les trois premiers pics ont été pris en considération. Les résultats résumés sur le tableau 3.2.2.1. indiquent que dans 10 cas sur 10 le premier pic est toujours présent (soit comme premier pic, soit comme 2ème ou

$\sigma/\bar{m}$
0,11
0,09
0,05
0,07

deux  
s de  
e) ou  
e 30

r les  
par  
table  
pour

A partir d'un enregistrement de 300 s durant lequel le poisson est au repos, on caractérise sur histogrammes les 5 premiers pics que l'on range par ordre de taille (ordonnée du mode): rang N° 1,2,3...

On regarde ensuite les pics obtenus sur un autre enregistrement du même poisson au repos durant 30 s

Sur 10 poissons étudiés,

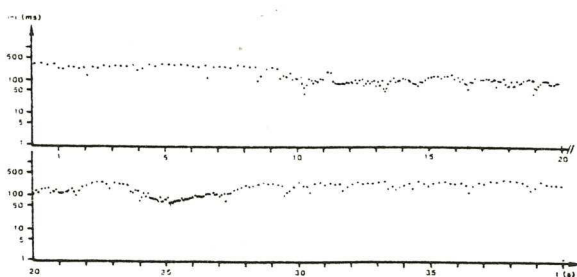
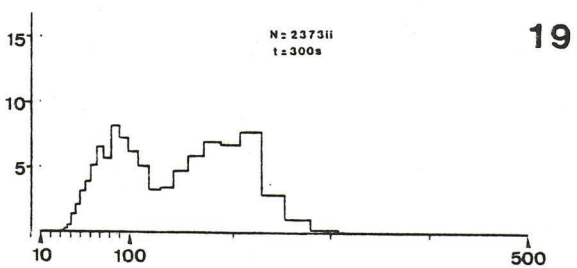
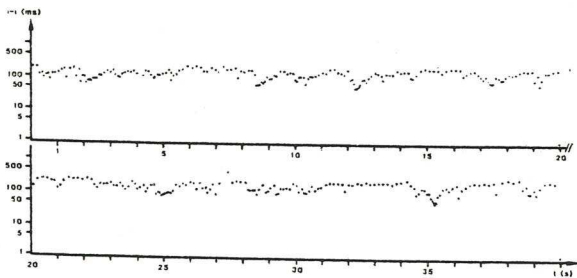
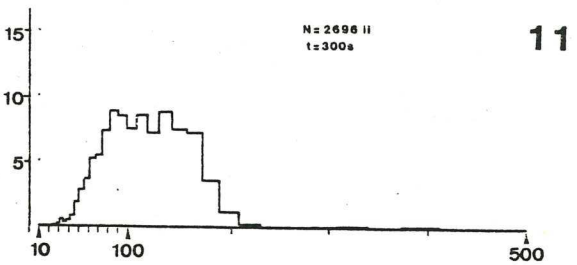
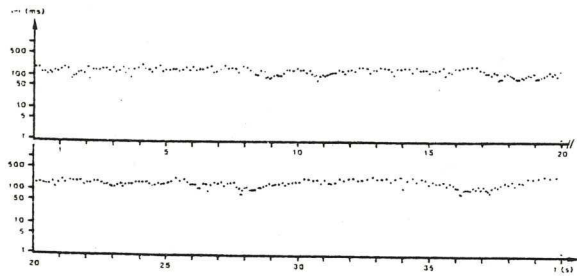
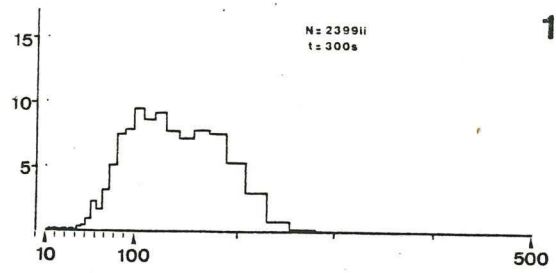
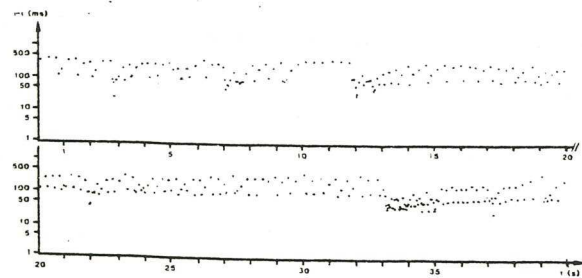
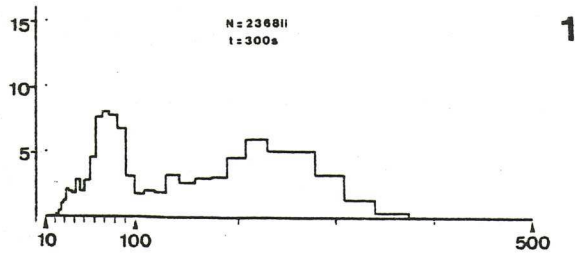
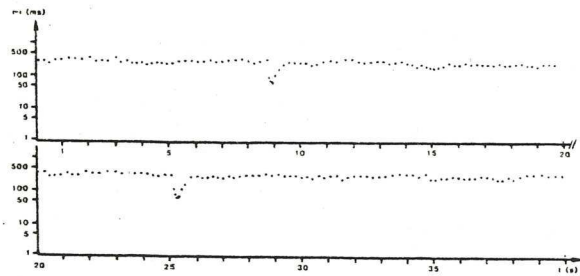
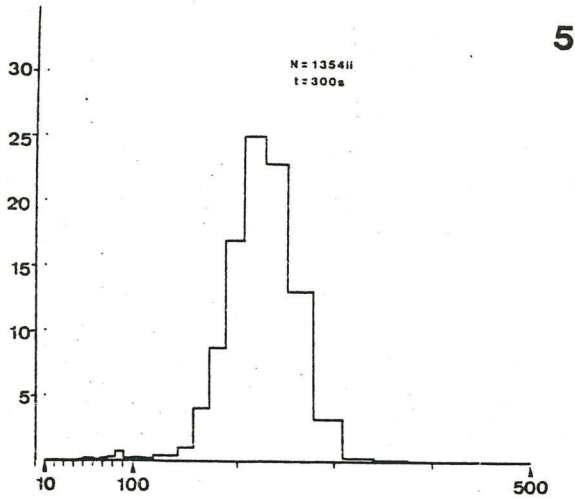
		dans la séquence de 30s, le pic N°			de l'enregistrement de référence
		1	2	3	
est présent	exactement à la même classe pour	4	5	2	poissons
	décalé de 2 classes maximum pour	6	4	4	poissons
est absent ou	éloigné de plus de 2 classes pour	0	1	4	poissons
Total		10	10	10	poissons
est présent	au même rang pour	4	5	2	poissons
	à un autre rang pour	6	4	4	poissons
	est absent pour	0	1	4	poissons
Total		10	10	10	poissons

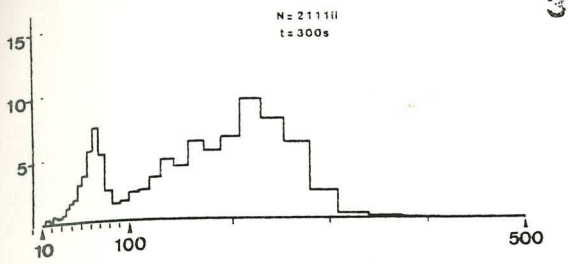
<sup>B</sup>  
TABLEAU 3.2.2.1. : CONSTANCE DE L'ACTIVITE ELECTRIQUE DE L'INDIVIDU AU REPOS.

FIGURE 3.2.2.2. : VARIATIONS  
INTERINDIVIDUELLES

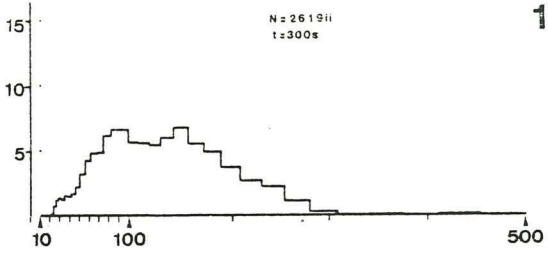
Activités électriques de 11 *Marcusenius  
macrolepidotus* au repos dans des  
conditions identiques.

En haut: histogramme de distribution  
sur 300 sec, même axes que fig. 3.2.2.1.  
en bas: histogramme séquentiel  
sur 40 sec, même axes que fig. 3.2.1.1.

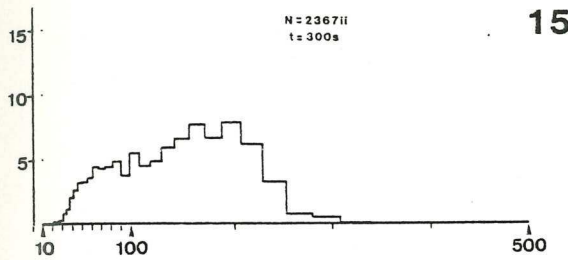
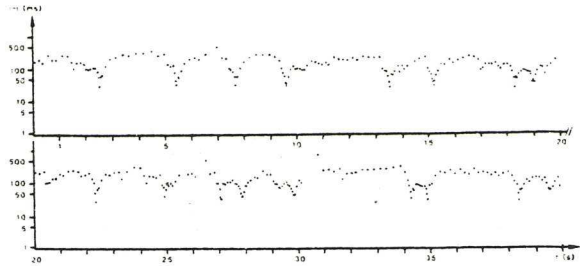
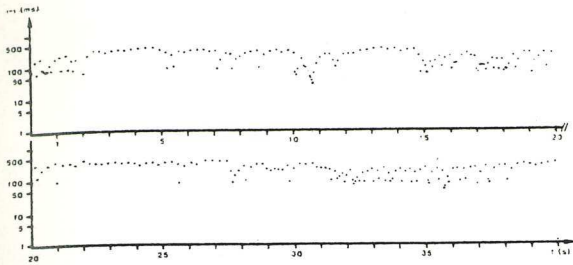




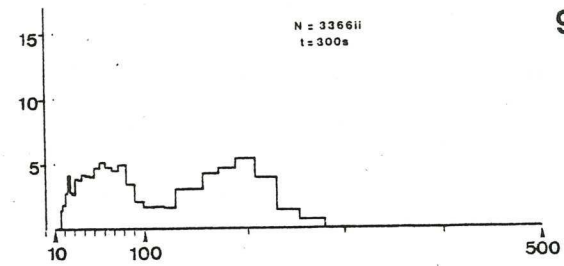
3



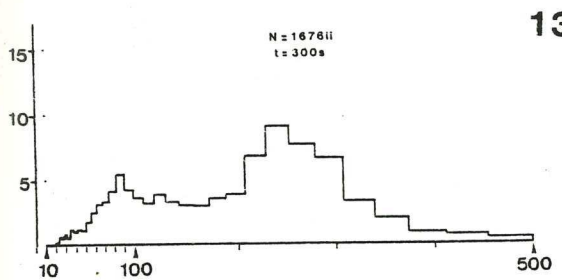
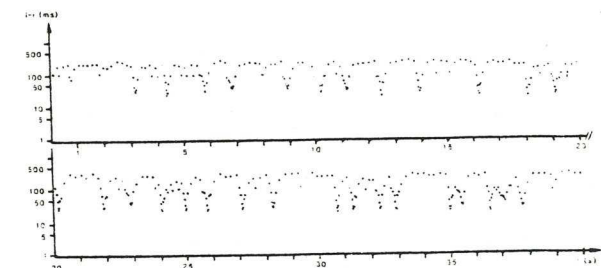
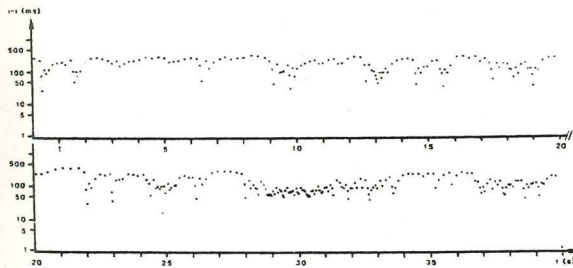
10



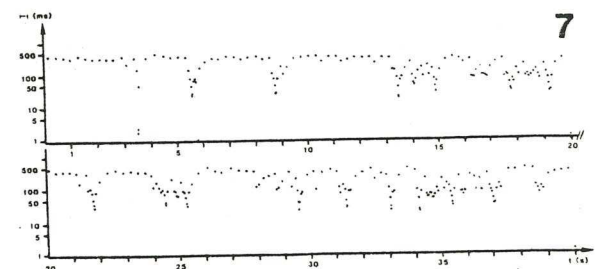
15



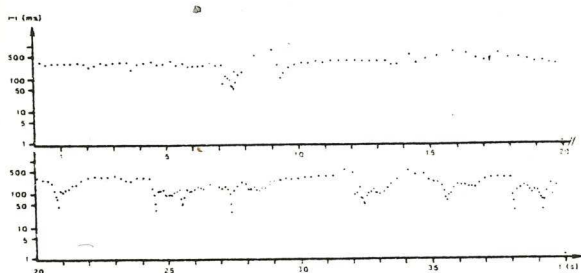
9



13



7



Activités électriques rangées  
d'après leur organisation  
séquentielle des i-i, (X2),  
sauf le N° 7 par manque d'un  
enregistrement de 300 s. au repos.

L'exemple utilisé dans les figures  
précédentes correspond au N° 1.

3ème pic), éventuellement décalé (au maximum de 20 %). Le deuxième pic "réapparaît" 9 fois sur 10 (dont 3 fois placé exactement à la même classe). Dans la plupart des cas, les trois premiers pics (définis sur une séquence de 300 s d'un poisson au repos) sont présents sur l'histogramme d'une séquence de 30 s du même poisson dans les mêmes conditions (loi binômiale,  $p < 0,001$ ). Ces résultats montrent que les stéréotypies dans l'activité électrique sont détectables dans des séquences de 30 s. La période du rythmeur qui déclenche ces stéréotypies est donc inférieure à cette durée.

#### 3.2.2.2. Constantes et variations interindividuelles

Les i-i se rassemblent autour de modes caractérisés par des pics dans les histogrammes. Les trois premiers modes sont placés dans une gamme toujours comprise entre 60 et 250 ms (en moyenne 80 et 180). Entre ces trois modes, les i-i peuvent prendre toutes les valeurs. Les 4ème, 5ème, 6ème ... modes, quand ils existent, peuvent correspondre à des intervalles plus petits, jusqu'à 25 ms, mais jamais plus grands. Cette position caractéristique des modes pourrait caractériser notre espèce dans les conditions données. Dans cette gamme des trois modes, la situation relative des trois pics, la largeur de leur base etc. diffèrent selon les individus (voir figure 3.2.2.2.): aux deux pics bien distincts de l'exemple 1 que nous avons présentée en exemple, s'oppose l'histogramme plus uniforme de l'exemple 3. Ces deux cas constituent des extrêmes. Sur la population observée, on ne saurait nettement séparer les histogrammes en deux catégories (correspondant par exemple au sexe): ils présentent divers cas de figure entre une bosse unique hérissée de plusieurs modes (exemple 15 ou 11) et deux bosses bien séparées par des classes d'intervalles peu remplies.



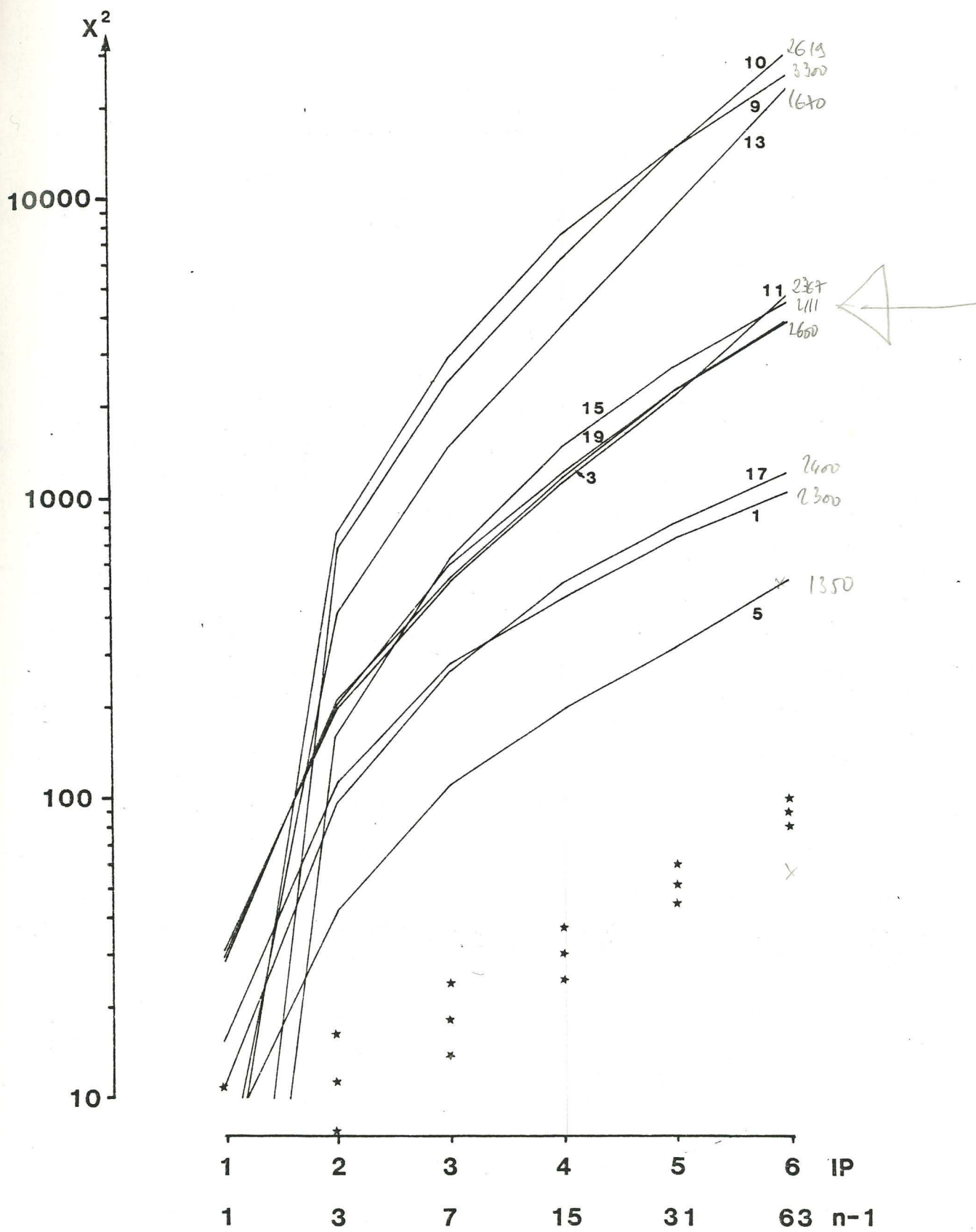


FIGURE 3.2.3.1. : POSITION DES RYTHMES DE DECHARGE ENREGISTRES  
PAR RAPPORT A UN RYTHME ALEATOIRE (POISSONS ISOLES)

Les étoiles indiquent la limite de signification:  
 $p < 0,05$  ,  $p < 0,01$  ,  $p < 0,001$  , de bas en haut.  
Le nombre affectant chaque courbe identifie le poisson.

Remarquer la position relative des valeurs du  $\chi^2$  pour les différents poissons, presque constante pour  $2 \leq IP \leq 6$ .

*longueur de combinaison  
d'éléments (+ ou -) [variation]*

abscisse :  $IP$  = nombre de progressions (+/-) dans une combinaison  
 $n-1$  = degré de liberté, c'est à dire nombre de combinaisons  
possibles - 1.

ordonnée :  $\chi^2$  général entre la fréquence théorique et la fréquence  
observée dans l'apparition des combinaisons.

### 3.2.3. Organisation séquentielle pour l'individu au repos

Les représentations séquentielles (figure 3.2.2.2.) révèlent trois tendances dans le rythme de décharge de ces poissons:

- 1) une tendance à osciller autour d'un mode unique (régularisation type I, Bauer 1974), qui est prépondérante pour le poisson 5 .
- 2) une tendance à alterner d'un mode à l'autre, prépondérante pour le poisson 1 (régularisation type II, Bauer 1974).
- 3) une tendance à de brèves augmentations de fréquences (b.a.f., Serrier 1974) ou bouffées, prépondérante pour le poisson 9.

Ces trois tendances peuvent coexister chez un même poisson, comme pour le poisson de l'exemple 3. Ces "patterns" dépendent de l'organisation temporelle des  $i-i$ , quantifiée par la technique présentée section 2.8.2.5., basée sur la taille relative d' $i-i$  successifs.

#### 3.2.3.1. Ordre et désordre

A la suite d' $i-i$  de durées variables on a fait correspondre une suite de variations + et - entre  $i-i$  successifs. Les diverses combinaisons, contenant un nombre IP de variations, apparaissent avec une fréquence propre à chaque activité électrique. Par le calcul du Chi-deux ( $X^2$ ), on compare la fréquence d'apparition des diverses combinaisons dans les activités électriques observées, à la fréquence théorique d'apparition de ces combinaisons dans une activité électrique "aléatoire". La somme des  $X^2$  calculés sur toutes les combinaisons de IP variations, ou  $X^2$  général, est reporté figure 3.2.3.1.. Il y a  $2^{IP}$  combinaisons possibles pour chaque IP, on a choisi  $1 \leq IP \leq 6$ . Les calculs

poisson	1	3	5	7	9	10	11	13	15	17	19
+	0,54	0,56	0,54	0,50	0,48	0,51	0,55	0,53	0,50	0,53	0,56
-	0,46	0,44	0,46	0,50	0,52	0,49	0,45	0,47	0,50	0,47	0,44
X2	10,6*	29,3*	6,95*	0,00	3,73	0,496	31,2*	5,16*	0,187	10,95*	29,6*

TABLEAU 3.2.3.1. : FREQUENCE DES MONOGRAMMES

Fréquence relative des deux types de variation, + et -, entre i-i consécutifs.  
 X2: Chi-deux calculé sur les différences par rapport à la distribution du modèle ("aléatoire"), pour lequel les fréquences sont égales ( $f(+) = f(-) = 1/2$ ); \* : X2 significatif à  $p < 0,05$ .

sont effectués pour 10 poissons à partir de séquences de 300 secondes. La comparaison des  $X^2$  généraux aux valeurs théoriques (test classique du  $X^2$ ) démontre, avec un très haut degré de significativité ( $p > 0,001$ ), que les  $i-i$  se succèdent de façon non "aléatoire", c'est-à-dire qu'il existe réellement des stéréotypies.

L'étude des monogrammes ( $IP=1$ ) par comparaison des fréquences d'apparition des "+" par rapport aux "-", indique pour 7 cas sur 10 que le rythme de décharge est différent d'un rythme "aléatoire" ( $p < 0,05$ ). Si l'on considère les fréquences d'apparition des différents bigrammes (--, -+, +- et ++), la différence dans l'organisation séquentielle des  $i-i$  apparaît de façon beaucoup plus significative ( $p < 0,001$ ) dans tous les cas observés. Une valeur élevée du  $X^2$  correspond à une activité électrique très différente du rythme "aléatoire". La valeur du  $X^2$  augmente selon l'éloignement de la distribution des fréquences des combinaisons par rapport à la distribution rythme "aléatoire". Ce degré d'éloignement ("badness of fit", Zar 1985) est différent selon l'activité électrique de chaque poisson. Si l'on tente d'ordonner les activités électriques en fonction du  $X^2$ , cet ordre change suivant que l'on se base sur la distribution des monogrammes ou sur celle des bigrammes, mais il reste grossièrement constant des bigrammes aux hexagrammes ( $2 \leq IP \leq 6$ ). Cela se traduit sur la figure 3.2.3.1. par des courbes indiquant la valeur du  $X^2$  en fonction de  $IP$  similaires pour les différents poissons. Sur la fig. 3.2.2.2., les différents exemples ont été ordonnés (de haut en bas et de gauche à droite) d'après la valeur des  $X^2$  généraux, pour  $2 \leq IP \leq 6$ ; cet ordre variant légèrement selon  $IP$ , l'ordre choisi a été calculé sur la moyenne des ordres par  $IP$ . Cependant des  $X^2$  généraux de valeur proche ne signifient pas que les rythmes de décharge correspondants soient analogues. Cet ordre n'a par ailleurs

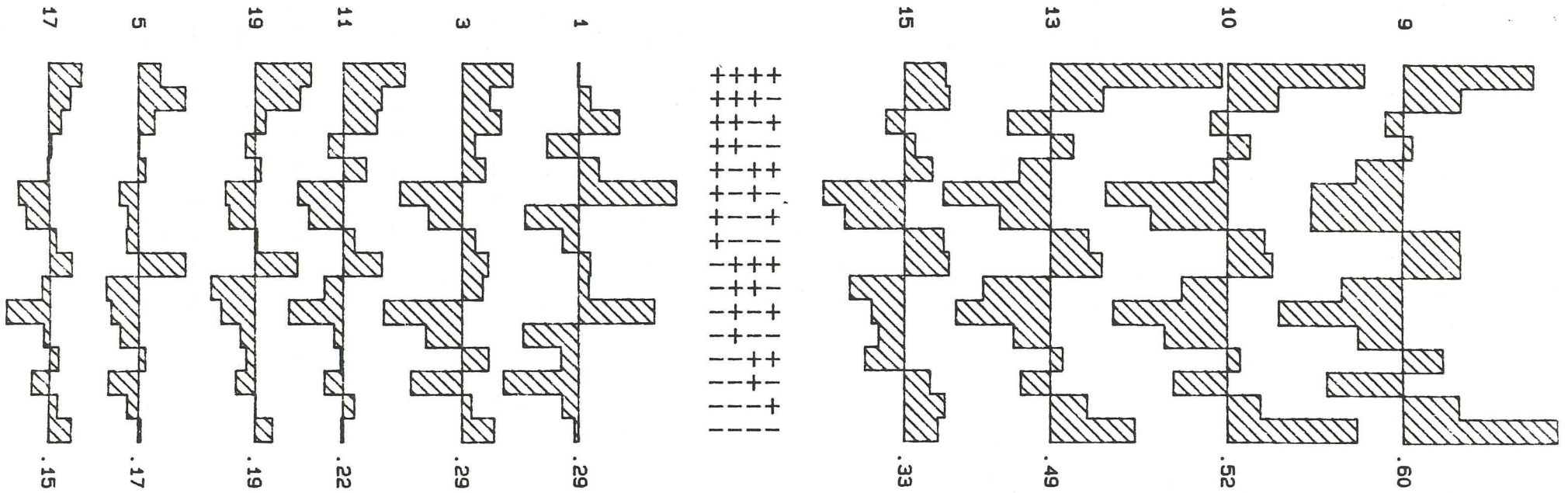
nsécutifs.  
bution du  
t égales

FIGURE 3.2.3.2. : DISTRIBUTION DES TETRAGRAMMES

Histogrammes de la différence de fréquence de chacun des 16 tetragrammes, entre distributions théorique "aléatoire", et distributions observées, pour 10 poissons. Tetragrammes sur-représentés: vers le haut; sous-représentés: vers le bas. Poissons isolés au repos, enregistrements de 500 i-i.

A gauche, N° des poissons; à droite: somme des différences absolues par poisson, en ordre croissant du bas en haut.

Remarquer un certain regroupement des histogrammes de même profil.



pas de  
particul  
séquen  
D  
et 13  
activi  
vu de  
augmen  
des V  
combir  
facten  
3.2.3  
parti  
Le t  
signi  
on re  
des  
entre  
rappe  
séque  
La f  
poiss  
pert

pas de valeur quantitative, car la valeur du  $X^2$  dépend de nombreux facteurs, en particulier le nombre de combinaisons répertoriées, donc le nombre d' $i-i$  de la séquence.

D'après la figure 3.2.3.1. les activités électriques des exemples 9, 10, et 13 seraient plus régulières que celles des exemples 1, 5, 11 ou 7. Les activités électriques pour lesquelles le  $X^2$  est plus élevé présenteraient, au vu des représentations séquentielles correspondant (figure 3.2.2.2.), des augmentations et des baisses progressives sur plusieurs  $i-i$  consécutifs, et non des variations ponctuelles tantôt positives, tantôt négatives. L'analyse des combinaisons particulières a été abordée pour vérifier la diversité des facteurs affectant le  $X^2$  général.

### 3.2.3.2. Combinaisons particulières

Nous avons examiné si d'un poisson à l'autre, les mêmes combinaisons particulières étaient à l'origine des valeurs élevées des  $X^2$  généraux.

Le tableau 3.2.3.2. indique quelles sont les combinaisons hautement significatives (test du  $X^2$ ,  $p < 0,005$ ) et parmi elles, les plus significatives, on remarque qu'il s'agit principalement des suite de "+", correspondant donc à des allongements continus de la durée des  $i-i$ . Pour affiner la comparaison entre poissons étudiés, la différence de fréquence de chaque tétragramme par rapport aux fréquences correspondante d'une distribution aléatoire, à partir de séquences présentant le même nombre (500) d'intervalles.

La figure 3.2.3.2. qui présente cette différence, illustre (sauf pour le poisson 1) cette constance dans la nature des combinaisons les plus pertinentes, en particulier le tétragramme n° 1: ++++. Les histogrammes de





IP COMBINAISONS

POISSONS N

	1	3	5	7	9	10	11	13	15	17	19
1 1 +											
2 -											
2 1 ++		*	*			*	*	*		*	
2 +-						o		x			
3 -+						o		x			
4 --		o				x					
3 1 +++		*	*		*	*	*	*		*	*
2 +-+						o		o			
3 +-+		*				o		o			
4 +--						o	o	o			
5 -++						o	o	o			
6 -+-											
7 --+											
8 ---		x	*		x	x	*				
4 1 +++++		*	*		*	*	*	x		*	*
2 +++++		x				o	o	x			
3 +++-+						o					
4 +++--		o									
5 +--++		*						x			
6 +---+											
7 +----											
8 +----											
9 -++++						o	x	x			
10 -+++-						o					
11 -+++-		*				o					
12 -+-++						o					
13 -+-++						o	o				
14 -+-++		o				o	o				
15 ---++					*	x		x	*		
16 ----+											
5 1 ++++++		*	*	x	*	*	*	*		*	*
2 ++++++			x			o	x	x		x	
3 ++++++								x			
4 ++++++						x		x			
5 ++++++		x						x			
6 ++++++											
7 ++++++											
8 ++++++						x		x			
9 ++++++							o				
10 ++++++											
11 ++++++		x									
12 ++++++											
13 ++++++											
14 ++++++											
15 ++++++											
16 ++++++		x	x		x	x		x			
17 ++++++			x		x	x	x		x		
18 ++++++											
19 ++++++		x									
20 ++++++											
21 ++++++											
22 ++++++		x				o	o	o			
23 ++++++						o					
24 ++++++											
25 ++++++		x				o	x	x			
26 ++++++											
27 ++++++								x			
28 ++++++											
29 ++++++								x			
30 ++++++											
31 ++++++		x				x		x			
32 ++++++		x	*		x	x	*	x			

IP COMBINAISONS

POISSONS N

	1	3	5	7	9	10	11	13	15	17	19
6 1 ++++++		*	*	x	*	*	x	*		*	*
2 ++++++		x	x			x	x	x		x	x
3 ++++++		x	x				x			x	
4 ++++++						x		x			
5 ++++++		x					x				
6 ++++++											
7 ++++++											
8 ++++++											
9 ++++++		x						x		x	x
10 ++++++			x								
11 ++++++											
12 ++++++											
13 ++++++											
14 ++++++											
15 ++++++											
16 ++++++		x						x		x	
17 ++++++			x							x	
18 ++++++											
19 ++++++		x									
20 ++++++											
21 ++++++											
22 ++++++		*									
23 ++++++						x					
24 ++++++											
25 ++++++											
26 ++++++											
27 ++++++											
28 ++++++											
29 ++++++											
30 ++++++											
31 ++++++											
32 ++++++		x		*		x		x	*	x	
33 ++++++		x	x			x	x	x	x	x	x
34 ++++++								x	x		
35 ++++++											
36 ++++++											
37 ++++++										x	
38 ++++++											
39 ++++++											
40 ++++++											
41 ++++++											
42 ++++++											
43 ++++++										x	
44 ++++++											
45 ++++++											
46 ++++++											
47 ++++++											
48 ++++++											
49 ++++++		x	x					x	*	x	
50 ++++++											
51 ++++++											
52 ++++++											
53 ++++++											
54 ++++++											
55 ++++++											
56 ++++++											
57 ++++++		x						x	x	x	
58 ++++++											
59 ++++++											
60 ++++++											
61 ++++++		x						x		x	
62 ++++++											
63 ++++++							x	*		x	*
64 ++++++		x	x	x				x	x	x	x

TABLEAU 3.2.3.2. : COMBINAISONS DU POISSON AU REPOS

Les combinaisons (de IP variations + et - entre i-i consécutifs) dont la fréquence est significativement ( $P < 0,05$ ) différente de la fréquence théorique (cf tableau 2.8.2.5.) sont indiquées: o : différence négative (fréquence basse), x : différence positive (fréquence élevée), \* ou o : différence maximale positive ou négative.

cette figure ont été classés selon la somme des différences entre fréquence théorique et observée pour chaque poisson. Cet ordre rappelle celui des  $X^2$  généraux pour  $IP = 5$  (figure 3.2.3.1.); il met cependant en évidence la particularité du poisson 1, pour lequel la différence par rapport à une distribution aléatoire tient surtout à la haute fréquence de combinaisons d'alternance.

### 3.2.3.3. Symétries

Dans la distribution des combinaisons, Brudno et Marczynski (1977) relèvent deux types de symétries théoriques: symétries dans un miroir (ex: ---+/-+----), symétries inverses (----+//++++) et combinées (----+//+----). Les fréquences théoriques de combinaisons symétriques sont égales dans une distribution de rythme "aléatoire"; dans la distribution de fréquence observée, cette égalité peut être satisfaite ou non. Cependant, considérant qu'une succession de variations de signes identiques (---...---) est toujours limitée (sauf en bout de séquence) en avant et en arrière par une variation de signe opposée, les combinaisons commençant ou terminant par un signe et constituées pour le reste par l'autre signe seront toujours en fréquence égale à leur symétrique dans un miroir: par exemple, la fréquence de la combinaison +++- et celle de -+++ est toujours la même (de la même façon que +- et -+, -----+ et +-----, etc). Cette "redondance obligatoire" est vérifiée dans nos mesures ce qui confirme la validité des calculs. L'égalité de fréquence des autres combinaisons symétriques n'est pas toujours satisfaite, avec des variations selon les combinaisons et les poissons. La différence la plus évidente concerne la différence de fréquence des (-) par rapport aux (+) (voir tableau 3.2.3.1.).

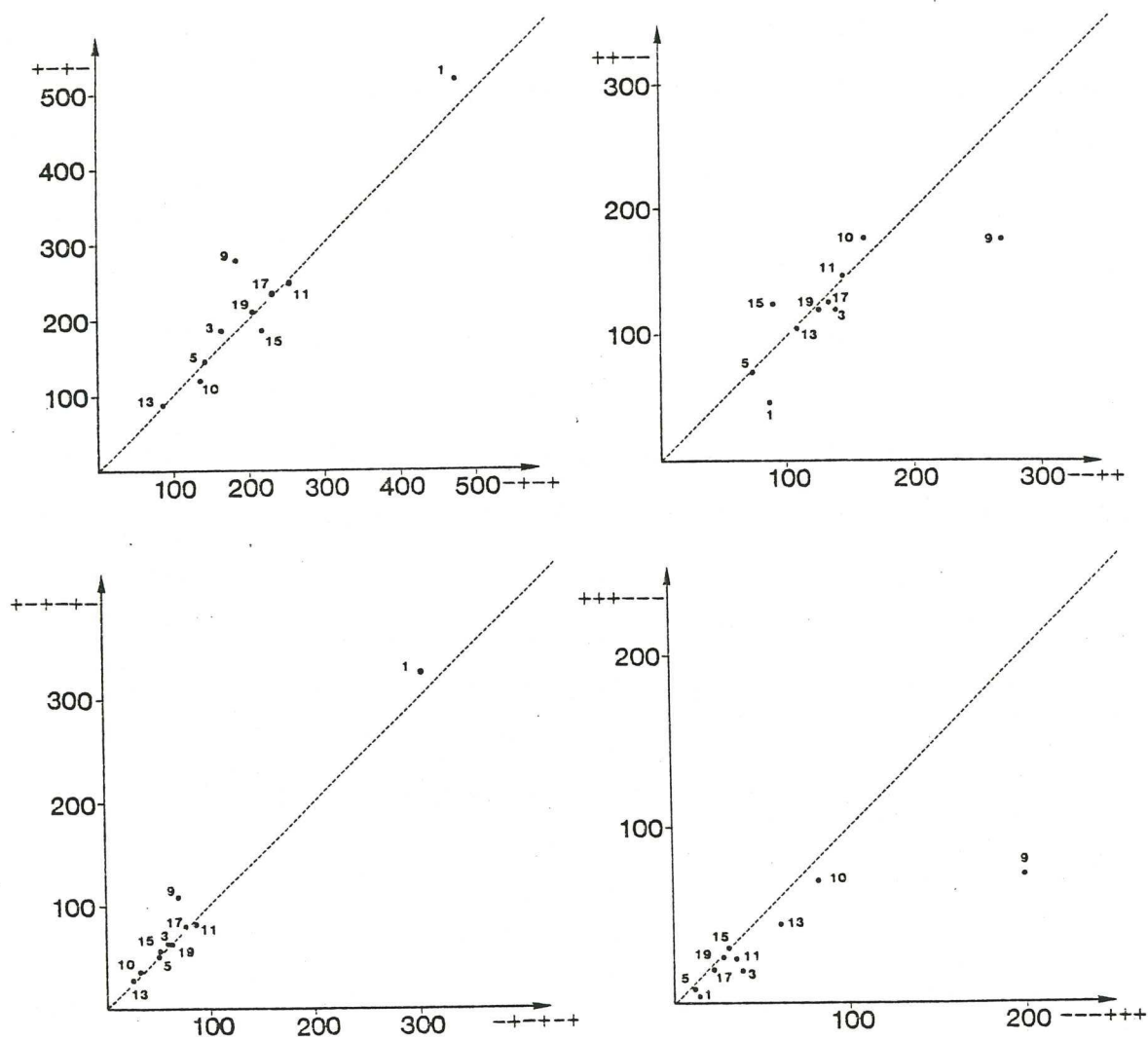


FIGURE 3.2.3.2. : DIAGRAMMES DE CORRELATION DES COMBINAISONS SYMETRIQUES

Sur chaque diagramme, les coordonnées du point représentant un enregistrement donné correspondent au nombre de fois que la combinaison indiquée sur l'axe est présente.  
 La ligne en pointillé (lère bissectrice) correspond à l'équirépartition entre combinaisons symétriques.  
 Les chiffres correspondent aux N° des poissons enregistrés 3 minutes au repos.

On peut aussi comparer dans la figure 3.2.3.2 les tétragrammes symétriques inverses qui sont placés symétriquement par rapport à l'axe vertical séparant les histogrammes en deux moitiés égales de 8 bâtonnets chacune. L'asymétrie concernant (++++) et (----) apparaît immédiatement sur cette représentation pour les poissons 13, 11, 19 par exemple.

#### 3.2.3.4. Stéréotypies

Pour décrire les stéréotypies mentionnées dans la littérature, nous avons considéré de manière précise l'abondance des combinaisons correspondantes. Deux combinaisons particulières, que l'on peut associer soit aux bouffées (combinaisons de variation momentanée), soit à la régularisation de type II (arrangements d'alternance), peuvent être traduites par les deux tétragrammes et les deux hexagrammes présentant une symétrie interne. Dans une répartition "aléatoire", les combinaisons symétriques apparaîtraient avec une fréquence égale: une différence significative dans les fréquences observées caractérise une structure dans l'organisation temporelle des décharges. La figure 3.2.3.2. présente, pour dix exemples, l'abondance des tétragrammes et hexagrammes d'alternance et de variation momentanée, c'est à dire le nombre de fois qu'une telle combinaison apparaît sur une séquence de 300 secondes; cette figure permet de comparer d'une part l'abondance de ces combinaisons chez les différents poissons, et d'autre part, l'abondance de chaque combinaison avec celle de sa symétrique.

On peut aussi comparer dans la figure 3.2.3.2 les tétragrammes symétriques inverses qui sont placés symétriquement par rapport à l'axe vertical séparant les histogrammes en deux moitiés égales de 8 bâtonnets chacune. L'asymétrie concernant (++++) et (----) apparaît immédiatement sur cette représentation pour les poissons 13, 11, 19 par exemple.

#### 3.2.3.4. Stéréotypies

Pour décrire les stéréotypies mentionnées dans la littérature, nous avons considéré de manière précise l'abondance des combinaisons correspondantes. Deux combinaisons particulières, que l'on peut associer soit aux bouffées (combinaisons de variation momentanée), soit à la régularisation de type II (arrangements d'alternance), peuvent être traduites par les deux tétragrammes et les deux hexagrammes présentant une symétrie interne. Dans une répartition "aléatoire", les combinaisons symétriques apparaîtraient avec une fréquence égale: une différence significative dans les fréquences observées caractérise une structure dans l'organisation temporelle des décharges. La figure 3.2.3.2. présente, pour dix exemples, l'abondance des tétragrammes et hexagrammes d'alternance et de variation momentanée, c'est à dire le nombre de fois qu'une telle combinaison apparaît sur une séquence de 300 secondes; cette figure permet de comparer d'une part l'abondance de ces combinaisons chez les différents poissons, et d'autre part, l'abondance de chaque combinaison avec celle de sa symétrique.

## 3.2.3.4.1. Tétragrammes

## Tétragrammes d'alternance (+--+ et -++-)

Ces combinaisons apparaissent moins souvent que pour une distribution "aléatoire", sauf pour le poisson N°1 (test du  $X^2$ ,  $p < 0,005$ ). L'activité électrique du poisson N°3 présente une régularisation type II sur quelques secondes sur la séquence présentée en exemple (figure 3.2.2.2.), et pourtant, d'après le test du  $X^2$ , elle n'apparaît pas différente des activités électriques des autres poissons.

## Tétragrammes de variation momentanée (+-+- et -+--)

Sauf pour le poisson N°1, ces combinaisons apparaissent à des fréquences supérieures à celles de la distribution "aléatoire", et cette différence est significative dans 2 cas sur 10 pour +--+ (poisson N° 10 :  $p < 0,005$ , et N° 13 :  $p < 0,025$ ) et 5 cas sur 10 pour -+-- (poisson N°3 et poisson N°9 :  $p < 0,005$ , poissons N°10 et 13 :  $p < 0,01$ , poisson N°5 :  $p < 0,05$ ).

## Comparaison de combinaisons symétriques

Pour les deux types de tétragrammes considérés, les combinaisons symétriques ne sont pas toujours en abondance comparable. Par exemple, sur la figure 3.2.3.2., pour les tétragrammes de variation momentanée, les points correspondants aux poissons N°9, 1, 5 et 10 s'éloignent de la 1ère bissectrice. Mais les écarts vont dans les deux sens, et on peut affirmer que, sur l'ensemble, les tétragrammes symétriques sont en abondance comparable, ce qui se traduit par un alignement des points sur la 1ère bissectrice. Cette symétrie, se rapprochant d'une organisation de type aléatoire, ne permet pas de définir une stéréotypie propre à l'espèce sous la forme d'une répétition de l'un de ces tétragrammes plutôt que son symétrique.

### 3.2.3.4.2. Hexagrammes

#### Hexagrammes d'alternance (+--+--+ et -+--+)

Les mêmes remarques s'imposent que pour les tétragrammes d'alternance; ils apparaissent à des fréquences inférieures à celles d'une distribution aléatoire, sauf pour le poisson N°1 pour lequel l'abondance est plus du triple de celle des autres (différence significative,  $p < 0,005$ ).

#### Hexagrammes de variation momentanée (+++--- et ---+++)

Ces arrangements se produisent à des fréquences supérieures à celles d'une distribution aléatoire ( $p < 0,05$  pour ---+++ dans tous les cas sauf celui du poisson N°1 ( $p < 0,05$  pour ---+++ dans tous les cas sauf 1 et 3). Si l'on compare l'abondance de la combinaison ---+++ entre les poissons, le 9 se distingue des autres par une très forte abondance de ces arrangements, en particulier ---+++ (qui se présente à chaque bouffée); les poissons N°13 et 10 se distinguent aussi du reste du groupe; ils sont aussi caractérisés par des bouffées. Les poissons N° 15, 11 et 3 pour qui la bouffée est légèrement apparente (figure 3.2.2.2.) sont intermédiaires.

#### Comparaison de combinaisons symétriques

De façon générale, parmi les hexagrammes d'alternance, la combinaison (+--+--+ ) est plus fréquente que sa symétrique (---+--+ ) (Wilcoxon sign rank test,  $p < 0,005$ ). Cette différence de distribution entre symétriques est encore plus marquée pour les hexagrammes de variation momentanée; les (---+++ ) sont plus nombreux que leur symétrique, ce qui se traduit sur la figure 3.2.3.2. par des points tous situés d'un même côté de la première bissectrice. Les régulières diminutions/augmentations sur 7 i-i (bouffées) sont donc de façon générale plus abondantes que les augmentations/diminutions sur un nombre égal d'intervalles.

A partir d'un enregistrement de 300 s durant lequel le poisson est au repos, on caractérise sur histogramme les 5 premiers pics que l'on range par ordre de taille (ordonnée de mode): rang N° 1,2,3.

On regarde ensuite les pics obtenus sur un autre enregistrement du même poisson en activité durant 30 s

Sur 10 poissons étudiés,

		dans la séquence de 30 s, le pic N°			de l'enregistrement de référence
		1	2	3	
est présent	exactement à la même classe pour	2	1	1	poissons
	décalé de 2 classes maximum pour	0	5	2	poissons
est absent, ou	éloigné de plus de 2 classes pour	8	4	7	poissons
	<b>Total</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	
est présent	au même rang pour	0	3	1	poissons
	à un autre rang pour	2	3	2	poissons
est absent, ou	éloigné de plus de 2 classes pour	8	4	7	poissons
	<b>Total</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	

TABLEAU 3.2.4.1.A. : VARIATIONS DE L'ACTIVITE ELECTRIQUE DE L'INDIVIDU SELON L'ACTIVITE LOCOMOTRICE.



Les trois premiers pics de l'enregistrement de référence (poissons au repos) (300 s)	dans un enregistrement-test du même poisson (30s)	
	au repos	actif
sont présents	25	11
sont absents	5	19
TOTAL	30	30

Le premier pic en particulier	au repos	actif
est présent	10	2
est absent	0	8
TOTAL	10	10

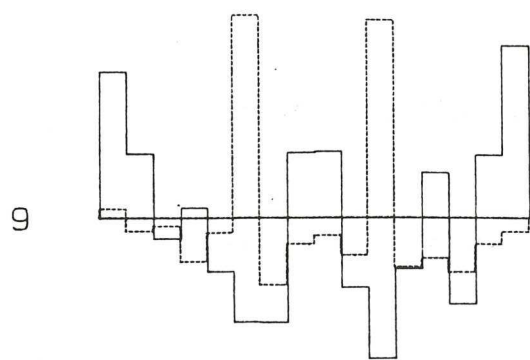
TABLEAU 3.2.4.1.B. : CONSTANCE ET VARIATIONS DE L'ACTIVITE ELECTRIQUE DE L'INDIVIDU SELON L'ACTIVITE LOCOMOTRICE : DONNEES CUMULEES.

### 3.2.4. Constantes et variations selon l'activité locomotrice

#### 3.2.4.1. Modifications prolongées

L'activité électrique est modifiée lorsque le poisson se déplace. L'ordre de grandeur de la durée des i-i est plus basse pour le poisson actif (voir section 3.2.1.2.). Sur les histogrammes, les pics caractéristiques du poisson au repos sont absents: ils contiennent d'autres pics, d'i-i plus courts, (voir tableau 3.2.4.1.). L'exemple montré figure 3.2.2.1. présente un tel changement, avec apparition sur l'histogramme de deux nouveaux pics bien définis; l'examen de la représentation séquentielle correspondante (figure 3.2.2.1.A, bas) montre que dans ce cas au moins, les deux pics observés en phase active ne correspondent pas à une conservation de stéréotypie (régularisation type II: alternance d'i-i grands/petits) avec une baisse de la valeur de certains paramètres, mais à deux valeurs repères maintenues l'une après l'autre au long de séquences de plusieurs secondes.

Nous avons observé l'organisation séquentielle des impulsions chez tous les poissons, à travers les différences de fréquence des tétragrammes par rapport à celle d'un rythme "aléatoire", sur des séquences de 500 i-i (voir figure 3.2.4.1.). Il existe une organisation séquentielle aussi importante mais différente de celle des mêmes poissons au repos; la diminution des i-i (augmentation de la fréquence moyenne des impulsions) ne correspond donc pas à une simple "accélération du tempo", mais à la mise en route d'un rythme différent. Ainsi la combinaison +++, particulièrement fréquente chez les poissons au repos, disparaît au profit de la combinaison +-+-; il est remarquable que chez le poisson 1, ces différences de fréquence sont inversées.



```

+ | + | + | + | + | + | + | + |
++ | | ++ | | ++ | | ++ | |
+++ | | | +++ | | | +++ | | |
++++ | | | | +++ | | | |

```

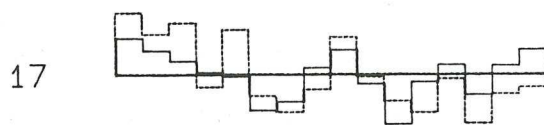
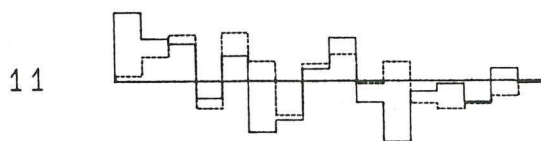
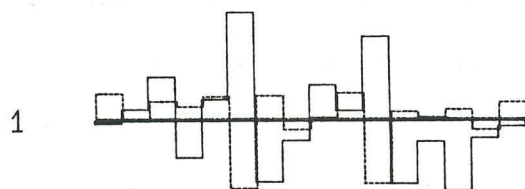


FIGURE 3.2.4.1. : MODIFICATION DE LA DISTRIBUTION DES TETRAGRAMMES DES POISSONS ACTIFS

Histogramme des différences de fréquence des tetragrammes entre distribution théorique "aléatoire", et distributions observées, pour 4 poissons. Traits pleins: enregistrements de 500 i-i du poisson actif; pointillés: enregistrements de 500 i-i du même poisson au repos.

Remarquer pour 3 poissons sur 4 une inversion du signe de la différence pour les tetragrammes les plus caractéristiques.

### 3.2.4.2. Augmentation momentanée d'activité

#### 3.2.4.2.1. Activités électrique et locomotrice

La relation entre la durée des i-i et l'activité locomotrice, que nous avons décrite sur des périodes de plusieurs dizaines de secondes (voir section 3.2.1.2.) est observable à court terme. La figure 3.2.4.2. présente quatre séquences d'activité électrique dans lesquelles interviennent une ou plusieurs transitions entre activités locomotrices. Dans le premier cas, le poisson initialement immobile se soulève sur place pour quatre secondes, dans les deux suivants le poisson initialement sur place effectue un va et vient; dans le dernier cas le poisson au contraire actif initialement, se fixe sur place puis s'immobilise. Dans les trois premières situations, les i-i se réduisent lorsqu'augmente l'activité locomotrice, et inversement, dans le dernier exemple, ils s'allongent lorsque l'activité locomotrice baisse.

L'analyse suivante a permis de vérifier une corrélation entre activités locomotrice et électrique sur un laps de temps de quelques secondes. On centre une modification d'activité locomotrice brève (moins de 7 s) dans une séquence de 10 s, (fenêtre autour de l'évènement). Cette fenêtre est elle-même comprise dans une séquence de 30 s, (séquence de situation) au cours de laquelle aucune autre modification d'activité locomotrice n'intervient. En comparant la taille moyenne des i-i entre séquence et fenêtre, on met en évidence (dans 19 cas sur 20) des variations d'activités électrique et locomotrice concomitantes allant dans le sens d'une réduction des i-i quand l'activité locomotrice augmente, et d'un allongement des i-i dans le cas contraire. Ces résultats (obtenus sur

GRAMMES

entre  
pour 4  
actif;

férence

	poisson	i-i		moyen		
		sit.		[ev.]		h.ev.
+ I [S]		120	>	92	<	143
- RRA [S] A	1	56	<	57	>	55
S [A] S		116	>	108	<	121
NAN [SI]	3	44	<	68	>	37
S [RA] S		152	>	137	<	161
SRAPRANN [NSA] NNN	5	46	<	52	>	42
S [AR] S		75	>	63	<	84
S [I] S	9	104	<	108	>	103
I [RARA] I		85	>	58	<	111
RARS [I]	11	62	<	66	>	61
I [S] I		157	>	106	<	206
S [I] S	13	98	<	204	>	78
S [RA] S		100	>	77	<	78
N [S] N	15	86	<	90	>	84
S [RA] S		114	>	88	<	133
N 1/2 [RN 1/2]	17	82	>	71	<	89
I [AS] I		126	>	82	<	171
N [SRSA] N	19	65	<	65	>	66
S [A] S	7	88	>	59	<	117
NR 1/2 [ANNR SIAR] N	10	81	<	104	>	72

TABLEAU 3.2.4.2. : CHANGEMENT MOMENTANE DE L'ACTIVITE ELECTRIQUE DE L'INDIVIDU ACCOMPAGNANT UN CHANGEMENT D'ACTIVITE LOCOMOTRICE.

Une fenêtre (évènement) de 10 secondes comportant un changement d'activité locomotrice est incluse dans une séquence (situation) de 30 secondes. Les intervalles inter-impulsion moyens sont comparés: dans la situation (sit.), durant l'évènement (ev.), et hors évènement (h.ev.).

A gauche, comportement locomoteur décrit par items (voir section 2.6.2.); les crochets délimitent les items effectués dans la fenêtre de l'évènement. Pour chaque poisson ont été sélectionnées une séquence d'augmentation et une séquence de baisse d'activité locomotrice, sauf pour les deux derniers (7 et 10) pour lesquels n'a pu être sélectionnée qu'une seule des deux.

neuf poissons différents dans chacune des deux situations évoquées et deux poissons dans l'une des deux seulement) sont présentés tableau 3.2.4.2..

L'effet est particulièrement caractéristique dans les cas d'augmentation d'activité. On remarque en outre qu'un type donné d'activité électrique n'est pas strictement lié à un type d'activité motrice: à un item comportemental donné ne correspond pas une valeur moyenne d'i-i précise, ou un pattern de décharge précis: l'activité électrique dépend aussi d'un contexte plus large. Plusieurs exemples de variations concomitantes sur les exemples proposés permettront de mieux comprendre en quoi consiste cette dépendance des activités.

#### 3.2.4.2.2. Etude de cas

(Les items comportementaux cités ci-dessous ont été définis section 2.6.)

\* 1er exemple. L'activité électrique de ce poisson immobile, considérée comme son activité de base, est moyennement structurée; elle oscille entre des bouffées "mal dessinées" et les régularisations. Lorsque le poisson se met en mouvement, le pattern est peu structuré, on peut soupçonner des "ébauches" de bouffées ou des "tentatives" de régularisation, mais sans quantification possible.

\* 2ème exemple. L'activité électrique de ce poisson sur place, considérée à son activité de base, est peu structurée; ni bouffée, ni régularisation de type I ou II bien définie. La baisse générale des i-i qui survient lorsqu'il se met en mouvement n'est pas constante non plus. Après le retour à l'état de base on observe quelques suspensions de décharge.

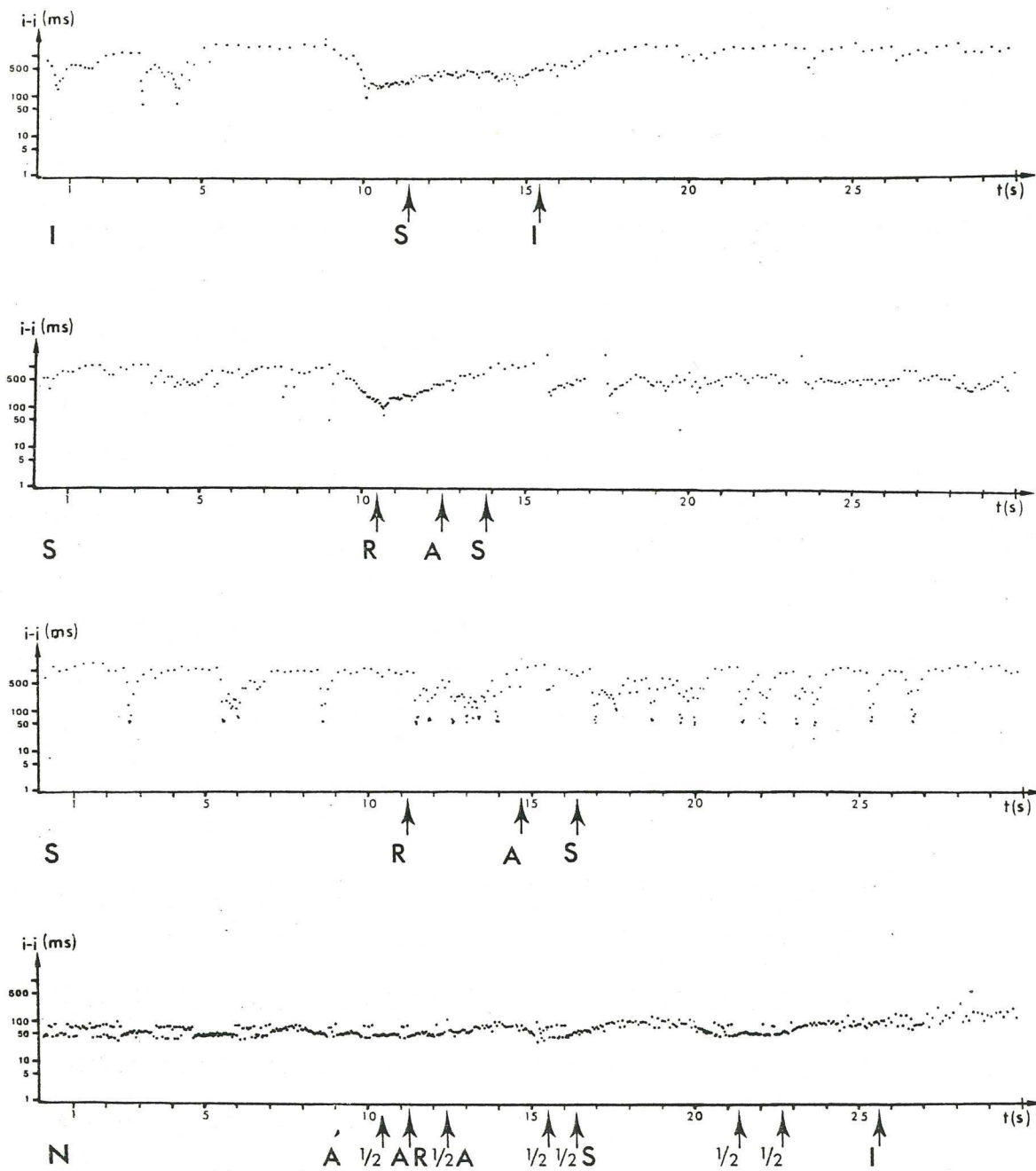


FIGURE 3.2.4.2. : AUGMENTATION PONCTUELLE CONCOMITANTE  
D'ACTIVITES ELECTRIQUE ET LOCOMOTRICE  
(représentations séquentielles)

I,S,A,R,1/2 : repérage du début des items comportementaux définis section 2.6.2., respectivement: Immobilité, Sur-place, nage lente (en Avant), nage en arrière (Reculons), et retournement (1/2 tour). 0,3 à 0,9 secondes séparent le début de l'item et son marquage (temps de réaction de l'observateur). Remarquer la diminution des i-i lors d'augmentations d'activité locomotrice.

N

\* 3ème exemple. L'activité électrique de ce poisson sur place, considérée comme son activité de base, est bien structurée: on observe des bouffées bien stéréotypées. La baisse des i-i qui intervient lorsqu'il se met en mouvement correspond à une augmentation de la fréquence des bouffées. La durée de l'i-i le plus court de ces bouffées reste inchangée, mais le passage à des intervalles supérieurs à 200 ms n'a pas le temps de s'effectuer entre les bouffées.

Dans ces trois exemples, la baisse des i-i est rapide, par rapport au retour à l'activité de base, plus progressif.

\* 4ème exemple: Le poisson actif présente une régularisation de type II, qui n'apparaissait pas dans les enregistrements au repos. Ce "pattern" bien défini durant la nage régulière, semble perturbé lorsque les activités locomotrices se diversifient. Quand l'activité locomotrice baisse à nouveau, l'allongement des i-i est progressif. On constate que le ralentissement locomoteur (passage de nage rapide à lente) ne s'accompagne pas nécessairement d'une baisse immédiate d'activité électrique (allongement des intervalles de temps séparant les impulsions). Au contraire, lorsque les items "nage lente", "sur place", "à reculons", "retournement", se succèdent rapidement, certains i-i correspondants sont plus courts (<50 ms) que ceux qui correspondent à chacun de ces items pris séparément (>ou= 50ms). Lorsque le poisson s'arrête sur place ou s'immobilise, les durées des i-i augmentent comme on peut s'y attendre.

### 3.2.5. Conclusion

L'étude des classes d'i-i et de l'organisation temporelle de ces i-i sur plusieurs poissons de la même espèce tend à montrer des régularités (stéréotypies) dans l'émission, particulières à chaque individu dans une



situation de repos. Au delà des particularités individuelles se dégagent des tendances spécifiques, dans le sens d'une régularisation des variations d'intervalles lors de séquence de raccourcissement/allongement des  $i-i$ , significativement plus abondantes que les régularisations pour des séquences de raccourcissement/allongement. Lorsque le poisson augmente son activité locomotrice, la fréquence des impulsions augmente, c'est-à-dire que la durée des intervalles inter-impulsions ( $i-i$ ) baisse; ces modifications apparaissent sur des séquences de quelques secondes. Néanmoins, l'ampleur des variations est conditionnée par un contexte comportemental plus large.

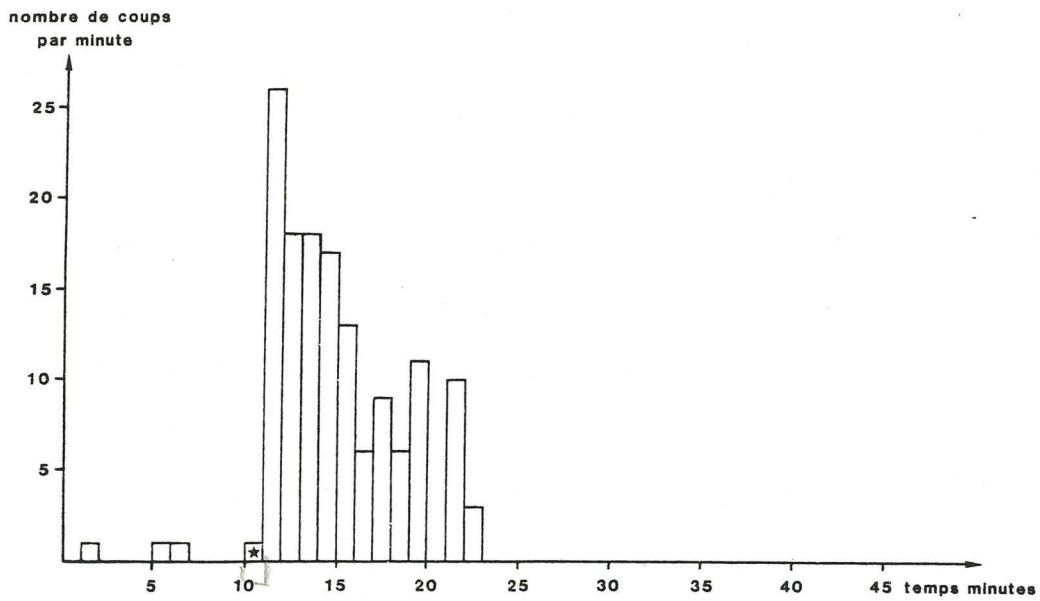


FIGURE 3.3.1. : AGRESSION

Evolution des "butts" (coups) portés par le résident à un intrus après la mise en présence de ce dernier dans le bac expérimental. L'étoile indique un coup unique de l'intrus au résident, à la dixième minute.

### 3.3. CAS DE DYADES DE POISSONS

Par deux fois la mise en présence de deux individus dans un même bac expérimental a conduit à la mort de l'un d'eux à la suite de combats; la mort est survenue avant la fin du délai normal (40 heures d'habituation au bac) précédant les enregistrements. Dans une troisième expérience, le deuxième poisson est introduit après quatre jours d'habituation d'un premier poisson ("résident"), et les enregistrements ont lieu immédiatement.

#### 3.3.1. Comportement locomoteur

Les comportements agressifs décrits par Kramer (1974, 1976), et Bell et coll. (1974) chez des paires de mormyres confinés ont été observés chez Marcusenius macrolepidotus, sous forme de "poursuites" et "butts". La figure 3.2.1. donne une indication de l'intensité des interactions. La fréquence des "butts" dépasse 25/minutes au cours du premier quart d'heure de mise en présence. Le poisson résident est défini comme dominant puisqu'il n'est presque jamais frappé (1 fois contre 159). A la fin de la séance, les deux poissons sont séparés jusqu'au lendemain pour être observés une seconde fois. Le poisson intrus est alors frappé en début de séance, puis les deux restent immobiles pendant des périodes de plusieurs dizaines de minutes. Quatre heures plus tard, la situation est inchangée. Après une nuit où les deux poissons sont laissés en présence, le dominé est retrouvé mort, le flanc écorché sur plus d'un cm<sup>2</sup>.

enregistrements de 200 s	nombre d'intervalles supérieurs à			pourcentage de temps occupé par des intervalles > 500 ms	
	500 ms	1 000 ms	10 000 ms		
dyade de poissons 2 <sup>e</sup> jour 1 <sup>er</sup> jour	1	40	11	0	21%
	2	14	2	0	6%
	3	35	25	2	55%
	4	35	14	0	21%
poisson isolé 2 <sup>e</sup> jour 1 <sup>er</sup> jour	5	2	0	0	1,3%
	6	-	-	-	-
	7	1	0	0	0
		0	0	0	0

TABLEAU 3.3.2. : ARRETS DE L'ACTIVITE ELECTRIQUE

Comparaison du nombre et de la durée des arrêts (i-i de durée > 500 ms) de l'activité électrique globale d'une dyade de poissons (4 X 200 secondes) au nombre et à la durée des arrêts de l'activité électrique de l'un de ces poissons isolé (3 X 200 secondes).

### 3.3.2. Activité électrique

L'activité électrique des poissons est fortement affectée (voir tableau 3.3.2.). En effet, on remarque une abondance de suspensions de décharge, en particulier du poisson dominé, durant plus d'une minute. Ces arrêts peuvent être simultanés de la part des deux protagonistes, comme en témoigne la présence de nombreux arrêts de l'activité électrique globale de la paire (voir tableau 3.3.2.). Dès la première mise en présence, l'activité électrique du poisson dominé est fortement réduite et désynchronisée. A la deuxième mise en présence, aussi bien au début que quatre heures plus tard, l'activité du deuxième poisson est presque nulle; l'activité électrique globale du "groupe" (dyade) se réduit donc à celle du dominant. Elle est marquée par une abondance d'arrêts prolongés: une étude sur 4 séquences de 200 secondes au cours des deux séances d'enregistrement révèle une moyenne de 9 suspensions de plus de 500 ms par minute, dont en moyenne 4 suspensions de plus de 1000 ms par minute. Au cours de l'une des séquences, on note deux interruptions de plus de 10 secondes. (Lorsque l'un de ces poissons est isolé, dans une séquence de même durée, on ne compte qu'1 seule suspension, entre 500 et 1000 ms). La somme de ces suspensions résulte en un "silence" des deux poissons durant un quart du temps; pour l'un d'eux, ce silence est presque permanent.

### 3.3.3. Conclusion

Dans notre bac expérimental de 60 litres, contenant peu d'objets, les interactions sociales pour deux poissons se limitent aux agressions ou aboutissent à l'inhibition totale des comportements de l'un d'eux (immobilité motrice, arrêts prolongés de la décharge électrique).

### 3.4. OCCUPATION DE L'ESPACE ET ACTIVITE LOCOMOTRICE DE GROUPES DE POISSONS

Nous voulons étudier le système social qui pourrait se former lors de la mise en présence de plusieurs poissons. Certains comportements ne pouvant apparaître dans des groupes réduits (comme une dyade), nous avons reporté notre intérêt sur des groupes plus importants. En premier lieu, nous avons rassemblé des observations en aquariums aménagés, puis une approche plus systématique a été effectuée en bac expérimental.

#### 3.4.1. Observation en aquariums à environnement varié

Les Mormyres sont influencés par les objets et les congénères qui se trouvent dans leur environnement; leur attitude se modifie avec l'habituation au milieu.

##### 3.4.1.1. Préférences spatiales

En milieu semi-naturel, les groupes de Marcusenius macrolepidotus occupent l'espace de façon hétérogène. Nous avons pu observer sur des groupes de 6 à 50 individus que ces poissons sont rarement en eau libre, mais recherchent la proximité de plantes, pierres et autres obstacles se présentant comme un surplomb ou une paroi. Ils passent peu de temps en hauteur et nagent en général à moins de 5 cm du fond.

On observe une influence des congénères, car ils se rassemblent à plusieurs individus, se plaçant à moins d'une longueur de corps de distance les uns des autres. Ils forment ainsi des groupements.

### 3.4.1.2. Groupements

On observe dans chaque aquarium un seul groupement, contenant la grande majorité des animaux présents (jusqu'à une trentaine). Les poissons s'orientent parallèlement les uns aux autres. Lorsque le groupement est stationnaire, les poissons qui le constituent se tiennent sur place, côte à côte, décalés, et éventuellement tête bêche. Dans l'aquarium le plus grand, le groupement se localise en un endroit particulier, délimité par un grand éclat de terre cuite et diverses plantes, ceci durant la majeure partie de la journée. Dans les quatre aquariums, en particulier au cours des distributions de nourriture, le groupement se déplace. L'enveloppe du volume occupé par le groupement prend une forme d'autant plus allongée que la vitesse de déplacement augmente, jusqu'à des positions en file, décrite par Moller et Serrier (Moller, 1976 ) sous le terme de "single file swimming". (Les poissons sont alors orientés dans une même direction.) L'existence de ces mouvements organisés montre que le groupement ne résulte pas seulement d'une attirance des poissons pour une place privilégiée de l'aquarium, ce qui correspondrait à une simple agrégation (Immelmann 1980).

### 3.4.1.3. Territoire

L'attirance de Marcusenius macrolepidotus pour certaines places de l'aquarium conditionne le comportement social de certains individus, qui ne se regroupent pas. En effet, l'un d'eux se maintient sur une aire couvrant environ 100 cm<sup>2</sup>, d'où il repousse ses congénères avec des butts ou des menaces de butts, et des poursuites à l'issue desquelles les "intrus" rejoignent le

groupement. Le premier poisson que nous appellerons "territorial" peut se mêler lui aussi au groupement d'où il ressort quelques secondes à quelques dizaines de secondes plus tard. La place occupée par le poisson territorial présente un surplomb; elle est donc a priori attirante pour tous les poissons, si l'on se réfère aux observations sur les individus isolés. En cas de perturbation (introduction d'une épuisette dans l'aquarium, coup violent porté contre le cadre de l'aquarium, mouvements dans le local...) le groupement entier peut se réfugier à cet endroit. Il est alors violemment et progressivement repoussé par ce poisson territorial. Ce dernier, qui peut être mâle ou femelle, est généralement de grande taille.

#### 3.4.1.4. Rejet social

Un autre individu peut se distinguer du groupe en occupant une place en hauteur, donc peu fréquentée par ses congénères en général. Cet individu apparaît toujours assez maigre et subit des butts s'il se joint au reste du groupe. Dans tous les cas, il meurt après un mois s'il est maintenu dans le bac. Un autre individu du groupe peut alors occuper cette position sociale à son tour.

#### 3.4.1.5. Evolution au cours du temps de l'activité locomotrice et de l'occupation spatiale

Le contraste entre l'attitude d'un poisson territorial et celui des congénères regroupés faiblit lorsque l'observation dure plus d'une journée. En effet, après quelques jours d'habituation à l'aquarium ou à la présence de l'observateur, certains individus se détachent du groupement pour se placer à



d'autres endroits préférentiels. Ils s'immobilisent contre une plante ou une pierre en retrait des congénères. S'il s'agit d'un site proche de l'individu territorial, ce dernier peut repousser ce nouveau voisin lorsque sa propre place préférentielle n'est pas menacée par ailleurs, pour y retourner ensuite. Cet investissement progressif de l'espace apparaît durant des périodes calmes, jamais à l'heure de la distribution de nourriture par exemple. En cas de perturbation, ces "nouveaux territoriaux" quittent leur cachette pour rejoindre le groupement.

#### 3.4.1.6. Stabilisation

Alors qu'au début des observations les poissons sont pour la plupart sur-place, ils s'immobilisent de jour en jour. Leur corps est entièrement fixe, à l'exception des mouvements respiratoires; ces mouvements consistent en battements des opercules, la bouche restant ouverte en quasi-permanence chez ces poissons. L'observation de 9 poissons dans trois des aquariums montre une forte stéréotypie de ces mouvements respiratoires; ils sont organisés en bouffées intermittentes de 4 à 6 battements de 6 Hz, espacées de 3,5 à 6 secondes. Les poissons immobiles ne dérivent pas sous l'effet des faibles courants d'eau dans l'aquarium, car ils sont "amarrés" entre deux feuilles ou rameaux de plante, entre une plante et le sable du fond ..., toutes nageoires déployées, à l'exception des ventrales. Dans cet situation de stabilité la distribution spatiale des individus dans le bac ne laisse apparaître aucune des contraintes sociales précédemment énoncées: ils s'orientent de multiple manière les uns par rapport aux autres, à des distances inférieures à celles admises par le territorial ou supérieures à celle de deux voisins dans un groupement. Des changements souvent ponctuels de position interviennent cependant: un

D E N S I T E						F R E Q U E N C E							
troupe	zones					troupe	zones						
	abritées		en eau libre				abritées		en eau libre				
1	1.27	± .34	++	0.02	± 0.04	+++	1	0.85	± .11	+++	0.04	± .06	+++
2	1.26	± .32	++	0.01	± 0.02	++	2	0.94	± .05	+++	0.07	± .01	+++
3	1.33	± .11	+++	0.02	± 0.03	+++	3	0.98	± .02	+++	0.04	± .04	+++
4	1.22	± .27	++	0.01	± 0.02	+++	4	0.92	± .08	+++	0.06	± .04	+++
5	1.32	± .22	++	0.00	± 0		5	.97	± .07	+++	0.01	± .02	+++
6	1.54	± .37	+*	0.00	± 0		6	.88	± .12	++	0	± 0	

valeur théorique d'équirépartition: densité, 0,50; fréquence, 0,35

+++ t significatif à .001

++ t significatif à .01

+\* t significatif à .02

**TABEAU 3.4.2.1.A.: OCCUPATION DU BAC EXPERIMENTAL E  
SELON LA CATEGORIE DE ZONE**

Fréquence et densité d'occupation, déterminées par zone et par jour; moyennes et écarts-types par groupe sur tous les jours et sur toutes les zones de même catégorie.

## ZONES ABRITEES

## ZONES EN EAU LIBRE

	GROUPE	ZONES ABRITEES						ZONES EN EAU LIBRE				
		B	E	F	B'	C'	D'	E'				
DENSITE	1	0,93 ± 0,15 ***	0,70 ± 0,45 NS	0,91 ± 0,13 ***	0,07 ± 0,15 *x	0,07 ± 0,15 **	0,03 ± 0,07 ***	0,00 ± 0,00				
	2	0,98 ± 0,05 ***	0,92 ± 0,07 ***	0,92 ± 0,07 ***	0,11 ± 0,11 **	0,03 ± 0,06 ***	0,05 ± 0,07 ***	0,07 ± 0,11 **				
	3	1,00 ± 0,00	0,95 ± 0,07 ***	1,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,07 ± 0,10 **	0,03 ± 0,06 ***	0,02 ± 0,05 ***				
	4	0,90 ± 0,14 ***	0,95 ± 0,11 ***	0,91 ± 0,12 ***	0,00 ± 0,00	0,12 ± 0,17 *	0,00 ± 0,11 **	0,07 ± 0,10 **				
	5	0,95 ± 1,10 **	1,00 ± 0,00	0,95 ± 0,10 **	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,03 ± 0,06 **				
	6	1,00 ± 0,00	0,92 ± 0,17 **	0,72 ± 0,40 NS	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00				
FREQUENCE	1	1,58 ± 0,95 NS	0,91 ± 0,68 NS	1,31 ± 0,73 NS	0,07 ± 0,15 **	0,07 ± 0,15 **	0,03 ± 0,07 ***	0,00 ± 0,00				
	2	1,44 ± 0,49 *x	1,10 ± 0,24 **	1,25 ± 0,63 NS	0,11 ± 0,11 **	0,03 ± 0,06 ***	0,05 ± 0,07 ***	0,07 ± 0,11 ***				
	3	1,29 ± 0,53 *	1,41 ± 0,34 **	1,28 ± 0,31 **	0,00 ± 0,00	0,07 ± 0,10 ***	0,03 ± 0,06 ***	0,02 ± 0,05 ***				
	4	0,98 ± 0,14 **	1,55 ± 0,71 *x	1,13 ± 0,27 **	0,00 ± 0,00	0,04 ± 0,09 ***	0,05 ± 0,11 ***	0,07 ± 0,10 ***				
	5	1,16 ± 0,59 NS	1,81 ± 0,37 **	1,00 ± 0,17 *x	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,03 ± 0,06 ***				
	6	1,10 ± 0,12 **	2,04 ± 1,75 NS	1,46 ± 1,43 NS	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00				

Degré de significativité : \*x p < 0,05 , \*x p < 0,02 , \*\* p < 0,01 , \*\*\*: p < 0,001.

TABLEAU 3.4.2.1.B.: OCCUPATION DE DIFFERENTES ZONES DU BAC  
PAR DIFFERENTS GROUPE DE POISSONS

Fréquence et densité d'occupation de chacune des zones abritées et des zones en pleine eau pour chacun des groupes. Selon ces deux mesures, l'occupation des zones abritées et en pleine eau est respectivement supérieure et inférieure à ce qu'elle serait en cas d'équirépartition, à des degrés variables de signification.

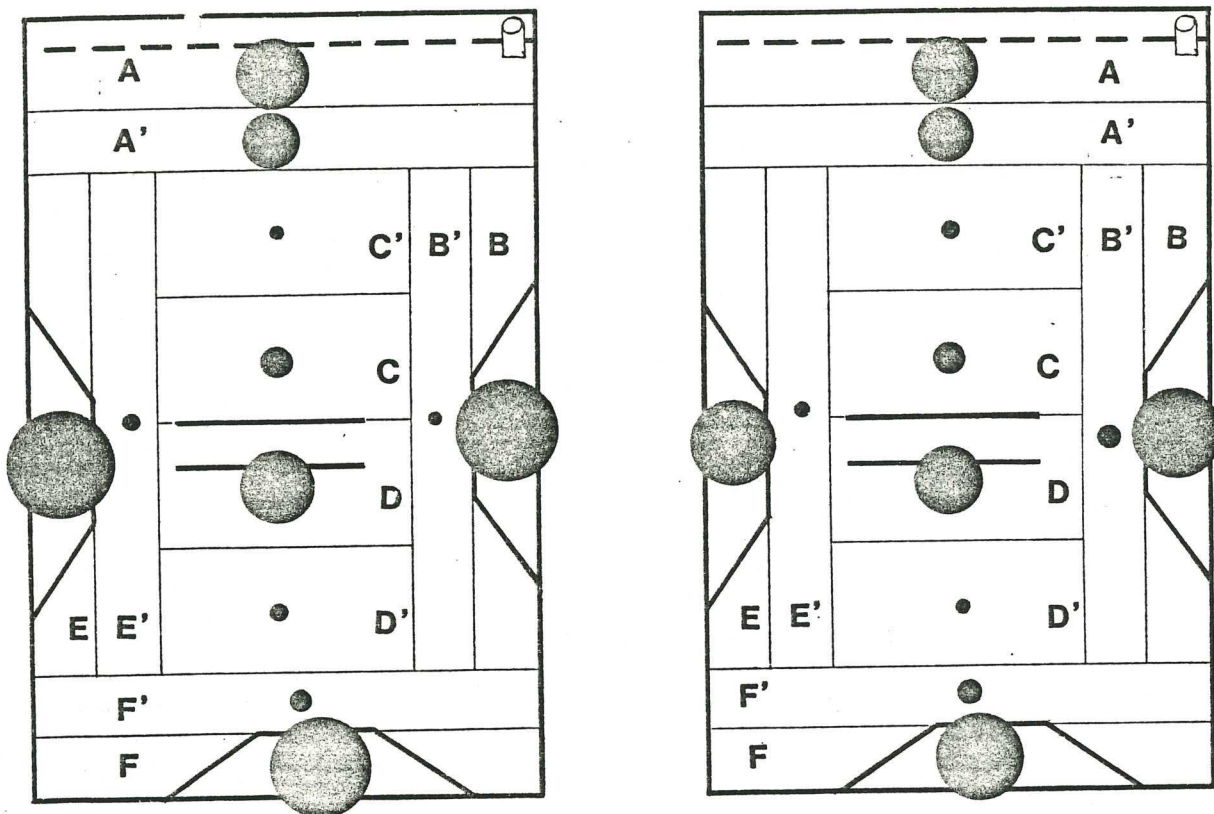


FIGURE 3.4.2.1. : FREQUENCE ET DENSITE D'OCCUPATION  
DES DIFFERENTES ZONES DU BAC EXPERIMENTAL

La surface des disques est proportionnelle: au nombre de poissons occupant la zone (Densité, à gauche), et au temps pendant lequel la zone est occupée (Fréquence, à droite).

poisson déloge un congénère de l'endroit où il s'est immobilisé pour s'y fixer aussitôt ("putsch"). Il n'y a pas de conflit apparent dans cette interaction, il s'agit plutôt d'un échange brusque de l'occupant d'une place, qui peut se poursuivre en cascade, un poisson délogé en délogeant un autre. Dans cette conformation, il est difficile de distinguer un poisson territorial des autres congénères, de déterminer si le comportement des autres poissons est lui-même territorial.

### 3.4.2. Mesures en bac expérimental

L'étude du groupement, des préférences spatiales et de leur évolution dans le temps a été effectuée dans un cadre expérimental permettant une quantification soutenue statistiquement.

#### 3.4.2.1. Abris et eau libre

Les six poissons ne se répartissent pas au hasard dans le bac. Les variations de répartition sont en rapport avec les catégories de zones (abritées, en eau libre, et les autres); ( $X^2$ ,  $p < 0,001$ ). Les zones abritées sont occupées plus souvent et par plus de poissons, et l'occupation des zones en eau libre présente une tendance inverse. Ces différences par rapport à une distribution théorique "aléatoire" sont significatives pour chacun des groupes de six poissons étudiés (voir tableau 3.4.2.1.A.); elles ne sont pas dues à une zone particulière de ces catégories de zones pour laquelle des valeurs extrêmes influeraient sur la catégorie entière; en effet, considérant les zones abritées et en eau libre une à une, dans chacun des groupes de poissons, la différence entre les valeurs mesurées et les valeurs théoriques d'équirépartition est

ZONES les plus occupées selon la FREQUENCE :				
GRUPE	1 <sup>re</sup>	2 <sup>e</sup>	3 <sup>e</sup>	4 <sup>e</sup>
1	B F		C' D	
2	B F		E	
3	B E F			
4	B D E F			
5	B E F			
6	B D E F			

ZONES les plus occupées selon la DENSITE :				
GRUPE	1 <sup>re</sup>	2 <sup>e</sup>	3 <sup>e</sup>	4 <sup>e</sup>
1	B F		C' D	
2	F	B	E	
3	B	E	F	
4	F	E	D B	
5	E	A	F	
6	E	F	D B	

TABLEAU 3.4.2.2.: VARIATIONS D'OCCUPATION DES DIFFERENTES ZONES

Zones du bac rangées suivant leurs fréquence et densité d'occupation, au cours de la première séance d'enregistrement de chaque groupe. Dans le cas où plusieurs zones sont ex-aequo, elles sont classées ensemble dans plusieurs rangs consécutifs. Les zones classées "1ères" dans l'ordre des densités, qui sont d'ailleurs toutes premières ex-aequo dans l'ordre des fréquences, sont appelées "zones préférentielles".

significative dans 40 cas sur 42 pour la fréquence d'occupation, et 35 cas sur 42 pour la densité d'occupation (voir tableau 3.4.2.1.B.).

### 3.4.2.2. Ordre des préférences spatiales pour les différentes zones du bac expérimental

Le comportement particulier des poissons en rapport avec les zones abritées nous conduit à examiner l'ordre d'attraction pour leur occupation. Cet examen est effectué au premier jour d'observation (suivant un minimum de 40 heures d'habituation au bac).

Une préférence pour les trois zones abritées apparaît dès la première séance d'observation.

\* Si on range les différentes zones selon leur fréquence d'occupation, on s'aperçoit que pour cinq des six groupes de six poissons observés, les trois zones abritées sont aussi les trois zones les plus souvent occupées. La zone la plus fréquemment occupée, par les six groupes de poissons, est la zone B qui est abritée et se trouve face à l'arrivée d'eau; les zones E ou F peuvent présenter des fréquences d'occupation aussi élevées.

\* Si l'on range les différentes zones selon la densité d'occupation, dans cinq groupes sur six, les deux zones les plus occupées comportent toujours un abri.

\* La zone occupée par le plus grand nombre de poissons (première dans l'ordre des densités décroissantes) est aussi l'une des plus fréquemment occupée (première dans l'ordre des fréquences décroissantes).

Ces résultats caractérisent, pour chacun des groupes, la zone préférentielle: la première dans l'ordre des densités décroissantes dès le premier jour d'observation. Cette zone, qui n'est pas toujours la même d'un groupe à l'autre, est toujours une zone abritée.

cours  
cas où  
siieurs  
s, qui  
sont

### 3.4.2.3. Comportement social dans le bac expérimental

Au milieu du groupe, le poisson est plus souvent actif que lorsqu'il est isolé. Ainsi, le nombre de périodes de 5 minutes durant lesquelles un poisson est constamment au repos au milieu de ses congénères est inférieur à celui du poisson seul dans le bac (Chi-deux,  $p < 0,05$ ). Les butts sont abondants, mais ils ne conduisent pas à des lésions apparentes comme celles observées sur des dyades de poissons. Dans le bac expérimental E, avec six poissons seulement, la situation avec un individu territorial et un groupement est moins évidente que dans les grands aquariums aménagés, elle se distingue moins nettement de la situation de stabilisation. Un individu à tendance territoriale se place souvent dans la zone abritée B, la plus éloignée de l'observateur, face à l'arrivée d'eau filtrée. Mais la tolérance de cet individu permet aux autres de se maintenir dans cette zone plusieurs minutes d'affilée, malgré des "butts" qui ne laissent pas de lésion visible. D'autre part, la cohésion du groupement des autres poissons est plus lâche (les individus s'en détachent et s'y rattachent facilement), et ce groupement ne se déplace presque jamais en bloc, mais plutôt par intermittence, d'abri en abri.

Pour déterminer dans quelle mesure l'occupant d'une zone abritée est seul, on ne prend pas en compte les relevés où elle est vide: pour chaque zone abritée, on calcule par séance le pourcentage de relevés où elle n'est occupée que par un seul poisson pour l'ensemble des relevés où elle est occupée (par un ou plusieurs poissons): ce pourcentage définit l'"occupation exclusive". L'étude des différentes zones abritées, à partir d'une moyenne sur les cinq jours d'observation, révèle (tableau 3.4.2.3.) que la zone B (la plus occupée



situation de l'occupant	zone abritée		
	B	E	F
seul	61%	33%	53%
à plusieurs	39%	67%	47%

TABLEAU 3.4.2.3. : EXCLUSIVITE DE L'OCCUPATION DES DIFFERENTES ZONE ABRITEES

Pourcentage des relevés où la zone abritée est principalement occupée: par un poisson seul par rapport à plusieurs poissons.

	zone la plus occupée		autres zones	
	fréquence	densité	fréquence	densité
augmentation	0%	0%	9%	64%
maintien	75%	0%	45%	0%
baisse	25%	100%	45%	36%

TABLEAU 3.4.2.4. : EVOLUTION DE L'OCCUPATION DES ZONES AU COURS DU TEMPS

Modification de la fréquence et de la densité d'occupation des zones abritées entre la première et la dernière séance d'observation (premier et cinquième jour): Variations pour la zone la plus occupée et les deux autres zones abritées. Pourcentages relatifs à la somme des zones ainsi distinguées, sur les six groupes.

au premier jour) est plus souvent occupée par un poisson seul que par un ensemble (chi-deux,  $p < 0,001$ ). La zone E par contre est plutôt occupée par un ensemble (chi-deux,  $p < 0,001$ ). La zone abritée F est intermédiaire.

3.4.2.4. Evolution au cours du temps de l'occupation des zones du bac expérimental.

La répartition des poissons dans l'aquarium évolue au cours des cinq jours d'observation. L'attraction pour les zones abritées ne disparaît pas, mais elle paraît moins forte avec l'habitué au bac expérimental.

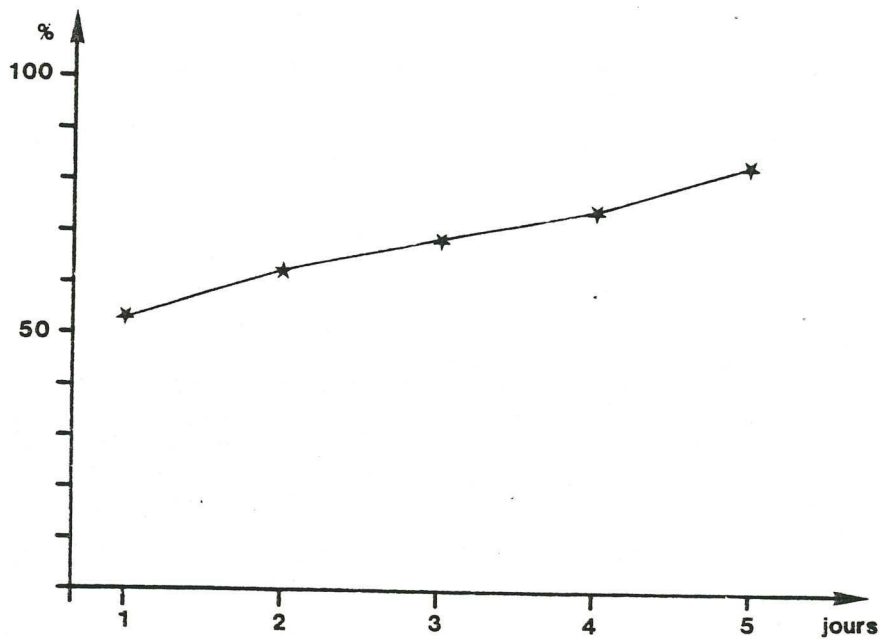
On a comparé l'occupation des zones au cinquième jour à celle du premier jour (tableau 3.4.2.4.):

\* Pour la zone préférentielle, la fréquence d'occupation est maintenue dans 75 % des cas (elle reste donc une place souvent occupée). Par contre sa densité d'occupation a baissé dans 100 % des cas. Cette baisse est significative sur la moyenne des groupes observés (test t,  $p < 0,05$ ); elle correspond au rejet par le poisson territorial du reste du groupe hors de cette zone préférentielle.

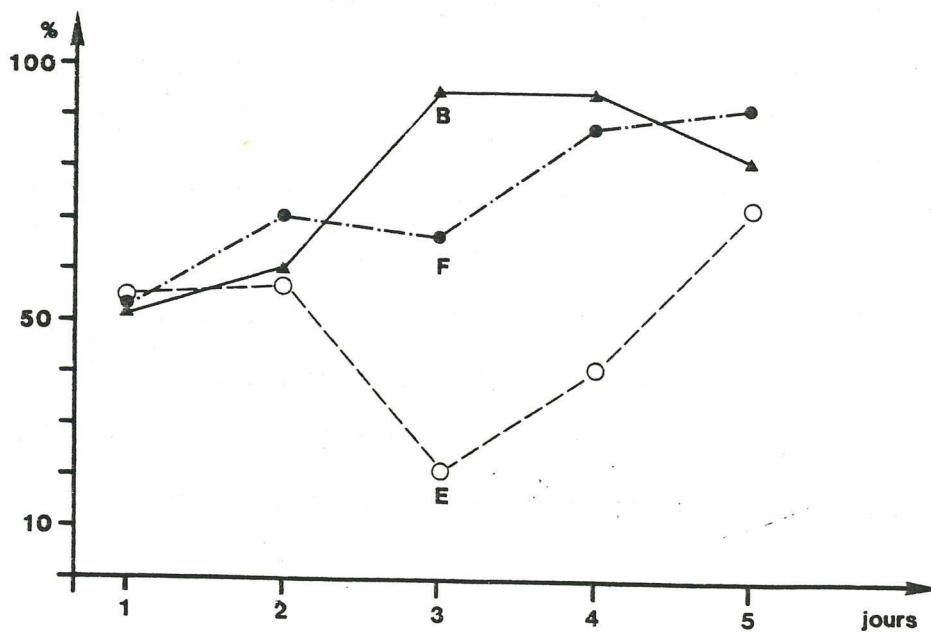
\* Pour les deux autres zones abritées (non préférentielles) considérées ensemble, la fréquence d'occupation présente une tendance non significative à la baisse, avec maintien de la densité moyenne. Ceci correspond en partie à une dispersion des poissons dans toutes les zones du bac.

Il ressort de ces résultats que les zones abritées restent, de façon générale fréquemment occupées; mais dans la zone préférentielle, le nombre moyen d'occupants chute en quelques jours.

FIGURE 3.4.2.5. : EVOLUTION DE L'OCCUPATION EXCLUSIVE DES ZONES ABRITEES



A : Pourcentage des relevés où les zones abritées sont occupées par un seul poisson (occupation exclusive). Moyennes par jour sur six groupes de six poissons.



B : Pourcentage d'occupation exclusive. Moyennes pour chacune des trois zones abritées B, E, F, sur six groupes de six poissons.

### 3.4.2.5. Groupement et dispersion

En un premier temps, le poisson le plus territorial a tendance à s'accaparer la cachette B, la cachette F, ou les deux, alors que le reste du groupe se réfugie dans la cachette E. Tous les poissons investissent ensuite progressivement le reste du bac en situation tranquille. Cette observation, qui explique le contraste dans le mode d'occupation des zones entre le premier et le cinquième jour nous a conduit à rechercher une évolution jour par jour de l'occupation exclusive. La moyenne sur les trois zones abritées des pourcentages d'occupation exclusive augmente d'un jour à l'autre (régression,  $p < 0.005$ ); ce résultat (figure 3.4.2.5.B.) indique que progressivement, l'occupant d'une zone abritée s'y retrouve seul, et confirme que la répartition des poissons évolue vers une plus grande dispersion au cours du temps. Cette évolution est différente pour chaque zone: si l'on considère chaque jour, pour chacune des zones abritées, le pourcentage d'occupation exclusive (figure 3.4.2.5.A.):

\* Pour les trois zones abritées, la situation est la même au premier jour d'observation: l'occupant y est seul un relevé sur deux (pourcentage d'occupation exclusive d'environ 50 % dans les trois zones).

\* Dans la zone B, le pourcentage augmente jusqu'au troisième jour, et reste élevé (entre 81 et 95 %) jusqu'au cinquième jour.

\* Dans la zone E, par contre, ce pourcentage descend à 21 % du premier au troisième jour, puis remonte jusqu'à 74 % au dernier jour.

\* La zone abritée F se trouve occupée par un poisson de plus en plus souvent seul: il y est dans 92 % des cas au cinquième et dernier jour.

### 3.4.3. Conclusion

L'observation d'ensembles de poissons, au nombre de six à plusieurs dizaines, placés dans divers contextes, a confirmé l'existence de relations sociales autres que l'agression. Ces relations impliquent: une reconnaissance individuelle (rejet social par exemple), des comportements de groupe (groupement, nage en file) et des interactions dyadiques au sein du groupe (putsch). Ces interactions permettent une prise en compte de l'ensemble du groupe comme sujet d'observation: le comportement global du groupe peut être défini sur la base de l'activité locomotrice et de la répartition spatiale (dispersion, agrégation); il progresse dans le temps.

durée de l'arrêt:	Poisson au repos :	isolé	dans un groupe quelconque	dans un groupe tranquille
	+ de 500 ms	nombre de cas observés	6/10	11/11
	fréquence d'occurrence	1.2 ± 2 fois/min	13.5 ± 4.6 fois/min	15.05 ± 17.3 fois/min
	durée de l'ii moyen > 500 ms	858.8 ± 361.1 ms (679)	2399.1 ± 1992 ms (2030)	997.29 ± 35.07 ms (936)
	durée des ii / durée de l'enreg.	1.2%	45.95%	33.02%
+ de 1000 ms	nbre de cas observés	3/10	11/11	10/11
	fréquence d'occurrence/min	0.25 ± 0.1	6.27 ± 3.66	5.8 ± 4.7
	durée entre 2 suspensions	240 s	9.6 s	5.27 s
	durée de l'ii moyen > 1000 ms	1968.8 ± 829.5 ms (1428)	4329.9 ± 4561.3 ms (3436)	4678.8 ± 10223.1 ms (1319)
	durée des ii / durée de l'enreg.	0.59%	38%	24.6%

TABLEAU 3.5.1.1.: EFFETS DES CONGENERES SUR LA FREQUENCE DES ARRETS D'ACTIVITE ELECTRIQUE.

Comparaison de la fréquence des arrêts dans l'activité électrique d'individus au repos: soit seuls dans un bac (isolés), soit au sein d'un groupe dont l'activité n'est pas prise en considération (quelconque), soit au sein d'un groupe tranquille.

Nombre de cas observés: nombre d'enregistrements comportant au moins un arrêt / nombre total d'enregistrements.

Durée de l'ii moyen: moyenne +/- écart-type entre poissons, (valeur entre parenthèses: médiane)

### 3.5. ACTIVITE ELECTRIQUE DANS UN GROUPE

Si l'activité de décharge électrique est un des vecteurs des interactions sociales, nous devons mettre en évidence :

- \* des interactions dans la rythmicité de décharge entre individus au sein du groupe
- \* des interactions entre la rythmicité d'un individu et celle du reste du groupe
- \* une activité électrique globale du groupe entier.

Pour cela nous avons observé:

- \* les modifications dans l'activité électrique d'un individu imposées par la présence du groupe;
- \* la différence dans l'activité électrique globale du groupe par rapport à la somme des activités électriques des éléments qui le constituent.

#### 3.5.1. Activité électrique d'un individu au repos dans un groupe

##### 3.5.1.1. Influence de la présence du groupe

L'activité électrique est en relation avec l'activité locomotrice; or, au milieu d'un groupe, le poisson est plus souvent actif que lorsqu'il est isolé (cf. section 3.4.2.3.). A travers l'activité locomotrice, le rythme de décharge de l'individu subit ainsi une influence indirecte de la présence du groupe. Pour déterminer une influence directe, nous avons étudié l'Activité Electrique Individuelle (AEI) de poissons (équipés) au repos au milieu d'un groupe; nous avons étudié des séquences de plusieurs dizaines de secondes sans tenir compte, en un premier temps, de l'activité locomotrice du reste du

groupe.

L'AEI du poisson au repos dans un groupe présente une abondance d'intervalles inter-impulsions (i-i) longs, supérieurs à 500 et à 1000 ms. Ces derniers peuvent être considérés comme des suspensions de l'activité électrique chez ce poisson, puisque comme indiqué sur le tableau 3.5.1.1., on ne trouve d'i-i supérieurs à une seconde qu'une fois toutes les 240 secondes chez les poissons seuls; de telles suspensions sont observées par contre toutes les 10 s en moyenne quand il est placé dans un groupe; dans ces conditions, la durée de ces suspensions semble aussi plus longue en moyenne, de sorte que leur somme représente plus du tiers du temps d'observation. Cependant, il est à remarquer que ces suspensions sont d'un ordre de grandeur inférieur à celles que l'on observe pour un poisson dans une dyade.

### 3.5.1.2. Influence de l'activité du groupe

La présence du groupe affecte l'activité électrique d'un poisson au repos. Les suspensions observées peuvent être déclenchées par une recrudescence des stimuli visuels, mécaniques, électriques... Quand le groupe est tranquille et le poisson équipé au repos, seuls les stimuli électriques présentent des changements; dans une telle situation "de référence", les suspensions de son AEI (i-i supérieurs à 500 ou à 1000 ms) sont aussi plus fréquentes que lorsque le poisson au repos est isolé dans le bac. Elles interviennent dans tous les cas: 11 poissons sur 11 (observés durant 20 s à 1 min) présentent des i-i supérieurs à 500 ms, et 10 d'entre eux des suspensions de plus de 1000 ms). En situation de référence, les suspensions supérieures à 1000 ms interviennent avec une fréquence analogue mais elles durent moins longtemps (Mann Whitney U



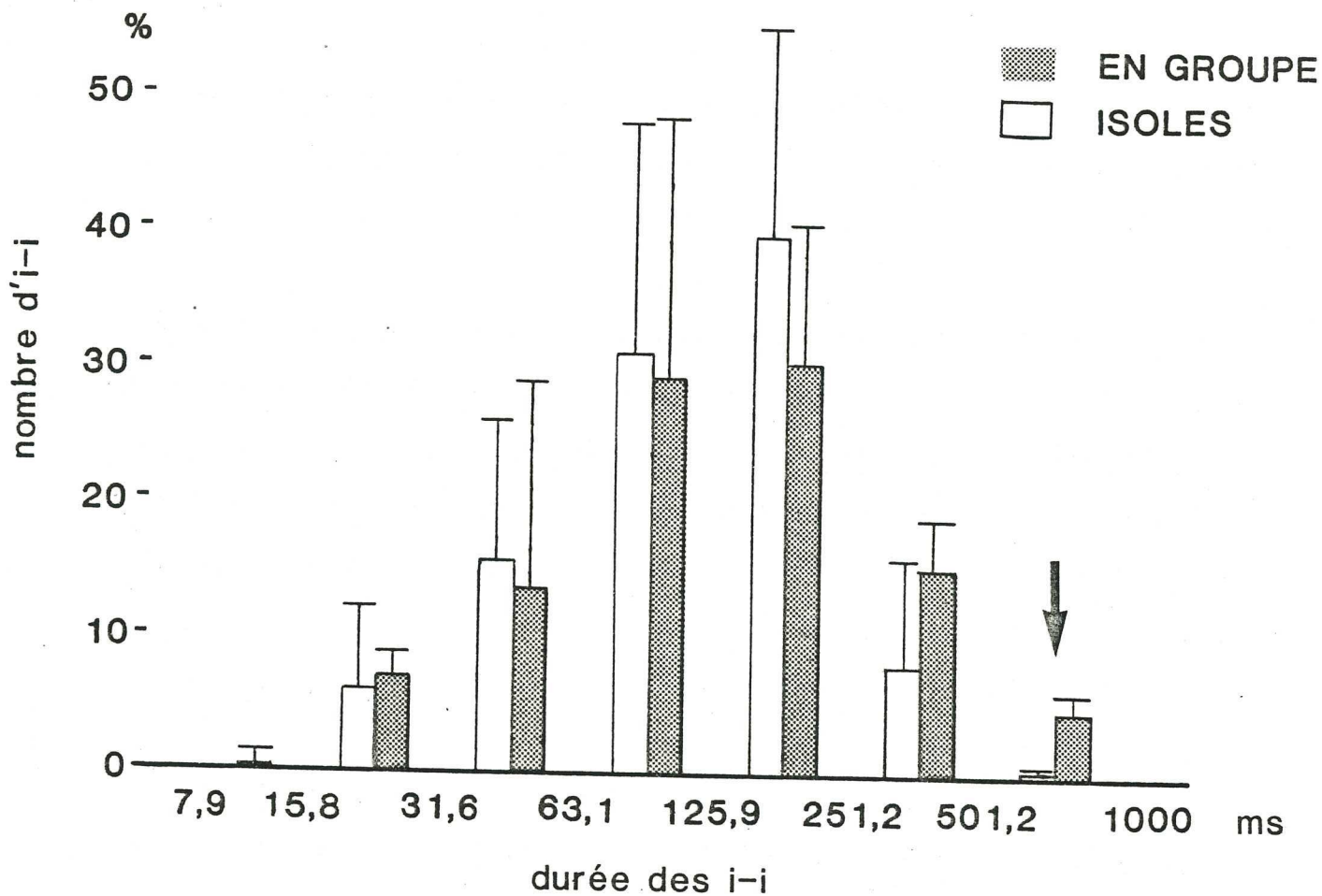


FIGURE 3.5.1.3. : DISTRIBUTION MOYENNE DES i-i D'UN POISSON AU REPOS  
COMPARAISON DES MOYENNES ENTRE INDIVIDUS ISOLES (BLANC) OU EN GROUPES  
(TRAME)

Flèche: classe d'i-i pour laquelle la différence est significative.

Abscisse : répartition en classes d'i-i suivant une progression géométrique

Ordonnée : nombre d'intervalles d'une séquence de 30 secondes, ramenée en pourcentage (moyenne sur 11 poissons).

test,  $p < 0,02$ ) que celles que l'on mesure quand l'activité locomotrice du groupe n'est pas prise en compte (contexte "quelconque"); de plus, leur somme totale ne représente plus qu' $1/4$  du temps d'observation (contre  $1/3$  dans un contexte quelconque). A cause de ces arrêts, la moyenne des i-i d'un poisson au repos au milieu d'un groupe tranquille est inférieure à celle d'un poisson au repos isolé (U test,  $p < 0,01$ ).

En conclusion, un groupe de poissons exerce une forte influence sur l'AEI d'un poisson au repos, provoquant des suspensions de plus de 0,5 s et de plus d'1 s. Ces suspensions sont moins nombreuses et moins longues lorsque le groupe est tranquille. Elles sont plus courtes que celles qui interviennent dans une paire de poissons.

#### 3.5.1.3. Ordre de grandeur des i-i

Afin de déterminer si ces intervalles de plus de 500 ms correspondent à un allongement général de la durée des i-i ou à l'apparition d'évènements d'une autre nature: les arrêts, on compare le pourcentage des i-i de différents ordres de grandeur pour des poissons au repos isolés ou en groupe (voir figure 3.5.1.3.). Des différences significatives n'apparaissent que pour les intervalles longs, entre 500 et 1000 ms, (U test,  $p < .001$ ), les i-i courts restant en proportions similaires dans les deux situations. Cette donnée indique qu'il ne s'agit pas d'un glissement de la durée des intervalles vers des valeurs plus grandes (allongement général des i-i), mais plutôt de suspensions momentanées de l'activité, se traduisant par l'apparition d'intervalles de longue durée.

refaire fiches

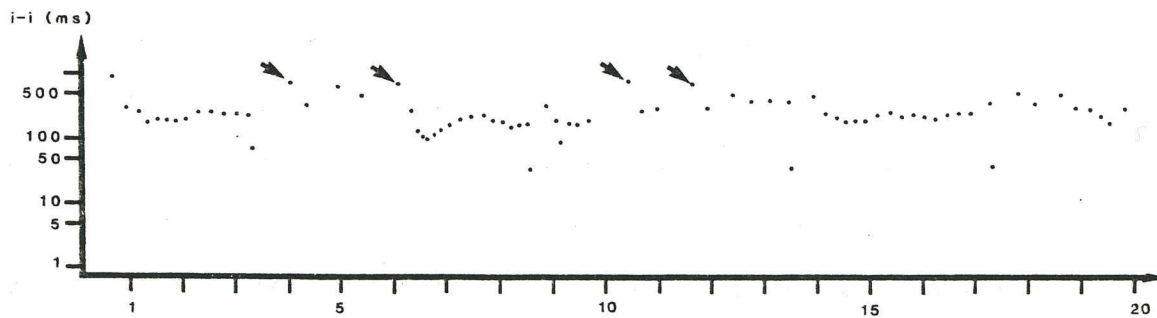
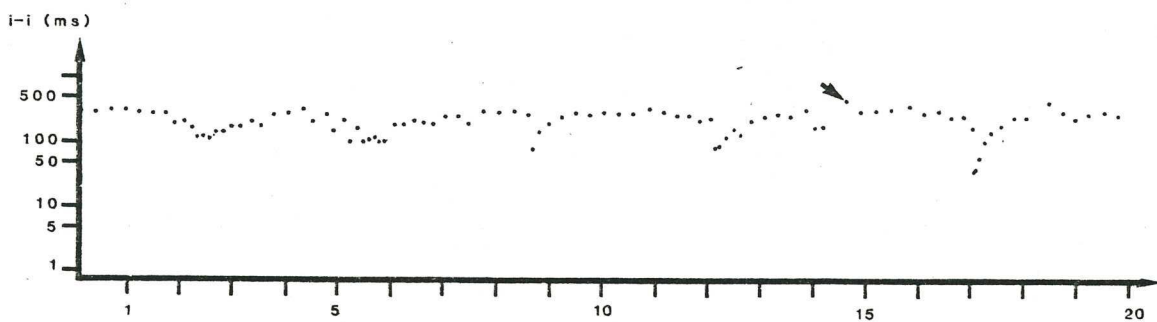
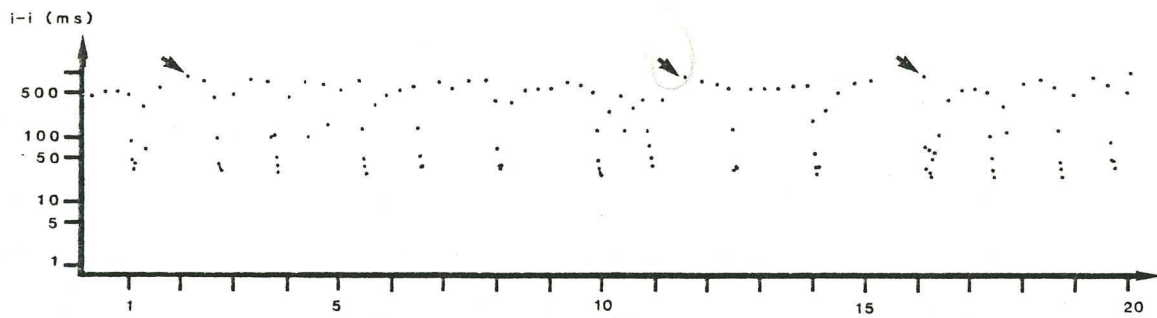


FIGURE 3.5.1.4.A. : ACTIVITES ELECTRIQUES INDIVIDUELLES (AEI)  
DE POISSONS EN GROUPE  
(Exemples de représentations séquentielles.)

Abscisse : temps en secondes (date des impulsions)  
Ordonnée (logarithmique) : durée de l'intervalle séparant  
une impulsion de la précédente (i-i), en millisecondes.

Remarquer les suspensions (flèches), et la faible stéréotypie dans  
l'exemple du bas.

#### 3.5.1.4. Organisation séquentielle

Dans la mesure où des interactions existent entre les décharges des poissons mis en présence, même sans changements d'activité locomotrice, les patterns observés sur les poissons seuls sont-ils maintenus ? Nous avons comparé l'AEI de poissons isolés au repos à celle de poissons en groupe en situation de référence. Les séquences correspondant à cette situation sont relativement courtes (40 secondes au lieu de 500), et la comparaison aux données obtenues sur l'individu isolé est délicate.

L'observation des représentations séquentielles laisse apparaître une stéréotypie, c'est à dire des répétitions dans l'ordre des variations entre *i-i* successifs, pour la plupart des poissons (figure 3.5.1.4.A., à droite). La comparaison du rythme de décharge des poissons au repos par rapport à un rythme théorique "aléatoire" a été effectuée sur la base des fréquences de différentes combinaisons de 1 à 6 progressions (+ et -) entre *i-i* successifs (figure 3.5.1.4.B.). L'activité électrique de poissons en groupe, au repos, a été comparée à des séquences analogues de poissons isolés au repos. Le test du  $\chi^2$  montre que le rythme de décharge des poissons au repos dans un groupe tranquille, estimé sur de telles séquences, n'est pas "aléatoire" pour 12 poissons sur 15 ( $P < 0,05$ ) (10 sur 10 pour les poissons isolés). Cette différence par rapport à un rythme "aléatoire" n'est pas significative pour tous les types de combinaison; le test du  $\chi^2$  n'indique pas de différence dans la distribution des monogrammes (IP = 1) par rapport à une distribution "aléatoire" (même remarque pour le poisson isolé, dans des séquences aussi courtes); la différence est significative pour les trigrammes (IP = 3) dans 11

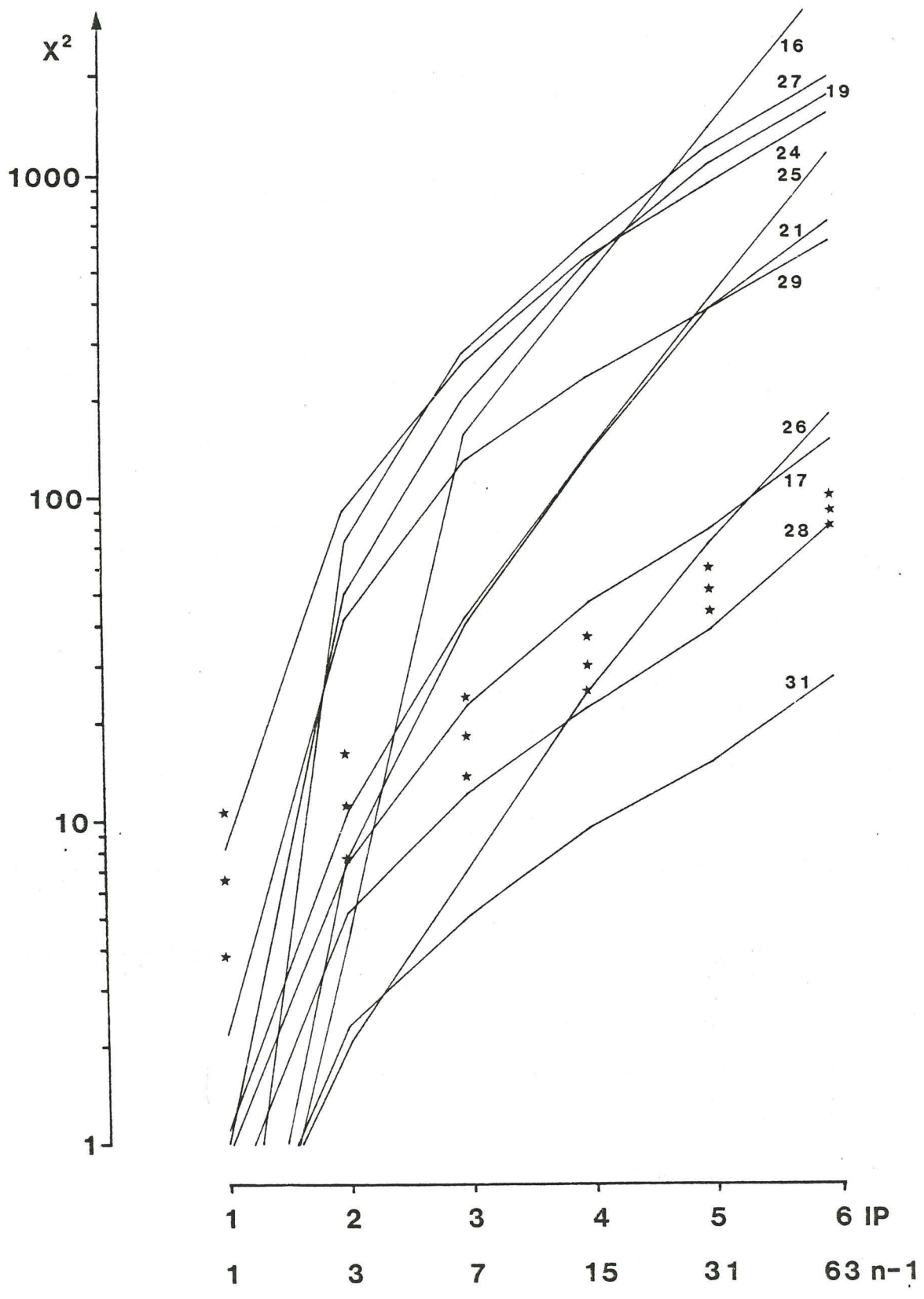


FIGURE 3.5.1.4.B. : POSITION DES RYTHMES DE DECHARGE ENREGISTRES  
PAR RAPPORT A UN RYTHME ALEATOIRE (POISSONS EN GROUPE)

A gauche, poisson isolé au repos;  
à droite, poisson au repos dans un groupe tranquille.

abscisse :  $\underline{IP}$  = nombre de variations (+/-) dans une combinaison  
 $\underline{n-1}$  = degré de liberté, c'est à dire nombre de combinaisons  
possibles - 1.

ordonnée :  $\chi^2$  général entre la fréquence théorique et la fréquence  
observée dans l'apparition des combinaisons.

Les étoiles indiquent la limite de signification selon le test du Chi-deux  
( $p < 0,05$ ).

Le nombre affectant chaque courbe identifie le poisson.

cas sur 15 (11 sur 11 pour le poisson isolé). De façon générale, le "parallélisme" des courbes des X2 en fonction de IP ( $2 \leq IP \leq 6$ ), observé sur des enregistrements prolongés de poissons isolés, n'est pas observable pour ces échantillons de 200 i-i.

Les 4 combinaisons caractéristiques ont été répertoriées pour les AEI de poissons au repos dans des groupes tranquilles. Les résultats obtenus sont comparables à ceux obtenus sur les poissons isolés.

\* Les tetragrammes symétriques sont en proportions équivalentes entre eux (ajustement à la bissectrice). La fréquence d'apparition de certaines combinaisons varie beaucoup d'un poisson à l'autre, et pour certains individus elle est 3 à 10 fois plus grande que pour un congénère.

\* Les deux hexagrammes d'alternance symétrique sont en proportion équivalente, par contre les hexagrammes d'accélération/décélération (correspondant aux brèves augmentations de fréquence ou bouffées) sont toujours beaucoup plus nombreux que leurs symétriques (décélération/accélération); cette dissymétrie est en outre plus apparente chez les poissons pour qui ces combinaisons de variation momentanée sont plus fréquentes (bouffées).

Des stéréotypies d'AEI existant pour des poissons au repos existent donc (au moins en partie) aussi chez les poissons en groupe (tranquille); cependant, la durée des séquences durant lesquelles le poisson équipé est au repos dans un groupe tranquille est trop courte pour permettre de caractériser les combinaisons caractéristiques, comme cela a pu être effectué pour les individus au repos isolés.

### 3.5.2. Interactions électriques entre individus dans le groupe

Nous avons recherché au sein du groupe les deux types de réponses caractéristiques des interactions entre deux poissons: la réponse d'arrêt et la réponse écho.

#### 3.5.2.1. Activité électrique du groupe entier

Avec les électrodes fixes, nous enregistrons les activités électriques de tous les poissons indifféremment. L'activité électrique globale (AEG) qui émane du groupe entier contient les impulsions de tous les poissons, mais les *i-i* qui la composent sont en grande partie limités par des impulsions de poissons différents. Certains *i-i* peuvent représenter la latence préférentielle entre les impulsions de deux poissons. Cette latence peut elle-même être marquée par les impulsions interposées d'un même poisson.

#### 3.5.2.2. Réponse écho

##### 3.5.2.2.1. Données antérieures

La réponse écho a été mentionnée dans le répertoire des mormyres en dyades, par laquelle un individu suit la décharge d'un congénère en plaçant ses impulsions à une latence presque constante. En contexte social, on assisterait donc à l'apparition d'*i-i* hybrides entre 9 et 14 ms, en proportion importante. Plusieurs modèles ont été proposés pour l'apparition de cette interaction dans un groupe. Par exemple, l'un des poissons pourrait imposer le rythme, et les autres répondre par un écho de concert. Si tel était le cas, les histogrammes



Cette page 49 est mal placée

Les quatre paires d'électrodes permettent de constituer deux jeux (croisés) de mesure différentielle: une paire d'électrodes (munies de résistances) constitue un pôle différentiel, et la paire située au coin opposé constitue l'autre pôle d'un même jeu de mesure: ainsi, e1-e2 (pôle 1+) contre e5-e6 (pôle 1-) forment un jeu de mesure différentielle a1, et e3-e4 (2+) contre e7-e8 (2-) forment le deuxième jeu a2. Comme il apparaît dans la figure 2.8.1.1.B, cas Y, a1, l'amplitude du signal recueilli par un jeu d'électrodes différentiel est nulle quand ses deux pôles sont situés sur une isopotentielle. Les plans des deux jeux se croisent donc dans le bac, afin de recueillir un signal sur au moins l'un des jeux si la mesure est nulle sur l'autre.

Pour chacun de ces deux jeux, le signal résultant est amplifié (Preamplifier 8119, Palmer) puis filtré (50 Hz), et redressé à l'aide d'une diode. Les signaux résultants (amplifiés, filtrés, redressés) provenant des deux jeux d'électrodes sont ensuite sommés. La somme des signaux ainsi redressés n'est jamais nulle, même lorsque les deux jeux captent le signal avec des polarités opposées (voir figure 2.8.1.1.B, cas Z, b). Le signal-somme est envoyé dans un générateur de chocs carrés (Pulse Generator Type 161, Tektronix). Celui-ci répond par un choc carré constant, quel que soit la forme et l'amplitude du signal-somme, qui dépasse toujours un seuil de déclenchement contrôlé sur un oscilloscope à deux entrées (564B, Tektronix).

L'activité électrique du groupe est ainsi représentée par une suite d'impulsions standardisées correspondant à chacune des décharges de chacun des poissons du groupe. Ces impulsions sont enregistrées sur l'une des pistes d'un magnétophone multicanal (Tandberg TIR 115). Le rythme de décharge, reproduit sous cette forme, est transmis à l'ordinateur pour analyse.

AC E

poisson  
(2+ ;montage  
n; a  
n forme

### 3.5.2. Interactions électriques entre individus dans le groupe

Nous avons recherché au sein du groupe les deux types de réponses caractéristiques des interactions entre deux poissons: la réponse d'arrêt et la réponse écho.

#### 3.5.2.1. Activité électrique du groupe entier

Avec les électrodes fixes, nous enregistrons les activités électriques de tous les poissons indifféremment. L'activité électrique globale (AEG) qui émane du groupe entier contient les impulsions de tous les poissons, mais les *i-i* qui la composent sont en grande partie limités par des impulsions de poissons différents. Certains *i-i* peuvent représenter la latence préférentielle entre les impulsions de deux poissons. Cette latence peut elle-même être marquée par les impulsions interposées d'un même poisson.

#### 3.5.2.2. Réponse écho

##### 3.5.2.2.1. Données antérieures

La réponse écho a été mentionnée dans le répertoire des mormyres en dyades, par laquelle un individu suit la décharge d'un congénère en plaçant ses impulsions à une latence presque constante. En contexte social, on assisterait donc à l'apparition d'*i-i* hybrides entre 9 et 14 ms, en proportion importante. Plusieurs modèles ont été proposés pour l'apparition de cette interaction dans un groupe. Par exemple, l'un des poissons pourrait imposer le rythme, et les autres répondre par un écho de concert. Si tel était le cas, les histogrammes

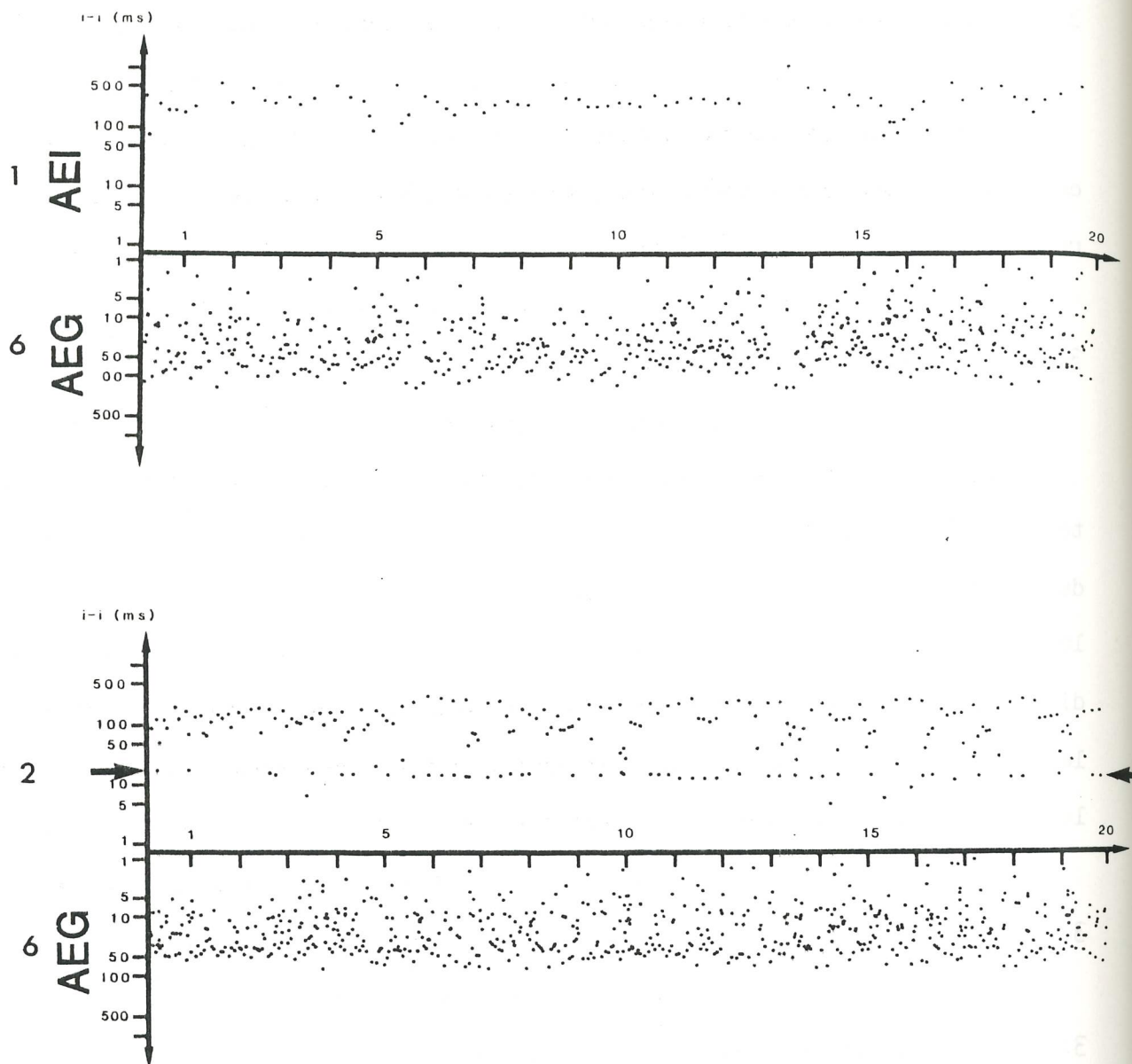


FIGURE 3.5.2.2. : REPONSE ECHO  
(Histogrammes séquentiels)

Flèches: latence préférentielle

Abscisse : temps en secondes

Ordonnée : durée des i-i en ms

vers le bas : groupe de six poissons (AEG)

vers le haut, en haut : un poisson dans le groupe de six (AEI)

en bas : deux poissons dans le groupe de six

d'AEG révéleraient une abondance d'intervalles aux alentours de 9 ms traduisant la réponse écho la plus rapide, et une très grande abondance d'intervalles très courts, séparant les réponses quasi-simultanées de tous les autres poissons. Cependant, d'après Serrier (1982), la réponse écho est favorisée à une distance limitée entre le mormyre qui l'effectue et son stimulus. Les réponses écho pourraient se succéder de proche en proche, permettant à tous les individus d'émettre à tour de rôle, les décharges du premier poisson pouvant même faire écho au dernier! Un tel type d'organisation conduirait à une très haute abondance d'intervalles de 9 à 14 ms séparant les échos successifs.

#### 3.5.2.2.2. Existence

L'observation des histogrammes de distribution obtenus à partir des enregistrements de l'activité électrique globale du groupe (AEG) n'a confirmé aucune de ces hypothèses. Un enregistrement de paires de poissons par réglage du seuil (voir section 2.1.2.6.) a été effectué dans la situation particulière où les poissons étaient tranquilles depuis plus de 10 minutes, et l'individu équipé se trouvait à 5 cm d'un deuxième et à plus de 15 cm du reste du groupe. Le résultat est indiqué figure 3.5.2.2.. Il montre l'existence d'une forte proportion d'i-i entre 10 et 13 ms, donc inférieurs à l'i-i minimum produit par un seul poisson dans ces conditions. Ces i-i hybrides représentent 17 % du total de la séquence. L'un des poissons concernés, enregistré seul dans le même contexte présentait une AEI assez peu organisée, alors que l'enregistrement de la paire suggère la présence de bouffées; on peut penser que ce premier individu répondait à l'autre, qui maintenait une décharge plus structurée. Dans ce cas, pour le premier poisson, ces réponses constituent plus du tiers de l'activité électrique. Pour cette séquence précise,

l'abondance d'i-i entre 10 et 13 ms est difficilement observable sur la représentation séquentielle de l'AEG. Elle apparaît sur la représentation séquentielle de l'AEG-I dans d'autres séquences, comme celle du premier exemple de la figure 3.5.2.3.B.. Ce type d'interaction se présente de façon occasionnelle; il ne nous a pas été possible de déterminer dans quelles conditions et à quelle fréquence elle intervenait; ces observations ont montré qu'elle peut intervenir pour une dyade placée dans un contexte social plus large.

### 3.5.2.3. Réponse d'arrêt

#### 3.5.2.3.1. Présentation

Les suspensions de l'AEI d'un poisson au milieu d'un groupe sont moins nombreuses lorsque le groupe est tranquille (section 3.5.1.2.); les périodes d'excitation favoriseraient donc les suspensions. En effet, l'utilisation d'un casque "stéréophonique" permettant de discriminer 1- l'AEI de l'individu équipé de l'électrode individuelle, et 2- l'Activité Electrique Globale (AEG) du Groupe dont il fait partie, révèle que:

\* D'une part, une augmentation d'activité locomotrice d'un individu reste associée à une augmentation de son activité électrique, c'est à dire à un raccourcissement et une régularisation des i-i.

\* D'autre part, cette augmentation d'AEI de l'un des poissons est accompagnée d'un silence des autres poissons

Afin d'évaluer ce phénomène de façon méthodique, nous avons échantillonné des séquences de 30 secondes au cours desquelles les poissons sont tranquilles,

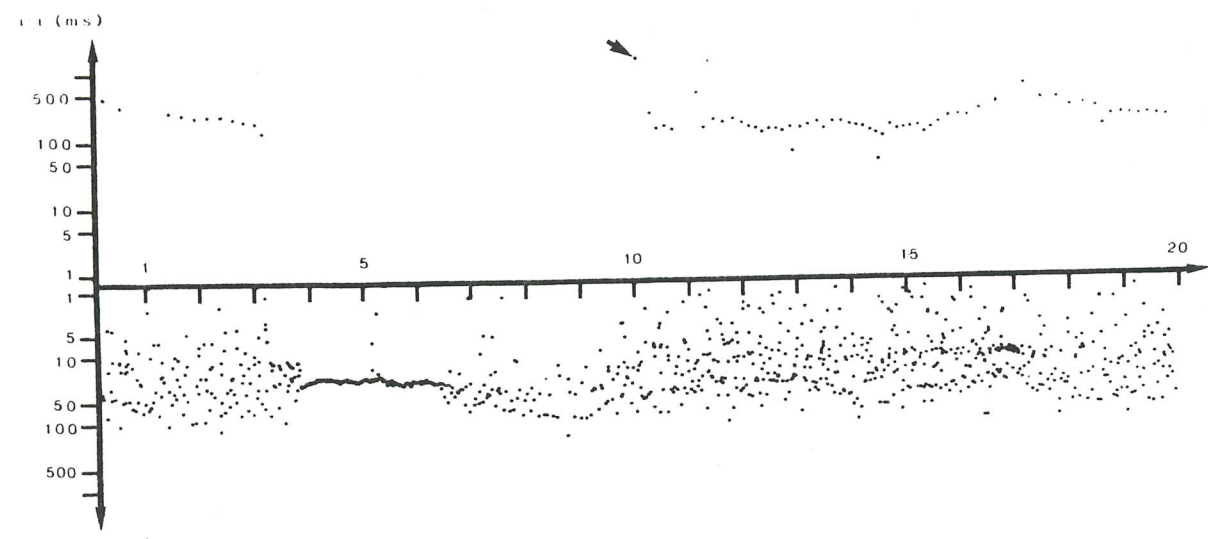
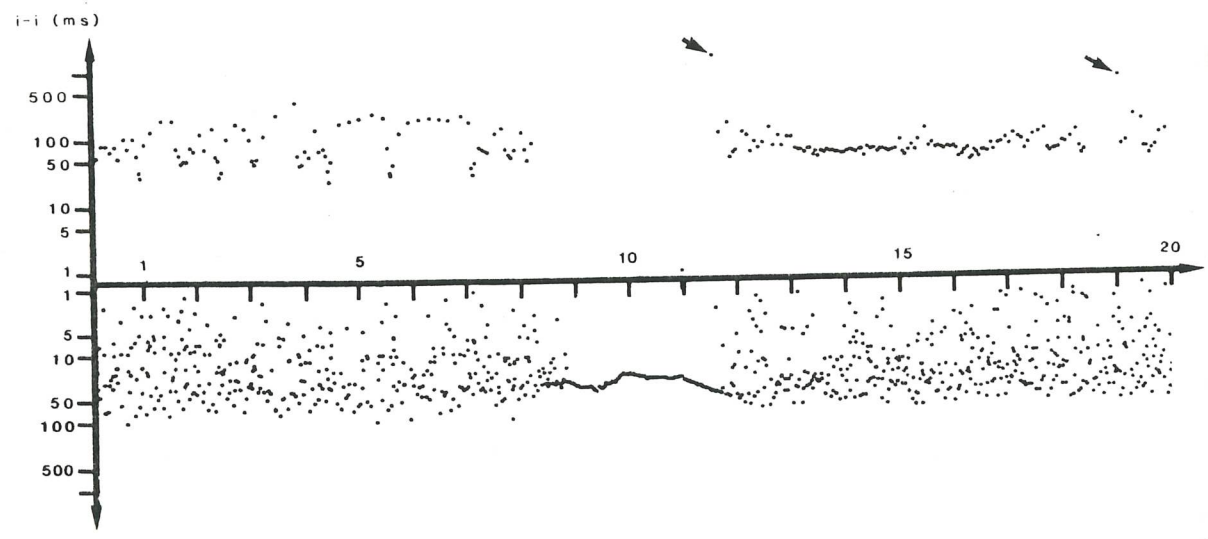
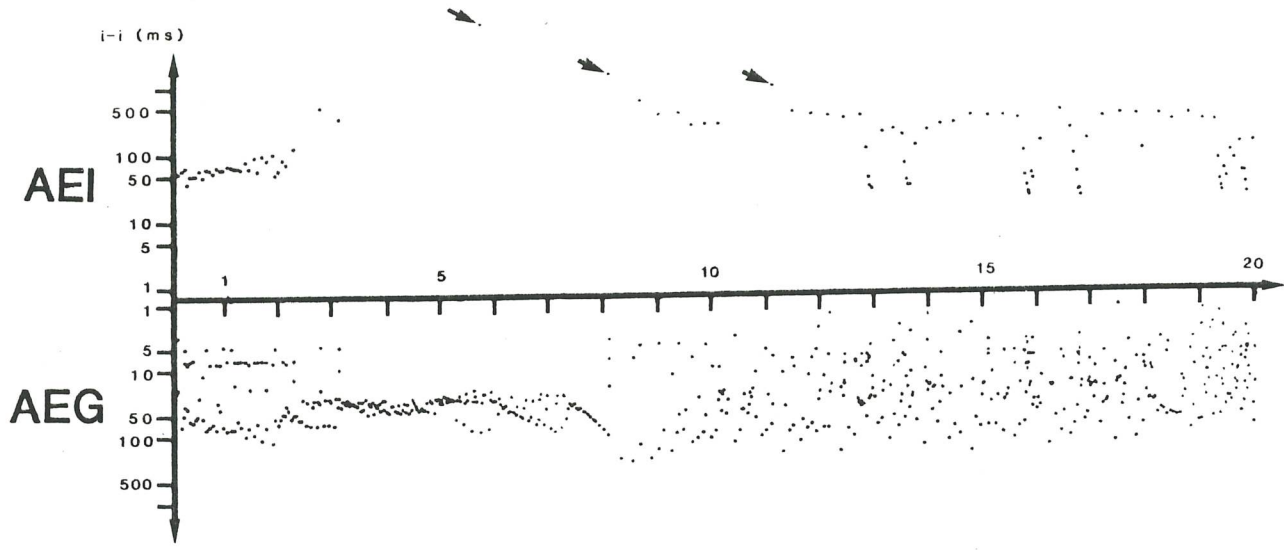


FIGURE 3.5.2.3.2: SUSPENSIONS DE L'AEI D'UN INDIVIDU  
AU MOMENT OU UN CONGENERE AUGMENTE SON ACTIVITE  
(représentations séquentielles semi-log).

flèches : suspensions d'activité électrique

Abscisse : temps en secondes

Ordonnée : durée des i-i en ms

vers le haut : 1 poisson dans un groupe (AEI)

vers le bas : groupe de 6 poissons simultanément (AEG)

dans la fenêtre/hors fenêtre

poisson I	arrêt AEI		AEG-I			
	durée (s)		moyenne $i-i$	écart-type		
12	1,5	> 1,4	36,3	> 31,9	17,2	< 24,3
2	9,6	> 3,9	20,9	< 30,9	12,0	< 24,3
3	3,5	< 7,8	20,9	< 21,3	13,4	> 23,1
4	7,0	> 2,7	26,0	26,0	17,5	< 18,5
5	3,4	< 6,4	26,8	> 21,8	6,6	< 15,5
6	3,7	> 1,2	23,3	< 29,7	10,3	< 21,9
7	0,7	> 0,6	23,3	< 24,5	8,7	< 18,2
8	5,0	> 1,0	34,3	< 39,9	13,9	< 30,7
9	1,3	> 1,3	26,3	< 30,9	21,1	< 25,0
10	1,8	> 0,6	28,1	< 34,0	9,7	< 18,7
13	5,5	> 3,6	45,5	< 68,2	47,7	< 48,7

TABLEAU 3.5.2.3.2.: RELATIONS TEMPORELLES ENTRE UNE AUGMENTATION D'ACTIVITE LOCOMOTRICE D'UN POISSON APPARTENANT A UN GROUPE DE SIX, LES ARRETS D'ACTIVITE ELECTRIQUE D'UN AUTRE INDIVIDU DU GROUPE (EQUIPE D'UNE ELECTRODE) ET UNE REGULARISATION DE L'ACTIVITE ELECTRIQUE DE L'ENSEMBLE DU GROUPE

Comparaison, sur 10 cas, entre une fenêtre de 10 secondes durant laquelle un individu Q augmente son activité locomotrice) et le reste d'une séquence de 30 secondes, pour:

- durée en secondes du plus long intervalle inter-impulsion ( $i-i$ ) de l'individu I équipé d'une électrode individuelle (durée (s));
- durée moyenne en millisecondes des  $i-i$  du reste du groupe, auquel appartient Q, celui qui modifie son activité locomotrice (moyenne  $i-i$ );
- écart-type des  $i-i$  du reste du groupe (écart-type).

AEI: activité électrique de l'individu I;

AEG-I: activité électrique du reste du groupe.



et puis l'un d'entre eux (poisson quelconque "Q") augmente pour quelques secondes son activité locomotrice; nous plaçons cette augmentation dans une fenêtre de 10 secondes. Ces enregistrements sont été obtenus à partir des six poissons d'un même groupe et à partir d'un poisson de chacun des cinq autres groupes.

### 3.5.2.3.2. Modification de l'activité électrique d'un individu (AEI)

Dix cas sur onze (les 6 poissons du même groupe et dans 5 groupes sur 6) montrent, sur les diagrammes séquentiels, une régularisation de l'AEG, accompagnée d'une suspension de l'AEI du poisson équipé. Ce dernier, le poisson "I", ne modifie pas son activité locomotrice. Des exemples sont présentés figure 3.5.2.3.2.. Ces observations ont pu être confirmées par le calcul (voir tableau 3.5.2.3.2.). Dans la fenêtre temporelle dans laquelle un poisson "Q" du groupe augmente son activité locomotrice, l'i-i moyen de l'AEG diminue (dans 7 cas sur 11). Simultanément, l'i-i moyen de l'AEI s'allonge (dans 10 cas sur 11,  $p < 0,01$ ); Dans l'AEI, l'i-i le plus long de la séquence de 30 secondes se trouve dans la fenêtre de 10 secondes où "Q" augmente son activité locomotrice, dans 9 cas sur 11 ( $p < 0,05$ ). Dans 11 cas sur 11 ( $p < 0,001$ ), la déviation standard des i-i de l'AEG est plus faible durant l'i-i le plus long de l'AEI dans la fenêtre que durant l'i-i le plus long de la séquence contexte hors-fenêtre.

Ainsi, lorsqu'un de ses congénères ("Q") du groupe augmente son activité (fenêtre), les impulsions du poisson ("I") ont tendance à s'espacer, amenant à des suspensions plus longues que dans une situation calme. Ces suspensions plus longues interviennent au moment où l'AEG (dûe en partie à Q) se régularise.

et puis l'un d'entre eux (poisson quelconque "Q") augmente pour quelques secondes son activité locomotrice; nous plaçons cette augmentation dans une fenêtre de 10 secondes. Ces enregistrements sont été obtenus à partir des six poissons d'un même groupe et à partir d'un poisson de chacun des cinq autres groupes.

### 3.5.2.3.2. Modification de l'activité électrique d'un individu (AEI)

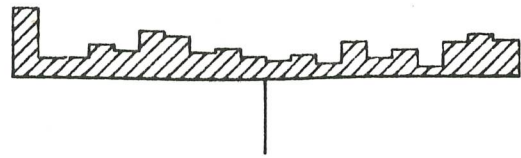
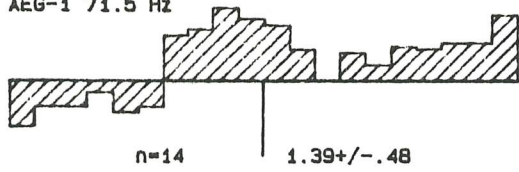
Dix cas sur onze (les 6 poissons du même groupe et dans 5 groupes sur 6) montrent, sur les diagrammes séquentiels, une régularisation de l'AEG, accompagnée d'une suspension de l'AEI du poisson équipé. Ce dernier, le poisson "I", ne modifie pas son activité locomotrice. Des exemples sont présentés figure 3.5.2.3.2.. Ces observations ont pu être confirmées par le calcul (voir tableau 3.5.2.3.2.). Dans la fenêtre temporelle dans laquelle un poisson "Q" du groupe augmente son activité locomotrice, l'i-i moyen de l'AEG diminue (dans 7 cas sur 11). Simultanément, l'i-i moyen de l'AEI s'allonge (dans 10 cas sur 11,  $p < 0,01$ ); Dans l'AEI, l'i-i le plus long de la séquence de 30 secondes se trouve dans la fenêtre de 10 secondes où "Q" augmente son activité locomotrice, dans 9 cas sur 11 ( $p < 0,05$ ). Dans 11 cas sur 11 ( $p < 0,001$ ), la déviation standard des i-i de l'AEG est plus faible durant l'i-i le plus long de l'AEI dans la fenêtre que durant l'i-i le plus long de la séquence contexte hors-fenêtre.

Ainsi, lorsqu'un de ses congénères ("Q") du groupe augmente son activité (fenêtre), les impulsions du poisson ("I") ont tendance à s'espacer, amenant à des suspensions plus longues que dans une situation calme. Ces suspensions plus longues interviennent au moment où l'AEG (dûe en partie à Q) se régularise.

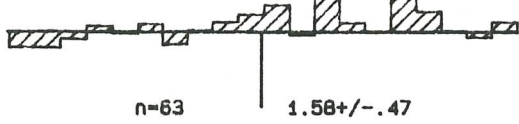
debut de l'arret

fin de l'arret

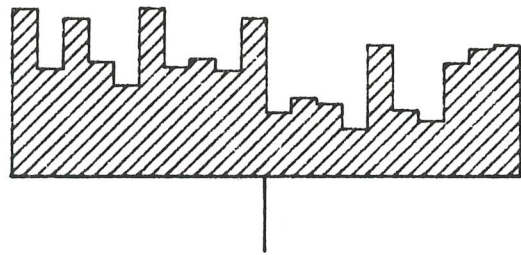
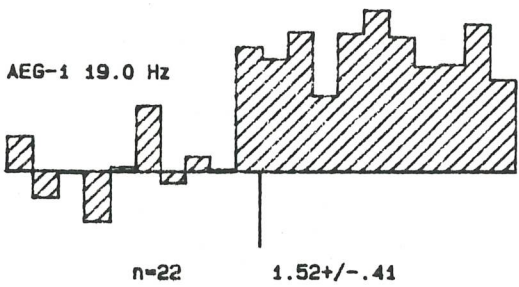
AEG-1 71.5 Hz



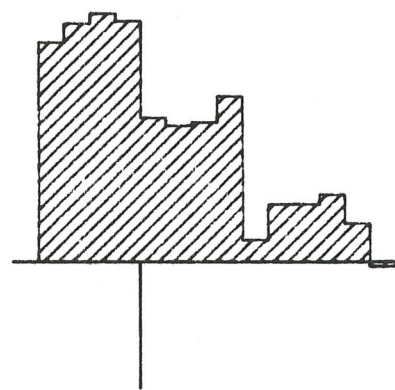
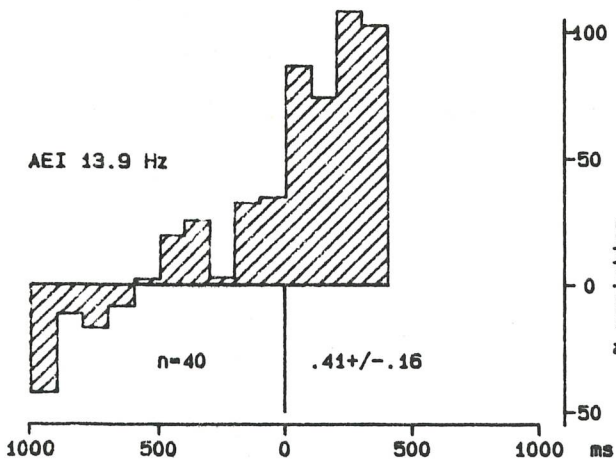
AEG-1 32.0 Hz



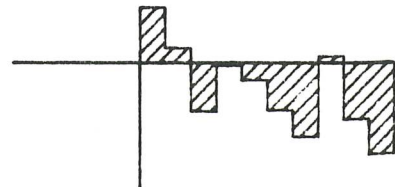
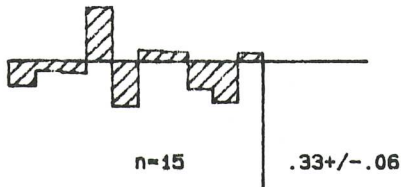
AEG-1 19.0 Hz



AEI 13.9 Hz



AEG 19.1 Hz



AEG 52.2 Hz

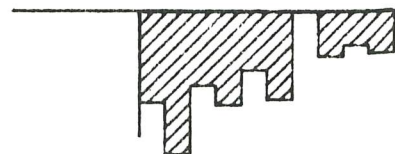
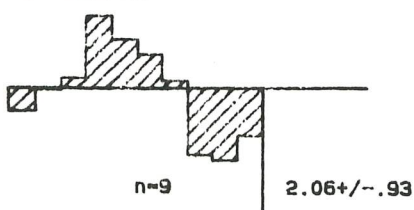


FIGURE 3.5.2.3.3. : FREQUENCES DES IMPULSIONS AU MOMENT DES ARRETS  
Histogrammes des variations (en pourcentage) de la fréquence des impulsions par rapport à la fréquence moyenne précédant l'arrêt d'un ou plusieurs autres poissons.

Fréquence moyenne de référence: calculée entre 1100 et 100 ms avant le début de l'arrêt. Moyennages sur des séquences centrées sur le début (à gauche) et la fin (à droite) de l'arrêt.

En haut:

Centrage sur les arrêts de l'activité électrique de l'individu (AEI);

Durée des arrêts: 1000 à 2000 ms;

Trois séries de mesure selon la fréquence moyenne des impulsions de l'Activité Electrique du reste du Groupe (AEG-I): élevée, moyenne, basse;

Variations de fréquence d'impulsions d'AEG-I dans les 1000 ms qui précèdent et qui suivent le début et la fin de l'arrêt d'AEI.

Au milieu:

Centrage sur les arrêts de l'AEG-I;

Durée des arrêts: 250 à 500 ms;

Variations de fréquence impulsions d'AEI dans les 1000 ms qui précèdent le début et qui suivent la fin de l'arrêt, et des 500 ms suivant le début et précédant la fin de l'arrêt.

En bas:

Centrage sur les arrêts de l'AEG totale;

Durée des arrêts: 250 à 500 ms;

Variations de fréquence impulsions dans les 1000 ms qui précèdent et qui suivent l'arrêt.

### 3.5.2.3.3. Stimulus déclencheur de l'arrêt

Pour déterminer quel changement d'AEG-I était à l'origine de l'arrêt d'AEF, nous avons régularisé dans 20 séquences concernant chacune un individu équipé différent, répartis dans les six groupes, les arrêts de l'AEI supérieurs à une seconde. La fréquence d'AEG étant très variable, les séquences ont été classées en trois catégories: selon la fréquence moyenne d'AEG dans la seconde qui précède l'arrêt d'AEI.

L'évolution de la fréquence de décharge de l'AEG avant et après le début et la fin de l'arrêt a été suivie par tranches de 100 ms. Les données cumulées, présentées figure 3.5.2.3.3., indiquent dans les trois catégories, que l'arrêt débute au cours d'une augmentation de fréquence de décharge.

N.B. Un arrêt est un intervalle prolongé entre deux impulsions successives; le stimulus provoquant l'arrêt, c.à.d. qui prolonge l'intervalle, peut donc se situer temporellement après l'impulsion qui en marque le début.

Après le début de l'arrêt d'AEI, la fréquence de l'AEG-I se maintient à un niveau supérieur à celle précédant l'arrêt. On remarque cependant, 100 à 300 ms après le début de l'arrêt, une baisse momentanée d'AEG-I qui réagit donc à l'arrêt qu'il a provoqué. La fin de l'arrêt se place dans un contexte général de baisse de la fréquence moyenne d'AEG-I. Cependant l'AEI reprend alors que l'AEG n'est pas redescendu au niveau moyen qui précédait l'arrêt.

### 3.5.3. Activité électrique du groupe

Quand les poissons sont en groupe, l'activité électrique globale (AEG) résultant des activités électriques des individus qui composent ce groupe est

différente de la somme des activités électriques de chaque individu (somme des AEI).

### 3.5.3.1. Distribution temporelle

Une composante de la différence entre l'AEG et la somme des AEI de poissons isolés peut être déduite de la différence de distribution des  $i-i$  dans l'AEI d'un poisson isolé ou en groupe (section 3.5.1.). Cette différence dans les AEI conditionne l'AEG même si les individus qui composent le groupe déchargent de façon indépendante les uns par rapport aux autres (si l'AEG représente un simple mélange des AEI): théoriquement, la durée de l' $i-i$  moyen de l'AEG de 6 poissons est équivalente au sixième de celle de l'AEI. Ce calcul, effectué sur 10 activités électriques (AE) de poissons isolés et 11 AEI de poissons en groupe, montre que l' $i-i$  moyen de l'AEG théorique calculée à partir d'AEI de poissons en groupe est plus long que celui de l'AE de poissons isolés (différence établie par test de la médiane,  $p < 0,05$ ), ce qui est compatible avec l'abondance des réponses d'arrêt. L' $i-i$  moyen des AEG réelles, observées directement, est aussi significativement différente de l' $i-i$  moyen de l'AEG théorique calculée à partir d'AE de poissons isolés. A titre de contrôle, la comparaison d'AEG théoriques calculées à partir d'AEI de poissons en groupe avec des AEG réelles, montre une forte similitude des  $i-i$  moyens (test de la médiane,  $p > 0,995$ ).

Pour mettre en évidence une différence entre l'AEG réelle et le mélange aléatoire des AEI qui la composent, nous allons observer la distribution des  $i-i$  plus en détail. Un programme fusionne les fichiers informatiques de plusieurs AEI contenant les dates des impulsions; on obtient ainsi des AEG

synthétiques équivalentes à celles que l'on obtiendrait par enregistrements d'AEI indépendantes, simultanément sur une même voie. La synthèse d'activités électriques globales composées des activités électriques individuelles fusionnées a été effectuée sur des séquences prises au hasard, indifféremment de l'activité locomotrice des poissons enregistrés. Deux types de compositions ont été tentées: 1- fusion des AEI d'individus provenant chacun d'un groupe différent; et 2- fusion des AEI de tous les 6 individus du même groupe (enregistrés à des moments différents). Les activités électriques de tous ces individus ont été enregistrées en même temps que l'AEG du groupe dans lequel ils se trouvaient. Les enregistrements synthétiques ont donc été comparés aux enregistrements naturels de ces groupes (1- moyenne sur les AEG des 6 groupes, et 2- moyenne des 6 AEG du groupe). Les deux types de composition ont été repliqués une fois. Les comparaisons ont été effectuées à partir des distributions en pourcentage d'i-i de différents ordres de grandeur (sur 10 classes entre 1 et 1000 ms). Ces comparaisons montrent des différences (pour le pourcentage d'i-i de diverses classes) entre l'AEG synthétique et l'AEG naturelle dans les quatre cas (test t,  $p < 0,001$  pour certaines classes).

### 3.5.3.2. Organisation temporelle

Une autre cause de la différence entre l'AEG d'un groupe et la somme des AEI des individus qui le composent peut être due aux relations temporelles entre les émissions des différents individus. En section 3.5.2.2., nous avons observé de telles relations à travers les latences préférentielles de réponse-écho. De même, les observations sur la réponse d'arrêt en groupe (section 3.5.2.3.) indiquent que les i-i les plus longs dans l'AEI d'un poisson ne sont pas produits aléatoirement mais en relation avec celle des autres.

FIGURE 3.5.3.2.1. : AUTOCORRELOGRAMMES MULTIPLES DES INTERVALLES  
ENTRE IMPULSIONS DE TOUS LES POISSONS DU GROUPE

Histogrammes de distribution de durée des intervalles séparant chaque impulsion de toutes celles qui la suivent, dans la limite de 16 ms.

Pour chacun des deux groupes (1 et 3):

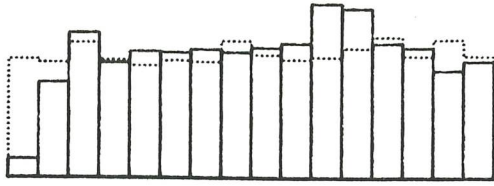
Trait plein: AEG enregistrées en six séances différentes;

Pointillé: AEG synthétique, obtenue par fusion des 6 AEI qui proviennent de chacun des individus composant le groupe, enregistrés successivement durant ces mêmes séances.

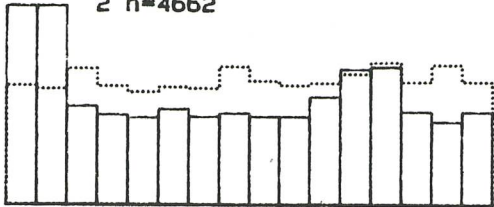


GRUPE III

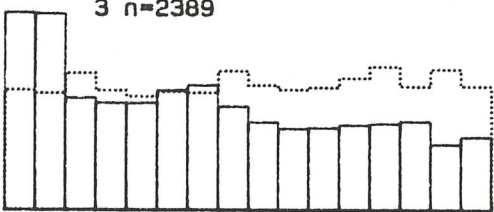
1 n=2442



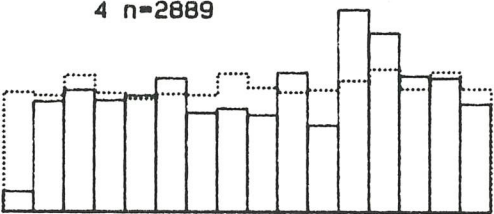
2 n=4662



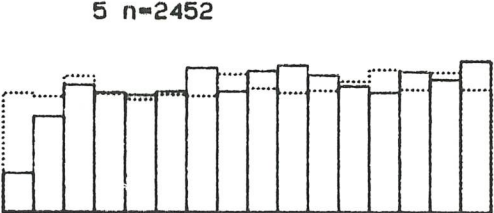
3 n=2389



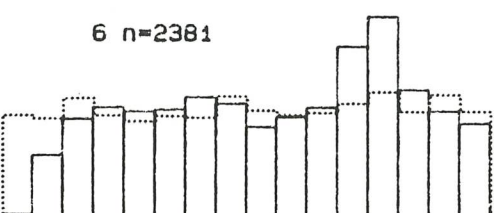
4 n=2889



5 n=2452

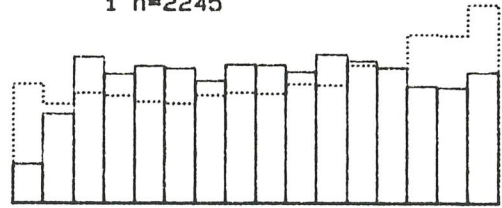


6 n=2381

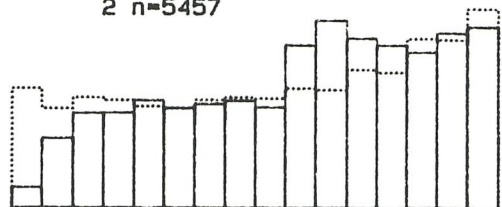


GRUPE I

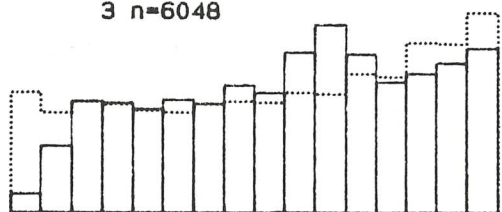
1 n=2245



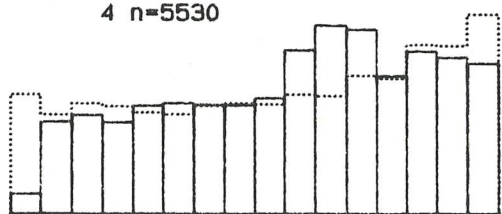
2 n=5457



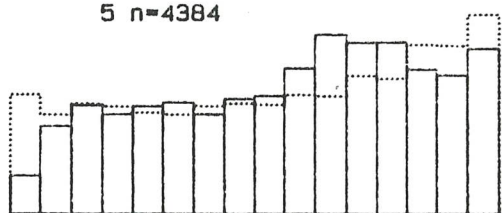
3 n=6048



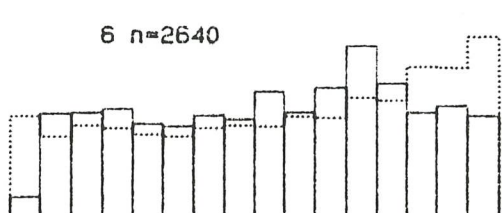
4 n=5530



5 n=4384



6 n=2640



10  
5  
0  
% distribution

0 8 15 ms

0 8 15 ms

aque

ment  
ment

### 3.5.3.2.1. Réponse écho dans le groupe

Pour faire ressortir les latences caractéristiques pouvant exister entre les impulsions des poissons au sein du groupe, nous avons mesuré les intervalles de temps séparant chaque impulsion non seulement de l'impulsion immédiatement suivante, mais aussi des autres impulsions qui se succèdent, dans une limite de 16 ms. (Au-delà des 16 ms arrivent les impulsions provenant du même poisson qui a émis la première impulsion). Ces mesures sont effectuées pour deux groupes, sur des enregistrements de six séances du même groupe. Les histogrammes des latences ainsi mesurées (figure 3.5.3.2.1.) comparé à celui obtenu à partir d'une AEG synthétique construite par mélange aléatoire des activités électriques individuelles des mêmes poissons, indique une latence préférentielle de décharge de 9 à 12 ms, correspondant aux paramètres connus de la réponse écho. Cet histogramme indique aussi une absence partielle des  $i-i$  les plus courts, correspondant donc à un évitement des impulsions quasi-simultanées.

Les histogrammes présentés figure 3.5.3.2.1. correspondent à une distribution des latences dans des enregistrements de 1 à 3 minutes. Un examen de ces enregistrements en détail a été mené par mini-séquences de 5 secondes. Dans chaque mini-séquence, la fréquence des latences pouvant correspondre à la réponse-écho (9 à 12 ms) a été comparée à celle des autres latences, de 0 à 16 ms. La fréquence de ces latences (écho) dépasse de moitié celle qui correspond à l'équirépartition dans 19 % à 79 % des mini-séquences, selon les enregistrements.

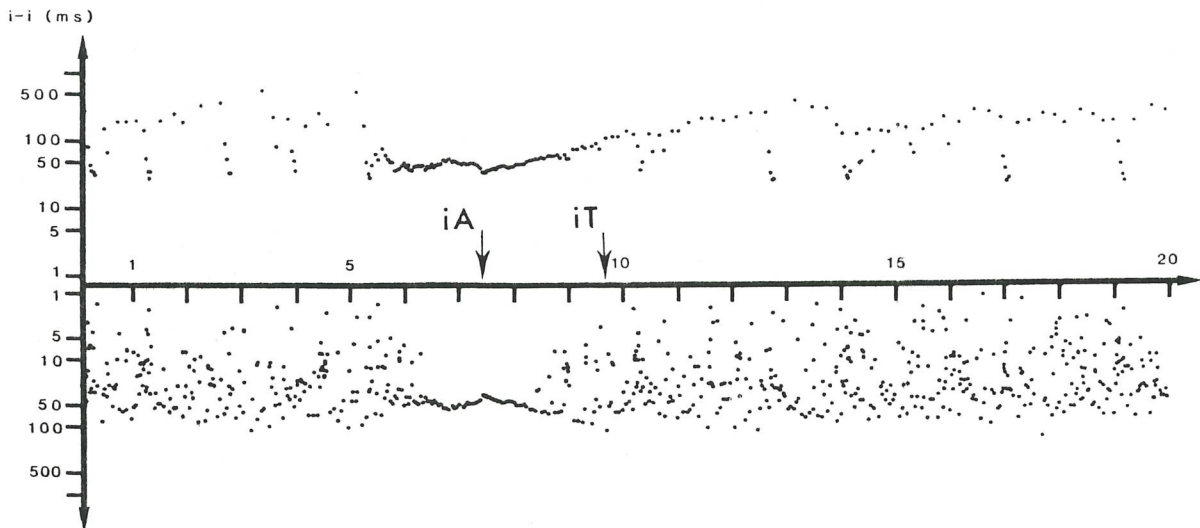
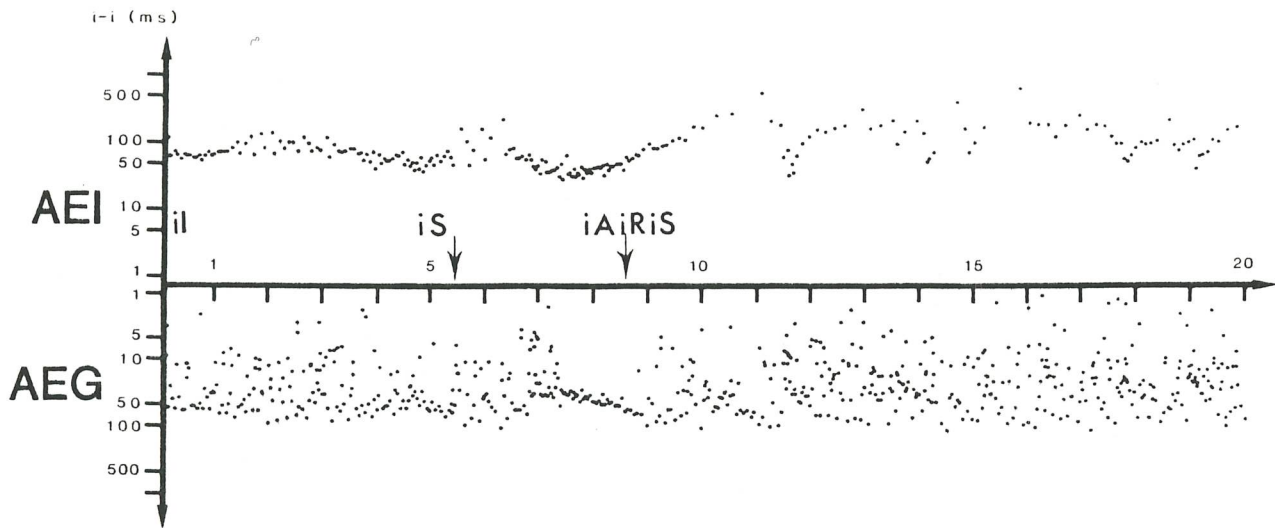


FIGURE 3.5.3.2.2.1. : MODIFICATION DE L'AEG LORS D'UNE MODIFICATION D'AEI

L'activité électrique globale (AEG) du groupe de 6 poissons se réduit à l'activité électrique individuelle (AEI) de l'individu équipé lorsqu'il augmente son activité, ce qui revient à un arrêt de tous les autres poissons sur cette courte période.

lettres: activité locomotrice (voir figure 2.4.2.1.);  
 flèches: modifications d'activité locomotrice accompagnant le changement d'AEI.

Abscisse : temps en secondes  
 Ordonnée : durée des i-i en ms

### 3.5.3.2.2. Réponse d'arrêt en groupe

#### 3.5.3.2.2.1. Présentation

Nous avons vu (section 3.5.2.3.2) que l'AEI présente des arrêts simultanément à une régularisation d'AEG. Cette dernière provient soit d'une coordination des cinq individus pendant que le sixième s'interrompt, soit d'une suspension de l'ensemble des congénères (y compris celui que nous observons) au moment où, augmentant son activité locomotrice, un individu augmente et régularise son activité électrique. Si cette deuxième hypothèse est fondée, l'effet doit être facile à observer dans la situation réciproque: lorsque le poisson équipé I modifie son activité électrique dans le sens d'une diminution et d'une régularisation des i-i, le reste du groupe suspendrait sa décharge. Sur les exemples de la figure 3.5.3.2.2.1., on observe qu'en effet, lorsque I augmente son activité locomotrice, et que la durée de ses i-i diminue, l'activité électrique du groupe se réduit à celle de ce poisson I.

#### 3.5.3.2.2.2. Contexte général

Nous avons échantillonné, dans chaque groupe, pour 2 ou 3 poissons, des séquences (contexte) où le groupe est tranquille, et l'individu équipé augmente son activité locomotrice. Ayant pris soin de supprimer de l'AEG les impulsions de l'AEI, nous avons étudié l'Activité Electrique du reste du Groupe (AEG-I) et celle du poisson lui-même (AEI) autour de cet évènement. On observe dans la plupart des 14 cas un raccourcissement de la durée des i-i de l'individu accompagné d'un allongement des i-i du reste du groupe (voir tableau

### 3.5.3.2.2. Réponse d'arrêt en groupe

#### 3.5.3.2.2.1. Présentation

Nous avons vu (section 3.5.2.3.2) que l'AEI présente des arrêts simultanément à une régularisation d'AEG. Cette dernière provient soit d'une coordination des cinq individus pendant que le sixième s'interrompt, soit d'une suspension de l'ensemble des congénères (y compris celui que nous observons) au moment où, augmentant son activité locomotrice, un individu augmente et régularise son activité électrique. Si cette deuxième hypothèse est fondée, l'effet doit être facile à observer dans la situation réciproque: lorsque le poisson équipé I modifie son activité électrique dans le sens d'une diminution et d'une régularisation des i-i, le reste du groupe suspendrait sa décharge. Sur les exemples de la figure 3.5.3.2.2.1., on observe qu'en effet, lorsque I augmente son activité locomotrice, et que la durée de ses i-i diminue, l'activité électrique du groupe se réduit à celle de ce poisson I.

#### 3.5.3.2.2.2. Contexte général

Nous avons échantillonné, dans chaque groupe, pour 2 ou 3 poissons, des séquences (contexte) où le groupe est tranquille, et l'individu équipé augmente son activité locomotrice. Ayant pris soin de supprimer de l'AEG les impulsions de l'AEI, nous avons étudié l'Activité Electrique du reste du Groupe (AEG-I) et celle du poisson lui-même (AEI) autour de cet évènement. On observe dans la plupart des 14 cas un raccourcissement de la durée des i-i de l'individu accompagné d'un allongement des i-i du reste du groupe (voir tableau

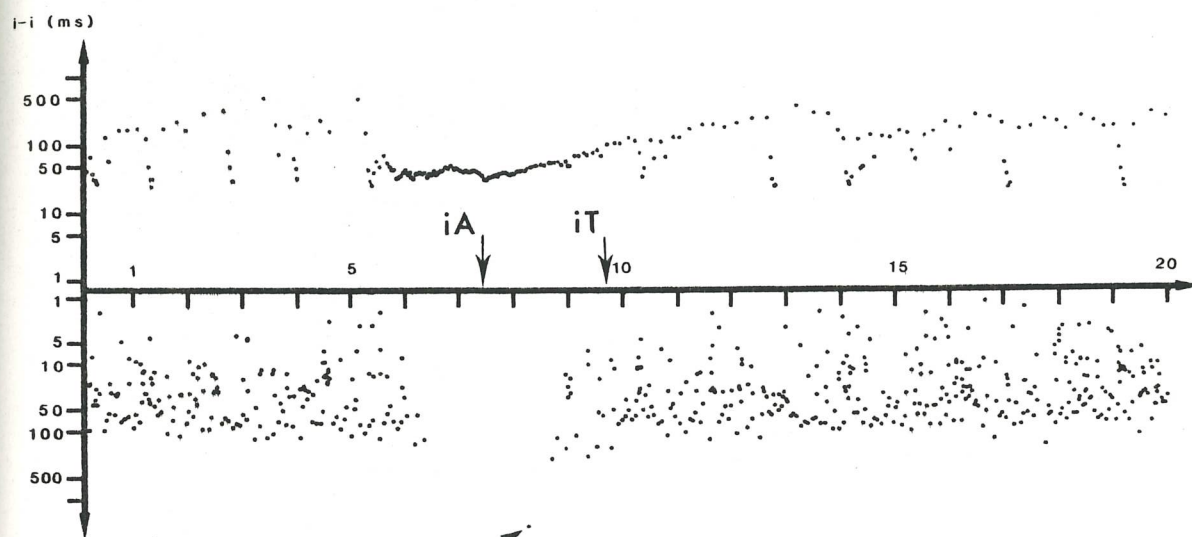
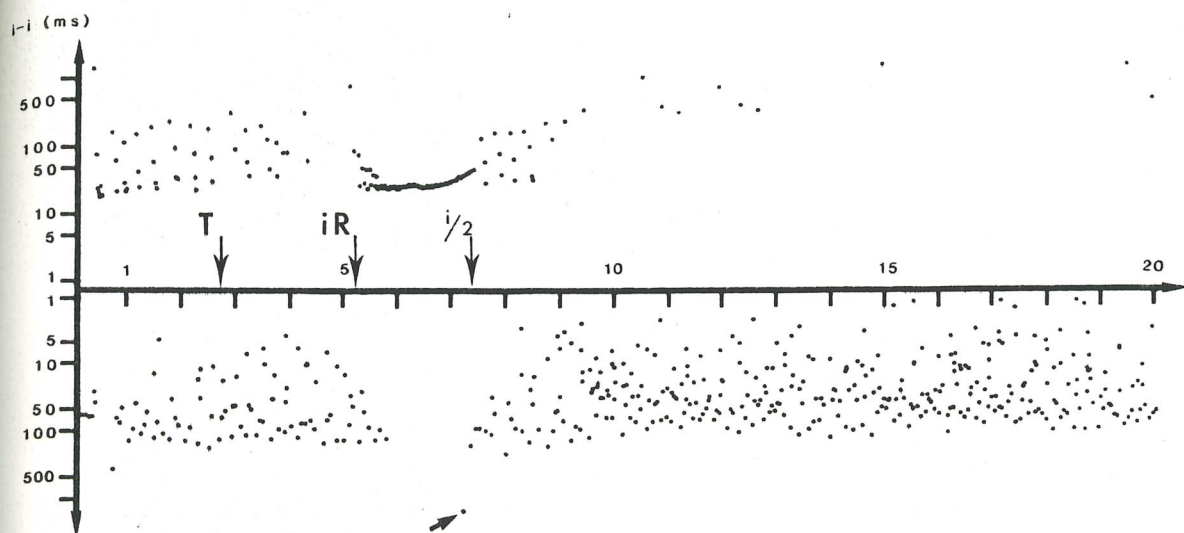
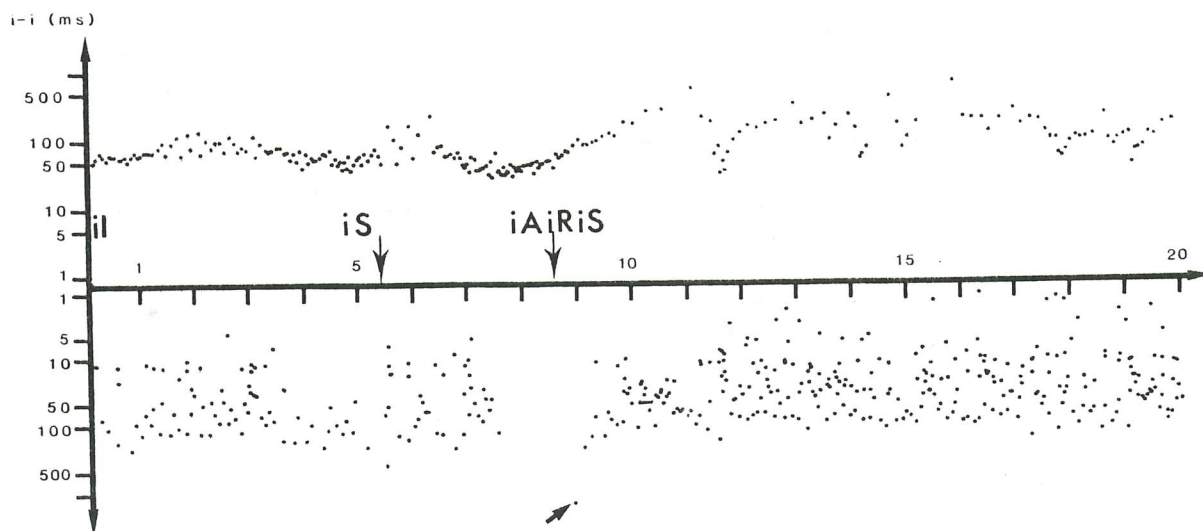
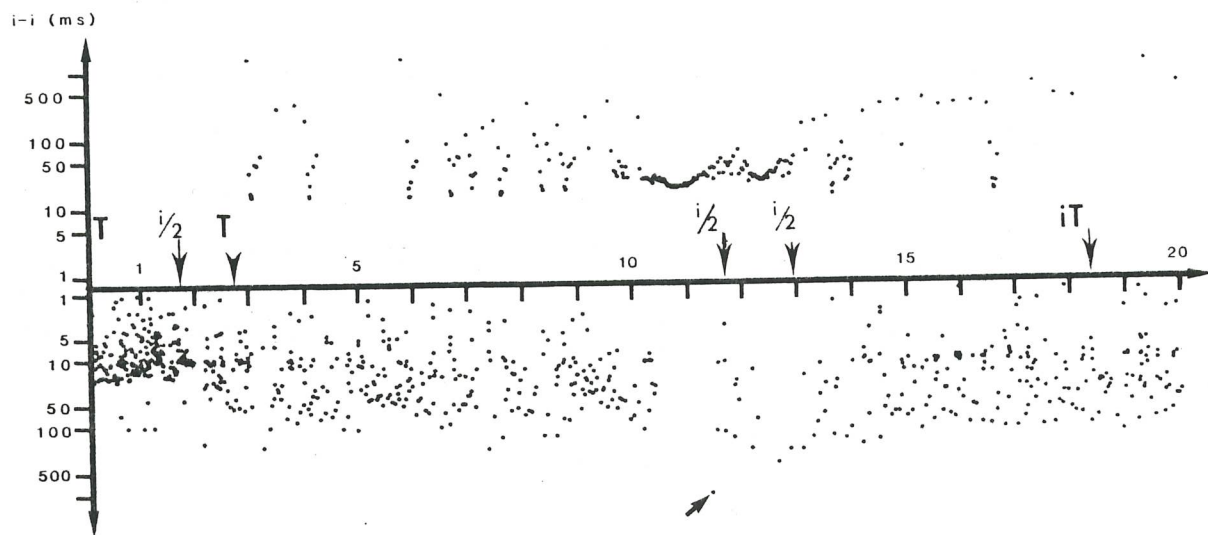
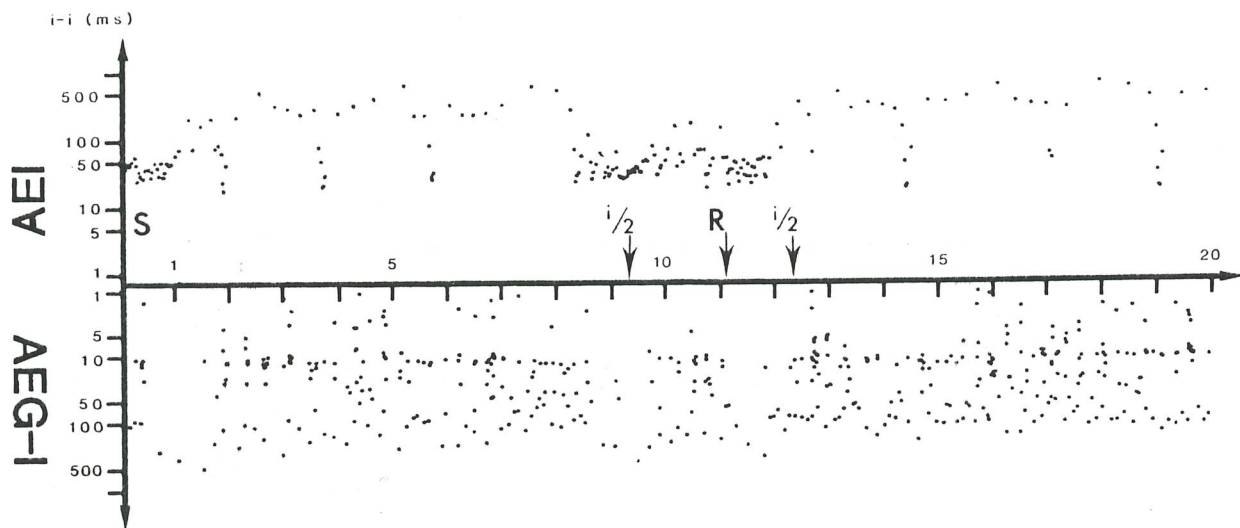


FIGURE 3.5.3.2.2.2. : EXEMPLES DE REPONSE D'ARRET EN GROUPE

lettres: activité locomotrice (voir figure 2.4.2.1.);  
 flèches: suspensions d'activité électrique

Abscisse : temps en secondes  
 Ordonnée : durée des i-i en ms  
 vers le haut : 1 poisson dans un groupe de six (AEI)  
 vers le bas : les cinq autres poissons du groupe (AEG-I)



*i-i* (ms)

500  
100  
50  
10  
5  
1  
1  
5  
10  
50  
100  
500

*i-i* (ms)

500  
100  
50  
10  
5  
1  
1  
5  
10  
50  
100  
500

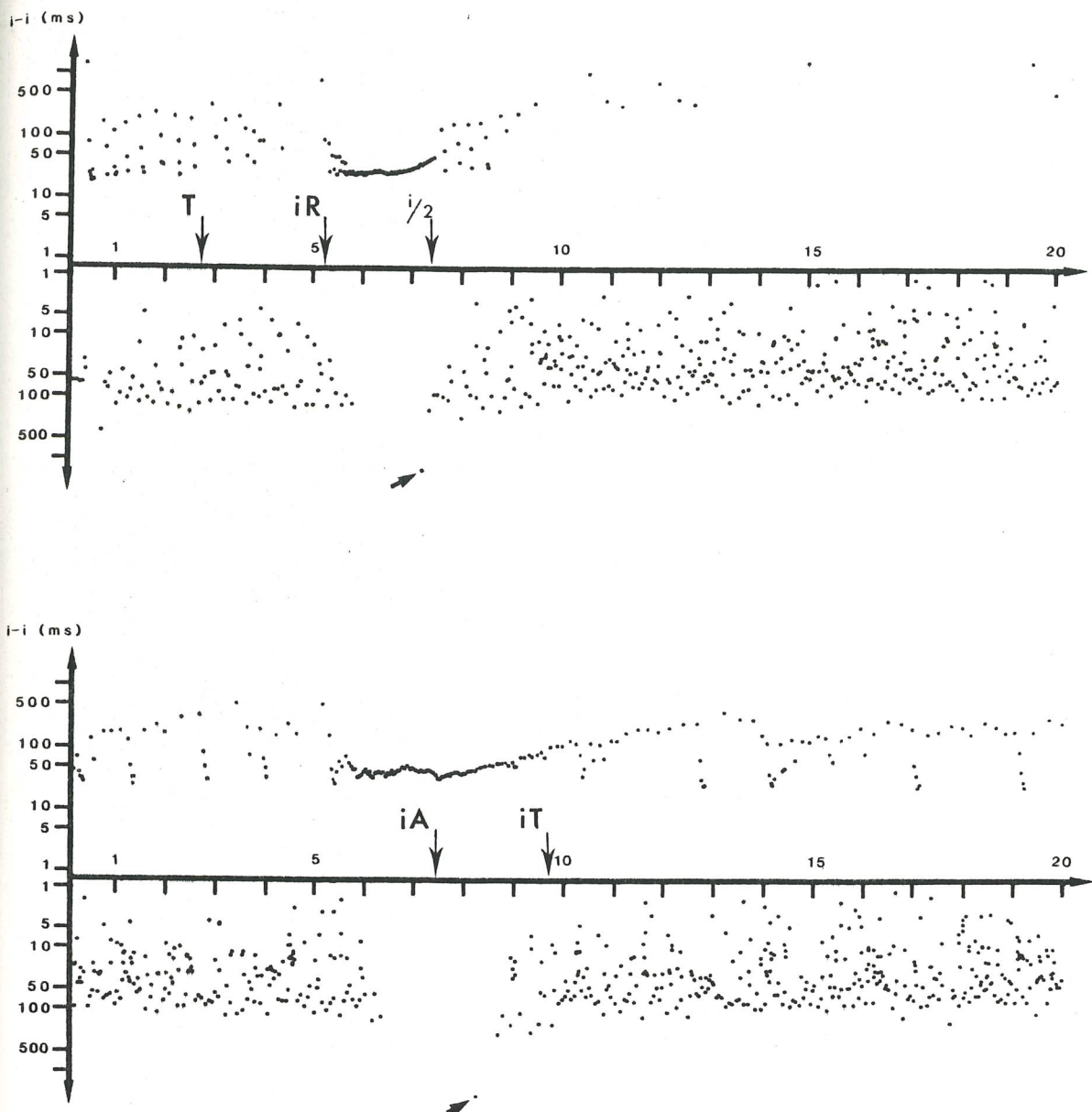


FIGURE 3.5.3.2.2.2. : EXEMPLES DE REPONSE D'ARRET EN GROUPE

lettres: activité locomotrice (voir figure 2.4.2.1.);  
flèches: suspensions d'activité électrique

Abscisse : temps en secondes  
 Ordonnée : durée des i-i en ms  
 vers le haut : 1 poisson dans un groupe de six (AEI)  
 vers le bas : les cinq autres poissons du groupe (AEG-I)



Nous avons repéré dans chaque groupe, pour 2 ou 3 poissons, des séquences où le groupe est tranquille et l'individu équipé augmente son activité locomotrice. Nous avons observé ensuite l'activité électrique du reste du groupe et celle du poisson lui-même autour de cet évènement (approche informelle).

Les nombres du tableau indiquent le nombre de séquences dans lesquelles se déroulent les évènements (dans les activités électriques) définissant lignes et colonnes.

activité électrique du groupe:	de l'individu: raccourcissement des i-i		
	net	léger	absent
arrêt net	8	1	0
allongement des i-i	0	4	0
rien	0	1	0

Pour 14 séquences ainsi définies, dans la plupart des cas, l'activité électrique de l'individu présente un raccourcissement de la durée des i-i, accompagné d'un allongement des i-i, éventuellement un arrêt net de l'activité électrique du reste du groupe.

TABLEAU 3.5.3.2.2.2. : RELATIONS TEMPORELLES ENTRE UNE AUGMENTATION MOMENTANEE D'ACTIVITE LOCOMOTRICE D'UN INDIVIDU EQUIPE, SON ACTIVITE ELECTRIQUE ET CELLE DU RESTE DU GROUPE DONT IL FAIT PARTIE.

3.5.3.2.2.2.). On remarque:

\* qu'une augmentation de l'activité locomotrice de I est toujours accompagnée d'un raccourcissement des i-i de l'AEI, comme pour le poisson seul;

\* qu'un allongement des i-i de l'AEG-I apparaît quand le raccourcissement des i-i de l'AEI est peu marqué, et qu'un véritable arrêt de l'AEG-I intervient quand le raccourcissement des i-i d'AEI est bien marqué; cet arrêt se présente donc comme la forme extrême d'une réponse graduelle: les individus du groupe émettent moins lorsque l'un d'eux émet plus (voir exemples figure 3.5.3.2.2.2.).

Des arrêts de plus de 500 ms de l'Activité Electrique du reste du Groupe (AEG-I) en relation avec une modification de l'activité électrique (AEI) de l'un d'entre eux ont pu être observés dans chacun des groupes pour au moins deux poissons. (Il ne s'agit donc pas d'une interaction occasionnelle ou propre à un poisson particulier d'un groupe.) Les changements d'AEI provoquant ces changements d'AEG-I consistent en suites de plus de 8 i-i tous inférieurs à 30 ms. Ils sont dans 8 cas sur 14 associés à des retournements de l'individu. Les augmentations de fréquence associées à des retournements provoquent une suspension de l'activité électrique du reste du groupe dans 8 cas sur 8. Or, au vu du nombre de séances où le poisson effectue cet item, la fréquence des retournements est plus grande lorsque le poisson est dans un groupe que lorsqu'il est isolé ( $X^2$ ,  $p < 0,05$ ). Cet item comportemental présente donc une valeur sociale.

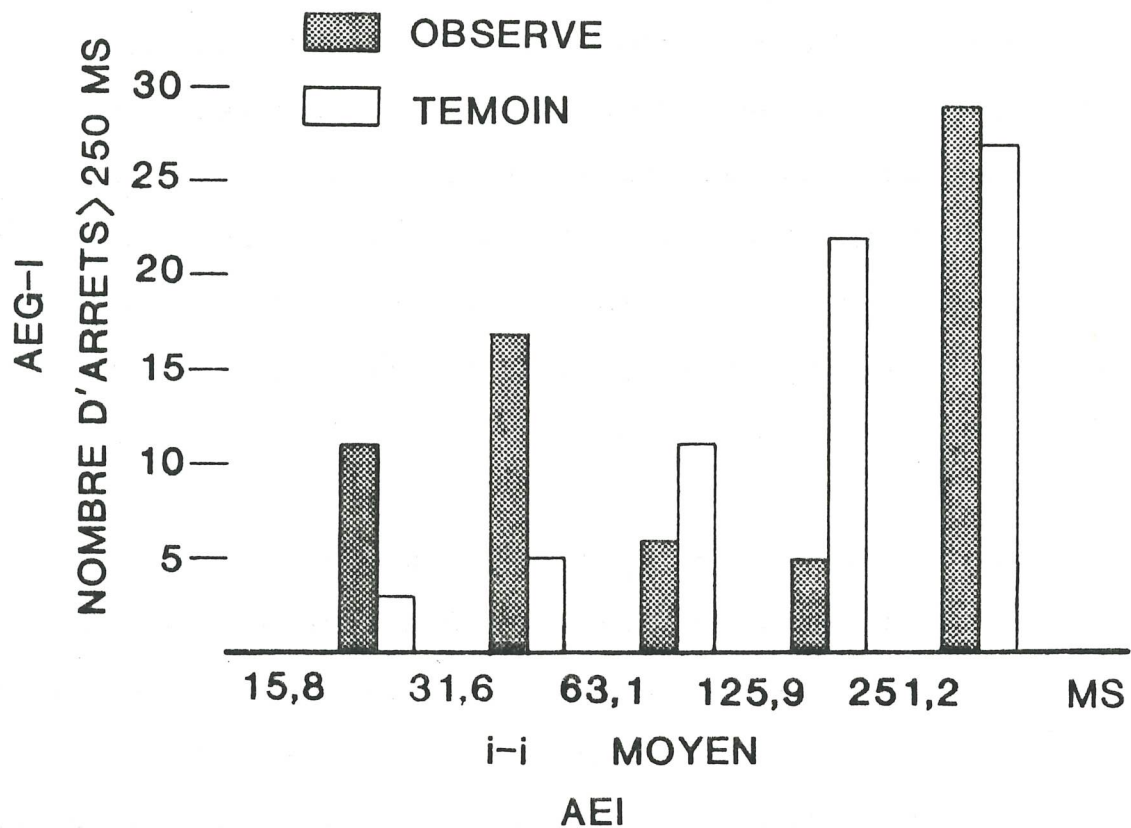


FIGURE 3.5.3.2.2.3. : SYNCHRONISATION DE LA REPONSE D'ARRET EN GROUPE

Distribution de 68 suspensions de l'activité électrique de 5 poissons d'un groupe (AEG-I) en fonction de l'activité électrique concomittante du sixième poisson (AEI).

Répartition en quatre classes d'i-i moyens inférieurs à 251 ms (progression de raison 1,995) et une classe d'i-i supérieurs à 251 ms.

Observé: i-i moyen mesuré durant les suspensions d'AEG observées dans 12 enregistrements de 2 min, provenant de 2 individus, dans six groupes différents.

Témoin: i-i moyen mesuré durant un laps de temps égal à chaque suspension, à un autre moment de l'enregistrement.

Remarque: l'arrêt des cinq poissons correspond souvent à des i-i courts du sixième poisson; on observe aussi des arrêts simultanés des six poissons.

abscisse : classes d'i-i suivant une progression géométrique  
ordonnée : nombre de séquences correspondant

### 3.5.3.2.2.3. Conditions précises d'apparition

L'importance de l'arrêt en groupe, en particulier la fréquence à laquelle il apparaît, a été évaluée à partir de séquences provenant de 2 séances différentes dans chacun des six groupes étudiés (soit 12 séquences, de 2 minutes environ): la valeur moyenne des  $i-i$  de l'AEI endant chacun des arrêts ( $i-i$  supérieurs à 250 ms) de l'activité électrique du reste du groupe (AEG-I) a été mesurée; cette moyenne des  $i-i$  de l'AEI a été comparée à celle que l'on détermine sur une durée égale à celle de l'arrêt de l'AEG-I, mais à un instant choisi au hasard dans la même séquence. Si les activités du groupe et celles de l'individu étaient indépendantes, les  $i-i$  de l'individu se distribueraient de la même façon, quels que soient les moments où est effectué l'échantillonnage. Or, les arrêts par le groupe sont souvent synchronisés avec des  $i-i$  courts de l'AEI de l'individu (figure 3.5.3.2.2.3.):

Sur 68 arrêts répertoriés sur l'AEG-I, 28 correspondent à des  $i-i$  courts (inférieurs à 63 ms) de l'AEI, alors que sur 68 laps de temps de durée égale, placés au hasard dans les mêmes séquences de l'AEG-I, 8 seulement correspondent à des  $i-i$  courts de l'AEI. On remarque de plus des intervalles de plus de 250 ms de l'AEG-I simultanément à ceux de l'AEI.

Nous avons recherché les paramètres de l'AEI marquant le début et la fin de l'arrêt d'AEG-I (arrêt supérieur à 250 ms, inférieur à 1000 ms). La fréquence des impulsions augmente dans la seconde qui précède le début de l'arrêt (voir figure 3.5.2.3.3.). En outre, dans les 100 ms qui précèdent et dans les 100 ms qui suivent le début de l'arrêt du reste du groupe, la fréquence des impulsions de l'AEI est plus élevée que la fréquence moyenne dans la seconde qui les précède.

Les arrêts de l'AEI simultanés à des arrêts de l'AEG-I, donc des arrêts de l'AEG (arrêts synchronisés du groupe entier) ont été étudiés de la même façon (par centrage sur les dates de début et de fin d'arrêts, voir figure 3.5.2.3.3.); cette approche indique que lorsque ce type d'arrêt se place dans un contexte de haute fréquence d'impulsions, il est annoncé par une baisse de la fréquence des impulsions, et la reprise est progressive.

#### 3.5.4. Conclusion

L'activité électrique de Marcusenius macrolepidotus en groupe se caractérise par le nombre important d'intervalles inter-impulsions de longue durée. Ceux-ci peuvent être corrélés à des augmentations de fréquence d'impulsions de la part des autres individus du groupe. Ils peuvent ainsi aboutir à un arrêt synchrone de l'activité électrique de cinq individus au moment où un sixième augmente son rythme de décharge. Au sein du groupe peuvent en outre apparaître des couplages d'activité électrique sous forme de réponse-écho entre deux individus. L'activité électrique du groupe entier se distingue donc du mélange aléatoire des activités électriques d'individus isolés par la durée de l'i-i moyen; elle diffère du mélange aléatoire des activités électriques des individus qui le composent par la distribution et l'organisation de ces i-i.

#### 4. DISCUSSION

Marcusenius macrolepidotus était une espèce inconnue dans l'étude des communications animales; la présence chez ce poisson d'organes récepteurs et d'un organe émetteur de décharge électrique formée d'impulsions, nous ont permis de rattacher ce modèle aux autres mormyridae chez lesquels l'électrocommunication a été décrite. Son activité électrique présente des variations intraspécifiques importantes qui suggèrent une reconnaissance individuelle, et des ressemblances avec les autres espèces qui incitent à généraliser les résultats. Le comportement locomoteur de poissons placés à plusieurs dans divers contextes montre un caractère social. Dans le groupe, des interactions entre les activités électriques de différents poissons soutiennent un système social.

##### 4.1. MARCUSENIUS MACROLEPIDOTUS, MORMYRIDAE

Quel intérêt d'étudier en laboratoire, de jour, une espèce sauvage et nocturne?

Marcusenius macrolepidotus s'est montré adapté aux études en laboratoire, en particulier par sa robustesse, comme en témoignent le taux de mortalité nul en conditions expérimentales (exception faite des individus morts à la suite de combats) et la maturation des gonades de certains spécimens; la limitation de croissance observée (à 14 cm au lieu de 24, selon Boulenger, 1909) ne signifie pas nécessairement un développement anormal: il est en effet possible que comme chez la perche d'Amérique (Micropterus salmoides) par exemple, la taille adulte dépende du milieu (Holcik et Milahik 1969), et la reproduction serait en ce cas possible chez ces poissons de petite taille en aquarium.

Comme les mormyres en général, Marcusenius macrolepidotus est une espèce nocturne: le taux d'activité augmente de manière spectaculaire dans les secondes qui suivent l'extinction de la lumière. Notre étude, effectuée de jour, concerne donc leur comportement en période de repos. Ces conditions ont facilité les enregistrements puisque la fréquence des items effectués simultanément par six poissons n'était pas trop élevée pour notre matériel d'enregistrement. L'observation de nuit aurait nécessité une analyse du comportement locomoteur sur enregistrement vidéo en infrarouge. La fréquence élevée d'i-i hybrides très brefs en période d'activité maximale nécessiterait un autre matériel de mise en forme et d'enregistrement des signaux (voir section 2.8.2.6.).

## 4.2. CANAL DE COMMUNICATION ELECTRIQUE

### 4.2.1. Electrosensibilité

Quelle est l'importance des particularités de l'appareil électrosensorimoteur dans la biologie du poisson, et quelle est-elle pour M. macrolepidotus par rapport aux autres espèces de mormyres ? Le dédoublement de la décharge intervient-il à niveau déterminé du trajet nerveux ?

Les organes électrorécepteurs se trouvent en plus forte densité à l'avant de la tête chez ce poisson. Ils sont sans nul doute impliqués dans l'électrolocalisation et l'électrocommunication comme chez les autres mormyres. La fonction d'électrolocalisation active, basée sur une analyse différentielle des effets de décharges consécutives sur les récepteurs (mormyromastes), est facilitée par deux caractères apparemment sans rapport, observés dans notre étude: l'ouverture permanente de la bouche, et le battement des opercules par intermittence; tous deux permettent une activité respiratoire respectant la fixité des organes récepteurs par rapport à l'organe électrique. Nous avons noté par ailleurs que cette ouverture permanente de la bouche existait pour chacune des 25 espèces de poissons à faible décharge observés dans notre laboratoire, dont la moitié de gymnotiformes.

### 4.2.2. Electromotricité



#### 4.2.2.1. Forme de l'organe électrique, forme et amplitude de la décharge

Par sa durée, l'impulsion électrique qui constitue la décharge est analogue à celle d'autres mormyres de taille comparable (Hopkins 1981); cette impulsion se caractérise par le haut degré de symétrie des phases principales et la très faible polarisation initiale qui les précède. L'organe qui produit l'impulsion présente un nombre important de points de percement des électrocytes, dû à une taille importante du pédicule sur leur côté rostral. Or, selon Bennett (1971), la dépolarisation initiale de l'impulsion serait due au potentiel d'action propagé sur cette partie du pédicule (situé du côté rostral de l'électrocyte). Il faut donc supposer dans notre cas un mécanisme qui minimise l'effet observable du potentiel d'action du pédicule, ou un mécanisme qui le favorise dans le cas des espèces à dépolarisation initiale très apparente.

D'après les données de Boulenger (1909), Blache (1964), notre espèce se distingue aussi par une épaisseur importante du pédoncule caudal. Cette épaisseur est en rapport avec la surface des électrocytes, donc avec l'intensité de la décharge. De même, l'amplitude, donc la tension de la décharge est forte par rapport à la taille de l'animal, en comparaison de G. petersii; les deux observations (concernant surface des électrocytes et tension) signifient une forte valeur de la puissance de la décharge, permettant une communication à distance (portée importante du signal). Par contre, par sa forme simplifiée, l'impulsion se prête mal à une reconnaissance spécifique fine. On peut penser que Marcusenius macrolepidotus est plus adapté à être bien perçu par un autre mormyre dans un biotope où les poissons électriques sont en faible densité de population, plutôt qu'à se distinguer comme une espèce

particulière au milieu d'un groupe polyspécifique. A titre de comparaison: le cri d'un oisillon de passereau, simple dans sa structure, sera bien perçu par un passereau d'une espèce quelconque, contrairement au chant du mâle, plus complexe, distinct uniquement pour une espèce particulière ou même une sous-population donnée.

La forme de la décharge ne suggère aucun avantage particulier pour ce qui est de l'électrolocalisation. La puissance importante de la décharge favoriserait la détection des objets même dans un milieu de conductivité défavorable. En effet une eau fortement conductrice limite (paradoxalement) la portée de la décharge (le signal est "court-circuité"); les mormyres d'ailleurs se maintiennent à distance des estuaires (Daget, communication personnelle) où la concentration en ions, donc la conductivité, est élevée. De façon générale, les mesures de conductivité dans le biotope révèlent des valeurs faibles, sauf dans des situations extrêmes (trous d'eau à la fin de la saison sèche) où le niveau d'activité est sans doute par ailleurs réduit au minimum par absence d'espace, de nourriture et de comportement sexuel à cette période. M. macrolepidotus occupant la limite sud-est de l'aire de répartition géographique des mormyres, sa décharge lui permet peut-être d'utiliser électrocommunication et électrolocalisation dans des conditions qui sont trop défavorables aux autres espèces de mormyres.

#### 4.2.2.2. Dédoublément de l'impulsion

Nous avons observé un dédoublément de la décharge chez Marcusenius macrolepidotus ainsi que chez d'autres espèces (B. niger, G. petersii), dans des situations de changement important de milieu (transfert du bac de stockage

au bac expérimental); ce dédoublement consiste en impulsions supplémentaires qui suivent la principale avec une latence de moins d'une milliseconde à 4 ms. Un phénomène analogue a été remarqué sur des sujets soumis à un hypnotique (chlorhydrate de méthyl-1-(alpha-méthylbenzyl) -imidazole-5-carboxylate, "Hypnodil", Janssen Lebrun) (S. Clause, communication personnelle). Trois mécanismes pourraient expliquer ce phénomène:

1- Le dédoublement pourrait se présenter comme une réaction comportementale sous le contrôle du système nerveux central. En effet, ce changement de milieu pourrait provoquer une hyperactivité comme c'est le cas pour des animaux sauvages brusquement mis en cage.

2- Les électromotoneurones pourraient être restimulés par la première impulsion qu'ils viennent d'initier. En effet, par suite d'un changement brusque de conductivité (de 2000 à 100  $\mu\text{S}$ ), le potentiel auquel est porté un point de l'animal au moment de la décharge est multiplié par un facteur supérieur à 10. Cependant, d'après Aljure (1964), les électromotoneurones émettent des triplets de potentiels d'action durant en tout 3 ms environ. La décharge de l'organe électrique intervient 2 ms au plus tôt après le dernier potentiel d'action, et un doublet de ces potentiels ne suffit pas à stimuler l'organe. La présence de dédoublements intervenant moins d'1 ms après l'impulsion principale ne peut donc pas être expliquée par ce mécanisme.

3- Les électromotoneurones qui stimulent l'organe électrique peuvent être irrités et présenter une hyperréactivité, comme c'est le cas pour certains neurones en conditions d'enregistrement aiguës (observations courantes en électrophysiologie). En effet, dans nos conditions d'étude, l'équilibre osmotique et ionique du poisson avec le milieu doit être réajusté et cette modification doit s'accompagner de modifications de perméabilité entre les compartiments externe/interne, peau/graisse/muscle, milieux liquides

intra/extracellulaires. La constance de durée et de forme des décharges dédoublées est en accord avec les deux derniers mécanismes invoqués, puisqu'une synchronisation des activités s'effectue au niveau des électromotoneurones par liaisons électrotoniques (Bennett et al. 1963), permettant de respecter la forme caractéristique pour les impulsions supplémentaires; l'amplitude plus réduite des impulsions supplémentaires peut être expliquée par un recrutement réduit des électromotoneurones concernés par le dédoublement.

### 4.3. RYTHME DE DECHARGE

C'est par l'analyse des rythmes de décharge que nous avons choisi d'étudier l'électrocommunication. Quels sont les apports et les perspectives des méthodes d'analyse utilisées ? Quelles caractéristiques générales font-elles ressortir ? Que peut-on en dire par rapport aux autres mormyres ? Pourrait-on déterminer un rôle du rythme dans la reconnaissance des populations ?

#### 4.3.1. Mode d'approche

Pour l'étude de la distribution temporelle des intervalles inter-impulsion ( $i-i$ ), nous avons adopté une séparation en classes d'intervalles suivant une progression géométrique. Il est à noter que les classes d'intervalles sont les mêmes que celles que l'on obtiendrait en classant les  $i-i$  selon le logarithme de leur durée, suivant une progression arithmétique (classique), ou en classant les fréquences instantanées des impulsions selon ce même type (géométrique) de progression ou encore en classant le logarithme des fréquences instantanées suivant une progression arithmétique. Or la notion de fréquence est souvent plus aisément comprise; les lois élémentaires reliant l'activité d'un neurone et l'intensité d'un stimulus s'expriment en fonction du logarithme de la fréquence de décharge (Schmidt 1981).

L'étude de l'organisation temporelle des impulsions a montré des stéréotypies marquées durant les séquences de repos. Ces stéréotypies, correspondant à une variation régulière de l'activité électrique, peut être rapprochée de celle de l'activité électroencéphalique des mammifères en sommeil.

"lent": (Brudno et Marczynski 1977); comme elle, on peut l'attribuer à une synchronisation ou une réduction des activités nerveuses élémentaires à l'origine du phénomène enregistré, conduisant à un rythme plus régulier et à une plus faible fréquence. La forme de telles stéréotypies a été décrite chez d'autres espèces de mormyres (Bauer 1974, Serrier et Moller 1985), mais leur quantification a été limitée par des problèmes de paramètre de mesure.

Nous avons résolu en partie ce problème par un comptage de combinaisons de variations entre 2 à 6 intervalles inter-impulsions consécutifs. La fréquence des combinaisons est différente de celle d'une activité "aléatoire" pour chaque poisson. Ce paramètre peut donc servir à une classification des activités électriques. Notre approche a permis une définition mathématiques de certaines stéréotypies particulières: les régularisation de type II déjà observées chez G. petersii (Bauer 1974), et les bouffées chez G. petersii, B. niger (Serrier 1974, Serrier et Moller 1985).... L'étude de ces stéréotypies a été abordée par celle de quatre combinaisons particulières. Cette étude indique des tendances à des degrés différents, générales à tous les poissons étudiés, plutôt que des caractéristiques propres à une sous-population distincte. L'examen des tetragrammes indique que les combinaisons les plus caractéristiques se retrouvent chez les différents individus. Il est possible que d'autres types de stéréotypies, que les représentations classiques ne révèlent pas, existent pour chaque individu; notre méthode contribuerait en ce cas à les repérer. Quant aux stéréotypies connues, une caractérisation plus fine des patterns pourra être effectuée en notant la valeur absolue des  $i-i$  qui les composent: il est ainsi possible, pour caractériser les bouffées d'un individu, de dresser un histogramme de l' $i-i$  le plus court, au centre de chaque bouffée, c'est-à-dire l' $i-i$  placé entre --- et +++ de l'hexagramme ---+++.

#### 4.3.2. Rôle

La forte variabilité interindividuelle observée dans les stéréotypies du rythme de décharge de poissons au repos suggère plusieurs hypothèses quant à leur valeur biologique. Il peut bien sûr s'agir d'un épiphénomène comme le nombre d'harmoniques des ronflements d'un homme endormi, sans valeur spécifique de communication. Mais dans notre cas, il est plus probable qu'il s'agit d'un signal de reconnaissance, soit individuelle, soit d'une sous-population, comme les dialectes des oiseaux-chanteurs (Marler et Tamura, 1964). Pour étayer cette hypothèse, trois séries de travaux peuvent à présent être envisagés:

1) l'étude de la constance de ces stéréotypies sur différentes échelles de temps et selon le contexte social, (cf Poulsen 1959), 2) la confrontation des rythmes de décharge et des sites précis de capture de poissons de la même espèce (cf Marler et Tamura 1964), et 3) des tests de discrimination montrant qu'un individu est capable de reconnaître un congénère sur cette base (cf Kroodsma, 1976). L'étude du comportement social en milieu naturel permettra en outre d'estimer l'avantage adaptatif que représente de telles reconnaissances.

Les variations de rythme de décharge avec l'activité locomotrice peuvent être interprétées par un besoin accru d'électrolocalisation durant les déplacements. Belbenoit (1972) a mesuré des augmentations importantes de fréquence d'impulsions pour les mormyres effectuant des "va et vient", mouvements stéréotypés intervenant dans l'électrolocalisation. De tels changements d'activité électrique peuvent servir de signal pour un autre individu, comme l'a montré Teyssède (1984), qui indique par ailleurs une importance de l'organisation temporelle des impulsions dans l'effet d'une

séquence préenregistrée sur le comportement locomoteur d'un poisson récepteur.



#### 4.4. COMPORTEMENT SOCIAL

Avant d'aborder la recherche d'un réseau d'électrocommunication, nous avons étudié le comportement locomoteur de plusieurs groupes de M. macrolepidotus pour estimer leur caractère social. En quoi ces observations sont-elles conditionnées par le contexte d'étude ? Si le comportement du groupe peut être décrit dans sa globalité, est-il sensible aux influences du milieu, et quelles sont-elles ?

##### 4.4.1. Conditions d'apparition des comportements sociaux

Pour étudier les émissions électriques au sein de groupes d'animaux, nous les avons observés par groupes de 6 durant leur période de repos; ce nombre a été choisi car un nombre supérieur d'animaux entraînerait des difficultés techniques, un nombre inférieur empêcherait de distinguer la part réelle du comportement de groupe. Cet empêchement peut être dû soit à des différences dans la motivation des poissons, soit dans notre perception de leur comportement. Ainsi, le dominant et le dominé dans une paire de poissons, peuvent être comparés respectivement au territorial et au rejeté social définis dans un groupe plus nombreux. La distinction que nous avons effectuée ne dépend peut-être que de notre perception de ces comportements. Par contre, pour certaines tendances ("groupement", dispersion) que nous avons caractérisées dans le comportement de groupes plus nombreux de ces poissons, l'étude de paires n'a pas permis l'apparition de ces tendances, pour des raisons indépendantes de l'observateur. Chez des espèces de poissons plus grégaires, Partridge (1982) a montré que trois poissons suffisaient à former un banc, structure sociale anonyme, plus homogène. Pour retrouver un comportement

de groupe en conditions expérimentales, l'éventualité de la présence d'un territorial et d'un rejeté social nous a obligé à augmenter d'au moins deux éléments la taille de l'ensemble observé.

#### 4.4.2. Influence du milieu

Nous avons vu qu'en aquarium, les périodes d'activité élevée favorisent un comportement locomoteur social. Ces périodes d'activité correspondaient soit à un changement du milieu, ou une perturbation (comme la mise dans l'eau d'une épuisette), soit à la distribution de nourriture. Les poissons ne sont jamais immobiles quand ils sont en "groupement". Nous pouvons rapprocher cette observations des données de terrain par Moller et coll. (1979), qui décrivent à la fois une dispersion et une faible activité locomotrice des mormyres, (dans la journée), et des déplacements en groupe (au crépuscule), sur la base d'enregistrements d'activités électriques in situ. Les tendances (territorialité, groupement, dispersion) que nous avons mentionnées répondent sans doute à des conformations spatio-temporelles auxquelles réagissent les poissons. Le rassemblement en période incertaine a été souvent observé chez les ruminants par exemple (Schaller 1972), de même que les rassemblements lors de déplacements sont bien connus chez le oiseaux migrateurs. En faisant varier le nombre d'objets dans le bac, le nombre et la densité de poissons en présence, la luminosité, il serait possible de déterminer les groupes de facteurs et les périodes critiques qui favorisent ces tendances.

#### 4.5. INTERACTIONS ELECTRIQUES DANS UN GROUPE

Nous avons observé des interactions électriques dans les groupes de mormyres. Quelles sont les limites de notre méthode basée sur l'analyse des intervalles de temps entre impulsions identiques ? En quoi les interactions observées se rapportent-elles aux interactions connues pour des dyades.

##### 4.5.1. Enregistrement de l'activité électrique

L'invention d'une électrode individuelle et d'un collecteur tournant à faible moment d'inertie a permis l'enregistrement de l'activité électrique d'un mormyre au milieu d'un groupe. La description des activités électriques n'a pris en compte que l'intervalle de temps séparant les impulsions successives, considérées comme identiques entre elles. Cette assertion, classiquement admise pour l'étude des décharges des mormyres en laboratoire néglige en fait le paramètre amplitude de la décharge.

L'amplitude de la décharge est considérée comme constante à la source; on note cependant (Mandriota 1965, J. Serrier communication personnelle, observation personnelle) des baisses d'amplitude pour des volées de décharges très rapprochées dans le temps (fatigabilité); ce phénomène n'a jamais été mesuré. Szabo (voir dans Lissmann 1961) mentionne des variations d'amplitude et une augmentation concomittante de rythme et d'amplitude des impulsions. Chichibu (1981) a décrit une alternance d'impulsions de deux amplitudes différentes sur un Gnathonemus petersii au repos, qu'il a attribuée à l'activité alternée des deux moitiés, droite et gauche, de l'organe.

Mais surtout, l'amplitude du signal reçu varie beaucoup selon la position du récepteur par rapport à la source. C'est d'ailleurs à ce facteur que nous

attribuons les résultats de Chichibu, qui enregistre les effets de la position oscillante d'un poisson ("sur-place") par rapport à des électrodes fixes. En effet, ayant posé une électrode individuelle sur un côté du pédoncule caudal de M. macrolepidotus immobile, nous n'avons observé aucune variation d'amplitude entre impulsions successives. Les variations d'amplitude du signal à la réception peuvent constituer un codage contrôlé par le poisson émetteur en mouvement. Notons toutefois que cette composante éventuelle, jusqu'ici toujours négligée (peut-être pour des raisons techniques) n'intervient pas dans le cas où les poissons sont au repos.

#### 4.5.2. Comportements électriques

La réponse d'arrêt et la réponse écho avaient été observées précédemment pour des dyades de poissons. La première fonction attribuée à ces réponses est assimilable à celle de la réponse de changement de fréquence (Jamming Avoidance Response) des gymnotiformes: il s'agit d'éviter les brouillages de l'électrolocalisation. Pour permettre l'électrolocalisation active, les mormyromastes répondent de façon graduelle à l'impulsion du poisson en fonction des propriétés électriques du milieu environnant. Si la décharge d'un autre poisson intervient au cours de cette réponse, la fonction d'électrolocalisation active est perturbée. Or les réponses d'arrêt en groupe correspondent à des rafales de la part d'un congénère; durant ces rafales, les  $i-i$  sont réguliers, et par conséquent l'arrivée de chaque impulsion est hautement prévisible; en effet l'écart-type des  $i-i$  est faible pour les  $i-i$  courts. Ainsi, on peut voir un avantage (une précaution) pour le poisson récepteur de réagir au début (30 ms) d'une rafale par une suspension de sa décharge, puisque durant le temps de la rafale, son électrolocalisation active serait brouillée. Par contre,

l'électrolocalisation passive de la position de l'individu qui produit la rafale est extrêmement favorisée, puisque la stimulation des récepteurs du congénère silencieux se fera par des impulsions successives de même origine, alors qu'en général, au milieu du groupe, les impulsions de toutes origines se succèdent dans un ordre mal défini.

La réponse écho évite elle aussi le brouillage. En effet, l'intervalle minimum entre deux impulsions successives d'un même poisson est de 16 ms environ chez Marcusenius macrolepidotus; la possibilité pour le congénère récepteur de décharger plusieurs millisecondes avant la fin de ce délai de 16 ms "lui garantit" une électrolocalisation intacte. Cette interprétation rend compte du fait que la réponse écho est observée pour des poissons situés à courte distance l'un de l'autre, où l'interférence est au maximum, car la décharge du congénère stimule alors les mormyromastes de l'autre individu avec une intensité comparable aux siennes. De même que pour la réponse d'arrêt, on peut trouver un avantage pour un troisième dans la réponse écho entre deux autres poissons. D'une certaine manière la réponse écho constitue une réplique par un poisson du rythme de son voisin; elle permettrait donc de relayer ce rythme pour un autre individu récepteur. Cette hypothèse n'est pas pleinement justifiée dans notre bac expérimental où de toutes façons tous les individus se perçoivent. Il faut remarquer cependant qu'il est sans doute plus aisé pour un troisième poisson de distinguer le rythme de décharge du premier si la décharge du second intervient à un moment prédictible plutôt que comme un bruit de fond aléatoire. Dans ce sens la réponse écho peut aussi favoriser la transmission des signaux au sein du groupe.

Le contexte social dans lequel ont été effectuées les observations antérieures de ces deux types de réponses comportaient toujours un composante de nouveauté pour le poisson répondeur. Il s'agissait de poissons isolés, subitement mis en présence d'un congénère, ou soumis à une séance de stimulation de quelques heures. Dans notre cadre expérimental, la présence de ces réponses indique qu'il ne s'agit pas de réactions propres à une phase d'habituation, ou de nature strictement agressive comme cela peut être suggéré par la littérature.

#### 4.5.3. Retournement

La plupart des rafales déclenchant des réponses d'arrêt en groupe sont concomitantes à des "retournements" locomoteurs (1/2 tour) du poisson émetteur. Ce retournement peut constituer une composante de la stimulation comme signal. Lors du retournement, le corps du poisson se courbe, et modifie la distance séparant son organe émetteur de ses récepteurs, modifiant donc la façon dont ses décharges stimulent ces récepteurs. Cette modification, sans changement du milieu, agit dans un sens inverse pour les deux côtés du corps; il est possible (J. Serrier, communication personnelle), que ce déséquilibre des entrées sensorielles agisse sur les centres de commande de l'émetteur en provoquant une augmentation du rythme de décharge, ou rafale (c'est à dire la réduction des  $i-i$  qui accompagne ce mouvement). L'intensité du signal reçu par les congénères dépend de l'orientation de l'axe de l'émetteur (axe du dipôle, axe du poisson); quand le poisson se retourne de  $180^\circ$ , tout congénère situé à distance adéquate percevra le signal, envoyé "à la ronde": cet agrandissement du champ d'influence du signal incite à considérer la rafale qui déclenche la réponse d'arrêt en groupe comme un comportement social. En outre, l'électrolocalisation

active semble impossible lors du retournement, accompagné d'une déformation du corps. L'abondance de cet item en contexte social, le fait que la fonction d'électrolocalisation soit affectée lors du retournement, et importance dans le recrutement des congénères récepteurs potentiels confortent l'hypothèse qu'il s'agit d'un item comportemental à valeur sociale.

#### 4.6. SYSTEME SOCIAL

Dans ce travail, nous montrons l'existence d'un système social. Les méthodes utilisées permettent-elles de généraliser ce résultat ? Quelles sont les caractéristiques du système social ainsi défini ?

##### 4.6.1. Approche utilisée

L'utilisation d'un nombre suffisant d'individus a permis d'entamer une étude statistique du groupe, et nous a évité de prendre en compte des observations isolées (comme le sexe de l'individu territorial, la pigmentation du rejeté social ou la date d'une séquence d'actes particulièrement agressifs), et attacher une réelle importance aux caractères communs à tous les groupes. Nous avons ainsi pu véritablement aborder une étude située au niveau d'organisation du groupe et non de l'individu. Ce principe élémentaire de l'approche scientifique est très souvent négligé dans les études sur les groupes sociaux qui se limitent à des études de cas, si l'on considère le groupe comme un échantillon. (Cf réunion "Organisation Sociale" S.F.E.C.A. décembre 1985).

##### 4.6.2. Existence d'un système social

L'existence de réponses d'arrêt en groupe, correspondant à une modification coordonnée de comportement entre tous les éléments d'un groupe d'animaux, confirme l'hypothèse d'un système social ou réseau de communication soutenu par l'électrocommunication. En accord avec le principe selon lequel le tout est différent de la somme des parties, nous avons tenté de montrer une



différence entre l'activité électrique globale du groupe et la somme des activités élémentaires sur une distribution temporelle et non seulement dans la succession temporelle. Les deux types de réponse (écho et arrêt) peuvent favoriser une distribution homogène des impulsions, c'est-à-dire que les intervalles très courts ou très longs seraient plus rares que pour une activité électrique globale résultant d'un mélange aléatoire des activités électriques des individus. La forte variabilité des paramètres des distributions mesurées a rendu impossible la confirmation de cette hypothèse. Nous projetons pour ce faire l'utilisation de séquences d'enregistrement plus homogènes (provenant de groupes tranquilles (poissons tous au repos), et en comparant l'activité électrique globale de chacun des groupes avec la somme des activités électriques individuelles des poissons qui le composent. La suppression des abris et l'enregistrement immédiat du groupe après mise dans le bac expérimental permettrait aussi d'enregistrer le groupe en activité locomotrice coordonnée (groupement, nage en file), et de décrire simultanément un comportement locomoteur global et un comportement électrique global.

#### 4.6.3. Electrolocalisation et électrocommunication sociale

La distinction entre les deux fonctions d'électrolocalisation et d'électroréception provient du fait que les modifications d'activités électriques qui témoignent de l'électrocommunication concernent uniquement le rythme de décharge et qu'à l'inverse, on ne connaît pas de sources naturelles d'impulsions électriques sinon les mormyres. La voie sensorielle (partant des "Knollenorgane") qui permet la réception des rythmes d'impulsions électriques exogènes est donc attribuée à l'électrocommunication; les autres récepteurs (mormyromastes, organes ampullaires) qui codent l'intensité du stimulus sont

attribués à l'électrolocalisation. Cette distinction doit être revue lorsque l'on considère un individu récepteur en présence de plusieurs autres poissons. L'implication d'organes récepteurs transmettant uniquement le rythme ne suffirait pas à l'individu pour reconnaître le congénère qui l'émet; et lorsque plusieurs émettent en même temps ? Dans un groupement de mormyres tel que ceux que l'on observe en aquarium, l'information reçue par un poisson à travers une voie sensorielle dont l'entrée serait représentée par les "Knollenorgane" seuls ressemblerait en principe à celle qui reste après une mise en forme de l'activité électrique, telle que celle que nous avons employée pour enregistrer l'activité électrique du groupe (AEG). L'électrocommunication entre individus implique dans ce contexte une électrolocalisation; elle se présente d'une certaine manière comme une localisation par signaux électriques dans l'environnement social. La discrimination du rythme des impulsions de l'un des congénères parmi les autres nécessite un traitement prenant en compte l'amplitude du signal; deux mécanismes peuvent être proposés: 1- une comparaison des efférences provenant de plusieurs "Knollenorgane" de seuils de sensibilité différents, ajustés en fonction de la position de l'émetteur, souvent changeante, et/ou 2- une intervention de récepteurs codant l'amplitude du signal, qui permettraient de repérer les impulsions pertinentes. Cependant le temps de codage, par trains de potentiels d'action, de l'amplitude des signaux reçus est difficilement compatible avec la durée extrêmement courte de l'intervalle inter-impulsion des AEG. Il est possible que l'électrocommunication dans l'environnement social formé par un groupement de mormyres se réduise à un repérage et un ajustement de la position spatiale des individus, facilités lors de réponses d'arrêt en groupe. En période de repos, quand la position des poissons est constante et plus dispersée, le nombre de poissons affectant un même récepteur est réduit, et ce dernier peut effectuer

plus aisément un filtrage et un décodage du rythme produit par l'un ou l'autre de ces émetteurs.

Des tests de discrimination permettraient de montrer si le poisson peut reconnaître un rythme d'impulsions d'amplitude donnée, au milieu d'un bruit de fond constitué d'impulsions différentes. L'enregistrement des activités de plusieurs récepteurs simultanément serait nécessaire pour déterminer la part des différents organes dans un tel décodage.

#### 4.6.4. Caractéristiques du système

Quelles sont les caractéristiques du système social ainsi défini?

Les relations particulières entre certains individus (territorial, rejeté social) du groupe suggèrent que celui-ci n'est pas anonyme, mais qu'une reconnaissance individuelle existe, comme Serrier et Moller (1979) et Cohen (1985) l'ont montré chez G. petersii. L'espace dans lequel les poissons sont enregistrés a contraint l'apparition d'un réseau de type dense dans la mesure où, comme en témoigne la réponse d'arrêt en groupe, chaque individu peut être perçu directement par tous les autres; un réseau lâche ne peut exister que si la distance entre deux individus du même groupe dépasse la portée du signal, et que ces individus sont reliés de façon transitive (communication de chacun avec un même troisième); en l'absence de données écologiques sur cette espèce, rien ne nous permet de savoir ce qu'il en est dans le biotope. De même, la notion de groupe ouvert ou fermé ne peut se poser dans un contexte où le nombre maximum et minimum des congénères en contact est obligatoirement le même. Cependant des études comparatives de K. Lorenz (1970) appliquées aux oiseaux permettent d'émettre certaines hypothèses sur le comportement social dans la nature. Cet auteur distingue en captivité les oiseaux présentant un comportement naturel de

groupe de ceux qui élaborent un système social artificiel. Chez les espèces naturellement sociales, les conflits les plus fréquents interviennent entre des individus de rang social proche, les animaux du haut de la hiérarchie étant "bienveillants" à l'égard des plus bas; dans le cas d'espèces solitaires, les individus les plus désavantagés subissent les coups de tout les congénères présents. La position du rejeté social nous rapproche de ce dernier cas. Il est donc très probable que la densité du système social soit plus lâche dans la nature, et que le rejeté social soit victime de l'impossibilité de s'éloigner. Remarquons que les relations sociales changent selon la situation; la distance interindividuelle imposée par notre aquarium place peut-être les poissons dans une conformation particulière (pas de territoire, activité locomotrice plus élevée) où ils adoptent un type de relation sociale identique à celui qui intervient lors de leurs déplacements, dans lequel les interactions motrices ne sont pas agressives. Le nombre important de congénères entraîne une dissémination des actes agressifs, fatiguant l'agresseur (territorial), mais affectant peu les individus regroupés. De plus il est possible que les animaux en conformation de groupement ne présentent pas de stimuli déclencheurs de l'agression, exception faite du rejeté social dont l'attitude de combattant vaincu (position spatiale en hauteur, absence de certains mouvements) et l'impossibilité de fuir maintiennent le déclenchement des agressions.

#### 4.7. CONCLUSION

Marcusenius macrolepidotus s'est bien prêté à une étude des communications animales en laboratoire. Sa robustesse, et son faible niveau d'activité diurne, nous ont permis d'adapter un système d'enregistrement adéquat de signaux bien quantifiables.

L'absence d'une dépolarisation initiale dans l'impulsion qui constitue la décharge électrique ne peut être expliquée par la forme des électrocytes qui forment l'organe émetteur tels qu'ils apparaissent au microscope optique.

Cette impulsion se distingue de celles de mormyres de taille comparable par sa symétrie et sa puissance plus fortes; elle faciliterait une communication dans un milieu défavorable à ces derniers.

Le dédoublement de l'impulsion qui intervient en cas de changement brusque du milieu peut être dû à un effet comportemental, ou ionique périphérique, mettant en jeu une hyperactivité des électromotoneurones, effectuant des trains de plus de trois potentiels d'action, nombre normal permettant le déclenchement d'une impulsion unique.

Notre principe d'étude de la distribution temporelle des intervalles inter impulsions se ramène à une étude du logarithme de la fréquence, qui est un paramètre couramment utilisé en électrophysiologie. Notre méthode d'analyse de l'organisation séquentielle des impulsions permet de définir et de quantifier les stéréotypies, et conduit à une méthode de classification des rythmes propres à chaque poisson au repos. Ces stéréotypies pourraient intervenir dans la reconnaissance individuelle.

Notre étude du comportement locomoteur de groupes de poissons a pris en compte le nombre optimum d'individus et la meilleure période de la journée

permettant l'apparition de comportements de groupe. Elle indique des variations selon la situation, définies par des regroupements en période d'activité et une dispersion durant les périodes calmes.

L'étude de l'activité électrique prend en compte uniquement le rythme des impulsions, mais l'amplitude des signaux est aussi sujette à des variations, en particulier lorsque le poisson se déplace. Le retournement du corps du poisson, qui accompagne certaines rafales d'impulsions déclenchant une réponse d'arrêt en groupe, se présente comme une composante de l'acte de communication. Les modifications de l'activité électrique des poissons en groupe, témoignent d'une communication; elles respectent sans doute de plus la fonction d'électrolocalisation tant pour les individus récepteurs et émetteurs concernés que pour les autres congénères en présence.

En contexte social, la communication implique la localisation, et met sans doute en jeu plus d'un type d'électrorécepteurs. Nos données, mettant en relation de communication tous les individus d'un groupe, démontrent l'existence d'un système social. Le système social observé en aquarium n'est pas anonyme et il est de type dense. Dans la nature, il varie sans doute selon la situation; en périodes d'activité, il doit être dense et anonyme, la communication permettant une cohésion dans les déplacements; en périodes de repos, il doit être lâche, et non-anonyme, permettant une synchronisation à moyen terme des activités locomotrices entre poissons voisins.

La confirmation de nos hypothèses requiert une observation de ces animaux dans leur environnement naturel, et des tests de discrimination des signaux, en laboratoire.

## 4.8. POINT DE VUE

L'éthologie des poissons électriques à faibles décharges doit à l'électronique et à l'informatique une part importante de ses moyens d'investigation, influençant ainsi la forme et la nature des résultats. Les concepts utilisés dans la discussion de ces résultats, mais aussi les termes en lesquels se posent de nouvelles questions sont souvent familiers à ces sciences, de même que l'étude du chant des oiseaux est marquée par la musicologie et la linguistique. L'importance de la contribution de ces sciences dans notre compréhension de la biologie des animaux ne doit pas être confondue avec l'importance de la musique ou du transfert d'information pour ces animaux dans leur vie. De même, l'importance de la complexité ou de la taille relative de certaines structures anatomiques ne doit pas être confondue avec l'importance de la fonction des organes impliqués; ainsi l'organe "pseudo électrique" inoffensif des mormyres a paru pendant longtemps de peu d'importance en comparaison de celui des poissons à forte décharge, contenant des milliers d'électrocytes. Notre recherche fondamentale est orientée vers un hypothétique centre de gravité des éléments significatifs pour l'animal, mais notre démarche nous cantonne à l'interface du perceptible.

La connaissance du milieu d'origine de ces poissons nous aiderait à deviner le type d'information qu'ils doivent comprendre et transmettre. Des tests de discrimination permettraient de déterminer les paramètres significatifs des signaux envoyés.

Nous avons effectué une électrolocalisation active d'individus et de groupes de Marcusenius macrolepidotus. Nous avons pour cela effectué des mouvements stéréotypés de va et vient afin de faciliter les comparaisons. Par ses décharges électriques, ce poisson a modifié notre comportement, c'est l'électrocommunication. Nous avons émis des signaux visuels, mais notre faible acuité des densités lumineuses, et notre perception des couleurs et des formes, si différentes des capacités du mormyre, nous empêchent de les imaginer. Dans le système nerveux central hyperdéveloppé de certains de ces poissons, un échantillon limité d'Homo sapiens (electrofaber) a laissé sa trace. Ces échanges subtils d'énergie entre extra aquatiques et extraterrestres sont un vieux rêve à portée humaine. Il reste à employer cette communication pour élaborer un système, mettant en jeu les deux espèces.



## REFERENCES

- ALCOCK, J.: Animal behavior, an evolutionary approach  
Sinaver Assoc., Inc. Publ., Sunderland, Mass. (1975)
- ALJURE, E.: Neuronal control system of electric organ discharges in Mormyridae.  
Ph.D. Columbia Univ. (1964)
- BAUER, R. : Electric organ discharge activity of resting and stimulated Gnathonemus  
petersii (mormyridae).  
Behav., 50, 306-323 (1974)
- BAUER, R.: Electric organ discharge (EOD) and prey capture behaviour in the electric  
eel, Electrophorus electricus  
Behav. Ecol. Sociobiol., 4, 311-319 (1979)
- BELBENOIT, P.: Relation entre la motricité et la décharge électrique chez les  
Mormyridae (Teleostei)  
Réunion d'Association des Physiologistes. J. Physiol. 65 N°2, 197 A (1972)
- BELBENOIT, P.: Comportement alimentaire et décharge électrique associée chez Torpedo  
marmorata (Selachii, Pisces)  
Z. vergl. Physiol., 67, 205-216 (1970)
- BELBENOIT, P.: Fine analysis of predatory and defensive motor events in Torpedo  
marmorata (Pisces)  
J. exp. Biol. (in press) (1986)
- BELBENOIT, P., MOLLER, P., SERRIER, J., PUSH, S.: Ethological observations on the  
electric organ discharge behaviour of the electric catfish Malapterurus  
electricus (Pisces)  
Behav. Ecol. Sociobiol., 4, 321-330 (1979)
- BELL, C.C.: Central nervous system physiology of electroreception, a review.  
J. Physiol., Paris 75, 361-379 (1979)
- BELL, C.C., BRADBURY, J., RUSSELL, C.J.: The electric organ of a mormyrid as a  
current and voltage source  
J. Comp. Physiol., 110, 65-88 (1976)

- BELL, C.C., FINGER, T.E., RUSSELL, C.J.: Central connections of the posterior lateral line lobe in mormyrid fish  
Exp. Brain Res., 42, 9-22 (1985)
- BELL, C.C., LIBOUBAN, S., SZABO, T.: Pathways of electric organ discharge command and its corollary discharges in mormyrid fish  
J. comp. Neurol., 216, 327-338 (1983)
- BELL, C.C., MYERS, J.P. and RUSSELL, C.J.: Electric organ discharge patterns during dominance related behavioral displays in Gnathonemus petersii (Mormyridae).  
J. comp. Physiol., 92, 201-228 (1974)
- BENNETT, M.V.L.: Electric organs.  
In: Fish Physiology vol. V 347-391 (Hoar, W.S. and Randall, D.J. eds.) New York and London, Acad. Press (1971)
- BENNETT, M.V.L.: Electroreception  
In: Fish Physiology vol. V 493-574 (Hoar, W.S. and Randall, D.J. eds.) New York and London, Acad. Press (1971)
- BENNETT, M.V.L., ALJURE, E.: Synchronization of electric organ discharge in the weakly electric mormyrid fish Gnathonemus  
Fed. Proc., 22, 220 (1963)
- BENNETT, M.V.L., ALJURE, E., NAKAJIMA, Y., PAPPAS, G.D.: Electrotonic junctions between teleost spinal neurons: electrophysiology and ultrastructure  
Science, 141 262-264 (1963)
- BENNETT, M.V.L., PAPPAS, G.D., ALJURE, E., NAKAJIMA, Y.: Spinal and medullary electromotor nuclei in mormyrid fish  
J. Neurophysiol., 30, 180-208 (1967)
- BERTIN, L., ARAMBOURG, C.: Super ordre des Téléostéens (Teleostei)  
In: Traité de Zoologie, Grassé P.P. Ed., Vol. 13 2204-2540, Masson Paris (1958)  
p;BLACHE, J.: Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo-Kebbi  
Mem. ORSTOM Paris (1964)
- BOUDINOT, M.: Contribution à l'étude des caractéristiques électriques de l'organe effecteur de Gnathonemus petersii  
Mémoire de diplôme d'ingénieur du CNAM, Paris (1972)

- BOULENGER, G.A.: Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History)  
Vol. 1. (1909)
- BRUDNO, S., MARCZYNSKI, T.J.: Temporal patterns, their distribution and redundancy in trains of spontaneous neuronal spike intervals of the feline hippocampus studied with a non parametric technique  
Brain Res., 125, 65-89 (1977)
- BULLOCK, T.H.: Electrorception  
Ann. Rev. Neurosc., 5, 121-170 (1982)
- CHICHIBU, S.: EOD Time series analysis of Gnathonemus petersii  
In: Sensory Physiology of Aquatic Lower Vertebrates (Szabo, T. and Czeh, G. eds.) Adv.Physiol.Sci. 31, 165-178 Budapest, Pergamon Press and Akademiai Kiado (1980)
- CROCKETT, D.P.: The role of electric organ discharge in social interactions in Mormyrid fish  
Ph.D. Thesis, City University of New York (1982)
- DAGET, J., GOSSE, J.P., AUDENAERDE, T. Van Den: Catalogue des Poissons d'Eau Douce d'Afrique  
ORSTOM Paris et MRAC Tervuren (1984)
- DENIZOT, J.P.: Etude histochimique des mucopolysaccharides chez Gnathonemus petersii, Mormyridae  
Histochem., 28, 305-315 (1971)
- DENIZOT, J.P., KIRSCHBAUM, F., WESTBY, G.W.M., TSUJI, S.: The larval electric organ of the weakly electric fish Pollimyrus (Marcusenius) isidori  
J. Neurocytol., 7, 165-181 (1978)
- DENIZOT, J.P., KIRSCHBAUM, F.: WESTBY, G.W., TSUJI, S.: On the development of the adult electric organ in the mormyrid fish Pollimyrus isidori (with special focus on the innervation)  
J. Neurocytol., 11, 913-934 (1982)
- DJEBAR, B.: Répartition relative et régénération expérimentale des électrorécepteurs épidermiques chez un poisson électrique, Gnathonemus petersii  
Mémoire de D.E.A. Paris VI (1984)

- FAVERGER, M.H.: La proprioception chez un téléostéen (Mormyridae) avec une note sur les effets neurophysiologiques d'un anesthésique, le MS 222.  
Thèse doctorat 3ème cycle Paris VI (1981)
- FESSARD, A.: Peripheral mechanisms of electroreceptors in Teleosts  
In: Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates, Handbook of Sensory Physiology, Fessard, A. Ed., Vol. III 2, 60-95, Springer Verl. (1974)
- GORDON, L., JOHNSON, K., MOLLER, P.: Patterns of spatial distribution and locomotor activity in groups of weakly electric fish, Gnathonemus petersii  
Amer. Zool., 13 19 (1973)
- GRANT, K., CLAUSSE, S., BELL, C.C.: Physiology and morphology of electric organ discharge command nucleus in mormyrid fish  
Neurosc. Abstr., 9, 352 (1983)
- HAGIWARA, S., MORITA, H.: Coding mechanisms of electroreceptor fibers in some electric fish  
J. Neurophysiol., 26, 552-567 (1963)
- HALLIDAY, T.H., SLATER, P.J.B.: "Communication"  
In: Animal Behaviour, Vol. 2, Blackwell Scient.Publ. (1983)
- HARLAN MEYER, J.: Behavioural responses of weakly electric fish to complex impedances  
J. comp. Physiol., 145 459-470 (1982)
- HAUGEDE-CARRE, F.: Contribution à l'étude des connexions du torus semicircularis et du cervelet chez certains mormyridés  
Thèse 3ème Cycle, Paris (1980)
- HEILIGENBERG, W.: Electrolocation and jamming avoidance in the mormyrid fish Brienomyrus  
J. comp. Physiol., 109, 357-372 (1976)
- HOPKINS, C.D.: Lightning as background noise for communication among electric fish  
Nature, 242, 268-270 (1973)
- HOPKINS, C.D. : Evolution of electric communication channels in mormyrids.  
Behav. Ecol. Sociobiol., 7, 1-13 (1980)

- HOPKINS, C.D.: On the diversity of electric signals in a community of mormyrid electric fish in West Africa  
Amer. Zool., 21, 211-222 (1981)
- HOPKINS, C.D.: The neuroethology of electric communication  
TINS, 4, 4-6 (1981)
- HOPKINS, C.D.: Functions and mechanisms in electroreception  
In: Fish Neurobiology Vol. 1. brainstem and Sense Organs, Northcutt and Davis Eds., Univ. Michigan Press, 215-260 (1983)
- HOPKINS, C.D. and BASS, A.H. : Temporal coding of species recognition signals in an electric fish.  
Science 212, 85-87 (1981)
- HOPKINS, C.D., HEILIGENBERG, W.: Evolutionary designs for electric signals and electroreceptors in gymnotoid fishes of Surinam  
Behav. Ecol. Sociobiol., 3, 113-134 (1978)
- IMMELMANN, K.: Introduction to Ethology  
In: Einführung in die Verhaltensforschung, traducteur E. Klinghammer, Plenum Press (1980)
- KALMIJN, A.J.: The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs  
In: Handbook of Sensory Physiology, vol. III/3, 126-147 Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1974)
- KALMIJN, A.J.: Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes  
Science, 218, 916-918 (1982)
- KIRSCHBAUM, F.: Reproduction of weakly electric teleosts: just another example of convergent development?  
Environm. Biol. of Fishes vol. 10, 3-14 (1984)
- KLEMM, W.R., SHERRY, C.J.: Do neurons process information by relative intervals in spike trains?  
Neurosc. and Behav. Rev., 6, 429-437 (1982)
- KRAMER, B.: Electric organ discharge interaction during interspecific agonistic behaviour in freely swimming mormyrid fish. A method to evaluate two (or more) simultaneous time series of events with a digital analyser.

J. Comp. Physiol. 93, 203-235 (1974)

KRAMER, B.: Electric signalling during aggressive behaviour in Mormyrus rume (Mormyridae, teleostei).  
Naturwiss., 63, 48 (1976a)

KRAMER, B.: Flight-associated discharge pattern in a weakly electric fish Gnathonemus petersii (Mormyridae, Teleostei).  
Behav. 59, 88-95 (1976b)

KRAMER, B.: The attack frequency of Gnathonemus petersii towards electrically silent (denervated) and intact conspecifics, and towards another mormyrid (Brienomyrus niger).  
Behav. Ecol. Sociobiol., 1, 425-446 (1976c)

KRAMER, B.: Spontaneous discharge rhythms and social signalling in the weakly electric fish Pollimyrus isidori (Cuvier et Valenciennes) (Mormyridae, Teleostei)  
Behav. Ecol. Sociobiol., 4, 61-74 (1978)

KRAMER, B.: Electric and motor responses of the weakly electric fish, Gnathonemus petersii (Mormyridae), to play-back of social signals.  
Behav. Ecol. Sociobiol., 6, 67-79 (1979)

KROODSMA, D.E.: Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song  
Science, 192 574-575 (1976)

LAMARCK, J.B.: Philosophie zoologique (1809)

LAUDER, G., LIEM, K.: Patterns of diversity and evolution in ray-finned fishes  
In: Fish neurobiology vol. 1, Northcutt R.G. and Davis R.E. Eds., Univ. Michigan Press, 1-24 (1983)

LISSMANN, H.W.: Continuous electrical signals from the tail of a fish, Gymnarchus niloticus Cuv.  
Nature, 167, 201 (1951)

LISSMANN, H.W.: On the function and evolution of electric organs in fish  
J. Exp. Biol., 35, 156-191 (1958)

LISSMANN, H.W.: Ecological studies in gymnotids  
Bioelectrogenesis, Chagas C. Ed., Elsevier, New York 215-223 (1961)

- LISSMANN, H.W., MACHIN, K.E.: The mechanism of object location in Gymnarchus niloticus and similar fish  
J. exp. Biol. 35, 451-486 (1958)
- LORENZ, K.: Essais sur le comportement animal et humain  
Piper Verl., (1965) et Le Seuil (1970)
- McEWAN, M.R.: A comparison of the retina of the mormyrids and other teleosts  
Acta Zool., 19 427-465 (1938)
- MANDRIOTA, F., THOMPSON, R.C., BENNETT, M.V.L.: Classical conditioning of the rat of electric organ discharge in mormyrid fish  
Science, 150 1740-1742 (1965)
- MANDRIOTA, F., THOMPSON, R.C., BENNETT, M.V.L.: Avoidance conditioning of the rate of electric organ discharge in mormyrid fish  
Anim. Behav., 16, 448-455 (1968)
- MARLER, P., TAMURA, M.: Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows  
Science, 146 1483-1486 (1964)
- MOHRES, F.P.: Elektrische Entladungen im Dienste der Revierabgrenzung bei Fischen  
Naturwiss., 44, 431-432 (1957)
- MOLLER, P.: Ein Beitrag zur Frage nach der Kommunikation unter schwach elektrischen Fischen (Gnathonemus moori, Mormyridae)  
Zool. Anz. Suppl. Vol. 33n Verh. Dtsch. Ges., 482-489 (1969)
- MOLLER, P.: 'Communication' in weakly electric fish, Gnathonemus niger (Mormyridae). I. Variation of electric organ discharge (EOD) frequency elicited by controlled electric stimuli.  
Anim. Behav., 18, 768-786 (1970a)
- MOLLER, P.: Electric signals and schooling behaviour in a weakly electric fish Marcusenius cyprinoides L. (Mormyriiformes).  
Science 193, 697-699 (1976)
- MOLLER, P. and BAUER, R.: 'Communication' in weakly electric fish, Gnathonemus petersii, (Mormyridae). II. Interaction of electric organ discharge activities of two fish.  
Anim. Behav., 21, 501-512 (1973)

- MOLLER, P., SERRIER, J., BELBENOIT, P., PUSH, S.: Notes on ethology of the Swashi River Mormyrids (lake Kainji, Nigeria)  
Behav. Ecol. Sociobiol., 4, 357-368 (1979)
- MOLLER, P., SERRIER, J., SQUIRE, A., BOUDINOT, M.: Social spacing in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii* (Pisces): A multisensory approach.  
Anim. Behav., 30, 641-650 (1982)
- MOLLER, P., SERRIER, J., SQUIRE, A.: Spacing and aggregation in Mormyrid fish  
Neurosc. Lett. Suppl., 3, S 62 (1979)
- MURRAY, R.W.: Electrorceptors in the elasmobranch. The Ampullae of Lorenzini  
In: Handbook of Sensory Physiol., Electrorceptors and other specialized receptors in lower vertebrates, Vol. III.3, Springer Verl. (1974)
- ORTS, S.: Contribution à l'anatomie comparée et à la systématique des Mormyroïdes  
Acad. Roy. Sc. Outre Mer, NS XVII-3 Bruxelles (1967)
- PALS, N., PETERS, R.C., SCHOENHAGE, A.A.C.: Local geoelectric fields at the bottom of the sea and their relevance for electrosensitive fish  
Netherl. J. Zool., 32 479-494 (1982)
- PALS, N., VALENTIJN, P., VERWEY, D.: Orientation reaction of the dogfish, *Scyliorhinus canicula*, to local electric fields  
Netherl. J. Zool., 32 495-512 (1982)
- PARTRIDGE, B.L.: The structure and function of fish schools  
Scient. Amer., 246 90-99 (1982)
- PARTRIDGE, B.L., PITCHER, T.: The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision  
J. comp. Physiol., 135, 315-325 (1980)
- POULSEN, H.: Song learning in the domestic canary  
Tierpsychol., 16, 173-178 (1959)
- QUINET, P.: Etude systématique de la peau des Mormyriiformes  
Ann. Mus. Roy. Afrique Centrale (Tervuren), 190 (1971)
- ROSE, S.: The conscious brain  
Pelican books, Penguin books Harmondsworth, G.B.



- ROTH, A.: Propriétés fonctionnelles et morphologiques des différents organes de la ligne latérale des mormyridés  
J. Physiol., 59, 486 (1967)
- RUSSELL, C.J., MYERS, J.P. and BELL, C.C. : The echo response in Gnathonemus petersii (Mormyridae).  
J. comp. Physiol., 92, 181-200 (1974)
- SCHALLER, G.B.: The Serengeti lion  
Univ. Chicago Press (1972)
- SCHMIDT, R.F.: Fundamentals of Sensory physiology  
Springer Verl. Berlin Heidelberg New York (1981)
- SERRIER, J. : Rythmes de décharge électrique chez des mormyres en conditions expérimentales.  
Thèse Paris VI (1974)
- SERRIER, J.: Comportement électrique des Mormyridae (Pisces): Influence de stimulations électriques naturelles sur le rythme des décharges  
J. Physiol., Paris, 69, 208a (1974)
- SERRIER, J. : Electric organ discharge (EOD): Specificity and social recognition in Mormyrids (Pisces)  
Neurosc. Lett. Suppl., 3, S60 (1979)
- SERRIER, J.: Comportement électrique des Mormyridae (Pisces): Electrogénèse en réponse à un signal exogène  
Thèse d'état, Université Paris Sud (1982)
- SERRIER, J. and MOLLER, P.: Social communication in weakly electric fish. The fate of stereotyped electric organ discharge displays.  
19th Int. Ethol. Conf., Toulouse 1985.
- SHANNON, C.E.: The mathematical theory of communication  
Univ. Ill. Press (1949)
- SPATH, M., SCHWEICKERT, W.: The effect of metacaine (MS 222) on the activity of the efferent and afferent nerves in the teleost lateral line system.  
Naunyn Schmiedeberg's Arch. Pharmacol., 297 9-16 (1977)

- SQUIRE, A.: The effect of environmental factors on communication and spacing in weakly electric fish  
Ph.D. Thesis, City Univ. New York (1981)
- SZABO, T.: Sur la structure et le type d'innervation de l'électroplaque d'un mormyre Gnathonemus petersii  
C. R. Acad. Sci., Paris, 242 2045-2048 (1956)
- SZABO, T.: Un centre bulbaire particulier chez deux types différents de poissons électriques de la famille des Mormyridés  
C. R. Acad. Sci., Paris, 244 1265-1267 (1957)
- SZABO, T.: Anatomy of the specialised lateral line organs of electroreception  
In: Electoreceptors and other specialised receptors in lower vertebrates. Handbook of Sensory Physiology III/3, Chap. 2, 13-58, Springer Verl., Berlin, Heidelberg, New York (1974)
- SZABO, T.: Central processing of messages from tuberous electroreceptors in Teleosts  
In: Electoreceptors and other specialised receptors in lower vertebrates. Handbook of Sensory Physiology III/3, Chap. 3, 95-124, Springer Verl., Berlin, Heidelberg, New York (1974)
- SZABO, T.: L'analyse des signaux chez les poissons électriques  
La Recherche 78, 484-485 (1977)
- SZABO, T., BARETS, A.: Organe cutané particulier des mormyridés (mormyromaste)  
C. R. Acad. Sci., Paris, 257, 1361-1363 (1963)
- SZABO, T., HAGIWARA, S.: Le fonctionnement de certains électrorécepteurs  
J. Physiol., Paris, 57, 707-708 (1965)
- SZABO, T., HAGIWARA, S.: A latency-change mechanism involved in sensory coding of electric fish (Mormyrids)  
Physiol. Behav., 2, 331-335 (1967)
- TEYSSÉDRE, C.: Role des rythmes de décharge dans la communication sociale chez les mormyridés  
Thèse 3ème Cycle, Paris (1983)
- TEYSSÉDRE, C., MOLLER, P.: The optomotor response in weak electric mormyrid fish: can they see?

Z. Tierpsychol., 60, 306-312 1982

TEYSSÉDRE, C., SERRIER, J.: Temporal spacing of signals in communication studied in weakly electric fish (Teleost, Pisces)  
Behav. Proc., (in press)

TOERRING, M.J., SERRIER, J.: Influence of water temperature on the electric organ discharge (EOD) of the weakly electric fish Marcusenius cyprinoides  
J. exp. Biol., 74 133-150 (1978)

TOERRING, M.J., MOLLER, P.: Locomotor and electric displays associated with electrolocation during exploratory behaviour in mormyrid fish  
Behav. Brain Res., 12, 291-306 (1984)

WESTBY, G.W.M.: Electric signalling and social behaviour in gymnotid fish  
Ph.D. Thesis, Univ. Reading (1972)

WATZLAWICK, ., et coll. : Une logique de la communication  
Seuil, Paris (1972)

ZAR, J.H.: Biostatistical Analysis  
Prentice Hall, Englewood Cliffs N.J. U.S.A. (1984)

## RESUME

Un système social peut se former dans un groupe d'animaux, s'ils sont unis par des signaux de communication. L'émission de décharges électriques de faible puissance est un caractère commun dans la famille des mormyres, poissons téléostéens d'eau douce. Ces décharges sont perceptibles par le poisson émetteur lui-même et permettent une électrolocalisation; elles peuvent être reçues par un congénère, servant ainsi de signaux de communication entre deux individus (électrocommunication).

Nous avons étudié au laboratoire une espèce de mormyre venant de Tanzanie, Marcusenius macrolepidotus; nous avons entrepris une approche de ce poisson en tant qu'élément émetteur / récepteur de décharges électriques faibles, puis nous avons examiné, sur la base des activités locomotrice et électrique, le comportement d'un groupe formé de tels éléments.

Les techniques classiques d'histologie ont été employées pour caractériser les organes de Marcusenius macrolepidotus impliqués dans l'électrocommunication.

Le comportement locomoteur et l'activité électrique de onze individus isolés ont été enregistrés en conditions expérimentales.

L'étude du comportement social a été effectuée par observation de quatre groupes différents (6 à 45 individus) dans différents aquariums contenant sable, pierres et plantes, et par quantification en aquarium expérimental sur six groupes de six poissons, en conditions contrôlées.

La mise au point d'une électrode mobile, fixée de façon non-traumatisante sur le pédoncule caudal d'un individu, a permis de capter les signaux électriques émis par cet individu au milieu du groupe de six poissons. Les signaux électriques du groupe entier, ceux d'un individu dans le groupe, ainsi

qu'une description de leur comportement locomoteur et leur situation spatiale ont été enregistrés simultanément sur bande magnétique.

L'analyse des signaux électriques a été effectuée à l'aide d'un ordinateur sur la base des intervalles inter-impulsions (i-i): elle tient compte 1- de leur distribution statistique entre classes divisées suivant une progression géométrique, et 2- de leur organisation séquentielle par étude des combinaisons de variations (+ ou -) entre i-i successifs.

Marcusenius macrolepidotus possède l'équipement électrosensorimoteur propre aux Mormyridae: l'épiderme contient trois types d'électrorécepteurs (organes ampullaires, "knollenorgane" et mormyromastes), l'encéphale a la valvula du cervelet hyperdéveloppée, et le pédoncule caudal contient un organe émetteur d'impulsions électriques; ce dernier est constitué de quatre colonnes de 120 électrocytes.

La forme de l'impulsion qui constitue la décharge est constante. Elle présente deux phases temporelles principales symétriques, de 0,1 ms de durée chacune, de polarité opposée, la première phase étant positive à l'avant du poisson. L'amplitude de l'impulsion mesurée hors de l'eau est de 13 volts pour des individus de 11 cm. Cette amplitude est peu variable, mais en cas de changement brusque de milieu, l'impulsion peut être suivie d'une ou plusieurs autres d'amplitude plus faible, après un intervalle de très courte durée, 1 à 5 ms.

La durée de l'intervalle inter-impulsion (i-i) est très variable: pour le poisson seul, 99 % des i-i se situent entre 8 et 1000 ms; lorsqu'il est au repos, la moitié des i-i est comprise entre 64 et 250 ms; lorsqu'il nage, la moitié des i-i est comprise entre 16 et 64 ms. L'analyse de la distribution des i-i indique l'existence de stéréotypies (répétitions d'un même rythme

d'impulsions) propres à chaque poisson; ces stéréotypies apparaissent 1- à travers les populations d'i-i (de valeur définie avec une précision de 20 %) dans des séquences de 30 secondes et 2- à travers la fréquence de certaines combinaisons de variations d'i-i. Les suites de 7 i-i dans lesquelles la durée des i-i baisse puis augmente graduellement sont plus fréquentes que celles où la variation est inverse. Les modifications de l'activité locomotrice sont aussi accompagnées de modifications d'activité électrique; ces modifications vont dans le sens d'i-i plus courts pour un niveau d'activité motrice plus élevé, et inversement; elles apparaissent avec une latence inférieure à 10 secondes.

Marcusenius macrolepidotus se tient de jour dans les zones abritées et fuit les zones d'eau libre (sections 3.4.1., 3.4.2.1.); certains individus adoptent une attitude territoriale, la plupart se regroupent (3.4.1.2, 3.4.2.3.). Ce "groupement" se relâche au cours des jours, faisant place à une distribution spatiale dispersée (3.4.1.5., 3.4.1.6., 3.4.2.4.). Les perturbations du milieu déclenchent un retour à une structure de "groupement" (3.4.1.5.). Les individus placés au milieu de congénères ont une activité locomotrice plus importante que les individus isolés dans l'aquarium (3.4.2.3.).

L'activité électrique de l'individu dans le groupe se caractérise par une modification de l'organisation séquentielle des impulsions chez certains sujets, et par une abondance d'i-i de longue durée des individus en général. Ces i-i de longue durée sont concomitants à des i-i de courte durée de la part d'un autre individu du groupe expérimental. Une rafale (suite d'i-i très courts) d'un individu entraîne ainsi un arrêt simultané de l'activité électrique de tout le reste du groupe. Cette réponse d'arrêt en groupe est usuelle, tant au niveau des groupes que des individus qui la provoquent.

Certains membres du groupe établissent des couplages de leur activité électrique sous la forme de "réponse-écho" entre deux individus.

L'activité électrique du groupe entier diffère 1- du mélange aléatoire des activités de poissons isolés par la valeur de l'i-i moyen, et 2- du mélange aléatoire des activités électriques des poissons qui le composent par la distribution et l'organisation des i-i.

Les résultats montrent une communication électrique entre tous les individus du groupe. Ils révèlent l'existence d'un système social sous-tendu par l'électrocommunication.

"J'ai beaucoup de choses à dire,  
assure le poisson,  
... mais j'ai la bouche pleine d'eau"

Proverbe géorgien



NOM GRAFF

PRENOM CHRISTIAN

TITRE

Comportement social et signaux électriques du poisson électrique à faibles décharges, Marcusenius macrolepidotus (mormyridae, teleostei).

RESUME

Cette thèse concerne Marcusenius macrolepidotus (mormyridae, teleostei), poisson émetteur de faibles impulsions électriques. Elle décrit son comportement social locomoteur et électrique.

Les organes émetteurs et récepteurs d'électricité sont révélés histologiquement. Les mouvements de groupes sont observés en milieux variés puis quantifiés en conditions expérimentales permettant simultanément l'enregistrement de l'activité électrique du groupe et celle d'un individu dans le groupe. Les activités électriques sont analysées à l'ordinateur.

L'activité électrique présente des stéréotypies propres à chaque individu, elle change avec l'activité locomotrice. Cette espèce présente une tendance variable au regroupement des individus. L'activité électrique globale du groupe diffère d'un mélange d'activités électriques individuelles par des réponses d'arrêts en groupe et des réponses-écho entre individus.

Ce travail met en évidence un système social construit sur des signaux de communication auxquels l'homme est insensible.

MOTS-CLES

Comportement social, Communications Animales, Poisson Electrique, Mormyridae, Marcusenius macrolepidotus.