

# Les Poissons électriques

Louis Bec

louis.bec.isrp@wanadoo.fr

## Electrophysiologie

Les êtres vivants, végétaux et animaux sont communément le siège de phénomènes électriques intimement liés aux activités vitales dont ils en sont un des aspects révélateurs.

On met ces phénomènes en évidence à l'aide d'électrodes appliquées en surface ou introduites dans la profondeur des tissus. On peut alors capter les courants ou des différences de potentiel et enregistrer leurs variations au cours du temps.

Ces phénomènes d'électrogénèse biologiques appelés aussi bioélectriques ou électrophysiologiques font avec les techniques qui y sont associées, l'objet d'une science, l'électrophysiologie qui en décrit les divers aspects, cherche à en découvrir les causes et leur attribuer éventuellement un rôle fonctionnel.

A ces recherches sont étroitement liées celles qui visent à analyser les actions produites par les organismes vivants par le courant électrique que celui-ci soit imposé de l'extérieur ou d'origine interne.

Le métabolisme c'est à dire l'activité chimique incessante qui caractérise l'état vivant dans chaque tissu dans chaque cellule engendre des forces électromagnétiques (FEM), parce qu'il existe dans chaque cellule des mécanismes physico-chimiques capables de séparer des ions de signe contraire et d'orienter les molécules polaires.

On préfère avoir une mesure plus globale par organe (cerveau, coeur...). On mesure dans ce cas là, une partie des courants et les différences de potentiels captés, qui passent par les boucles des électrodes.

Le rôle que joue cette électrogénèse biologique dans l'économie des organismes peut présenter trois aspects différents.

1. Les courants ne semblent pas jouer de rôle défini, ils apparaissent comme de simples sous-produits du métabolisme et leur énergie se dissipe en chaleur.
2. Ils sont des facteurs essentiels d'un mécanisme moléculaire important et participent à une fonction spécifique. C'est le cas de tous les mécanismes où interviennent des membranes absorptions, sécrétions, excrétions, contraction musculaire, excitations sensorielles, mécanisme de la propagation et de la transmission de l'excitation nerveuse.
3. Les poissons électriques qui grâce à un organe hautement spécialisé produisent des décharges électriques sous contrôle du système nerveux pour capturer une proie, se défendre ou se diriger dans l'environnement et

communiquer avec d'autre spécimen. C'est dans ce cas un exemple de bioélectrogénèse devenue forme de comportement.

Les techniques qui permirent de développer les recherches sur les systèmes excitables ont pris deux orientations.

- L'approfondissement des bases physico-chimiques de l'électrogénèse biologique.
- L'ouverture à d'autres sciences comme la neurophysiologie, la neuro-anatomie, la psychophysiologie, la physiologie du travail et du sport, la physiologie aéronautique et spatial et la médecine.

## **Les poissons électriques**

Les premiers phénomènes observés se sont effectués à partir des décharges de poissons électriques.

En effet, plusieurs espèces de poissons sont pourvues d'organes électriques, grâce aux quels ils peuvent envoyer dans le milieu environnant des décharges brèves de courant électrique.

Ces poissons appartiennent à des groupes taxonomiques divers.

Il y a parmi eux les Sélaciens, les raies et les torpilles, les poissons marins à large répartition, mais aussi des téléostéens, surtout d'eau douce, appartenant à plusieurs familles à localisation géographique plus étroites : les Gymnotidés sont des Cyprinoïdes sud américain, le Malaptérure est un Siluroïde africain, les Mormyridés (osteoglossiformes) sont eux africain. Au total plus de 300 espèces connues possèdent des organes électriques.

C'est Adamson, botaniste Aixoise, qui en 1757, exprima l'idée que la décharge du Silure du Sénégal pourrait être de même nature que celle de la bouteille de Leyde, tandis que Van Musschenbroek, physicien inventeur de cette instrument émettait la même opinion en 1760 à propos de l'anguille électrique de Guyane.

C'est John Walsh qui en fit la démonstration sur la torpille, en 1772 à la Rochelle.

L'italien Carlo Matteucci en 1840 et l'allemand Emile Du Bois-Reymond en 1848, auteur tous deux des premiers traités d'électrophysiologie, eurent le mérite de rapprocher ces phénomènes des faits jugés exceptionnels et imperceptibles qu'avait découvert quelque temps auparavant, le biologiste Luigi Galvani, à Bologne.

Une préparation durant plusieurs heures, permet de comprendre le phénomène. Le réflexe d'une patte de grenouille détachée avec son nerf, est une expérience demeurée célèbre.

En 1791 Galvani l'avait vu se contracter lorsqu'on la touchait avec des pinces métalliques différentes et c'est à partir de cette simple observation que l'on allait bientôt construire la pile de Volta.

Or cette patte galvanoscopique, comme on la nomme encore, se contractait aussi en l'absence de tout métal, quand on faisait toucher son nerf, en deux points, d'un muscle fraîchement sectionné.

Cette expérience fondamentale de l'école de Bologne publiée en 1794 dans un tract anonyme prouvait l'existence des sources de l'électricité dans l'intimité du tissu vivant.

On multiplia des mesures sur toutes sortes d'objets vivants (fragments de peau, viscères, yeux, feuilles d'arbres, graines ou fruits...

On eut ainsi la révélation d'un phénomène général. Certain y virent le signe même de la vie. (Waller 1904), d'autant plus que ces courants disparaissaient réversiblement lorsqu'on privait le tissu d'oxygène et irréversiblement lorsqu'il mourrait.

Matteucci et Du Bois-Reymond avaient découvert que le courant diminue lors de la contraction. On reconnut après que tous les tissus ou organes excitables, nerfs, centre nerveux, muscles striés, coeur glandes récepteurs sensoriels se comportent de façon analogue au moment où il réagissent à une stimulation externe ou interne.

Jusqu'au début du XX siècle les recherches avancèrent pas à pas, puis ce fut l'explosion des découvertes qui suivit l'introduction de l'électronique dans les laboratoires de physiologie entre 1920 et 1930. (Amplificateurs, oscilloscopes, stimulateurs électroniques et beaucoup plus tard, télémétrie, enregistreurs magnétiques et calculatrices électroniques).

### **Anatomie des organes électriques**

Les organes électriques, toujours pairs, doivent être considérés comme des muscles profondément modifiés.

Leur disposition est très variable de même que l'origine des muscles dont ils proviennent.

Ces organes ne sont nullement homologues dans les différents groupes de poissons électriques.

Chez la torpille (torpédo) des organes électriques dérivent d'une partie de la musculature branchiale et sont ainsi innervés par les nerfs crâniens glossopharyngiens ainsi que par le facial.

Chez les raies l'organe électrique représente une partie de la musculature caudale.

C'est aussi dans la queue qu'est localisé l'organe électrique d'Electrophorus à la place de la musculature dorsolatérale non modifiée.

Les Mormyridés ont, dans la queue, huit cordons grêles parallèles à l'axe du corps.

L'organe électrique du Malaptérure est une espèce de manteau sous cutané qui recouvre presque tout le corps et la musculature pariétale.

Chez Astrocopus, le seul Téléostéen marin électrique, les organes électrogènes localisés dans la tête et innervés par les nerfs crâniens (moteurs oculaires) sont dérivés du muscle oculaire.

### **Le tissu électrogène**

L'élément fondamental du tissu électrogène est l'électroplaque, une structure syncytiale<sup>1</sup> aplatie, dérivée de la fibre musculaire.

Les électroplaques sont groupées suivant un montage en série pour former des prismes eux-mêmes en parallèles.

Le nombre d'électroplaques est considérable. Ainsi chacun des deux organes électriques d'Electrophorus comprend environ 70 prismes de 6000 à 10000 électroplaques.

Morphologiquement, les électroplaques appartiennent à trois types.

Chez les torpilles, les deux faces sont lisses.

L'électroplaque des mormyres a une face hérissée de papilles. Celle de l'Electrophore est hérissée sur deux faces. L'innervation se fait sur par une des faces où aboutissent les arborisations terminales d'une fibre motrice de la fibre musculaire.

Chez les Mormyridés et le Malapture, la fibre nerveuse aboutit sur un pédoncule sur une des faces de l'électroplaque

La force de la décharge s'exprime par la différence de potentiel que l'on peut mesurer entre les extrémités de l'organe.

Ce voltage dépend des conditions de mesure, mais il est très variable suivant les espèces:

- Electrophorus 600V
- Malapterus 400V
- Torpedo 40V

Il n'est que de quelques volts pour les raies et les Mormyridés. Il en est de même pour les Gymnotidés, sauf Electrophorus qui d'ailleurs émet deux décharges en dehors des puissantes décharges produites en cas de besoin, semblables aux décharges permanentes faibles des Gymnotidés.

Darwin avait attiré l'attention sur les organes électriques, dont il ne comprenait pas comment ils avaient été maintenus par la sélection naturelle avant d'avoir atteint une puissance utile

De fait, le rôle des organes électriques puissants s'interprètent aisément : Ils servent à tuer ou au moins à immobiliser les proies. L'émission de décharges électriques est sans doute aussi un moyen de défense plutôt que d'attaque.

Mais beaucoup plus nombreuses sont les espèces de poissons électriques dont la décharge est inoffensive (1 ou 2 volt).

C'est le cas des Mormyridés et des Gymnotidés dont les décharges électriques sont émises de façon continue.

Ainsi est crée autour de l'animal un champ électrique perturbé par certains objets.

Le comportement du Gymnarque montre qu'il est sensible à des modifications de son champ électrique et l'on a pu identifier des organes sensoriels superficiels qui sont responsables de cette sensibilité. Ce sont les organes Ampullaires ou mormyromastes.

Ils fournissent à ces poissons qui vivent dans les eaux limoneuses où la visibilité est presque nulle des informations sur le milieu extérieur. L'émission de train d'ondes électriques sur un rythme propre à chaque espèce permet sans doute une reconnaissance des individus et du groupe émettant des signaux concordants.

Ces faits de connaissance récente, montrent que au cours de l'évolution, les organes électriques peuvent avoir eu une valeur adaptative avant d'atteindre leur plein développement et une force considérable.

Les poissons électriques africains à faibles décharge constitue le groupe des **mormyriiformes** comprenant la famille des **Gymnarchidés** dont un seul représentant : le Gymnarque ou brochet du Nil et la famille des **mormyridées** avec plus de 200 espèces et il ne se passe pas d'années sans qu'il n'y ai de découvertes nouvellement identifiées.

Il y a aussi en Amérique des poissons électrique à faibles décharges: plus de 60 espèces de **Gymnotidés** dont l'anguille électrique de l'amazone et les poissons couteaux.

Parmi les mormyres africains certains sont munis d'un long prolongement mobile de leur menton; Il s'agit de poisson-éléphants les **Gnathonemus petersii**. Ces poissons émettent en permanence de jour comme de nuit des décharges électriques de faible voltage environ 1 volt et de faible intensité quelques impulsions à plusieurs dizaines par seconde.

Il s'agit d'un comportement différent de celui des poissons à fortes décharges comme la torpille qui émettent occasionnellement des décharges de fortes intensités.

Pour les mormyres leurs décharges sont si faibles qu'il a fallu l'avènement des techniques fines d'enregistrement pour les mettre en évidence.

Jusque dans les années 50 personne n'était parvenu à émettre une hypothèse sérieuse sur l'utilité de ces décharges.

Actuellement des travaux montrent que ces décharges électriques permettent un système de détection unique dans le monde vivant, l'**électrolocation**.

### **Mécanismes bioélectriques**

La production d'électricité est une propriété commune à tous les êtres vivants. Toute cellule vivante est une minuscule pile électrochimique dont un pôle recouvre complètement l'autre, l'intérieur étant négatif, l'extérieur positif.

Certaines cellules nerveuses et musculaires ont des propriétés d'excitabilité particulière.

Pour produire ses décharges, un mormyre possède de chaque côté de sa queue une paire d'organes électriques allongés de consistance gélatineuse.

Quatre séries d'environ 160 cellules aplaties en forme de disques y sont empilées. Ces cellules ont reçu le nom d'électroplaques.

Il s'agit de cellules d'origine musculaire ayant subi au cours de l'embryogenèse certaines modifications. Elles ont perdu leurs éléments contractiles et sont innervées que sur une seule face et toutes les surfaces innervées sont orientés du même côté.

L'innervation d'un organe électrique est assurée par des cellules nerveuses les **Motoneurones**, dont les corps sont dans la moelle épinière.

Les ordres des motoneurones sont transmis aux électroplaques par un médiateur chimique l'Acétylcholine, libéré par les terminaisons nerveuses, lors de l'arrivée du flux nerveux.

Cette libération provoque une inversion transitoire de la polarité de la surface innervée.

L'inversion transitoire de polarité électrique reste localisée à la face innervée.

Au repos, les forces électromotrices des faces opposées se neutralisent.

En activité, l'inversion de polarité d'une seule face conduit à la sommation des forces électromotrices des deux faces : une décharge d'environ un dixième de volt est ainsi engendrée par électroplaque pour une durée de l'ordre de la milliseconde.

C'est la synchronisation par motoneurones de ces piles vivantes mises en série qui permet à l'organe électrique de produire des tensions relativement élevées.

Le champ électrique ainsi créé autour du poisson est globalement analogue à celui qu'engendrerait un dipôle électrique.

L'organe électrique reçoit des ordres des motoneurones situés dans la moelle épinière et motoneurones reçoivent leurs ordres d'un noyau situé dans le bulbe, le noyau de commande de la décharge.

Presque tous les organes électrique sont dérivés des muscles (muscle de la queue, muscles sous-cutanés muscles, poisson chat africain qui commande le mouvement des yeux chez l'Uranoscope) adaptation produite de façon indépendante au moins six fois au cours de l'évolution, convergence évolutive a étonné Darwin.

La question est de savoir si c'est la lutte pour l'existence a produit cette apparition d'organes.

Nous savons que les mormyres africains et les gymnotidés américains ont non seulement la même manière de produire leurs décharges, mais aussi la même manière de les utiliser dans des systèmes de direction et de communication sociale.

### **Univers sensoriel des mormyres**

Notre connaissance du monde dépend d'une multitude d'impulsions nerveuses qui affluent dans le cerveau à partir de terminaisons nerveuses sensorielles ou récepteurs répandus à la surface du corps.

Chacun de ces récepteurs est susceptible d'être stimulé par certaines formes d'énergie : mécanique, chimique, lumineuse...

C'est une stimulation qui provoque les impulsions nerveuses, les quelles sont finalement traduites en perception conscientes.

Il faut beaucoup d'imagination pour pénétrer l'univers sensoriel d'un poisson.

En dehors des modalités sensorielles communes comme la vision ou l'audition (problème différent posé par l'eau) l'eau constitue un milieu bien supérieur pour la transmission des sons.

Que dire du sens de la ligne latérale que possèdent les vertébrés aquatiques et les têtards amphibiens? Les organes sensoriels alignés dans la peau de part et d'autre du corps formant des lignes latérales, réagissent à des remous et à des distorsions du courant d'eau environnant le poisson pendant la nage, comme un toucher à distance.

Le sens électrique.

Les poissons électriques pour leur part sont dotés d'un autre sens encore plus surprenant.

Les organes sensoriels responsables du sens électrique, sont des organes de la ligne latérale modifiés.

Certains de ces électrorecepteurs sont appelés chez les mormyridés, les Mormyromastes.

Situés sur tout le corps à l'exclusion du pédoncule caudal où se trouve l'organe électrique, leur densité est particulièrement élevé au niveau de la tête et spécialement sur le prolongement du menton des poissons éléphant.

Le schéma général d'un électrorecepneur est le suivant : la peau est creusé d'une dépression menant par un canal rempli de cellules gélatineuses à une cavité tapissées de cellules électroréceptrices; Ces cellules sont reliées par des filets nerveux qui vont rejoindre par le nerf de la ligne latéral, les centres d'analyses du message sensoriels situés dans le cervelet.

Les mormyres ont un épiderme spécial, particulièrement épais et mauvais conducteur d'électricité. La gélatine du canal, étant bonne conductrice, joue un rôle de lentille focalisatrice sur les lignes du champ électrique. Celles-ci sont infléchies vers la cavité du récepteur.

L'intensité du champ électrique au niveau du récepteur est traduite de manière extrêmement précise par les cellules sensorielles c'est par le nombre et le délai d'apparition d'impulsions électriques (influx nerveux) que le récepteur informe les centres nerveux.

Ainsi les centres d'intégration du cervelet (taille anormale) reçoivent des informations précises en provenance des centaines de récepteurs du poisson.

Ils peuvent ainsi construire une image de la configuration du champ électrique environnant de la même façon que les centres visuels du cerveau reconstruisent une image à partir des informations issues de chaque cellule sensorielle de la rétine.

Ils perçoivent avec une grande précision la configuration du champ électrique provoqué par leurs propres décharges.

### **Système d'électrolocation**

Les poissons électriques se servent de leur système émetteur et récepteur d'électricité à des fins de détection.

Chaque décharge crée un champ électrique instantané semblable à celui d'un dipôle. La présence d'un objet dans l'environnement immédiat du mormyre concentrera ou écartera les lignes du champ selon que sa conductibilité est supérieure ou inférieure à celle de l'eau. La perturbation du champ sera perçue par le poisson grâce à l'analyse par son cervelet des messages provenant des électrorecepteurs.

Un gymnarque peut distinguer des objets de même forme mais de conductibilités électriques différentes.

Le rayon d'efficacité de l'électrolocation est de 10 centimètres chez le poisson éléphant (suffisant à cause du milieu aquatique).

La performance remarquable du système d'électrolocation est permise par la finesse d'enregistrement et de traduction des caractéristiques du champ électrique par les électrorecepteurs.

Le mode de nage qu'ont adopté les poissons couteaux et le gymnarque permet d'accroître l'efficacité du système d'électrolocation. Ces poissons gardent le corps rigide et leur propulsion est assurée par les ondulations de la nageoire anale développée chez les premiers et la nageoire dorsale chez les seconds.

Ce mode de locomotion permet de garder au champ électrique une configuration stable.

Les mormyres quant à eux, nagent en ondulant le corps. Des travaux récents ont montré qu'ils sont munis d'un système proprioceptif.

Cette "sensibilité musculaire" les renseigne de manière précise sur les flexions du corps et leur permettent de mieux interpréter les déformations subies par leur champ électrique du fait notamment des mouvements du pédoncule caudal contenant l'organe électrique.

La valeur adaptative de l'électrolocation est évidente pour ces poissons vivants dans des milieux troubles où la visibilité est souvent nulle.

## Communication par signaux électriques

C'est principalement par la transmission de signaux visuels que nous communiquons. Dans le monde animal la communication emprunte des canaux sensoriels divers.

Les mormyriiformes et les gymnotidés ont pour leurs part élaborés un système de signaux électriques.

Un tel mode présente des avantages certains dans des eaux troubles et encombrées.

La conduction instantanées des signaux électriques, leur disparition immédiate, permettent la transmission rapide des messages.

Ce sont les décharges électriques par ailleurs impliquées dans l'électrolocation qui servent de signaux de communication.

Ces signaux sont reçus et analysés par un système récepteur particulier extrêmement sensible.

Les poissons peuvent communiquer entre eux à des distances de l'ordre du mètre.

La décharge de l'organe électrique est véritable carte d'identité.

Si l'on rend visible les décharges émises par un poisson électrique au moyen d'un oscilloscope on constate non seulement qu'un individu donné fournit une seule sorte de décharges, d'intensité" constante, mais aussi que la forme est la même pour tous les individus d'une espèce donnée.

On peut ainsi établir des cartes de décharges. Il est donc possible d'identifier les poissons en fonction des activités enregistrées et de les localiser sans les déranger.

En fonction de la forme de la décharge on distingue classiquement deux grandes catégories de poissons à faibles décharges.

Certaines espèces émettent des décharges presque sinusoïdales (gymnarque et nombreuses espèces de gymnotidés). Elles évoquent un son continu tel que peut le fournir un synthétiseur.

Chaque espèce émet dans une bande de fréquence déterminée, les fréquences varie selon les espèces de 100 à 1800 Hz.

Les espèces à impulsions (tous les mormyres) émettent des décharges de courte durée, espacées les unes des autres.

Rendues audibles elles évoquent des crépitements.

Les mormyres modulent leurs déchargent dans des bandes de fréquence très large quelques impulsions à quelques dizaines par secondes. Qui se chevauchent d'une espèce à l'autre.

La signature de l'espèce est alors fournie par la forme de l'impulsion.

Dans le cas d'espèces vivant dans le même habitat et spécialement en période de reproduction, un mormyre doit pouvoir reconnaître lesquels de ses voisins appartiennent à la même espèce que lui.

Ce qui permet la différenciation est la forme de leurs décharges. De nombreuses expériences l'ont démontré.

**En modulant leurs rythmes d'émission, les poissons électriques peuvent échanger des informations sur leurs rangs respectifs à l'intérieur d'un banc, sur leur état d'agressivité ou de la motivation sexuelle.**

Pour recevoir des signaux de communication, il existe à coté des mormyromastes, une autre sorte de récepteurs tubéreux baptisés **Knollnorgans**.



Cette sorte de récepteurs ne transmet pas du tout les mêmes informations que les mormyromastes.

A l'inverse de ces derniers ils ne tiennent pas compte de l'intensité des champs électriques. A la réception d'une décharge, il émet un influx unique. Par conséquent le type d'information que ces récepteurs envoient aux centres nerveux concerne uniquement des rythmes.

Quand un grand nombre de poissons électriques se trouvent dans la même aire d'habitation, il y a cacophonie.

Les poissons électriques filtrent les signaux dès leur réception.

Les knolleorgans sont accordés à la fréquence fondamentale de l'espèce. En d'autre terme ils ne se transmettent des informations que sur et par des signaux émis sur cette fréquence. Ces récepteurs ont des capacités de filtrage identique à des récepteurs auditifs.

Quant aux électrorecepteurs des espèces à impulsion ils présentent une sensibilité maximale pour des stimulations électriques dont les composantes en fréquence ou en phases correspondent précisément à celles de la décharge de l'espèce.

Ainsi les poissons électriques sont dotés chacun d'un type d'électrorecepteurs spécialisés :

Les mormyromastes pour l'électrolocation

Le knolleorgans pour l'électrocommunication.

Les mormyromastes sont trop peu sensibles pour percevoir les signaux émis par d'autres poissons à distance, car par eux le poisson n'enregistre que ses propres décharges. Par contre les knolleorgans beaucoup plus sensible perçoivent les signaux émis par des poissons voisins et également les décharges du poisson lui-même.

Ce problème a été résolu de la manière suivante :

Les informations pénétrant dans le canal de communication/knolleorgans sont filtrées avant qu'elles ne parviennent aux centres supérieurs du cerveau.

Pour que le poisson émette une décharge, le centre de commande du bulbe doit envoyer un ordre à l'organe électrique.

Simultanément ce centre envoie un ordre de fermeture momentanée du canal de communication.

Ainsi les informations engendrées par les décharges électriques du poisson sont bloquées. Ce canal de communication n'est plus parasité par ses propres émissions électriques, pendant ce temps le canal d'électrolocation continue bien sur à fonctionner.

## Zoosémiotique

Dans la communication sociale, les mormyriiformes et les gymnotidés utilisent différentes modulations de leurs rythmes de décharge. Elles ont reçues un nombre varié de dénominations SID (sifflements, rafales, gazouillis, grincements).

Les poissons peuvent aussi communiquer par des interruptions plus ou moins prolongées de leurs décharges.

Il est difficile d'établir une classification de ces différents répertoires en fonction de leurs significations comportementales.

Celles-ci sont souvent variables d'une espèce à l'autre et parfois d'une saison à l'autre.

Les silences peuvent avoir des significations différentes soit des états de soumission, soit d'attaque imminente ou de chanson d'amour.

Les accélérations sont des signes d'attaque.

Les rythmes utilisés comme signes d'apaisement pourraient jouer un rôle dans la formation des bancs chez certaines espèces permettant un ajustement des distances entre les individus.

La communication par signaux électriques se révèle d'une richesse étonnante. Il faut garder en mémoire que les poissons ont à leur disposition d'autres modalités sensorielles, olfactives, tactiles, visuelles;

Ainsi des travaux récents ont montré chez le *Gnathonemus Petersii* le maintien de la cohésion des groupes est sous la dépendance de stimuli visuel en lumière faible et du retour sensoriel des propres décharges de chaque poisson.

Les bandes blanches de la robe du poisson éléphant pourraient constituer à faible distance un signal visuel aidant au maintien du banc.

Pendant une rencontre, les émissions peuvent se brouiller mutuellement. Il y a du bruit et il est difficile d'échanger des informations, pas d'informations sociales et leurs performances d'électrolocation se trouvent perturbées et diminuées.

Les poissons éléphant ont un dispositif pour pallier à cet inconvénient.

L'un des poissons émet sa propre décharge après un délai fixe consécutif à la décharge de l'autre comme une réponse en écho.

Chez les espèces à décharges continues l'un des poissons se met à jouer sur une fréquence plus aiguë ou plus grave.

Ces stratégies sont considérées comme des "réponses d'évitement vis-à-vis de milieux encombrés".

---

<sup>i</sup> **Syncytiale** : Relatif à un protoplasme contenant plusieurs noyaux qui ne sont pas séparés les uns des autres par une membrane cytoplasmique. Cela donne l'apparence de cellules à plusieurs noyaux et d'un tissu dépourvu de frontières entre les cellules