

■ LES AUTEURS



Ludovic DICKEL, professeur à l'Université de Caen Basse-Normandie, y dirige le groupe Mémoire et plasticité comportementale.

Anne-Sophie DARMAILLACQ est maître de conférences au sein du même groupe.

réglementée (voir l'encadré page 25). Pour valider ses recherches, l'expérimentateur se doit, comme pour le singe, le chien ou le mouton, de respecter le bien-être de ces mollusques en mettant tout en œuvre pour éviter de leur causer souffrance, stress et détresse. Ces nouvelles dispositions éthiques illustrent-elles les signes d'un changement du comportement de l'homme vis-à-vis des « petites bêtes » (insectes, araignées, escargots...)? Ou peut-être les céphalopodes se distinguent-ils des autres invertébrés par une forme d'intelligence ignorée jusqu'à présent?

Depuis les années 1950, les comportements de ces animaux sont l'objet de recherches visant à répondre à cette question. Les seiches et les pieuvres sont les plus étudiés des céphalopodes. Les premiers travaux concernaient leur cerveau et, notamment, les structures cérébrales du poulpe (nom commun de la pieuvre *Octopus vulgaris*) impliquées dans l'apprentissage et la mémoire. Plus récemment, des biologistes de tous les continents se sont

intéressés à leurs spectaculaires capacités de changement de couleur et à leur système visuel perfectionné. Les recherches sont loin d'être terminées, mais, déjà, une conclusion s'impose : les céphalopodes sont dotés de capacités cognitives comparables à celles des vertébrés. Camouflage, vision, innovation, tromperie, apprentissage, mémoire, sont des facettes de leur intelligence.

Des spécimens les plus petits (*Idiosepius*, cinq millimètres) aux calmars géants (*Architeuthis sp.*, probablement long de plus de sept mètres), les céphalopodes ont colonisé l'ensemble des mers du globe. Certains se sont adaptés à l'obscurité des abysses, d'autres aux eaux polaires ou encore à la richesse des environnements coralliens. Les quelque 700 espèces de céphalopodes (voir l'encadré ci-dessous) ont toutes en commun d'être des mollusques marins. Prédateurs de coquillages, crustacés et poissons, proies prisées des cétacés et de certains oiseaux marins, elles présentent un répertoire comportemental parmi les plus riches et complexes du règne animal.

LE GROUPE DES CÉPHALOPODES

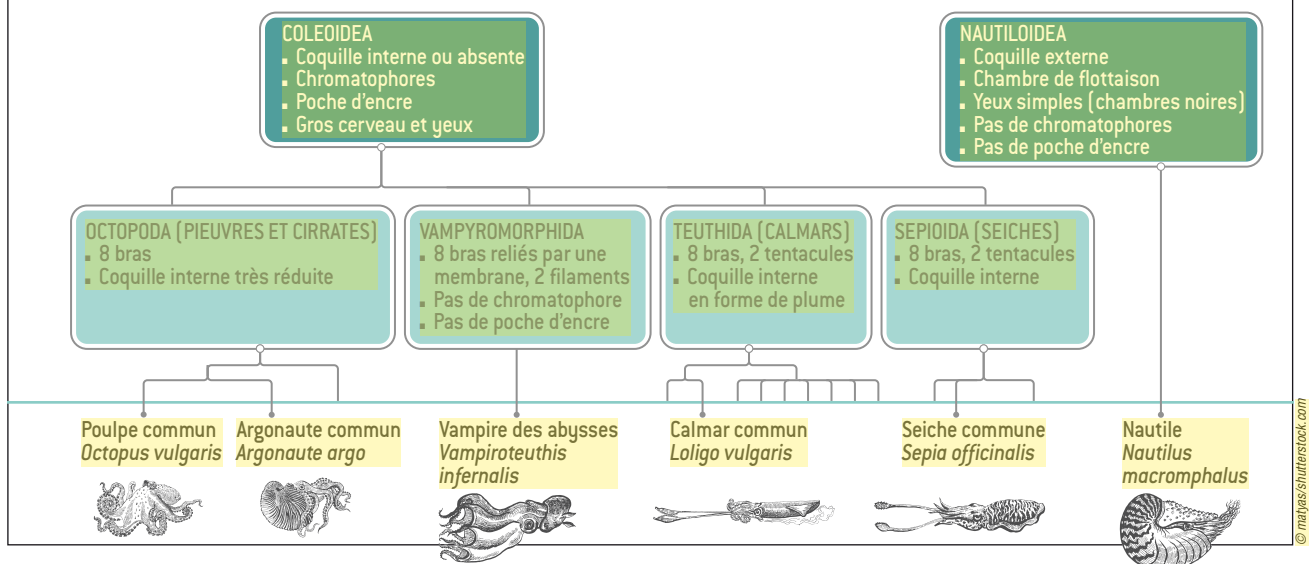
Les céphalopodes sont des mollusques qui ont perdu leur coquille (tel le poulpe) ou chez qui elle a évolué en un organe de flottabilité (telle la seiche) et en « squelette » sur lequel s'appuient les muscles puissants de leur manteau.

Ils ont en commun, entre autres, de se déplacer par rétro-propulsion en envoyant de l'eau

sous pression via un entonnoir ventral qu'ils peuvent orienter dans toutes les directions. Ce groupe est très ancien, bien plus que les poissons : les premiers fossiles de céphalopodes ont environ 500 millions d'années. Leurs ancêtres les plus connus, les ammonites, peuplaient l'ensemble de la planète au Trias et au Jurassique, il y a environ

200 millions d'années. La classe des céphalopodes actuels est subdivisée en Nautiloïdés (dont il ne reste qu'un seul genre, qui présente de nombreux caractères de ses ancêtres du Jurassique) et en Coléoïdés. Ces derniers sont représentés par des animaux ayant huit bras et deux longs tentacules : les Sépioïdés (les seiches, la sépiole...) et les

Theuthoïdés (les calmars). Les céphalopodes comptant huit bras tels le poulpe ou l'argonaute constituent l'ordre des Octopodes. Une seule espèce très étrange et rare occupe une place à part au sein des Coléoïdés, le « calmar venu des enfers » (*Vampyroteuthis infernalis*). Cette espèce relique a été observée dans les grandes profondeurs.



Ce répertoire, elles le doivent à une anatomie particulière.

Au cours de leur évolution, ces mollusques ont pour la plupart perdu leur coquille externe protectrice. Ils ont gagné des bras et des ventouses leur permettant de manipuler des objets avec précision – une capacité limitée par ailleurs à quelques mammifères terrestres tels que les primates ou la loutre. Leur peau peut changer de couleur instantanément. Nageurs efficaces, ils se propulsent en éjectant de l'eau sous pression par un entonnoir mobile situé sous leur ventre. Les déplacements fins sont assurés, chez les calmars et les seiches, par l'ondulation des nageoires qui courent de part et d'autre de leur corps.

Bras, ventouses, peau, entonnoir, nageoires sont contrôlés par un énorme cerveau. Ce dernier, le plus développé parmi les invertébrés, est comparable en taille à celui de certains oiseaux. Les 500 millions de cellules nerveuses du cerveau du poulpe (elles sont sans doute encore plus nombreuses chez la seiche) sont à comparer avec les 90 000 neurones du système nerveux des escargots et de la limace de mer (aplysie) ou aux 950 000 neurones du cerveau d'une abeille. Le poulpe a plus de neurones que le rat ou la souris (qui en comptent 100 à 200 millions), mais la comparaison s'arrête là, tant l'organisation du cerveau des céphalopodes diffère de celle des vertébrés.

Un cerveau dans un corps mou

Le cerveau des céphalopodes est situé entre les yeux et entoure... l'œsophage. Une capsule solide de cartilage le protège et fait office de «boîte crânienne». Leur cerveau est très structuré. Certaines régions fournissent des réponses motrices simples à des informations sensorielles simples; d'autres intègrent de multiples informations sensorielles et coordonnent des comportements plus complexes tels que la nage. D'autres encore sont impliquées dans des fonctions élaborées telles que l'apprentissage, la mémoire et la prise de décision (voir l'encadré page 26).

Deux lobes dits optiques, situés dans l'axe des yeux, sont impliqués dans de nombreux comportements déclenchés par la vision. Leur taille – deux tiers du volume du cerveau – souligne l'importance des informations visuelles dans la vie des céphalopodes.

La réglementation animale

Les réglementations sur l'utilisation des animaux en expérimentation sont apparues dans certains pays européens (Danemark, Allemagne, Angleterre) au XIX^e siècle. Ce type de régulation s'est étendu dans toute l'Europe, à différents degrés en fonction des pays, jusque dans les années 1980.

C'est en 1986 que la première réglementation paneuropéenne concernant le bien-être des animaux de laboratoire a été appliquée. Cette réglementation concernait les animaux vertébrés, en particulier les rongeurs et les lapins qui constituent environ 80 pour cent des animaux utilisés en laboratoire. Cette directive a été remaniée en 2010 et 2013.

Le chercheur doit à présent mettre tout en œuvre pour optimiser le bien-être des animaux de laboratoire, réduire leur nombre et proposer des méthodes expérimentales alternatives (recherche sur des tissus en culture, modélisation informatique...). Les projets d'expériences sont classés sur une échelle de gravité pour l'animal (inconfort, douleur...) qui doit être

compatible avec l'importance des finalités de la recherche. Les établissements d'expérimentation doivent être agréés par les services vétérinaires compétents. Avant d'être réalisés, chaque protocole expérimental doit être expertisé et validé par des comités d'éthique composés de chercheurs, de membres de la société civile, de vétérinaires et de spécialistes du droit. Des instances de contrôle sont mises en place dans les différents centres de recherche et avec les services vétérinaires compétents pour s'assurer de la conformité des protocoles au cours de leur réalisation.

Un des comportements d'origine visuelle les plus étonnants des céphalopodes est le changement instantané de coloration de la peau en fonction de l'environnement, qui en fait des maîtres du camouflage.

La production de couleurs est fréquente dans le règne animal. Certaines espèces, tel le poisson-grenouille *Antennarius pictus*, se fondent parfaitement dans l'environnement; d'autres animaux, tels que le zèbre, la panthère, l'abeille, le tigre et de nombreux poissons et papillons, portent des motifs géométriques qui trompent leurs proies ou leurs prédateurs en brouillant leur silhouette générale; d'autres encore, tel le poisson scorpion *Pterois volitans*, arborent des couleurs vives qui avertissent d'éventuels prédateurs de leur grande toxicité ou, par exemple chez le paon (*Pavo cristus*), permettent de communiquer avec les congénères, notamment au cours des parades nuptiales. Grâce aux capacités uniques de leur peau, les seiches, poulpes et calmars font tout cela à la fois.

Leur peau est une toile de peintre – une couche de cellules blanches, les leucophores – sur laquelle des millions de cellules contractiles et pigmentées, les chromatophores, sont disposées géométriquement. Par contraction ou dilatation, ces cellules peuvent disparaître ou former de petites taches jaunes, orange, brunes ou noires (voir la figure 2). En fonction des espèces et de leur milieu

de vie, d'autres couleurs sont présentes, telles que le bleu chez la pieuvre à anneaux bleus *Hapalochlaena lunulatus* ou le rouge chez la seiche *Sepia elongata*. La contraction et la coordination de l'activité de ces cellules sont directement commandées par le cerveau. En se contractant ou en se dilatant ensemble, les chromatophores «dessinent» en une fraction de seconde des motifs plus ou moins géométriques, parfois spectaculaires, surtout sur la face dorsale de l'animal.

Entre les leucophores et les chromatophores se situe une couche de cellules particulières, les iridophores. Chaque iridophore présente des centaines de plaques réfléchissantes. En fonction des conditions environnementales, tous ces miroirs microscopiques produisent des irisations ou polarisent la lumière, c'est-à-dire modifient la vibration des ondes lumineuses (voir l'encadré page 28). Ces jeux de lumière sont très intenses. Par exemple, les iridescences sur la face ventrale d'une seiche (*Sepia officinalis*) rendent l'animal difficilement discernable de la surface de l'eau par des prédateurs ou des proies qui se trouveraient sous lui.

Par tous ces mécanismes, les seiches, pieuvres et calmars se camouflent en imitant la couleur et la structure du fond sur lequel ils reposent (voir la figure 3). Même leurs bras sont mis à contribution: en 2012, Alexandra Barbosa, du Laboratoire de