

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

biologie marine de Woods Hole, aux États-Unis, et ses collègues ont montré que les seiches utilisent des indices visuels pour positionner leurs bras parallèlement aux motifs longilignes. Elles peuvent ainsi se fondre parmi des algues, par exemple.

Le camouflage n'est pas leur seule arme. Pour intimider ou tromper ses prédateurs, une seiche peut faire apparaître deux ocelles noirs menaçants à l'arrière de son corps. Les motifs de coloration sont aussi utilisés comme moyen de communication avec les congénères chez les espèces grégaires ou comme signal de qualité au partenaire de reproduction. Chez la seiche commune *Sepia officinalis* et la seiche du pacifique *Sepia latimanus*, par exemple, des zébrures produites par les mâles attirent les femelles.

Devant tant de motifs colorés possibles décrits chez le calmar, la seiche et la pieuvre, difficile d'imaginer que ces maîtres dans l'art du camouflage ne distinguent pas... les couleurs. C'est pourtant bien le cas. En 1981, John Messenger, de l'Université de Sheffield, en Angleterre, a montré que leur rétine ne présente qu'un

seul type de pigment, la rhodopsine, alors qu'au moins deux sont nécessaires à la vision des couleurs. Plus tard, en 2006, Lydia Mäthger, du Laboratoire de biologie marine de Woods Hole et ses collègues en ont apporté la preuve comportementale. Ils ont placé des seiches sur un damier constitué de carrés jaunes et bleus ayant la même intensité lumineuse en niveau de gris (photographié en noir et blanc, le damier apparaît uniforme) : les seiches ont alors arboré la même coloration uniforme (couleur sable) que sur un fond uniformément bleu ou jaune. En revanche, sur un damier noir et blanc, elles présentaient un motif symétrique à deux couleurs (blanc et noir) imitant le damier.

Voir l'invisible

Les mécanismes de perception et de production des motifs colorés sont encore mal connus. Quant aux mécanismes cognitifs intervenant dans le choix, les apprentissages et la mémorisation des motifs colorés à arborer en fonction des contraintes de l'environnement, ils sont encore très peu

explorés. Les motifs de coloration eux-mêmes sont étudiés, car ils permettent d'avoir un accès direct à la perception de l'environnement par l'animal : ils constituent une sorte de système d'imagerie cérébrale naturel ouvrant une fenêtre sur le fonctionnement du cerveau des céphalopodes.

Si les céphalopodes ne voient pas les couleurs, ils ont néanmoins une vision exceptionnelle qui leur permet de distinguer d'autres propriétés des éléments qui les entourent : leurs yeux sont sensibles à la polarisation de la lumière.

La vision en milieu aquatique est très différente de celle en milieu aérien. Les couleurs sont atténuées avec la profondeur : plus on s'enfonce et plus les ondes lumineuses sont absorbées. À partir de quelques mètres de la surface, le jaune, l'orange et le rouge disparaissent ; à 50 mètres, le violet et le vert s'éteignent à leur tour, et seul le bleu reste visible. La présence de particules, de surfaces transparentes ou d'obstacles réfléchissants modifie aussi la lumière incidente et, par conséquent, la perception visuelle. En effet, quand la lumière traverse une surface transparente ou arrive sur une surface

LE SYSTÈME NERVEUX DES CÉPHALOPODES

Le système nerveux des céphalopodes – ici une seiche – est constitué d'un « cerveau » (en jaune), et d'un système nerveux « périphérique » (en rose), constitué notamment d'un ganglion stellaire d'où rayonnent des fibres nerveuses géantes. Celles-ci se ramifient en de nombreuses terminaisons qui contrôlent les muscles du manteau et les mouvements des nageoires. Un système de cellules

contractiles et pigmentées – les chromatophores – réparties sur le manteau, la tête et les tentacules de l'animal est directement contrôlé par le cerveau via des fibres nerveuses qui traversent le ganglion stellaire.

Le cerveau (à droite, coupe longitudinale du cerveau d'une seiche) est fonctionnellement très hiérarchisé. Les structures sous l'œsophage (1) sont impliquées dans l'intégration primaire des

informations sensorielles et la production de réponses motrices simples (comme la moelle épinière des vertébrés). Les structures de part et d'autre et au-dessus de l'œsophage (2) intègrent des informations de différents systèmes sensoriels et coordonnent des séquences comportementales plus complexes (nage, maintien de l'équilibre). Les structures les plus dorsales (3) sont impliquées dans

des fonctions élaborées telles que l'apprentissage, la mémoire et la prise de décisions (comme l'hippocampe ou le cortex préfrontal chez les mammifères).

Derrière les yeux, les lobes optiques intègrent toutes les informations visuelles ; ils jouent un rôle dans de nombreux comportements d'origine visuelle, tels que les changements de coloration de la peau ou certains apprentissages visuels.

