

## Variations colorées chez les céphalopodes selon l'environnement physique et social : un point de vue cognitif

Pascal CARLIER\* – Marie RENOUE\*\*

\*Génomique Fonctionnelle, Comportements et Pathologies  
CNRS/GFCP/P3M, Aix-Marseille Universités  
pascal.carlier@univmed.fr  
\*\* CeReS Limoges

**Résumé** – Les variations colorées des céphalopodes sont le plus souvent considérées à la lumière de leur fonction adaptative : se dissimuler des prédateurs, être un chasseur « invisible ». Un approfondissement de la connaissance de ces animaux révèle que les changements de couleur répondent à trois contextes différents : homochromie avec l'environnement, émotion (peur, agressivité...) et relations intraspécifiques. Dans ce travail, nous montrons les limites d'une explication « tout adaptative » mais aussi les limites d'une explication basée sur la communication. Nous proposons comme complément et/ou alternative une approche cognitive tensive basée sur le postulat d'un certain « être au monde » de la pieuvre renouant en cela avec la tradition phénoménologique de l'*Umwelt*.

**Mots-clés** – Céphalopodes, *Octopus vulgaris*, Couleurs, Umwelt, Éthologie cognitive, Fonction, Communication, Tensivité

### 1. INTRODUCTION

En présence d'un animal qui change de couleur rapidement, passant d'une homochromie parfaite avec son environnement à une coloration le rendant très visible, la question de la nature et du sens du signal *par nous* perçu se pose. Si l'on considère que certains *Umwelten* animaux nous sont plus ou moins intelligibles selon la proximité phylogénétique de leur espèce et de la nôtre, on peut penser par exemple que la signification d'un signal émis par un chimpanzé nous sera plus accessible que celui émis par une mouche... Mais l'empathie facilitée avec les espèces animales les plus proches peut nous conduire à interpréter de façon anthropocentrée la signification de leur comportement. Le problème d'interprétation vient du fait que nous assimilons par défaut comme vecteur de communication toute manifestation comportementale d'un animal en notre présence. De plus, dans notre monde humain la *communication* est fréquemment assimilée à l'*intention de communiquer*. En rupture avec cette assimilation communication = intention, Paul Watzlawick prévient « on ne peut pas ne pas communiquer » (1972, p. 46) renvoyant ainsi à la fonction essentielle de réduction de l'entropie de la communication. Cependant, si évacuer le critère d'intentionnalité comme

le fait Watzlawick permet de privilégier une dimension plus éthologique de l'étude du comportement social humain, cela ne nous aide pas toujours à comprendre le sens des signaux émis par des espèces animales très éloignées phylogénétiquement de la nôtre. Examinons le cas des animaux capables d'homochromie avec leur environnement : la conséquence de leur coloration est précisément de *ne pas les faire exister* aux yeux d'un observateur... Cet exemple questionne l'affirmation de Watzlawick dans la mesure où celle-ci présuppose a minima la perception d'un *autre*. Pour que l'affirmation reste pertinente dans ce cas, il faut alors postuler que ces animaux communiquent une *non-existence*. Etant donné que les capacités d'homochromie n'existent pas dans les familles animales dont certains membres seraient dotés d'une capacité de représentation de soi (pour envisager la communication intentionnelle d'une « non-existence »), on peut postuler que l'homochromie n'a pas de soubassement intentionnel. Mais chez ces animaux capables d'homochromie existe aussi une capacité à émettre des signaux non homochromes et même très contrastés par rapport à l'environnement « motivés » par la menace d'un concurrent ou l'attraction sexuelle, signaux possédant alors un degré d'intentionnalité supérieur (par rapport à un choix possible de l'individu). Ce constat amène naturellement à se demander dans quelle mesure l'environnement social détermine des variations de couleurs et comment un déterminisme purement environnemental peut s'articuler avec un déterminisme social. Nous prendrons l'exemple des céphalopodes.

Les mollusques céphalopodes sont connus pour leur capacité à changer de couleurs en fonction de leur environnement – phénomène appelé homochromie. En plus de cette particularité qu'ils partagent par analogie (convergence évolutive) avec d'autres invertébrés (arthropodes) et des vertébrés (reptiles), les céphalopodes présentent d'autres variations colorées non homochromes dans des situations défensives ou agonistiques, par exemple. Certains patterns colorés sont à la limite entre l'homochromie et l'homotypie – cf. le *dymantic display* chez la pieuvre de Méditerranée *Octopus vulgaris* – dont la coloration évoque un pattern effrayant pour un prédateur potentiel (Packard & Hochberg, 1977). Des variations colorées plus subtiles, pas toujours homochromes, ont également été décrites dans les relations intraspécifiques (Portmann, 1959 ; Warren *et al.*, 1974 ; Moynihan & Rodaniche, 1982 ; Hanlon & Messenger, 1986 ; Hanlon, 1988 ; Hanlon *et al.*, 1994 ; Shashar *et al.*, 1996).

Ces changements de couleurs sont le plus souvent interprétés en termes fonctionnalistes (on ne se pose pas la question de l'intention) ou communicationnels (intentionnalité implicite mais non clairement explicitée). Dans le premier cas, on s'intéresse à la contribution d'un caractère pour la *fitness* (bénéfice retiré de cette adaptation pour la survie de l'individu et/ou de son espèce) : pour un prédateur comme le poulpe de Méditerranée *Octopus vulgaris*, l'homochromie lui permet à la fois de se dissimuler à la vue d'un prédateur et d'être lui-même invisible de ses proies.

Dans le second cas, on interprète les changements de couleur du point de vue d'une intention pas toujours explicite de transmettre – ou de ne pas transmettre – une information.

Le projet de cet article, en rupture avec la fonction adaptative ou la dialectique communicationnelle des patterns colorés, sera de formaliser la dynamique cognitive permettant d'intégrer la dimension sociale et écologique des manifestations colorées. De la même façon que T. Nagel (1974) se posait la question pour la chauve-souris, demandons-nous : *à quoi cela ressemble-t-il d'être une pieuvre ?*

## **2. LA COULEUR « POUR » LES CÉPHALOPODES**

### **2.1. Relativité du concept de couleur**

*« La couleur, c'est la lumière considérée sous l'angle de son appropriation par des êtres organisés »* (Gayon, 1992, p. 275). Cette définition met l'accent sur la relativité du concept de couleur qui correspond chez l'homme à des catégories façonnées par sa culture d'appartenance. Varela (1989, 1992) parle de l'émergence de la signification d'une couleur à partir de l'histoire d'un couplage structurel biologique, historique et culturel qui lie le sujet au monde. Plus généralement, si, chez les animaux, la vision des couleurs diffère en fonction du système visuel et du type de cellules perceptives possédées, l'observation en milieu naturel suggère une dimension ontologique de la couleur conçue comme système de relations entre des êtres colorés et des êtres qui perçoivent la couleur. Il serait anthropomorphique d'accorder une trop grande importance à la couleur *en elle-même* dans le monde des céphalopodes car ce seraient précisément les différences, contrastes et variations qui pourraient importer le plus du point de vue de l'animal. Pour paraphraser G. Bateson (1970, 1972) il s'agira d'identifier les différences qui font la différence. Autrement dit, l'important sera la définition relationnelle des valeurs colorées dans le système perceptif propre aux espèces voyantes concernées (Renoue & Carlier, 2006).

### **2.2. Les capacités perceptives des céphalopodes**

Même si l'on est d'accord sur le principe que la discrimination d'une couleur en tant que telle n'est pas un élément fondamental pour comprendre le comportement d'une pieuvre, connaître ses capacités perceptives permet – sinon de savoir ce qu'elle voit – de savoir ce qu'elle ne peut physiologiquement pas voir. De façon générale, les céphalopodes utilisent peu les signaux chimiques, ont une ouïe plutôt rudimentaire mais possèderaient un sens tactile particulièrement développé en raison notamment de leur système de ventouses très innervées réparties sur leurs huit bras et de l'existence de deux tentacules sensoriels chez certaines espèces (calmars, seiches...). Concernant la vue, bien que les céphalopodes

soient phylogénétiquement très éloignés de nous, il existe une convergence évolutive (analogie) entre leur œil et le nôtre (Bonnaud & Boucher-Rodoni, 2002). Leurs yeux sont ainsi constitués d'un cristallin, d'une rétine bien développée et d'un iris, mais contrairement à l'homme où la mise au point se fait par déformation du cristallin, les céphalopodes font bouger leur cristallin d'avant en arrière. Si les investigations physiologiques et comportementales ne permettent pas de penser qu'ils perçoivent les couleurs, les cellules rhabdomériques de leur rétine, sensibles à la lumière polarisée, traduisent chaque coloris en une vibration spécifique. Les plus subtiles variations de motifs de leur environnement physique et social devraient ainsi être perçues. La précision et la rapidité d'une pieuvre pour se rendre homochrome plaident pour l'existence d'une excellente capacité à enregistrer les nuances les plus ténues de l'environnement.

### **3. MÉCANISMES BIOLOGIQUES DU PROCESSUS DE COLORATION ET DES VARIATIONS COLORÉES CHEZ LES CÉPHALOPODES.**

#### **3.1. Les mécanismes de réception, d'émission et de modulation de la lumière**

Les couleurs des céphalopodes reposent à la fois sur une production endogène de lumière et sur le réfléchissement de la lumière extérieure, le tout étant modulé par des cellules jouant le rôle de filtres dynamiques.

La production endogène de lumière dépend de deux mécanismes. Le premier, chimique, met en jeu des cellules spécialisées dont certaines comportent des réflecteurs appelées photophores. La lumière est produite par une réaction enzymatique. Le second mécanisme, symbiotique, repose sur des bactéries luminescentes situées dans la cavité palléale : ce sont alors les lobes de la poche à encre qui régulent la quantité de lumière.

Pour réfléchir la lumière extérieure, les céphalopodes disposent de cellules spécialisées les iridocytes qui reflètent les couleurs correspondant à certaines longueurs d'onde. Ils déterminent un effet de chatoyement dans les tons bleus et verts. Les autres cellules réfléchissantes, les leucophores, situés plus profondément dans le derme, donnent la composante blanche et déterminent l'éclat de la couleur réfléchie.

Les modulateurs sont les chromatophores : ils ont un rôle de filtrage et de tri de la lumière ambiante transmise ou réfléchie (réaction rapide d'une fraction de seconde). Un organe chromatophore comprend : une cellule chromatophore simple, de nombreux muscles, nerfs, cellules gliales. Les granules pigmentées se trouvent à l'intérieur de la cellule chromatophore dans un saccule cytoélastique. La contraction des muscles étire les saccules en un fin disque plat aux bords en dent de scie. Lorsque le chromatophore se contracte – le diamètre des saccules peut être multiplié par sept – il y a extension de la

zone pigmentée ; quand le chromatophore est en expansion maximum, la zone pigmentée peut disparaître.

La lumière peut atteindre le chromatophore soit directement du dessus, soit par dessous après réflexion sur la couche profonde composée de muscles et d'iridocytes : la couleur apparaît alors par transparence. Lorsque les chromatophores noirs – mélanophores – ne laissent rien passer et que l'opacité est maximale, l'animal paraît noir. A l'inverse, lorsqu'un animal est parfaitement blanc, les chromatophores sont rétractés au maximum et les leucophores réfléchissent la lumière de façon optimale.

Tableau 1. Les organes de la couleur des céphalopodes (d'après Packard & Hochberg, 1977 : 193)

Eléments physiologiques		Processus physique	
A. Chromatophores	1. Mélanophores	NOIR Brun Rouge Orange Jaune	Par absorption de toutes les longueurs d'onde.
	2. Chromatophores colorés		Par absorption différentielle
B. Iridocytes	1. Iridocytes	Vert Bleu BLANC	Par réflexion différentielle (interférence constructive)
	2. Leucophores		Par réflexion et dispersion de toutes les longueurs d'onde

### 3.2. L'organisation des patterns chromatiques et comportementaux

Packard & Sanders (1971) ont proposé une organisation hiérarchisée des patterns chromatiques et comportementaux chez la pieuvre. Ils partent des *éléments* qui correspondent par exemple à un chromatophore et son contexte ; au second niveau se trouvent les *unités* formées d'éléments assemblés qui ont l'apparence de taches. Au troisième niveau, on parlera de *composants* : exemple d'un composant chromatique formé de plusieurs unités. Enfin l'association de composants chromatiques, texturaux, posturaux et locomoteurs déterminent un *pattern corporel* lui-même partie intégrante d'un *comportement global* signifiant (exemple du comportement de parade). Hanlon & Messenger (1988) différencient les patterns en fonction de leur durée d'apparition.

– Les patterns corporels chroniques (*chronic body patterns*) durent des heures voire des jours. Ils concernent principalement les patterns cryptiques et dépendent de la vision de l'animal car ils sont en prise étroite sur l'environnement et ses variations.

– Les patterns corporels aigus (*accute body patterns*) durent de quelques secondes à quelques minutes. Ils concernent principalement les patterns contrastant avec l'environnement. Ils ne dépendent pas de la vision.

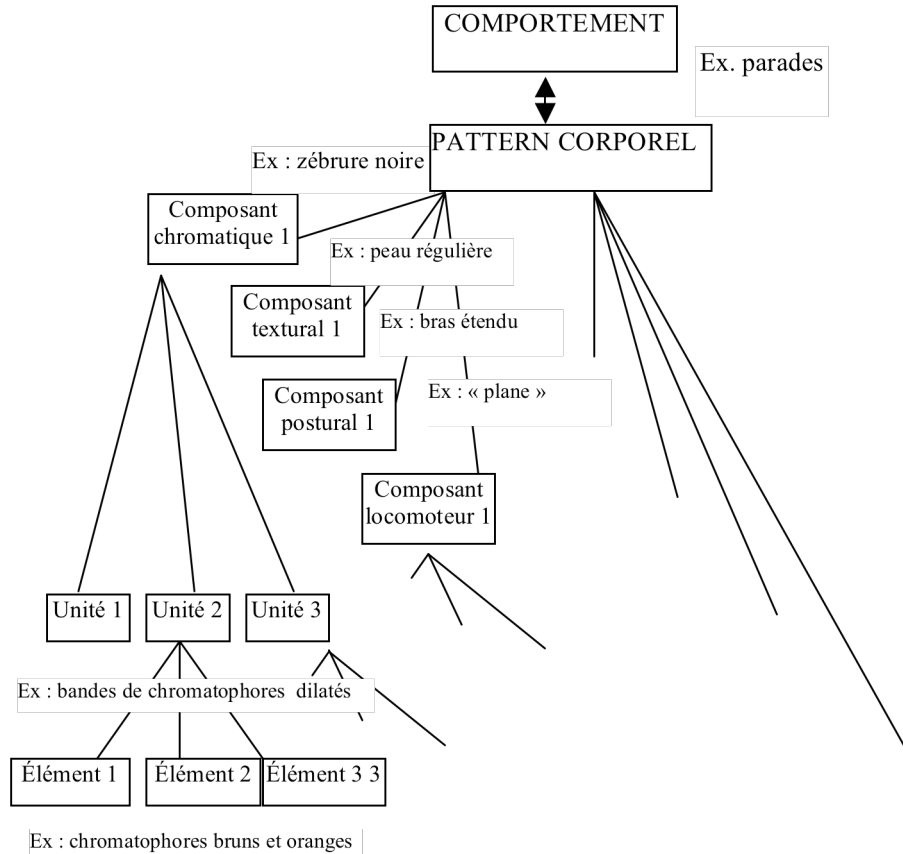


Figure 1. Catégorisation et organisation hiérarchisée des patterns (d'après Packard & Sanders, 1971).

#### 4. L'INTERPRÉTATION FONCTIONNALISTE DES CHANGEMENTS DE COULEURS

##### 4.1. Modes de vie et patterns corporels

Le point de vue fonctionnaliste pose la question d'une adéquation entre l'écologie de l'animal et ses variations colorées. C'est ainsi que le tableau 2 (d'après Hanlon & Messenger, 1986) résume les relations entre les modes de vie, l'habitat, la densité des chromatophores, les composants et les patterns de dissimulation ou d'ostentation chez trois céphalopodes : une seiche (*sepia*), une pieuvre (*octopus*) et un calmar (*loligo*).

Tableau 2. Relation entre modes de vie et patterns corporels (d'après Hanlon et Messenger, 1986).

	<i>Sepia officinalis</i>	<i>Octopus vulgaris</i>	<i>Loligo pelei</i>
Mode de vie	Solitaire, benthique	Solitaire, benthique, reclus	Grégaire, haute mer
Cycle d'activité et habitat	nocturne – crépusculaire Herbiers peu profonds et récifs rocheux	diurne – crépusculaire Crevasses dans des herbiers peu profonds et des récifs rocheux	nocturne Près des récifs coralliens
Densité des chromatophores (mm <sup>2</sup> )	Haute: 200-500	Haute: 300	Basse: 8
Nombre de composants	54	42	27
Patterns de dissimulation	beaucoup	beaucoup	peu
Patterns 'ostentatoires' intraspécifiques	peu	peu	beaucoup
Références	Hanlon & Messenger (1986)	Packard & Hochberg (1977)	Hanlon (1982)

Ce tableau évoque une relation entre un mode de vie solitaire et le développement des patterns de dissimulation aux dépens des patterns ostentatoires intraspécifiques. Le nombre de chromatophores, plus important chez les solitaires, va d'ailleurs dans le même sens car les chromatophores permettent de rendre l'individu rapidement homochrome à son environnement.

#### 4.2. L'explication fonctionnelle adaptative

Soit la scène suivante.

Un plongeur nage en vue d'un rocher. Le rocher, à l'aspect banal et de couleur brune, semble inhabité. Le plongeur se rapproche à moins d'un mètre du rocher. Brusquement une forme blanche livide avec de gros « yeux » sombres apparaît.

L'explication : une pieuvre est fixée sur le rocher et se confond avec celui-ci grâce à un pattern homochrome qui lui permet normalement de ne pas être repérée par un prédateur. Mais lorsque le plongeur arrive très près, la pieuvre prend un pattern lui donnant un aspect menaçant (*dymantic display*) destiné à faire fuir le plongeur.

Si l'on donne une explication en terme fonctionnaliste, voici comment on peut rendre compte de cette séquence.

1. L'animal est homochrome afin de passer inaperçu ; deux « sous fonctions » possibles :
  - Stratégie anti-prédateur
  - Stratégie prédatrice

2. L'animal a une apparence voyante et effrayante (yeux démesurés) afin d'impressionner un prédateur potentiel le temps nécessaire pour éventuellement fuir.

Hanlon & Messenger (1988) parleraient ici d'une défense primaire suivie d'une défense secondaire. Une défense tertiaire serait une fuite suivie de la libération d'un jet d'encre qui aurait une fonction de dissimulation.

Cette interprétation fonctionnaliste, en mettant l'accent sur le caractère adapté du comportement, nous parle d'un animal – résultat de millions d'années du processus de sélection naturelle – à travers le point de vue régressif des conséquences vitales ou létales de ses actes. La fonction – définie par les conséquences du comportement – tient en quelque sorte lieu de sens. Une fois un scénario plausible établi, il est inutile d'aller plus avant dans l'étude du comportement. La limite est qu'en s'intéressant essentiellement à un animal « agi par ses gènes », on en oublie d'étudier l'être vivant dans toutes ses dimensions (Stewart, 2004). L'interprétation fonctionnaliste pense répondre à la question : « En quoi cet animal a-t-il des réponses comportementales adaptées aux situations ? », alors qu'en réalité le chercheur ne peut répondre qu'à la question : « En quoi cet animal a-t-il des réponses comportementales viables ? » La différence entre les deux démarches est importante, la seconde autorisant le chercheur à noter les caractéristiques morphologiques et les comportements non forcément « optimaux » ou adaptés produits par cet animal.

## 5. L'INTERPRÉTATION COMMUNICATIONNELLE

### 5.1. Une classification comportementale fine

Moynihan & Rodaniche (1982) ont établi un système de classification comportementale à partir de l'observation en milieu naturel d'un calmar grégaire des récifs des Caraïbes *Sepioteuthis sepioidea*. Ils distinguent :

1. Les mouvements non ritualisés et mouvements d'intention:
  - Ils constituent la majorité des mouvements les plus fréquemment utilisés dans les groupes non perturbés.
  - Associés à la simple locomotion, au nourrissage ou à la sélection de l'habitat, ils seraient à interpréter en relation avec le contexte éclairant sur leur finalité.
2. Les patterns ritualisés (figés). La ritualisation peut être définie comme un processus dans lequel des patterns comportementaux spécifiques sont transformés (au cours de l'évolution) pour des objectifs de communication.
  - Ils manifestent une stéréotypie accentuée,
  - Ils sont interprétables en eux-mêmes, indépendamment du contexte.– Ils exprimeraient trois grandes catégories de motivation : fuite, attaque, sexe.
  - Lorsque la communication est l'objectif premier, on parle de *display*. Les *displays* peuvent être hostiles ou sexuels ; ils peuvent être « faux » ou



« vrais ». Les *antidisplays* auraient au contraire pour fonction de *ne pas* transmettre d'information. Deux grandes catégories de patterns ritualisés peuvent être distinguées par la nature du destinataire visé.

- Patterns ritualisés créés pour la communication intraspécifique. Le congénère voit et interprète le display. Ils sont souvent spectaculaires (résultant du processus de sélection sexuelle « *runaway* » menant à une exagération des caractères) : ils peuvent être perçus aussi par des proies et prédateurs potentiels.
- Patterns ritualisés créés pour les rencontres avec les prédateurs. En *display*, leur fonction est d'abord d'influencer ou de contrôler le comportement d'autres espèces dangereuses : ils expriment de l'hostilité ou un potentiel agonistique. En *antidisplay*, la fonction est de *ne pas exister* pour un prédateur potentiel (ex. homochromie).

## 5.2. Limites de l'interprétation communicationnelle

La classification de Moynihan & Rodaniche repose sur une observation minutieuse du comportement et s'appuie sur un répertoire comportemental précis qui sert la connaissance de l'animal. C'est sur les *critères* de classification que leur travail peut être discuté.

Il s'appuie sur une ligne de partage arbitraire entre mouvements d'intention et patterns ritualisés. Certains patterns colorés classés par les auteurs comme patterns ritualisés relèvent en effet des mouvements d'intention dans la mesure où ils semblent être corrélés à un contexte spécifique, orientés par exemple vers la capture des proies, et changent en fonction des différentes phases de ce comportement (Mauris, 1989, Warren *et al.*, 1974).

De plus, la dialectique établie par les auteurs entre *display* et *antidisplay* semble quelque peu « plaquée » ; il n'est pas sûr qu'un *non-signal* soit un concept parcimonieux pour rendre compte d'un comportement. On pourrait taxer cette opposition *display* vs. *antidisplay* d'anthropomorphisme naïf dans la mesure où elle correspondrait à un sujet possédant une représentation de lui-même qu'il déciderait de cacher ou d'exacerber selon les circonstances. Même si on répond à cette objection en considérant que d'un point de vue fonctionnaliste un comportement instinctif sélectionné au cours de la phylogenèse peut être complexe sans impliquer d'importantes capacités cognitives, reste que si le *display* a pour objectif d'exercer un effet sur le destinataire et en ce sens est social, l'*antidisplay* existe aussi dans un contexte non-social lorsque l'animal est au repos ou à l'affût. Que ce soit en terme fonctionnaliste ou communicationnel il ne semble donc pas opportun de les mettre sur le même plan. *Last but not least*, cette classification ne distingue pas parmi les comportements rituels ceux qui relèvent d'une réaction (réponse) à un facteur social ou environnemental de ceux qui sont émis avec une « intention » communicative. Il reste donc à postuler un

modèle cognitif unifiant les modes de réaction à l'environnement physique et social dans un niveau de causalité proximale.

## 6. VERS UNE APPROCHE COGNITIVE DES CHANGEMENTS DE COULEURS CHEZ LES CÉPHALOPODES

Tenter d'appréhender le fonctionnement cognitif d'un animal est un défi d'autant plus important que l'animal est éloigné de nous phylogénétiquement. Mais Von Uexküll (1965), à travers son exemple emblématique de la tique, avait pu montrer l'intérêt de ce point de vue qui permettait d'appréhender le vécu d'un animal très éloigné de nous. Comme l'argumentait Nagel (1974), l'expérience subjective d'un de nos semblables reste toujours inatteignable, ce qui ne nous empêche pas, « armés d'une théorie de l'esprit » (*theory of mind*), de faire des hypothèses sur le comportement d'autrui. Etant donné qu'il s'agit d'évoluer dans un univers hypothétique, des précautions élémentaires doivent être prises dans la phase descriptive : par exemple, éviter de faire vivre un animal *a priori* dans un monde d'objets, prendre en compte son équipement sensoriel avec notamment la pondération à donner à ses différents sens. Ne peut-on pas imaginer qu'un macrosmate comme le chien puisse avoir une olfaction « en relief » qui se rapprocherait, dans le vécu, plus de notre sens visuel que de notre propre olfaction ? L'emploi de prédicats dans la description prévient d'inclure arbitrairement des « objets » sans réalité pour certaines espèces animales. A ceux qui trouveraient superflu ce type de question rappelons que lorsqu'il commentait la notion d'Umwelt de J. Von Uexküll (1965), F.J.J. Buytendijk illustre ce que serait une signification rudimentaire grâce à l'exemple d'une seiche aveugle se promenant les bras tendus sur le sol de l'aquarium : *si on touche l'extrémité d'un bras antérieur avec une baguette de verre, le bras se retire ; si l'animal touche la baguette au cours de son mouvement propre, le bras ne se retire pas, l'animal lance un ou plusieurs bras pour tâter l'obstacle* (1958, p.59). Cet exemple démontre qu'entre les deux situations il n'existe qu'une seule différence : l'intentionnalité supposée de l'animal lors du contact. Enfin, une étude empirique peut montrer qu'un comportement jugé aberrant et rare : le transport de queue chez la souris, pouvait être obtenu à volonté chez ces rongeurs, simplement en ayant compris les modalités de la relation à l'espace associée à un certain état psychophysiologique dont ce comportement témoignait (Lenoble & Carlier, 1996). De la même façon, l'interprétation de certains comportements d'animaux n'est possible que dans le cadre d'une éthologie cognitive postulant un univers particulier pour une espèce donnée (Carlier & Gallo, 1995 ; Dubois & Carlier, 2005).

S'agissant des céphalopodes, la connaissance particulière d'*Octopus vulgaris* nous a conduits à proposer un nouveau modèle de fonctionnement cognitif inspiré par leurs modifications chromatiques visibles. En préambule,

rappelons que les céphalopodes (à l'exception du nautilus) n'ont pas de coquille extérieure de protection. Cet ordre est vraisemblablement le fruit d'un scénario évolutif qui a associé un cerveau volumineux, performant pour l'apprentissage, à un corps nu et vulnérable, sans la coquille qui existe chez la majorité des autres espèces de mollusques. Les pieuvres, par exemple, sont performantes dans de nombreuses tâches d'apprentissage et sont même capables d'apprendre par observation (Fiorito & Scotto, 1992).

La pieuvre passe le moins de temps possible à nager en pleine eau tandis qu'elle se blottit longuement dans des abris naturels et sa coloration de repos en dehors de toute source de tension est généralement homochrome avec son environnement. On peut ainsi faire l'hypothèse qu'une pieuvre dans un état « neutre » voire « relaxé » fusionne avec son environnement par homochromie. L'adaptation de la couleur au substrat ne requiert en effet aucun mécanisme intentionnel dans la mesure où elle se rapprocherait plutôt de l'impression d'une plaque sensible. Face à un danger, en une fraction de seconde, l'animal est capable – par contraction des muscles de ses chromatophores – de devenir livide avec de grandes ocelles noires autour des yeux (*dymantic display*). D'une attitude relaxée, fusionnelle avec son environnement, la pieuvre peut ainsi passer à une couleur très contrastée en présence d'un danger immédiat. C'est vraisemblablement un état émotif de peur qui provoque ce changement de coloration. L'étape suivante serait une fuite avec projection d'encre. Symboliquement, on passe de la *non-existence* à l'*existence menaçante*, puis à l'*existence cachée* par le nuage d'encre. D'autres changements de coloration tout aussi rapides, tendant vers le rouge brique, peuvent être associés au contraire à une attitude agressive de la pieuvre. Dans ces circonstances, le poulpe ne projette pas d'encre mais peut siphonner de l'eau en direction de son « perturbateur ». Là encore, une tension de l'animal l'amène à « se contraster » par rapport à son environnement. La différence entre les deux attitudes réside dans une attitude réactive dans le premier cas et plutôt proactive dans le second. A l'opposé, entre une attitude relaxée et une attitude d'affût, il peut ne pas y avoir de différence apparente. Lorsque la pieuvre se déplace, elle pourra exprimer des variations colorées au gré des caractéristiques de l'environnement, de ses émotions et de la présence de congénères. Face à ses semblables, la pieuvre produit des patterns sociaux spécifiques à connotation agonistique ou sexuelle par exemple. Certains de ces patterns sociaux sont assez ténus (petites tâches) et requièrent une observation attentive. Une synthèse des travaux précédents permet donc de poser que la coloration de la pieuvre répond à trois *contextes* distincts (au sens de G. Bateson 1970, 1972) : environnemental, déterminant l'homochromie, émotif, déterminant les brusques changements de couleur, communicationnel, déterminant les signaux envoyés « intentionnellement » à des congénères.

Pour élaborer un nouveau modèle unifié, il nous est apparu que plusieurs déterminants sont importants pour rendre compte des changements colorés :

le niveau de tension de l'animal corrélé positivement avec son niveau de différenciation et le caractère proactif ou réactif du rapport à l'environnement. Si l'on positionne ces facteurs sur des axes, on obtient la figure 2. Ce modèle descriptif peut être qualifié de tensif au sens de la sémiotique (Fontanille & Zilberberg, 1998). Son intérêt est de rendre compte de phénomènes continus en s'affranchissant de l'arbitraire des catégories discrètes.

A titre d'exemple, on peut avancer une nouvelle description de la pieuvre surprise par le plongeur évoquée plus haut.

1. L'animal est en état de « repos vigilant », sa vision détermine son homochromie.

2. La peur d'un prédateur potentiel provoque une réaction se traduisant par une contraction des muscles de ses chromatophores et détermine sa coloration.

Une explication prenant en compte la dynamique cognitive de l'animal peut également aider à rendre compte de patterns exprimant l'ambivalence. On voit alors le corps d'une pieuvre « coupé en deux » au niveau des deux yeux, chaque moitié du corps ayant une couleur différente. On lit alors parfois des interprétations du type « la pieuvre transmet deux informations distinctes ».

Il est plus simple de postuler deux motivations contradictoires sur l'axe action-réaction éprouvées par l'animal au même moment : par exemple se cacher et/ou explorer en présence d'un stimulus suscitant simultanément crainte et curiosité.

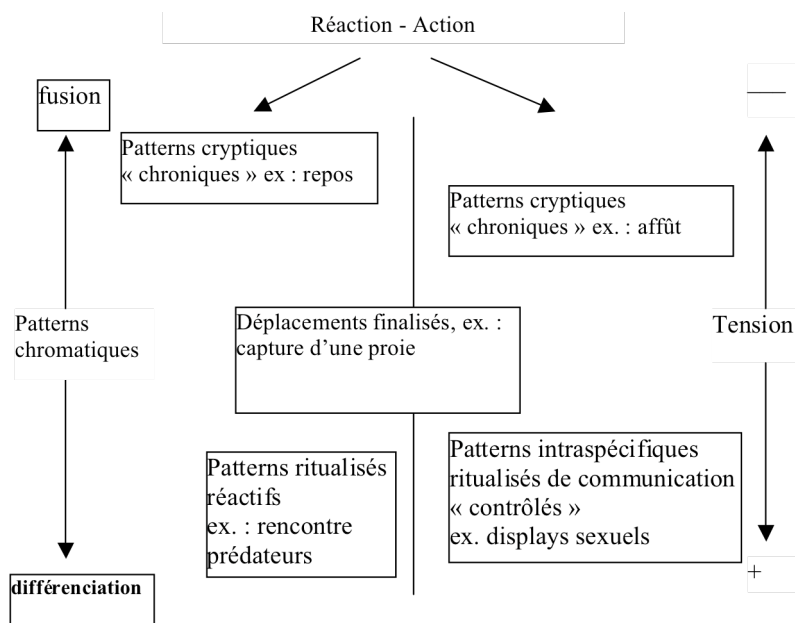


Figure 2. Modèle étho-sémiotique du comportement chromatique des pieuvres : des corrélations entre patterns chromatiques et tensions cognitives (d'après Renoue & Carlier, 2006).

## 7. CONCLUSION

Ce travail s'efforce de comprendre la dynamique cognitive amenant un céphalopode à changer rapidement de couleurs dans son environnement physique et social, à passer par exemple de l'invisibilité à un aspect très contrasté. En effet, les explications de type fonctionnaliste ne considèrent pas l'animal comme un sujet et ne prennent en compte dans leurs explications que le scénario adaptatif du comportement. Les explications basées sur la communication positionnent quant à elles l'animal comme un « supercommuniquant » : elles s'inscrivent dans une causalité immédiate du comportement mais prêtent à l'animal des intentions assez peu réalistes comme celle de communiquer sa « non existence ». En alternative, le modèle cognitif tensif proposé ici a pour objectif de rendre compte des variations chromatiques d'une pieuvre sans présupposés fonctionnalistes ou communicationnels. Ce modèle rend compte des changements de couleurs à travers un processus de différenciation, positivement corrélé au niveau de tension de l'animal, et associé aux dimensions réactive ou proactive du comportement.

## 8. BIBLIOGRAPHIE

- Bateson, G. (1970, 1972). *Vers une écologie de l'esprit 1 et 2*, trad. de F. Drosso et L. Lot. Paris : Seuil.
- Bonnaud, L. & Boucher-Rodoni, R. (2002). Une communication aux motifs changeants. *Pour la science*, 18-25.
- Buytendijk, F.J.J (1952). *Traité de psychologie animale*, trad. d'A. Frank-Duquesne. Paris : PUF.
- Buytendijk, F.J.J (1958). *L'homme et l'animal. Essai de psychologie comparée*, trad. de R. Laureillard. Paris : Gallimard.
- Carlier, P. & Gallo, A. (1995). What motivates the food bringing behaviour of the peregrine falcon throughout breeding ? *Behavioural Processes* 33, 247-256.
- Dubois, M. & Carlier, P. (2005). Cognition située chez le singe capucin. *Revue d'intelligence artificielle* 19, 253-264. Paris : Lavoisier.
- Griffin, D. (1992). *Animal minds*. Chicago: University of Chicago Press.
- Fiorito, G. & Scotto, P. (1992). Observational learning in octopus vulgaris. *Science*, 256, 545-547.
- Fontanille, J. & Zilberberg, C. (1998). *Tension et signification*. Hayen : Mardaga.
- Gayon, Jean (1992). *Darwin et l'après-Darwin : une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*. Paris : Editions Kimé.
- Hanlon, R. T. & Messenger, J.B. (1986). Adaptive coloration in young cuttlefish (*sepia officinalis l.*): the morphology and development of body patterns and their relation to behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 320, 437-487.
- Hanlon, R. T. (1988). Behavioral and body patterning characters useful in taxonomy and field identification of cephalopods. *Malacologia* 29, 247-264.

- Hanlon, R. T., Smale, M. J. & Sauer, W. H.H. (1994). An ethogram of body patterning behavior in the squid *Loligo vulgaris reynaudii* on spawning grounds in South Africa. *Biological Bulletin* 187, 363-372.
- Lenoble, F. & Carlier, P. (1996). A possible contribution of phenomenology to ethology: application to a behaviour pattern in the mouse. *Acta Biotheoretica* 44, 75-83.
- Mauris, E. (1989). Colour patterns and body postures related to prey capture in *sepiola affinis* (mollusca: cephalopoda). *Marin Behavioural Physiology*, 14, 189-200.
- Moynihan, M. & Rodaniche, A. F. (1982). *The behavior and natural history of the Caribbean Reef Squid Sepioteutis sepioida. With a consideration of social, signal, and defensive patterns for difficult and dangerous environments*. Berlin: Verlag Paul Parey.
- Nagel, T. (1974). *What is it like to be a bat?* The Philosophical Review, 4, 435-450.
- Packard, A. & Hochberg, F.G. (1977). Skin patterning in octopus and other genera. *Symposium Zoological Society London* 38, 191-231.
- Packard, A. & Sanders, G. D. (1971). *Body patterns of octopus vulgaris and maturation of the response to disturbance*. *Animal Behaviour* 19, 780-790.
- Portmann, A. (1959). *Animal camouflage*, trad. d'A.J. Pomerans. University of Michigan Press.
- Portmann, A. (1961). *La forme animale*, trad. de G. Remy. Paris : Payot.
- Renoue, M. & Carlier, P. (2006). Au sujet des couleurs de céphalopodes – rencontre de points de vue sémiotique et éthologique. *Semiotica*, 160, 115-139.
- Shashar, N., Rutledge P. S. & Cronin T. W. (1996). Polarization vision in cuttlefish – a concealed communication channel ? *The Journal of Experimental Biology* 199, 2077-2084.
- Stewart, J. (2004). *La vie existe-t-elle?* Paris : Vuibert.
- Varela, F., Thompson, E. & Rosch E. (1992). *L'inscription corporelle de l'esprit* trad. de V. Havelange. Paris : Seuil.
- Von Uexküll, J. (1965). *Mondes animaux et mondes humains*. Paris : Gonthier.
- Warren, L. R., Scheier, M. F. & Riley, D. A. (1974). Colour changes of *octopus rubescens* during attacks on unconditioned and conditioned stimuli. *Animal Behaviour*, 22, 211-219.
- Watzlawick, P., Beavin, J.H & Jackson, D.J. (1972). *Une logique de la communication*. Paris : Seuil.