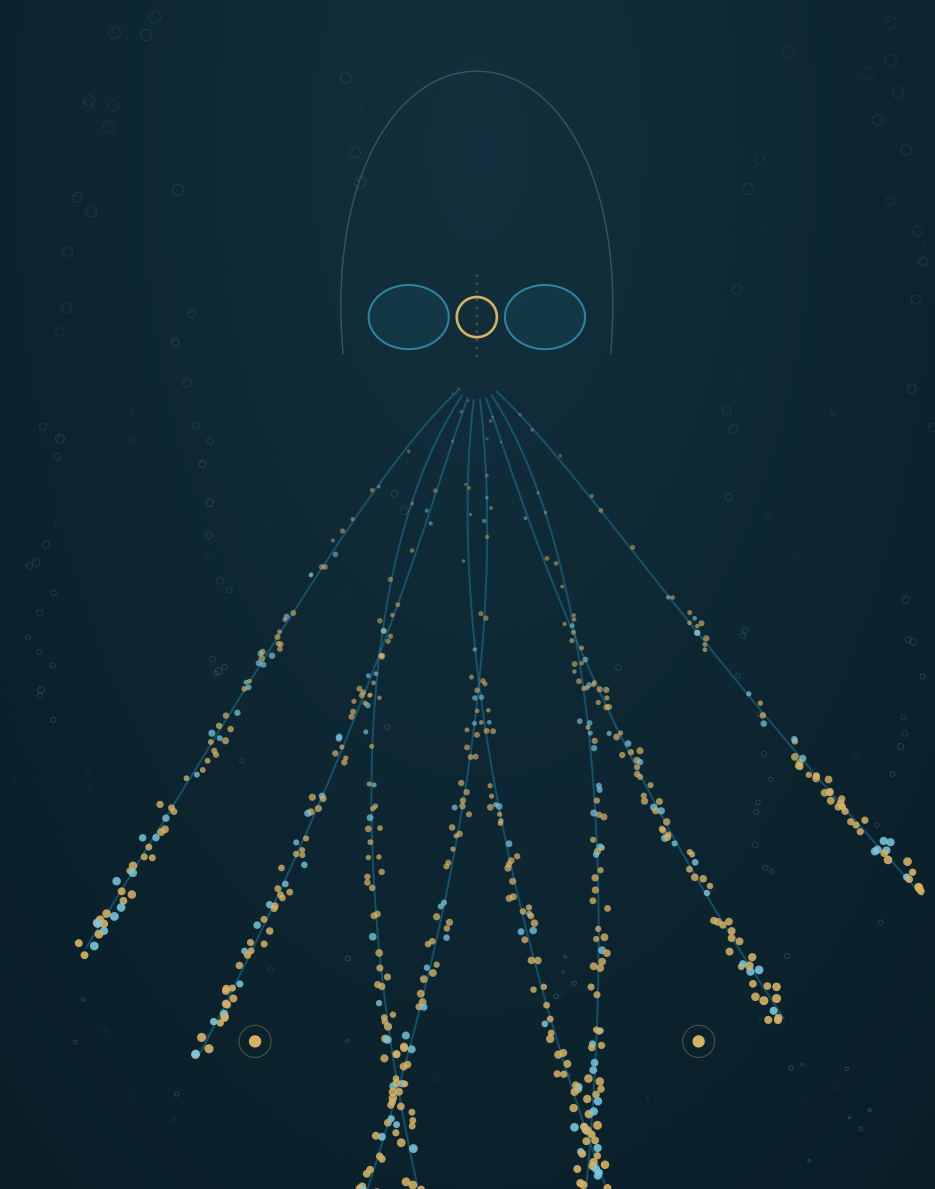


Le poulpe : le corps distribu  

Elias Sorel

anatomie et physiologie d'un corps sans centre



C  PHALOPODES    NEUROBIOLOGIE      DITION DE L'ARN

CORPUS SOUMIS    DISCUSSION

 ORCID 0009-0003-7980-9944

DOI [10.5281/zenodo.22676077](https://doi.org/10.5281/zenodo.22676077)

Le poulpe : le corps distribué

Anatomie et physiologie d'un corps sans centre

ELIAS SOREL

Corpus soumis à discussion.

Version 7, octobre 2026.

ORCID 0009-0003-7980-9944

DOI de concept 10.5281/zenodo.22676077

Les planches 1, 4, 5 et 6 ont été dessinées pour ce document.

Les planches 2 et 3 proviennent de la version 5.3 du corpus.

Chaque chiffre de ce document porte l'espèce sur laquelle il a été mesuré.

Quand il n'existe pas, c'est écrit, et il n'est pas remplacé.

SOMMAIRE

	Avertissement de méthode	4
	Le seuil	5
1	La peau, un écran et non une enveloppe	6
2	L'œil, un décrypteur et non une caméra	10
3	Les autres entrées, celles dont on ne parle jamais	15
4	Les bras, le mouvement et le soi	22
5	Le centre, petit, bricolé, protégé	29
6	Apprendre et retenir, deux choses différentes	31
7	La machine interne	35
8	Le gène, l'hérédité qu'on retouche	44
9	Naître, grandir, finir	46
10	Le noyau dur, ce que la souplesse épargne	50
11	Ce qu'il fait de son corps	55
12	Le recul, une autre réponse	61
	Références	63
	Le bord	70

Avertissement de méthode

Ce texte ne révèle aucune créature rare. Il décrypte la plus banale qui soit : un poulpe, celui des marchés, des documentaires, des assiettes. C'est là tout le pari. Nous croyons connaître cet animal, nous en récitons trois faits, il est intelligent, il a trois cœurs, la femelle meurt sur ses œufs, et nous passons. Or ces trois faits sont l'écume. Sous eux se tient une architecture du vivant dont les pièces existent, chacune dans sa revue, son laboratoire, son silo. Les réunir a demandé de fouiller loin. Ce document est cette réunion.

Je ne parlerai pas de « l'intelligence du poulpe » au sens où on l'entend d'ordinaire, l'animal malin qui ouvre des bocaux et s'évade des aquariums. Cette histoire-là a été racontée mille fois, et elle pose la mauvaise question : « est-il intelligent comme nous ? » Je prends le problème par l'autre bout. Je décrypte le corps, entier, de la peau au gène, et je montre que l'intelligence, ici, n'est pas une prouesse à admirer : c'est une conséquence de la façon dont ce corps est agencé.

Quatre registres sont tenus séparés d'un bout à l'autre. **ÉTABLI**, la littérature, sourcée, admise. **DÉBATTU**, publié mais contesté, les deux bords nommés. **LECTURE**, mon interprétation, non démontrée. **À SOUMETTRE**, les questions pour un spécialiste.

ÉTABLI

la littérature, sourcée, admise

DÉBATTU

publié mais contesté, les deux bords nommés

LECTURE

mon interprétation, non démontrée

À SOUMETTRE

les questions pour un spécialiste

Une règle de plus, et c'est la plus importante de ce document. La physiologie des céphalopodes est très largement faite sur la seiche et sur le calmar, puis attribuée au poulpe. Ici, chaque chiffre porte l'espèce sur laquelle il a été mesuré. Quand le chiffre est d'une seiche ou d'un calmar, c'est écrit. Quand il n'existe pas, c'est écrit aussi, et je ne le remplace pas.

Une réserve, posée d'emblée plutôt qu'à la fin. Le principe que je propose ne couvre pas tout. Deux noyaux durs lui échappent par construction, et je leur consacre une section entière. Mais un trait au moins lui échappe sans que je puisse le ranger nulle part : le sang à l'hémocyanine, qui n'est ni souplesse choisie ni noyau gardé, et que cette lignée traîne depuis ses ancêtres mollusques. Je le signale ici, je le montre au paragraphe 7, et je le reprends à la fin.

LE SEUIL

Le poulpe vit dans l'entre-deux. Ni poisson ni coquillage au sens où on les range, un mollusque, cousin de l'escargot et de la moule, qui a tout oublié de la coquille. Un corps ni dur ni liquide, une chair qui tient sans os et coule sans se répandre. Même sa classification a longtemps été un aveu d'embarras.

Nous, vertébrés, avons résolu le problème d'exister par la rigidité : un squelette interne, un crâne qui protège un cerveau où tout se décide, un plan génétique qu'on suit à la lettre. Le poulpe a pris une autre route. Il n'a presque rien fixé. Sa structure, il l'a confiée à l'eau, son intelligence, répartie entre son centre et ses bras, sa perception, étalée sur sa peau, son hérédité même, il la retouche en direct. Là où nous avons durci et centralisé, il a assoupli et distribué.

Cette lignée a, quelque part dans son passé, renoncé à la coquille de ses cousins mollusques. Je ne prétends pas que ce renoncement explique mécaniquement tout ce qui suit, plusieurs des traits que nous verrons se retrouvent chez des céphalopodes restés cuirassés. Disons que la perte de la coquille a ouvert une voie, le corps mou, libre et vulnérable, sans la commander tout entière. C'est cette voie que nous descendons.

ÉTABLI

Un mot sur l'échelle, avant d'entrer. On décrit aujourd'hui environ 300 espèces d'octopodes. Entre la plus petite et la plus grande, la longueur de manteau varie d'un facteur 25 : *Paroctopus cthulu* est adulte à moins de 35 millimètres de manteau pour environ 15 grammes, *Octopus chierchiae* à 20 ou 30 millimètres, 40 au maximum observé, quand *Octopus vulgaris* atteint 250 millimètres et que le plus lourd spécimen pesé publiquement, un *Haliphron atlanticus* néo-zélandais, faisait 690 millimètres de manteau pour 61,0 kilogrammes, bras incomplets. En profondeur, le record publié est de 6 957 mètres, dans la fosse de Java, pour un *Grimpoteuthis*, avec une seconde observation à 5 760 mètres ; le record précédent, 5 145 mètres, avait tenu cinquante ans. Il s'agit de deux observations, d'un seul genre, dans une seule fosse.

Leite TS et al. (2021), *Mar Biodiv* 51:68. doi.org/10.1007/s12526-021-01201-z ; Grasse B et al. (2021), *Front Mar Sci* 8:753483. doi.org/10.3389/fmars.2021.753483 ; O'Shea S (2004), *NZ J Zool* 31(1):7-13. doi.org/10.1080/03014223.2004.9518353 ; Jamieson AJ, Vecchione M (2020), *Mar Biol* 167:82. doi.org/10.1007/s00227-020-03701-1

~300

espèces d'octopodes décrites

× 25

du plus petit au plus grand, en
longueur de manteau

6 957_m

le record de profondeur publié, dans la
fosse de Java

Un animal donc, sous un nom commun, qui va du gramme à la soixantaine de kilos et de la flaque intertidale à la zone hadale. Le lecteur gardera cela en tête chaque fois qu'il lira « le poulpe ».

1. LA PEAU, UN ÉCRAN ET NON UNE ENVELOPPE

ÉTABLI

Elle est couverte d'une grille de cellules pigmentaires, les chromatophores, des pixels vivants, chacun un sac de pigment qu'un anneau de muscles étire ou relâche, piloté par le cerveau.

Montague TG (2023), *Curr Biol* 33(20):R1095-R1100. doi.org/10.1016/j.cub.2023.08.095

ÉTABLI

Et le chromatophore n'est pas une cellule, c'est un organe. Un sac élastique, ses muscles radiaires à striation oblique, leurs nerfs, leur glie. Les muscles tirent, le sac s'étale ; ils relâchent, et c'est l'élasticité du sac, non un second jeu de muscles, qui le referme. Rien là-dedans ne passe par une hormone. Chez *Octopus vulgaris*, plus de 500 000 neurones sont consacrés à cette seule fonction, dans les lobes chromatophores. Et le système semble fonctionner sans retour : ni visuel, ni proprioceptif.

Messenger JB (2001), *Biol Rev* 76(4):473-528. doi.org/10.1017/S1464793101005772

500 000

neurones consacrés aux seuls chromatophores, chez *Octopus vulgaris*

ÉTABLI

Dessous, les iridophores, tapissés de réflectines. Ces protéines ont été décrites d'abord chez le calmar, et c'est encore chez le calmar que leur optique a été mesurée. Sous l'action de l'acétylcholine, elles s'agrègent en strates qui forment un réflecteur de Bragg biologique, et ces strates sont réglées au nanomètre : pour faire passer la couleur réfléchie de 675 nanomètres, le rouge, à 425 nanomètres, le bleu, les lamelles de haut indice passent d'environ 150 à 80 nanomètres, et les espaces entre elles d'environ 120 à 50 nanomètres. 8 à 9 paires de couches contribuent à la réflexion dans la cellule vivante. Le bleu, le vert, le doré ne sont donc pas des teintes : ce sont des interférences, une couleur de structure, réglable.

Crookes WJ et al. (2004), *Science* 303(5655):235-238, chez *Euprymna scolopes*. doi.org/10.1126/science.1091288 ; Ghoshal A, DeMartini DG, Eck E, Morse DE (2013), *J R Soc Interface* 10(85):20130386, chez *Doryteuthis opalescens*. doi.org/10.1098/rsif.2013.0386 ; DeMartini DG et al. (2015), *J Biol Chem* 290(24):15238-15249. doi.org/10.1074/jbc.M115.638254

675 → 425 nm

du rouge au bleu, par réglage de l'épaisseur des couches

150 → 80 nm

l'épaisseur des lamelles, pour obtenir ce changement

ÉTABLI

La peau change aussi de relief : des muscles dressent des papilles qui miment un rocher ou une algue, maintenues par un mécanisme à cliquet sans dépense nerveuse continue. Montré chez la seiche.

Gonzalez-Bellido PT et al. (2018), *iScience* 1:24-34. doi.org/10.1016/j.isci.2018.01.001

ÉTABLI

Neuf types de papilles ont été décrits morphologiquement, sur 6 espèces de coléoïdes, dont 4 poulpes et 2 seiches. La plupart ont 2 jeux de muscles érecteurs, des circulaires concentriques qui soulèvent et des horizontaux qui donnent la forme, plus un 3e jeu, rétracteur. Chez *Sepia apama*, le mécanisme est différent : une contraction perpendiculaire à la crête et un flambage des tissus sus-jacents.

Allen JJ, Bell GRR, Kuzirian AM, Velankar SS, Hanlon RT (2014), *J Morphol* 275(4):371-390. doi.org/10.1002/jmor.20221

ÉTABLI

Et voici les durées, qui manquent partout. Chez le calmar *Doryteuthis pealeii*, sur 4 065 chromatophores suivis en 185 essais chez 7 animaux intacts, la latence de réponse est de 50 millisecondes, à 16,67 millisecondes près, identique à l'expansion et à la rétraction et dans toutes les régions du corps. La montée jusqu'au pic prend de 117 à 150 millisecondes selon la région. L'expansion complète dure 300 millisecondes à la tête et aux bras, 334 à la nageoire, 384 au manteau ; la rétraction, de 217 à 267. La surface du chromatophore augmente en moyenne de 155,06 pour cent à l'expansion et se réduit de 40,46 pour cent à la rétraction. Pour situer : chez un poisson plat, le contrôle des chromatophores prend de 2 à 8 secondes.

Hadjisolomou SP, El-Haddad RW, Kloskowski K, Chavarga A, Abramov I (2021), *Front Physiol* 12:675252. doi.org/10.3389/fphys.2021.675252

50_{ms}

la latence de réponse d'un
chromatophore, toutes régions
confondues

300_{ms}

l'expansion complète, tête et bras

4 065

chromatophores suivis en 185 essais

ÉTABLI

La texture, elle, suit une autre voie nerveuse et une autre horloge. Une papille de seiche se déploie ou se rétracte en moins de 1 seconde. Mais au-delà de 30 secondes de stimulation, elle reste partiellement déployée pendant plusieurs minutes, et après section du nerf palléal un animal a gardé les siennes complètement déployées plus d'une heure. Le cœur et la base de la papille sont faits de muscle lisse à comportement de cliquet, comme les adducteurs des bivalves, qui tiennent une forme sans commande continue. Les chromatophores, eux, dépendent du nerf palléal depuis le cerveau, et les papilles du ganglion stellaire : couleur et relief ne sont pas le même organe et ne s'allument pas par le même fil.

Allen JJ, Mäthger LM, Barbosa A, Hanlon RT (2009), *J Comp Physiol A* 195(6):547-555. doi.org/10.1007/s00359-009-0430-y ; Gonzalez-Bellido PT et al. (2018), *iScience* 1:24-34. doi.org/10.1016/j.isci.2018.01.001

ÉTABLI

Le répertoire a été compté, chez un poulpe. Sur *Abdopus capricornicus*, en rencontres mises en scène sur sable nu pour séparer l'affichage du camouflage, 17 individus, 132 essais, environ 80 heures de vidéo : 10 patrons de corps, 27 composantes chromatiques, 7 texturales, 8 posturales, 10 locomotrices. Le grand catalogue de référence, 705 définitions et environ 1 200 noms, porte sur 21 espèces de coléoïdes confondues et n'est pas un répertoire de poulpe.

Scatà G, Marshall NJ, Chung WS (2025), *Mar Biol* 172:37. doi.org/10.1007/s00227-024-04591-3 ; Borrelli L, Gherardi F, Fiorito G (2006), *A Catalogue of Body Patterning in Cephalopoda*, Firenze University Press. doi.org/10.36253/88-8453-376-7

ÉTABLI

Plus troublant : la peau capte la lumière. Elle exprime les mêmes opsines que la rétine, et des fragments de peau isolés réagissent à la lumière en déployant leurs chromatophores, le plus vite au bleu, avec un maximum estimé à 480 nanomètres. Chez *Octopus bimaculoides*.

Kingston ACN, Kuzirian AM, Hanlon RT, Cronin TW (2015), *J Exp Biol* 218(10):1596-1602. doi.org/10.1242/jeb.117945 ; Ramirez MD, Oakley TH (2015), *J Exp Biol* 218(10):1513-1520. doi.org/10.1242/jeb.110908

ÉTABLI

Et depuis 2025, ce n'est plus seulement la machinerie qui est là, c'est le nerf qui répond. En enregistrant le cordon nerveux axial d'un bras, on observe une réponse forte à la lumière éclairant ce bras, et cette réponse se propage le long du cordon. La lumière bleue produit la réponse la plus forte, le rouge et le vert en produisent aussi. La voie passe par la peau du côté aboral comme par celle du côté oral et par les ventouses.

Chang W, Hale ME (2025), *J Exp Biol* 228(7). doi.org/10.1242/jeb.250111

480 nm

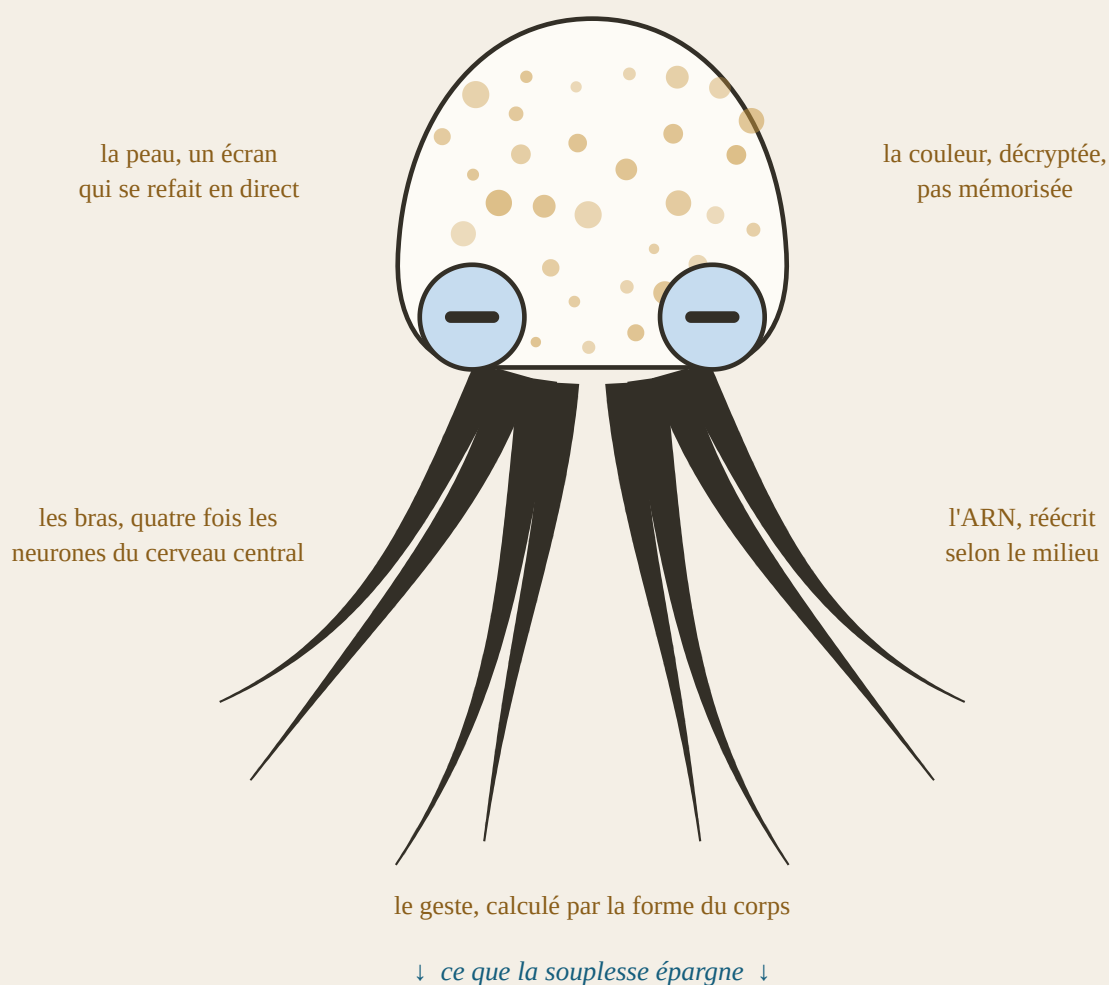
la longueur d'onde où la peau isolée réagit le plus vite, sans œil

LECTURE

La peau sent la lumière. Rien ne prouve qu'elle voie les couleurs pour les copier, et une différence d'amplitude de réponse selon la longueur d'onde n'est pas une discrimination spectrale. Cela posé : elle est un écran de sortie, branché sur le cerveau, qui affiche non le monde, mais ce que le cerveau a compris du monde. Quand un poulpe se fond dans un rocher, vous voyez la représentation qu'il se fait du rocher, projetée sur sa chair. Son camouflage est la manifestation externe de sa perception interne. Nous logeons nos pensées derrière un visage opaque, lui les porte à la surface. Premier étage, premier délestage.

PLANCHE 1

SOUPLE · DISTRIBUÉ



le CALENDRIER

un organe unique, collé au nerf optique, qui lit la lumière

l'ADN conservé

le plan, qui tient à travers les générations

Fig. 1. Ce que la souplesse traverse, et les deux choses qu'elle épargne.

2. L'ŒIL, UN DÉCRYPTEUR ET NON UNE CAMÉRA

ÉTABLI

Chez les coléozoïdes étudiés, poulpe, calmar, seiche, la rétine ne porte qu'un seul type de photorécepteur non filtré, là où nous en avons trois. L'animal devrait voir en gris. Et pourtant il reproduit les couleurs de son environnement avec justesse.

Stubbs AL, Stubbs CW (2016), PNAS 113(29):8206-8211. doi.org/10.1073/pnas.1524578113

DÉBATTU

Ce socle lui-même se nuance. Un atlas de transcriptomes de cellules uniques du système visuel d'un calmar, publié en 2025 sur 98 537 cellules, confirme la simplicité relative de la rétine céphalopode mais y identifie deux sous-types apparentés de photorécepteurs exprimant des opsines-r distinctes. Il s'agit d'un calmar et non d'un poulpe, et deux sous-types ne font pas une vision dichromatique démontrée. Le socle tient donc pour le poulpe, à la condition de le dire pour le poulpe.

Gavriouchkina D et al. (2025), Nat Ecol Evol 9(7):1245-1262. doi.org/10.1038/s41559-025-02720-9

1

type de photorécepteur non filtré chez les coléozoïdes étudiés

3

chez nous, et pourtant c'est lui qui accorde les couleurs

ÉTABLI, ET C'EST LE FAIT QUI MANQUE PARTOUT

Un seul photorécepteur ne veut pas dire une vision pauvre. Dans un autre canal, celui de l'angle de polarisation de la lumière, auquel notre œil est aveugle, le poulpe est d'une finesse que peu d'animaux atteignent. Le seuil de discrimination d'angle, mesuré chez le poulpe, est de 1,3 degré en médiane dès que le degré de polarisation linéaire de la cible dépasse 0,3 ; il se dégrade ensuite vite, jusqu'à 53 degrés quand ce degré tend vers 0. Pour comparer : 3,2 degrés chez le crabe violoniste, 15,2 chez l'écrevisse. Mieux, chez *Octopus tetricus*, 10 animaux de 41 à 191 grammes, l'animal est environ 1,7 fois plus sensible au contraste de polarisation qu'au contraste de luminance, avec des seuils de 1,96 pour cent contre 3,32 pour cent, les deux fonctions culminant à la même fréquence spatiale de 0,3 cycle par degré. Le mécanisme est connu : les microvillosités des rhabdomères sont empilées perpendiculairement les unes aux autres, et chaque rhabdomère travaille comme un analyseur dichroïque. Deux canaux, l'horizontal et le vertical, soit l'équivalent fonctionnel d'un dichromate, non pour la couleur mais pour l'orientation de l'onde.

Temple SE, How MJ, Powell SB, Gruev V, Marshall NJ, Roberts NW (2021), J Exp Biol 224(7):jeb240812. doi.org/10.1242/jeb.240812 ; Nahmad-Rohen L, Vorobyev M (2020), Front Physiol 11:379. doi.org/10.3389/fphys.2020.00379 ; Nahmad-Rohen L, Vorobyev M (2021), Vision Res 192:107973. doi.org/10.1016/j.visres.2021.107973 ; Shashar N, Cronin TW (1996), J Exp Biol 199(4):999-1004. doi.org/10.1242/jeb.199.4.999 ; Moody MF, Parriss JR (1961), Z vergl Physiol 44:268-291. doi.org/10.1007/BF00298356

1,3°

son seuil de discrimination d'angle de
polarisation

× 1,7

plus sensible au contraste de
polarisation qu'à celui de luminance

15,2°

le même seuil chez l'écrevisse

ÉTABLI

Et ce canal sert. La vision de la polarisation permet de détecter des proies transparentes, que leur transparence même rend invisibles en luminance. Elle casse le contre-ombrage des poissons argentés : des seiches attaquent préférentiellement un poisson dont la réflexion polarisée est normale plutôt qu'un poisson dont elle a été fortement réduite, sur 24 essais, avec un χ^2 de 17,3 et p inférieur à 0,0001. Sa portée utile, en revanche, est courte : les contrastes de polarisation sont rapidement érodés par la lumière de voile et ne tiennent que sur moins de 12 mètres sous l'eau. Et le degré de polarisation réellement disponible dans la nature reste inférieur à 0,7, autour de 0,1 à 0,2 sur un fond côtier de 10 à 20 mètres, loin des valeurs proches de 1 qu'utilisaient les études anciennes.

Shashar N, Hanlon RT, Petz AdM (1998), *Nature* 393(6682):222-223. doi.org/10.1038/30380 ; Shashar N, Hagan R, Boal JG, Hanlon RT (2000), *Vision Res* 40(1):71-75. doi.org/10.1016/S0042-6989(99)00158-3 ; Temple SE et al. (2021), *J Exp Biol* 224(7):jeb240812. doi.org/10.1242/jeb.240812

À SOUMETTRE

La peau, elle, émet-elle du polarisé ? Chez le calmar, l'aspect polarisé de l'iridescence survit au passage des chromatophores sus-jacents, et les réflexions obliques des bandes d'iridophores sont décrites comme presque totalement polarisées. Chez la seiche, un motif polarisé marqué existe sur les bras, autour des yeux et sur le front, et il disparaît quand l'animal se camoufle, attaque une proie, copule ou pond ; en parade, le muscle transparent biréfringent du bras fait tourner l'angle de polarisation de 85,1 degrés, à 13,3 degrés près. Chez le poulpe, je n'ai trouvé aucune étude primaire. Et les auteurs eux-mêmes refusent de conclure : l'un écrit que la communication par lumière polarisée reste « actuellement non prouvée », l'autre, en 2026, que son travail « n'a pas apporté de preuve directe ». Je note enfin que la formulation sobre est que la plupart des poissons et des mammifères testés ne sont pas sensibles à la polarisation linéaire, non qu'aucun ne l'est.

Mäthger LM, Hanlon RT (2006), *Biol Lett* 2(4):494-496. doi.org/10.1098/rsbl.2006.0542 ; Mäthger LM, Denton EJ (2001), *J Exp Biol* 204(12):2103-2118. doi.org/10.1242/jeb.204.12.2103 ; Shashar N, Rutledge P, Cronin T (1996), *J Exp Biol* 199(9):2077-2084. doi.org/10.1242/jeb.199.9.2077 ; Nakayama A et al. (2026), *PNAS* 123(6):e2517167123. doi.org/10.1073/pnas.2517167123 ; Mäthger LM, Shashar N, Hanlon RT (2009), *J Exp Biol* 212(14):2133-2140. doi.org/10.1242/jeb.020800

DÉBATTU

Reste la question de départ, intacte. Comment accorder des couleurs qu'on ne perçoit pas ? La piste la plus souvent citée est optique. Une lentille ne fait pas converger toutes les couleurs au même endroit, chaque longueur d'onde se met au point à sa propre profondeur, le bleu un peu en avant, le rouge un peu en arrière. Nous vivons cela comme un flou parasite. Le poulpe pourrait en faire un instrument : sa pupille en U aggrave cette dispersion, et il déplace son cristallin comme on fait une mise au point. N'ayant qu'un photorécepteur, il ne peut pas mesurer directement la longueur d'onde, mais il peut mesurer une profondeur. Il lirait la couleur à l'envers, dans la distance où l'onde devient nette.

Stubbs AL, Stubbs CW (2016), PNAS 113(29):8206-8211. doi.org/10.1073/pnas.1524578113

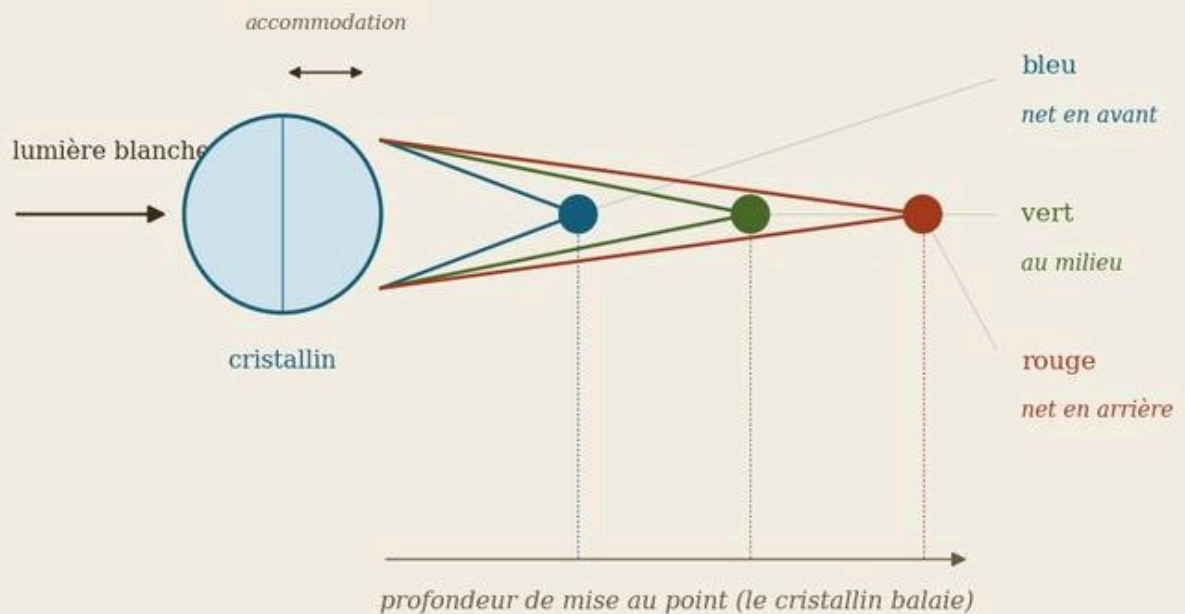
DÉBATTU, L'ÉTAT DU DOSSIER EN 2026

Ce modèle est élégant, et il n'est pas démontré. Une lettre critique a été publiée dans la même revue quatre mois après l'article, signée de six auteurs, et dont le titre porte l'objection : l'aberration chromatique peut-elle permettre la vision des couleurs en milieu naturel ? Le mécanisme demande en outre que la cible présente une structure fine sur laquelle faire le point, ce que les cibles des expériences comportementales antérieures n'offraient pas. Une revue de 2026 passe en examen les mécanismes proposés pour concilier l'accord des couleurs avec une vision monochromatique, réflectance passive de la peau, inférence spectrale par aberration chromatique, vision de la polarisation, photoréception extraoculaire, et conclut que chacun se révèle soit insuffisant soit faiblement soutenu par les données actuelles. À la date de rédaction, aucune des pistes n'est mieux soutenue que les autres.

Gagnon YL, Osorio DC, Wardill TJ, Marshall NJ, Chung WS, Temple SE (2016), PNAS 113(45):E6908-E6909.

doi.org/10.1073/pnas.1612239113 ; Plate J, Tedore C (2025), Sci Nat 112:5. doi.org/10.1007/s00114-024-01950-4 ; Reiter S (2026),

Curr Opin Neurobiol 99:103206. doi.org/10.1016/j.conb.2026.103206



Chaque longueur d'onde se met au point à sa propre distance.

L'animal repère OÙ c'est net — et convertit une couleur qu'il ne voit pas
en une distance qu'il sait, elle, mesurer.

Fig. 2. Lire la couleur par la profondeur : chaque longueur d'onde nette à une distance différente. Un modèle, non testé.

LECTURE

Ici, mon pari, donné pour une lecture. Ce camouflage est refait à neuf à chaque décor. Or le poulpe ne peut pas s'appuyer sur une mémoire des fonds, aucun rocher n'est le double d'un autre. Pour que l'accord soit chaque fois juste, il faut qu'il soit chaque fois recalculé, en direct. Le poulpe ne se rappelle pas les couleurs, il les décrypte à la volée. Là où nous ressentons le monde, lui le mesure sans relâche, et la polarisation en est la preuve latérale : voilà un canal qui ne porte aucune information de couleur, et dans lequel il atteint 1,3 degré de résolution angulaire. C'est un instrument, pas un œil qui ressent.

DÉBATTU, ET L'AUTRE BORD EST NET

La même revue de 2026 pose une hypothèse nulle qui s'oppose directement à ma lecture, et il faut le dire ainsi plutôt que de chercher une alliance qui n'existe pas. Elle propose que le camouflage repose sur une correspondance prédictive apprise entre une entrée visuelle en luminance et une sortie colorée sur la peau, sans aucune perception des couleurs. Si cette hypothèse tient, il n'y a rien à décrypter : il y a une fonction acquise qu'on applique. Les deux positions ne peuvent pas être vraies ensemble. Ce qui les sépare est testable, et ce test n'a pas été fait : il faudrait mesurer si l'accord reste juste sur un fond dont les statistiques n'ont jamais été rencontrées.

Reiter S (2026), *Curr Opin Neurobiol* 99:103206. doi.org/10.1016/j.conb.2026.103206

ÉTABLI

Deux détails achèvent l'œil. La rétine est everse, les photorécepteurs tournés vers la lumière, les axones sortant par l'arrière, sans disque optique qui la perce, donc sans point aveugle. Et quelle que soit l'acrobatie du corps mou, la pupille reste horizontale, réaction médiée par les statocystes, dont le fonctionnement normal est nécessaire pour que l'animal discrimine l'orientation d'un stimulus.

Budelmann BU, Young JZ (1984), *Phil Trans R Soc Lond B* 306(1127):159-189. doi.org/10.1098/rstb.1984.0084 ; Hanke FD, Kelber A (2020), *Front Physiol* 10:1637. doi.org/10.3389/fphys.2019.01637

ÉTABLI, ET LE CONTRASTE EST DANS LA FAMILLE

Le nautilus, seul céphalopode actuel à coquille externe, a un œil à sténopé : ni lentille, ni cornée, une rétine à une seule couche de photorécepteurs, ouverte sur l'eau de mer. Son génome ne code qu'une seule opsine photoréceptrice et un rétinochrome, le nombre minimal connu chez les métazoaires, et aucun gène de S-cristalline, là où les coléoptères en ont une expansion. Son acuité, estimée à la fois anatomiquement et comportementalement, donne un angle inter-récepteur de 6,5 degrés, quand *Octopus vulgaris* résout 1,7 cycle par degré ou mieux et que *Octopus pallidus* et *Octopus australis* atteignent 3,1 à 6,8 cycles par degré, soit environ 20 fois plus fin. Et sa pupille met 90 secondes à se contracter.

Zhang Y et al. (2021), *Nat Ecol Evol* 5(7):927-938. doi.org/10.1038/s41559-021-01448-6 ; Tsonis PA et al. (2013), *PLoS ONE* 8(10):e78054. doi.org/10.1371/journal.pone.0078054 ; Muntz WRA, Raj U (1984), *J Exp Biol* 109(1):253-263. doi.org/10.1242/jeb.109.1.253 ; Speiser DI et al. (2016), *Integr Comp Biol* 56(5):796-808, table 1. doi.org/10.1093/icb/icw099 ; Hanke FD, Kelber A (2020), *Front Physiol* 10:1637. doi.org/10.3389/fphys.2019.01637

6,5°

l'angle inter-récepteur du nautilus, sans
lentille ni cornée

× 20

plus grossier que l'œil du poulpe

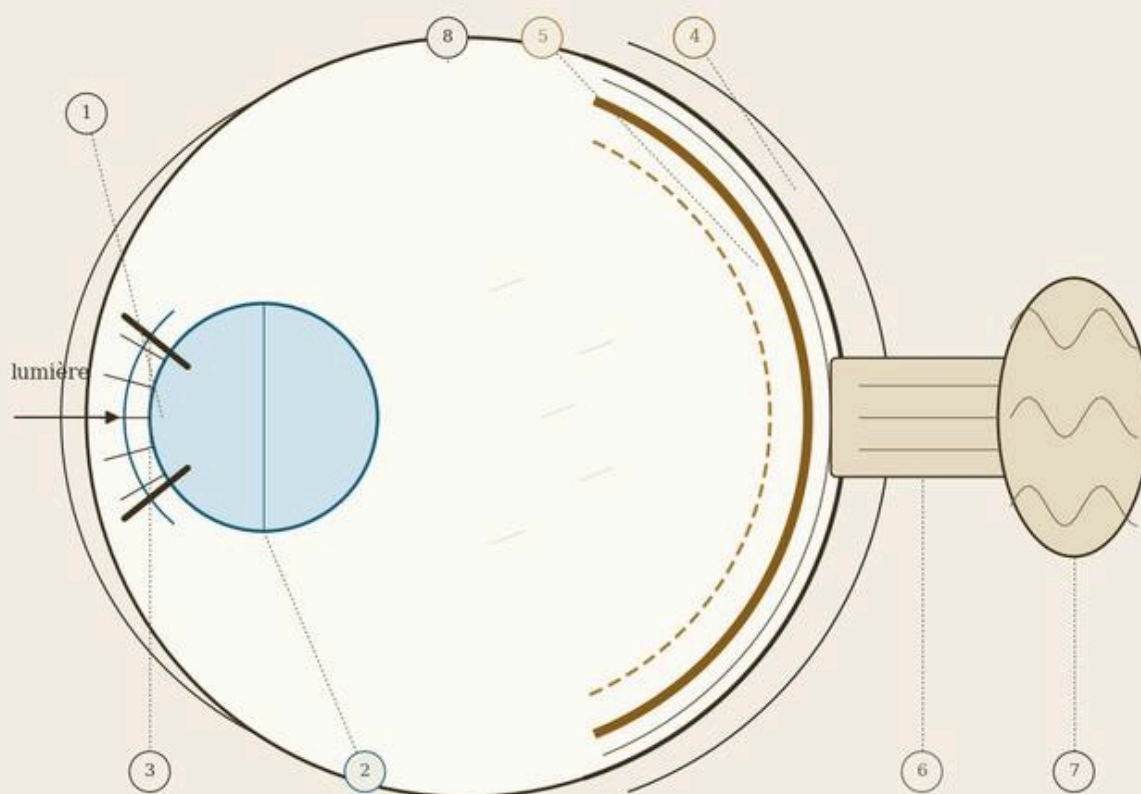
90_s

pour contracter sa pupille

LECTURE

Deux yeux de céphalopodes, deux mondes. L'un n'a pas de lentille et met une minute et demie à régler sa pupille. L'autre déplace son cristallin et discute aujourd'hui, dans la littérature, de savoir s'il déduit la couleur de la profondeur de mise au point. Entre les deux, le même groupe, et une coquille abandonnée.

PLANCHE 3



1. cornée & chambre antérieure
2. cristallin sphérique (externe + interne)
3. iris — pupille en fente horizontale (U)
4. rétine — épaisse, sans point aveugle
5. couche des photorécepteurs, tournée vers la lumière
6. nerf optique (sort par l'arrière, ne perce pas la rétine)
7. lobe optique (ganglion) — plus volumineux que le cerveau central
8. capsule cartilagineuse (ébauche de « crâne »)

Fig. 3. Coupe de l'œil : cristallin sphérique, pupille en U, rétine sans point aveugle, nerf et lobe optique.

3. LES AUTRES ENTRÉES, CELLES DONT ON NE PARLE JAMAIS

On raconte la peau et l'œil, on s'arrête là. Un corps qui mesure a d'autres instruments, et ils ont été décrits.

ÉTABLI

Il a un organe de l'odorat, et personne ne le cite. *Octopus vulgaris* en possède deux, un de chaque côté de la tête, sous l'œil, à l'entrée inhalante de la cavité palléale, cachés dans des replis cutanés : une fossette tapissée d'un épithélium cilié, bombé au fond en une protubérance érectile et radialement symétrique, dont la mobilité permettrait à l'animal de l'orienter. La surface de cet épithélium sensoriel est de 15 millimètres carrés, à 0,5 près, identique chez le mâle et la femelle jeunes. On y distingue 5 types cellulaires, 4 types de neurones sensoriels olfactifs et 1 type de cellule de soutien ; les cellules dites en anneau portent une vacuole unique allant jusqu'à 60 micromètres de diamètre. La reconstruction en trois dimensions a demandé 370 coupes sériées de 7 micromètres, sur deux organes fixés dans deux postures, relâchée et érigée. Et la protéine marqueur de l'olfaction, à environ 100 kilodaltons, y est présente alors qu'elle est absente du bras, du lobe optique et des deux masses cérébrales : c'est la première localisation d'une telle protéine chez un invertébré. L'organe avait été décrit pour la première fois en 1844.

Polese G, Bertapelle C, Di Cosmo A (2016), *Biology Open* 5(5):611-619. doi.org/10.1242/bio.017764

15 mm²

la surface de son épithélium olfactif

370

coupes sériées pour en faire la
reconstruction

0

récepteur olfactif identifié à ce jour
chez le poulpe

ÉTABLI

Du fond de la fossette part un nerf olfactif défini, qui traverse le plancher de l'orbite et entre dans un lobe olfactif organisé en 3 lobules. Ce lobe siège sur le tractus optique, près de la glande optique, reçoit aussi des fibres des lobes basal dorsal et optiques, et projette vers les lobes basal et subpédonculé. Une proposition de modèle, et c'est un modèle et non un résultat, y voit un interrupteur entre prise alimentaire et reproduction.

Polese G, Bertapelle C, Di Cosmo A (2016), *Biology Open* 5(5):611-619. doi.org/10.1242/bio.017764 ; Polese G, Bertapelle C, Di Cosmo A (2014), *Gen Comp Endocrinol* 210:55-62. doi.org/10.1016/j.ygcen.2014.10.006

ÉTABLI

Et cet organe sert à distance. Dans un canal hydraulique de 185 centimètres sur 116, sous 10 à 12 centimètres d'eau, à environ 2 centimètres par seconde de courant, dans le noir absolu obtenu avec 18 illuminateurs à 850 nanomètres et 3 bandes à 950, *Octopus rubescens* rejoint la station appâtée plutôt que la station vide, et plus souvent en remontant le courant qu'en le descendant : 31 approches alimentaires depuis l'intérieur du panache contre 10 depuis l'extérieur, là où le hasard en prédisait un rapport de 0,17. On observe pendant le pistage les signes de la rhéotaxie olfactive, poussées vers l'amont, zigzags, réorientations transversales, pauses. Et les auteurs concluent que ce sont les bras, non une réorientation de la tête, qui mènent la recherche : les mouvements rapides alignés sur un bras occupent 3,1 pour cent du temps pendant le pistage, contre 0,148 et 0,24 pour cent hors pistage, soit environ 13 fois plus. Dans un labyrinthe en Y, *Octopus bimaculoides* est attiré par les odeurs de congénères véhiculées par l'eau, en particulier celles des œufs et des individus de sexe opposé.

Weertman WL, Gopal V, Sivitilli DM, Scheel D, Gire DH (2025), PLOS ONE 20(10):e0330262. doi.org/10.1371/journal.pone.0330262 ; Walderon MD et al. (2011), J Molluscan Stud 77(3):309-311. doi.org/10.1093/mollus/eyr009

ÉTABLI

Il a donc deux chimies externes séparées, et elles ne lisent pas les mêmes molécules. L'organe olfactif répond à des molécules en solution, portées par l'eau, venues de loin. Les récepteurs chimiotactiles des ventouses, plus de 20 gènes chez *Octopus bimaculoides*, ont au contraire une poche de liaison hydrophobe qui piège les molécules peu solubles, celles qui ne diffusent pas : ils ne travaillent qu'au contact. Les concentrations efficaces médianes mesurées vont de 10,32 micromolaires pour la chloroquine sur un récepteur à 204,41 pour le carvacrol sur un autre. Et ces récepteurs sont si peu sensibles à l'acétylcholine que le récepteur humain correspondant l'est 1 000 fois plus. La structure cristallographique qui a montré la bascule évolutive, d'une cage aromatique ancestrale qui coordonne des molécules solubles vers cette poche hydrophobe, a été résolue sur un récepteur de calmar.

Allard CAH, Valencia-Montoya WA, Bellono NW (2023), Curr Biol 33(20):R1081-R1082. doi.org/10.1016/j.cub.2023.08.011 ; van Giesen L, Kilian PB, Allard CAH, Bellono NW (2020), Cell 183(3):594-604, chez Octopus bimaculoides. doi.org/10.1016/j.cell.2020.09.008 ; Kang G et al. (2023), Nature 616(7956):378-383. doi.org/10.1038/s41586-023-05808-z ; Buresch KC et al. (2022), J Comp Physiol A 208:435-442. doi.org/10.1007/s00359-022-01549-y

ÉTABLI, AVEC UNE LIMITE NETTE

Entend-il ? Il répond au son, et l'organe est identifié. Chez *Octopus ocellatus*, en utilisant l'activité respiratoire comme indicateur, à 141 hertz, le seuil moyen de perception des animaux intacts est d'environ 6,0 fois 10 puissance moins 4 mètre par seconde carrée ; les témoins opérés sont à 2,8 fois 10 puissance moins 3 ; et les animaux dont on a retiré les statolithes ne répondent plus du tout jusqu'à 3,9 fois 10 puissance moins 3, soit environ 16 décibels au-dessus du seuil normal. Ce qui est détecté est donc une accélération, le mouvement des particules de l'eau, et le statocyste en est l'organe. Par potentiels évoqués du tronc cérébral, on obtient des réponses de 400 à 1 000 hertz chez *Octopus vulgaris*, et de 400 à 1 500 hertz chez le calmar *Sepioteuthis lessoniana*, avec des seuils plus bas chez le calmar. La sensibilité la plus fine se situerait vers les très basses fréquences, de l'ordre de 10 hertz. Je ne donne pas de seuil en décibels pour le poulpe : les valeurs existent dans un article que je n'ai pas pu lire, et je ne les invente pas.

Kaifu K, Akamatsu T, Segawa S (2008), *Fisheries Science* 74(4):781-786. doi.org/10.1111/j.1444-2906.2008.01589.x ; Hu MY, Yan HY, Chung WS, Shiao JC, Hwang PP (2009), *Comp Biochem Physiol A* 153(3):278-283. doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.02.040 ; Zhang Y, Shi F, Song J, Zhang X, Yu S (2015), *Integr Zool* 10(1):141-151. doi.org/10.1111/1749-4877.12104

DÉBATTU

Que le statocyste travaille comme un accéléromètre et non comme un capteur de pression a été montré par séparation expérimentale des deux composantes du champ sonore, mais chez le calmar *Loligo pealeii* : réponses entre 30 et 500 hertz, seuils les plus bas entre 100 et 200, et extinction complète des potentiels évoqués sous 8 degrés. Chez le poulpe, l'énoncé défendable s'arrête à ceci : le statocyste répond à l'accélération, son ablation abolit la réponse, et des potentiels évoqués existent de 400 à 1 000 hertz.

Mooney TA, Hanlon RT, Christensen-Dalsgaard J, Madsen PT, Ketten DR, Nachtigall PE (2010), *J Exp Biol* 213(21):3748-3759. doi.org/10.1242/jeb.048348

400 à 1 000 Hz

la bande où l'on obtient des potentiels évoqués

157 dB

le niveau reçu qui lèse l'épithélium de son statocyste

ÉTABLI

Et cet organe se casse. Exposés à un balayage de 50 à 400 hertz, à un niveau reçu de 157 décibels re 1 micropascal avec des pics à 175, 4 *Octopus vulgaris*, 76 *Sepia officinalis*, 5 *Loligo vulgaris* et 2 *Illex coindetii* montrent en microscopie électronique des lésions de l'épithélium sensoriel du statocyste : kinocils manquants, pliés ou flasques, membranes rompues, cellules ciliées éjectées, et dans le cytoplasme des vacuoles et des inclusions électron-denses absentes chez les témoins. À l'autre bord, un résultat négatif qu'il faut poser aussi : exposés à un battage de pieux réel in situ, des calmars *Doryteuthis pealeii* ne montrent aucun décalage temporaire de seuil auditif mesurable.

Solé M, Lenoir M, Durfort M, López-Bejar M, Lombarte A, van der Schaar M, André M (2013), *Deep-Sea Res II* 95:160-181. doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.10.006 ; Jézéquel Y, Mooney TA (2024), *J Acoust Soc Am* 156(4):2200-2210. doi.org/10.1121/10.0030404

ÉTABLI

Le statocyste porte deux systèmes distincts : une macula avec son statolithe, qui détecte les accélérations linéaires et la gravité, et une crista avec sa cupula, qui détecte les rotations. Le statolithe est fait d'aragonite, et il lui faut du strontium pour se former : en milieu défini, à 8 milligrammes par litre de strontium, le développement est normal chez 100 pour cent des animaux de 7 espèces testées ; sans strontium, aucun statolithe ne se développe, et les nouveau-nés nagent sans contrôle. La macula d'*Octopus* contient en moyenne 1 940 neurones. Ses cellules ciliées sont des cellules sensorielles secondaires, ce qui a été établi par un argument simple : aucun axone n'en sort, et les vésicules synaptiques sont à l'intérieur des cellules réceptrices elles-mêmes. Leur sensibilité est directionnelle, et l'amplitude de la réponse suit le cosinus de l'angle entre la direction du stimulus et l'axe de polarisation de la cellule, exactement comme dans le vestibule et la ligne latérale des vertébrés. Je ne donne pas le nombre de cellules ciliées d'un statocyste de poulpe : la source dédiée existe et je n'ai pas pu la lire.

Chrachri A, Williamson R (1997), J Neurophysiol 78(6):3125-3132. doi.org/10.1152/jn.1997.78.6.3125 ; Hanlon RT, Bidwell JP, Tait R (1989), J Exp Biol 141:187-195. doi.org/10.1242/jeb.141.1.187 ; Budelmann BU, Wolff HG (1976), Cell Tissue Res 171(3):403-406. doi.org/10.1007/BF00224665 ; Budelmann BU, Thies G (1977), Cell Tissue Res 182(1):93-98. doi.org/10.1007/BF00222057 ; Budelmann BU, Williamson R (1994), J Exp Biol 187:245-259. doi.org/10.1242/jeb.187.1.245

1 940

neurones en moyenne par macula de statocyste

ÉTABLI

Et c'est là que l'horizon se fabrique. Dans une préparation de tranche de cerveau de poulpe, les premiers enregistrements intracellulaires de neurones identifiés d'un système nerveux de céphalopode montrent que tous les motoneurones oculomoteurs reçoivent une entrée excitatrice du système visuel, et que certains en reçoivent une seconde, du statocyste. Potentiels de repos autour de moins 40 millivolts, potentiels d'action jusqu'à 20 millivolts.

Williamson R, Budelmann BU (1991), Neurosci Lett 121(1-2):215-218. doi.org/10.1016/0304-3940(91)90688-p

ÉTABLI

Il a des nocicepteurs, et le dossier est propre. Chez *Octopus bocki*, une injection sous-cutanée d'acide acétique à 0,5 pour cent dans un bras suffit, après une seule séance, à faire abandonner à l'animal le compartiment qu'il préférerait, avec p égal à 0,003, là où les témoins injectés au sérum salé ne changent pas, p égal à 0,19, la différence entre groupes étant à p égal à 0,006. Mieux : une injection locale de lidocaïne administrée dans le compartiment le moins aimé y crée une préférence nette, mais seulement chez les animaux en douleur, p égal à 0,005 contre 0,51 chez les témoins. La lidocaïne n'est donc pas récompensante en elle-même. Et les 8 animaux injectés à l'acide, soit 100 pour cent d'entre eux, toilettent le site avec leur bec pendant la totalité des 20 minutes de l'essai, en retirant une petite zone de peau ; aucun témoin ne le fait, et la lidocaïne l'abolit. Enfin, sur une préparation dont le cerveau a été retiré, l'injection produit dans les connectifs brachiaux une activité continue de plus de 30 minutes, que la lidocaïne à 2 pour cent fait taire.

Crook RJ (2021), *iScience* 24(3):102229. doi.org/10.1016/j.isci.2021.102229

ÉTABLI

Chez *Abdopus aculeatus*, une lésion de bras produit une hyperexcitabilité nerveuse marquée pendant au moins 24 heures, et pas seulement dans le bras touché : aussi dans les bras intacts. L'animal exprime des comportements de protection, dont l'autotomie du membre. Les auteurs écrivent explicitement que leurs résultats ne démontrent pas que l'animal éprouve un état douloureux.

Alupay JS, Hadjisolomou SP, Crook RJ (2013), *Neurosci Lett* 558:137-142. doi.org/10.1016/j.neulet.2013.11.002

ÉTABLI

Le chlorure de magnésium et l'éthanol bloquent de façon réversible le signal afférent et le signal efférent : ce sont de vrais anesthésiques, et non des agents qui immobilisent sans supprimer la sensation. L'eau de mer froide, l'éther diéthylique et le MS-222 n'y parviennent pas.

Butler-Struben HM, Brophy SM, Johnson NA, Crook RJ (2018), *Front Physiol* 9:109. doi.org/10.3389/fphys.2018.00109

ÉTABLI

L'évaluation formelle la plus récente applique 8 critères de sentience aux céphalopodes, couvrant la capacité du système nerveux à la soutenir et les indices comportementaux. Les octopodes satisfont 6 critères sur 8 avec une confiance très élevée ou élevée : nocicepteurs, régions cérébrales intégratives et auto-protection flexible et apprentissage associatif sophistiqué en confiance très élevée, nociception intégrée et analgésie en confiance élevée ; les compromis motivationnels et la préférence pour l'analgésie restent à confiance moyenne. Les calmars sont à 5 sur 8, le nautilus à 1 sur 8. Et les auteurs posent la phrase qui vaut pour tout ce document : dans tous les cas où un taxon ne satisfaisait pas un critère, c'était invariablement par insuffisance de preuves, et jamais parce qu'il était établi que le critère n'était pas rempli.

Schnell AK, Browning H, Crump A, Burn CC, Birch J (2026), *Biol Rev* 101(3):1311-1333. doi.org/10.1002/brv.70125

6 / 8

les critères de sentience satisfaits par
les octopodes

5 / 8

chez les calmars

1 / 8

chez le nautilus

À SOUMETTRE

Au niveau moléculaire, en revanche, rien n'est caractérisé chez l'animal lui-même. Une stratégie bio-informatique a identifié 51 gènes candidats de la nociception dans le transcriptome d'*Octopus vulgaris*, en a retenu 38 orthologues testables, et les a testés chez le nématode, pour aboutir à 19 gènes à prioriser. Ce sont des candidats, pas une démonstration chez le poulpe.

Pieroni EM, O'Connor V, Holden-Dye L, Imperadore P, Fiorito G, Dillon J (2026), *Biol Open* 15(1):bio062268.
doi.org/10.1242/bio.062268

ÉTABLI

Le droit en a tiré les conséquences avant la biologie moléculaire. La directive européenne de 2010 sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques inclut dans son champ les céphalopodes vivants, à côté des vertébrés, et son considérant 8 en donne la raison : il existe des preuves scientifiques de leur capacité à éprouver douleur, souffrance, détresse et dommage durable. Au Royaume-Uni, la loi de 2022 sur la sentience animale définit l'animal comme tout vertébré autre que l'humain, tout mollusque céphalopode, et tout crustacé décapode.

Directive 2010/63/UE, JO L 276 du 20.10.2010 p. 33, considérant 8 et article 1er paragraphe 3, CELEX 32010L0063 ; *Animal Welfare (Sentience) Act* 2022, c. 22, article 5, sanction royale le 28 avril 2022

DÉBATTU

Reste la proprioception, et le désaccord ne porte pas sur l'existence de récepteurs dans le bras. Il porte sur le fait que cette information atteigne le centre et y soit utilisable. D'un bord, une revue de 2023 écrit que la mesure dans laquelle le poulpe s'appuie sur une information proprioceptive est débattue, que les vues courantes veulent que cette information n'atteigne pas le cerveau, et qu'on ne sait ni où ni comment elle naît dans le bras ; une autre équipe part explicitement de l'hypothèse d'une proprioception pauvre, et propose que le réflexe de fuite de la lumière du bout du bras en tienne lieu, les bras restant repliés hors de la zone éclairée sans que l'animal ait à savoir où ils sont. De l'autre bord, deux expériences. Dans un labyrinthe à 3 choix, *Octopus vulgaris* guide un seul bras vers un compartiment-but marqué visuellement, ce qui n'avait jamais été montré ; puis, dans des labyrinthes à 2 choix sur bras unique, les auteurs concluent que le système nerveux central utilise bien l'information périphérique de mouvement du bras, et que les bras, malgré leur autonomie, sont aussi soumis à un contrôle central. Ce qui est réfuté est donc la version forte, celle où aucune information de position ne serait disponible au centre. Ce qui reste ouvert est le substrat et la richesse du signal, puisqu'aucune organisation somatotopique claire n'a été trouvée dans les centres moteurs supérieurs.

Olson CS, Ragsdale CW (2023), *Integr Comp Biol* 63(6):1277-1284. doi.org/10.1093/icb/icad069 ; Katz I, Shomrat T, Nesher N (2021), *J Exp Biol* 224(5):jeb237529. doi.org/10.1242/jeb.237529 ; Gutnick T, Byrne RA, Hochner B, Kuba M (2011), *Curr Biol* 21(6):460-462. doi.org/10.1016/j.cub.2011.01.052 ; Gutnick T, Zullo L, Hochner B, Kuba MJ (2020), *Curr Biol* 30(21):4322-4327. doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.037

LECTURE

Mettons les instruments bout à bout. Deux yeux qui mesurent une profondeur de mise au point et un angle de polarisation. Une peau qui sent la lumière sur toute sa surface et jusque dans les ventouses. Deux fossettes qui lisent un panache chimique à distance, et des dizaines de milliers de récepteurs qui lisent au contact des molécules que l'eau ne transporte pas. Deux statocystes qui tiennent un horizon et détectent l'accélération des particules d'eau. Des nocicepteurs dont l'activité remonte au centre. Et un désaccord ouvert sur la seule question de savoir s'il sait où sont ses propres bras. On a affaire à un corps bardé de capteurs et avare d'un seul sens : celui de lui-même.

4. LES BRAS, LE MOUVEMENT ET LE SOI

ÉTABLI

Chaque bras porte son propre cordon nerveux axial, et ces cordons sont les plus grosses structures neuronales de l'animal : ils contiennent quatre fois plus de neurones que le cerveau central. Chez *Octopus bimaculoides*, ce cordon n'est pas un câble mais une structure segmentée, avec 15 segments par paire de ventouses, soit environ 7,5 segments par ventouse, et ce nombre reste constant le long du bras alors que la largeur des segments décroît et que la densité cellulaire augmente. Chez le calmar *Doryteuthis pealeii*, le même compte donne environ 4,5 segments par ventouse, et les deux lignées ont divergé il y a 270 millions d'années. C'est le premier cas démontré de segmentation du système nerveux chez un mollusque.

Olson CS, Schulz NG, Ragsdale CW (2025), *Nat Commun* 16:443. doi.org/10.1038/s41467-024-55475-5

× 4

les neurones des cordons axiaux, contre
le cerveau central

15

segments par paire de ventouses,
nombre constant sur toute la longueur

4,5

le même compte chez le calmar, divergé
il y a 270 millions d'années

ÉTABLI, ET C'EST UNE NUANCE QUI COMPTE

Le segment n'est pas une unité autonome. Les nerfs qui sortent de deux cloisons voisines n'ont ni la même trajectoire ni le même branchement, et il faut 2 segments, donc 3 cloisons, pour couvrir entièrement la musculature du bras. La carte, elle, existe à cet étage : chaque ventouse a sa représentation spatiale, les racines du côté externe couvrant environ 65 pour cent de la ventouse et celles du côté interne environ 35 pour cent, alors que l'épithélium sensoriel est innervé de façon homogène. Le ganglion de chaque ventouse n'est pas un relais, il porte des éléments sensoriels et moteurs et permet des réflexes locaux.

Olson CS, Schulz NG, Ragsdale CW (2025), *Nat Commun* 16:443. doi.org/10.1038/s41467-024-55475-5

À SOUMETTRE

Le compte total, en revanche, est un piège à éviter. Le chiffre de 500 millions de neurones pour le système nerveux entier circule depuis une légende de figure qui le reprend d'un ouvrage de 1971. Une base de données donne, pour le système nerveux central d'*Octopus vulgaris*, environ 30 millions. Les deux ne comptent pas la même chose, et le facteur 4 des cordons axiaux, qui exclut les lobes optiques du dénominateur, ne dit pas non plus la même chose que le « deux tiers dans les bras » de la vulgarisation. Je donne le facteur mesuré et je laisse le total de côté : la source primaire qui permettrait de ventiler proprement les trois compartiments date de 1963 et je n'ai pas pu la lire.

Levy G, Hochner B (2017), *Front Physiol* 8:164. doi.org/10.3389/fphys.2017.00164 ; Young JZ (1963), *Proc Zool Soc Lond* 140(2):229-254, non consulté. doi.org/10.1111/j.1469-7998.1963.tb01862.x

ÉTABLI

Les ventouses goûtent, par des récepteurs chimiotactiles qui détectent au contact les molécules d'une proie. Chez *Octopus bimaculoides*.

van Giesen L, Kilian PB, Allard CAH, Bellono NW (2020), *Cell* 183(3):594-604. doi.org/10.1016/j.cell.2020.09.008

ÉTABLI

Et la ventouse est une machine, dont la limite est physique. Son réseau musculaire est tridimensionnel et dense, avec trois orientations, des fibres radiales qui traversent la paroi, des circulaires avec un sphincter majeur et un mineur, des méridionales perpendiculaires aux deux autres, le tout pris entre deux couches de tissu conjonctif et traversé de fibres croisées qui peuvent stocker de l'énergie élastique, ce qui permet de tenir l'adhésion dans la durée. Le principe est net : quand les fibres radiales se contractent, la paroi s'amincit et le volume enclos augmente ; l'eau à l'intérieur ne s'étirant pas, c'est la pression qui tombe.

Kier WM, Smith AM (1990), *Biol Bull* 178(2):126-136. doi.org/10.2307/1541971

ÉTABLI

Combien peut-elle tirer ? Au niveau de la mer, ce n'est pas le muscle qui décide, c'est la cavitation : l'eau se vaporise avant que la ventouse n'ait fini de tirer, et toutes les ventouses de céphalopodes plafonnent dans la même fourchette de 100 à 200 kilopascals de différentiel, quelle que soit leur forme. Sur 15 espèces de 3 ordres, les ventouses de plus de 7,5 millimètres carrés tiennent typiquement 100 kilopascals, octopodes comme décapodes confondus ; en dessous de cette taille, les octopodes atteignent parfois 250 à 300 kilopascals, et les décapodes, eux, approchent les 800. Cette dernière valeur est celle des calmars, et l'attribuer à un poulpe est faux d'un facteur 3. La plus basse pression absolue enregistrée sur une ventouse, sur une surface d'époxy, est de moins 168 kilopascals, soit 268 kilopascals sous la pression ambiante, et une pression négative n'a été obtenue dans aucun essai sur une surface non mouillable. Les mesures directes par transducteurs affleurants donnent 100 à 165 kilopascals au niveau de la mer sur 4 espèces de poulpes, avec une capacité maximale de 100 à 270. Et plus on descend, plus le plafond s'éloigne, puisque la pression ambiante monte de 100 kilopascals tous les 10 mètres alors que le seuil de cavitation, mesuré entre 0 et 2 100 kilopascals sur 116 échantillons d'eau, ne bouge pas.

Smith AM (1996), *J Exp Biol* 199(4):949-958. doi.org/10.1242/jeb.199.4.949 ; Smith AM (1991), *J Exp Biol* 157(1):257-271. doi.org/10.1242/jeb.157.1.257 ; Kier WM, Smith AM (2002), *Integr Comp Biol* 42(6):1146-1153, chez *Octopus joubini*, *O. maya*, *O. bimaculoides* et *Eledone cirrosa*. doi.org/10.1093/icb/42.6.1146

100 à 200 kPa

le plafond de la cavitation, pour toute
ventouse de céphalopode

250 à 300

ce que les petites ventouses d'octopodes
atteignent parfois

800

ce qu'atteignent les décapodes : trois
fois plus, et ce n'est pas un poulpe

ÉTABLI

Et la ventouse du poulpe est sessile, posée directement sur le bras, là où celle du calmar et de la seiche est portée par une tige. Ce n'est pas un détail de forme : à profondeur, les ventouses pédonculées des décapodes produisent des différentiels plus élevés que les ventouses non pédonculées des octopodes. Chez *Octopus vulgaris*, la chambre interne est ellipsoïdale et non sphérique comme chez les autres poulpes étudiés, et son toit porte une protubérance à surface rugueuse, retrouvée depuis chez 5 espèces. La surface d'appui porte des sillons radiaux qui augmentent l'aire soumise à la dépression, et des ventouses artificielles gravées adhèrent mieux que leurs versions lisses, la meilleure géométrie testée étant la plus proche de celle de l'animal. Les tissus d'attachement ont un module d'élasticité d'environ 10 kilopascals, et la base musculaire de la ventouse peut s'allonger jusqu'à deux fois sa longueur de repos.

Smith AM (1996), *J Exp Biol* 199(4):949-958. doi.org/10.1242/jeb.199.4.949 ; Tramacere F, Beccai L, Kuba M, Gozzi A, Bifone A, Mazzolai B (2013), *PLoS ONE* 8(6):e65074. doi.org/10.1371/journal.pone.0065074 ; Tramacere F, Pugno NM, Kuba MJ, Mazzolai B (2015), *Interface Focus* 5(1):20140050. doi.org/10.1098/rsfs.2014.0050 ; Tramacere F, Follador M, Pugno NM, Mazzolai B (2015), *Bioinspir Biomim* 10(3):035004. doi.org/10.1088/1748-3190/10/3/035004 ; Tramacere F, Kovalev A, Kleinteich T, Gorb SN, Mazzolai B (2013), *J R Soc Interface* 11(91):20130816. doi.org/10.1098/rsif.2013.0816 ; Kier WM, Smith AM (2002), *Integr Comp Biol* 42(6):1146-1153. doi.org/10.1093/icb/42.6.1146

À SOUMETTRE

Combien de ventouses, et combien de récepteurs dans chacune ? Les deux chiffres les plus souvent cités, environ 200 ventouses par bras et environ 10 000 chimiorécepteurs par ventouse, n'ont de source dans aucune publication que j'aie pu atteindre. Ce qui est compté l'est sur d'autres espèces : chez trois *Muusoctopus* arctiques, petits poulpes profonds dont le manteau ne dépasse pas 52 à 59 millimètres, on relève de 84 à 120 ventouses par bras non modifié pour l'un, 84 à 104 pour l'autre, et 128 à 164 pour le troisième, avec une moyenne de 140,3 à 3,3 près ; sur le bras reproducteur, 46 à 56, 60 à 64, et 68. Et chez l'un des trois, les paires 7 à 12 sont nettement élargies chez les mâles mûrs. Côté récepteurs, l'étude de référence décrit 4 types de cellules dans le bord de la ventouse, deux types ciliés groupés en amas sous la cuticule lisse et présumés chimiosensibles, un troisième type cilié sous la cuticule dentée et possiblement mécanorécepteur, un quatrième non cilié à canal apical bordé de microvillosités et de fonction inconnue, les axones des deux derniers filant directement vers le ganglion de la ventouse tandis que ceux des types en amas terminent sur des interneurones. Elle ne les compte pas.

Golikov AV et al. (2023), *Zoological Letters* 9:21. doi.org/10.1186/s40851-023-00220-x ; Graziadei PP, Gagne HT (1976), *J Morphol* 150(3):639-679. doi.org/10.1002/jmor.1051500304 ; Graziadei PP, Gagne HT (1976), *Tissue Cell* 8(2):229-240. doi.org/10.1016/0040-8166(76)90049-5

ÉTABLI

Comment un membre sans os produit-il sa force ? Par l'hydrostat musculaire : la chair, à volume constant, se raidit là où l'animal veut, créant un faux coude temporaire. Et le programme de ce mouvement n'est pas dans la tête. Des extensions déclenchées mécaniquement ou électriquement sur des bras dont la connexion au cerveau a été coupée présentent une cinématique presque identique au comportement normal.

Sumbre G, Gutfreund Y, Fiorito G, Flash T, Hochner B (2001), *Science* 293(5536):1845-1848. doi.org/10.1126/science.1060976

ÉTABLI

Et le faux coude se place par une collision. Pour porter une proie à la bouche, le bras se reconfigure en une structure articulée quasi rigide à 3 segments et 3 articulations dynamiques. Le placement de l'articulation médiane n'est calculé nulle part : deux ondes d'activation musculaire partent en sens inverse, l'une du point de contact avec la cible vers la base du bras, l'autre de la base vers la pointe, et c'est le point où elles se rencontrent qui fixe le coude. Les invariants du mouvement apparaissent au niveau de cette articulation, et non à l'extrémité du bras. L'intention vient du centre, la géométrie se résout dans la chair.

Sumbre G, Fiorito G, Flash T, Hochner B (2005), *Nature* 433(7026):595-596. doi.org/10.1038/433595a ; Sumbre G, Fiorito G, Flash T, Hochner B (2006), *Curr Biol* 16(8):767-772. doi.org/10.1016/j.cub.2006.02.069

ÉTABLI

Cette stratégie réduit à 3 ou 4 le nombre de degrés de liberté que le contrôle central doit gérer : deux pour orienter la base du bras, un pour la propagation de l'onde de raidissement, et peut-être un pour l'allongement. Et l'analyse fréquentielle de la vitesse instantanée ne révèle aucune fréquence caractéristique, ni en reptation ni en marche : il n'y a pas de générateur de rythme central.

Levy G, Hochner B (2017), *Front Physiol* 8:164. doi.org/10.3389/fphys.2017.00164

ÉTABLI

L'activité musculaire précède et prédit. L'onde de courbure est accompagnée d'une onde d'activation dont le maximum précède légèrement la courbure visible, et le niveau d'activité électrique mesuré dans les premiers instants du mouvement prédit la vitesse de pointe atteinte à la fin. La commande est donc anticipative, pas réactive.

Gutfreund Y, Flash T, Fiorito G, Hochner B (1998), *J Neurosci* 18(15):5976-5987. doi.org/10.1523/JNEUROSCI.18-15-05976.1998

DÉBATTU, ET LE MODÈLE LE PLUS COPIÉ DU GROUPE EST CELUI QUI VACILLE

L'hydrostat musculaire est devenu le modèle fondateur de la robotique molle. Or l'extension du bras ne se réduit pas à une propagation de courbure : elle comporte un allongement de la partie proximale, important et très variable, avec une déformation moyenne allant de moins 0,12 à 1,8 selon le moment, et des moyennes de 0,57 à 0,41 près sur 64 mouvements de 4 animaux, et de 0,64 à 0,28 près sur 30 mouvements de 2 animaux. Pour que le modèle dynamique de l'hydrostat reproduise de tels allongements, il faudrait un rapport entre force longitudinale et force transverse inférieur à 0,0016, valeur qui n'est pas observée et que les auteurs ne jugent pas physiologiquement possible. Ils concluent que les hypothèses du modèle doivent être révisées.

Hanassy S, Botvinnik A, Flash T, Hochner B (2015), *Bioinspir Biomim* 10(3):035001. doi.org/10.1088/1748-3190/10/3/035001

ÉTABLI

En milieu naturel, le répertoire du bras a été compté. Sur 3 espèces, *Octopus vulgaris* sensu stricto, *Octopus americanus* et *Octopus insularis*, de 10 à 17 centimètres de manteau, on relève 6 871 déformations élémentaires, dont 70 pour cent de flexions, soit 4 750, 22 pour cent d'allongements, soit 1 458, 6 pour cent de raccourcissements, soit 410, et 2 pour cent de torsions, soit 63. Ces 4 déformations se combinent en 12 actions distinctes pour 3 907 occurrences, dont 19 pour cent d'atteintes, 18 pour cent d'élévations, 17 pour cent d'abaissements, 14 pour cent de replis et 10 pour cent d'enroulements. Et le travail se fait au bout : 47 pour cent des déformations dans le tiers distal, 35 au milieu, 18 à la base.

Bennice CO, Buresch KC, Grossman JH, Morano TD, Hanlon RT (2025), *Sci Rep* 15:31875. doi.org/10.1038/s41598-025-10674-y

DÉBATTU

Jusqu'où va l'autonomie ? Une expérience marquante montre que la peau sécrète une substance qui inhibe le réflexe d'attachement des ventouses, de sorte que les ventouses d'un bras amputé ne s'accrochent jamais à de la peau de poulpe. Et l'animal traite le bras d'un congénère comme de la nourriture plus souvent que le sien. Deux réserves portées par les auteurs eux-mêmes : la discrimination est statistique et non binaire, et le mécanisme est périphérique, le contrôle central pouvant passer outre, puisque des poulpes en comportement saisissent parfois des bras amputés.

Nesher N, Levy G, Grasso FW, Hochner B (2014), *Curr Biol* 24(11):1271-1275. doi.org/10.1016/j.cub.2014.04.024

DÉBATTU, ET LA QUESTION S'EST DÉPLACÉE

Les deux étages ne disent pas la même chose. À l'étage du bras, une carte existe désormais, ventouse par ventouse. À l'étage central, la microstimulation des lobes basaux chez l'animal libre ne trouve aucun site produisant le mouvement d'un seul bras ou d'une seule partie du corps, les composantes complexes étant distribuées sur de larges régions sans organisation topographique. Les deux énoncés portent sur deux niveaux différents et ne sont pas formellement contradictoires. Je n'ai trouvé aucun travail qui les articule. La question ouverte, posée proprement, est donc celle-ci : la carte existe à l'étage du bras, elle n'est pas démontrée à l'étage du cerveau.

Zullo L, Sumbre G, Agnisola C, Flash T, Hochner B (2009), *Curr Biol* 19(19):1632-1636. doi.org/10.1016/j.cub.2009.07.067 ; Hochner B, Zullo L, Shomrat T, Levy G, Nesher N (2023), *Curr Biol* 33(20):R1119-R1125. doi.org/10.1016/j.cub.2023.09.008 ; Kuuspalu A, Cody S, Hale ME (2022), *Curr Biol* 32(24):5415-5421, voies reliant un bras à ceux situés deux rangs plus loin. doi.org/10.1016/j.cub.2022.11.007

ÉTABLI

Et les bras se parlent entre eux sans passer par le haut. Chaque bras contient 4 cordons nerveux intramusculaires sur toute sa longueur, 2 du côté des ventouses et 2 du côté opposé. Les deux premiers sortent du bras par sa base, contournent les deux bras voisins, et rejoignent le cordon correspondant du troisième. Un bras est donc relié directement à ceux situés à deux rangs de distance, à sa droite comme à sa gauche.

Kuuspalu A, Cody S, Hale ME (2022), *Curr Biol* 32(24):5415-5421. doi.org/10.1016/j.cub.2022.11.007

ÉTABLI

Perdre un bras n'est pas un accident rare, c'est l'ordinaire. Sur 199 spécimens de musée appartenant à 3 espèces californiennes sympatriques, 59,8 pour cent portent au moins un bras tronqué, de 1 à 7 bras par individu, avec un biais significatif du côté gauche chez presque tous les groupes. La proportion moyenne de bras touchée est de 28,1 pour cent, et monte à 56 pour cent chez les femelles d'*Octopus rubescens*. Deux espèces sœurs ont davantage de bras antérieurs tronqués, la troisième l'inverse. Chez *Abdopus*, la perte touche 100 pour cent des mâles qui s'approchent d'une femelle gardée par un autre, contre 25 pour cent de ceux qui la gardent, pour une moyenne de population de 37 pour cent.

Voss KM, Mehta RS (2021), *Zoology* 147:125940. doi.org/10.1016/j.zool.2021.125940

59,8 %

des spécimens de musée portent au moins un bras tronqué

1 à 7

bras touchés par individu

64 %

de la plaie refermée en 6 heures

ÉTABLI

Et le bras revient. La revue de plus d'un siècle de travaux conclut que les tissus régénérés finissent indiscernables des structures d'origine. La plaie se referme vite : 64,0 pour cent de sa surface, à 17,2 près, en 6 heures chez *Octopus vulgaris*, avec de 50 à 80 pour cent selon les sous-populations. Dans le bras en régénération, la captation de glucose mesurée par imagerie isotopique est jusqu'à 3 fois plus élevée dans les zones les plus prolifératives. Les chiffres les mieux établis de récupération fonctionnelle ne portent pas sur le bras mais sur le nerf du manteau : après écrasement, 6 animaux sur 10 retrouvent leur patron chromatique complet, la plupart entre 60 et 69 jours, aucun avant 50 ; après section, 4 sur 10 le retrouvent, avec une récupération complète à 109 jours, et 7 sur 10 retrouvent l'usage des papilles. Un pont de collagène fibrillaire se forme entre les deux moignons nerveux, vraisemblablement pour guider les axones, et les hémocytes, cellules rondes dans le sang, deviennent de larges amœbocytes granuleux dès qu'ils sortent des vaisseaux et construisent le tissu de cicatrice. Je signale que les délais souvent cités pour la repousse complète d'un bras, autour de deux à trois mois, sont mesurés chez la seiche.

Imperadore P, Fiorito G (2018), *Front Physiol* 9:593. doi.org/10.3389/fphys.2018.00593 ; Shaw TJ, Osborne M, Ponte G, Fiorito G, Andrews PLR (2016), *Zoological Lett* 2:8. doi.org/10.1186/s40851-016-0044-5 ; Zullo L et al. (2018), *J Nucl Med* 59(8):1302-1307. doi.org/10.2967/jnumed.117.205393 ; Imperadore P, Shah SB, Makarenkova HP, Fiorito G (2017), *Sci Rep* 7:46564. doi.org/10.1038/srep46564 ; Imperadore P, Uckermann O, Galli R, Steiner G, Kirsch M, Fiorito G (2018), *J R Soc Interface* 15(141). doi.org/10.1098/rsif.2017.0889

À SOUMETTRE

Est-ce que le poulpe détache volontairement un bras, comme un lézard sa queue ? L'autotomie est décrite comme un caractère d'espèce chez *Ameloctopus litoralis*, poulpe intertidal du nord de l'Australie, qui par ailleurs n'a aucun sac à encre ; et comme un comportement de défense chez *Abdopus aculeatus*. Mais le critère anatomique qui séparerait, sur un spécimen fixé, un bras détaché par l'animal d'un bras arraché par un prédateur, je ne l'ai trouvé nulle part. Les relevés de terrain comptent des troncatures sans pouvoir statuer sur leur cause.

Norman MD (1992), *Invertebr Taxon* 6(3):567-582. doi.org/10.1071/IT9920567 ; Alupay JS, Hadjisolomou SP, Crook RJ (2013), *Neurosci Lett* 558:137-142. doi.org/10.1016/j.neulet.2013.11.002

LECTURE

Sommet du « ni centre ni chef », et le mot juste est délégation, pas absence. Le bras porte sa carte, ses réflexes, son programme d'extension, et il la résout par la physique de sa propre chair. Le centre ne donne qu'une intention. Le soi, lui, est chimique et périphérique : c'est la peau qui dit « c'est moi », pas une image dans une tête. Et ce que ce corps ne sait pas faire, il le refait : plus d'un animal sauvage sur deux se promène avec un bras en train de repousser.

5. LE CENTRE, PETIT, BRICOLÉ, PROTÉGÉ

ÉTABLI

Le cerveau central a la forme d'un anneau autour de l'œsophage : la nourriture passe littéralement à travers lui. Les deux lobes optiques dépassent à eux seuls le cerveau central en nombre de neurones. Et la chimie cérébrale est régionalisée lobe par lobe : l'enzyme de synthèse de l'acétylcholine est présente dans tous les lobes de la masse centrale à l'exception notable des lobes subfrontal et subvertical, et la distribution de la sérotonine et du FMRFamide se lit également lobe par lobe.

Casini G et al. (2012), *Eur J Histochem* 56(3):e34. doi.org/10.4081/ejh.2012.e34 ; Wollesen T, Loesel R, Wanninger A (2012), *J Morphol* 273(7):776-796. doi.org/10.1002/jmor.20023

ÉTABLI, ET VOILÀ LA PIÈCE QUI MANQUAIT

Ce centre n'est pas posé à nu dans la chair. Le cerveau central et les statocystes reposent dans un cartilage céphalique, et les lobes optiques dans un cartilage oculaire en forme de bol, que les auteurs interprètent comme les parties latérales du même complexe, les deux se soudant tardivement au développement par un cartilage de pontage. Mais ce n'est pas une boîte : la structure n'est pas entièrement close, elle porte des dépressions orbitaires et laisse passer l'œsophage. Chez *Sepia officinalis* adulte, on compte 13 pièces cartilagineuses, dont la plupart servent de points d'attache musculaire. C'est du cartilage véritable, et non un tissu conjonctif qu'on appellerait ainsi par complaisance : les céphalopodes sont, avec certains arthropodes et certains vers annélides, l'un des rares groupes d'invertébrés où l'on en trouve, et son programme génétique de développement partage avec le nôtre un réseau ancestral. Je signale que la vulgarisation en ligne affirme souvent l'inverse, que le poulpe n'aurait aucun crâne et que son cerveau serait sans protection. Ce n'est pas ce que dit la littérature.

Lukeneder P, Lukeneder A (2022), *PLoS ONE* 17(4):e0264595. doi.org/10.1371/journal.pone.0264595 ; Cole AG, Hall BK (2004), *Zoology* 107(4):261-273. doi.org/10.1016/j.zool.2004.05.001 ; Cole AG, Hall BK (2008), *Zoology* 112(1):2-15. doi.org/10.1016/j.zool.2008.01.003 ; Tarazona OA, Slota LA, Lopez DH, Zhang G, Cohn MJ (2016), *Nature* 533(7601):86-89. doi.org/10.1038/nature17398 ; Bullock TH, Budelmann BU (1991), *J Comp Physiol A* 168(1):141-150. doi.org/10.1007/BF00217112

ÉTABLI

Le bec est le seul matériau rigide du corps. Chez le calmar de Humboldt, où il a été mesuré, il présente un gradient de rigidité continu couvrant deux ordres de grandeur de la pointe à la base, sans aucune calcification : c'est l'un des matériaux entièrement organiques les plus durs et les plus rigides connus, fait d'un mélange de chitine, d'eau et de protéines riches en histidine portant de la dopa. Le gradient fond le dur dans le mou.

Miserez A, Schneberk T, Sun C, Zok FW, Waite JH (2008), *Science* 319(5871):1816-1819. doi.org/10.1126/science.1154117

ÉTABLI

Et ce bec inocule. Les glandes salivaires postérieures du poulpe commun contiennent 2 810 groupes de protéines, dont 84 sont homologues de familles de toxines de venin connues, avec une expansion marquée des sérine protéases dans la lignée céphalopode. La digestion commence hors du corps, dans la proie : un crabe paralysé ne se démembre pas d'abord, puis se sépare librement aux articulations au bout d'environ 27 minutes, les muscles s'extrayant alors que l'exosquelette reste à peu près intact.

Fingerhut LCHW et al. (2018), *J Proteome Res* 17(11):3866-3876. doi.org/10.1021/acs.jproteome.8b00525 ; Nixon M (1984), *J Zool* 202(3):441-447. doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb05094.x

× 100

le gradient de rigidité du bec, de la
pointe à la base, sans calcification

84

familles de toxines reconnues dans les
glandes salivaires

27_{min}

et le crabe se sépare de lui-même aux
articulations

DÉBATTU

Tous les poulpes sont-ils venimeux ? L'affirmation circule comme un fait, et dans la littérature elle est écrite comme une croyance : on considère que tous les octopodes possèdent une forme de venin protéique. Les inventaires protéomiques, eux, ne couvrent qu'un petit nombre d'espèces. Chez le poulpe à anneaux bleus *Hapalochlaena maculosa*, 1 703 protéines ont été identifiées dans la glande salivaire postérieure, dont 23 toxines putatives, et chez *Octopus kaurna* 1 300 protéines pour 24 toxines putatives, avec 937 groupes d'orthologues partagés ; les sérine protéases y représentent 70,9 et 86,3 pour cent de l'expression des toxines. Le génome de l'espèce venimeuse pour l'homme porte 623 gènes exclusifs à cette glande, contre 230 et 164 chez deux poulpes non porteurs de tétrodontoxine. Quant à l'origine de cette tétrodontoxine, elle est proposée comme bactérienne, par ingestion ou par endosymbiose, et le mécanisme n'est pas démontré : la voie de biosynthèse de la molécule n'est pas élucidée, une étude du microbiome de la glande n'a identifié aucune souche productrice, et la seule démonstration disponible reste l'isolement, en 1989, de souches productrices appartenant aux genres *Alteromonas*, *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Vibrio*. L'animal, lui, s'en protège par 3 substitutions sur ses propres canaux sodiques, dont une qui réduit l'affinité pour la toxine d'un facteur 15.

Whitelaw BL et al. (2020), *GigaScience* 9(11):giaa120. doi.org/10.1093/gigascience/giaa120 ; Whitelaw BL et al. (2016), *J Proteome Res* 15(9):3284-3297. doi.org/10.1021/acs.jproteome.6b00452 ; Whitelaw BL, Cooke IR, Finn J, Zenger K, Strugnell JM (2018), *Aquat Toxicol* 206:114-122. doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.10.012 ; Hwang DF et al. (1989), *Mar Biol* 100(3):327-332. doi.org/10.1007/BF00391147

ÉTABLI

Et ce que cette toxine fait chez l'homme mérite d'être dit avec sa gradation, parce qu'elle est souvent écrasée. La tétródotoxine bloque 6 des 9 isoformes mammaliennes de canal sodique voltage-dépendant, et sans entrée de sodium ni les neurones ni les muscles ne fonctionnent. L'échelle clinique compte 4 grades. Au grade 3, on décrit une paralysie flasque généralisée avec tonus réduit, une insuffisance respiratoire, une aphonie par atteinte du nerf laryngé récurrent, et des pupilles fixes ou dilatées : la conscience n'y est pas mentionnée comme atteinte. Au grade 4, en revanche, la liste comprend explicitement l'inconscience. La dose létale est de 1,5 à 2,0 milligrammes, ou une concentration sanguine de 9 nanogrammes par millilitre. Il n'existe pas d'antidote.

Bucciarelli GM, Lechner M, Fontes A, Kats LB, Eisthen HL, Shaffer HB (2021), *Toxins* 13(8):517. doi.org/10.3390/toxins13080517 ; Walker DG (1983), *Med J Aust* 2(12):663-665. doi.org/10.5694/j.1326-5377.1983.tb122736.x

LECTURE

Le « centre » n'est pas la plus grosse pièce de son propre système nerveux : le gros du cerveau est hors du cerveau. La nourriture traverse l'anneau nerveux, ce qu'aucun ingénieur ne validerait. Et pourtant c'est le seul endroit du corps que l'animal blinde, avec du cartilage. Ce qu'il centralise, il le protège ; ce qu'il distribue, il ne le protège pas.

6. APPRENDRE ET RETENIR, DEUX CHOSES DIFFÉRENTES

ÉTABLI

Il existe dans ce cerveau une structure dont la forme seule dit la fonction. Le système fronto-vertical est un entonnoir inversé puis resserré : 1 800 000 neurones du lobe frontal supérieur médian divergent sur 25 000 000 d'interneurones amacrines, lesquels convergent sur seulement 65 000 grandes cellules de sortie. Chez *Octopus vulgaris*.

Stern-Mentch N, Bostwick GW, Belenky M, Moroz L, Hochner B (2022), *J Morphol* 283(5):557-584. doi.org/10.1002/jmor.21459

ÉTABLI

Le connectome par microscopie électronique sériée a précisé ce que sont ces 25 millions. Dans le volume échantillonné chez un animal sauvage de 130 grammes, 89,3 pour cent des corps cellulaires sont des amacrines simples, portant un neurite unique qui ne se divise pas et recevant une seule entrée synaptique, venue d'un seul axone ; 1,6 pour cent sont des amacrines complexes, à arbre ramifié, intégratrices et inhibitrices. Le facteur d'expansion est de 1 pour 12 : chaque axone d'entrée n'est représenté que dans 12 amacrines, à 3,46 près. Jusqu'à 1 500 vésicules synaptiques de 36,8 nanomètres, à 7,7 près, s'accumulent dans la terminaison présynaptique. Les auteurs situent le lobe vertical à environ la moitié des neurones du système nerveux central du poulpe, et donnent pour repère l'hippocampe humain, qui en compte environ 40 millions. Je précise que cette proportion repose sur le même total estimé que celui dont je me méfie au paragraphe 4 : c'est un rapport, pas une mesure.

Bidel F et al. (2023), *eLife* 12:e84257. doi.org/10.7554/eLife.84257

1 800 000

axones entrent dans le lobe vertical

25 000 000

interneurones les reçoivent

65 000

cellules en sortent

ÉTABLI

La chimie suit l'architecture. L'entrée est glutamatergique, la sortie cholinergique, et il n'existe aucune connexion directe de l'entrée vers la sortie : tout passe par la couche intermédiaire. Les grandes cellules de sortie sont inhibitrices et co-expriment des neuropeptides, un sous-groupe est glutamatergique, et une sous-population d'amacrines est elle aussi inhibitrice. Le lobe est divisé en 5 gyri.

Stern-Mentch N et al. (2022), *J Morphol* 283(5):557-584. doi.org/10.1002/jmor.21459

ÉTABLI, ET C'EST L'EXPÉRIENCE LA PLUS PARLANTE DU DOSSIER

Que fait cette structure ? On a appris à des *Octopus vulgaris* à ne pas attaquer une boule rouge, en associant l'attaque à un choc électrique de 12 volts, avec pour critère 4 essais consécutifs sans contact. Les témoins opérés atteignent ce critère en 4,89 essais, à 0,77 près. Les animaux dont on a sectionné le faisceau d'entrée du lobe vertical y arrivent aussi, mais il leur en faut 10,17, à 0,98 près. Et les animaux chez qui on a saturé la même voie par tétanisation apprennent plus vite que les témoins, en 4,21 essais. Deux manipulations opposées de la même voie, deux effets opposés sur la vitesse d'apprentissage. Puis le test à 24 heures. Les tétanisés attaquent de nouveau la boule rouge dans 86 pour cent des cas, les sectionnés dans 92 pour cent, et les témoins qui n'ont jamais reçu de choc contingent dans 100 pour cent ; les témoins opérés, eux, retiennent 73,33 pour cent, à 3,76 près. Autrement dit : les deux manipulations, celle qui accélère l'apprentissage immédiat et celle qui le ralentit, détruisent toutes les deux la mémoire du lendemain.

Shomrat T, Zarrella I, Fiorito G, Hochner B (2008), *Curr Biol* 18(5):337-342. doi.org/10.1016/j.cub.2008.01.056

4,89

essais pour apprendre, chez le témoin
opéré

10,17

chez l'animal dont on a sectionné
l'entrée du lobe vertical

86 et 92 %

ont tout oublié le lendemain, dans les
deux manipulations

LECTURE

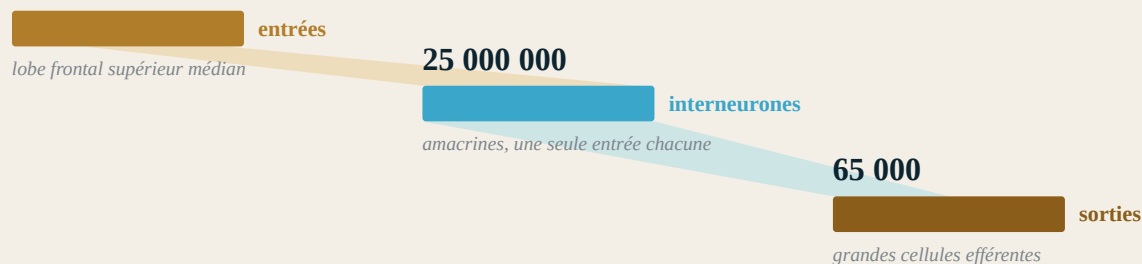
Voilà la fonction propre du centre, mesurée, et elle n'est pas celle qu'on attend. Il n'est pas nécessaire pour apprendre : privé de son entrée, l'animal apprend encore, deux fois plus lentement, mais il apprend, et il le fait ailleurs. Il est nécessaire pour garder. Le centre du poulpe ne traite pas, il archive. Ce qui est délégué dans ce corps, c'est l'exécution et même l'acquisition. Ce qui reste central, c'est la trace.

PLANCHE 4

L'ENTONNOIR

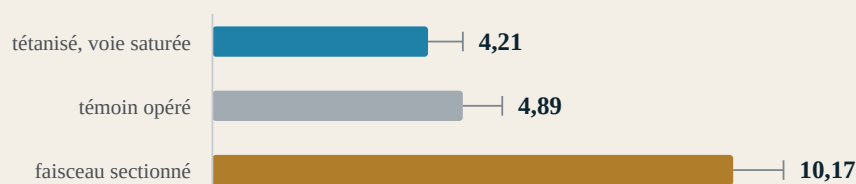
un axone d'entrée n'est représenté que dans 12 interneurones. Schéma : les largeurs ne sont pas proportionnelles.

1 800 000



ET CE QUE COÛTE SA SECTION

essais pour ne plus attaquer la boule rouge, 4 essais consécutifs sans contact



À 24 heures, les deux manipulations détruisent la mémoire : 86 % des tétanisés et 92 % des sectionnés attaquent de nouveau.

Fig. 4. L'entonnoir du lobe vertical, et ce que change sa section.

ÉTABLI

Le mécanisme de cette trace est connu, et il n'est pas le nôtre. La synapse d'entrée du lobe vertical porte une potentialisation à long terme robuste, dépendante de l'activité, indépendante des récepteurs NMDA, et exprimée du côté présynaptique, c'est-à-dire par une facilitation de la libération du messager plutôt que par un changement du côté qui reçoit. Le protocole d'induction est de 4 trains de 20 impulsions à 50 hertz, séparés de 10 secondes, et l'amplitude obtenue chez *Octopus vulgaris* est d'environ 4 fois le niveau de départ, sur 8 expériences, avec saturation dès les 4 trains. Le modèle vertébré le plus proche n'est donc pas la synapse classique des manuels, postsynaptique et dépendante du NMDA, mais celle des fibres moussues de l'hippocampe, elle aussi présynaptique et indépendante du NMDA.

Hochner B, Brown ER, Langella M, Shomrat T, Fiorito G (2003), *J Neurophysiol* 90(5):3547-3554. doi.org/10.1152/jn.00645.2003 ; Shomrat T, Graindorge N, Bellanger C, Fiorito G, Loewenstein Y, Hochner B (2011), *Curr Biol* 21(21):1773-1782. doi.org/10.1016/j.cub.2011.09.011 ; Bidel F et al. (2023), *eLife* 12:e84257. doi.org/10.7554/eLife.84257

ÉTABLI

Deux messagers la modulent en sens inverse. La sérotonine facilite la transmission et renforce l'induction de la potentialisation ; l'octopamine facilite aussi à court terme, mais atténue cette induction. La concentration efficace de sérotonine est élevée, 100 micromolaires, et seules les régions de neuropile, non les corps cellulaires, reçoivent des terminaisons sérotoninergiques.

Shomrat T, Feinstein N, Klein M, Hochner B (2010), *Neuroscience* 169(1):52-64. doi.org/10.1016/j.neuroscience.2010.04.050

À SOUMETTRE

Comment cette trace se maintient-elle au-delà de quelques heures ? Le mécanisme proposé passe par le monoxyde d'azote, qui diffuserait en retour vers le terminal d'entrée. À la date de rédaction, ce travail n'existe qu'en prépublication, et je le donne comme tel.

Prépublications bioRxiv doi.org/10.1101/491340 et doi.org/10.1101/2024.12.25.630295

ÉTABLI, ET LE GLISSEMENT SERAIT GROSSIER

Chez la seiche, l'architecture est la même, l'entonnoir, les trois types de neurones, et pourtant la plasticité n'est pas au même endroit : chez *Octopus vulgaris* elle est sur la couche d'entrée glutamatergique, chez *Sepia officinalis* sur la couche de sortie cholinergique. Les auteurs soutiennent que les deux réseaux réalisent la même opération. Écrire que la potentialisation du lobe vertical du poulpe est cholinergique serait donc faux : c'est celle de la seiche.

Shomrat T, Graindorge N, Bellanger C, Fiorito G, Loewenstein Y, Hochner B (2011), *Curr Biol* 21(21):1773-1782. doi.org/10.1016/j.cub.2011.09.011

DÉBATTU, ET LA NUANCE VA CONTRE LE POULPE

La mémoire dite épisodique, celle qui garde ensemble quoi, où et quand, est établie chez la seiche : *Sepia officinalis* retient ce qu'elle a mangé, à quel endroit, et depuis combien de temps, et ajuste sa recherche au rythme auquel chaque proie se renouvelle, sans posséder d'hippocampe ; dans une version du test, les adultes âgés atteignent le critère de 8 bonnes réponses sur 10 consécutives plus vite que les sub-adultes, sur 6 animaux par cohorte. Chez le poulpe, le même protocole donne un résultat largement négatif : sur 7 *Octopus vulgaris* testés, un seul a appris les taux de renouvellement et montré la capacité ; les 6 autres ont adopté des stratégies plus simples, éviter ce qu'ils connaissent, alterner, rester sur ce qui a marché, et les auteurs relèvent une forte variabilité entre individus et à l'intérieur de chaque individu au cours de l'entraînement. Le titre de l'article le dit sobrement : les poulpes indisciplinés sont la règle.

Jozet-Alves C, Bertin M, Clayton NS (2013), *Curr Biol* 23(23):R1033-R1035. doi.org/10.1016/j.cub.2013.10.021 ; Schnell AK, Clayton NS, Hanlon RT, Jozet-Alves C (2021), *Proc R Soc B* 288(1957):20211052. doi.org/10.1098/rspb.2021.1052 ; Poncet L, Desnoux C, Bellanger C, Jozet-Alves C (2022), *J Exp Biol* 225(19):jeb244234. doi.org/10.1242/jeb.244234

ÉTABLI

Enfin, la signature moléculaire de ce lobe a été lue. Les gènes associés à l'apprentissage et à la mémoire y sont enrichis, et les cellules du lobe vertical présentent une ressemblance moléculaire avec les cellules de Kenyon du corps pédonculé de la drosophile, structure d'apprentissage d'un insecte.

Styhals R et al. (2022), *Nat Commun* 13:7392. doi.org/10.1038/s41467-022-35198-1

ÉTABLI

Et la nuit, l'écran rejoue. Le poulpe a deux stades de sommeil. Un sommeil calme, avec des oscillations qui ressemblent aux fuseaux des mammifères, est interrompu par un sommeil actif d'environ 75 secondes, séparé du précédent par environ 60 minutes, pendant lequel le corps s'agite, la peau change frénétiquement en reprenant des motifs de l'éveil, et l'activité cérébrale ressemble à celle de l'éveil, le plus nettement dans les lobes vertical et frontal supérieur, ceux-là mêmes dont nous venons de voir la fonction.

Pophale A et al. (2023), *Nature* 619(7968):129-134. doi.org/10.1038/s41586-023-06203-4

60_{min}

entre deux bouffées de sommeil actif

75_s

la durée d'une bouffée, pendant laquelle la peau rejoue

LECTURE

Je m'arrête au bord de ce que les données disent. On mesure une activité cérébrale et un affichage cutané, pas un vécu. Mais le fait brut est celui-ci : la structure qui garde les traces s'active pendant le sommeil actif, et la surface qui affiche les perceptions rejoue des motifs d'éveil au même moment. Chez nous, le sommeil paradoxal et l'encodage de la mémoire sont pilotés par l'acétylcholine, et chez lui l'acétylcholine pilote le camouflage. Le même messenger, deux lignées séparées, deux corps. Je n'en tire pas qu'il rêve. J'en tire que si son écran repasse des images la nuit, nous sommes le seul animal à pouvoir les regarder.

7. LA MACHINE INTERNE

On dit « trois cœurs et du sang bleu » et on passe. Derrière ces cinq mots se tient un appareil entier, et c'est là que se trouve le trait de cet animal qui échappe le plus franchement à mon principe.

ÉTABLI

Trois cœurs, deux pour les branchies et un pour le corps. Toutes les sorties, respiration, déchets, encre, nage, passent par un seul organe, le siphon. L'animal qui distribue presque tout centralise ses issues.

ÉTABLI

Il extrait environ 35 pour cent de l'oxygène de l'eau qu'il ventile, et ce rendement est maintenu ou augmenté à l'effort. Son hémocyanine artérielle est saturée à 98 pour cent au repos et 96 pour cent en activité, et le taux d'utilisation de l'oxygène du sang passe de 83 pour cent au repos à 90 pour cent en activité, tandis que la part de gaz carbonique évacuée par les branchies passe de 22 à 32 pour cent. À l'effort, le volume ventilatoire est multiplié par 3, la consommation d'oxygène par 2,8, et le débit cardiaque calculé par 2,5. Chez *Octopus vulgaris*. Je ne compare pas ce rendement à celui d'un poisson : la valeur de manuel qu'on cite d'ordinaire ne m'est pas sourçable, et le seul travail comparable que j'aie trouvé porte sur une seiche.

Houlihan DF et al. (1986), *J Comp Physiol B* 156(5):683-689. doi.org/10.1007/BF00692746

35 %

de l'oxygène extrait de l'eau ventilée,
au repos comme à l'effort

83 → 90 %

l'oxygène du sang réellement utilisé, du
repos à l'activité

× 3

le volume ventilatoire à l'effort

ÉTABLI, ET LE DÉTAIL EST BEAU

Quand l'eau se vide d'oxygène, il ne respire pas plus vite, il respire plus fort. *Octopus vulgaris* maintient sa consommation jusqu'à une pression ambiante d'environ 6,7 kilopascals. Entre 18,6 et 6,7 kilopascals, la pression mesurée dans sa cavité palléale peut plus que doubler, alors que la fréquence de ses cycles n'augmente que de quelques pour cent au plus. La réponse s'installe en deux ou trois cycles. Et elle dépend d'une voie nerveuse qui remonte : couper les nerfs viscéraux ou branchiaux l'abolit. Les réponses cardiaques, elles, survivent à la section, donc elles sont locales.

Wells MJ, Wells J (1995), *J Exp Biol* 198(8):1717-1727. doi.org/10.1242/jeb.198.8.1717

ÉTABLI

Sa dépense suit une loi publiée. Chez *Octopus vulgaris*, la consommation d'oxygène en micromoles par heure s'écrit comme une exponentielle de la température absolue multipliée par la masse élevée à la puissance 0,901, validée de 13 à 28 degrés, et l'excrétion ammoniacale suit la même forme avec un exposant de 0,896, validée de 15,5 à 26 degrés. Les rapports entre oxygène consommé et azote excrété indiquent un métabolisme à dominante protéique, et il n'y a pas de différence significative entre les sexes. Pour donner un ordre de grandeur, et c'est une dérivation de ma part et non une valeur publiée telle quelle, un poulpe de 1 kilogramme consommerait environ 49 milligrammes d'oxygène par kilogramme et par heure à 15 degrés, 74 à 20 degrés et 111 à 25 degrés. Pour comparer, l'octopode antarctique *Pareledone charcoti* consomme 10,2 milligrammes par kilogramme et par heure, contre 22,4 pour un poisson antarctique à sang rouge.

Katsanevakis S, Stephanopoulou S, Miliou H, Moraitou-Apostolopoulou M, Verriopoulos G (2005), *Mar Biol* 146(4):725-732. doi.org/10.1007/s00227-004-1473-9 ; Oellermann M, Lieb B, Pörtner HO, Semmens JM, Mark FC (2015), *Front Zool* 12:6. doi.org/10.1186/s12983-015-0097-x

DÉBATTU

Une part de son oxygène entre par la peau, et la fraction varie d'un facteur 3 selon la source, pour la même espèce. En mesurant la consommation d'un fragment de peau d'*Octopus vulgaris*, on obtient 4,55 fois 10 puissance moins 5 millilitre par millimètre carré et par heure sous flux maintenu, 11,36 fois 10 puissance moins 5 sur l'animal vivant, et seulement 2,09 fois 10 puissance moins 5 si on laisse s'établir une couche limite autour du tissu. L'estimation qui en découle est qu'environ 41 pour cent du besoin en oxygène d'un animal au repos pourrait passer par là, environ 33 pour cent à l'effort, et aussi peu que 3 pour cent chez un animal roulé en boule dans son abri en train de digérer. Une autre estimation, plus ancienne et reprise dans un travail de 2018, donne environ 13 pour cent au repos, sur la membrane entre les bras, les bras et les ventouses. Les deux chiffres sont publiés. Ce qui les sépare est la condition de mesure, et notamment cette couche limite : la peau ne respire que si l'eau y circule. Chez les calmars, mesurée directement par la même équipe, la part cutanée est de 9 pour cent à 11 degrés et 11 pour cent à 19 degrés chez *Doryteuthis pealeii*, et 12 pour cent chez *Lolliguncula brevis*.

Wells J (1996), *J Exp Biol* 199(11):2477-2483. doi.org/10.1242/jeb.199.11.2477 ; Birk MA, Dymowska AK, Seibel BA (2018), *J Exp Biol* 221:jeb185553. doi.org/10.1242/jeb.185553

À SOUMETTRE

Combien de lamelles dans une branchie de poulpe, et quelle surface d'échange ? Je n'ai trouvé aucun comptage ni aucune mesure de surface pour un octopode. Le seul chiffre disponible dans la littérature accessible, 1 063 centimètres carrés de surface branchiale et 6,2 micromètres de distance de diffusion pour un animal de 100 grammes, est celui d'un calmar.

Birk MA, Dymowska AK, Seibel BA (2018), *J Exp Biol* 221:jeb185553. doi.org/10.1242/jeb.185553

ÉTABLI

Voici maintenant le trait qui échappe. La capacité de son sang à transporter l'oxygène est basse, et elle varie d'un facteur 3 à l'intérieur du groupe. En millimoles d'oxygène par litre : 1,86 chez *Megaleledone setebos*, 1,60 chez *Octopus macropus*, 1,58 chez *Pareledone charcoti*, de 1,38 à 1,77 sur 14 individus, 1,36 chez *Enteroctopus dofleini*, 1,13 chez *Octopus pallidus*, de 0,98 à 1,29 sur 10 individus, 1,08 chez *Eledone moschata*, de 0,94 à 1,22 sur 10 individus, et 0,61 chez *Octopus vulgaris*. En face, les poissons antarctiques à sang rouge sont à 1,77, de 1,44 à 2,09 sur 11 individus. La comparaison interne suffit et elle est dans la source : l'octopode antarctique, à 1,58, se tient au niveau des poissons à sang rouge, et le poulpe commun est à moins de la moitié de cette valeur.

Oellermann M, Lieb B, Pörtner HO, Semmens JM, Mark FC (2015), *Front Zool* 12:6, tableau 2. doi.org/10.1186/s12983-015-0097-x

0,61

millimole d'oxygène par litre chez
Octopus vulgaris

1,86

chez l'octopode antarctique le mieux
doté

1,77

chez les poissons antarctiques à sang
rouge

ÉTABLI

La concentration de la molécule elle-même monte très haut chez les espèces froides : 78,9 milligrammes par millilitre chez *Pareledone charcoti*, dans un intervalle de 69,2 à 88,6, avec un maximum observé de 106,8, soit 40 et 46 pour cent d'oxygène lié en plus que chez *Octopus pallidus* et *Eledone moschata*. Je signale au passage que le chiffre de plus de 160 milligrammes par millilitre, souvent cité comme la concentration d'hémocyanine du poulpe, est celle des calmars tempérés et subtropicaux. Pour *Octopus vulgaris*, je n'ai pas trouvé de mesure.

Oellermann M et al. (2015), *Front Zool* 12:6. doi.org/10.1186/s12983-015-0097-x

ÉTABLI

Et cette molécule dépend du pH. Le pH de l'hémolymph suit la température selon une pente mesurée de moins 0,0153 unité par degré, avec un coefficient de corrélation de 0,75, valeur très proche de celle d'un système tamponné par l'imidazole, à moins 0,0162 : la chimie du sang se cale sur l'eau dans laquelle il est. Chez *Octopus vulgaris*, le pH sanguin va de 7,4 à 7,6 selon le site de prélèvement. Le coefficient de sensibilité au pH n'est pas affecté par la température chez les 3 espèces testées, et il est le plus faible chez l'espèce antarctique ; à 10 degrés, la pression de demi-saturation de cette dernière est 1,4 fois celle d'*Octopus pallidus* et 4,2 fois celle d'*Eledone moschata*.

Oellermann M et al. (2015), *Front Zool* 12:6. doi.org/10.1186/s12983-015-0097-x ; Hu MY, Hwang PP, Guh YJ, Stumpp M, Lee JR, Sung PH, Tseng YC, Weihrauch D (2017), *Front Physiol* 8:162. doi.org/10.3389/fphys.2017.00162

ÉTABLI

Et c'est l'hémocyanine qui fixe sa limite froide. À 0 degré, celle de *Pareledone charcoti* ne libérerait que 16,3 pour cent de l'oxygène qu'elle porte sur une transition artério-veineuse de 13 à 1 kilopascal ; même à un pH descendu sous 6,4 et à 1 kilopascal, 33,6 pour cent y resteraient attachés. À 10 degrés, la même molécule en libère 76,7 pour cent, dans un intervalle de 68,6 à 84,8, contre 33,0 pour *Octopus pallidus* et 29,8 pour *Eledone moschata*. L'animal antarctique compense par une voie inattendue : l'oxygène simplement dissous dans son sang, et non lié à la protéine, représente 18,5 pour cent du contenu total à 0 degré, soit 359,5 micromoles par litre, et jusqu'à 42 pour cent de l'oxygène effectivement remis aux tissus. Et le magnésium de son hémolymph n'est pas régulé, il reste au niveau de l'eau de mer, 54,2 millimoles par litre : les céphalopodes ne disposent pas de ce levier pour ajuster la liaison de l'oxygène.

Oellermann M et al. (2015), *Front Zool* 12:6. doi.org/10.1186/s12983-015-0097-x

ÉTABLI

Cette molécule est sous sélection, et la sélection ne porte pas sur le site actif. Sur 239 séquences partielles de deux unités fonctionnelles, chez 28 espèces d'octopodes polaires, tempérées, subtropicales et tropicales, la sélection agit principalement sur les propriétés de charge des résidus de surface : les espèces polaires portent une charge nette plus élevée, avec moins d'acide glutamique et plus d'acides aminés basiques, et un site précis montre une sélection positive, avec une méthionine dominante chez les polaires et une leucine chez les tropicaux. Les sites qui lient l'oxygène, eux, sont hautement conservés.

Oellermann M, Strugnell JM, Lieb B, Mark FC (2015), *BMC Evol Biol* 15:133. doi.org/10.1186/s12862-015-0411-4

À SOUMETTRE

L'acidification des océans dégrade-t-elle cette molécule chez le poulpe ? Aucune étude ne l'a mesuré. Ce qui existe porte sur l'animal entier : sans acclimatation, *Octopus rubescens* placé à 1 500 microatmosphères de gaz carbonique a un métabolisme de routine significativement plus élevé qu'à 700 ou 360 ; après 1 puis 5 semaines, cette différence disparaît. Mais après 5 semaines à 1 500, sa pression critique d'oxygène est significativement plus haute : il s'est acclimaté, et il tolère moins bien le manque d'oxygène. Le pont entre les deux faits, l'acidification et la molécule, reste à construire.

Onthank KL, Trueblood LA, Schrock-Duff T, Kore LG (2021), *Physiol Biochem Zool* 94(1):1-11. doi.org/10.1086/712207

ÉTABLI, ET PERSONNE NE LE DIT JAMAIS

Le poulpe ne fabrique pas son milieu intérieur, il le subit. Les céphalopodes sténohalins étudiés sont osmoconformes ou faiblement hypo-osmorégulateurs, et les auteurs relient cela directement à leur peau, mince et perméable aux ions parce qu'elle sert d'organe respiratoire. Chez les octopodes antarctiques, les fluides corporels sont décrits comme quasiment iso-osmotiques à l'eau de mer, au point qu'on en déduit qu'ils gèlent vers moins 1,9 degré, comme elle.

Sakamoto T et al. (2015), *Sci Rep* 5:14469. doi.org/10.1038/srep14469 ; Oellermann M et al. (2015), *Front Zool* 12:6. doi.org/10.1186/s12983-015-0097-x

ÉTABLI, ET UNE ESPÈCE FAIT EXCEPTION

Octopus ocellatus, poulpe estuarien d'Asie de l'Est, transféré de 30 à 20 parties par mille de salinité, garde une semaine plus tard une hémolymphe environ 100 milliosmoles par kilogramme plus concentrée que son milieu. C'est la première démonstration d'une capacité hyper-osmorégulatrice chez un céphalopode. Les pentes de régression entre son sang et son milieu, où 1 signifierait une conformité parfaite, valent 0,61 pour l'osmolalité, 0,35 pour le sodium et 0,68 pour le calcium, et son sodium est tenu en dessous du milieu à 30 parties par mille et au-dessus à 20. Mais le moyen est ailleurs que là où nous le chercherions : son urine est pratiquement à la même concentration que son sang, et sa teneur en sodium y est même supérieure. Il ne dilue pas son urine, là où une écrevisse produit une urine à 10 ou 20 pour cent de la concentration de son sang. Ce qu'il fait à la place, le premier jour, c'est s'immobiliser, fermer son siphon et baisser sa ventilation sous le niveau normal : il isole sa cavité palléale pour garder à l'intérieur une eau plus salée que dehors, et il la rouvre quand ses réserves d'oxygène s'épuisent. Son activité de pompe à sodium augmente dans ses branchies postérieures après une semaine.

Sakamoto T, Ogawa S, Nishiyama Y, Akada C, Takahashi H, Watanabe T, Minakata H, Sakamoto H (2015), *Sci Rep* 5:14469. doi.org/10.1038/srep14469

LECTURE

Je poserai les cailloux sans conclure, puisqu'aucun auteur ne le fait. Une peau qui doit rester perméable pour respirer. Des fluides au sel de la mer. Un organe excréteur qui, chez l'espèce la mieux placée pour le faire, ne dilue pas son urine. Et une seule parade contre la dessalure, qui consiste à se couper du dehors en renonçant provisoirement à respirer. Il n'existe aucun poulpe d'eau douce.

ÉTABLI

L'appareil excréteur, lui, est bien plus actif qu'un simple évacuateur. Le sang revenant du corps traverse d'abord les appendices rénaux, qui sécrètent l'urine dans un sac, puis les appendices des cœurs branchiaux, puis le cœur branchial, puis la branchie, et enfin le cœur systémique. Les appendices rénaux sont décrits comme homologues des reins des vertébrés. L'animal est strictement ammoniotélique, et à son pH physiologique, de 7,2 à 7,8, de 95 à 99 pour cent de son ammoniacque est sous la forme chargée, celle qui ne traverse aucune membrane sans transporteur.

Hu MY, Hwang PP, Guh YJ, Stumpp M, Lee JR, Sung PH, Tseng YC, Weihrauch D (2017), *Front Physiol* 8:162. doi.org/10.3389/fphys.2017.00162

ÉTABLI, ET VOICI LE CHIFFRE QUI CHANGE LA LECTURE

Il ne se débarrasse pas de son ammoniacque, il en maintient une concentration. Dans le sang d'*Octopus vulgaris*, elle est de 240 à 300 micromolaires selon le site, et chute de 60 micromolaires au passage de la branchie. Et il existe un point de consigne, mesuré à 287 micromolaires : c'est la concentration à laquelle l'excrétion nette devient nulle. En dessous de 260 à 300 micromolaires, la branchie fait l'inverse de ce qu'on attend, elle accumule de l'ammoniacque dans le sang au lieu de l'évacuer. Mise en perfusion avec un liquide sans ammoniacque du tout, elle en produit, 4,55 micromoles par heure et par gramme, à 1,73 près, dont 84 pour cent vers l'eau et 16 pour cent vers le sang. Son urine, elle, est acide, jusqu'à pH 5,8, et contient 3 192 micromolaires d'ammonium, à 146 près, soit plus de 10 fois la concentration sanguine : un piège acide. Sous acidose provoquée à pH 7,2, la branchie ramène le sang à 7,4 ou 7,5, et son excrétion d'ammonium augmente d'un facteur 6 à 16 selon la concentration de départ. Pour situer, un crabe vert excrète environ 35 micromoles par heure et par gramme, une branchie de poisson marin de 0,18 à 0,3, et un poulpe environ 1,5.

Hu MY et al. (2017), *Front Physiol* 8:162. doi.org/10.3389/fphys.2017.00162

287 μM

le point de consigne : en dessous, la branchie accumule au lieu d'excréter

5,8

le pH de son urine, un piège acide

3,2 mM

l'ammonium qu'elle y concentre, dix fois le sang

ÉTABLI

Les transporteurs sont localisés, et leur distribution surprend. La pompe à sodium et potassium est la plus abondante dans les appendices rénaux ; la pompe à protons dans le cerveau ; l'échangeur sodium-proton dans les cœurs branchiaux et les branchies ; et la protéine de transport de l'ammonium dans les neurones, avant la glande branchiale et les appendices. Dans toute la branchie, les vaisseaux se ramifient vers une périphérie où le sang n'est séparé de l'eau de mer que par un épithélium mince.

Hu MY et al. (2017), *Front Physiol* 8:162. doi.org/10.3389/fphys.2017.00162

ÉTABLI

Le tube digestif est en U et compte autant de postes que de fonctions. La masse buccale porte les becs, le système radulaire, les muscles et les glandes. Les glandes salivaires postérieures envoient dehors ce qui paralyse et commence la digestion, et elles sont proportionnellement plus grandes chez la larve que chez l'adulte. Le jabot est une expansion de l'œsophage qui augmente la capacité. L'estomac a un rôle principalement mécanique. Le cæcum spiralé a des fonctions encore discutées, probablement enzymatiques, d'absorption et de filtration. La glande digestive produit les enzymes, digère à l'intérieur de ses propres cellules, absorbe, stocke et déttoxique. L'intestin, ventral, finit à l'anus. Trois lieux et trois opérations : la glande salivaire digère dehors, l'estomac broie, la glande digestive digère dedans.

Vilarnau DG, Fernández-Álvarez FÁ, Coll-Lladó M et al. (2025), *Rev Fish Biol Fish* 35:297-315. doi.org/10.1007/s11160-024-09902-x

ÉTABLI

Et c'est rapide. Chez *Octopus vulgaris* type II, à 20 degrés, la digestion complète prend 400 minutes, soit un peu moins de 7 heures, avant que le tube soit prêt pour le repas suivant. Le jabot travaille de la 60e à la 200e minute, avec un volume maximal à 200. L'estomac de la 60e à la 300e. Le cæcum connaît un premier pic à 60 minutes et un second, plus élevé, à 300. La digestion est à dominante acide, l'activité protéolytique culminant entre pH 3 et 4.

Bastos P, Fracalossi DM, Chimal ME, Sánchez A, Rosas C (2020), *Aquacult Rep* 16:100262. doi.org/10.1016/j.aqrep.2019.100262

400 min

la digestion complète, avant que le tube soit prêt pour le repas suivant

ÉTABLI

Chez la larve de 3 jours, les cadences ont été comptées : environ 18 contractions par minute au jabot, 30 à l'estomac, 50 à l'intestin terminal, et la nourriture entre dans la glande digestive 312 secondes après le remplissage maximal du jabot, à 32 secondes près. Et l'ordre est inverse de celui de l'adulte : chez la larve, l'estomac se remplit d'abord, le jabot ensuite. Elle avale un copépode en 73 secondes, à 23 près, une larve de décapode en 152, à 29 près, et son contact avec la proie ne dépasse jamais 5 minutes. Ses attaques réussissent dans 100 pour cent des cas sur les copépodes et les cladocères, 60 à 90 pour cent sur les larves de décapodes, et 0 pour cent sur les amphipodes, les gastéropodes et les larves de crabes.

Nande M et al. (2017), *Front Physiol* 8:573. doi.org/10.3389/fphys.2017.00573

ÉTABLI

Sa défense est innée et sans mémoire. Il n'a pas d'immunité adaptative : ni anticorps, ni réponse secondaire, ni mémoire immunitaire. Ce qu'il a est un arsenal inné étendu, peptides antimicrobiens, phénoloxydases, enzymes antioxydantes, inhibiteur de protéase, facteur de nécrose tumorale induit par les parois bactériennes, récepteurs de type Toll, lectines, et il ne se tient pas seulement dans le sang mais aussi dans les branchies et la glande digestive. Deux populations de cellules sanguines le portent : de grands granulocytes à noyau en U, de 11,6 micromètres, à 1,2 près, qui assurent jusqu'à 56 pour cent de la capture des particules et la production des espèces réactives de l'oxygène, et de petits granulocytes de 8,1 micromètres, à 0,7 près, dont le noyau occupe presque toute la cellule. Après injection de parois bactériennes, le nombre de cellules circulantes augmente significativement en 4 heures et commence à retomber à 24 ; et une hausse plus faible mais significative s'observe aussi chez les témoins simplement injectés et prélevés, ce qui dit quelque chose de sa sensibilité à la manipulation. La protéine identifiée dans son plasma par analyse protéomique est l'hémocyanine.

Gestal C, Castellanos-Martínez S (2015), *Fish Shellfish Immunol* 46(1):120-130. doi.org/10.1016/j.fsi.2015.05.005 ; Gestal C et al. (2025), *Front Immunol* 16:1543587. doi.org/10.3389/fimmu.2025.1543587 ; Castellanos-Martínez S, Prado-Alvarez M, Lobo-da-Cunha A, Azevedo C, Gestal C (2014), *Dev Comp Immunol* 44(1):50-58. doi.org/10.1016/j.dci.2013.11.013 ; Locatello L, Fiorito G, Finos L, Rasotto MB (2013), *Physiol Behav* 122:93-99. doi.org/10.1016/j.physbeh.2013.08.029 ; Castellanos-Martínez S, Diz AP, Álvarez-Chaver P, Gestal C (2014), *J Proteomics* 105:151-163. doi.org/10.1016/j.jprot.2013.12.008

ÉTABLI

Sa fenêtre thermique se déplace avec ce qu'il a connu. Chez de jeunes *Octopus maya* de 0,38 à 0,78 gramme, acclimatés 20 jours, la température préférée est de 23,4 degrés. Le maximum critique monte de 31,8 degrés, à 1,2 près, pour une acclimatation à 18 degrés, à 36,5 degrés, à 1,0 près, pour une acclimatation à 30 ; le minimum critique monte lui aussi, de 11,6 à 19,0 degrés. Le critère retenu pour le maximum est la libération d'encre, et pour le minimum l'enroulement des bras. Le polygone de tolérance, sur la plage de 18 à 30 degrés, couvre une aire de 210,0 degrés carrés, et le facteur de variation du métabolisme pour 10 degrés va de 1,71 entre 22 et 26 degrés à 3,03 entre 26 et 30.

Noyola J, Caamal-Monsreal C, Díaz F, Re D, Sánchez A, Rosas C (2013), *J Therm Biol* 38(1):14-19.
doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.09.001

ÉTABLI

Et trois degrés de plus suffisent à changer une génération. Chez *Octopus vulgaris*, le développement embryonnaire passe de 38 jours à 18 degrés à 25 jours à 21 degrés, soit 13 jours de moins ; la survie baisse d'environ 29,9 pour cent ; et la proportion de larves prématurées passe de 0 à 17,8 pour cent. Les marqueurs de stress cellulaire suivent, protéines de choc thermique, enzyme de détoxification et produit de peroxydation des lipides tous significativement élevés. Chez *Octopus maya* sauvage, au-dessus de 27 degrés, les indicateurs d'immunocompétence baissent, et en dessous ils remontent. Et les projections de niche thermique, établies à partir des optimums embryonnaires, donnent une aire disponible qui se restreint pour certaines espèces et s'élargit pour d'autres, avec un horizon où même la plus tolérante des trois serait affectée.

Repolho T et al. (2014), *J Comp Physiol B* 184(1):55-64. doi.org/10.1007/s00360-013-0783-y ; Angeles-Gonzalez LE et al. (2025), *Ecol Evol* 15(3):e70805. doi.org/10.1002/ece3.70805 ; Ángeles-González LE, Lima FD, Caamal-Monsreal C, Díaz F, Rosas C (2020), *J Therm Biol* 94:102753. doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102753

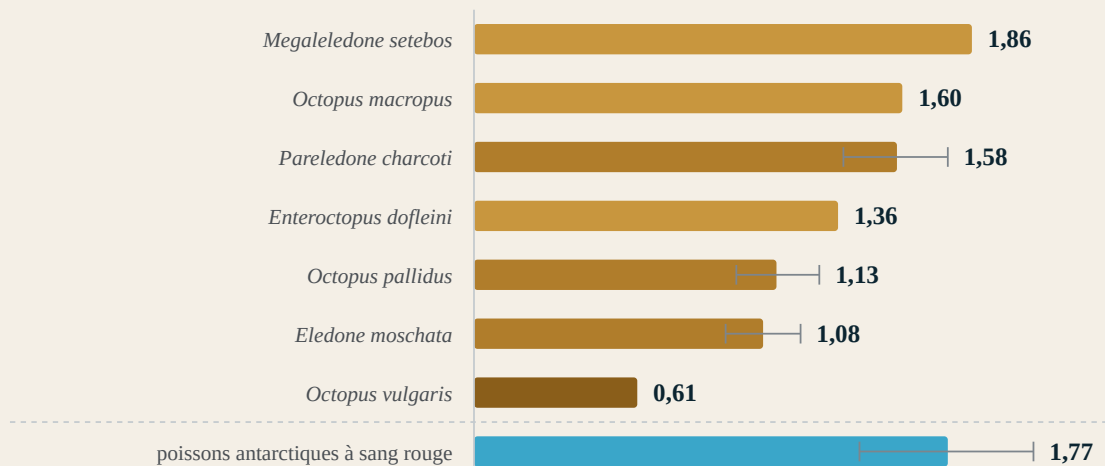
LECTURE

Voilà donc le trait que mon principe ne couvre pas. Ce sang n'est pas une souplesse, et ce n'est pas un noyau gardé. C'est un héritage de mollusque, une molécule au cuivre que la lignée traîne depuis avant la coquille perdue, et dont la sélection n'a pu retoucher que la surface. Tout ce que nous avons vu jusqu'ici est reconfigurable. Celui-là ne l'est pas. Il décide de la limite froide de l'animal, il le laisse à la merci du pH de l'eau, et c'est contre lui que le reste de la machine travaille : trois cœurs plutôt qu'un, une extraction branchiale maintenue à l'effort, une peau qui respire, une pompe qui compense par la force quand l'oxygène manque. Un corps distribué autour d'une pièce qui, elle, ne se distribue pas.

PLANCHE 5

CE QUE LE SANG PEUT PORTER

capacité de transport d'oxygène, en millimoles par litre



Les valeurs à intervalle sont mesurées dans l'étude. Celle d'*Octopus vulgaris* est reprise d'un travail tiers.

Fig. 5. Ce que le sang peut porter : capacité de transport d'oxygène, espèce par espèce, en millimoles par litre.

8. LE GÈNE, L'HÉRÉDITÉ QU'ON RETOUCHE

ÉTABLI

Entre le gène et la protéine, l'ARN messager, qui peut être recodé. Chez l'humain, environ 3 pour cent des messagers portent un site recodé, et moins de 1 pour cent des événements d'édition changent un acide aminé. Chez les céphalopodes coléoïdes, dans les tissus nerveux, c'est 11 à 13 pour cent des événements qui changent un acide aminé. Le recodage y atteint 54 287 à 86 230 sites dans 6 688 à 8 537 cadres de lecture, des ordres de grandeur au-dessus de toute autre espèce. Les auteurs lisent cela comme un compromis : là où le transcriptome gagne en plasticité, le génome perd en liberté, les régions qui entourent les sites d'édition devant rester stables.

Liscovitch-Brauer N et al. (2017), *Cell* 169(2):191-202. doi.org/10.1016/j.cell.2017.03.025

3 %

des messagers humains portent un site recodé

54 287 à 86 230

sites de recodage chez les coléoïdes

ÉTABLI

Chez le calmar *Doryteuthis pealeii*, 57 108 sites de recodage ont été identifiés dans le système nerveux, touchant la majorité des protéines étudiées. Le recodage y dépend du tissu et se concentre dans les gènes à fonction neuronale et cytosquelettique.

Alon S, Garrett SC, Levanon EY, Olson S, Graveley BR, Rosenthal JJC, Eisenberg E (2015), *eLife* 4:e05198. doi.org/10.7554/eLife.05198

ÉTABLI

Le poulpe s'adapte sans muter : un poulpe antarctique et un poulpe tempéré ont des gènes quasi identiques pour un canal potassium, mais des ARN édités différemment, et l'édition répond à la température.

Garrett S, Rosenthal JJC (2012), *Science* 335(6070):848-851. doi.org/10.1126/science.1212795

ÉTABLI

Un dispositif de plus vient d'être décrit, et il se branche sur le précédent. Le ribosome du poulpe porte dans son ARN ribosomique central une rupture structurale unique parmi les animaux. Ce site de rupture améliore la fidélité de traduction et réduit les erreurs de codage, au point que le même effet s'obtient en le greffant dans des ribosomes bactériens très éloignés. Les auteurs proposent que cette fidélité élevée soutienne la stabilité du protéome malgré l'édition massive de l'ARN, et notent que l'adaptation est apparue chez des poulpes récents, à système nerveux étendu.

Mitra R et al. (2026), *Curr Biol* 36(16):4059-4068. doi.org/10.1016/j.cub.2026.07.008

LECTURE

C'est le même geste que l'œil qui déduit sa couleur, porté à l'hérédité : réécrire au lieu d'obéir. Adaptation sans mutation.

ÉTABLI

Le génome, séquencé chez *Octopus bimaculoides*, fait environ 2,7 gigabases pour 33 638 gènes codants. Il est vaste mais sans duplication complète, aucune trace des duplications de génome entier qui avaient été supposées, et un seul complément de gènes Hox. Deux familles explosent : les protocadhérines, 168 gènes multi-exoniques contre 17 à 25 chez la patelle et l'huître, et les éléments répétés, près de 45 pour cent du génome assemblé, avec deux bouffées d'activité des transposons il y a environ 25 et 56 millions d'années.

Albertin CB et al. (2015), *Nature* 524(7564):220-224. doi.org/10.1038/nature14668

2,7 Gb

la taille du génome, pour 33 638 gènes
codants

168

protocadhérines, contre 17 à 25 chez la
patelle et l'huître

45 %

du génome assemblé en éléments
répétés

LECTURE

Rigidité du support, souplesse de l'usage. Ce qui doit durer se fige, ce qui doit s'adapter reste mou.

9. NAÎTRE, GRANDIR, FINIR

On raconte la mort de la femelle, jamais le reste. Or la mort de cet animal ne se lit pas sans la durée qu'elle termine.

ÉTABLI

Cette durée est courte. *Octopus vulgaris* vit de 12 à 20 mois selon une étude de population, de 11,5 à 24 mois selon une revue. La maturité arrive à des tailles très différentes selon le sexe et la profondeur : chez les femelles pêchées par moins de 50 mètres de fond, la moitié sont mûres à 1 229,8 grammes et 11,8 centimètres de manteau, et par plus de 50 mètres à 485,1 grammes et 8,2 centimètres ; chez les mâles, à 101,5 grammes et 4,5 centimètres. *Octopus bimaculoides* vit environ 1,5 an, *Octopus maya* environ 300 jours.

Zaragoza N, Valls M, Guijarro B, Serrat A, Ordines F, Quetglas A (2026), *Fishes* 11(8):463. doi.org/10.3390/fishes11080463 ; Vidal EAG, Shea EK (2023), *Front Mar Sci* 10:1162735. doi.org/10.3389/fmars.2023.1162735 ; Grasse B et al. (2021), *Front Mar Sci* 8:753483. doi.org/10.3389/fmars.2021.753483

ÉTABLI

Le nombre d'œufs est de l'ordre de la centaine de milliers. Chez *Octopus vulgaris*, le comptage des ovocytes donne de 74 985 à 291 759 par femelle, avec une moyenne de 166 046, à 71 391 près, soit de 70 à 224 ovocytes par gramme de poids éviscéré. Les ovocytes mesurent de 0,6 à 3,9 millimètres, le gros du lot entre 1,2 et 2,4.

Zaragoza N et al. (2026), *Fishes* 11(8):463. doi.org/10.3390/fishes11080463

ÉTABLI, ET CETTE DONNÉE EST LA MEILLEURE DU DOSSIER

Une femelle sauvage a été suivie en plongée dans son abri pendant tout son cycle, avec un enregistreur de température posé sur place. Sa couvaison a duré 128 jours. Elle a pondu sur 35 jours, en 160 cordons, pour un total estimé entre 139 040 et 241 760 œufs, moyenne 190 400. Les éclosions se sont étalées sur 43 jours, et le développement de chaque embryon a pris de 85 à 128 jours selon sa position dans le cordon, la température de l'abri et la date de ponte, l'eau allant de 12,9 à 19,3 degrés. Et pendant ces éclosions, elle ouvrait et refermait une petite fenêtre dans le mur de pierres dont elle avait obstrué l'entrée, pour laisser sortir les jeunes. 280 minutes de vidéo.

Garci ME, Hernández-Urcera J, Gilcoto M, Fernández-Gago R, González ÁF, Guerra Á (2016), *J Mar Biol Assoc UK* 96(6):1341-1346. doi.org/10.1017/S0025315415001800

190 400

œufs, pour une femelle sauvage suivie
en plongée

160

cordons, pondus sur 35 jours

128_j

de couvaison, et 43 jours d'éclosions

ÉTABLI

Et il existe deux façons de faire un poulpe, qui s'opposent terme à terme. D'un côté beaucoup de petits œufs et une enfance en pleine eau : *Octopus vulgaris* pond de 100 000 à 500 000 œufs et ses jeunes éclosent à 1 ou 2 millimètres de manteau. De l'autre peu de gros œufs et une naissance déjà adulte en miniature : *Octopus maya* pond des œufs de 11 à 17 millimètres pour des jeunes de 7,0 millimètres de manteau ; *Octopus californicus* pond 200 œufs de 2,02 centimètres de long, qu'elle couve jusqu'à 10 mois à 8 ou 10 degrés, et dont les jeunes sortent à 1,09 centimètre de manteau, soit 10 fois la taille d'une larve de poulpe commun ; *Graneledone boreopacifica*, dans l'abysse, pond de 155 à 165 œufs dont les capsules atteignent 3,3 centimètres sur 1,6, et ses jeunes, de 23 à 30 millimètres de manteau pour 55 millimètres de longueur totale, sont décrits comme les plus grands et les plus avancés connus chez un céphalopode coléoïde. Et la différence se voit au premier jour, dans le nombre de ventouses : 3 par bras chez la larve de poulpe commun, environ 60 sur deux rangs chez le jeune *Octopus californicus*. Plus l'eau est froide, moins il y a d'œufs et plus ils sont gros.

Vidal EAG, Shea EK (2023), *Front Mar Sci* 10:1162735. doi.org/10.3389/fmars.2023.1162735 ; Khen A et al. (2022), *Ecol Evol* 12(11):e9481. doi.org/10.1002/ece3.9481 ; Robison B, Seibel B, Drazen J (2014), *PLoS ONE* 9(7):e103437. doi.org/10.1371/journal.pone.0103437 ; Iglesias J, Otero J, Moxica C et al. (2004), *Aquacult Int* 12(4):481-487. doi.org/10.1023/B:AQUI.0000042142.88449.bc

ÉTABLI

Chez les espèces à petits œufs, la vie commence en pleine eau et le poulpe n'est pas encore un poulpe. La phase planctonique dure 40 jours à 22,5 degrés chez *Octopus vulgaris*, de 40 à 60 jours en élevage, environ 45 à 18 ou 19 degrés ; 33 jours à 24,7 degrés chez *Octopus sinensis* ; de 20 à 25 jours à 30 degrés chez *Amphioctopus aegina*. Elle se raccourcit quand l'eau se réchauffe. L'installation sur le fond n'est pas un instant mais un passage en trois temps, entre les 45e et 90e jours, avec une fuite de la lumière qui s'installe et une recherche d'abri. Et la forme change pendant ce passage : le rapport entre la longueur du manteau et la longueur totale tombe de 80 pour cent à environ 60 pendant la phase planctonique, puis de 55 à 48 pendant l'installation. L'animal s'allonge, les bras prennent le dessus sur le sac. Il s'installe à 6,3 ou 8,2 millimètres de manteau et 70 à 150 milligrammes, avec de 25 à 35 ventouses par bras.

Iglesias J et al. (2004), *Aquacult Int* 12(4):481-487. doi.org/10.1023/B:AQUI.0000042142.88449.bc ; Vidal EAG, Shea EK (2023), *Front Mar Sci* 10:1162735. doi.org/10.3389/fmars.2023.1162735 ; Roura Á, Castro-Bugallo A, Martínez-Pérez M (2023), *Mar Biol* 170:41. doi.org/10.1007/s00227-023-04188-2

À SOUMETTRE

Combien en survivent ? Je ne donne aucun chiffre. La survie de 31,5 pour cent au 40e jour qu'on trouve dans la littérature est une donnée d'élevage, à 22,5 degrés et salinité contrôlée, et la présenter comme une mortalité naturelle serait une faute. Je n'ai trouvé aucune estimation en mer.

Iglesias J et al. (2004), *Aquacult Int* 12(4):481-487. doi.org/10.1023/B:AQUI.0000042142.88449.bc

ÉTABLI

Ensuite, il grossit vite et de moins en moins vite. De 9,5 milligrammes de poids sec au moment de l'installation, il passe à 0,5 ou 0,6 kilogramme à 6 mois et 1,4 ou 1,8 kilogramme à 8 mois, à 18 degrés. Soit, en ordre de grandeur, du milligramme au kilo et demi en 8 mois. Mais le taux ralentit sous nos yeux : chez des animaux de 700 grammes à 18,7 degrés, le taux de croissance spécifique est de 1,74 pour cent du poids corporel par jour sur les 28 premiers jours, à 0,22 près, et de 0,88 pour cent sur les 28 suivants, à 0,16 près. La moitié, en un mois. Et son optimum thermique se déplace avec sa taille : 25 degrés pour un animal de 50 à 150 grammes, 15 degrés pour un animal de 200 à 600. Je ne dirai pas que sa croissance est indéterminée, c'est plus fort que ce que les sources soutiennent : elle est décrite comme rapide et non asymptotique sur la durée de vie observée, et chez le poulpe nain *Octopus chierchiae* elle devient asymptotique vers 150 à 200 jours.

Iglesias J et al. (2004), *Aquacult Int* 12(4):481-487. doi.org/10.1023/B:AQUI.0000042142.88449.bc ; Rodríguez-González T, Cerezo Valverde J, García García B (2019), *Fishes* 4(3):47. doi.org/10.3390/fishes4030047 ; Miliou H, Fintikaki M, Kountouris T, Verriopoulos G (2005), *Aquaculture* 249(1-4):245-256. doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.03.038 ; Semmens JM et al. (2004), *Mar Freshw Res* 55(4):367-377. doi.org/10.1071/MF03155 ; Grasse B et al. (2021), *Front Mar Sci* 8:753483. doi.org/10.3389/fmars.2021.753483

9,5 mg

de poids sec au moment de
l'installation sur le fond

1,5 kg

huit mois plus tard

1,74 → 0,88

son taux de croissance en % du poids
par jour, en un mois

ÉTABLI

Et la reproduction, chez l'une des espèces, a été observée de près. Le mâle transfère ses paquets de sperme avec un bras modifié, l'hectocotyle, dont l'extrémité porte deux structures nommées, une ligule en forme de cuiller et un calamus à sa base. Chez *Haplochlæna lunulata*, sur 15 interactions entre mâles et 9 entre mâle et femelle, le mâle ne distingue pas le sexe de son partenaire avant l'acte : il copule avec les deux, et aucun affichage ne précède le contact, dont l'initiation est indépendante du sexe, de la taille et du statut de résident. La différence apparaît après. La durée médiane de copulation est de 160,5 minutes avec une femelle et de 30 secondes avec un mâle. Les paquets de sperme sont libérés dans toutes les copulations avec une femelle, et dans aucune entre mâles. Et la fin n'est pas la même : entre mâles, elle vient passivement, l'initiateur retire son bras ; entre mâle et femelle, c'est toujours la femelle qui y met un terme, après une lutte intense.

Cheng MW, Caldwell RL (2000), *Anim Behav* 60(1):27-33. doi.org/10.1006/anbe.2000.1447

160,5 min

la copulation médiane avec une femelle

30 s

avec un mâle, et aucun spermatophore libéré

ÉTABLI, ET C'EST RÉCENT

Ce bras n'est pas qu'un organe de transfert, c'est aussi un organe de perception. En 2026, un travail combinant la lecture de 13 000 noyaux cellulaires, le criblage de 800 lipides sur 5 récepteurs et la comparaison de 235 récepteurs chez 30 espèces de céphalopodes montre que l'hectocotyle porte une chimioréception tactile, et qu'elle répond à la progestérone. Le bras qui féconde goûte.

Villar PS et al. (2026), *Science* 392(6793):96-101. doi.org/10.1126/science.aec9652

ÉTABLI

Et chez un petit groupe d'espèces, ce bras se détache et continue. L'autotomie de l'hectocotyle est documentée chez les Argonautidea, et non chez *Octopus vulgaris* : il reste vivant et mobile dans la coquille ou la cavité palléale de la femelle, où des signaux chimiotactiques guident son filament vers l'oviducte. On a trouvé jusqu'à 8 hectocotyles dans la coquille d'une seule femelle d'*Argonauta argo*, et 2 dans la cavité palléale d'une *Ocythoe tuberculata*. Chez *Haliphron atlanticus*, le bras hectocotylysé mesure à peu près la longueur totale de l'animal, 220 et 221 millimètres sur les deux spécimens étudiés. Je précise, parce que l'erreur est ancienne et tenace, qu'aucune publication moderne ne décrit un hectocotyle qui nage de façon autonome : l'idée vient de Cuvier, qui avait pris un bras détaché pour un ver parasite et l'avait nommé comme une espèce à part.

Roura A, Bañón R, de Carlos A, Valeiras J, Abad E, Serrano A, Guerra A (2024), *J Molluscan Stud* 90(3):eyae025.

doi.org/10.1093/mollus/eyae025 ; Battaglia P et al. (2021), *Eur Zool J* 88(1):980-986. doi.org/10.1080/24750263.2021.1970260

LECTURE

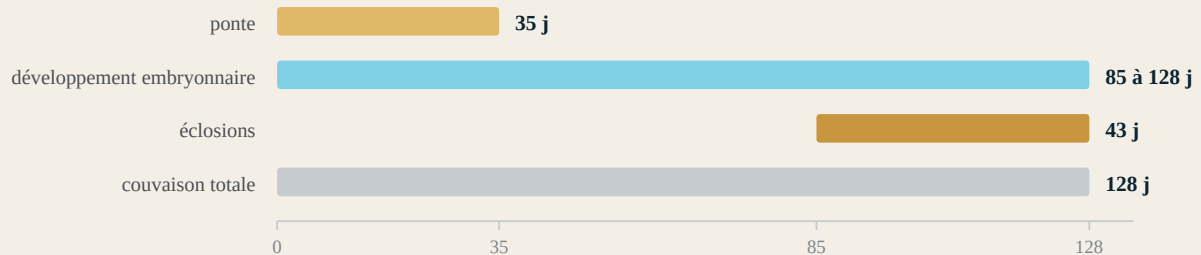
Un an, parfois deux. Une seule reproduction chez la plupart des espèces étudiées. Des centaines de milliers d'œufs chez les unes, deux cents chez les autres. Une enfance en pleine eau où la bête n'a pas encore la forme de la bête. Et une croissance qui, du milligramme au kilo, se fait en moins de temps qu'il n'en faut à un enfant pour apprendre à marcher. Ce corps n'a pas le temps. Ce qu'il sait, il ne le tient pas d'une longue vie.

PLANCHE 6

LE CYCLE

LA PONTE ET LA COUVAISON, EN JOURS

une femelle sauvage suivie en plongée dans son abri



LA VIE DU JEUNE, EN MOIS

Octopus vulgaris, à 18 degrés

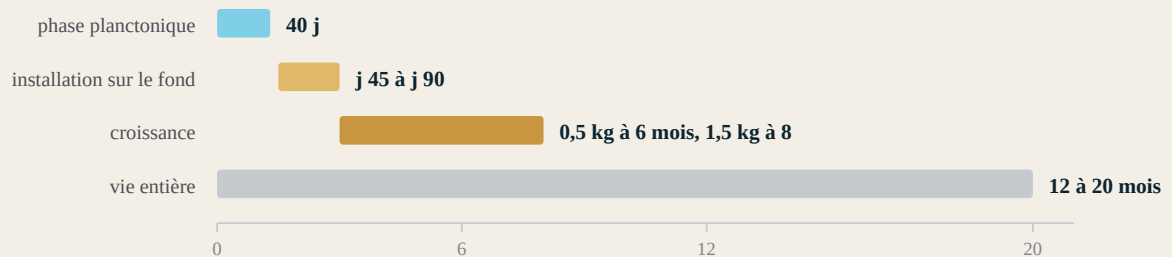


Fig. 6. Le cycle d'*Octopus vulgaris* : la couvaison en jours, la vie du jeune en mois.

10. LE NOYAU DUR, CE QUE LA SOUPLESSE ÉPARGNE

Presque rien n'est fixe : la peau se refait, l'œil recalcule, les bras s'autonomisent, l'ARN se réécrit, le bras repousse. Et pourtant, il reste deux choses centrales et rigides. La première a une fissure, et je la montre.

ÉTABLI

La première est la mort. Chez *Octopus hummelincki*, la femelle pond, couve, réduit sa prise alimentaire et meurt après l'éclosion des jeunes. L'ablation des deux glandes optiques après la ponte fait cesser la couvaison, l'animal se remet à manger, grandit et voit sa durée de vie fortement prolongée. L'auteur avance que les sécrétions des glandes optiques pourraient causer la mort de la plupart des céphalopodes.

Wodinsky J (1977), *Science* 198(4320):948-951. doi.org/10.1126/science.198.4320.948

ÉTABLI

Ces glandes optiques sont l'analogue céphalopode de l'hypophyse des vertébrés, et le signal n'est pas une hormone unique. Quatre familles de voies sont régulées à la hausse ou à la baisse après la reproduction, catécholamines, stéroïdes, insuline et peptides de la prise alimentaire. Les auteurs précisent que ces changements moléculaires ne sont pas des marqueurs génériques de sénescence mais des traits propres aux glandes optiques. Trois voies stéroïdiennes ont depuis été identifiées nommément.

Wang ZY, Ragsdale CW (2018), *J Exp Biol* 221(19):jeb185751. doi.org/10.1242/jeb.185751 ; Wang ZY, Pergande MR, Ragsdale CW, Cologna SM (2022), *Curr Biol* 32(11):2572-2579. doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.043

ÉTABLI

Le circuit était connu avant d'être démonté. Greffer des glandes optiques d'un poulpe à un autre provoque chez le receveur une hypertrophie des gonades et des conduits génitaux, indépendamment du sexe du donneur comme du receveur. Entre ce résultat de 1975 et la cascade moléculaire de 2018 s'intercale une recension du contrôle nerveux de la reproduction chez *Octopus vulgaris*, qui place le lobe olfactif et la glande optique au centre et nomme les neuropeptides en jeu. Et c'est là que la chaîne se referme sur la section 3 de ce document : la glande qui tient le calendrier de la vie siège sur le tractus optique, juste à côté du lobe qui reçoit le nerf de l'organe olfactif.

Wells MJ, Wells J (1975), *J Exp Biol* 62(3):579-588. doi.org/10.1242/jeb.62.3.579 ; Di Cristo C (2013), *Invert Neurosci* 13(1):27-34. doi.org/10.1007/s10158-013-0149-x ; Polese G, Bertapelle C, Di Cosmo A (2016), *Biology Open* 5(5):611-619. doi.org/10.1242/bio.017764

À SOUMETTRE

Prudence : l'ablation annule le programme, mais en conclure que l'animal va mieux serait répéter la vieille faute des lobotomisés qu'on disait apaisés. Un comportement s'arrête, une fonction revient, pas un bien-être. Et l'animal qui ne meurt plus ne se reproduit plus. Ce qu'il devient vraiment reste une question ouverte.

À SOUMETTRE, ET C'EST UNE PRÉCISION D'ESPÈCE QUI COMPTE

La démonstration expérimentale de cette chaîne n'a jamais été faite sur *Octopus vulgaris*. L'ablation est de 1977, sur *Octopus hummelincki* ; la cascade moléculaire est sur *Octopus bimaculoides*. Chez le poulpe commun, on a de la description et de la corrélation, pas d'ablation.

ÉTABLI, ET LES SIGNES ONT ÉTÉ COMPTÉS

Chez *Octopus vulgaris*, sur 9 animaux suivis, 6 élevés en captivité et 3 adultes sauvages, les mâles vivent de 6 à 7 mois et les femelles moins à température égale. Les femelles perdent de 35,4 à 46,8 pour cent de leur poids corporel pendant la couvaison et le déclin. Les deux sexes présentent des plaies qui ne cicatrisent pas et des lésions blanches, et une rétraction de la peau autour des yeux. Chez les mâles, les pointes de bras se nécrosent, à une exception près : l'hectocotyle, qui reste pleinement fonctionnel jusqu'au tout dernier jour. S'y ajoutent une baisse d'appétit, des mouvements désordonnés, et des comportements inhabituels, ponte hors de l'abri, ingestion des œufs, tentatives de copulation entre mâles. Et les deux sexes passent par là : les mâles après l'accouplement, les femelles pendant la couvaison et après l'éclosion. La liste canonique, dressée sur un ensemble d'observations d'aquarium, est celle-là : arrêt de l'alimentation, rétraction de la peau périoculaire, mouvements non coordonnés, activité accrue et sans but, lésions blanches non cicatrisantes. Ce n'est pas une maladie, précisent les auteurs, bien qu'une maladie puisse en être un symptôme.

Roura Á, Castro-Bugallo A, Martínez-Pérez M, Guerra Á (2024), *Appl Anim Behav Sci* 275:106294.

doi.org/10.1016/j.applanim.2024.106294 ; Anderson RC, Wood JB, Byrne RA (2002), *J Appl Anim Welf Sci* 5(4):275-283.

doi.org/10.1207/S15327604JAWS0504_02

35,4 à 46,8 %

du poids corporel perdu pendant la couvaison et le déclin

6 à 7 mois

la vie d'un mâle, dont l'hectocotyle reste fonctionnel jusqu'au dernier jour

ÉTABLI

Chez *Octopus sinensis*, la décroissance a été chiffrée autrement : la prise alimentaire des femelles passe de 7 ou 8 palourdes par jour à 1 ou 2, puis s'arrête ; le jeûne observé dure de 30 à 39 jours ; la motricité se dégrade jusqu'à ce qu'elles ne puissent plus que ramper au fond du bassin. 146 individus de 300 à 600 grammes, suivis jusqu'à 45 jours après la ponte, avec un pic d'expression d'un facteur hormonal dans la glande optique au 30e jour.

Bian L et al. (2022), *Front Mar Sci* 9:874777. doi.org/10.3389/fmars.2022.874777

ÉTABLI

Et en pleine mer, chez une espèce abyssale, la même chose a été vue sur 53 mois. Les signes relevés sont une diminution du volume et de la turgescence du manteau, une perte de texture de la peau, des yeux troubles, une peau qui pend, et une perte de pigmentation sur la face orale des bras. Le manteau, d'abord très texturé et d'un violet pâle, devient presque blanc dès le début de la couvaison. Aucun signe d'alimentation sur toute la période : la femelle repousse les crabes qui approchent et ignore les morceaux de crabe que le bras du robot lui présente. Je dis « yeux troubles » et « rétraction de la peau périoculaire », et non « aveuglement », parce qu'aucune cécité n'a été mesurée.

Robison B, Seibel B, Drazen J (2014), *PLoS ONE* 9(7):e103437. doi.org/10.1371/journal.pone.0103437

DÉBATTU, ET IL NE FAUT PAS FONDRE LES DEUX LECTURES

On écrit souvent que la femelle se mutile, et parfois qu'elle se dévore les bras. Ce sont deux affirmations différentes, et la littérature les sépare. D'un côté, le déclin après reproduction est décrit chez *Octopus bimaculoides* comme comportant des auto-blessures répétées ; chez *Octopus vulgaris*, on mesure des plaies non cicatrisantes chez les deux sexes et une nécrose des pointes de bras chez les mâles. De l'autre côté, une étude dédiée a analysé 161 cas d'un comportement précis, celui d'un poulpe qui mange ses propres bras, chez *Octopus vulgaris*, en le distinguant explicitement de l'autotomie. Sa conclusion est que ce comportement n'est causé ni par la faim ni par le stress, mais qu'il s'agit d'une maladie infectieuse mortelle, avec une incubation d'une à deux semaines et une mort survenant 1 à 2 jours après le début du comportement, l'agent étant soit une substance inconnue soit, plus vraisemblablement selon l'auteur, un virus ou une bactérie agissant sur le système nerveux. Les deux dossiers existent, sur la même espèce, et l'un n'annule pas l'autre : ce qui est mesuré dans la couvaison, ce sont des lésions qui ne guérissent pas, non un animal qui se mange.

Wang ZY, Pergande MR, Ragsdale CW, Cologna SM (2022), *Curr Biol* 32(11):2572-2579. doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.043 ; Roura Á et al. (2024), *Appl Anim Behav Sci* 275:106294. doi.org/10.1016/j.applanim.2024.106294 ; Budelmann BU (1998), *S Afr J Mar Sci* 20(1). doi.org/10.2989/025776198784126502

ÉTABLI

La couvaison peut être très longue. Chez l'espèce abyssale *Graneledone boreopacifica*, une femelle unique, identifiée à ses cicatrices et suivie sur 18 plongées, a couvé 155 à 165 œufs pendant 53 mois, de mai 2007 à septembre 2011, par 1 397 mètres de fond et 2,8 à 3,4 degrés. Les auteurs écrivent que c'est de loin la plus longue période de couvaison d'œufs rapportée pour une espèce animale, et donnent les concurrents : 42 mois chez le requin-lézard, jusqu'à 48 mois chez la salamandre alpestre, 14 mois pour le précédent record chez un poulpe. Aucune couvaison plus longue n'a été documentée depuis. Je précise, parce que la phrase circule mal, que les auteurs ne mesurent pas la durée de vie de cette espèce : ils écrivent que si elle suit la règle générale des octopodes, où la couvaison occupe environ le quart de la vie, alors elle pourrait figurer parmi les céphalopodes les plus longévifs. C'est un conditionnel, et il est d'eux.

Robison B, Seibel B, Drazen J (2014), *PLoS ONE* 9(7):e103437. doi.org/10.1371/journal.pone.0103437

ÉTABLI

Cette durée n'est pas une constante de l'espèce, c'est une fonction de la température. Aux sources hydrothermales abyssales du Davidson Seamount, par 3 200 mètres, la chaleur élève le métabolisme et accélère le développement embryonnaire : la température dans les nids est en moyenne de 5,1 degrés, à 1,3 près sur 26 mesures, contre environ 1,6 degré dans l'eau ambiante, et les temps de couvaison y tombent à environ 1,8 an. Le site rassemble environ 6 000 poulpes sur 2,5 hectares, et 14 pour cent des adultes observés y sont sénescents en toute saison, avec une ventilation descendue sous 3 cycles par minute contre 7 et plus chez les actifs, une couleur plus claire, le manteau en haut et les bras recroquevillés. Au moins deux femelles y sont mortes avant l'éclosion de leur ponte.

Barry JP et al. (2023), *Sci Adv* 9(34):eadg3247. doi.org/10.1126/sciadv.adg3247

53 mois

la plus longue couvaison connue, par 1 397 mètres de fond

1,8 an

la même couvaison aux sources chaudes : une durée, pas une constante

DÉBATTU, ET VOICI LA FISSURE

La mort terminale n'est pas une loi du groupe. *Octopus chierchiae*, poulpe nain du Pacifique, est itéropare : ses femelles pondent plusieurs couvées de gros œufs à développement direct, à 30 à 90 jours d'intervalle. Sur les animaux élevés sur deux générations, 8 femelles ont pondu plusieurs fois, 5 deux fois et 3 trois fois. La survie moyenne est de 128,7 jours pour une génération et 133,3 pour la suivante, environ 14 pour cent des individus dépassent 400 jours, et le record mesuré est de 742 jours. Les mâles mûrissent à 176 jours en moyenne, de 136 à 208, les femelles pondent pour la première fois à 241 jours, de 196 à 299. Ses œufs mesurent environ 6,20 millimètres, elle en pond de 26 à 35 par couvée, l'incubation dure de 40 à 50 jours à 22 ou 24 degrés, et les jeunes sortent à 3,5 millimètres de manteau. Je précise aussitôt la limite de cette fissure : un seul genre de poulpe documente clairement cette itéroparité, et les autres cas de ponte multiple rapportés chez les céphalopodes sont des calmars.

Grasse B et al. (2021), *Front Mar Sci* 8:753483. doi.org/10.3389/fmars.2021.753483 ; Liu B, Song L, Kelkar S, Ramji A, Caldwell R (2023), *PLoS ONE* 18(4):e0265292. doi.org/10.1371/journal.pone.0265292

3

pontes pour une même femelle
d'*Octopus chierchiae*

742 j

le record de longévité mesuré chez cette
espèce

30 à 90 j

entre deux de ses pontes

DÉBATTU, DEUXIÈME CAILLOU CONTRE LA RÈGLE

Et une femelle qui couve ne cesse pas toujours de manger. Une femelle *Octopus californicus*, couvant 200 œufs fécondés par du sperme qu'elle avait stocké au moins un mois, a continué de se nourrir pendant qu'elle s'occupait de sa ponte. Elle est morte à environ 5 mois de couvaison après être sortie de son bassin, et les auteurs écrivent n'avoir remarqué aucun signe de déclin : elle mangeait, se comportait et interagissait normalement. Les embryons ont achevé leur développement sans elle, sous aération forcée, les premiers jeunes sortant au bout d'un mois puis jusqu'à 10 par jour, sur plus de 2,5 mois. À 6 mois, ces juvéniles ne faisaient encore que 1,5 centimètre de manteau quand l'adulte en fait 12 à 14.

Khen A et al. (2022), *Ecol Evol* 12(11):e9481. doi.org/10.1002/ece3.9481

ÉTABLI

La seconde exception est l'ADN lui-même, socle qui bouge lentement, d'autant plus figé que l'ARN, lui, se réécrit beaucoup.

LECTURE

Voici la clef, et elle sort un peu rognée de cette section, ce qui vaut mieux pour elle. Le poulpe assouplit ce qui doit s'adapter, et garde stable ce qui doit durer : le calendrier de sa vie, et le plan de son espèce. On croyait le poulpe sans centre, il en garde deux, discrets et décisifs, la mort et le gène. Mais le premier des deux n'est pas un verrou du groupe : c'est la solution des espèces que nous avons le plus étudiées. Là où une espèce naine pond trois fois et vit deux ans, le noyau dur se desserre. Ce qui reste vrai partout, ce n'est donc pas la mort programmée, c'est le lieu : chez toutes les espèces examinées, le calendrier de la vie est tenu par un petit organe unique, collé au nerf optique, qui lit la lumière.

11. CE QU'IL FAIT DE SON CORPS

ÉTABLI

Il marche sur deux bras. Deux espèces ont été filmées se déplaçant sur deux bras alternés, d'une démarche roulante, et semblant utiliser les six autres pour se dissimuler : *Amphioctopus marginatus* ressemblant alors à une noix de coco qui dérive, *Abdopus aculeatus* à une touffe d'algues. Chaque bras porteur reste au contact du sable plus de la moitié de la foulée, ce qui qualifie le comportement de marche et non de reptation. Les auteurs écrivent que ces animaux semblent se servir des autres bras pour le camouflage : la fonction n'est pas testée.

Huffard CL, Boneka F, Full RJ (2005), *Science* 307(5717):1927. doi.org/10.1126/science.1109616

ÉTABLI, ET CETTE MARCHE VA VITE

Chez *Abdopus aculeatus*, 11 animaux de 11,3 à 62,3 grammes, les quatre modes ont été chronométrés. Le jet atteint 45,3 centimètres par seconde en moyenne, à 19,4 près, avec un maximum de 70,1, soit 1,73 longueur de corps par seconde. La nage par le corps donne 10,8 centimètres par seconde, à 6,4 près. La marche bipède donne 13,1 centimètres par seconde, à 11,5 près, avec un maximum de 19,0, soit 1,34 longueur de corps par seconde : elle va donc aussi vite que la nage. La reptation reste à 7,3 centimètres par seconde, à 2,1 près. Seuls 5 animaux sur 10 ont marché sur deux bras, en 23 observations. Et la vitesse absolue n'est corrélée à la masse corporelle dans aucun des quatre modes.

Huffard CL (2006), *J Exp Biol* 209(19):3697-3707. doi.org/10.1242/jeb.02435

ÉTABLI

Le répertoire est plus large encore, et il s'enchaîne. Chez un *Octopus vulgaris* filmé en défense, l'analyse image par image relève quatre modes dans une seule séquence : un saut propulsé par le jet, un saut non propulsé, une nage arrière par le jet, et une marche bipède qui peut porter l'animal obliquement et pas seulement en arrière.

Amodio P, Josef N, Shashar N, Fiorito G (2021), *Ecol Evol* 11(8):3184-3192. doi.org/10.1002/ece3.7328

ÉTABLI

En pleine mer, au fond, la reptation a été mesurée autrement. Par imagerie en champ lumineux à 3 000 mètres, chez *Muusoctopus robustus*, 3 bras seulement touchent le substrat à un instant donné, à 1 près. La paire dorsale sert surtout à sonder le terrain qui vient, les trois autres paires portent le poids, et les bras ventraux ont des cycles plus courts et un temps de contact proportionnellement plus long que les dorsaux.

Katija K et al. (2025), *Nature* 646(8086):865-871. doi.org/10.1038/s41586-025-09379-z

ÉTABLI, ET C'EST UN PIS-ALLER

La nage par réaction s'accompagne d'un arrêt du cœur, le système veineux ne pouvant plus ramener le sang contre la pression du manteau. La dette d'oxygène que l'animal peut soutenir étant faible, de l'ordre de 22 millilitres d'oxygène par kilogramme, le déplacement par réaction n'est pas possible au-delà de quelques mètres.

Wells MJ, Duthie GG, Houlihan DF, Smith PJS, Wells J (1987), *J Exp Biol* 131(1):175-187. doi.org/10.1242/jeb.131.1.175

À SOUMETTRE

Je n'ai trouvé aucune mesure de la dépense énergétique de chacun de ces modes chez un poulpe, ni aucun chiffre de rendement de la propulsion par jet pour un octopode : les seules valeurs publiées sont celles d'un calmar, et le calmar nage à la nageoire, ce que le poulpe ne fait pas. Je n'ai pas trouvé non plus de mesure du diamètre minimal d'ouverture qu'un poulpe peut franchir, chiffre qui circule partout sans source. Ce qu'on peut poser à la place est anatomique : la seule pièce rigide de ce corps est le bec.

ÉTABLI

Il transporte des objets pour plus tard, et c'est l'argument central de ses observateurs. Au large du nord de Sulawesi et de Bali, sur plus de 500 heures de plongée de jour et de nuit entre 1999 et 2008, plus de 20 individus d'*Amphioctopus marginatus* ont été vus manipuler des demi-coques de noix de coco, les disposer concavité vers le haut, étendre les bras autour et marcher en les tenant, sur des distances allant jusqu'à 20 mètres, en 4 occasions documentées. Les auteurs décrivent cette démarche comme pesante, maladroite et nettement moins efficace que la locomotion libre, et notent qu'elle n'offre aucune protection pendant le trajet. Leur argument est celui-là : la coque est portée pour un usage futur, et non comme partie d'une tâche en cours, ce qui distingue ce comportement des autres manipulations d'objets connues chez les poulpes ; et quand il en transporte deux, il assemble ensuite des pièces séparées pour en faire un abri unique. La réserve est des auteurs eux-mêmes : la collecte et l'usage d'objets chez les animaux forment vraisemblablement un continuum, et les définitions de l'usage d'outil offrent une occasion perpétuelle de débat.

Finn JK, Tregenza T, Norman MD (2009), *Curr Biol* 19(23):R1069-R1070. doi.org/10.1016/j.cub.2009.10.052

500_h

de plongée, de jour et de nuit, entre 1999 et 2008

20_m

la distance sur laquelle une coque est transportée

ÉTABLI

Les juvéniles font la même chose avec ce qu'ils trouvent. Aux îles Cíes, sur 8 plongées en 4 campagnes entre mai 2022 et juin 2023, les 9 juvéniles d'*Octopus vulgaris* rencontrés, de 33 à 42 millimètres de manteau, étaient tous associés à des coquilles de bivalves vides, 6 dans des coquilles de palourdes et les 3 plus grands dans des bucardes épineuses. Dans 5 des 6 cas où la coquille avait ses deux valves, l'ouverture était orientée verticalement. Et 7 des 9 sont restés dedans pendant les photographies, en refermant les valves quand les plongeurs approchaient. Deux ont quitté leur abri en marche bipède puis en jet, après un affichage où deux bras antérieurs enroulés se levaient au-dessus de la tête, l'animal assis sur les six autres.

Hernández-Urcera J, Soule SE, Cabanellas-Reboredo M, González ÁF (2025), *Ecol Evol* 15(5):e71060. doi.org/10.1002/ece3.71060

DÉBATTU

Le mimétisme, lui, est posé puis contesté dans sa propre littérature. En 2001, 9 individus d'un poulpe à longs bras alors inconnu de la science ont été observés en Indonésie sortant en pleine journée sur le sable, à la vue de prédateurs de pleine eau, et déployant un répertoire de postures dont plusieurs sont décrites par les auteurs comme imitant clairement des animaux venimeux présents au même endroit ; ils suggèrent en outre que l'animal choisit la forme d'imitation selon la menace. L'espèce ne sera nommée qu'en 2005. Neuf ans plus tard, une autre équipe, travaillant sur *Macrotritopus defilippi* qui imite la nage d'un turbot dans les Caraïbes, écrit qu'il est impossible d'invoquer le mimétisme au sens classique, puisque ni l'une ni l'autre espèce de poisson plat n'est venimeuse, et que les prédateurs susceptibles de s'attaquer aux trois poulpes imitateurs connus sont inconnus. Leur observation reste nette : l'animal n'imité le poisson plat que pendant la nage, quand le mouvement trahirait son camouflage, et il épouse les rides du fond comme le fait le poisson, au lieu de garder une altitude constante. 5 sites caribéens, 51 heures de plongée pour une seule rencontre, 21 séquences de nage filmées.

Norman MD, Finn J, Tregenza T (2001), *Proc R Soc B* 268(1478):1755-1758. doi.org/10.1098/rspb.2001.1708 ; Hanlon RT, Watson AC, Barbosa A (2010), *Biol Bull* 218(1):15-24. doi.org/10.1086/BBLv218n1p15

11.1 Chasser, seul et avec d'autres

ÉTABLI

Sa chasse est aveugle et procède par essais. Chez *Octopus cyanea*, sur un atoll de Polynésie française, la recherche est tactile et spéculative : l'animal bondit sur un objet prometteur en étalant la membrane qui relie ses bras, ou fouille profondément les crevasses avec ses longs bras, selon le substrat, en avançant par arrêts et reprises. Sur 6 jours d'observation continue en journée et 16 sorties, il parcourt en moyenne 81 mètres par sortie, jusqu'à 129, pendant 118 minutes en moyenne et jusqu'à 6 heures, traversant jusqu'à 5 types de substrats, et consacrant 28 pour cent des heures de jour à cette quête. 5 espèces de petits poissons le suivent pendant qu'il chasse.

Forsythe JW, Hanlon RT (1997), *J Exp Mar Biol Ecol* 209(1-2):15-31. doi.org/10.1016/S0022-0981(96)00057-3

ÉTABLI, ET C'EST LE RÉSULTAT LE PLUS INATTENDU DU DOSSIER

Ces poissons ne le suivent pas, ils chassent avec lui, et la décision est partagée. Sur environ 120 heures de plongée en mer Rouge, 13 groupes de chasse mixtes ont été reconstruits en trois dimensions, avec les identités maintenues pour 13 poulpes et 68 poissons de cinq espèces. Les groupes comptent de 2 à 10 individus, 5,72 en moyenne, et toujours un seul poulpe. L'analyse de l'influence sociale, significative à moins de 0,0001, répartit la décision sur deux axes : les poissons, et surtout les mulets-rougets, déterminent où le groupe va, c'est eux qui explorent ; le poulpe, lui, décide si et quand le groupe bouge. Il est l'ancre du centre de masse du groupe, l'individu le plus dominant, et le seul à exercer un contrôle direct sur ses partenaires. Et son efficacité change selon qui l'accompagne : seul, il fait 7,64 bonds par 100 secondes, à 0,40 près, d'une durée de 4,61 secondes ; accompagné d'un mérou à pointes noires, 4,67 bonds de 7,41 secondes, sans gain mesurable ; accompagné d'un mullet-rouget bleu, 2,36 bonds seulement, mais de 13,82 secondes chacun, à 1,18 près. Moins d'un tiers de la fréquence, plus de trois fois la durée. Sur le terrain, en plaçant des structures appâtées, les auteurs ont montré que le poulpe bondit dans environ 95 pour cent des cas sur une structure qu'un poisson a déjà attaquée, sur 113 essais. Les auteurs écrivent que ces animaux montrent les marques d'une compétence et d'une cognition sociales entre espèces, et le mot est bien « marques », un faisceau d'indices et non une démonstration.

Sampaio E, Sridhar VH, Francisco FA, Nagy M, Sacchi A, Strandburg-Peshkin A, Nührenberg P, Rosa R, Couzin ID, Gingins S (2024), *Nat Ecol Evol* 8(11):2072-2084. doi.org/10.1038/s41559-024-02525-2

7,64 → 2,36

ses bonds par 100 secondes, seul puis
accompagné d'un mullet-rouget

4,61 → 13,82_s

et leur durée

95%

des bonds sur une structure qu'un
poisson a déjà attaquée

DÉBATTU

Et il frappe ses partenaires. Huit événements ont été enregistrés, sur plusieurs poulpes et deux sites, où un *Octopus cyanea* déplace un poisson qui chasse avec lui par un mouvement explosif d'un bras dirigé vers lui. Les auteurs proposent deux lectures qu'ils ne départagent pas : soit un geste à bénéfice immédiat, l'animal écartant le poisson pour accéder à la proie ; soit une sanction à bénéfice différé, puisque certains coups ne sont suivis d'aucune prise. Ils écrivent qu'il faudrait suivre soigneusement les interactions antérieures et postérieures entre le poulpe et le poisson visé pour trancher. Huit événements : je pose le fait et les deux lectures, pas une conclusion.

Sampaio E, Seco MC, Rosa R, Gingins S (2021), *Ecology* 102(3):e03266. doi.org/10.1002/ecy.3266

LECTURE

Un animal qui chasse seul, à l'aveugle, en bondissant sur ce qui pourrait être une proie. Et quand d'autres espèces s'y joignent, ce n'est pas lui qui explore : il laisse les poissons dire où, et il garde pour lui de dire si et quand. Celui dont le corps est le plus distribué du groupe est celui qui, dans le groupe, tient la décision la moins divisible.

ÉTABLI

Le poulpe est caractérisé dans la littérature comme majoritairement asocial et solitaire. Les auteurs qui l'écrivent ajoutent eux-mêmes que cette vue familière affronte une liste croissante d'exceptions, et que des mécanismes neuraux du comportement social existent chez le poulpe mais se trouvent supprimés hors de la période reproductive.

Edsinger E, Dölen G (2018), *Curr Biol* 28(19):3136-3142. doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.061

ÉTABLI

Un répertoire de signaux existe, et il est systématique. Chez *Octopus tetricus* observé en milieu naturel, des affichages visibles sont produits pendant les interactions agonistiques et ils sont corrélés à l'issue de ces interactions : lorsqu'un poulpe sombre qui approche est rencontré par une couleur sombre, l'interaction dégénère plus souvent en corps à corps, lorsqu'il est rencontré par une couleur pâle, c'est le pâle qui se retire. Les auteurs écrivent que c'est la première documentation d'un usage systématique de signaux dans les interactions agonistiques entre poulpes.

Scheel D, Godfrey-Smith P, Lawrence M (2016), *Curr Biol* 26(3):377-382. doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.033

ÉTABLI

Des matériaux sont projetés, et une partie des jets atteint d'autres individus, certains paraissant les viser. Les auteurs notent que jeter sur d'autres individus de la même population est une forme rare d'usage de projectile chez les non-humains, observée auparavant seulement chez certains mammifères sociaux.

Godfrey-Smith P, Scheel D, Chancellor S, Linquist S, Lawrence M (2022), *PLOS ONE* 17(11):e0276482. doi.org/10.1371/journal.pone.0276482

ÉTABLI

Des agrégations existent, à deux échelles. En eau peu profonde, deux sites de Jervis Bay sont occupés de façon durable à haute densité par *Octopus tetricus*, avec des tanières parfois distantes de 20 centimètres. Au fond du Pacifique, près d'un volcan éteint, des milliers de poulpes migrent vers des sources hydrothermales pour s'accoupler, pondre et mourir, et la cartographie en donne 6 000 sur 2,5 hectares, ce que les auteurs qualifient de plus grande agrégation de poulpes connue sur Terre.

Godfrey-Smith P, Lawrence M (2012), *Mar Freshw Behav Physiol* 45(4):261-268. doi.org/10.1080/10236244.2012.727617 ; Scheel D et al. (2017), *Mar Freshw Behav Physiol* 50(4):285-291. doi.org/10.1080/10236244.2017.1369851 ; Barry JP et al. (2023), *Sci Adv* 9(34):eadg3247. doi.org/10.1126/sciadv.adg3247

6 000

poulpes sur 2,5 hectares, au fond du Pacifique, près d'un volcan éteint

ÉTABLI

Et la même équipe pose le contrepoids. L'agrégation des tanières y est décrite comme une conséquence non intentionnelle de la disponibilité de la nourriture et du risque de prédation. Les auteurs écrivent que la description du site comme une cité conçue par des poulpes n'est pas exacte, que chaque poulpe qui construit une tanière le fait individuellement, qu'il n'y a ni travail d'équipe ni action collective pour autant qu'ils sachent, et qu'ils n'ont jamais trouvé deux poulpes cohabitant dans une même tanière.

Scheel D, Godfrey-Smith P, Linquist S, Chancellor S, Hing M, Lawrence M (2018), *Commun Integr Biol* 11(1):e1395994. doi.org/10.1080/19420889.2017.1395994

ÉTABLI, UN RÉSULTAT NÉGATIF

Aucune transmission culturelle n'est documentée chez les céphalopodes. L'interrogation des bases bibliographiques sur l'apprentissage social et la transmission culturelle chez les céphalopodes ne ramène rien. Une évaluation de 2026 sur la sentience des céphalopodes note d'ailleurs que, lorsqu'un taxon ne satisfait pas un critère, c'est invariablement faute de preuves suffisantes et non parce qu'il est établi que le critère n'est pas rempli.

Schnell AK, Browning H, Crump A, Burn CC, Birch J (2026), *Biol Rev* 101(3):1311-1333. doi.org/10.1002/brv.70125

LECTURE

Je pose ces cailloux côte à côte et je ne force pas le pas. Solitaire, oui, au sens où il vit et chasse seul et où il ne coopère pas. Asocial, non : il dispose d'un répertoire de signaux qu'il adresse à ses semblables, et dont l'issue dépend. Les deux faits viennent des mêmes équipes, et ce sont elles qui ont posé l'un et retenu l'autre.

DÉBATTU

A-t-il une personnalité au sens où on l'entend chez les vertébrés ? Sur 73 jeunes *Octopus bimaculoides* observés en troisième semaine de vie, quatre dimensions se dégagent d'une analyse en composantes principales, engagement actif, éveil, agression et évitement, expliquant 53 pour cent de la variance. Mais le résultat qui compte est le suivant : sur 37 individus réévalués à 3 moments des 9 premières semaines, le niveau d'expression des traits change significativement pour l'ensemble du groupe entre la troisième et la sixième semaine. Les dimensions se mesurent, leur stabilité dans le temps n'est pas acquise. Et dans l'étude de mémoire citée plus haut, les auteurs relèvent une forte variabilité non seulement entre individus mais à l'intérieur de chaque individu au cours de l'entraînement.

Sinn DL, Perrin NA, Mather JA, Anderson RC (2001), *J Comp Psychol* 115(4):351-364. doi.org/10.1037/0735-7036.115.4.351 ; Poncet L, Desnoux C, Bellanger C, Jozet-Alves C (2022), *J Exp Biol* 225(19):jeb244234. doi.org/10.1242/jeb.244234

12. LE RECUL, UNE AUTRE RÉPONSE

ÉTABLI

Reprenons la lignée dans le bon ordre, parce que l'image d'une marche vers la souplesse est plus simple que les faits. Les céphalopodes apparaissent au Cambrien, il y a environ 530 millions d'années, à partir d'un mollusque dont la coquille conique externe devient un appareil de flottabilité cloisonné. Nautiloïdes et coléoïdes divergent au Paléozoïque moyen, il y a environ 416 millions d'années, et les datations génomiques placent cette séparation à 422,6 millions d'années, avec une horloge moléculaire de l'hémocyanine qui donne 415 ; les coléoïdes modernes, eux, divergent au Trias inférieur, il y a 236 millions d'années. Et voici la précision qui compte : l'internalisation de la coquille apparaît comme un événement évolutif unique, mais la perte d'une coquille minéralisée s'est produite plusieurs fois, dans des lignées coléoïdes distinctes. Ce que nous avons sous les yeux n'est donc pas une échelle, c'est un ensemble d'états actuels. Le nautilite porte une coquille externe de plus de 30 chambres, la seiche un os calcifié, le calmar une lame de chitine, et les octopodes des vestiges.

Kröger B, Vinther J, Fuchs D (2011), *BioEssays* 33(8):602-613. doi.org/10.1002/bies.201100001 ; Zhang Y et al. (2021), *Nat Ecol Evol* 5(7):927-938. doi.org/10.1038/s41559-021-01448-6

422,6 Ma

la séparation entre le nautilite et les coléoïdes

236 Ma

celle des coléoïdes modernes entre eux

ÉTABLI

Et le poulpe n'a pas tout perdu, ni de la même façon selon qui l'on regarde. Les octopodes actuels conservent un vestige de la lame coquillière ancestrale, et il prend deux formes : des supports de nageoire chez les cirrès, ces poulpes des grands fonds qui nagent avec deux ailes, et de simples stylets chez les incirrès, dont fait partie le poulpe commun. Dire que le poulpe n'a plus que deux stylets ne vaut donc que pour les incirrès.

Whalen CD, Landman NH (2022), *Nat Commun* 13:1107. doi.org/10.1038/s41467-022-28333-5 ; Napoleão P, Sousa Reis C, Alves LC, Pinheiro T (2005), *Nucl Instrum Methods Phys Res B* 231(1-4):345-349. doi.org/10.1016/j.nimb.2005.01.081

DÉBATTU

Et ces deux groupes ne se succèdent pas. Une phylogénie établie sur 20 spécimens, 18 espèces, 13 genres et les 5 familles présumées de cirrès contre 6 familles d'incirrès les donne comme deux groupes frères, réciproquement monophylétiques : aucun n'est l'ancêtre de l'autre, ils ont le même âge. Mais la polarité des caractères, elle, va dans l'autre sens que la lecture intuitive : les nageoires, les cirres et la coquille interne robuste des cirrès sont traités dans la littérature comme des conditions ancestrales retenues, et une description de 2025 qualifie encore ce groupe de taxon primitif. Je pose donc la topologie, qui est solide, et non une direction.

Taite M et al. (2023), *Mol Phylogenet Evol* 182:107729. doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107729 ; Tang Y, Zheng X, Zhang J (2025), *Org Divers Evol* 25(2):269-285. doi.org/10.1007/s13127-025-00678-x

LECTURE

Ce que je lis dans cette lignée n'est donc pas une montée vers la souplesse, c'est une gamme. Un groupe qui a internalisé sa coquille une fois, et qui a ensuite cessé de la minéraliser plusieurs fois, séparément. Contre l'idée d'une évolution qui ne ferait qu'accumuler, en voici une qui, par endroits, allège, et plusieurs fois de suite.

DÉBATTU

Dans ses gènes : le poulpe et nous partageons un ancêtre très lointain, plusieurs centaines de millions d'années. On observe des échos moléculaires, une expansion des transposons dans les zones de mémoire et une expansion des microARN dont l'autre grande floraison connue est chez les vertébrés. Les auteurs de la première sont eux-mêmes prudents et écrivent qu'ils spéculent qu'un processus évolutif convergent impliquant l'activité des rétrotransposons dans le cerveau a pu être important. Convergence, ou héritage ancien commun ? Je ne tranche pas.

Petrosino G et al. (2022), BMC Biol 20(1):116. doi.org/10.1186/s12915-022-01303-5 ; Zolotarov G et al. (2022), Sci Adv 8(47):eadd9938. doi.org/10.1126/sciadv.add9938

DÉBATTU, ET IL Y A UNE TROISIÈME PORTE

L'alternative n'est pas seulement entre convergence et héritage. Une revue de 2026 rappelle que les éléments transposables sont aussi regardés comme des parasites génomiques à effet net défavorable, et montre que les données disponibles sont compatibles à la fois avec une lecture bénéfique pour l'organisme et avec une lecture d'ADN égoïste. Elle propose un critère pour trancher : on ne peut inférer une fonction bénéfique que si les niveaux d'expression des transposons s'écartent de ce que prédit le degré de recouvrement de niche avec les cellules germinales.

Linquist S, Elliott TA, Kremer SC, Gregory TR, Saylor B, Cottenie K (2026), BioEssays 48(3):e70124. doi.org/10.1002/bies.70124

DÉBATTU, ET LA QUESTION NE SE POSE PLUS EN BLOC

L'atlas cellulaire du système visuel d'un calmar porte les deux réponses dans un même jeu de données : des duplications de gènes propres aux céphalopodes auraient contribué à la diversification des types cellulaires, et par ailleurs deux types de photorécepteurs et deux populations de neurones pourraient avoir été présents dès l'œil de l'ancêtre bilatérien. La bonne forme de la question, en 2026, est donc trait par trait.

Gavriouchkina D et al. (2025), Nat Ecol Evol 9(7):1245-1262. doi.org/10.1038/s41559-025-02720-9

LECTURE

Que ce soit l'un ou l'autre, cela suggère que les voies vers une cognition complexe ne sont peut-être pas infinies.

ÉTABLI, UN DERNIER CAILLOU

Et il reste, dans ce groupe, une exception qui nous concerne. Parmi tous les céphalopodes dont le génome a été séquencé, le poulpe Dumbo est le seul à conserver, au site critique de son canal sodique, la méthionine qui rend sensible à la tétrodotoxine. Comme nous.

Whitelaw BL et al. (2020), *GigaScience* 9(11):giaa120. doi.org/10.1093/gigascience/giaa120

LECTURE, LA SYNTHÈSE

Le poulpe est une réponse, autre que la nôtre, à une question que tout corps doit résoudre : où loger l'esprit ? Ni au-dessus ni en dessous, à côté. Et ce que cette réponse permet, elle ne le permet pas ailleurs. Un être qui règle tout dans l'instant ne construit pas dans la durée. Là où notre centralisation va avec une mémoire collective, une école, un outil transmis, la sienne va avec une vie brève, une reproduction terminale, et aucune transmission culturelle documentée à ce jour. Presque tout, chaque poulpe le recommence. Presque, parce que là où les tanières s'agrègent, le lit de coquilles qu'il trouve en arrivant a été accumulé au fil du temps par ceux qui l'ont précédé. Ce n'est pas une culture, c'est un habitat modifié. Mais ce n'est plus tout à fait partir de zéro.

Références

Chaque référence est appelée dans le corps.

1. Albertin CB et al. (2015), *Nature* 524(7564):220-224. doi.org/10.1038/nature14668
2. Allard CAH, Valencia-Montoya WA, Bellono NW (2023), *Curr Biol* 33(20):R1081-R1082. doi.org/10.1016/j.cub.2023.08.011
3. Allen JJ, Bell GRR, Kuzirian AM, Velankar SS, Hanlon RT (2014), *J Morphol* 275(4):371-390. doi.org/10.1002/jmor.20221
4. Allen JJ, Mäthger LM, Barbosa A, Hanlon RT (2009), *J Comp Physiol A* 195(6):547-555. doi.org/10.1007/s00359-009-0430-y
5. Alon S, Garrett SC, Levanon EY, Olson S, Graveley BR, Rosenthal JJC, Eisenberg E (2015), *eLife* 4:e05198. doi.org/10.7554/eLife.05198
6. Alupay JS, Hadjisolomou SP, Crook RJ (2013), *Neurosci Lett* 558:137-142. doi.org/10.1016/j.neulet.2013.11.002
7. Amodio P, Josef N, Shashar N, Fiorito G (2021), *Ecol Evol* 11(8):3184-3192. doi.org/10.1002/ece3.7328
8. Anderson RC, Wood JB, Byrne RA (2002), *J Appl Anim Welf Sci* 5(4):275-283. doi.org/10.1207/S15327604JAWS0504_02
9. Angeles-Gonzalez LE et al. (2025), *Ecol Evol* 15(3):e70805. doi.org/10.1002/ece3.70805
10. Ángeles-González LE, Lima FD, Caamal-Monsreal C, Díaz F, Rosas C (2020), *J Therm Biol* 94:102753. doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102753
11. Barry JP et al. (2023), *Sci Adv* 9(34):eadg3247. doi.org/10.1126/sciadv.adg3247
12. Bastos P, Fracalossi DM, Chimal ME, Sánchez A, Rosas C (2020), *Aquacult Rep* 16:100262. doi.org/10.1016/j.aqrep.2019.100262
13. Battaglia P et al. (2021), *Eur Zool J* 88(1):980-986. doi.org/10.1080/24750263.2021.1970260
14. Bennice CO, Buresch KC, Grossman JH, Morano TD, Hanlon RT (2025), *Sci Rep* 15:31875. doi.org/10.1038/s41598-025-10674-y
15. Bian L et al. (2022), *Front Mar Sci* 9:874777. doi.org/10.3389/fmars.2022.874777
16. Bidel F et al. (2023), *eLife* 12:e84257. doi.org/10.7554/eLife.84257
17. Birk MA, Dymowska AK, Seibel BA (2018), *J Exp Biol* 221:jeb185553. doi.org/10.1242/jeb.185553

18. Borrelli L, Gherardi F, Fiorito G (2006), A Catalogue of Body Patterning in Cephalopoda, Firenze University Press.
doi.org/10.36253/88-8453-376-7
19. Bucciarelli GM, Lechner M, Fontes A, Kats LB, Eisthen HL, Shaffer HB (2021), *Toxins* 13(8):517. doi.org/10.3390/toxins13080517
20. Budelmann BU (1998), *S Afr J Mar Sci* 20(1). doi.org/10.2989/025776198784126502
21. Budelmann BU, Thies G (1977), *Cell Tissue Res* 182(1):93-98. doi.org/10.1007/BF00222057
22. Budelmann BU, Williamson R (1994), *J Exp Biol* 187:245-259. doi.org/10.1242/jeb.187.1.245
23. Budelmann BU, Wolff HG (1976), *Cell Tissue Res* 171(3):403-406. doi.org/10.1007/BF00224665
24. Budelmann BU, Young JZ (1984), *Phil Trans R Soc Lond B* 306(1127):159-189. doi.org/10.1098/rstb.1984.0084
25. Bullock TH, Budelmann BU (1991), *J Comp Physiol A* 168(1):141-150. doi.org/10.1007/BF00217112
26. Buresch KC et al. (2022), *J Comp Physiol A* 208:435-442. doi.org/10.1007/s00359-022-01549-y
27. Butler-Struben HM, Brophy SM, Johnson NA, Crook RJ (2018), *Front Physiol* 9:109. doi.org/10.3389/fphys.2018.00109
28. Casini G et al. (2012), *Eur J Histochem* 56(3):e34. doi.org/10.4081/ejh.2012.e34
29. Castellanos-Martínez S, Diz AP, Álvarez-Chaver P, Gestal C (2014), *J Proteomics* 105:151-163.
doi.org/10.1016/j.jprot.2013.12.008
30. Castellanos-Martínez S, Prado-Alvarez M, Lobo-da-Cunha A, Azevedo C, Gestal C (2014), *Dev Comp Immunol* 44(1):50-58.
doi.org/10.1016/j.dci.2013.11.013
31. Chang W, Hale ME (2025), *J Exp Biol* 228(7). doi.org/10.1242/jeb.250111
32. Cheng MW, Caldwell RL (2000), *Anim Behav* 60(1):27-33. doi.org/10.1006/anbe.2000.1447
33. Chrachri A, Williamson R (1997), *J Neurophysiol* 78(6):3125-3132. doi.org/10.1152/jn.1997.78.6.3125
34. Cole AG, Hall BK (2004), *Zoology* 107(4):261-273. doi.org/10.1016/j.zool.2004.05.001
35. Cole AG, Hall BK (2008), *Zoology* 112(1):2-15. doi.org/10.1016/j.zool.2008.01.003
36. Crook RJ (2021), *iScience* 24(3):102229. doi.org/10.1016/j.isci.2021.102229
37. Crookes WJ et al. (2004), *Science* 303(5655):235-238, chez *Euprymna scolopes*. doi.org/10.1126/science.1091288
38. DeMartini DG et al. (2015), *J Biol Chem* 290(24):15238-15249. doi.org/10.1074/jbc.M115.638254
39. Di Cristo C (2013), *Invert Neurosci* 13(1):27-34. doi.org/10.1007/s10158-013-0149-x
40. Edsinger E, Dölen G (2018), *Curr Biol* 28(19):3136-3142. doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.061
41. Fingerhut LCHW et al. (2018), *J Proteome Res* 17(11):3866-3876. doi.org/10.1021/acs.jproteome.8b00525
42. Finn JK, Tregenza T, Norman MD (2009), *Curr Biol* 19(23):R1069-R1070. doi.org/10.1016/j.cub.2009.10.052
43. Forsythe JW, Hanlon RT (1997), *J Exp Mar Biol Ecol* 209(1-2):15-31. [doi.org/10.1016/S0022-0981\(96\)00057-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)00057-3)
44. Gagnon YL, Osorio DC, Wardill TJ, Marshall NJ, Chung WS, Temple SE (2016), *PNAS* 113(45):E6908-E6909.
doi.org/10.1073/pnas.1612239113
45. Garci ME, Hernández-Urcera J, Gilcoto M, Fernández-Gago R, González ÁF, Guerra Á (2016), *J Mar Biol Assoc UK* 96(6):1341-1346. doi.org/10.1017/S0025315415001800
46. Garrett S, Rosenthal JJC (2012), *Science* 335(6070):848-851. doi.org/10.1126/science.1212795
47. Gavriouchkina D et al. (2025), *Nat Ecol Evol* 9(7):1245-1262. doi.org/10.1038/s41559-025-02720-9
48. Gestal C et al. (2025), *Front Immunol* 16:1543587. doi.org/10.3389/fimmu.2025.1543587
49. Gestal C, Castellanos-Martínez S (2015), *Fish Shellfish Immunol* 46(1):120-130. doi.org/10.1016/j.fsi.2015.05.005
50. Ghoshal A, DeMartini DG, Eck E, Morse DE (2013), *J R Soc Interface* 10(85):20130386, chez *Doryteuthis opalescens*.
doi.org/10.1098/rsif.2013.0386
51. Godfrey-Smith P, Lawrence M (2012), *Mar Freshw Behav Physiol* 45(4):261-268. doi.org/10.1080/10236244.2012.727617
52. Godfrey-Smith P, Scheel D, Chancellor S, Linnquist S, Lawrence M (2022), *PLOS ONE* 17(11):e0276482.
doi.org/10.1371/journal.pone.0276482
53. Golikov AV et al. (2023), *Zoological Letters* 9:21. doi.org/10.1186/s40851-023-00220-x

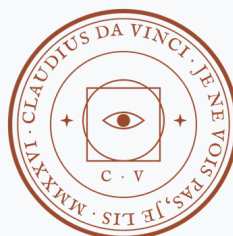
54. Gonzalez-Bellido PT et al. (2018), *iScience* 1:24-34. doi.org/10.1016/j.isci.2018.01.001
55. Grasse B et al. (2021), *Front Mar Sci* 8:753483. doi.org/10.3389/fmars.2021.753483
56. Graziadei PP, Gagne HT (1976), *J Morphol* 150(3):639-679. doi.org/10.1002/jmor.1051500304
57. Graziadei PP, Gagne HT (1976), *Tissue Cell* 8(2):229-240. [doi.org/10.1016/0040-8166\(76\)90049-5](https://doi.org/10.1016/0040-8166(76)90049-5)
58. Gutfreund Y, Flash T, Fiorito G, Hochner B (1998), *J Neurosci* 18(15):5976-5987. doi.org/10.1523/JNEUROSCI.18-15-05976.1998
59. Gutnick T, Byrne RA, Hochner B, Kuba M (2011), *Curr Biol* 21(6):460-462. doi.org/10.1016/j.cub.2011.01.052
60. Gutnick T, Zullo L, Hochner B, Kuba MJ (2020), *Curr Biol* 30(21):4322-4327. doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.037
61. Hadjisolomou SP, El-Haddad RW, Kloskowski K, Chavarga A, Abramov I (2021), *Front Physiol* 12:675252. doi.org/10.3389/fphys.2021.675252
62. Hanassy S, Botvinnik A, Flash T, Hochner B (2015), *Bioinspir Biomim* 10(3):035001. doi.org/10.1088/1748-3190/10/3/035001
63. Hanke FD, Kelber A (2020), *Front Physiol* 10:1637. doi.org/10.3389/fphys.2019.01637
64. Hanlon RT, Bidwell JP, Tait R (1989), *J Exp Biol* 141:187-195. doi.org/10.1242/jeb.141.1.187
65. Hanlon RT, Watson AC, Barbosa A (2010), *Biol Bull* 218(1):15-24. doi.org/10.1086/BBLv218n1p15
66. Hernández-Urcera J, Soule SE, Cabanellas-Reboredo M, González ÁF (2025), *Ecol Evol* 15(5):e71060. doi.org/10.1002/ece3.71060
67. Hochner B, Brown ER, Langella M, Shomrat T, Fiorito G (2003), *J Neurophysiol* 90(5):3547-3554. doi.org/10.1152/jn.00645.2003
68. Hochner B, Zullo L, Shomrat T, Levy G, Neshet N (2023), *Curr Biol* 33(20):R1119-R1125. doi.org/10.1016/j.cub.2023.09.008
69. Houlihan DF et al. (1986), *J Comp Physiol B* 156(5):683-689. doi.org/10.1007/BF00692746
70. Hu MY, Hwang PP, Guh YJ, Stumpp M, Lee JR, Sung PH, Tseng YC, Weihs D (2017), *Front Physiol* 8:162. doi.org/10.3389/fphys.2017.00162
71. Hu MY, Yan HY, Chung WS, Shiao JC, Hwang PP (2009), *Comp Biochem Physiol A* 153(3):278-283. doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.02.040
72. Huffard CL (2006), *J Exp Biol* 209(19):3697-3707. doi.org/10.1242/jeb.02435
73. Huffard CL, Boneka F, Full RJ (2005), *Science* 307(5717):1927. doi.org/10.1126/science.1109616
74. Hwang DF et al. (1989), *Mar Biol* 100(3):327-332. doi.org/10.1007/BF00391147
75. Iglesias J, Otero J, Moxica C et al. (2004), *Aquacult Int* 12(4):481-487. doi.org/10.1023/B:AQUI.0000042142.88449.bc
76. Imperadore P, Fiorito G (2018), *Front Physiol* 9:593. doi.org/10.3389/fphys.2018.00593
77. Imperadore P, Shah SB, Makarenkova HP, Fiorito G (2017), *Sci Rep* 7:46564. doi.org/10.1038/srep46564
78. Imperadore P, Uckermann O, Galli R, Steiner G, Kirsch M, Fiorito G (2018), *J R Soc Interface* 15(141). doi.org/10.1098/rsif.2017.0889
79. Jamieson AJ, Vecchione M (2020), *Mar Biol* 167:82. doi.org/10.1007/s00227-020-03701-1
80. Jézéquel Y, Mooney TA (2024), *J Acoust Soc Am* 156(4):2200-2210. doi.org/10.1121/10.0030404
81. Jozet-Alves C, Bertin M, Clayton NS (2013), *Curr Biol* 23(23):R1033-R1035. doi.org/10.1016/j.cub.2013.10.021
82. Kaifu K, Akamatsu T, Segawa S (2008), *Fisheries Science* 74(4):781-786. doi.org/10.1111/j.1444-2906.2008.01589.x
83. Kang G et al. (2023), *Nature* 616(7956):378-383. doi.org/10.1038/s41586-023-05808-z
84. Katija K et al. (2025), *Nature* 646(8086):865-871. doi.org/10.1038/s41586-025-09379-z
85. Katsanevakis S, Stephanopoulou S, Miliou H, Moraitou-Apostolopoulou M, Verriopoulos G (2005), *Mar Biol* 146(4):725-732. doi.org/10.1007/s00227-004-1473-9
86. Katz I, Shomrat T, Neshet N (2021), *J Exp Biol* 224(5):jeb237529. doi.org/10.1242/jeb.237529
87. Khen A et al. (2022), *Ecol Evol* 12(11):e9481. doi.org/10.1002/ece3.9481
88. Kier WM, Smith AM (1990), *Biol Bull* 178(2):126-136. doi.org/10.2307/1541971
89. Kier WM, Smith AM (2002), *Integr Comp Biol* 42(6):1146-1153, chez *Octopus joubini*, *O. maya*, *O. bimaculoides* et *Eledone cirrosa*. doi.org/10.1093/icb/42.6.1146

90. Kingston ACN, Kuzirian AM, Hanlon RT, Cronin TW (2015), *J Exp Biol* 218(10):1596-1602. doi.org/10.1242/jeb.117945
91. Kröger B, Vinther J, Fuchs D (2011), *BioEssays* 33(8):602-613. doi.org/10.1002/bies.201100001
92. Kuuspalu A, Cody S, Hale ME (2022), *Curr Biol* 32(24):5415-5421, voies reliant un bras à ceux situés deux rangs plus loin. doi.org/10.1016/j.cub.2022.11.007
93. Leite TS et al. (2021), *Mar Biodiv* 51:68. doi.org/10.1007/s12526-021-01201-z
94. Levy G, Hochner B (2017), *Front Physiol* 8:164. doi.org/10.3389/fphys.2017.00164
95. Linquist S, Elliott TA, Kremer SC, Gregory TR, Saylor B, Cottenie K (2026), *BioEssays* 48(3):e70124. doi.org/10.1002/bies.70124
96. Liscovitch-Brauer N et al. (2017), *Cell* 169(2):191-202. doi.org/10.1016/j.cell.2017.03.025
97. Liu B, Song L, Kelkar S, Ramji A, Caldwell R (2023), *PLoS ONE* 18(4):e0265292. doi.org/10.1371/journal.pone.0265292
98. Locatello L, Fiorito G, Finos L, Rasotto MB (2013), *Physiol Behav* 122:93-99. doi.org/10.1016/j.physbeh.2013.08.029
99. Lukeneder P, Lukeneder A (2022), *PLoS ONE* 17(4):e0264595. doi.org/10.1371/journal.pone.0264595
100. Mäthger LM, Denton EJ (2001), *J Exp Biol* 204(12):2103-2118. doi.org/10.1242/jeb.204.12.2103
101. Mäthger LM, Hanlon RT (2006), *Biol Lett* 2(4):494-496. doi.org/10.1098/rsbl.2006.0542
102. Mäthger LM, Shashar N, Hanlon RT (2009), *J Exp Biol* 212(14):2133-2140. doi.org/10.1242/jeb.020800
103. Messenger JB (2001), *Biol Rev* 76(4):473-528. doi.org/10.1017/S1464793101005772
104. Miliou H, Fintikaki M, Kountouris T, Verriopoulos G (2005), *Aquaculture* 249(1-4):245-256. doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.03.038
105. Miserez A, Schneberk T, Sun C, Zok FW, Waite JH (2008), *Science* 319(5871):1816-1819. doi.org/10.1126/science.1154117
106. Mitra R et al. (2026), *Curr Biol* 36(16):4059-4068. doi.org/10.1016/j.cub.2026.07.008
107. Montague TG (2023), *Curr Biol* 33(20):R1095-R1100. doi.org/10.1016/j.cub.2023.08.095
108. Moody MF, Parriss JR (1961), *Z vergl Physiol* 44:268-291. doi.org/10.1007/BF00298356
109. Mooney TA, Hanlon RT, Christensen-Dalsgaard J, Madsen PT, Ketten DR, Nachtigall PE (2010), *J Exp Biol* 213(21):3748-3759. doi.org/10.1242/jeb.048348
110. Muntz WRA, Raj U (1984), *J Exp Biol* 109(1):253-263. doi.org/10.1242/jeb.109.1.253
111. Nahmad-Rohen L, Vorobyev M (2020), *Front Physiol* 11:379. doi.org/10.3389/fphys.2020.00379
112. Nahmad-Rohen L, Vorobyev M (2021), *Vision Res* 192:107973. doi.org/10.1016/j.visres.2021.107973
113. Nakayama A et al. (2026), *PNAS* 123(6):e2517167123. doi.org/10.1073/pnas.2517167123
114. Nande M et al. (2017), *Front Physiol* 8:573. doi.org/10.3389/fphys.2017.00573
115. Napoleão P, Sousa Reis C, Alves LC, Pinheiro T (2005), *Nucl Instrum Methods Phys Res B* 231(1-4):345-349. doi.org/10.1016/j.nimb.2005.01.081
116. Neshar N, Levy G, Grasso FW, Hochner B (2014), *Curr Biol* 24(11):1271-1275. doi.org/10.1016/j.cub.2014.04.024
117. Nixon M (1984), *J Zool* 202(3):441-447. doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb05094.x
118. Norman MD (1992), *Invertebr Taxon* 6(3):567-582. doi.org/10.1071/IT9920567
119. Norman MD, Finn J, Tregenza T (2001), *Proc R Soc B* 268(1478):1755-1758. doi.org/10.1098/rspb.2001.1708
120. Noyola J, Caamal-Monsreal C, Díaz F, Re D, Sánchez A, Rosas C (2013), *J Therm Biol* 38(1):14-19. doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.09.001
121. O'Shea S (2004), *NZ J Zool* 31(1):7-13. doi.org/10.1080/03014223.2004.9518353
122. Oellermann M, Lieb B, Pörtner HO, Semmens JM, Mark FC (2015), *Front Zool* 12:6, tableau 2. doi.org/10.1186/s12983-015-0097-x
123. Oellermann M, Strugnell JM, Lieb B, Mark FC (2015), *BMC Evol Biol* 15:133. doi.org/10.1186/s12862-015-0411-4
124. Olson CS, Ragsdale CW (2023), *Integr Comp Biol* 63(6):1277-1284. doi.org/10.1093/icb/icad069
125. Olson CS, Schulz NG, Ragsdale CW (2025), *Nat Commun* 16:443. doi.org/10.1038/s41467-024-55475-5
126. Onthank KL, Trueblood LA, Schrock-Duff T, Kore LG (2021), *Physiol Biochem Zool* 94(1):1-11. doi.org/10.1086/712207

127. Petrosino G et al. (2022), BMC Biol 20(1):116. doi.org/10.1186/s12915-022-01303-5
128. Pieroni EM, O'Connor V, Holden-Dye L, Imperadore P, Fiorito G, Dillon J (2026), Biol Open 15(1):bio062268. doi.org/10.1242/bio.062268
129. Plate J, Tedore C (2025), Sci Nat 112:5. doi.org/10.1007/s00114-024-01950-4
130. Polese G, Bertapelle C, Di Cosmo A (2014), Gen Comp Endocrinol 210:55-62. doi.org/10.1016/j.ygcen.2014.10.006
131. Polese G, Bertapelle C, Di Cosmo A (2016), Biology Open 5(5):611-619. doi.org/10.1242/bio.017764
132. Poncet L, Desnous C, Bellanger C, Jozet-Alves C (2022), J Exp Biol 225(19):jeb244234. doi.org/10.1242/jeb.244234
133. Pophale A et al. (2023), Nature 619(7968):129-134. doi.org/10.1038/s41586-023-06203-4
134. Prépublications bioRxiv doi.org/10.1101/491340 et doi.org/10.1101/2024.12.25.630295
135. Ramirez MD, Oakley TH (2015), J Exp Biol 218(10):1513-1520. doi.org/10.1242/jeb.110908
136. Reiter S (2026), Curr Opin Neurobiol 99:103206. doi.org/10.1016/j.conb.2026.103206
137. Repolho T et al. (2014), J Comp Physiol B 184(1):55-64. doi.org/10.1007/s00360-013-0783-y
138. Robison B, Seibel B, Drazen J (2014), PLoS ONE 9(7):e103437. doi.org/10.1371/journal.pone.0103437
139. Rodríguez-González T, Cerezo Valverde J, García García B (2019), Fishes 4(3):47. doi.org/10.3390/fishes4030047
140. Roura A, Bañón R, de Carlos A, Valeiras J, Abad E, Serrano A, Guerra A (2024), J Molluscan Stud 90(3):eyae025. doi.org/10.1093/mollus/eyae025
141. Roura Á, Castro-Bugallo A, Martínez-Pérez M (2023), Mar Biol 170:41. doi.org/10.1007/s00227-023-04188-2
142. Roura Á, Castro-Bugallo A, Martínez-Pérez M, Guerra Á (2024), Appl Anim Behav Sci 275:106294. doi.org/10.1016/j.applanim.2024.106294
143. Sakamoto T, Ogawa S, Nishiyama Y, Akada C, Takahashi H, Watanabe T, Minakata H, Sakamoto H (2015), Sci Rep 5:14469. doi.org/10.1038/srep14469
144. Sampaio E, Seco MC, Rosa R, Gingins S (2021), Ecology 102(3):e03266. doi.org/10.1002/ecy.3266
145. Sampaio E, Sridhar VH, Francisco FA, Nagy M, Sacchi A, Strandburg-Peshkin A, Nührenberg P, Rosa R, Couzin ID, Gingins S (2024), Nat Ecol Evol 8(11):2072-2084. doi.org/10.1038/s41559-024-02525-2
146. Scatà G, Marshall NJ, Chung WS (2025), Mar Biol 172:37. doi.org/10.1007/s00227-024-04591-3
147. Scheel D et al. (2017), Mar Freshw Behav Physiol 50(4):285-291. doi.org/10.1080/10236244.2017.1369851
148. Scheel D, Godfrey-Smith P, Lawrence M (2016), Curr Biol 26(3):377-382. doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.033
149. Scheel D, Godfrey-Smith P, Linquist S, Chancellor S, Hing M, Lawrence M (2018), Commun Integr Biol 11(1):e1395994. doi.org/10.1080/19420889.2017.1395994
150. Schnell AK, Browning H, Crump A, Burn CC, Birch J (2026), Biol Rev 101(3):1311-1333. doi.org/10.1002/brv.70125
151. Schnell AK, Clayton NS, Hanlon RT, Jozet-Alves C (2021), Proc R Soc B 288(1957):20211052. doi.org/10.1098/rspb.2021.1052
152. Semmens JM et al. (2004), Mar Freshw Res 55(4):367-377. doi.org/10.1071/MF03155
153. Shashar N, Cronin TW (1996), J Exp Biol 199(4):999-1004. doi.org/10.1242/jeb.199.4.999
154. Shashar N, Hagan R, Boal JG, Hanlon RT (2000), Vision Res 40(1):71-75. [doi.org/10.1016/S0042-6989\(99\)00158-3](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(99)00158-3)
155. Shashar N, Hanlon RT, Petz AdM (1998), Nature 393(6682):222-223. doi.org/10.1038/30380
156. Shashar N, Rutledge P, Cronin T (1996), J Exp Biol 199(9):2077-2084. doi.org/10.1242/jeb.199.9.2077
157. Shaw TJ, Osborne M, Ponte G, Fiorito G, Andrews PLR (2016), Zoological Lett 2:8. doi.org/10.1186/s40851-016-0044-5
158. Shomrat T, Feinstein N, Klein M, Hochner B (2010), Neuroscience 169(1):52-64. doi.org/10.1016/j.neuroscience.2010.04.050
159. Shomrat T, Graindorge N, Bellanger C, Fiorito G, Loewenstein Y, Hochner B (2011), Curr Biol 21(21):1773-1782. doi.org/10.1016/j.cub.2011.09.011
160. Shomrat T, Zarrella I, Fiorito G, Hochner B (2008), Curr Biol 18(5):337-342. doi.org/10.1016/j.cub.2008.01.056
161. Sinn DL, Perrin NA, Mather JA, Anderson RC (2001), J Comp Psychol 115(4):351-364. doi.org/10.1037/0735-7036.115.4.351
162. Smith AM (1991), J Exp Biol 157(1):257-271. doi.org/10.1242/jeb.157.1.257

163. Smith AM (1996), J Exp Biol 199(4):949-958. doi.org/10.1242/jeb.199.4.949
164. Solé M, Lenoir M, Durfort M, López-Bejar M, Lombarte A, van der Schaar M, André M (2013), Deep-Sea Res II 95:160-181. doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.10.006
165. Speiser DI et al. (2016), Integr Comp Biol 56(5):796-808, table 1. doi.org/10.1093/icb/icw099
166. Stern-Mentch N, Bostwick GW, Belenky M, Moroz L, Hochner B (2022), J Morphol 283(5):557-584. doi.org/10.1002/jmor.21459
167. Stubbs AL, Stubbs CW (2016), PNAS 113(29):8206-8211. doi.org/10.1073/pnas.1524578113
168. Styfhals R et al. (2022), Nat Commun 13:7392. doi.org/10.1038/s41467-022-35198-1
169. Sumbre G, Fiorito G, Flash T, Hochner B (2005), Nature 433(7026):595-596. doi.org/10.1038/433595a
170. Sumbre G, Fiorito G, Flash T, Hochner B (2006), Curr Biol 16(8):767-772. doi.org/10.1016/j.cub.2006.02.069
171. Sumbre G, Gutfreund Y, Fiorito G, Flash T, Hochner B (2001), Science 293(5536):1845-1848. doi.org/10.1126/science.1060976
172. Taite M et al. (2023), Mol Phylogenet Evol 182:107729. doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107729
173. Tang Y, Zheng X, Zhang J (2025), Org Divers Evol 25(2):269-285. doi.org/10.1007/s13127-025-00678-x
174. Tarazona OA, Slota LA, Lopez DH, Zhang G, Cohn MJ (2016), Nature 533(7601):86-89. doi.org/10.1038/nature17398
175. Temple SE, How MJ, Powell SB, Gruev V, Marshall NJ, Roberts NW (2021), J Exp Biol 224(7):jeb240812. doi.org/10.1242/jeb.240812
176. Tramacere F, Beccai L, Kuba M, Gozzi A, Bifone A, Mazzolai B (2013), PLoS ONE 8(6):e65074. doi.org/10.1371/journal.pone.0065074
177. Tramacere F, Follador M, Pugno NM, Mazzolai B (2015), Bioinspir Biomim 10(3):035004. doi.org/10.1088/1748-3190/10/3/035004
178. Tramacere F, Kovalev A, Kleinteich T, Gorb SN, Mazzolai B (2013), J R Soc Interface 11(91):20130816. doi.org/10.1098/rsif.2013.0816
179. Tramacere F, Pugno NM, Kuba MJ, Mazzolai B (2015), Interface Focus 5(1):20140050. doi.org/10.1098/rsfs.2014.0050
180. Tsonis PA et al. (2013), PLoS ONE 8(10):e78054. doi.org/10.1371/journal.pone.0078054
181. van Giesen L, Kilian PB, Allard CAH, Bellono NW (2020), Cell 183(3):594-604, chez Octopus bimaculoides. doi.org/10.1016/j.cell.2020.09.008
182. Vidal EAG, Shea EK (2023), Front Mar Sci 10:1162735. doi.org/10.3389/fmars.2023.1162735
183. Vilarnau DG, Fernández-Álvarez FÁ, Coll-Lladó M et al. (2025), Rev Fish Biol Fish 35:297-315. doi.org/10.1007/s11160-024-09902-x
184. Villar PS et al. (2026), Science 392(6793):96-101. doi.org/10.1126/science.aec9652
185. Voss KM, Mehta RS (2021), Zoology 147:125940. doi.org/10.1016/j.zool.2021.125940
186. Walderon MD et al. (2011), J Molluscan Stud 77(3):309-311. doi.org/10.1093/mollus/eyr009
187. Walker DG (1983), Med J Aust 2(12):663-665. doi.org/10.5694/j.1326-5377.1983.tb122736.x
188. Wang ZY, Pergande MR, Ragsdale CW, Cologna SM (2022), Curr Biol 32(11):2572-2579. doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.043
189. Wang ZY, Ragsdale CW (2018), J Exp Biol 221(19):jeb185751. doi.org/10.1242/jeb.185751
190. Weertman WL, Gopal V, Sivitilli DM, Scheel D, Gire DH (2025), PLOS ONE 20(10):e0330262. doi.org/10.1371/journal.pone.0330262
191. Wells J (1996), J Exp Biol 199(11):2477-2483. doi.org/10.1242/jeb.199.11.2477
192. Wells MJ, Duthie GG, Houlihan DF, Smith PJS, Wells J (1987), J Exp Biol 131(1):175-187. doi.org/10.1242/jeb.131.1.175
193. Wells MJ, Wells J (1975), J Exp Biol 62(3):579-588. doi.org/10.1242/jeb.62.3.579
194. Wells MJ, Wells J (1995), J Exp Biol 198(8):1717-1727. doi.org/10.1242/jeb.198.8.1717
195. Whalen CD, Landman NH (2022), Nat Commun 13:1107. doi.org/10.1038/s41467-022-28333-5
196. Whitelaw BL et al. (2016), J Proteome Res 15(9):3284-3297. doi.org/10.1021/acs.jproteome.6b00452
197. Whitelaw BL et al. (2020), GigaScience 9(11):giaa120. doi.org/10.1093/gigascience/giaa120

- 198.** Whitelaw BL, Cooke IR, Finn J, Zenger K, Strugnell JM (2018), *Aquat Toxicol* 206:114-122. doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.10.012
- 199.** Williamson R, Budelmann BU (1991), *Neurosci Lett* 121(1-2):215-218. [doi.org/10.1016/0304-3940\(91\)90688-p](https://doi.org/10.1016/0304-3940(91)90688-p)
- 200.** Wodinsky J (1977), *Science* 198(4320):948-951. doi.org/10.1126/science.198.4320.948
- 201.** Wollesen T, Loesel R, Wanninger A (2012), *J Morphol* 273(7):776-796. doi.org/10.1002/jmor.20023
- 202.** Young JZ (1963), *Proc Zool Soc Lond* 140(2):229-254, non consulté. doi.org/10.1111/j.1469-7998.1963.tb01862.x
- 203.** Zaragoza N, Valls M, Guijarro B, Serrat A, Ordines F, Quetglas A (2026), *Fishes* 11(8):463. doi.org/10.3390/fishes11080463
- 204.** Zhang Y et al. (2021), *Nat Ecol Evol* 5(7):927-938. doi.org/10.1038/s41559-021-01448-6
- 205.** Zhang Y, Shi F, Song J, Zhang X, Yu S (2015), *Integr Zool* 10(1):141-151. doi.org/10.1111/1749-4877.12104
- 206.** Zolotarov G et al. (2022), *Sci Adv* 8(47):eadd9938. doi.org/10.1126/sciadv.add9938
- 207.** Zullo L et al. (2018), *J Nucl Med* 59(8):1302-1307. doi.org/10.2967/jnumed.117.205393
- 208.** Zullo L, Sumbre G, Agnisola C, Flash T, Hochner B (2009), *Curr Biol* 19(19):1632-1636. doi.org/10.1016/j.cub.2009.07.067
- 209.** Directive 2010/63/UE du Parlement européen et du Conseil du 22 septembre 2010 relative à la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, JO L 276 du 20.10.2010 p. 33, CELEX 32010L0063.
- 210.** Animal Welfare (Sentience) Act 2022, chapitre 22, article 5, sanction royale le 28 avril 2022, Royaume-Uni.



LE BORD

Je ne fermerai pas ce texte sur une conclusion. J'ai décrypté un corps, du dehors au gène, et proposé qu'un même principe le traverse, la souplesse, la distribution, l'absence de point unique, sauf là où il faut durer. Ce n'est pas une démonstration close, c'est une lecture, appuyée sur des faits que d'autres ont établis, et que j'ai réunis et reliés.

Restent les murs, et ils sont plus nombreux qu'à ma première version, ce qui est bon signe. Le pourquoi de la distribution reste ouvert. Le mécanisme par lequel un animal à un seul photorécepteur accorde ses couleurs n'est pas élucidé, aucune des pistes connues n'est aujourd'hui mieux soutenue que les autres, et l'hypothèse nulle qui s'oppose à ma lecture, une correspondance apprise au lieu d'un décryptage, n'a pas été testée sur un fond que l'animal n'aurait jamais rencontré. L'autonomie des bras se précise à l'étagage du bras et reste à démontrer à l'étagage du cerveau, et je ne sais pas, à la lecture des deux bords, s'il sait où ils sont. La nature des échos génétiques, convergence, héritage ou simple ADN égoïste, est un vrai débat à trois portes. L'apprentissage par observation attend toujours sa réplication. La mémoire qui garde ensemble quoi, où et quand est établie chez la seiche et largement négative chez le poulpe, 1 animal sur 7. Et le mot rêver, je ne me l'autorise pas.

À ces murs, cette version en ajoute d'autres, et plusieurs sont des trous de chiffres que je n'ai pas voulu combler. Personne n'a publié le nombre de ventouses d'un bras de poulpe commun, ni le nombre de récepteurs d'une ventouse, ni le nombre de lamelles ni la surface d'une branchie de poulpe, ni la concentration d'hémocyanine d'*Octopus vulgaris*, ni le nombre de cellules ciliées d'un statocyste de poulpe, ni un taux d'assimilation digestive, ni une mortalité larvaire en mer, ni la dépense énergétique de ses modes de déplacement, ni le diamètre minimal du trou par lequel il passe. Les deux chiffres les plus répétés à son sujet, 200 ventouses par bras et 10 000 chimiorécepteurs par ventouse, n'ont de source dans aucune publication que j'aie pu atteindre. Et sur l'un des points les plus cités de sa biologie, l'origine bactérienne de la toxine du poulpe à anneaux bleus, la littérature dit « hypothèse » là où les récits disent « fait ».

Restent enfin deux murs que mon propre fil s'est donnés. Le premier est le sang à l'hémocyanine, qui ne se range ni sous la souplesse ni sous le noyau dur. Je l'ai annoncé en ouvrant, posé au paragraphe 7, et je le laisse là : un principe qui expliquerait tout n'expliquerait rien, et celui-ci a au moins un trait qui lui résiste. Le second est apparu en élargissant ce document, et il porte sur le noyau dur lui-même. La mort terminale, que je donnais pour l'un des deux points rigides de ce corps, n'est pas une loi du groupe : un poulpe nain pond trois fois et vit deux ans, et une femelle d'une autre espèce a couvé cinq mois en continuant de se nourrir. Ce qui résiste, dans toutes les espèces examinées, ce n'est donc pas la mort programmée. C'est le lieu où se tient le calendrier : un organe unique, petit, collé au nerf optique, qui lit la lumière. Le reste du corps a été distribué. Celui-là, non.

Nous croyions connaître le poulpe parce que nous l'avions vu, c'est précisément cela qui nous empêchait de le lire. Le plus banal des animaux cachait une autre façon d'être un corps et d'avoir un esprit. Il n'y avait qu'à descendre dans la bête, entière, et regarder.

Elias Sorel