

LISTE DES ABREVIATIONS

C : seiches élevées en eau claire (témoin)

LT : seiches élevées en eau faiblement turbide (low turbid water)

HT : seiches élevées en eau fortement turbide (high turbid water)

CREC : Centre de Recherche en Environnement Côtier

SMEL : Synergie Mer Et Littoral

SOMLIT : Service d'Observation en Milieu Littoral

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Anatomie de la seiche commune (©Brooks/Cole-Thomson learning).....	24
Figure 2 : Cycle de vie de la seiche commune, modifiée à partir de Gras, 2013	26
Figure 3 : Répartition mondiale de la seiche commune, FAO-FishFinder, 2020.....	27
Figure 4 : Comparaison entre œil de céphalopode (pieuvre) et d'un humain. Plusieurs structures communes montrent la convergence évolutive entre ces deux groupes pour la structure de l'œil. Modifiée d'après la 8ème édition de Life : The Science of Biology, 2007.	29
Figure 5 : Arbre phylogénétique montrant le développement homologue de l'œil caméculaire (ou œil caméra) au sein des mollusques céphalopodes colléoidés et des vertébrés comme l'homme (modifiée d'après Yoshida et Ogura, 2011).	29
Figure 6 : Comparaison entre le traitement du signal pour le système visuel chez le calmar et l'homme. Modifié d'après Watanabe, Hisashi. (2012). Evolution of Eyes and Image Sensors	30
Figure 7 : Système olfactif chez la seiche. Les organes olfactifs (Olf O, en rouge) sont situés derrière les lobes optiques (Optic). Légendes : m=manteau, eye=œil, arm=bras, anterior=antérieur, posterior=postérieur (Scaros et al., 2018)	33
Figure 8 : Les quatre étapes du comportement prédateur chez la seiche : la détection (A), l'attention (A), le positionnement (B) et la saisie de la proie (C,D), ici une crevette grise. La dernière photo (E) illustre une seiche ayant ramené la proie à sa cavité buccale après la saisie ©Goerger Alice.....	36
Figure 9 : Éléments chromatiques utilisés par la seiche dans son camouflage sont présents sous forme de couche de cellules superposées dans la peau du manteau de la seiche. Les chromatophores sont entourés de muscles ce qui permet à la seiche de contrôler leur dilatation ou leur rétractation et de jouer ainsi sur la couleur de son manteau (a,b,c). Les iridophores (a,b) produisent des couleurs bleu, rose, violet et vert en réfléchissant la lumière et les leucophores (a,b) donnent une couleur blanche. (images a et b modifiées d'après Eesa et al, 2015 et image c modifiée d'après Cloney et Florey, 1968).....	38
Figure 10 : Technique de préparation de la proie (seiche <i>Sepia apama</i>) par le dauphin <i>Tursiops aduncus</i> . La proie est chassée du substrat ou des algues (A), tuée (B), portée à la surface (C), frappée contre le substrat pour provoquer une libération d'encre (D), trainée sur le substrat pour enlever la peau et l'os de seiche (E) puis consommée (F), (Finn et al., 2009)	40

Figure 11: (A) Schéma d'un œuf de seiche montrant l'embryon, le vitellus, la capsule, le liquide périvitellin et le chorion. (B) Photographie d'œufs de seiche au début, milieu et fin d'incubation (modifiée d'après Boletzky et al., 2016).	43
Figure 12 : Etapes de la maturation du système visuel pendant la phase embryonnaire. (modifiée d'après Imarazene et al., 2017)	43
Figure 13 : Photographies de passoirs flottantes contenant les pontes d'œufs provenant du milieu naturel (A) et d'une passoire montrant des œufs séparés pour faciliter leur oxygénation (B). Un exemple de bac d'élevage avec des éléments d'enrichissement : coquillage, plante et cailloux (C). Exemple d'individu pris dans leur bac en eau claire (E) et en eau turbide (D). ...	48
Figure 14 : Shuttle tank apparatus. A) The apparatus consisted of a turbulent flow passing through honeycomb collimators of decreasing diameter, creating two separate currents of laminar flow in the tested arena. B) In the tested arena the animal is free to move and to choose its preferred current, here between turbid sea water and clear sea water. The picture shows an example of the test arena during an experiment where the animal stays in the clear area.....	60
Figure 15 : The preference of cuttlefish previously reared in different conditions of turbidity at two ages. The rearing group and the age seem both to have had an effect (tendency only) on the animals' preferences. Indeed, at 1-2 months, the control group did not show any preference between the three zones, the LT group equally preferred the clear and turbid zones, and the HT group showed a preference for the clear zone. At 3-5 months, all cuttlefish preferred turbid water, regardless of the rearing group.	64
Figure 16 : Number of zone changes during an experiment on cuttlefish under three rearing conditions. For each group there was no significant difference in the number of change in each group between the two ages (Mann-Whitney test, $p_C=0,41$; $p_{LT}=0,058$; $p_{HT}=0,23$). At 1-2 months post hatching 10 cuttlefish were tested in each group. At 3-5months, 20 cuttlefish were tested in group C, 14 in group LT and 15 in group HT.	65
Figure 17 : Proportion of time spent by cuttlefish in the different zones by age (A, mean for each age) and by age and rearing group (B, mean for each group and age). The time spent in a clear area decreased between the two ages, from younger to older (Mann-Whitney test, $p=0,019$), whereas the time spent in a turbid area increased (Mann-Whitney test, $p=0,033$). However, only the HT group spent significantly more time in a clear area at 1-2 months (Friedman test in addition to a post-hoc Wilcoxon's test with Bonferroni correction, $p=0,018$)	

and more time in a turbid area at 3-5 months (Friedman test in addition to a post-hoc Wilcoxon's test with Bonferroni correction, $p=0,010$).....	65
Figure 18 : The latency period before encountering the turbid area (A) and favorite area (B) for cuttlefish under three rearing conditions and at two ages. Cuttlefish begins the experiment in the clear zone, thus for this zone the latency to encounter the favorite area was calculate when the individual enter in the clear zone the second time. There was no difference between groups or ages in the latency to enter the turbid area or the favourite area (comparison between age: Mann-Whitney test, $p>0,05$; comparison between groups and between groups by age: Kruskal Wallis in addition to a post-hoc Dunn's test with Bonferroni correction, $p>0,05$). We noted that the LT group had a tendency to go more rapidly to its favourite area at 3-5 months than at 1-2 months (from 430s to 28s).	66
Figure 19 : The maximum time spent in a zone (resting time in a zone) of cuttlefish under three rearing conditions and in two age groups. There was no significant difference between groups or ages (comparison between ages: Mann-Whitney test, $p>0,05$; comparison between groups and between groups by age: Kruskal Wallis in addition to a post-hoc Dunn's test with Bonferroni correction, $p>0,05$). The resting time in a zone tended to increase for the C and LT groups (from 1091s to 1364s and from 855s to 1109s respectively) and to decrease for the HT group (from 1327s to 1073s) between the two ages.	66
Figure 20 : Photographie illustrant le test de choix pour un groupe de seiche. Ici deux individus sont en zone turbide (flèche), un individu est en zone intermédiaire (flèche) et sept individus sont en zone claire (flèche et cercle).	77
Figure 21 : Histogramme montrant la répartition moyenne des groupes de seiches entre les différents milieux (zone claire, zone intermédiaire et zone turbide) en fonction de leur milieu d'élevage (C = groupe témoin ; LT = groupe élevé en turbidité faible ; HT = groupe élevé en turbidité forte).....	78
Figure 22 : Histogramme montrant la répartition individuelle des groupes de seiches entre les différents milieux (zone claire, zone intermédiaire et zone turbide) en fonction de leur milieu d'élevage (C = groupe témoin ; LT = groupe élevé en turbidité faible ; HT = groupe élevé en turbidité forte).....	79
Figure 23 : Schéma bilan des résultats obtenus pour le test de choix entre l'eau turbide et l'eau claire (individu seul et en groupe).....	80

Figure 24 : Schéma du dispositif de prédation. L'animal est placé dans le dispositif expérimental rempli d'eau claire ou d'eau turbide. A t=5min on introduit une crevette (proie) et la seiche dispose de 15 min pour détecter, attraper et consommer la crevette. Le comportement de la seiche est filmé pendant toute l'expérience pour pouvoir déterminer à postériori le moment de détection et d'attaque mais aussi le succès de capture.....	87
Figure 25 : Latence de détection en fonction des groupes d'élevage en condition claire et turbide. Il n'y a pas de différence significative pour ce paramètre, on peut cependant noter une tendance pour tous les groupes à détecter les proies plus rapidement en eau claire	89
Figure 26 : Distance de détection en fonction des groupes d'élevage en condition claire et turbide. Seul le groupe HT a une diminution significative de sa distance de détection en eau turbide.....	89
Figure 27 : Latence d'attaque en fonction des groupes d'élevage en condition claire et turbide. Il n'y a pas de différence significative pour ce paramètre.....	90
Figure 28 : Temps de capture en fonction des groupes d'élevage en condition claire et turbide. Seul le groupe HT a un temps de capture significativement plus important en eau claire.....	91
Figure 29 : Stratégie de capture utilisée par la seiche en eau turbide et en eau claire.	91
Figure 30 : Photographie d'une capture de crevette sans comportement agonistique (gauche) et avec un comportement agonistique d'intensité 2 (droite). La photo de droite illustre l'attaque d'une crevette déjà capturée par une première seiche.....	99
Figure 31 : Photographie de tentative de capture d'une crevette déjà capturée par deux seiches en simultanée (comportement agonistique d'intensité 2) (gauche). Deux seiches attaquant une même proie (comportement agonistique d'intensité 3) (centre). Motif déimatique (comportement agonistique d'intensité 1) (droite)	99
Figure 32 : Histogramme montrant l'occurrence des comportements agonistiques en milieu clair et turbide en fonction de leur intensité (C1=comportement agonistique d'intensité 1, C2=comportement agonistique d'intensité 2, C3=comportement agonistique d'intensité 3) pour les groupes de cinq seiches juvéniles.....	99
Figure 33 : Schéma bilan des résultats obtenus pour le comportement prédateur en eau turbide et en eau claire en fonction du milieu d'élevage (haut) et schéma bilan des résultats obtenus pour les comportements agonistiques (intensité 2 et 3) en eau turbide et en eau claire pour le groupe témoin (bas).....	101

Figure 34 : Motifs les plus fréquents chez la seiche commune <i>Sepia officinalis</i> . De gauche à droite : motif stipple, motif uniforme, motif disruptif et motif mottle.	107
Figure 35 : Scoring des différentes intensités d’expression pour les papilles de la seiche (au niveau de l’œil). Modifiée d’après Panetta et al., 2017.....	107
Figure 36 : Schéma du dispositif expérimental pour l’expérience camouflage, les motifs testés et un exemple de planning expérimental. L’animal est introduit au centre du dispositif dans un cylindre en verre contenant de l’eau claire. Le dispositif est recouvert d’un motif complexe en 2D, illuminé par un ruban LED et rempli d’eau claire ou turbide. Le dispositif est recouvert d’un couvercle opaque laissant une ouverture pour une caméra vidéo permettant de filmer le comportement de l’animal pendant le test. Chaque animal effectue 6 tests : 2 motifs × 3 conditions de turbidité.	110
Figure 37 : Photographie d’une seiche sur le motif cercle gris dans les trois conditions expérimentales. De gauche à droite : condition eau claire, condition eau faiblement turbide, condition eau fortement turbide.	111
Figure 38 : Vue latérale du test de camouflage. On peut noter que même en turbidité faible le motif échiquier est impossible à distinguer avec un œil humain à une distance de quelques centimètres.	111
Figure 39 : ACP montrant les liens existants entre les motifs et les papilles exprimés par les seiches juvéniles sur le motif cercle gris	114
Figure 40 : ACP montrant les liens existants entre les motifs et les papilles exprimés par les seiches juvéniles sur le motif cercle échiquier.....	114
Figure 41 : Diagramme montrant les motifs et papilles utilisés en moyenne pour différentes conditions d’élevage, conditions expérimentales (eau claire ou 0, eau faiblement turbide ou 0.1 et eau fortement turbide ou 0.5) et motif de fond (cercle gris ou cercle échiquier) chez la seiche commune.	115
Figure 42 : Histogramme montrant l’intensité des papilles en fonction des conditions d’élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris	116
Figure 43 : Histogramme montrant l’intensité du motif stipple en fonction des conditions d’élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris	116

Figure 44 : Histogramme montrant l'intensité du motif mottle en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris	117
Figure 45 : Histogramme montrant l'intensité du motif uniforme en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris	117
Figure 46 : Histogramme montrant l'utilisation du motif disruptif (présence=1, absence=0) en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris	118
Figure 47 : Boxplot montrant le nombre d'éléments du motif disruptif (entre 0 et 11 éléments exprimés) en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris	118
Figure 48 : Histogramme montrant l'intensité des papilles en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier	119
Figure 49 : Histogramme montrant l'intensité du motif stipple en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier.....	120
Figure 50 : Histogramme montrant l'intensité du motif mottle en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier.....	120
Figure 51 : Histogramme montrant l'intensité du motif uniforme en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier.....	121
Figure 52 : Histogramme montrant l'utilisation du motif disruptif (présence=1, absence=0) en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier	121
Figure 53 : Boxplot montrant le nombre d'éléments du motif disruptif (entre 0 et 11 éléments exprimés) en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier	122
Figure 54 : Diagramme araignées montrant la proportion de seiche utilisant chaque élément du motif disruptif pour les trois conditions expérimentales et les deux motifs en fonction du	

groupe d'élevage. Plus le point est éloigné du centre et plus la proportion de seiche utilisant cet élément dans le camouflage est élevée.....	123
Figure 55 : Gauche : photographie d'un groupe de seiche camouflé sous une plante artificielle dans leur bac d'élevage. Ces seiches présentent un camouflage très homogène au sein du groupe. Droite : photographie d'un groupe de seiches testées sur le motif échiquier en turbidité faible (0.1g/l ou 50 NTU).....	126
Figure 56 : Schéma du dispositif expérimental pour l'expérience camouflage en groupe. Les animaux sont introduits au centre du dispositif dans un cylindre en verre contenant de l'eau claire. Le dispositif est recouvert d'un motif en 2D, illuminé par un ruban LED et rempli d'eau claire ou turbide. Le dispositif est recouvert d'un couvercle opaque laissant une ouverture pour une caméra vidéo permettant de filmer le comportement des animaux pendant le test. Chaque groupe est testé à 6 reprises : 2 motifs × 3 conditions de turbidité.....	127
Figure 57 : Diagramme montrant les motifs et papilles utilisés en moyenne pour différentes conditions d'élevage, conditions expérimentales (eau claire ou 0, eau faiblement turbide ou 0.1 et eau fortement turbide ou 0.5) et motif de fond (cercle gris ou cercle échiquier) chez la seiche commune testée en groupe.....	129
Figure 58 : Histogramme montrant les motifs utilisés (en proportion de seiche) par les groupes de seiches en fonction du groupe d'élevage et des conditions de turbidité (eau claire, eau faiblement turbide, eau fortement turbide) pour le motif échiquier.....	130
Figure 59 : Schéma du dispositif expérimental de camouflage dynamique. L'animal est placé dans un cylindre en verre au centre d'un dispositif rempli d'eau claire. Ce dispositif est éclairé par un ruban led et recouvert d'un couvercle opaque ménageant des ouvertures pour une caméra vidéo et des tuyaux. Le comportement de l'animal est filmé pendant 30 minutes. A t=15 min on ajoute délicatement de l'eau turbide dans le dispositif à l'aide d'un entonnoir relié aux tuyaux aboutissant dans l'eau du dispositif. L'eau entourant la seiche passe donc d'une eau claire à une eau fortement turbide.	133
Figure 60 : Schéma du dispositif expérimental pour le test d'ensablement et exemple de planning expérimental. L'animal est mis dans un cylindre en verre contenant de l'eau claire et une couche de sable fin. Il est ensuite placé au centre du dispositif expérimental. Ce dernier est éclairé par un ruban led et recouvert d'un couvercle opaque ménageant une ouverture pour une caméra vidéo permettant de filmer le comportement d'ensablement de l'animal	

pendant 30 min. Chaque animal est testé en eau claire et en eau turbide à l'âge de 15 jours, 21 jours, 28 jours.....	137
Figure 61 : Proportion de seiche qui s'ensable en fonction des groupes d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus	139
Figure 62 : Latence du premier comportement d'ensablement en fonction des groupes d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus. Pour la majorité des groupes il semble qu'il y ait une tendance à s'ensabler plus rapidement en eau turbide....	139
Figure 63 : Temps passé ensablé en fonction du groupe d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus. Les groupes LT et HT s'ensablent significativement plus longtemps en eau turbide respectivement à 28 jours et à 21 jours. On observe une tendance à rester plus longtemps ensablé lorsque les individus sont entourés d'eau turbide quel que soit le groupe et l'âge.....	142
Figure 64 : Nombre d'occurrence du comportement d'ensablement en fonction du groupe d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus. Les individus du groupe LT font significativement plus d'ensablement lorsqu'ils sont en eau turbide à 15 jours. Les individus du groupe HT font significativement plus d'ensablement lorsqu'ils sont en eau claire à 28 jours.	142
Figure 65 : Proportion de corps ensablé en fonction du groupe d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus. Pour le groupe témoin les seiches ont le corps significativement plus ensablé en eau claire qu'en eau turbide à 28 jours. On peut noter une tendance à avoir le corps plus ensablé en eau claire pour la majorité des groupes quel que soit leur âge.....	143
Figure 66 : Niveau d'homochromie de la seiche par rapport au substrat (sable). L'homochromie parfaite est atteinte pour la valeur 100 (ligne en pointillée rouge) lorsque la seiche est de même couleur que le sable. Un niveau d'homochromie au-dessus de la ligne rouge signifie que la seiche est plus claire que le sable, et lorsque ce niveau est en dessous cela signifie que la seiche est plus foncée que le sable. La majorité des seiches sont plus claires que le sable en eau claire et plus foncée en eau turbide. Ces différences sont significatives pour le groupe LT à tous les âges, pour le groupe C à 15 jours et 28 jours et pour le groupe HT à 28 jours.	143
Figure 67 : Tableau récapitulatif du comportement d'ensablement en eau claire et en eau turbide	146

Figure 68 : Schéma du dispositif optomoteur.....	156
Figure 69 : Proportion de seiche montrant une réponse optomotrice positive en fonction du groupe d'élevage, des motifs et de l'âge (comparaison entre groupe). A 7 jours après l'éclosion, 20 seiches ont été testées dans les groupes C et HT et 22 seiches dans le groupe LT. A un mois après l'éclosion 10 seiches ont été testées dans chaque groupe. Pour comparer les trois groupes un test de Fisher-Freeman-Halton (test exacte de Fisher pour les count data avec des p-value simulées sur la base de 105 répliques) puis un test post-hoc de Fisher apparié avec corrections de Bonferroni ont été utilisés. A 7 jours et en eau claire, le groupe LT a une sensibilité à la polarisation (Pol) significativement plus importante (80%) que le groupe témoin (30%) ($P=0,0044$).....	158
Figure 70 : Proportion de seiche montrant une réponse optomotrice positive en fonction du groupe d'élevage, des motifs et de l'âge. (Comparaison entre motifs). A 7 jours après l'éclosion, 20 seiches ont été testées dans les groupes C et HT et 22 seiches dans le groupe LT. A un mois après l'éclosion 10 seiches ont été testées dans chaque groupe. Pour tous les groupes et aux deux âges la sensibilité à la polarisation (Pol) est toujours plus faible que la sensibilité aux contrastes d'intensité (BW) en eau turbide. En eau claire et à 7 jours, la sensibilité aux contrastes d'intensité est plus importante que la sensibilité à la polarisation pour les groupes C et HT. A un mois ces différences disparaissent.....	159
Figure 71 : Proportion de seiche montrant une réponse optomotrice positive en fonction du groupe d'élevage, des motifs et de l'âge. (Comparaison entre condition expérimentale). A 7 jours après l'éclosion, 20 seiches ont été testées dans les groupes C et HT et 22 seiches dans le groupe LT. A un mois après l'éclosion 10 seiches ont été testées dans chaque groupe. La sensibilité à la polarisation (Pol) est toujours plus élevée en eau claire quel que soit le groupe et l'âge. Pour la sensibilité aux contrastes d'intensité (BW) seuls les groupes C et LT à 7 jours ont une sensibilité plus importante en eau claire.	159
Figure 72 : Proportion de seiche montrant une réponse optomotrice positive en fonction du groupe d'élevage, des motifs et de l'âge (Comparaison entre les âges). A 7 jours après l'éclosion, 20 seiches ont été testées dans les groupes C et HT et 22 seiches dans le groupe LT. A un mois après l'éclosion 10 seiches ont été testées dans chaque groupe. La sensibilité aux contrastes d'intensité ne varie pas avec l'âge quelle que soit la condition testée. Seul le groupe témoin augmente sa sensibilité à la polarisation entre 7 jours et un mois.....	160

Figure 73 : Schéma du dispositif expérimental permettant de tester la modalité sensorielle utilisée par la seiche commune en eau turbide et en eau claire pour différentes conditions d'élevage	171
Figure 74 : (A) Schéma du dispositif de l'expérience complémentaire 1 permettant de vérifier si les seiches juvéniles si un stimulus olfactif (odeur de proie) est suffisant pour attirer la seiche à proximité du tube en verre.	173
Figure 75 : (B) : Schéma du dispositif de l'expérience complémentaire 2 permettant de déterminer si la seiche est attirée par le tube en verre en l'absence de stimulus olfactif (eau de mer sans odeur de proie)	173
Figure 76 : (C) Schéma du dispositif de l'expérience complémentaire 3 permettant de voir si la seiche a besoin d'une (vision) ou de deux modalités (vision+olfaction) pour localiser sa proie.	173
Figure 77 : (D) : Schéma du dispositif de l'expérience complémentaire 4 permettant de voir si la seiche est capable de voir sa proie lorsqu'elle arrive à proximité du tube « vue » en eau turbide.....	174
Figure 78 : Modalités sensorielles utilisées par la seiche en eau turbide et en eau claire pour différentes conditions d'élevage.....	175
Figure 79 : Réponses comportementales des seiches communes face à la présentation d'un stimulus d'odeur ou d'eau de mer sans odeur (expériences complémentaires 1 et 2)	176
Figure 80 : Proportion de seiche capable de voir leur proie lorsqu'elle arrive à proximité du tube « vue » en eau turbide en présence d'un stimulus visuel seul ou d'un stimulus visuel et d'un stimulus olfactif (expériences complémentaires 3)	176
Figure 81: Schéma bilan des résultats concernant les capacités visuelles de la seiche commune élevée dans différents niveaux de turbidité (partie 4-1).	178
Figure 82 : Schéma bilan des modalités sensorielles principalement utilisées par la seiche au cours du comportement prédateur pour les différents groupes d'élevage. Ces résultats sont issus d'expériences préliminaires nécessitant des effectifs et des expériences complémentaires pour vérifier les résultats obtenus (partie 4-2).....	178
Figure 83 : Photographies d'une ponte de seiche commune comprenant des œufs blancs et des œufs noirs. A droite on peut distinguer les embryons et leurs yeux colorés à l'intérieur des œufs blancs.	184

Figure 84 : Pourcentage de seiche montrant une réponse optomotrice chez des groupes de seiches communes de 7 jours (haut) et d'un mois (bas) de différentes provenances	189
Figure 85 : Pourcentage de seiche montrant une réponse optomotrice chez des groupes de seiches communes de 7 jours de différentes provenances et de différentes conditions d'élevage	189
Figure 86 : Boxplot montrant la distance de détection en eau claire et en eau turbide en fonction des conditions d'élevages et de la couleur de l'œuf chez des juvéniles de seiches commune de 7 jours.....	194
Figure 87 : Boxplot montrant la latence de détection en eau claire et en eau turbide en fonction des conditions d'élevages et de la couleur de l'œuf chez des juvéniles de seiches commune de 7 jours.....	194
Figure 88 : Boxplot montrant la latence d'attaque en eau claire et en eau turbide en fonction des conditions d'élevages et de la couleur de l'œuf chez des juvéniles de seiches commune de 7 jours.....	195
Figure 89 : Boxplot montrant le temps de capture en eau claire et en eau turbide en fonction des conditions d'élevages et de la couleur de l'œuf chez des juvéniles de seiches commune de 7 jours.....	195
Figure 90 : Stratégie de capture utilisée par les seiches juvéniles provenant d'œufs blancs ou noirs en eau turbide et en eau claire	196
Figure 91 : Photographie d'une seiche pharaon <i>Sepia pharaonis</i> dans le bac d'élevage ©Goerger Alice.....	201
Figure 92: Schéma du dispositif optomoteur utilisé pour mesurer l'acuité visuelle chez <i>Sepia pharaonis</i> (haut) et photographies à l'intérieur des animaux à l'intérieur du dispositif en eau claire (en bas à gauche) et en eau turbide (en bas à droite)	203
Figure 93 : Schéma du dispositif camouflage et des motifs (cercle gris et cercle échiquier) utilisés lors du test camouflage chez <i>Sepia pharaonis</i>	205
Figure 94 : Captures d'écran pour l'expérience camouflage sur le motif cercle échiquier (haut) et le motif cercle gris (bas) pour un milieu clair (gauche), faiblement turbide (milieu) et fortement turbide (droite) chez <i>Sepia pharaonis</i>	206
Figure 95 : schéma illustrant le dispositif de camouflage dynamique et photo du dispositif à l'extérieur et à l'intérieur. L'animal est placé dans un cylindre en verre au centre d'un dispositif fermé gris uniforme ou avec un motif d'échiquier contenant de l'eau de mer claire. On ajoute	

de la turbidité à t=15min via l'entonnoir qui délivrera l'eau turbide aux coins du dispositif facilitant le mélange entre l'eau claire et l'eau turbide. Le camouflage de l'animal sera déterminé avant, pendant et après l'ajout d'eau turbide à l'aide d'une caméra vidéo..... 209

Figure 96 : Captures d'écran de l'expérience camouflage dynamique pour le motif échiquier (haut) et le motif gris uniforme avant (gauche), pendant (milieu) et après l'ajout de turbidité (droite) chez *Sepia pharaonis*..... 210

Figure 97 : Schéma bilan des effets de l'histoire individuelle et de l'histoire de l'espèce 212

Figure 98 : images montrant l'utilisation de l'homochromie chez la panthère des neiges (mammifère), le poisson-pierre (poisson), l'araignée-crabe (arthropode), (plante). Chez le renard polaire l'homochromie varie en fonction des saisons : une fourrure blanche en hiver et grise en été. Images provenant de Pixabay (animaux) et (Klooster et al, 2009) (plante). 227

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	3
I. DEFINITIONS ET PRINCIPAUX CONCEPTS	3
II. LES EFFETS DE LA TURBIDITE CHEZ LES ANIMAUX :	5
III. EFFETS DES CONDITIONS DE CAPTIVITE ET D'ELEVAGE SUR LES ESPECES ANIMALES :	11
IV. LA DIRECTIVE : QUELS CHANGEMENTS POUR LES CEPHALOPODES ?	21
V. PRESENTATION DU MODELE <i>SEPIA OFFICINALIS</i> :	23
V.1. <i>Phylogénie</i> :	23
V.2. <i>Anatomie</i> :	24
V.3. <i>Respiration</i> :	24
V.4. <i>Ecologie</i> :	26
V.5. <i>Comportements et physiologie sensorielle</i> :	28
V.6. <i>Reproduction</i>	40
V.7. <i>Développement</i> :	42
V.8. <i>Exploitation et aquaculture</i>	44
VI. METHODES GENERALES :	46
VII. SYNTHESE DES OBJECTIFS DE LA THESE :	49
CHAPITRE 1 : LA SEICHE A-T-ELLE UNE PREFERENCE SPONTANEE POUR LE MILIEU TURBIDE ?	55
I. EXPERIENCE 1 : PREFERENCE INDIVIDUELLE ET TURBIDITE :	56
II. EXPERIENCE 2 : PREFERENCE DE GROUPE ET TURBIDITE :	76
III. BILAN DU CHAPITRE 1	80
IV. CONCLUSION	80
CHAPITRE 2 : TURBIDITE ET COMPORTEMENT PREDATEUR	83
I. EXPERIENCE 1 : INFLUENCE DE LA TURBIDITE DE L'EAU D'ELEVAGE SUR LE COMPORTEMENT PREDATEUR	84
II. EXPERIENCE 2 : TURBIDITE ET COMPETITION ALIMENTAIRE	96
III. BILAN DU CHAPITRE 2	101
IV. CONCLUSION	101
CHAPITRE 3 : TURBIDITE ET COMPORTEMENTS CRYPTIQUES	105
I. LE CAMOUFLAGE	106
I.1. <i>Expérience 1 : Turbidité, condition d'élevage et camouflage individuel</i>	106
I.2. <i>Expérience 2 : Lien entre turbidité, condition d'élevage et camouflage de groupe</i>	126
I.3. <i>Expérience 3 : Turbidité et adaptation dynamique du camouflage</i>	132
II. L'ENSABLEMENT	135
III. BILAN DU CHAPITRE 3	146
IV. CONCLUSION	146

CHAPITRE 4 : TURBIDITE, MATURATION DU SYSTEME VISUEL ET MODALITES SENSORIELLES UTILISEES AU COURS DE LA PREDATION	149
I. EXPERIENCE 1 : DEVELOPPEMENT DU SYSTEME VISUEL.....	150
II. EXPERIENCE 2 : MODALITES SENSORIELLES PRIVILEGIEES EN EAU TURBIDE	169
III. BILAN DU CHAPITRE 4	178
IV. CONCLUSION.....	179
CHAPITRE 5 : TURBIDITE ET ECOLOGIE EMBRYONNAIRE	183
I. SEPIA OFFICINALIS	184
I.1. <i>Expérience 1 : Influence du site de ponte, de la couleur de la capsule de l’oeuf et du milieu d’élevage sur les capacités visuelles des seiches juvéniles.....</i>	<i>184</i>
I.2. <i>Expérience 2 : Influence de la couleur de l’œuf et du milieu d’élevage sur le comportement prédateur des seiches juvéniles.....</i>	<i>192</i>
II. SEPIA PHARAONIS.....	200
II.1. <i>Expérience 3 : Turbidité, camouflage et capacités visuelles chez une espèce d’eau claire (Sepia pharaonis)</i>	<i>200</i>
III. BILAN DU CHAPITRE 5	212
IV. CONCLUSION.....	212
DISCUSSION ET PERSPECTIVES.....	217
I. TURBIDITE ET BIEN-ETRE	217
II. COMPORTEMENT PREDATEUR ET TURBIDITE	220
III. COMPORTEMENTS DEFENSIFS ET TURBIDITE	227
IV. SYSTEMES SENSORIELS ET TURBIDITE	236
V. ECOLOGIE SENSORIELLE DE L’EMBRYON ET TURBIDITE	238
VI. CONCLUSIONS	240
BIBLIOGRAPHIE	245
ANNEXES.....	297
I. ARTICLE	297

Introduction générale

Introduction générale

I. Définitions et principaux concepts

De nos jours, le bien-être animal est une question de plus en plus débattue et médiatisée dans tous les domaines de recherche en biologie. En effet, ces dernières années de plus en plus d'études et de textes de loi tentent de répondre aux attentes de la société en proposant des outils et des moyens pour améliorer le bien-être des animaux et son suivi notamment au sein des laboratoires, des zoos et des structures d'élevage. En laboratoire les études sur le bien-être des animaux sont réalisées sur des espèces « domestiquées » et/ou élevées en laboratoire depuis plusieurs générations. Pour les espèces les plus sauvages les individus testés en laboratoire sont issus de la reproduction d'un nombre restreint de reproducteurs d'une population sauvage. De plus, les individus élevés et testés en laboratoire sont des individus qui par définition ne sont pas soumis au processus de sélection naturelle par les prédateurs naturels, les parasites ou les modifications environnementales de leur milieu d'origine (Zecchini, 2002).

On sait aussi que chaque espèce a son propre univers (umwelt) réparti entre ses capacités sensorielles (ce que l'animal peut percevoir, merkwelt) et ses capacités motrices (ce que l'animal est capable de faire en réponse aux stimuli sensoriels, wirkwelt) (Von Uexküll, 1934). La vision d'un animal aquatique est dépendante de la structure de son œil mais également de l'information visuelle disponible dans son environnement. En milieu marin, de nombreux facteurs peuvent diminuer ou perturber l'information visuelle : la luminosité, la profondeur, la couverture nuageuse, la position du soleil, le courant, les propriétés du milieu (réfléchissant, absorbant), la couleur, mais également la turbidité. La présente thèse est financée par la région Normandie, intéressée par les facteurs pouvant expliquer la diminution de la population des seiches communes très pêchées au sein de sa région. Comprendre si la seiche peut être affectée par différents niveaux de turbidité afin de transférer nos données dans les politiques de conservation de l'espèce ou en aquaculture relève de l'éthologie appliquée. En milieu naturel ces seiches sont soumises à des variations de turbidité importantes notamment près des côtes où la turbidité peut être d'origine anthropique. Par définition la turbidité diminue la visibilité sous l'eau et la seiche, comme d'autres prédateurs chassant à vue, est

donc une espèce qui a dû s'adapter aux contraintes imposées par cet environnement. Nous n'avons pas de données sur les comportements de la seiche commune dans un environnement turbide et en ce sens nos résultats seront intéressants du point de vue de l'éthologie fondamentale de cette espèce. Puisque le projet concerne la vision en eau turbide nous aborderons des questions liées à l'écologie visuelle de la seiche.

Aujourd'hui le même animal n'est pas considéré de la même façon s'il fait partie des animaux domestiques, des animaux d'élevage en vue de sa consommation ultérieure, des animaux utilisés à des fins scientifiques ou des animaux sauvages (Mormède et al, 2018). La perception même que l'on a de ces animaux s'en trouve modifiée. La mobilisation de la société sur la question de la condition animale et des problèmes éthiques que posent l'utilisation des animaux en recherche ont permis de reconnaître la sensibilité des animaux (Mormède et al, 2018). Pour arriver à ces conclusions il faut revenir quelques années en arrière avec les premiers travaux majeurs d'étude du comportement animal par Charles Darwin (avec *L'Origine des Espèces* en 1859). Ses observations rigoureuses de multiples espèces tout autour du globe (1831-1836) lui suggèrent l'existence d'un processus de sélection naturelle qui donnera sens à l'Evolution des organismes. Darwin affirme que les espèces changent au fil du temps et que les individus les plus adaptés survivent et se reproduisent plus que les autres (Darwin, 1859). Au sein des populations il existe une variation entre les individus et lorsque cette variation confère un avantage à ceux qui la porte (en termes de fitness) et que cet avantage est transmissible à leurs descendants la proportion d'individu portant cette variation augmentera au fil des générations dans la population et conduira à l'Evolution de l'espèce.

Malgré ces idées novatrices il faudra attendre près d'un siècle pour que trois chercheurs, Karl von Fritsch, Konrad Lorenz et Nikolaus Tinbergen fondent la discipline qui plus tard étudiera le comportement de toutes les espèces animales : l'éthologie littéralement la science (logos) des mœurs (ethos). Tous trois sont partis d'une connaissance approfondie du milieu naturel des espèces auxquelles ils s'intéressaient et ont observé les comportements naturels de ces animaux. Les travaux de Lorenz sur l'oie cendrée (*Anser anser*) ont permis de montrer que les comportements et les mécanismes sous-jacents sont adaptés. Il existe donc un lien entre les comportements découlant de l'instinct de l'animal (comportements considérés par lui comme « innés ») et ceux qui nécessitent un apprentissage (comportements considérés par Lorenz comme « acquis »). En tenant compte de ses travaux et de ceux de Lorenz, Tinbergen propose

en 1963 (Tinbergen, 1963) de circonscrire l'éthologie à quatre questions fondamentales à propos d'un comportement : quels sont les facteurs qui le déclenchent ? A quoi sert-il ? Comment apparaît-il au cours de la vie d'un individu ? Comment se met-il en place au cours de l'Evolution ?

A l'heure actuelle les domaines de réflexion de l'éthologie sont multiples : en éthologie humaine on tente d'appréhender les comportements humains en utilisant les mêmes méthodes que pour l'étude du comportement animal (Eibl-Eibesfeldt, 1979) ; en éthologie appliquée l'étude du comportement cherche à améliorer les relations humain-animal (Stauffacher, 1992), la conservation des espèces et le bien-être des populations animales captives (Stauffacher, 1992). Néanmoins étudier des animaux captifs ne dispense pas les chercheurs d'imaginer les conséquences et les différences qui existent entre les comportements d'animaux captifs et leurs congénères issus du milieu naturel. En effet entre ces deux groupes d'animaux les milieux ne sont pas les mêmes ce qui peut impacter leurs comportements. Une science qui à l'échelle la plus large étudie les interactions entre les organismes et leur environnement (Mackenzie et al., 2001) est l'écologie. Cette discipline aussi vaste que complexe peut être appréhendée à différentes échelles, du gène au comportement. Beaucoup d'espèces utilisent majoritairement la vue pour appréhender leur environnement. Etudier comment les systèmes visuels permettent aux espèces de survivre, comment ces systèmes visuels ont évolué pour accomplir certaines fonctions ou encore comment ils se sont spécialisés dans certaines tâches visuelles relèvent de ce qu'on appelle l'écologie visuelle. Parmi ces différentes questions l'écologie visuelle s'intéresse particulièrement à comment les animaux utilisent la vision dans leurs activités et leurs comportements naturels mais également si la vision peut s'adapter lorsque l'environnement change.

II. Les effets de la turbidité chez les animaux :

La turbidité est une caractéristique optique de l'eau, à savoir sa capacité à diffuser ou absorber la lumière incidente. Elle dépend de la quantité de particules en suspension qu'elle contient : plus elles seront abondantes et plus l'eau sera turbide et opaque (Kirk, 1985). Les particules en suspension peuvent être minérales (limon, argile, sable), animales (zooplancton) ou végétales (algues, phytoplancton). Par ses propriétés physiques l'eau turbide diminue la visibilité sous-marine et la luminosité. Pour certains auteurs, la turbidité ne peut inhiber

d'autres modalités sensorielles que la vue (Eiane et al., 1999 ; Ohata et al., 2011) et ne devraient pas affecter les prédateurs non visuels comme les méduses (prédateurs tactiles) ou les crabes (prédateurs olfactifs). Cependant il est possible que les particules en suspension interagissent avec les composés chimiques en milieu naturel (les absorbent) modifiant ainsi les informations olfactives (Lunt et Smee, 2015).

Dans les cas d'eutrophisation de lacs ou des littoraux, l'augmentation de la turbidité est problématique puisque la turbidité est le résultat d'un dérèglement du milieu d'origine. Cependant, certains environnements sont naturellement turbides (des fleuves comme l'Amazonie ou le Gange). De multiples espèces animales se sont adaptées à ces environnements particuliers. Par exemple, chez les larves d'invertébrés, la turbidité permet d'augmenter l'activité des larves et leurs taux de croissance (Meutter et al., 2013). Néanmoins de plus en plus d'activités humaines augmentent la turbidité de certains milieux. Elles peuvent occasionner des perturbations importantes en particulier lorsque les espèces inféodées ne sont pas adaptées à l'eau turbide (Smith, 2003). L'un des exemples les plus connus de perturbations du milieu est l'eutrophisation qui apparaît lorsque des algues prolifèrent dans une zone donnée (après rejets anthropiques de nutriments généralement) jusqu'à obscurcir totalement les premiers mètres d'eau et bloquer la lumière pour tous les organismes pouvant conduire à une réduction de la diversité spécifique des plantes et des organismes marins par compétition pour l'accès à la lumière (Mäemets et al., 2010). La seiche commune est une espèce vivant en zone côtière plusieurs mois par an, c'est donc une espèce qui peut être soumise aux rejets terrigènes dus à l'urbanisation du littoral ou aux processus d'eutrophisation dû à la prolifération d'algues à cause du réchauffement climatique même si ces phénomènes n'ont jamais été étudiés sur les populations de seiches communes.

Les effets de la turbidité ont été très étudiés chez les poissons (Ortega et al., 2020). Ce paramètre est ainsi capable de modifier la physiologie, la morphologie mais aussi les comportements de différentes espèces (Ortega et al., 2020, voir aussi Introduction partie III). Les effets de la turbidité dépendent également du type de particules utilisées pour obtenir de l'eau turbide : de l'argile, des algues, du sable. Il a été montré que chez les larves de poissons, l'utilisation d'argile permettait de réduire les proliférations bactériennes : contrairement aux algues l'argile sédimente et est donc facile à nettoyer (Attramadal et al., 2012 ; Daugherty, 2013 ; Stuart et al., 2015 ; Pierce et al., 2019). Une turbidité composée de plusieurs particules

de natures différentes peut également avoir un effet différent d'une turbidité constituée d'un seul type de particules (monotype). Les poissons étant des organismes qui respirent en filtrant l'eau, les premiers organes internes à être touchés par la turbidité sont les branchies : on a pu montrer qu'en eau turbide il y avait un changement de structure des branchies (diminution des espaces entre lamelles, augmentation de l'épaisseur des lamelles, espèce génération combien voir Sutherland, 2006). Néanmoins une étude semble montrer que ces transformations sont sans conséquence sur la respiration et l'efficacité de la transmission de l'oxygène (Cumming, 2016). Chez les huîtres et les moules, il y a un changement du rapport entre lèvre et branchies et un élargissement de ces deux organes chez certaines espèces (huîtres) lorsque les animaux sont élevés en eau turbide. La seiche commune (*Sepia officinalis*) est une espèce avec une large aire de répartition, on peut donc supposer qu'elle est adaptée à une gamme étendue de turbidité. Cependant l'effet de cette turbidité sur la respiration, la circulation de l'oxygène, l'accumulation de particules sédimentaires dans les branchies ou encore le développement d'adaptation physiologique pour compenser les effets de la turbidité n'ont jamais été étudiés chez cette espèce (Chapitre 4 et 5).

Il y a également des modifications du comportement entre les poissons élevés en eau turbide et ceux élevés en eau claire. Le plus étudié est le comportement de prédation car de nombreuses espèces de poissons chassent à vue et sont donc beaucoup moins performantes pour trouver leurs proies en eau turbide. Les mammifères marins qui sont aussi des prédateurs visuels ont une acuité visuelle réduite en eau turbide (phoques, *Phoca vitulina*, Weiffen et al., 2006). Chez les poissons, il y a une augmentation de la distance de détection de la proie même à des turbidités très faibles (de 82% à 5 NTU chez *Lepomis macrochirus*, Miner et Stein, 1996) mais également de la distance de réaction de la proie (Vinyard et O'Brien, 1976 ; Barret et al., 1992 ; Miner et Stein, 1996 ; Gregory et O'Brien, 1983 ; Abrahams et Kattenfeld, 1997 ; Confer et al., 1978 ; Bruton, 1985 ; Fraser et al., 1987). Chez le cormoran (*Phalacrocorax carbo sinensis*) il y a également une diminution de la détection des proies pour de faibles niveaux de turbidité (Strod et al., 2008). Cela a généralement un impact négatif sur la consommation de proie qui diminue pour plusieurs espèces en eaux turbides (Gregory et Northcote, 1993 ; Miner et Stein, 1993 ; Benfield et Minello, 1996 ; Rowe et Dean, 1998 ; Utne-Palm, 1999 ; Horppila et al., 2004 ; Nurminen et Horppila, 2006 ; Meager et al., 2005 ; Meutter et al., 2013) mais aussi sur la recherche de nourriture (Minello et al., 1987 ; Macia et al., 2003 ;

Aksnes et al., 2004 ; Aksnes, 2007). Chez les serpents pêchant des poissons il y a une augmentation de la latence à attaquer une proie et à l'approcher en plus de la diminution de la distance de détection (Manjarrez et al., 2015). La perte de visibilité peut également avoir un impact négatif sur les populations marines en masquant les filets de pêches et en augmentant le nombre de prises accessoires et les captures accidentelles car les individus n'arrivent pas à éviter les filets à temps (phoques : Luck et al., 2019 ; tortues : Chambault et al., 2017). Certaines espèces compensent la perte de visibilité en augmentant l'effort pour la recherche de proie et en prospectant plus longtemps et sur une surface plus large ce qui leur permet de capturer le même nombre de proies en eaux turbides et en eaux claires au prix d'une forte consommation énergétique (Bonner et Wilde, 2002 ; Ljunggren et Sandström, 2007 ; Allen-Ankins et al., 2012, Sweka et Hartman, 2001). Chez la seiche commune (*Sepia officinalis*) le comportement prédateur n'a jamais été étudié en eau turbide. Pourtant cette espèce passe les premiers mois de sa vie sur les côtes où la turbidité varie à l'échelle de la journée, les jeunes seiches communes doivent donc avoir développé des techniques et des adaptations leur permettant de chasser leurs proies en eau turbide. La comparaison entre le comportement prédateur en eau turbide et en eau claire serait donc très utile pour mieux connaître cette espèce et savoir si ses techniques de chasse sont efficaces même en eau turbide (Chapitre 2).

Pour plusieurs espèces d'invertébrés, la turbidité n'a pas d'effet ou a des effets positifs pour les prédateurs olfactifs comme les crabes (Lunt et Smee, 2015 et Lunt et Smee, 2014). En modifiant le taux de prédation, la turbidité peut avoir une influence sur les effets des prédateurs : si une proie est moins consommée sa population augmente (effet direct) et la population des espèces dont cette proie se nourrit diminue (effet indirect) (Abrahams et Kattenfeld, 1997 ; Van de Meutter et al., 2005). Cette influence de la turbidité sur le taux de prédation peut modifier la répartition entre communautés animales (zooplancton : Eiane et al., 1999 ; Aksnes et al., 2004). Plus la turbidité augmente et plus les poissons qui s'orientent visuellement disparaissent aux profits des autres espèces (Rodriguez et Lewis, 1997). Les poissons-chats (*Ameiurus melas*) (sensibles aux stimuli tactiles et olfactifs) et les poissons-couteaux (*Apteronotus albifrons*) (sensibles aux stimuli électriques) sont des poissons nocturnes adaptés à une faible luminosité qui sont dominants en eau turbide. Dans ce milieu ils sont capables de rechercher leur nourriture efficacement à l'aide de ces récepteurs

sensoriels particuliers tout en étant à l'abri des prédateurs visuels. C'est aussi le cas d'invertébrés marins comme les populations de crabes (*Panopeus spp*) qui, en condition turbide, ont tendance à augmenter par rapport à celle des poissons (Lunt et Smee, 2014). Les milieux turbides pourraient donc être des « refuges » pour les proies dont les prédateurs chassent à vue (DeRobertis et al., 2003 ; Engström-Ost et al., 2009). Il serait intéressant de voir si la seiche perçoit également les milieux turbides comme moins risqués et sélectionne préférentiellement les milieux turbides par rapport aux milieux clairs quand on lui donne le choix (Chapitre 1).

Le comportement anti-prédateur est également très lié aux capacités visuelles chez beaucoup d'animaux et peut être affecté par l'eau turbide. En effet le manque de visibilité de l'eau turbide affecte le comportement anti-prédateur chez certaines espèces (voir revue par Lima et Dill, 1990) alors que chez d'autres il l'exacerbe car le milieu turbide change la perception du risque et limite les comportements risqués (Chamberlain et Ioannou, 2019). Chez la seiche commune, Cartron et ses collaborateurs (2013c) ont montré que les juvéniles de cinq mois sont capables de détecter l'arrivée d'un prédateur en eau turbide et de réagir rapidement avec un comportement adapté : fuite et jet d'encre.

Il existe également des différences (taille des yeux, sensibilité des opsines, ...) entre population vivant en milieux turbides et en milieux claires. Les individus d'eau claire sont plus actifs chez les poissons zèbres *Danio rerio* (Wojtas et al., 2015) : ils quittent leur refuge plus rapidement lors d'une attaque de prédateur et passent plus de temps à la recherche de nourriture (Oldham et al., 2018). Une explication possible de ces différences selon les auteurs est que le milieu turbide peut être plus turbulent (dans l'étude citée plus haut une rivière turbide est comparé à un marais d'eau claire). Pour les espèces grégaires la turbidité peut également modifier les comportements sociaux (Borner et al., 2015 ; Chamberlain et Ioannou, 2019 ; Kimbell et Morrell, 2015) notamment chez les guppys où les individus forment des bancs plus petits, nagent plus souvent seuls et sont moins cohésifs en eau turbide. Le milieu turbide en changeant la perception du milieu modifie aussi les décisions de groupe puisqu'en eau turbide les individus d'un banc agissent plus comme s'ils étaient seuls et perdent les bénéfices associés aux comportements en bancs (Chamberlain et Ioannou, 2019). Chez les poissons zèbres (*Danio rerio*) au contraire, les individus ont tendance à plus s'associer en banc en eau turbide (Wojtas et al., 2015). Ils sont également moins agressifs entre eux (Wojtas et al., 2015). Gray et ses

collaborateurs (2012) ont démontré qu'en eau turbide les mâles étaient plus agressifs ce qui peut pour certaines espèces modifier à terme les relations intraspécifiques au sein d'un groupe d'individus ou d'une population. Chez les guppies (*Poecilia reticulata*), Chamberlain et ses collaborateurs (2019) ont montré que les individus mettent aussi plus de temps à se remettre d'un stress (odeur d'un prédateur) lorsqu'ils sont en eau turbide. Chez un invertébré marin (*Stenopsyche marmorata*) les larves élevées en eau turbide ont une augmentation de leur stress oxydatif (Suzuki et al., 2018). Chez la seiche nous pouvons observer si la turbidité diminue les comportements agonistiques inhérents à l'élevage en groupe des individus lors du nourrissage : les seiches entrent en compétition pour capturer des proies (observations personnelles, voir Chapitre 2)

Le milieu turbide a donc un impact fort sur les organismes aquatiques. Il doit être un élément important de sélection naturelle des organismes. Certaines espèces ont ainsi développé des adaptations pour pallier les contraintes de l'eau turbide. C'est notamment le cas des guppies (*Poecilia reticulata*) qui ont adapté leur vision à l'eau turbide via un changement d'opsine (Ehlman et al., 2015) ou encore une spécialisation de la structure de la rétine (Francke et al., 2014) pour détecter principalement la lumière rouge qui prédomine en eau turbide. Chez d'autres espèces, la vie en eau turbide a sélectionné des individus avec des yeux plus grands (Pakkasmaa et al., 1998) afin d'augmenter l'acuité visuelle (Northcote et al., 1978) (Drinan et al., 2012). Au niveau du comportement, de multiples espèces se sont adaptées à l'eau turbide en utilisant un autre sens que la vue (un phénomène appelé « shift sensoriel ») (Minello et al., 1987 ; Abrahams et Kattenfeld, 1997 ; DeRobertis et al., 2003 ; Radke et Gaupisch, 2014) en particulier pour la recherche de nourriture (Chapman et al., 2010 ; Johannesen et al., 2012). Chez le poisson zèbre (*Danio rerio*) un élevage des individus 15 jours en eau turbide montre que les individus qui ordinairement recherchent leur nourriture à l'aide de leur vue privilégient l'odorat pour ce comportement à l'issue de l'expérience. (Suriyampola et al., 2018). Ces adaptations, qu'elles soient rapides ou non, peuvent avoir des coûts énergétiques élevés pour les organismes (Meager et Batty, 2007). Chez les crevettes japonaises tigrées (*Penaeus japonicus*) juvéniles par exemple, les capacités d'osmorégulation sont réduites en eau turbide ce qui induit une augmentation de l'activité Na^+/K^+ ATPase des branchies pour compenser la perturbation de l'équilibre ionique et osmotique (Lin et al., 1992). Chez ces mêmes juvéniles un élevage en eau turbide diminue également leur tolérance aux changements de salinité. En

eau fortement turbide le taux de mortalité est plus élevé (Lin et al., 1992). La seiche commune rencontre en moyenne une turbidité de 50 à 100 NTU en milieu naturel il est donc intéressant de voir si l'élevage en eau faiblement turbide est bénéfique pour le développement de cette espèce et induit des différences physiologiques (Chapitre 4)

Le milieu turbide est donc source de modifications physiologique, morphologique et comportementale et son impact important a amené certaines espèces (poisson guppies, dauphin de rivière) à des adaptations variées à l'échelle de l'espèce pour compenser notamment la perte de visibilité. Cependant certaines espèces (comme le poisson-chat *Clarias Gariepinus*) qui vivent en nature en eaux turbides sont utilisées en élevage. Les dispositions réglementaires régissant ces pratiques recommandent que l'eau des structures de stabulation soit la plus claire et la plus propre possible (par exemple la directive 2010/63/EU concernant les animaux élevés à des fins de recherche). On peut donc se demander si ces recommandations vont dans le sens du bien-être animaux adaptés à la turbidité ou si elles proviennent d'exigences uniquement sanitaires ou pratiques pour les éleveurs. C'est le cas de la seiche commune qui fait partie des espèces vivant à l'état naturelle dans des environnements à la turbidité variable mais, qui protégée par la directive 2010/63/EU, est élevée en laboratoire et en aquaculture dans une eau claire. Elle représente donc un modèle d'étude privilégié pour comprendre l'effet de la turbidité sur les organismes marins.

III. Effets des conditions de captivité et d'élevage sur les espèces animales :

De nos jours, le bien-être animal est une question débattue et médiatisée dans tous les domaines de recherche. En effet, ces dernières années de plus en plus d'études et de textes de loi tentent de répondre aux attentes de la société en proposant des outils et des moyens pour améliorer le bien-être des animaux et son suivi notamment au sein des laboratoires, des zoos et des structures d'élevage. En laboratoire les études sur le bien-être des animaux sont généralement réalisées sur des espèces « domestiquées » et/ou élevées en laboratoire depuis plusieurs générations. Pour les espèces sauvages les individus testés en laboratoire sont issus de la reproduction d'un nombre restreint de reproducteurs au sein d'une population sauvage. De plus, les individus élevés et testés en laboratoire sont des individus qui, par définition, ne sont pas soumis au processus de sélection naturelle.

Les directives et les réglementations sur le bien-être des différentes espèces se basent en majorité sur des études réalisées en laboratoire. Il est donc intéressant de se demander si les milieux de vie qu'ils préconisent sont véritablement des environnements qui optimisent le bien-être et permettent d'exprimer le répertoire comportemental des espèces. Toutes les espèces vivent au sein d'écosystèmes complexes et au sein de réseaux trophiques plus ou moins bien décrits dans la littérature. La transposition des milieux écologiques des espèces animales par les réglementations et les directives passent donc forcément par une simplification de ces milieux et interactions. Cette simplification est d'autant plus importante que l'espèce est méconnue des chercheurs et des décisionnaires. A cette simplification s'ajoute également d'autres contraintes de type économique, sanitaire ou pratique. Enfin, ces structures doivent permettre une forte proximité avec l'humain. Pour beaucoup d'espèces il existe des besoins écologiques ou nutritionnels très contraignants pour l'élevage comme le rythme circadien inversé, les périodes d'hibernation ou la nécessité de nourrissage avec des proies vivantes (comme c'est le cas chez la seiche commune). Ces besoins impliquent des aménagements spécifiques qui, par commodité, sont souvent négligés dans les structures d'élevage habituant les animaux à déplacer leur rythme circadien ou à se nourrir que de proies mortes ou de substituts industriels lorsqu'ils existent.

Ces différences entre milieu d'élevage et milieu naturel ne sont pas sans conséquence sur les organismes en question. En effet, en comparant les individus élevés en laboratoire et les individus sauvages, une étude a pu montrer que les saumons juvéniles sauvages (*Salmo salar* L.) se montraient plus agressifs que ceux de laboratoire et remportaient majoritairement les conflits pour le territoire et la nourriture (Metcalf et al, 2003). Chez le macaque de Barbarie (*Macaca sylvanus*) on a pu montrer que les individus qui vivaient à proximité d'une zone touristique passaient beaucoup plus de temps au repos et à exprimer des comportements agressifs que leurs congénères en milieu naturel. Ils passent également beaucoup moins de temps à chercher de la nourriture ou à se déplacer (El Alami et al., 2012). En milieu naturel la seiche est une espèce solitaire, excepté lors de la reproduction. Cependant les conditions d'élevage de cet animal impliquent un regroupement d'individu dans un espace restreint et occasionnent des comportements agonistiques notamment lors des moments de nourrissage (cf Chapitre 2). Chez *Sepia officinalis*, Domingues et ses collaborateurs (2004) ont montré une meilleure survie des juvéniles lorsque ces derniers étaient nourris avec des proies vivantes

(régime alimentaire naturel) plutôt que de proies mortes. Ils ont montré que les mysis (*mysidaceae*) devaient être utilisées en raison de leur teneur en lipide dans les toutes premières semaines de développement et d'autres plus tardivement dans la vie de l'animal (crevette *Palaemonetes paludosus*).

Une équipe a récemment montré que les rats taupes du Cap (*Georychus capensis*) élevés en laboratoire montraient un niveau d'activité réduit et des réactions très agressives vis-à-vis d'expériences imprévues, leurs homologues sauvages montrant moins d'anxiété et un comportement plus exploratoire (Oosthuizen et al., 2013). Chez les souris (*Mus musculus*), les femelles sauvages évitent plus les milieux ouverts que les femelles de laboratoire et prennent donc moins de risques (Augustsson et al., 2005). Chez une espèce d'acariens, *Dermatophagoides pteronyssinus*, la mortalité des œufs issus des animaux de laboratoire est plus élevée que celle d'animaux sauvages (Colloff, 1987). Cette étude propose que les larves se soient habituées aux conditions optimales de croissance en milieu contrôlé du laboratoire, elles auraient perdu une partie de leur capacité d'adaptation aux fluctuations du microclimat (Colloff, 1987). Les conditions de laboratoire auraient ici diminué la flexibilité permettant de faire face aux événements non prévisibles. En utilisant des événements de turbidité ponctuelle dans le milieu d'élevage des seiches, le milieu change au fil de la journée ce qui pourrait permettre d'ajouter de la variabilité au milieu d'élevage et favoriser les comportements exploratoires des individus tout en diminuant leur stress.

Pour Handelsman et ses collaborateurs (2010) la rapidité de croissance (sélectionné chez les animaux d'élevage) est inversement proportionnelle à la vitesse de nage chez le bar européen (*Dicentrarchus labrax*). Cette rapidité permet aux individus sauvages d'éviter la prédation des oiseaux contrairement à ceux d'élevage. Les animaux élevés en laboratoire sont aussi moins diversifiés du point de vue génétique que ceux issus du milieu naturel (Kloting et al., 2003). Chez les hamsters (*Mesocricetus auratus*) élevés en laboratoire le succès reproducteur est beaucoup plus faible que celui mesuré chez leurs conspécifiques sauvages puisque ces derniers ont engendré 87% (contre 13% chez ceux en captivité) des petits dans l'étude réalisée par Fritzsche et ses collaborateurs (2006).

Les différences entre animaux élevés au laboratoire et dans la nature se répercutent également en termes de ratio cerveau/masse, en effet chez les gerbilles (*Meriones unguiculatus forma domestica*), Stuermer et Wetzel (2006), ont pu montrer que chez la souche

élevée en laboratoire le ratio cerveau/masse était 17.1% plus faible. Par ailleurs cette équipe a pu montrer que les gerbilles issues du milieu naturel bougeaient plus vite, plus vigoureusement, se laissaient beaucoup moins manipuler et essayaient de s'échapper d'un des tests en sautant sur les parois : un comportement jamais observé chez les individus de laboratoire (Stuermer et Wetzel, 2006). En comparant des individus issus du milieu naturel mais élevés en laboratoire et d'autres élevés en milieu naturel ils ont également montré que les premiers présentaient une activité locomotrice supérieure. Par ailleurs les gerbilles de laboratoire passaient beaucoup moins de temps au toilettage et à l'activité de vigilance que celles issues du milieu naturel. (Stuermer et al., 2006). Chez la seiche les individus issus du milieu naturel mais élevé en laboratoire sont également susceptibles de développer des comportements différents de ceux de leurs congénères issus du milieu naturel. L'environnement d'élevage en laboratoire semble pourtant avoir un impact restreint sur les seiches juvéniles comme l'a montré O'Brien et ses collaborateurs (2016). Dans cette étude les capacités de prédation et de locomotion étaient similaires entre des jeunes seiches élevées depuis l'état d'œufs en laboratoire et des seiches issus d'œufs laissés jusqu'à deux semaines avant la naissance en milieu naturel. Néanmoins, les études comparant des seiches issues du milieu naturel à celles élevées en laboratoire restent rares. Il semble donc trop tôt pour tirer des conclusions définitives sur les effets des conditions de laboratoire sur les seiches communes et les autres espèces de céphalopodes. Le présent projet cherche donc à renforcer nos connaissances sur ces aspects en se focalisant sur un paramètre physique présent dans le milieu naturel de la seiche mais pas dans les élevages artificiels : la turbidité.

L'environnement en élevage est souvent très éloigné du milieu naturel des espèces. Il semble donc logique que les animaux utilisés en recherche présentent des comportements différents de ceux de leurs congénères issus du milieu naturel. Chez les céphalopodes les recommandations indiquent par exemple que la densité des seiches juvéniles est au maximum de 200 individus par mètre carré en élevage (Fiorito et al., 2014, 2015), ce qui semble en contradiction avec plusieurs autres recommandations demandant de fournir un abri individuel à chaque seiche (Fiorito et al, 2014, 2015) et avec les résultats de plusieurs articles (Boal et al., 1999 ; Hanlon et Messenger, 2018) montrant que les seiches ne sont pas considérées comme sociales et qu'elles tendent à maintenir un maximum d'espace entre elles (Boal et al., 1999). Par ailleurs pour le bien-être des seiches juvéniles il est recommandé que chaque

animal dispose d'un volume de 2 litres d'eau ce qui est en contradiction avec la densité maximum préconisée. Il est également recommandé d'avoir des bacs à la surface lisse, un enrichissement possible est une fine couche de sable (donc quelque chose de rugueux). Néanmoins en raison des contraintes d'hygiène et de nettoyage quotidiens recommandés peu de structure de recherche utilise ce type d'enrichissement (Fiorito et al, 2014, 2015). Pourtant au sein des élevages de nombreuses seiches juvéniles effectuent un comportement d'ensablement même en l'absence de sable (Mather, 1986 ; Poirier et al., 2004). Un milieu turbide en offrant un milieu où une partie des particules en suspension sédimente pourrait offrir un type de substrat intermédiaire favorisant l'émergence d'un comportement d'ensablement efficace (Chapitre 3).

Un autre problème de ces différences de milieux entre animaux captifs et animaux sauvages concerne le succès des programmes de réintroduction d'espèces pour des enjeux de conservation. Les revues sur ce sujet montrent que la plupart des programmes de réintroduction échouent et que les animaux captifs ont un faible taux de succès dans leur nouveau milieu (pour les mammifères et les oiseaux : Griffith et al., 1989 ; Wolf et al., 1996; pour les carnivores : Jule et al., 2008 ; pour les espèces d'Australie : Sheean et al., 2012) comparés aux programmes utilisant des animaux sauvages (38% contre 75% de succès pour les renards *Vulpus vulpes* par exemple, Griffith et al., 1989 ; Wolf et al., 1998). De nos jours les programmes de réintroduction peuvent concerner une seule espèce ou un ensemble d'espèces afin de reconstituer un assemblage faunistique efficace et restaurer le fonctionnement des écosystèmes perturbés (Palmer et al., 2020 ; Seddon et al., 2014) mais pour remplir cette fonction il faut effectivement que les animaux captifs réagissent et se comportent comme les animaux sauvages. Plusieurs espèces de céphalopodes étant à l'heure actuelle victime de surpêche (dont *Sepia officinalis*), une des solutions envisagées dans le futur sont l'aquaculture et les programmes de réintroduction. Il est donc essentiel de déterminer avec précision quels paramètres physiques, comme la turbidité de l'eau, impactent le développement et peuvent maximiser les chances de survie des juvéniles réintroduits dans le milieu naturel.

Les animaux d'élevage n'ont pas toujours des comportements adaptés pour rechercher leur nourriture, éviter leur prédateur ou sélectionner des habitats favorables dans leur milieu naturel. Une période d'acclimatation est généralement nécessaire pour que les animaux

s'adaptent à un milieu qui leur est devenu non familier et cette méthode est utilisée pour diverses espèces animales (oiseaux : Brown et al., 1995 ; Wanless et al., 2002 ; mammifères : Jefferies et al., 1986 ; Fritts et al., 1997 ; Truett et al., 2001 ; Mateju et al., 2012 ; reptiles : Tuberville et al., 2005 ; poissons : Jonsson et al., 1999). Cependant, pour certaines espèces comme le Péramèle à long nez de l'est (*Perameles gunnii*) cette période n'améliore pas les chances de réintroduction (Milliano et al., 2016). L'acclimatation vise à l'adaptation des animaux en douceur à leur nouveau milieu en leur donnant par exemple accès à de la nourriture, à de l'eau et à des abris dès qu'ils sont confrontés au milieu naturel (Richardson et al., 2013) avec l'idée qu'ils vont devenir graduellement auto-suffisant en acquérant des comportements de recherche de nourriture efficaces. Certains programmes prévoient également de réintroduire les animaux dans un enclos protégé (Sutherland, 2000) et/ou dans des zones où les individus sont mis en contact avec leurs prédateurs mais à une faible densité. Cette mesure vise à ce que les animaux introduits reconnaissent rapidement leurs futurs prédateurs et adoptent des comportements et des adaptations morphologiques, physiologiques ou comportementales pour les éviter. Le but ultime est de réduire le fort taux de mortalité qui suit généralement la réintroduction d'espèces (Letty et al., 2000 ; Teixeira et al., 2007 ; Dickens et al., 2010). Les différentes mesures d'acclimatation ont ainsi pour but d'agir à des multiples niveaux : elles doivent permettre aux animaux de se remettre du stress du transport et de la capture, de s'acclimater aux caractéristiques de leur nouvel environnement et à leurs nouvelles ressources (nourriture/habitat, Boye et al., 2016). Chez la seiche sauvage on estime qu'un très faible pourcentage (de l'ordre de 1%) des juvéniles éclos parviennent à l'âge adulte et sont susceptibles de se reproduire (Hanlon et Messenger, 2018). Les programmes de réintroduction pourraient pallier ce faible recrutement si les juvéniles relâchés sont capables de trouver leurs proies et d'éviter les prédateurs. Lorsque l'on relâche des seiches juvéniles à peine écloses dans des mares temporaires naturelles contenant des crevettes elles sont capables de se camoufler mais aussi d'attraper avec succès leur proie (observations personnelles). Pour des seiches plus âgées élevées en laboratoire une expérience a également montré que 80% des individus parvenaient à éviter les attaques de prédateurs naturels à l'aide de différents comportements adaptatifs (éloignement, camouflage, ensablement, jet d'encre et fuite) lorsqu'ils étaient mis en condition semi-naturelle (Hanlon et Messenger, 1988). L'élevage en eau turbide en modifiant la présence ou non de stimuli visuels au cours de la journée pourrait favoriser l'apparition de comportements

adaptatifs s'appuyant sur différentes modalités sensorielles. Il permettrait aux seiches de chercher activement leur nourriture tout en restant vigilante même dans un environnement d'élevage. Cela améliorerait peut-être leur réintroduction future en milieu naturel et éviterait un stress des individus lorsqu'ils seraient pour la première fois confrontés à un milieu turbide en milieu naturel.

Les problèmes de réintroduction sont en partie dus aux comportements non adaptatifs des animaux captifs (Alvarez et Nicieza, 2003) et à la perte de comportements nécessaires à la survie en milieu naturel en très peu de génération (Jackson et al., 2011). Par exemple chez le Nandou d'Amérique (*Rhea americana*) les individus captifs sont incapables de discerner les espèces prédatrices des espèces non prédatrices. Ils vont donc réagir de la même façon quel que soit l'espèce en étant en état d'alerte (De Azevedo et al., 2012). Il existe encore un certain degré de comportement anti prédateur mais ce dernier n'est pas orienté correctement (Schetini de Azevedo et al., 2012). Chez le chat marsupial du nord vivant en Australie (*Dasyurus maculatus*) les individus captifs ont perdu en 13 générations leur comportement anti-prédateur. Ils sont donc incapables de reconnaître leur prédateur naturel, le dingo, même après un entraînement où la présence de dingo est associée avec un choc électrique (Jolly et al., 2020 ; voir aussi McPhee, 2004 chez la souris des sables et Crane et al., 2015 chez le dard arc-en-ciel). Le comportement anti-prédateur est d'autant plus difficile à acquérir que les espèces réintroduites font face à des prédateurs invasifs nouveaux envers lesquels ils n'ont pas pu développer de stratégies anti-prédation même en milieu naturel : c'est notamment le cas des wallabies (*Macropus eugenii*). Chez cette espèce, les programmes de réintroduction échouent en raison de la prédation par les renards *Vulpes fulvus* (Watkins, et al., 2018). Chez certains poissons la captivité est associée à une privation sensorielle (Blaxter, 1970), à un succès reproducteur réduit (saumon royal *Oncorhynchus tshawytscha* : Berejikian et al., 2001), à un nombre plus élevé d'agressions (Deverill et al., 1999), de faibles performances de nage (Duthie, 1987 ; Chebanov et al., 2011) et un comportement de recherche de nourriture inefficace (Reiriz et al., 1998). Cette inefficacité est expliquée par certains auteurs en raison d'une perte de la capacité à reconnaître les proies et du peu de motivation alimentaire des individus captifs comparés à celles de leurs conspécifiques sauvages (Ellis et al., 2002). Une étude a pu montrer que les signaux d'alerte produits par les individus en captivité ne déclenchaient aucun comportement anti-prédateur chez leurs conspécifique contrairement

aux signaux d'alerte des individus sauvages (Vokoun et Noltie, 2002). Certains auteurs supposent que la nourriture fournie aux animaux ne permet peut-être pas de produire ces signaux d'alerte (Crane et al., 2015). Être capable de produire et de reconnaître un stimulus d'alerte de la part de conspécifique peut permettre d'améliorer sa survie mais aussi celles de son groupe en cas d'attaque et est donc adaptatif pour les individus sauvages soumis à une forte pression de prédation.

Une fois relâchés dans le milieu naturel certains individus captifs modifient leur régime alimentaire. Ils ont donc un impact écologique différent de leurs conspécifiques sauvages. C'est le cas chez le poisson moustique occidental (*Heterandria formosa*) : les individus captifs ont changé leur régime alimentaire, ils s'attaquent à des proies moins mobiles et benthiques que celles de leurs congénères sauvages modifiant ainsi la communauté des proies aquatiques dans le milieu de réintroduction. Chez la seiche il est intéressant de voir si les conditions d'élevage en eau claire diminuent les capacités sensorielles des individus (Chapitre 4) en particulier la sensibilité à la polarisation, la vitesse de détection et de capture de proie, la détection de prédateur, la diminution du succès reproducteur. Si l'ajout de turbidité dans le milieu permet d'obtenir des performances comparables aux individus issus du milieu naturel il faudrait que ce paramètre soit pris en compte dans la réglementation décrivant les conditions d'hébergement de la seiche commune à des fins de recherche (Directive 2010/63/EU ; Fiorito et al., 2014 ; Fiorito et al., 2015) puisque cette réglementation doit évoluer avec l'avancée des connaissances sur les espèces.

Les individus captifs peuvent également avoir des tempéraments très différents de ceux de leurs conspécifiques sauvages car la captivité favorise généralement certains phénotype et génotype particulier (Arnold, 1995 ; Carlstead, 1996 ; Gilligan et Frankham, 2003). En effet, les individus ne répondent pas tous de la même façon au stress des conditions de captivité (Arnold, 1995 ; Carlstead, 1996 ; Crockett et al., 2000). En captivité la sélection naturelle ne s'applique pas ce qui peut conduire à la sélection de comportements et de gènes délétères qui n'auraient pas été sélectionnés en milieu naturel (Carlstead, 1996 ; Woodworth et al., 2002). Chez de nombreuses espèces l'humain sélectionne généralement des individus dociles et peu agressifs (exemples des rongeurs de laboratoire, De Boer et al., 2003 ; Künzli et al., 2003). Courtney Jones et ses collaborateurs (2017) ont pu montrer que chez les souris la captivité homogénéisait les comportements entre mâles et femelles alors que les souris

sauvages ont des comportements spécifiques du genre. Chez plusieurs espèces la sélection sexuelle est un moteur important dans la sélection naturelle. En effet, lors de la reproduction les femelles favorisent les mâles avec des comportements spécifiques car ces derniers sont des signes « honnêtes » de qualité génétique et/ou de comportements de défense et de recherche de nourriture efficace favorisant la viabilité des futurs petits (guppies : Godin et Dugatkin, 1996). Certains tempéraments influencent également la temporalité de l'évènement reproducteur, les individus confiant et curieux se reproduisant plus tôt dans la saison que le reste de la population chez le vison D'Amérique (*Neovison vison*) (Malmkvist et al., 1997). En captivité cette sélection est très contrôlée et limitée ce qui aboutit à une diminution des différents types de comportements ainsi que de modifications morphologiques et physiologiques (chez le renard *Vulpes fulvus* : Belyaev, 1979 ; Trut, 1999) puisque généralement on maximise la reproduction en faisant se reproduire tous les individus mâtures (McDougall et al., 2005). Le tempérament et le stress des individus peuvent avoir un impact sur la survie des juvéniles (Zang et al., 2004 ; Korhonen et al., 2002 ; Cleveland et al., 2004 ; Zang et al., 2004). Chez la seiche on sait d'après les travaux de O'Brien et ses collaborateurs (2017a,b) que les femelles stressées ont un succès reproducteur moins élevé que les femelles non stressées. Ce stress peut impacter la survie des futurs juvéniles. Améliorer les conditions de vie de ces animaux est donc une étape importante pour obtenir des œufs et des juvéniles pouvant survivre et s'adapter aux conditions d'élevage. Un des signes de stress maternel est la présence d'œuf de couleur blanche au sein des pontes. L'étude des capacités adaptatives des juvéniles issus de ces œufs comparés à celles des individus issus des œufs noirs pourraient nous permettre de comprendre les pressions évolutives ayant conduit à ce que les femelles recouvrent leurs œufs de mélanine au moment de la ponte chez la seiche commune à la différence des espèces vivants en eau claires (Chapitre 5). Il est possible qu'en eau turbide les œufs noirs soient moins visibles que les œufs blancs sur les supports naturels ou en pleine eau car ils ressemblent (forme et couleur foncé opaque) à des espèces d'algues présentent dans le milieu naturel comme le fucus vésiculeux (*Fucus vesiculosus*).

Les installations elles-mêmes ou encore les procédures d'élevage des animaux sont susceptibles de changer les comportements au sein d'une population (Carlstead et al., 1999a chez les rhinocéros ; Korhonen et Niemela, 1995 pour les renards ; Marliave et al., 1993

chez la crevette à front rayé, *Pandalus hypsinotus*). Les comportements sont eux-mêmes liés à plusieurs traits physiologiques ou morphologiques et la captivité peut indirectement entraîner une perte de ces traits. Chez la crevette à front rayé (*Pandalus hypsinotus*) la captivité a conduit à éliminer les individus les moins dociles ce qui a entraîné une perte de coloration et une augmentation de vitesse de croissance (Marliave et al., 1993). Ces modifications peuvent être irréversibles ou très difficiles à faire apparaître à nouveau dans les populations qui les ont perdues (Kleiman, 1989). Pourtant la diversité génétique et des comportements sont connus pour permettre aux espèces de faire face aux changements de leur milieu de vie (Falconer et Mackay, 1996 ; Lynch et Walsh, 1998 ; Frankham et al., 1986 ; Dingemanse, 2003). La faible variabilité génétique et des comportements des individus captifs est également susceptible de les rendre plus sensibles aux parasites. En facilitant la transmission de parasite entre individus et en ne permettant pas aux individus captifs d'exprimer des comportements antiparasitaires (bains de poussière chez les oiseaux ou l'utilisation de site de nettoyage pour les poissons) le milieu captif favorise l'apparition de maladies au sein des populations captives. De plus, la captivité est une source de modification du microbiote intestinale (Loudon et al., 2014 ; Kohl et Dearing, 2014 ; Clayton et al., 2016 ; Kueneman et al., 2016) puisqu'elle modifie le régime alimentaire, le contact entre l'animal et le/les substrats de l'environnement, les contacts intraspécifiques et interspécifiques, autant de facteurs qui sont source de bactéries endosymbiotiques pour le microbiote. En milieu naturel les seiches communes peuvent avoir une nourriture plus diversifiée qu'en élevage où un à deux types de proies sont utilisés. En élevage il est difficile de contrôler le passage et la transmission de parasite. Les individus sont élevés en groupe ce qui favorise la transmission de parasites même lorsque les individus malades sont isolés et mis en quarantaine. L'espace réduit ne permet pas aux individus d'utiliser la nage pour se déparasiter (pour les exoparasites) et occasionnent des blessures par des chocs contre les parois des aquaria. La turbidité pouvant favoriser la prolifération bactérienne en offrant un support aux microorganismes il est nécessaire de vérifier que la turbidité de l'eau n'est pas un paramètre délétère pour la seiche qu'elle pourrait avoir tendance à éviter lorsqu'elle a le choix (Chapitre 1).

IV. La directive : quels changements pour les céphalopodes ?

Les objectifs premiers de la directive 2010/63/EU étaient de garantir des hauts standards de bien-être pour tous les animaux élevés en laboratoire pour tous les pays européens, de réduire leur utilisation en recherche et d'homogénéiser les conditions d'élevage au sein des différents pays. Comparée à l'ancienne directive (86/609/EEC) la nouvelle directive a une portée étendue, renforce l'attention sur les 3Rs (remplacement, réduction, raffinement et plus récemment re-homing) et les méthodes alternatives, demande à la fois une classification des procédures et une évaluation rétrospective, instaure la mise en place de structures chargées du bien-être animal.

Le point essentiel intéressant le projet décrit dans cette thèse est l'inclusion dans la nouvelle directive du groupe des céphalopodes, premier groupe d'invertébré présent dans une directive européenne. Les céphalopodes montrent en effet des spécificités neuro-sensorielles (un système nerveux centralisé, un œil à la structure très similaire au nôtre...) et comportementales (mémoire, manipulation d'outils, plasticité...) uniques chez les invertébrés. Ces spécificités participent à notre perception de ces animaux comme des êtres « intelligents » ont fortement influencé leur inclusion dans la directive. Cette dernière présente en effet les céphalopodes comme devant être traités en tant qu'êtres sensibles, capables de ressentir de la douleur, de la souffrance, de l'angoisse, et des dommages durables. Malgré cette inclusion et cette description la directive elle-même ne donne pas d'indication spécifique aux Céphalopodes en termes de consignes à appliquer en élevage.

Afin de combler cette lacune un programme européen COST « FA1301- A network for improvement of cephalopod welfare and husbandry in research, aquaculture and fisheries (CephInAction) » a permis le regroupement de données auprès de multiples acteurs. Cette synthèse exhaustive (Fiorito et al., 2014) a permis de proposer des recommandations pour tous les aspects de la directive à partir d'avis d'experts de réfléchir aux applications pratiques concernant sa mise en œuvre notamment pour la règle des 3Rs (Andrews et al., 2013 ; Fiorito et al, 2014, 2015 ; Winlow et Di Cosmo, 2019). Les travaux de Fiorito et ses collaborateurs (2014) constituent actuellement un document de référence détaillant les conditions spécifiques d'hébergement (qualité de l'eau, oxygénation, pH, salinité ...) et de soins de plusieurs céphalopodes, présentent les méthodes d'anesthésie et d'analgésie actuelles (chlorure de magnésium et éthanol), les méthodes d'euthanasie (chlorure de magnésium et

éthanol) et donnent également des pistes afin de promouvoir des approches alternatives et de limiter l'utilisation des céphalopodes dans les procédures.

Aucune espèce de céphalopode utilisée en recherche n'était considérée comme en danger lors de la mise en place de la directive de 2010, leur utilisation dans les procédures ne présentait donc pas de menace pour la biodiversité (article 16 de la directive). A l'heure actuelle moins d'une dizaine d'espèces de céphalopodes sont impliquées dans des projets d'expérimentation animale (Bonnaud, 2021) dont la seiche commune (*Sepia officinalis*). Les céphalopodes montrent des capacités d'apprentissage proches de celles des vertébrés. Ils sont donc très utilisés pour comprendre l'évolution de processus mnésiques (mémoire épisodique, mémoire de la source, capacité de planification) très complexes et sont donc un groupe alternatif à l'utilisation des mammifères (notamment les primates ou les rongeurs) dans de telles procédures (article 17 et 18 de la directive). Bien qu'utilisés depuis longtemps dans la recherche scientifique, les céphalopodes restent un groupe chez qui la description et la compréhension du bien-être est à ses débuts. Les éthogrammes d'espèce restent rares de même que les outils objectifs pour quantifier des comportements de bien-être ou de mal-être. Leur inclusion dans la directive est donc un premier pas pour améliorer nos connaissances sur le comportement de ces espèces. Bien que classées comme espèces non vulnérables, plusieurs populations de céphalopodes sont abondamment pêchées dans différentes régions du globe et semblent décliner depuis plusieurs décennies. C'est notamment le cas de la population de la seiche commune en Normandie (le suivi des pontes de *Sepia officinalis* en Manche par le SMEL montre une diminution depuis 2012).

Dans leur article, Fiorito et ses collaborateurs (2014) montrent que l'élevage des céphalopodes doit se faire dans une eau sans particules en suspension : « Water flow in recirculating systems or filtration within enclosures should be sufficient to remove suspended waste and to ensure that water quality parameters are maintained within acceptable level » (Fiorito et al, 2015, 4.1 Seawater supply and quality). Pourtant en milieu naturel (Manche) la seiche commune évolue dans un milieu où la turbidité varie à l'échelle de la journée (marée) et des saisons. Il serait donc intéressant de savoir quel est le milieu préféré par la seiche commune (Chapitre 1) en stabulation si cette préférence dépend ou non de l'environnement d'élevage des seiches juvéniles (Chapitre 1). Un milieu turbide pourrait offrir un camouflage supplémentaire à la seiche pourrait diminuer le stress des animaux en élevage, il est donc

pertinent d'étudier ce paramètre présent dans l'environnement naturel de la seiche pour pouvoir améliorer les conditions d'hébergement ainsi que le bien-être de cette espèce.

Dans le cadre de ce projet de thèse une demande de projet APAFIS a été déposée (Numéro d'agrément APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)). L'ensemble des procédures décrites dans la suite (de l'élevage aux expériences décrites) a donc été validé par un comité d'éthique et suit donc les recommandations de la directive et de Fiorito et ses collaborateurs (2015). Notre projet vise à identifier la tolérance de l'espèce à la turbidité de l'eau et à améliorer les conditions d'hébergement des seiches élevées en laboratoire ou en aquaculture pour à terme participer à améliorer l'état des populations naturelles.

V. Présentation du modèle *Sepia officinalis* :

Par le passé les céphalopodes étaient figurés et décrits comme des monstres de tailles gigantesques capables d'engloutir des navires entiers dont le kraken illustre parfaitement l'esprit. Ce groupe est maintenant connu par le grand public pour ses changements de couleurs, de forme et de texture extrêmement rapide mais aussi pour ses surprenantes capacités cognitives comme l'atteste la récente nomination du film « la sagesse de la pieuvre » Dans ce film, l'auteur se lie d'amitié avec une pieuvre et cette amitié change sa propre vision du monde et l'interroge sur sa propre existence.

V.1. Phylogénie :

La seiche commune fait partie des céphalopodes regroupant les calmars, les pieuvres, les seiches et les nautilus. Actuellement on compte 850 espèces de céphalopodes du minuscule *Idiosepius* (5mm) au gigantesque calmar géant (*Mesonychoteuthis*, 12m à 14m). Du point de vue phylogénétique les céphalopodes appartiennent aux groupes des mollusques et sont classés comme suit : les nautiloïdés (coquille externe et environ 90 tentacules) et les coléoïdés (coquille internalisée réduite chez les seiches et les calmars ou absente chez les pieuvres). Les coléoïdés se répartissent eux-mêmes entre les octopodiformes (pieuvres) qui ont 8 bras et les décapodiformes (seiches et calmars) qui ont 8 bras et deux tentacules. On estime aujourd'hui que la diversité et l'Evolution des céphalopodes a été fortement influencé par leur compétition avec les poissons (Packard, 1972) avec lesquels ils partagent de nombreuses caractéristiques et niches écologiques.

V.2. Anatomie :

La seiche est un animal de forme ovale, allongé et aplati. Le corps de la seiche peut se diviser en deux parties : le céphalopodium et le viscéropallium (Mangold et al., 1989). Le céphalopodium regroupe la tête, l'entonnoir et les branchies. Dans la tête huit bras entourent la cavité buccale qui comprend un bec et une radula (Figure 1). Dissimulés dans des poches sous oculaires au repos deux bras supplémentaires avec des ventouses au bout appelés tentacules servent uniquement lors de la capture de proie. Chez la seiche comme les autres céphalopodes il y a une condensation des ganglions en un véritable cerveau situé entre les deux yeux et de part et d'autre de l'œsophage (Figure 1). Le viscéropallium comprend la coquille interne (os de seiche), le manteau, les nageoires, les organes de la cavité palléale et la masse des viscères (Figure 1). La coquille a notamment un rôle hydrostatique (Birchall et Thomas, 1983). La poche à encre de la cavité palléale est quant à elle utilisée pour éjecter de l'encre afin de se dissimuler aux yeux des prédateurs et de fuir (défense secondaire).

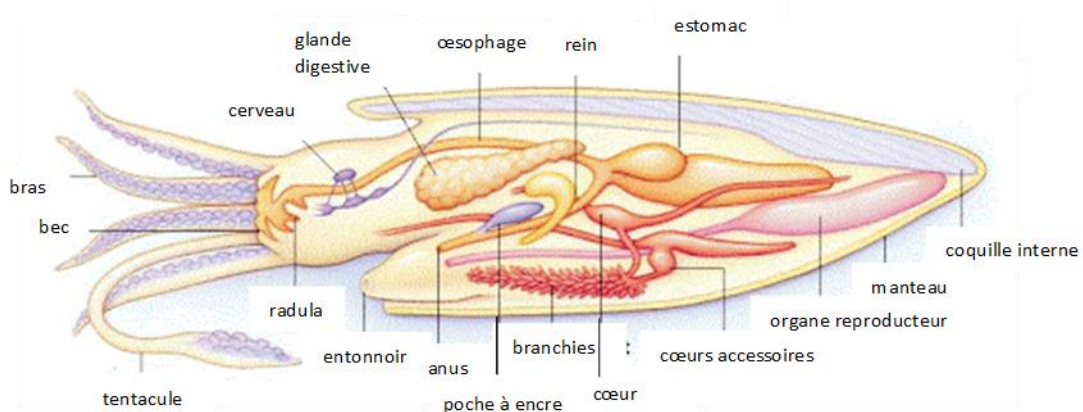


Figure 1 : Anatomie de la seiche commune (©Brooks/Cole-Thomson learning)

V.3. Respiration :

Les coléoidés possèdent une paire de branchies constituées elle-même d'une série de lamelles insérées transversalement le long d'un axe. La branchie de la seiche a pour la première fois été décrite par Tompsett (1939). C'est à l'aide du passage d'un courant d'eau produit par l'activité musculaire du manteau que les branchies récupèrent l'oxygène. Pendant la phase d'inhalation le manteau se dilate, l'entonnoir se ferme, les plis corollaires s'affaissent, le bord palléal ventral est appliqué contre l'entonnoir et l'eau entre latéralement et par le haut en passant à travers les feuillets branchiaux. Lorsque le manteau se contracte pour expulser l'eau, le tuyau s'ouvre et les plis corollaires bloquent l'ouverture palléale. L'eau passe alors par le

côté interne des branchies et sort par l'entonnoir (Wells et Wells, 1982 ; Packard et Trueman, 1974). Les branchies sont attachées au manteau par une membrane et collées contre l'entonnoir ce qui permet que l'eau « inspirée » passe forcément par les branchies avant de ressortir. Plus de 50% de l'oxygène contenu dans l'eau respiratoire peut être extrait et cette extraction se réalise uniquement dans les branchies (Wells et Wells, 1982).

Le rythme respiratoire et la consommation d'oxygène de l'animal dépendent de sa taille, de son état d'activité, de la température de l'eau et de la teneur en oxygène de l'eau (Polimanti, 1913 pour *Octopus vulgaris*). Ces deux paramètres diminuent à mesure que la taille de l'animal augmente et que la température diminue. La capacité d'oxygénation du pigment respiratoire des céphalopodes, l'hémocyanine, est basse de façon générale (moins de 5% en volume) même s'il est très efficace chez les céphalopodes (Zammit, 1978). On sait que plus de 90% d'oxygène peut être délivré aux tissus mais les paramètres environnementaux ont une forte influence sur ce paramètre. Une faible diminution du pH par exemple est susceptible d'affecter la capacité d'absorption de l'oxygène par l'hémocyanine (Redfields et Gookind, 1929 ; Ghiretti et al., 1977). Chez *Sepia officinalis* l'extraction de l'oxygène varie entre 20% et 70% à 22°C (Wells et Wells, 1982).

Au sein de l'hémocyanine c'est le cuivre et non le fer qui sert à fixer l'oxygène. Le cuivre présent dans cette hémocyanine provient du vitellus chez l'embryon et ce n'est qu'une fois ce vitellus digéré que l'embryon constituera son hémocyanine (Richard et Lemaire, 1977). Mezrai (2019) a montré que chez les embryons de seiche (*Sepia officinalis* et *Sepia pharaonis*) la présentation d'un stimulus visuel ou olfactif s'accompagne d'une modification du rythme ventilatoire (mouvements de l'entonnoir et des plis collaires). Elle présente ce paramètre comme étant une méthode rapide et non invasive pour mesurer les réactions des embryons à l'intérieur de l'œuf face à des stimuli extérieurs (visuel et olfactifs) de faible intensité. Lors de la présentation d'une odeur d'encre (signal d'alarme) les embryons ont ainsi tendance à diminuer leur rythme ventilatoire pour éviter de se faire repérer (comportement de freezing). Nous avons donc utilisé cette méthode pour comparer le comportement d'embryons de seiche placé en eau turbide et en eau claire afin de vérifier si l'un des milieux est perçu comme plus stressant pour les embryons (Chapitre 5).

V.4. Ecologie :

Les céphalopodes sont présents dans tous les océans du globe de la surface aux grandes profondeurs. Ce groupe est absent des biotopes d'eau douce ou des mers intérieures, car il est très sensible aux variations de salinité présentes dans ce type d'environnement. La seiche commune (modèle étudié ici) est une espèce necto-benthique c'est-à-dire qu'elle est à la fois présente sur le fond et dans la colonne d'eau. C'est une espèce au développement rapide et à l'espérance de vie courte puisque les adultes meurent de senescence accélérée quelques mois ou quelques jours après s'être reproduit (à partir du mois d'avril) à l'âge de deux ans (Boyle, 1983b ; Boyle et Rodhouse, 2005, Figure 2). Chez cette espèce les animaux effectuent deux migrations dans la Manche : une migration au printemps vers les côtes lorsque les eaux se réchauffent et une autre en automne vers le large et en profondeur (jusqu'à 200 m de profondeur, Roper et al., 1984, Figure 2) pour trouver une température constante et supérieure à 9°C (Boucaud-Camou et Boismery, 1991). On suppose que ces migrations permettent aux femelles de pondre leurs œufs dans des environnements favorables où la température chaude permet un développement optimum des jeunes et où ces derniers pourront facilement se nourrir de proies de type mysis, elles aussi abondantes à cette période. La ponte s'effectue jusqu'au mois de juin les jeunes naissent donc en été. A 3 mois les jeunes de l'année doivent effectuer la migration automnale de plusieurs dizaines de kilomètres leur permettant de trouver en profondeur des eaux à température constante où ils pourront continuer leur développement jusqu'au printemps (Goff et Dazugan, 1991, Figure 2). L'élément déclencheur de la migration semble être la température de l'eau (Wang et al., 2003).

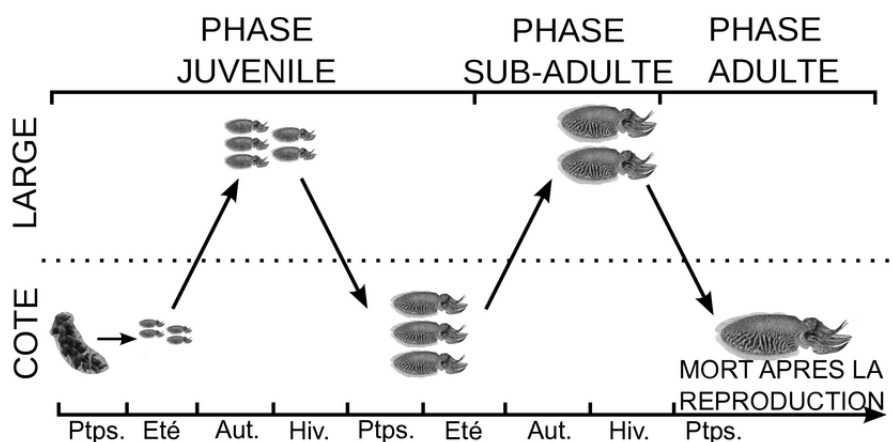


Figure 2 : Cycle de vie de la seiche commune, modifiée à partir de Gras, 2013

Introduction générale

La seiche commune étudiée au sein de cette thèse a une large aire de répartition de l'Atlantique Nord-Est au Nord de l'Europe jusqu'au Nord-Ouest de l'Afrique en passant par la mer Méditerranée (Bloor, 2013 ; Gras, 2013 ; Boletzky, 1983 ; Jereb et Roper, 2005, Figure 3).

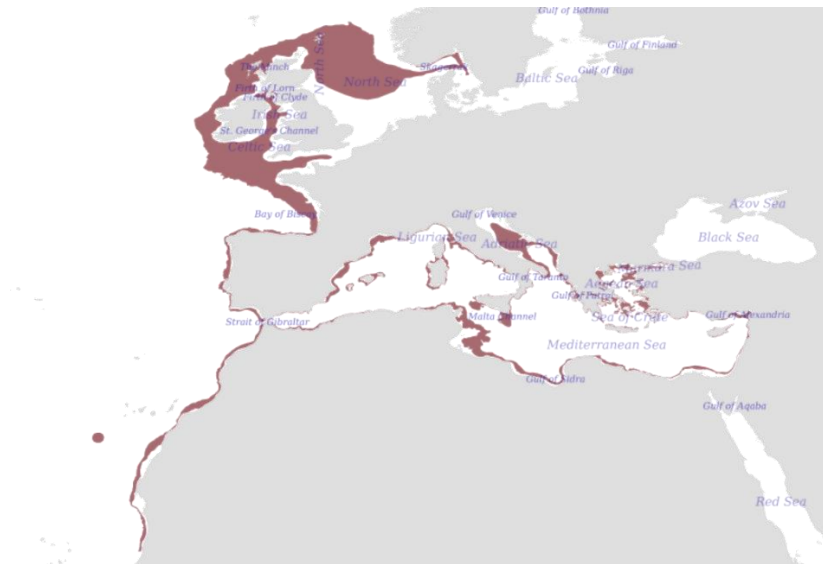


Figure 3 : Répartition mondiale de la seiche commune, FAO-FishFinder, 2020

La seiche est considérée comme un animal solitaire, les adultes ne se rencontrant qu'au moment de la reproduction. En élevage, la seiche peut vivre avec ses conspécifiques lorsqu'elle dispose de suffisamment de nourriture et d'espace (Boletzky et al, 1971 ; Boletzky et Hanlon, 1983). Cependant on observe que les plus gros individus ont tendance à s'attaquer aux plus petits se montrent cannibales lorsque les ressources sont limitées. Chez cette espèce on ignore encore s'il existe effectivement des relations de dominance entre les individus, la littérature étant controversée sur le sujet (Mather et al, 1986a ; Boal, 1996). En laboratoire lorsque plusieurs seiches sont élevées au sein d'une même structure elles tendent à s'éviter en s'espaçant suffisamment entre elles suggérant un comportement non grégaire (Boal et al., 1999) même si au sein de structures d'élevage enrichi il peut y avoir des regroupements autour de plantes ou de galets associés à des abris pour ces animaux (observations personnelles).

En journée les seiches sont généralement au repos soit camouflées soit ensablées c'est la nuit qu'elles sont actives (Denton et Gilpin-Brown, 1959 et 1960). Si on les prive de lumière elles éprouvent des difficultés à rester sur le fond et se mettent à flotter, suggérant un lien entre la luminosité et le contrôle de la flottabilité chez la seiche commune (Denton et Gilpin Brown, 1961b). La seiche est un prédateur qui se nourrit de crustacés (crevettes et crabes), de

poissons et d'autres céphalopodes (Boletzky, 1983 ; Nixon, 1985 ; Hanlon et Messenger, 1996). Les seiches constituent une source de nourriture importante pour de nombreuses espèces marines. La seiche a été retrouvée dans les contenus stomacaux chez le phoque moine de Méditerranée, *Monachus monachus* (Salman et al., 2001) ; chez le dauphin de Risso, *Grampus griseus* (Clarke et Pascoe, 1985), chez l'émissole lisse *Mustelus mustelus* (Morte et al., 1997), chez le requin peau bleue, *Prionace glauca* (Clarke et Stevens, 1974) et chez la baudroie *Lophius piscatorius* (Daly et al., 2001). Au niveau terrestre ce sont principalement les oiseaux marins qui se nourrissent de seiches (*Sepia apama* pour les albatros *Diomedea albatrosses*, Battam et al., 2010) et autres céphalopodes. Plusieurs espèces utilisent également les os de seiches comme source de calcium pour leur squelette et pendant le développement des œufs (Graveland et al., 1994 ; Perrins, 1996) avec une préférence pour les os de seiches les plus grands et présentant le plus de calcium (Battisti, 2020). Cette source de calcium est également très utilisée comme complément alimentaire chez les oiseaux en captivité (Taylor et al., 1996).

V.5. Comportements et physiologie sensorielle:

V.5.a. Systèmes et perceptions sensoriels :

Système visuel et vision

Chez les céphalopodes les yeux sont souvent très développés par rapport à la taille de l'animal et reste le principal organe des sens. Chez la seiche, la pieuvre et le calmar, les yeux sont composés de différentes structures analogues à celles des vertébrés : large chambre postérieure, lentille sphérique, iris, rétine, cornée, pupille rétractable, cristallin sphérique (Tompsett, 1939 ; Young, 1971 ; Messenger, 1981, 1991, Figure 4 et 5). Le cristallin transparent est suspendu par des muscles ciliés et permet d'accommoder les images sur la rétine (Schaeffel et al., 1999, Figure 4). La lentille permet aux céphalopodes d'avoir la formation d'une image de qualité pour un objet de près ou de loin.

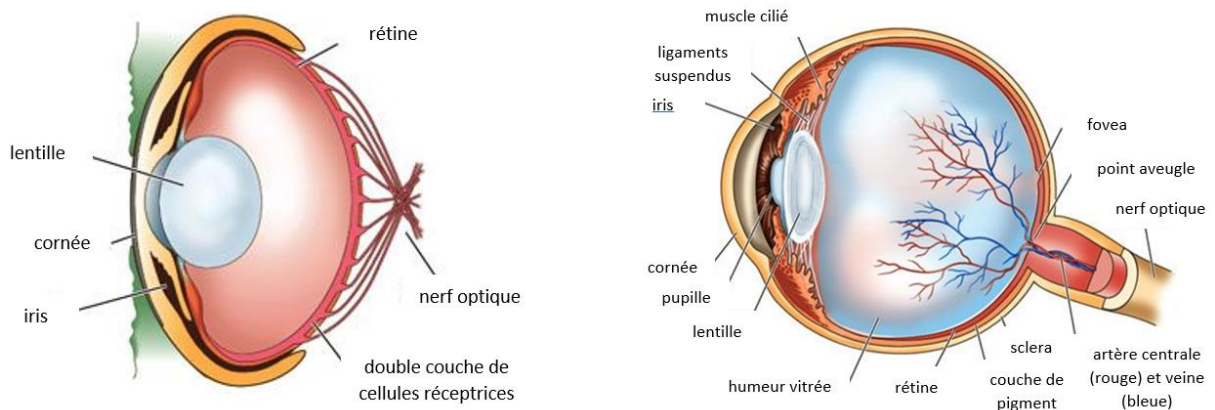


Figure 4 : Comparaison entre œil de céphalopode (pieuvre) et d'un humain. Plusieurs structures communes montrent la convergence évolutive entre ces deux groupes pour la structure de l'œil. Modifiée d'après la 8ème édition de Life : The Science of Biology, 2007.

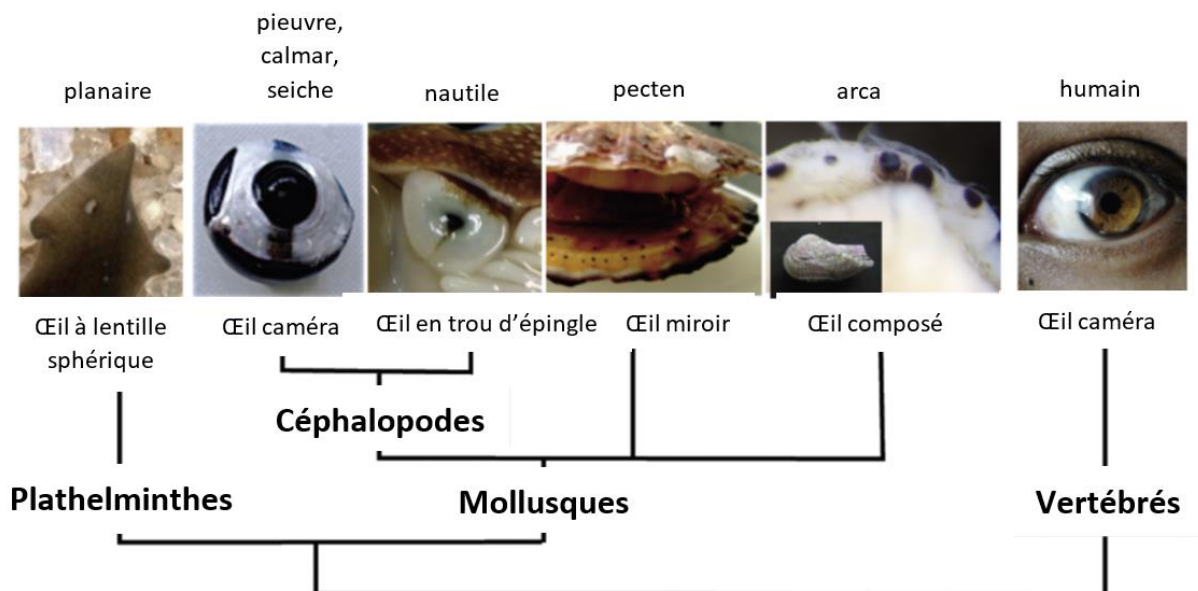


Figure 5 : Arbre phylogénétique montrant le développement homologue de l'œil camérulaire (ou œil caméra) au sein des mollusques céphalopodes colléoidés et des vertébrés comme l'homme (modifiée d'après Yoshida et Ogura, 2011).

La rétine est composée d'un seul type de cellules photoréceptrices soutenues par une couche de cellules de soutien. Les cellules photoréceptrices ne contiennent qu'un seul pigment photosensible, la rhodopsine sensible à des longueur d'onde comprise entre 420 nm et 550 nm (Brown et Brown, 1958 ; Bellingham et al., 1998). Tansley (1965) a mis en évidence que pour qu'un animal voit les couleurs sa rétine doit contenir au moins deux pigments absorbant des longueurs d'onde différentes. La seiche ne perçoit pas les couleurs (Marshall et Messenger, 1996 ; Mäthger et al., 2006) mais elle est capable de distinguer les différences d'intensité lumineuse ce qui lui permet de différencier deux couleurs lorsqu'elles ont un

contraste d'intensité d'au moins 15% (Mäthger et al., 2006). Les photorécepteurs sont composés de microvillosités de forme tubulaire et les microvillosités d'un photorécepteur soient orientés perpendiculairement par rapport à celle du photorécepteur adjacent (Shashar et al., 1996 ; Shashar et al., 2002, Figure 6).

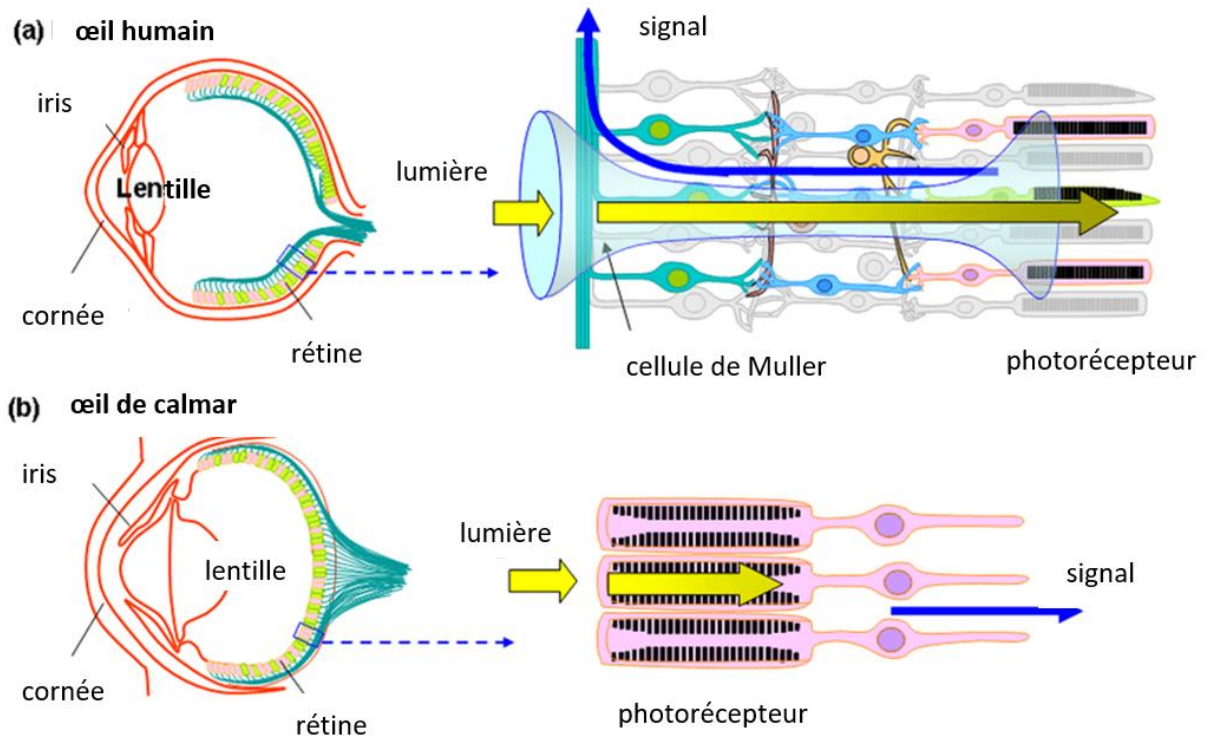


Figure 6 : Comparaison entre le traitement du signal pour le système visuel chez le calmar et l'homme. Modifié d'après Watanabe, Hisashi. (2012). Evolution of Eyes and Image Sensors

Cette organisation particulière permet à la seiche d'être sensible à la polarisation linéaire de la lumière (Shashar et al., 1996 ; Mäthger et al., 2009, Sugawara et al., 1971). Plus particulièrement la seiche arrive à percevoir très finement l'orientation du e-vecteur de la lumière (Temple et al, 2012). La lumière est une onde électromagnétique constituée d'un champ électrique et d'un champ magnétique. Le e-vecteur représente simplement le plan d'ondulation du champ électrique et définit la polarisation de la lumière. On sait que la polarisation est utilisée par la seiche pour différents comportements : la prédation (Shashar et al., 2000), l'orientation (Cartron et al., 2012), la communication intra-spécifique (Shashar et al., 1996), la détection de prédateur (Cartron et al., 2013b,c). Cartron et ses collaborateurs (2013c) ont aussi montré que la seiche commune était capable de détecter un prédateur pour un gradient étendue d'eau turbide. Les mêmes auteurs ont ainsi mis en évidence que pour deux espèces d'eau claire *Sepia pharaonis* et *Sepia prashadi* la détection en eau turbide est

possible pour une turbidité moins élevée que pour *Sepia officinalis* mais pour des eaux moins turbides (Cartron, 2013b,c). Les auteurs ont suggéré que la seiche commune avait une sensibilité à la polarisation plus élevée que les espèces d'eaux claires et que cette sensibilité pouvait être due aux contraintes environnementales rencontrées par l'espèce au cours de son histoire évolutive. Nous avons donc déterminé si des seiches communes élevées dans différents niveaux de turbidité sont capables de développer une sensibilité à la polarisation accrue par rapport à des individus témoins élevés en eau claire (Chapitre 4). On sait également qu'en milieu marin les contrastes d'intensité diminuent plus rapidement que les signaux polarisés (Scheschner et Karpel, 2005), il serait donc intéressant de voir si la sensibilité à la polarisation permet à la seiche d'attraper ses proies même en eau turbide (Chapitre 2).

Les yeux sont positionnés latéralement de chaque côté de la tête et permettent chez *Sepia officinalis* un champ de vision à 360° (Messenger 1968). Des muscles extra-oculaires sont attachés aux yeux et permettent leur mouvement lorsque le corps de la seiche bouge ou réagit à un stimulus visuel (Budelmann et Young, 1984). Chez la seiche la vision binoculaire (champ visuel de 75°) est uniquement utilisée lors de la capture de proie (Muntz, 1977). Groeger et ses collaborateurs (2005) ont pu montrer que l'acuité visuelle de la seiche commune augmentait avec l'âge et l'intensité lumineuse. Cependant la seiche est active la nuit donc par très faible luminosité et possède une pupille en W et une rétine permettant la vision dans ces conditions : par très faible lumière une dilatation de la pupille et une rétraction des pigments de la rétine maximisent la quantité de lumière reçue par les photorécepteurs (Young, 1963 ; Daw et Pearlman, 1974 ; Muntz, 1977 ; Gleadall et al., 1993 ; Douglas et al, 2004). Mäthger et ses collaborateurs (2013) ont également montré que la forme en W de la pupille permettait à la seiche de s'adapter à une luminosité verticale variable (le long de la colonne d'eau) mais aussi de réduire la diffusion de la lumière directe du soleil dans l'œil de la seiche (Mäthger et al., 2013). L'œil en W de la seiche pourrait ainsi subir une moindre déformation de l'image et les auteurs proposent également que cette forme particulière participe au camouflage de l'animal car elle rend la pupille noir et ronde (très reconnaissable) beaucoup moins visible (Mäthger et al., 2013). Chez d'autres poissons et céphalopodes la forme de la pupille en U ou en W se rencontrent chez les espèces qui comme la seiche sont immobiles et camouflées sur le fond (Douglas et al., 1998 ; Douglas et al., 2005 ; Murphy et Howland, 1991 ; Schaeffel et al., 1999). Chez les seiches et le poulpe il semble y avoir une latéralisation visuelle et une

utilisation d'un œil préférentiel pour différents comportements : le camouflage (Schnell et al., 2018), la détection de prédateur (Schnell et al., 2016a), la capture de proie (chez la seiche : Schnell et al., 2016a ; chez le poulpe : Byrne et al., 2002 ; Byrne et al., 2004). Cette latéralisation est dépendante de l'âge mais aussi des actions réalisées par les individus (Jozet-Alves et al., 2012) et elle peut également influencer le succès de reproduction chez la seiche géante d'Australie *Sepia apama* (Schnell, 2019).

Système olfactif et olfaction

Chez les céphalopodes la détection des stimuli chimiques se fait à l'aide d'organe olfactif situé derrière chaque œil (Cosmo et Polese, 2017 ; Gleadall et Shashar, 2004 ; Nixon et Young, 2003 ; Scaros et al., 2018, Figure 7). Chez *Sepia officinalis* le système olfactif est le premier système sensoriel à se mettre en place pendant l'organogénèse chez l'embryon suivi par le système visuel (Mezrai et al., 2019). Plusieurs études montrent que l'embryon de seiche est capable de répondre à des stimuli tactiles, olfactifs et visuels alors qu'il est encore dans l'œuf (Baratte et Bonnaud, 2009 ; Darmaillacq et al., 2008 ; Romagny et al., 2012) montrant ainsi que les ébauches de systèmes sensoriels sont capables d'aboutir à des réactions comportementales. Mezrai et al (2020) ont montré que la seiche est capable de discriminer un signal chimique d'alarme (l'encre) ou une odeur de prédateur dès le stade embryonnaire et de réagir à ces derniers au niveau comportemental (freezing).

Les céphalopodes réagissent à la présence (et se dirigent vers le stimulus) de produits chimiques (acides aminés) et de « jus de poisson » (Wells, 1963 ; Mobley et al., 2008) et sont donc capables d'utiliser l'olfaction pour identifier et cibler des proies. Chase et Wells (1986) ont réussi à montrer que les pieuvres sont capables de détecter un crabe en utilisant uniquement leur odorat et ce même à de faible concentration. Les céphalopodes sont également capable d'aversion pour certains composés chimiques : l'encre de calmar, les odeurs de prédateurs, le tétraethylammonium et la tétrodoxine (Messenger, 1967 ; Budelmann, 1995 ; Mobley et al., 2008 ; Walderon et al., 2011). Chez la seiche l'étude de Boal et Golden (1999) a montré que la seiche répond aux odeurs en adaptant son rythme respiratoire (mouvements de l'entonnoir et des plis collaires). Walderon et ses collaborateurs (2011) ont également suggéré que l'olfaction pouvait jouer un rôle dans la communication sociale. À la vue des différents comportements associés à la modalité olfactive il serait intéressant de voir si la seiche est capable d'utiliser cette modalité de façon préférentielle ou

exclusive pour recherche sa nourriture en eau turbide (Chapitre 4). Pour répondre à ces questions, nous avons déterminé si un élevage en eau turbide favorise un mécanisme de compensation ou un shift sensoriel de la modalité visuelle vers la modalité olfactive chez la seiche (Chapitre 4).

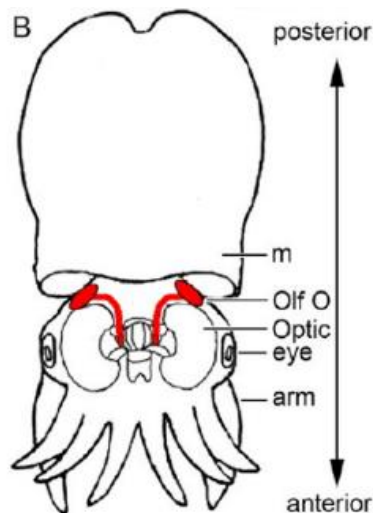


Figure 7 : Système olfactif chez la seiche. Les organes olfactifs (Olf O, en rouge) sont situés derrière les lobes optiques (Optic). Légendes : m=manteau, eye=œil, arm=bras, anterior=antérieur, posterior=postérieur (Scaros et al., 2018)

Système tactile et chémoréception

Les cellules chémoréceptrices sont situées sur les ventouses et au niveau de la masse buccale chez les poulpes et les seiches (Graziadei, 1964 ; Budelmann, 1996). Les ventouses sont situées sur les bras chez ces deux groupes même si chacun ne possède pas le même nombre de chémorécepteurs (16 millions chez le poulpe contre quelques centaines chez la seiche, Graziadei et Gagne, 1976). Ces différences s'expliquent notamment par le fait que le poulpe utilise principalement ses bras pour détecter une source alimentaire alors que la seiche utilise ses bras uniquement pour maintenir sa proie pendant qu'elle l'ingestion. Néanmoins seiche et poulpe sont capables d'aversion alimentaire lorsqu'on leur présente des proies recouvertes de quinine (substance amer) (Darmaillacq et al., 2004).

On trouve des mécanorécepteurs sensibles au touché chez les seiches et les pieuvres sur les ventouses, le manteau et les nageoires. Là encore les pieuvres en possèdent un nombre plus important probablement lié à l'utilisation de leur bras dans la manipulation, d'objet et l'exploration de leur environnement.

Mécanoréception et perception des vibrations

Statocystes

Les céphalopodes perçoivent la gravité et l'accélération nécessaire au maintien de leur orientation dans la colonne d'eau à l'aide des statocystes. Ces derniers situés sous le cerveau (Budelmann, 1990) sont aussi impliqués dans la détection des vibrations à basse fréquence (Budelmann, 1990 ; Komak et al, 2015). Une lésion de ces organes provoque des perturbations du comportement de nage (Boycott, 1960 ; Messenger, 1970).

La ligne latérale

Chez *Sepia officinalis*, des lignes de cellules ciliées présentes sur la tête et les bras sont sensibles aux mouvements d'eau locaux et semblent analogue à la ligne latérale des poissons et amphibiens aquatiques (Budelmann et Bleckmann, 1988). Ce système très sensible permettrait notamment aux seiches de détecter des proies à une très grande distance et en absence totale de lumière (Budelmann et al., 1991). Ces lignes sont déjà présentes chez les seiches nouveau-nées et pourraient leur donner un avantage supplémentaire pour être rapidement capable de détecter des proies ou des prédateurs.

V.5.b. Prédation :

La seiche est un prédateur qui se nourrit de proies vivantes et mobiles telles que des crustacés (crevettes, crabes) ou des poissons (Boletzky 1983 ; Nixon, 1985 ; Hanlon et Messenger, 2018). Selon Messenger et ses collaborateurs (1968) le comportement prédateur est initié par le mouvement des proies (stimulations visuelles). Chez cette espèce le comportement prédateur se divise en quatre phases : la détection, l'attention, le positionnement et la saisie de la proie (Figure 8). Pendant la détection, la proie est détectée à l'aide de la vision monoculaire (Figure 8 A). Cette détection s'accompagne d'un mouvement de l'œil d'une ouverture de la pupille et l'adoption de motifs et de postures particuliers. Lors de l'attention la seiche change de motif en levant éventuellement sa première paire de bras et suit la crevette avec sa tête, ses yeux et son corps pour que la proie se retrouve dans l'axe longitudinal de son corps (Figure 8 A). Quand la proie est dans le champ frontal de la seiche, elle passe en vision binoculaire. Si la proie se déplace la seiche s'engage dans une poursuite maintenir la proie dans son champ visuel frontal. Pour le positionnement la seiche nage en direction de la proie ou la contourne afin de se rapprocher et d'atteindre sa distance d'attaque

(équivalent approximativement à sa taille de manteau, Figure 8 B). Puis lors de la saisie la seiche éjecte ses tentacules en direction de la proie, l'attrape puis la ramène jusqu'à sa cavité buccale en moins de 15 millisecondes (Messenger, 1977, Chichery et Chichery, 1991, Figure 8 C,D,E). Ce type de stratégie est utilisé pour les crevettes et les petits poissons (Figure 4). Si la proie convoitée est un crabe (peu mobile) les deux premières phases sont identiques mais la 3ème phase consiste en un « saut » suivi de la prise de la proie avec ses huit bras généralement par le côté ou l'arrière de l'animal afin d'éviter les pinces du crabe : c'est le « coiffage » (Boycott, 1958 ; Duval et al, 1984 ; Messenger, 1968). De cette façon la seiche saisit le crabe par le céphalothorax et lui injecte une toxine après l'avoir mordu avec son bec afin de le paralyser (Chichery et Chichery, 1988). Cette technique est plus lente (248 millisecondes, Chichery, 1992) que la précédente. La seiche emploie donc une technique de chasse spécifique aux proies qu'elles détectent (Hanlon et Messenger, 2018). Dans son milieu naturel la seiche évolue dans un milieu côtier et turbide pendant plusieurs mois, nous avons donc essayé de voir si la seiche est capable d'attraper des proies dans ce type de milieu et si le comportement prédateur est modifié dans un milieu où les stimuli visuels sont atténués (Chapitre 2).

On sait que chez la seiche adulte et juvénile la sensibilité à la polarisation est très utile dans la détection de proie (Shashar et al, 2000), les seiches préfèrent ainsi attaquer des proies polarisées plutôt que des proies dont on a modifié la polarisation (Shashar et al., 2000) et ce même quand elles ne sont encore que des juvéniles (Cartron et al., 2013a). Cartron et ses collaborateurs (2013a) ont aussi montré que pour les proies transparentes la seiche pouvait utiliser les contrastes d'intensité mais également les contrastes de polarisation pour détecter ses proies transparentes (mysis) mais que les contrastes de polarisation amélioraient la capture de proies à l'âge de sept jours. Les calmars utilisent aussi la polarisation pour détecter leurs proies transparentes (Shashar et al., 1998). Les céphalopodes ne bénéficiant pas de soins parentaux, les jeunes doivent développer très rapidement un système visuel efficace pour être capable d'attraper leur proie (transparente ou non) très tôt. Chez la seiche on sait que l'embryon est capable d'apprendre les caractéristiques visuelles des proies et à la naissance certaines seiches sont déjà sensibles à la polarisation de la lumière (Cartron et al., 2013a) ce qui suggère que cette sensibilité pourrait s'acquérir au stade embryonnaire chez certains individus pendant la mise en place du système visuel. Nous avons donc essayé de voir si un

élevage en eau turbide peut permettre la mise en place précoce de capacité visuelle et améliore les performances des juvéniles dans la capture de proie (Chapitre 2).

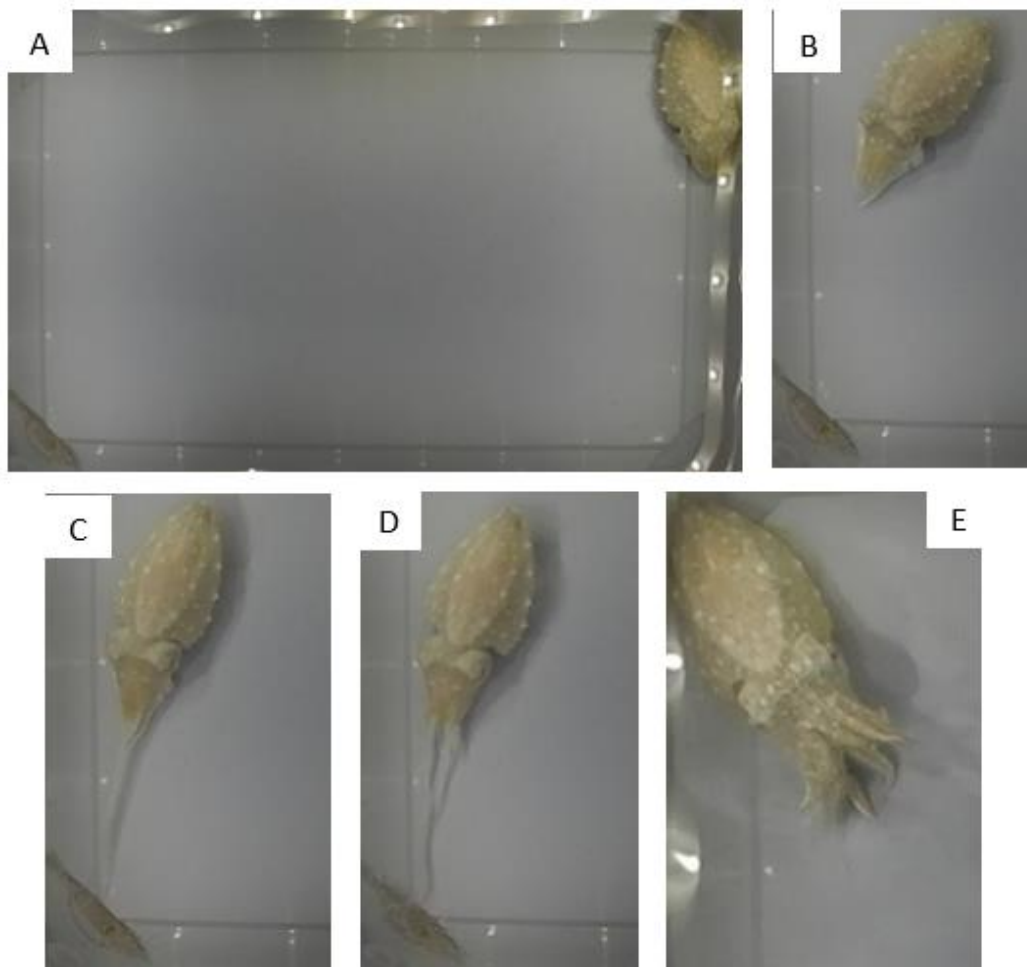


Figure 8 : Les quatre étapes du comportement prédateur chez la seiche : la détection (A), l'attention (A), le positionnement (B) et la saisie de la proie (C,D), ici une crevette grise. La dernière photo (E) illustre une seiche ayant ramené la proie à sa cavité buccale après la saisie ©Goerger Alice

V.5.c. Défense

Les seiches sont les proies de plusieurs espèces d'invertébrés et de vertébrés marins en particulier au début de leur vie de juvéniles. Pour faire face aux prédateurs la seiche peut utiliser des stratégies de défense primaires ou secondaires. Les défenses primaires servent à diminuer la détection de la seiche par ses prédateurs. Les défenses secondaires permettent à la seiche de s'éloigner rapidement de ses prédateurs une fois détectée. Les défenses primaires regroupent le comportement de camouflage et le comportement d'ensablement tandis que les défenses secondaires concernent la fuite, l'utilisation d'un jet d'encre et l'utilisation d'un motif d'intimidation (motif déimatique) permettant de repousser les espèces non dangereuses mais venant à proximité de la seiche.

Introduction générale

Les céphalopodes coléoidés comme la seiche possède un corps mou et leur principale défense repose donc sur le camouflage dont les fonctions principales restent de prévenir la détection de la seiche et son identification en tant que proie. Un camouflage est donc adapté lorsqu'il parvient à tromper la vision du prédateur. Pour parvenir à ce résultat la seiche dispose de plusieurs éléments chromatiques : les chromatophores, les iridophores et les leucophores (Figure 9 A,B). Les chromatophores sont des cellules pigmentées et extensibles contenant un sac pigmentaire (Figure 9). La dilatation et la rétractation de ce sac est sous le contrôle du système nerveux central ce qui permet à la seiche de changer de couleur quasiment instantanément (Figure 9 C). Les couleurs des chromatophores sont celles des pigments qu'elles contiennent et sont donc jaunes, orange ou marron (Figure 9 A,B). Les chromatophores sont beaucoup plus nombreux sur la face dorsale chez la seiche. Au cours de sa vie la seiche a une densité de chromatophore sur son manteau qui diminue (400-500 chromatophores/mm² chez le nouveau-né contre 35-50 chromatophores/mm² chez l'adulte) (Hanlon et Messenger, 1988). Les changements de couleurs de la seiche sont dus aux contractions actives des chromatophores (comparaison des Figures 9 A et 9 B). Un chromatophore relâché aura une couleur jaune tandis qu'un chromatophore contracté aura une couleur brun-noir. En jouant sur le nombre de chromatophore relâché et contracté la seiche peut modifier la couleur de son manteau. En 2018, Reiter et ses collaborateurs ont pu montrer qu'au fil du temps les chromatophores devenaient des cellules de plus en plus sombres et donc que pour conserver toute sa palette de couleur la seiche devait constamment produire de nouveaux chromatophores.

Grâce aux éléments chromatiques la seiche est capable de contrôler et d'imiter les contrastes et la luminosité et la couleur de son manteau pour qu'il soit identique à son environnement à l'aide de ces chromatophores (Packard et Hochberg, 1977). Un autre élément lui permet d'imiter la texture des matériaux : les papilles. Ces dernières sont des éléments texturaux qui peuvent permettre à la seiche d'avoir une peau lisse (quand elles sont au repos) ou hérissée d'épines (quand elles sont déployées).

Enfin, la seiche peut utiliser des éléments posturaux comme ses bras pour imiter des algues ou des espèces inoffensives comme des bernard-l'hermite (Okamoto et al, 2017 ; Van Elden et Meeuwig, 2020).

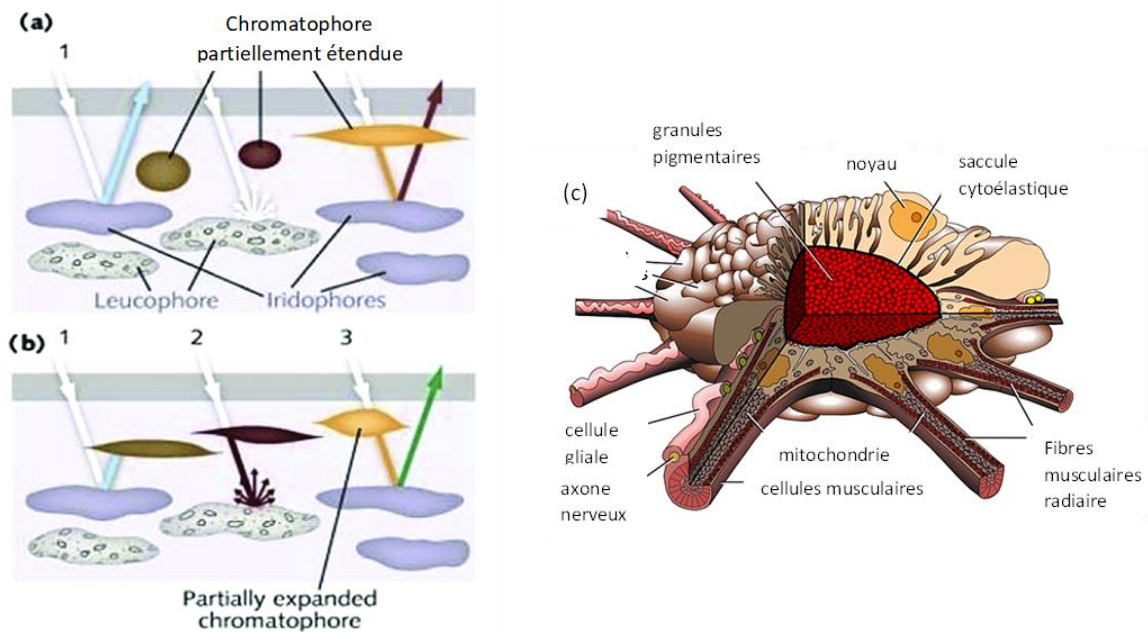


Figure 9 : Eléments chromatiques utilisés par la seiche dans son camouflage sont présents sous forme de couche de cellules superposées dans la peau du manteau de la seiche. Les chromatophores sont entourés de muscles ce qui permet à la seiche de contrôler leur dilatation ou leur rétraction et de jouer ainsi sur la couleur de son manteau (a,b,c). Les iridophores (a,b) produisent des couleurs bleu, rose, violet et vert en réfléchissant la lumière et les leucophores (a,b) donnent une couleur blanche. (images a et b modifiées d'après Eesa et al, 2015 et image c modifiée d'après Cloney et Florey, 1968)

La seiche ajuste en effet l'angle de ses bras avec l'angle des éléments verticaux de son environnement (Barbosa et al., 2008 et 2012), elle positionnera ainsi ses bras à 90°C lorsqu'elle est entourée de bandes verticales. Tous ces éléments contrôlés par des muscles eux-mêmes sous le contrôle du système nerveux central permettent à la seiche d'avoir un camouflage dynamique efficace et rapide dans des environnements naturels et artificiels variés. Le camouflage de la seiche a été étudié pour des individus entourés par du lait (Kerry Perkins, 2017) cependant en milieu naturel la turbidité n'est pas un liquide opaque homogène, elle est constituée par de l'eau présentant différentes particules en suspension. Il serait donc intéressant de voir si la seiche est capable d'adapter son camouflage lorsqu'elle est entourée d'une eau turbide naturelle (argile) et si l'élevage en eau turbide lui permet de développer un camouflage plus efficace dans ce milieu (Chapitre 3).

L'ensablement chez la seiche commune a été décrit avec précision par Mather (1986b). La seiche creuse d'abord un trou dans le sable en faisant des mouvements d'avant en arrière à la surface du sable et en rejetant de l'eau à l'aide de l'entonnoir. L'animal se place ensuite dans le trou et fait des mouvements latéraux avec ses nageoires pour parvenir à mettre du sable sur sa face dorsale et à se recouvrir entièrement (yeux excepté) ou partiellement. Ce

comportement s'effectue généralement en quelques secondes (4-5 secondes) et est décrit comme ayant une séquence comportementale stéréotypée en cinq à sept actes moteurs (Mather, 1986b). Chez les sépioles ce comportement requiert également l'action des bras pour recouvrir la face dorsale (Boletzky et Boletzky, 1970). Chez la sépiole *Euprymna scolopes* l'épiderme est spécialisé et permet au sable d'adhérer (Shears, 1988). Cette couche de sable peut également être retirée rapidement lors du comportement de fuite (Singley, 1982). L'ensablement est un comportement qui permet de passer inaperçu aux yeux des proies mais aussi des prédateurs (Boletzky, 1977 ; Singley, 1983 ; Mather, 1986b ; Hanlon et Messenger, 1988). Il peut être utilisé en combinaison avec le comportement de camouflage notamment lorsque l'ensablement est incomplet (Chabenat et al., 2019). Poirier et ses collaborateurs (2004) ont montré que ce comportement s'améliore avec l'âge des seiches chez la seiche commune et est dépendant de la présence de substrat dans le milieu d'élevage (les seiches élevées dans un milieu contenant du sable sont mieux ensablées que des seiches élevées sans substrat). On sait également que les seiches s'ensablent plus lorsque la granulométrie du substrat est fine et lorsque l'animal est exposé à la lumière (Mather, 1986), les stimuli tactiles semblent donc importants pour initier ce comportement. Plus récemment plusieurs travaux ont montré que ce comportement était affecté par la présence d'antidépresseurs dans le milieu d'élevage des œufs ou des juvéniles (Bidel et al., 2016 ; Di Poi et al., 2014, Chabenat et al., 2019). Nous avons donc déterminé si ce comportement défensif qui n'est pas guidé visuellement peut être modifié en présence d'eau turbide et si les particules en suspension dans le milieu d'élevage ne favorisent pas l'efficacité de ce comportement même en absence de substrat (Chapitre 3).

Le comportement de fuite consiste en une nage rapide vers l'arrière souvent erratique afin d'éviter que le prédateur ne puisse prévoir le mouvement et la direction de l'animal. Le jet d'encre permet de créer une diversion à l'aide d'un écran de fumée (noir opaque) déstabilisant le prédateur et l'empêchant pendant un instant de voir la seiche pendant que cette dernière s'enfuit (Derby, 2014 ; Hanlon et Messenger, 2018). Le jet d'encre lui-même est composé d'encre mais contient également du mucus. L'encre de seiche contient de la mélanine (donnant la couleur noire), des catécholamines, DOPA, dopamine, des acides aminés ainsi que certains métaux (cadmium, cuivre, plomb) (Derby, 2014 ; Madaras et al., 2010 ; Protta et al., 1981). Cette composition spécifique permet également à l'encre d'agir comme un répulsif

odorant vis-à-vis des prédateurs et est reconnu par les conspécifiques comme un signal d'alarme pour les adultes, les juvéniles et les embryons (Derby, 2014 ; Mezrai et al., 2020). Chez le calmar la présentation d'encre ou de dopamine suffit à provoquer un jet d'encre chez les individus présents (Gilly et Lucero, 1992 ; Lucero et al., 1994). L'éjection d'encre est soit volontaire soit provoquée par le prédateur après avoir tué la seiche pour faciliter sa consommation comme c'est le cas chez le dauphin *Tursiops aduncus* (Derby, 2014 ; Finn et al., 2009, Figure 10). Chez les juvéniles il arrive également que la seiche éjecte de l'encre lors de la capture d'une proie (observations personnelles).

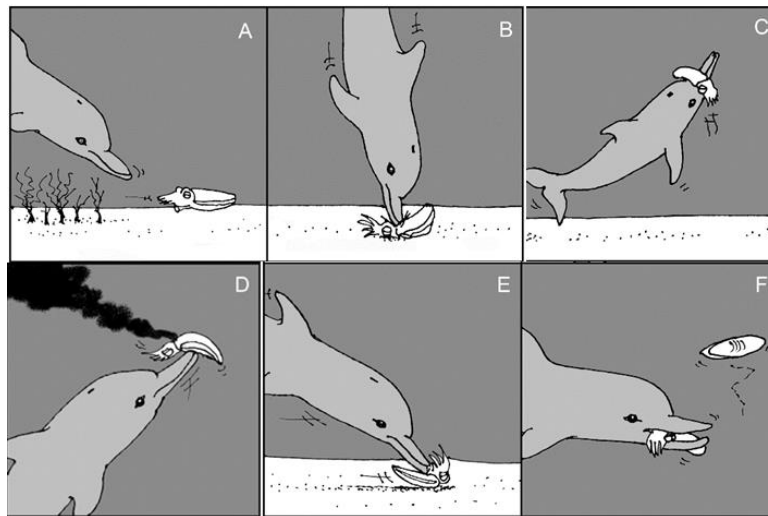


Figure 10 : Technique de préparation de la proie (seiche *Sepia apama*) par le dauphin *Tursiops aduncus*. La proie est chassée du substrat ou des algues (A), tuée (B), portée à la surface (C), frappée contre le substrat pour provoquer une libération d'encre (D), trainée sur le substrat pour enlever la peau et l'os de seiche (E) puis consommée (F), (Finn et al., 2009)

V.6. Reproduction

Chez la seiche commune le dimorphisme sexuel est marqué chez les individus mâtures, les mâles ayant les 4èmes bras recouverts de motif de bandes zébrés et de taches blanches (Hanlon et Messenger, 1988). Les combats entre mâles pour l'accès aux femelles sont très ritualisés et stéréotypés impliquent des éléments posturaux, locomoteur et chromatiques. Les principaux signaux engageant un combat entre mâle sont l'extension du 4ème bras et les motifs de bandes zébrés. Ces affrontements commencent avec une accentuation du motif zébré et peuvent aller jusqu'à l'affrontement physique. Les mâles les plus grands remportent généralement ce type d'affrontement (Adamo et Hanlon, 1996). En laboratoire la hiérarchie des mâles est établie à l'aide de ces affrontements (Adamo et Hanlon, 1996 ; L. Tinbergen, 1939 ; Boal, 1996, 1997, Schnell et al, 2016b). Cette hiérarchie semble cependant

indépendante du nombre d'accouplement des mâles. (Boal, 1996 ; Adamo et al, 2000). Par ailleurs chez différentes espèces où la compétition pour l'accès aux femelles est forte certains mâles de petites tailles imitent les motifs des femelles aux yeux des mâles tout en courtisant les femelles présentes (Hanlon et al, 2005). Il y aurait également un choix chez les femelles qui rentrerait en compte dans le processus. La femelle semble choisir le mâle à l'aide de stimuli olfactif et non visuels (Boal, 1997).

L'accouplement est généralement initié par le mâle mais aucune étude n'a pu montrer de parade nuptiale. L'accouplement se fait tête contre tête et dure de 2 à 20 min (Richard, 1971 ; Boletzky, 1983 ; Hanlon et al, 1999). Après l'accouplement le mâle peut temporairement garder la femelle pour prévenir temporairement l'approche d'autres mâles même si les femelles en nature portent des spermatophores de plusieurs mâles (Mangold, 1989). Chez la seiche commune la fertilisation des œufs est externe et intervient lorsque les œufs sont extrudés de l'oviducte.

La ponte peut avoir lieu directement après l'accouplement ou plusieurs jours après. Une seule femelle peut pondre de 150 à 2000 œufs (Boletzky, 1983 ; Hanley et al., 1998 ; Zatylny-Gaudin et Henry, 2018). Il faut noter que la femelle peut pondre ses œufs sur un ou plusieurs supports fixes. Les femelles préfèrent pondre sur la ponte d'une autre femelle. Les œufs de la seiche commune agissent comme des chimio attractants pour les adultes car ils sont probablement une source de phéromones reproductrices (Zatylny et al, 2000). Il est donc difficile en milieu naturel de connaître la paternité des embryons provenant d'un cluster d'œufs.

La femelle enveloppe le pédoncule de chaque œuf individuellement à une structure allongée, fixée et dissimulée (algues, roches, cordes sous les bouées en mer ou casier). Au préalable chaque œuf est recouvert d'encre probablement pour éviter les effets délétères de la luminosité sur l'embryon et pour éviter aux prédateurs de les détecter (Cornet et al, 2015 ; pour la luminosité voir l'article de Peng et al, 2019 chez *Sepia lycidas*). Une autre espèce (*Sepia esculenta*) pondant des œufs transparents parvient à un résultat similaire en pondant des œufs avec une couche extérieure collante qui accumule le sable et d'autres matériaux en suspension donnant aux œufs la couleur du substrat. Chez les seiches la ponte peut durer plusieurs heures et des observations montrent que certains mâles sont présents lors de la ponte afin de s'assurer la paternité exclusive des œufs. Les femelles et les mâles meurent peu

après la ponte et il n'y a donc aucune forme de soins parentaux chez cette espèce. Il n'y a pas non plus de chevauchement entre les générations : on parle d'espèce semelpare.

V.7. Développement :

Une fois pondus sur un substrat fixe les œufs (jusqu'à 2cm de longueur) ont une période d'incubation de 31j (21,4°C) à 87j (15°C) qui dépend étroitement de la température de l'eau, plus cette dernière est chaude et plus les jeunes se développeront vite (Lemaire, 1970). Cependant une température trop élevée doit être évitée pour ne pas occasionner un développement trop rapide et donner naissance à des individus de tailles réduites (Bouchaud, 1991). Bouchaud (1991) a en effet montré que les individus provenant d'œufs élevés à 15°C étaient deux fois plus grands que ceux provenant d'œufs élevés à 24°C. Bouchaud et Dazugan (1990) montrent que lorsque la température de l'eau est élevée il y a une diminution de l'absorption des réserves vitellines par les embryons. Au niveau structurel, l'œuf fécondé est entouré par une membrane (péri-) vitelline (Bobretzky, 1877, Figure 11 A) qui disparaît lors de l'organogénèse (Marthy, 1970a). Une deuxième enveloppe transparente, le chorion, est formée par les cellules folliculaires de la femelle vers la fin de l'ovogénèse (Cowden, 1968 ; Bottke, 1974 ; Dhainaut et Richard, 1976 ; Buckley, 1977 ; Selman et Arnold, 1977, Figure 11 A). Une troisième enveloppe est sécrétée par la glande de l'oviducte autour du chorion et se présente sous la forme d'une couche gélatineuse (Figure 11 A). Chaque œuf est enveloppé dans plusieurs couches successives par les glandes nidamentaires (Jecklin, 1934) et les sécrétions de la poche à encre de la mère (Boletzky, 2003) donnant à l'œuf sa couleur noire caractéristique (Figure 11 A). Les différentes enveloppes forment ce qu'on appelle la capsule de l'œuf (Figure 11 A). À l'intérieur du chorion, l'œuf fécondé baigne dans un liquide, le liquide périvitellin. À mesure de la croissance de l'embryon le volume du liquide périvitellin augmente et entraîne un élargissement de la capsule de l'œuf qui devient plus transparente et aux échanges de molécules avec l'extérieur (Lacoue-Labarthe et al., 2016, Figure 11 B).

Le développement embryonnaire de la seiche est divisé en trois périodes : la segmentation, la gastrulation et l'organogénèse (Boletzky et al., 2016 ; Lemaire 1970) . Les premiers stades de l'organogénèse aboutissent à la formation des rudiments des yeux et du manteau, du sac vitellin (réserves vitellines permettant le développement de l'embryon et des nouveaux-nés pendant les premiers jours post-éclosion), des branchies, des bourgeons de bras, de l'entonnoir, de l'anus et des nageoires.

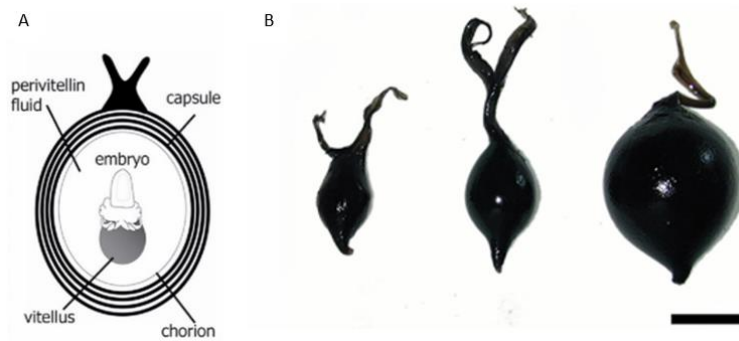


Figure 11: (A) Schéma d'un œuf de seiche montrant l'embryon, le vitellus, la capsule, le liquide périvitellin et le chorion. (B) Photographie d'œufs de seiche au début, milieu et fin d'incubation (modifiée d'après Boletzky et al., 2016).

Les différentes parties se développent rapidement et aboutissent à une différenciation bien visible entre l'embryon et le sac vitellin. L'embryon subit ensuite une phase de croissance pendant laquelle il y a une maturation morphologique et fonctionnelle des différents organes notamment du système visuel (la rétine passe ainsi de l'orange au rouge puis au marron entre les stades 24 et 28, Figure 12). Chez *Sepia officinalis* c'est le système olfactif qui se développe suivi par le système visuel (c'est l'inverse chez la seiche pharaon qui vit en eau claire, Mezrai et al., 2019) Les seiches nouveau-nées ont donc un développement direct et ne passe pas par un stade larvaire comme beaucoup d'espèces de céphalopodes. A la naissance les jeunes sont donc des adultes miniatures et adoptent tout de suite le mode de vie necto-benthique de leurs parents.

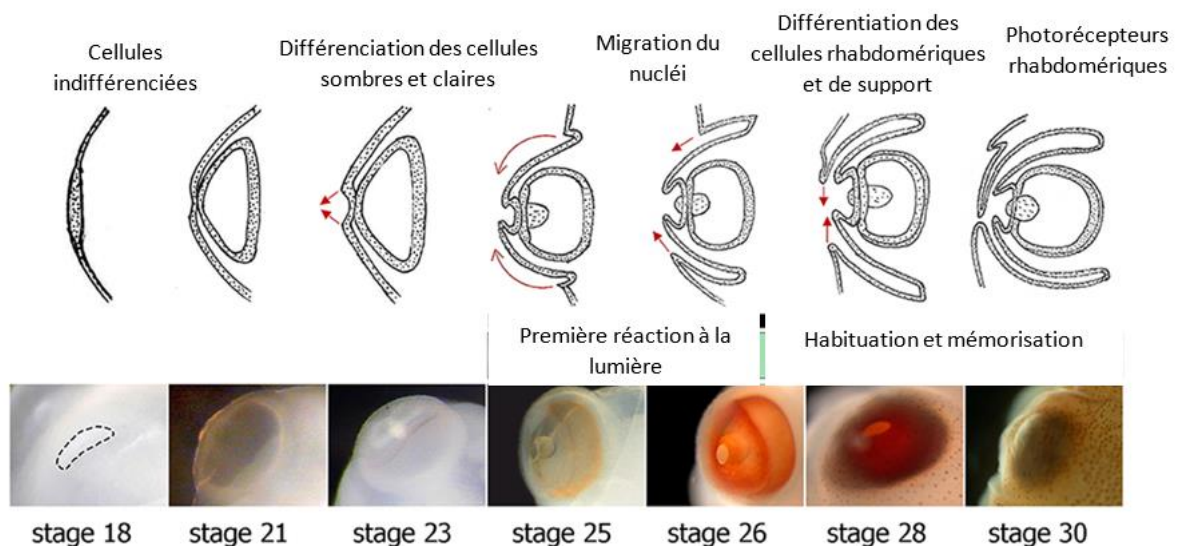


Figure 12 : Etapes de la maturation du système visuel pendant la phase embryonnaire. (modifiée d'après Imarazene et al., 2017)

V.8. Exploitation et aquaculture

La seiche commune est une espèce très pêchée à l'échelle mondiale et concerne la pêche de loisir et la pêche industrielle. La pêche a un impact direct sur la population de cette espèce puisqu'elle n'est la plupart du temps pas sélective au niveau des tailles des individus. Elle occasionne également une destruction des œufs pondus par les adultes reproducteurs attrapés au sein de casiers afin de faciliter leur nettoyage. Peu de seiches juvéniles issues des œufs pondus atteignent généralement l'âge de la reproduction et l'impact indirect de la pêche au casier sur les futurs juvéniles et donc très préoccupant. De même les juvéniles ou les adultes pêchés avant leur maturité ou avant la reproduction peuvent avoir un impact sur la population en milieu naturel pouvant à terme épuiser les stocks actuels.

Actuellement, les céphalopodes et la seiche en particulier sont très consommés car ils constituent une source de protéine et de lipides essentiels (Sinanoglou et Miniadis-Meimaroglou, 2000). Composés principalement d'eau (81%) et de protéines (16,1%) (avec moins de 1% de lipides, Boucaud-Camou, 1990) ils sont également une source de sels minéraux et de vitamines, et ont un excellent profil nutritionnel (Sykes et al., 2006). Les céphalopodes sont consommés sous de multiples formes et constituent l'ingrédient de base pour de nombreux plats traditionnels (Kunisaki, 2000). Les captures de céphalopodes en milieu naturel étant en baisse depuis plusieurs années (SOFIA 2020 FAO, 4,9 millions de tonnes pêchées en 2014 contre 3,6 millions en 2017 et 2018). L'élevage en aquaculture est une solution envisagée pour résoudre la forte demande mondiale pour ces espèces tout en impactant le moins possible les populations naturelles. La seiche commune est considérée comme l'une des espèces les plus prometteuses pour l'aquaculture en raison de la forte consommation et demande mondiale pour cette espèce. Son cycle de vie court, sa croissance rapide, ses œufs de grandes tailles, le fort taux de survie des juvéniles et développement direct en font une espèce qui peut très rapidement atteindre une taille commercialisable (Sykes et al., 2006). Cette espèce se transporte et se maintient en élevage facilement individuellement comme en groupe. On connaît bien ses comportements, ses habitudes alimentaires ainsi que sa résistance aux maladies comparée à d'autres céphalopodes (Sykes et al., 2006). Cependant cette espèce a une fécondité faible en élevage et nécessite chaque année de nouveaux reproducteurs car les seiches adultes meurent après la reproduction. Les juvéniles ont besoin de proies vivantes et ont du mal à accepter la nourriture artificielle. On sait également que

l'espèce est cannibale et qu'il n'existe pas d'élevage industrielle pour les proies de cette espèce, le coût de la nourriture est donc élevé (Sykes et al., 2006). Enfin la seiche est sensible à de nombreux pathogènes en captivité (Forsythe et al., 1987, 1990) ce qui n'est pas forcément adapté à l'élevage intensif. Les aliments artificiels utilisés aujourd'hui produisent des individus avec un taux de croissance réduit voir négatif (pâte de crevette, Lee et al. 1991, granulés, Domingues 1999, surimi, Castro et al. 1993, Castro & Lee 1994, Domingues 1999) et occasionnent une mortalité accrue des juvéniles notamment en raison du cannibalisme (67.5% de survie pour les juvéniles nourris aux granulés contre 22.5% chez ceux nourris au surimi, Castro 1991, Castro et al. 1993). Pour optimiser et développer l'aquaculture de cette espèce le point essentiel évoqué par Sykes et ses collaborateurs (2006) est donc la mise en place de nourriture artificielle à bas coût qui remplissent les besoins nutritionnels de cette espèce (richesse en protéine qui constituent 75%-80% du poids sec des céphalopodes, et en éléments essentiels comme certains lipides et les caroténoïdes). Cet aliment doit être accepté par les seiches et consommer en grande quantité pour permettre un taux de croissance similaire à celui des proies vivantes, sa couleur, son odeur, sa texture doivent être choisis pour optimiser l'attrait, la digestion et l'assimilation. Lorsque ces animaux sont élevés dans des mares ou des bassins extérieurs la prédation par les oiseaux marins peut occasionner des pertes importantes. En intérieur, il semble que la surface disponible au fond du bac un élément limitant pour la croissance (Domingues et Marquez, 2010 ; Sykes et al., 2003 ; Sykes et al., 2013a) plus que la densité d'individu ou la présence de substrat (Forsythe et al., 1994). On sait également que la luminosité et la couleur des bacs influencent la croissance des seiches juvéniles : une couleur de bac sombre et une faible luminosité maximisent le développement et la croissance des juvéniles (Sykes et al, 2011, 2014). Dans plusieurs pays méditerranéen (Portugal, Italie, Tunisie) les seiches peuvent également être élevées dans des mares naturellement riches en proies où les œufs sont déposés et les juvéniles pêchés puis vendus quelques mois plus tard à partir d'un poids de 5g (Vidal et al, 2014). Pour Palmegiano and Sequi (1981), 150–300 d'œufs produirait 800–1200 kg de seiche avec un poids moyen de 40–80 g. En Italie, des expériences de culture semi-intensive ont montré que les meilleurs taux de croissance étaient obtenus pour des cages en filet à l'intérieur de mares (Palmegiano and Sequi, 1981, 1984). Domingues et ses collaborateurs (2006) ont confirmé ces recherches en montrant que les seiches avaient un meilleur taux de croissance lorsqu'elles étaient élevées à l'extérieur. A l'heure actuelle, en élevage extensif avec des proies vivantes, des seiches

juvéniles de 50g commercialisables sont obtenues 3 mois après leur éclosion pour une température de 25°C (Sykes et al., 2006 ; rapport du SMEL 2015). Les seiches comme les autres espèces de céphalopodes sont très sensibles aux variations environnementales du pH, de la température, de la salinité et de la quantité de déchets azotés. Elles requièrent également une eau très oxygénée qui doit avoir un renouvellement rapide pour limiter la mortalité due à l'encre produit par les animaux (Vidal et al., 2014). Un autre frein à l'aquaculture de cette espèce reste le contrôle de la reproduction en élevage pour optimiser la qualité des œufs et des juvéniles (Vidal et al., 2014). En effet lors d'élevage sur plusieurs générations il y a une perte de qualité des œufs qui deviennent plus petits et moins sains de générations en générations en raison de dépression de consanguinité (Sykes et al., 2006b; Walsh et al., 2002). Il n'est pas actuellement possible de synchroniser l'ensemble des pontes pour que les différentes pontes aient la même date d'éclosion. Cela accentue les différences de taille entre individus en fin de saison au moment de la vente. Enfin avec leur entrée dans la directive 2010/63/EU, la culture des céphalopodes est maintenant très encadrée et demande aux structures de maximiser le bien-être de leurs animaux (en proposant notamment des environnements enrichis, Wood et Wood, 1999) et de prévenir toute souffrance ou inconfort (Fiorito et al., 2014, 2015 ; Moltschaniwskyj et al., 2007). Ces enrichissements peuvent être des stimulations sensorielles réduisant les comportements négatifs comme le cannibalisme (Budelmann, 2010). Le présent projet s'inscrit dans cette problématique et cherche à savoir si la turbidité de l'eau peut-être pour la seiche commune un élément d'enrichissement augmentant son bien-être et favorisant son développement. Enfin, Il existe peu de remèdes actuellement pour traiter les infections ou les pathologies de des céphalopodes, les identifier ou en reconnaître les symptômes. On peut signaler que l'aquaculture de cette espèce pourra dans les prochaines années être confrontée à des problèmes éthiques qui pourraient être un frein à son développement.

VI. Méthodes générales :

Condition d'élevage

Les œufs de seiches élevés dans le cadre de cette thèse proviennent tous de pontes de seiches adultes issues du milieu naturel. Ils sont donc saisonniers et sont élevés dans les installations du Centre de Recherche en Environnement Côtier (CREC) entre mai et août (Le numéro d'agrément du CREC : B14384001 de la DDSV). Ces œufs peuvent être récoltés sur des

pontes présentes au niveau de casiers de pêche utilisé pour la pêche des adultes, sur des cordages utilisés pour estimer et suivre l'état de la population de seiche commune (programme du SMEL) ou être issus de récolte opportuniste faite par d'autres programmes de recherche (SOMLIT, Université de la Rochelle, etc). Les œufs peuvent donc avoir des provenances variées : Arcachon (Gironde), Blainville, Luc-sur-Mer, Villers-sur-Mer (Normandie) qui sont précisés dans la suite pour chaque expérience réalisée. Afin d'éviter la proximité génétique des individus et être représentatif de la population chaque groupe de seiche testé est constitué par des œufs issus de différentes pontes pouvant avoir plusieurs origines géographiques en fonction des années.

Une fois les pontes récoltées elles sont placées dans des bacs de 1000 litres à l'intérieur de casier flottant (Figure 13 A) avec une eau à 15°C et éclairés en lumière artificielle à l'aide d'un cycle de 12h de jour et de 12h de nuit. On procède ensuite à la séparation de chaque œuf de la grappe afin de faciliter l'oxygénation des œufs. Les œufs sont ensuite délicatement placés au sein de passoires flottantes (Figure 13 B) au sein des bacs d'élevage temporaire (40x60x30cm) à 18°C éclairés par de la lumière naturelle. Pour éviter le stress thermique les œufs sont transportés dans des sceaux dont la température augmente progressivement sur plusieurs heures. Chaque jour les passoires contenant les œufs sont remuées délicatement afin d'éviter le dépôt de particules sur la paroi extérieure des œufs ou la prolifération de parasites. Une fois éclos les jeunes seiches sont récupérées à l'aide d'une cuillère creuse (évitant aux animaux d'être immergés) et réparties au sein des bacs d'élevage définitifs (40x60x32cm) éclairés par de la lumière naturelle. Ces derniers sont enrichis avec des plantes artificiels, des coquillages et des galets de forme et de couleur variés afin d'offrir un environnement visuellement stimulant (Figure 13 C). Jusqu'à l'âge d'un mois, 30 seiches au maximum peuvent être placées conjointement dans un même bac d'élevage. A mesure que les seiches grandissent on divise ensuite le nombre de seiches par bac de moitié tous les mois pour atténuer les phénomènes de compétition. Lors de ces séparations les seiches sont réparties par taille afin d'éviter que les plus gros individus soient source de stress pour les plus petits.

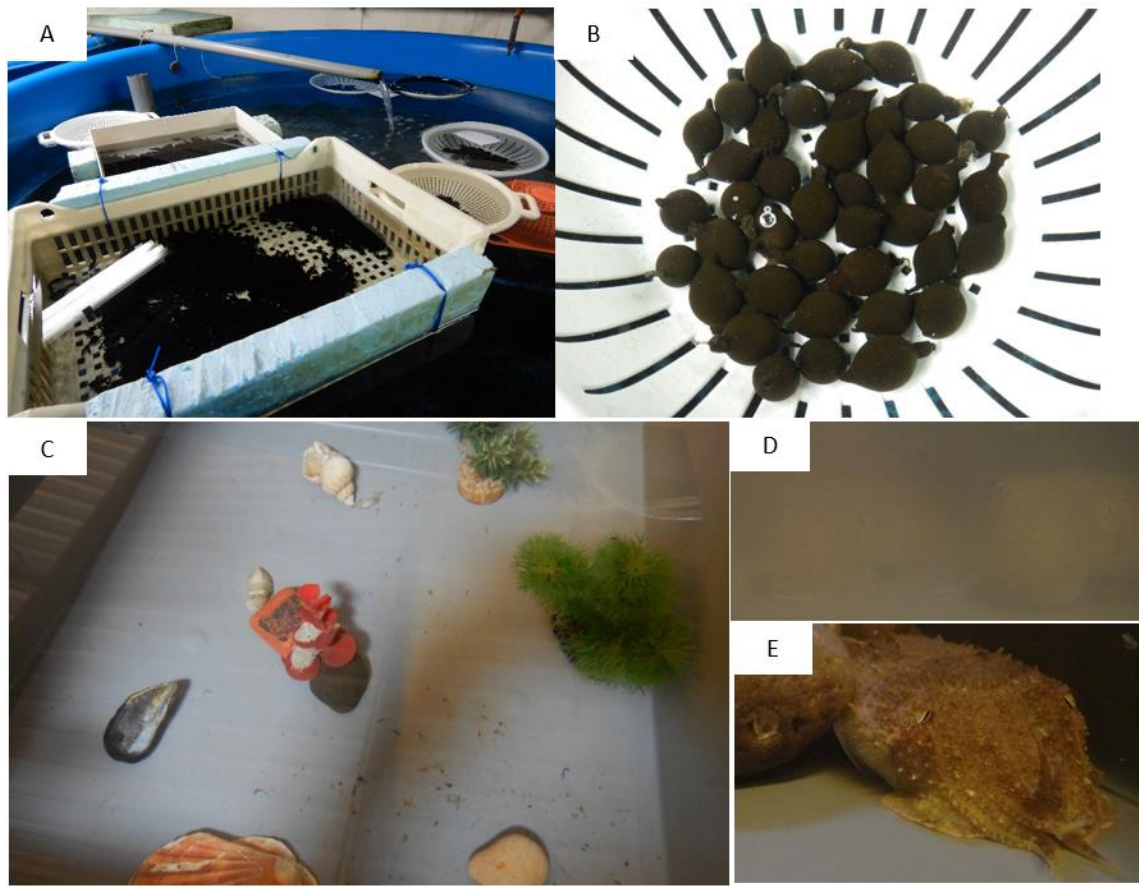


Figure 13 : Photographies de passoire flottantes contenant les pontes d'œufs provenant du milieu naturel (A) et d'une passoire montrant des œufs séparés pour faciliter leur oxygénation (B). Un exemple de bac d'élevage avec des éléments d'enrichissement : coquillage, plante et cailloux (C). Exemple d'individu pris dans leur bac en eau claire (E) et en eau turbide (D).

Chaque bac d'élevage est alimenté par de l'eau de mer oxygénée (avec un débit moyen par bac de 1l/min) provenant du milieu naturel à l'aide d'un système semi-ouvert. Ce débit moyen permet d'éviter une forte accumulation de particules au sein des bacs. Tous les bacs sont alimentés en continue par de l'eau de mer à $19^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$. Dans chaque bac d'élevage un bulleur est présent afin d'augmenter l'oxygénation du bac et éviter les phénomènes de sédimentation de particules. Chaque jour la température des bacs est mesurée à l'aide de thermomètres placés dans les bacs. Après la naissance les seiches sont élevées pendant plusieurs mois dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide (HT) (Figure 13 D,E). Tous les bacs sont nettoyés quotidiennement afin d'éviter la prolifération bactérienne et l'accumulation de déchets organiques. Le nettoyage se fait au moment où l'eau des bacs est claire pour éviter de blesser les animaux. La procédure est la même pour tous les groupes. Une fois le nettoyage effectué, on ajoute chaque jour un litre d'eau de mer sans argile (groupe C) ou avec argile (groupes LT et HT). La quantité d'argile est

calculée pour obtenir une turbidité de 0,1g/l (50-80 NTU) dans le groupe LT et de 0,5g/l (300-400 NTU) dans le groupe HT. La turbidité de l'eau est mesurée dans chaque bac à l'aide d'un turbidimètre (Turbidimètre 2016LM). A partir de l'éclosion, les animaux sont nourris quotidiennement *ad libidum*, après la mesure de la turbidité, avec des crevettes grises vivantes (*Crangon crangon*) pêchées à proximité de la station de recherche à Luc-sur-Mer dans des mares provisoires à marée basse. Ces crevettes ont une taille adaptée à la taille des seiches. A partir de l'âge d'un mois les seiches commencent à être nourries avec des crabes japonais ou des crabes verts de taille adaptés en plus des crevettes afin de favoriser une diversité nutritionnelle. Ces crabes sont ramassés à marée basse sous des pierres à proximité de la station de recherche. Les bacs d'élevage sont nettoyés quotidiennement pour éviter l'accumulation de déchets organiques (et l'augmentation de déchets azotés) dû au reste de nourriture des animaux. Toutes les proies fournies aux seiches sont des proies vivantes : elles demandent donc un temps considérable de maintenance et d'entretien pouvant facilement représenter en saison 30% d'une journée de travail (pêche + nettoyage) pour le doctorant. Conjointement au nettoyage quotidien des bacs une inspection de chaque animal est réalisée afin de déceler des comportements anormaux et de mal-être (nage erratique, perte d'appétit, blessures). Si une ou plusieurs seiches présentent l'un des comportements cités elle est placée en quarantaine (si son état le permet) ou euthanasiée. Si au bout d'un ou deux jours l'état de la seiche placée en quarantaine ne s'améliore pas elle est euthanasiée par ajout progressif d'éthanol pur (70%) dans de l'eau de mer qui provoque la mort de l'individu. Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014).

VII. Synthèse des objectifs de la thèse :

Chez les céphalopodes, le système visuel est un élément crucial dans la survie des individus et intervient également dans les derniers stades de développement. Les seiches communes vivent en milieu naturel dans une eau où la turbidité varie à l'échelle de la journée et de la saison. Les seiches se sont donc adaptées à des milieux où la visibilité est réduite à cause de la turbidité. Le projet présenté ici vise donc à déterminer le développement des performances visuelles chez des seiches (*Sepia officinalis*) élevées dans des milieux plus ou moins turbide. Cette thèse aura plus particulièrement pour objectifs :

- d'évaluer les conséquences potentielles de l'augmentation de la turbidité en milieu naturel sur les seiches
- de déterminer si les juvéniles élevés en milieu turbide vont développer des compétences visuelles ou des modalités sensorielles spécifiques qui vont compenser la faible visibilité du milieu. La comparaison avec une espèce d'eau claire permettra notamment de voir si ces compétences sont le résultat de facteurs environnementaux.
- de déterminer si l'absence de turbidité de l'eau utilisée en élevage et en laboratoire pourrait avoir des effets délétères sur le développement du système visuel et le bien-être des individus.

Au cours de ce travail nous nous intéresserons aux déterminismes proximaux (impact de la turbidité sur le développement) décrits par Tinbergen mais également à certains déterminismes ultimes (comparaison des comportements entre une espèce d'eau claire *Sepia pharaonis* et une espèce d'eau turbide *Sepia officinalis*)

Cette thèse se divisera en cinq parties et se conclura par une discussion générale.

Chapitre 1 : La seiche a-t-elle une préférence spontanée pour le milieu turbide ?

Le premier chapitre présente les études sur l'influence de la turbidité sur la sélection d'habitat chez la seiche commune *Sepia officinalis* vivant naturellement dans les eaux turbides de la Manche. Ce chapitre comparera notamment le comportement de seiches communes juvéniles face à une situation de choix entre un milieu d'élevage classique (eau claire) et un milieu d'élevage plus proche des conditions naturelles (eau turbide). Les seiches seront testées individuellement et en groupe.

Chapitre 2 : Turbidité et comportement prédateur

Le deuxième chapitre aborde la question de l'influence de la turbidité du milieu sur le comportement prédateur de la seiche. Nous déterminerons notamment si le milieu d'élevage est un paramètre améliorant ce comportement en contexte turbide.

Chapitre 3 : Turbidité et comportements cryptiques

Le troisième chapitre aborde la question des comportements défensifs de la seiche : le camouflage et l'ensablement en contexte turbide. On cherchera notamment à voir si ces deux comportements cruciaux pour la survie des seiches juvéniles peuvent être plastiques et donc

s'adapter à la turbidité du milieu. Nous verrons également si ces deux comportements, l'un fortement dépendant de la vision (camouflage) et l'autre moins (ensablement) évoluent de façon différente dans des groupes élevés ou non en condition turbide.

Chapitre 4 : Turbidité, maturation du système visuel et modalités sensorielles utilisées au cours de la prédation

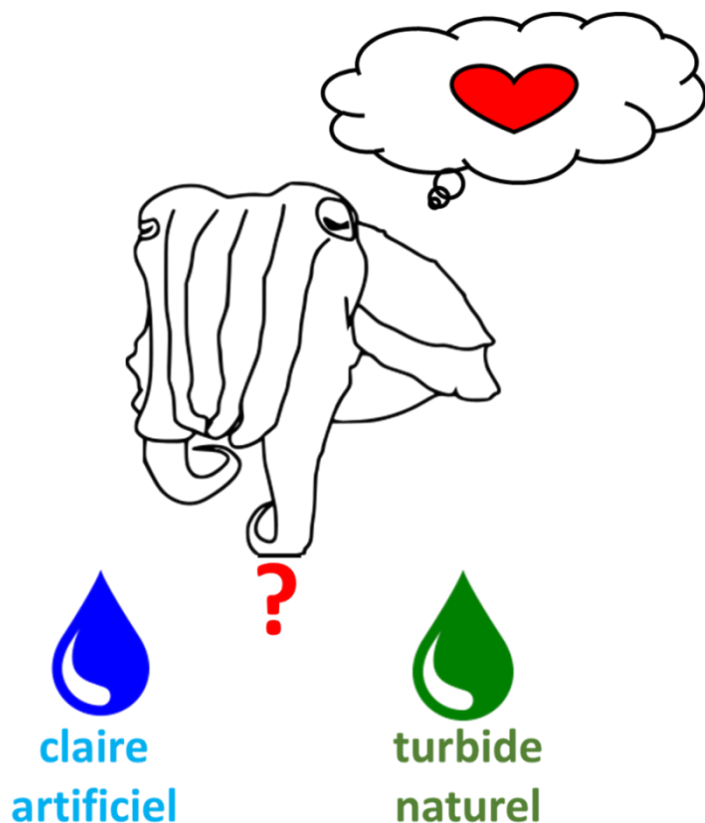
Le quatrième chapitre aborde l'influence de la turbidité sur les comportements de la seiche est directement liée à des modifications aux niveaux des systèmes sensoriels sous-jacents. La seiche utilisant majoritairement la vision, nous observerons l'évolution du système visuel (réponse optomotrice) de seiches élevées dans des milieux d'élevages de turbidité variable puis étudierons en parallèle si au sein de ses différents groupes les seiches utilisent en priorité l'information visuelle ou olfactive dans un contexte de recherche alimentaire.

Chapitre 5 : Turbidité et écologie embryonnaire

Le dernier chapitre abordera l'effet de l'écologie embryonnaire sur l'adaptation à la turbidité chez la seiche commune *Sepia officinalis* vivant naturellement dans les eaux turbides de la Manche et la seiche *Sepia pharaonis* vivant dans une eau très peu turbide. Pour répondre à cette question nous avons observé la part de l'influence maternelle et des contraintes environnementales de l'espèce. Pour l'influence maternelle la réponse optomotrice et le test de prédation ont été réalisés chez des seiches venant de différentes pontes. Pour les contraintes environnementales une étude comparative sur le camouflage et la réponse optomotrice a été réalisée chez *Sepia officinalis* et *Sepia pharaonis* vivant dans les eaux claires d'Eilat.

Chapitre 1

La seiche a-t-elle une préférence spontanée pour le milieu turbide ?



Chapitre 1 : La seiche a-t-elle une préférence spontanée pour le milieu turbide ?

Contexte du chapitre 1 :

Le premier chapitre présente les études sur l'influence de la turbidité sur la sélection d'habitat chez la seiche commune *Sepia officinalis* vivant naturellement dans les eaux turbides de la Manche. Ce chapitre comparera notamment le comportement de seiches communes juvéniles face à une situation de choix entre un milieu d'élevage conforme à la réglementation (eau décantée filtrée) et un milieu d'élevage plus proche des conditions naturelles (eau turbide). Les seiches seront testées individuellement (expérience 1) et en groupe (expérience 2). Ce travail fait l'objet d'un article à soumettre dans la revue Animal Welfare.

I. Expérience 1 : Préférence individuelle et turbidité :

**Influence of age and rearing conditions on turbidity preference in cuttlefish
(*Sepia officinalis*)**

Alice Goerger¹, Anne-Sophie Darmaillacq¹, Ludovic Dickel¹

¹Ethos (Ethologie animale et humaine) UMR 6552, Caen, France

*** Correspondence:**

Corresponding Author

ludovic.dickel@unicaen.fr

Keywords: habitat preference, choice, turbidity, cephalopods

Abstract

In the English Channel, despite seasonal and daily changes in seawater turbidity for local species, the overall level is sufficiently high to consider that visual cues based solely on the intensity of contrast are limited. Some marine species, like the cuttlefish *Sepia officinalis* (Mollusc cephalopod), evolve in such turbid environments. However, to date, all behavioural studies on this species have been conducted on animals previously reared in clear seawater. Since the cuttlefish visual system is probably well adapted to turbid environments, our hypothesis is that rearing cuttlefish in clear water may affect their welfare. We also hypothesize that, in the case of a choice between clear and turbid water, cuttlefish would prefer turbid water, which corresponds to their natural habitat. The choice may be for clear water when they are previously reared in clear water, depending on the extent of individual vs. species history. To clarify this point, cuttlefish from hatching to five months were reared under three conditions: clear seawater, slightly turbid seawater and highly turbid seawater. Animal preference for turbid or clear seawater at 1-2 months and at 3-5 months was determined using a shuttle tank. Our results show that young individuals from all groups spend more time in clear seawater whereas older individuals tend to prefer turbid water. However, only the HT (high turbidity) group showed a marked preference for turbid water at 3-5 months, indicating that both the history of individual as well as that of the species play a role in the animals' preference for a turbid habitat. These results could provide valuable information in

considering water turbidity as a possible factor for the improvement of cuttlefish well-being in artificial rearing systems according to current European regulations (Directive 2010/63/EU).

Introduction

The welfare of animal species reared in either laboratory, aquaculture or industrial environments is an increasingly important concern in our societies and to which the scientific community is paying increasing attention (Dawkins, 2006; Walker et al., 2014). Nowadays, it has become necessary in research to follow an ethical guideline governing the use of animals according to the three (four presently) R principles (reduce, refine, replace and, if possible, rehoming). As a basic principle in welfare science, the optimization of laboratory animal wellbeing implies offering them breeding conditions as close as possible to their natural habitat, in particular guaranteeing the "five freedoms" (Farm Animal Welfare Council, 1979, 2004): freedom from hunger and thirst; freedom from discomfort; freedom from pain, injury or disease; freedom to express normal behaviour; freedom from fear and distress. For example, the environmental enrichment of breeding tanks is highly recommended in a wide range of species. Such enrichment is based on the animal's ecology and natural history, (Mellen and MacPhee 2001). Indeed, environmental enrichment should provide opportunities for laboratory animals to express their full behavioural repertoire (Smith and Taylor, 1995; Stark, 1999), meet their physiological needs and provide minimum stimuli necessary for their neurophysiological development and well-being (Shepherdson, 1998). Thus, environmental enrichment can be divided into five main categories: physical enrichment (Dickel et al., 2000, Poirier et al., 2004 and 2005); social enrichment; nutritional enrichment (Domingues et al., 2004); occupational enrichment and sensorial enrichment. These different types of enrichment are constantly evolving as scientific findings on animal preferences and welfare evolve. Animal preferences may be inferred directly by observing their behaviour and it has been necessary to invent innovative methods to refine our knowledge of these factors. Among them, standardized choice tests enable us to determine unique animal preferences for different items (Richard et al., 2006). For aquatic species, experimental devices are all based on the same principle (Jutfelt et al., 2017): a shuttle tank allowing animals to choose between two (or more) water currents with distinct properties (substrate, odor, color, physicochemical properties). Choice tests can evaluate single or combined preferences with various sensory modalities (vision, smell, taste) and on multiple species from fish to coral larvae and including

molluscs (fish: Serrano et al., 2010; corals larvae: Golbuu and Richmond, 2007; shrimp: Kobak et al., 2015, dolphin: Dill et al., 2003; squid larvae: Lecchini, 2011). These tests are simple and very revealing but researchers are cautious in their interpretation since most of them are very limited (Raffa et al., 2002).

These tests have already been used in the cuttlefish *Sepia officinalis* to investigate the prey-type preference of juveniles (Darmaillacq et al., 2004, Shashar et al., 2000; Cartron et al., 2013a, Hanlon and Messenger, 1996; Boletzky, 1983, Yang and Chiao, 2016) as well as their substrate preference (Allen et al., 2010). This last study did not show any preference between sand, gravel and stones (whether natural or artificial). More recently, it was demonstrated that cuttlefish raised in an enriched environment preferred to remain on a complex rather than a uniform substrate. This preference depends on individual experience since animals raised in a depleted environment changed their preferred substrate (from uniform to enriched) after several exposures to enriched substrates (Lee et al., 2012). Likewise, the food preference of young juveniles was seen to depend on prey-specific cues (visual or olfactory stimuli or both) perceived by the animal from the last week of embryogenesis and up to seven days after hatching (Darmaillacq et al., 2004, 2006, 2008, Romagny et al., 2012). Young cuttlefish which spontaneously preferred black over white shelters also modified their initial preference when previously exposed to white shelters during their embryonic development (Guibé and Dickel, 2011). All these studies tend to underline the role of individual experience in individual preferences in cuttlefish, at least in the case of certain items.

Currently, cuttlefish are among the most widely used cephalopod species as laboratory animals. Since 2013, all cephalopods (cuttlefish, squid, octopus and nautilus) have been added to the directive for the protection of animals used for scientific purposes, and their use and breeding conditions are highly regulated. However, it remains difficult to breed them in optimal conditions because many points remain to be clarified concerning their well-being. The directive states, for example, that animals should be reared in the cleanest and clearest water possible (Fiorito et al., 2015). However, in the wild, the common cuttlefish has an extensive distribution area comprising from high to low turbidity water environments (from the English Channel to Mediterranean Sea, Boletzky, 1983; Guerra, 2006; FAO, 2020). It remains unclear yet whether rearing this species, of whatever origin, in the artificial conditions of exclusively clear water could induce major stress, lower survival and less well-being. In

coastal areas, which represent the cuttlefish habitat, seawater turbidity changes seasonally and daily, with a mean level remaining high enough to estimate a limited number of visual cues based uniquely on intensity of contrast. Since basic behaviours of cuttlefish are mainly visually-guided (communication, orientation, detection of prey and predator, camouflage), water turbidity may be partially compensated through sensitivity to light polarization (reference). Amongst other advantages, cuttlefish may be able to use turbidity for concealment purposes, in which case turbidity may well reduce predation in juveniles and adults. It may also protect egg-laying females from visual predators. In addition, turbid coastal areas are very rich in the cuttlefishes' favourite prey (mysids and shrimps) (Mees and Meland, 2012; Mauchline, 1980). The present work investigates whether, in a situation of choice, cuttlefish would prefer clear or turbid seawater. To tackle this question, we reared cuttlefish under three different conditions: in clear water (control condition), in slightly turbid water (0.1g / l of green clay) imitating natural turbidity and in highly turbid water (0, 5g / l of green clay) imitating a higher than natural turbidity (the mean natural turbidity is 0,2g /l, SOMLIT data). To determine whether cuttlefish have any preference for turbid water we placed cuttlefish from different rearing conditions (clear water and turbid water) in a shuttle tank (one side with turbid water and the other with clear water) and measured the time they spent in each compartment. The time spent is understood to be a function of the animal's preference for a given environment.

Material and Methods

Animals

Eggs from the wild were collected from several egg batches in the vicinity of Luc-sur-Mer/Blainville-sur-Mer and Arcachon in France (Normandy and Gironde respectively). They were separated and put randomly in baskets in shallow tanks at the Centre de Recherches en Environnement Côtier (CREC, Luc-sur-Mer, France). The system is an open system with a flow rate of about one liter/min to avoid any turbidity recycling. All tanks were then supplied with running oxygenated clear sea water at $19 \pm 1^\circ\text{C}$. After hatching, cuttlefish were reared for two to five months under three conditions: clear water (C), slightly turbid water (LT) and highly turbid water (HT) in tanks (40×60×32cm) providing an enriched habitat (artificial plants, stones, shells). Each tank contained a maximum of 20 animals at the same time. All tanks were cleaned daily to avoid the proliferation of bacteria and waste matter. Cleaning was carried out

when the water was clear to avoid damaging the animals. The procedure was the same for all groups. Subsequently, one liter of seawater, without clay (C) or with clay (LT and HT), was added each day. The amount of clay was calculated to obtain a turbidity of 0.1g/l (50-80 NTU) in the LT and 0.5g/l (300-400 NTU) in the HT. To produce turbid water we used green clay from Argilez (particle size around 20 μm). The turbidity of the water in each tank was measured using a turbidimeter (Turbidimeter 2016LM). Animals were fed daily *ad libidum* with live shrimps (*Crangon crangon*) just after the daily turbidity measurement. Thirty cuttlefish were tested between one and two months post hatching (n=10 in each group) and forty nine cuttlefish between three and five months post hatching (n=20 in C group; n=14 in LT group and n=15 in HT group). Each cuttlefish was tested only at one age to avoid habituation. These age-groups were chosen in accordance with the literature (Cartron et al, 2013a and Groeger et al, 2005) showing that the visual system is at a critical developmental stage during the first month of life and improves gradually over each subsequent month. Animal maintenance and experimentation were carried out in compliance with the Directive 2010/63/EU on the protection of animals used for scientific purposes and following the recommendations of the 3Rs (Fiorito et al., 2014).

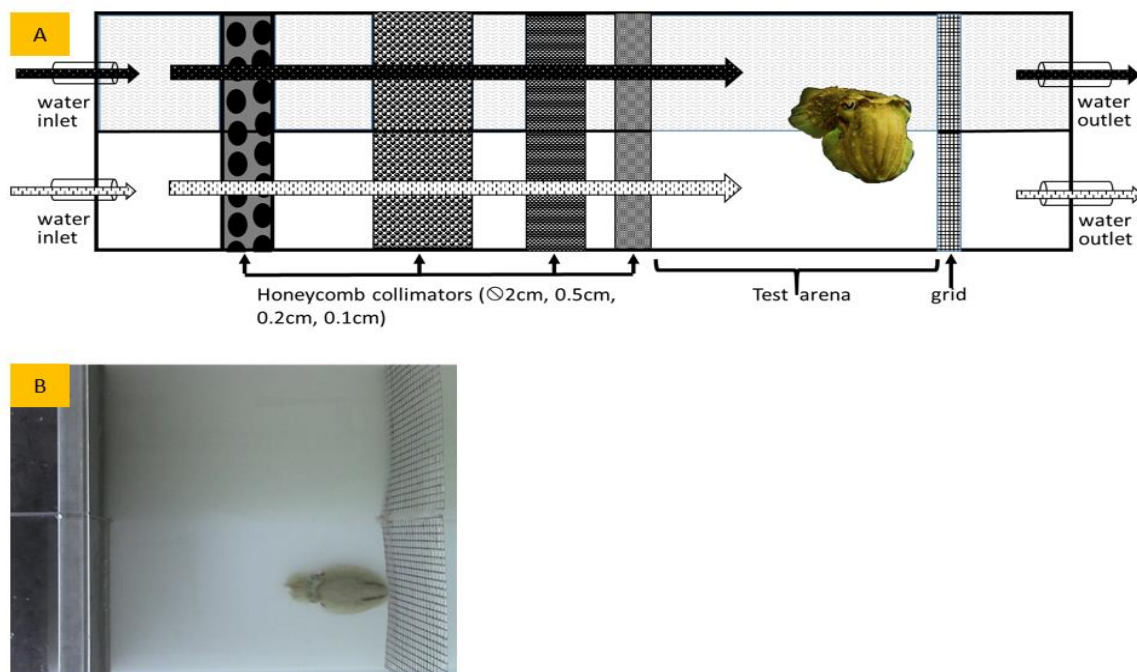


Figure 14 : Shuttle tank apparatus. A) The apparatus consisted of a turbulent flow passing through honeycomb collimators of decreasing diameter, creating two separate currents of laminar flow in the tested arena. B) In the tested arena the animal is free to move and to choose its preferred current, here between turbid sea water and clear sea water. The picture shows an example of the test arena during an experiment where the animal stays in the clear area.

The shuttle tank (or two-current choice flume) was described in detail in Jutfelt et al (2017). In short, water inlets are on the left and their baffles immediately break up the flow and create turbulence (Figure 14 A). This turbulent flow passes through honeycomb collimators of decreasing diameter thus creating two separate currents of laminar flow in the test arena where the animal is free to choose either current (Figure 14 A). This device was used to test environment preference between clear seawater and turbid seawater (0.2g / l green clay). The test arena (25cmx35cmx5cm) allowed animals to move freely and therefore choose their preferred current (turbid or clear) (Figure 14 B). A third zone was defined inside the clear seawater current: the intermediate zone. The individuals remaining at the interface between the two currents could be assessed in this zone. After preliminary studies, animals were initially placed in the clear current. When placed at the interface between the clear and turbid zones the cuttlefish interrupted the flows and caused mixing between turbid and clear water. This biased the choice offered to animals. A familiarization period was allowed for each animal in the shuttle-tank in the presence of two currents of clear running water.

Each cuttlefish was gently moved from its home tank to the shuttle tank using an opaque plastic bucket. It was allowed to calm down for five minutes in the experiment room before being placed in the test arena with a glass cylinder. Animal behaviour was video recorded for 30 min by a camera placed above the test arena. At the end of the experiment, the animal was gently moved from the test arena to its home tank using the glass cylinder and the opaque plastic bucket. The turbidity of the turbid zone was measured before and after the experiment to ensure repeatability of the experimental conditions. Video recordings were consulted to determine: time spent in each zone (clear, intermediate, turbid), number of zone changes, maximum time spent in a given zone without zone-change, the latency period before entry into the turbid zone as well as the favourite zone. We decided to calculate the latency time before entry in a given zone (turbid for example) when the cuttlefish first entered that zone after visiting another zone. We hypothesized that the animal would spend more time in what it finds to be the best habitat. Thus, the first measure allowed us to determine the preferred zone of each cuttlefish (i.e. the zone where most time was spent). The number of zone changes and the maximum time spent in a zone without a zone switch were correlated with the degree of preference. In a new environment the animal must decide and move fast to an appropriate place in order to survive, avoiding unnecessary movement which would alert predators, all at

a certain energy cost. At least the latency period before entry into a given zone can be correlated with its attractiveness. In the analyses, an animal is seen to have chosen an area when both eyes stay in that area for more than 5 seconds. If the animal did not move from the initial clear zone during the test, we allowed it to pass the choice test again the following day. If, on the second day, the cuttlefish still did not move from the initial clear zone it was counted as “no choice” because we were unable to know if the cuttlefish had chosen an area or was just not moving because of stress. For each group tested, half the individuals encountered a test with turbid water in the upper part of the test arena and the other half in the lower part of the test arena to avoid any bias linked with an innate preference for one level of the device.

This test was carried out at two different ages over two consecutive years: between one and two months of age (summer 2020) and between three and five months of age (summer 2019 and 2020). Different cohorts were used for each of the two ages so that all cuttlefish were tested only once after the familiarization test.

Statistical analyses

Data were analyzed using R version 3.5.2. For all parameters: comparisons between the two age categories were determined with Mann-Whitney test (non-parametric, independent data, two samples); for comparisons between the three groups a Kruskal Wallis test (non-parametric, independent data, three samples) was used in addition to a *post-hoc* Dunn's test with Bonferroni corrections. Non-parametric Friedman test for paired data in addition to a *post-hoc* Wilcoxon's test with Bonferroni corrections was used to compare the time spent by cuttlefish in each of the three zones and at each age. A Mann-Whitney test was used to compare the time spent by cuttlefish in each zone between each age as well as the effect of age per group (other parameter). In order to at least compare the time spent by cuttlefish between the three groups (at each age and in each zone), as well as the effect of group by age (other parameter), a Kruskal Wallis test was used in addition to a *post-hoc* Dunn's test with Bonferroni corrections. Cutoff for significance was decided as $p < 0.05$.

Ethical notes

This research followed the guidance by Directive 2010/63/EU, and French regulations regarding the use of animals for experimental procedures and was approved by the Regional

Ethical Committee Cenomexa (Project agreement number: APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)). Among other features, the experiment was designed to decrease animal distress by reducing the number of animals tested as far as possible.

Results

More animals of the older group made no choice of zone when compared to the group of young animals (respectively six animals in 3-5months and one animal in 1-2months) (Figure 15). For the other groups, the average time spent in a clear-water area decreased between the two ages (Mann-Whitney test, $p=0,019$, $n_{(1-2months)} = 30$ and $n_{(3-5months)} = 49$) while the average time spent in a turbid area increased (Mann-Whitney test, $p=0,033$, $n_{(1-2months)} = 30$ and $n_{(3-5months)} = 49$) (Figure 17 A). However, only the HT group spent significantly more time in a clear-water area at 1-2 months (Friedman test in addition to a *post-hoc* Wilcoxon's test with Bonferroni correction, $p=0,018$, $n_{HT(1-2months)} = 10$) and more time in a turbid area at 3-5 months (Friedman test in addition to a *post-hoc* Wilcoxon's test with Bonferroni correction, $p=0,01$, $n_{HT(3-5months)} = 15$) (Figure 17 B). Both the rearing group and the age seem to affect (tendency only) cuttlefish preferences (Figure 15). Indeed, at 1-2 months, the control group did not show any preference between the three zones (30% of cuttlefish chose each zone), the LT group showed equal preference for the clear and turbid zones (40% and 50% of cuttlefish respectively) and the HT group showed a preference for the clear zone (70% of cuttlefish) (Figure 15). At 5 months, all cuttlefish preferred turbid water regardless of the rearing group. In C, LT and HT groups 60%, 65% and 70% of cuttlefish respectively preferred turbid water (Figure 15).

Younger cuttlefish changed zones more frequently than older ones (Mann-Whitney test, $p=0,034$, $n_{(1-2months)} = 30$ and $n_{(3-5months)} = 49$) (Figure 16). There was no difference between groups for this parameter (Kruskal Wallis in addition to a *post-hoc* Dunn's test with Bonferroni correction, $p>0,05$) or between the two ages in each group (Mann Whitney, $p_C=0,41$; $p_{LT}=0,058$; $p_{HT}=0,23$). There was no difference between groups or ages in the latency to enter the turbid area or the "favourite area" (comparison between ages: Mann-Whitney test, $p>0,05$, $n_{(1-2months)} = 30$ and $n_{(3-5months)} = 49$; comparison between groups: Kruskal Wallis in addition to a *post-hoc* Dunn's test with Bonferroni correction, $p>0,05$, $n_{C(total)} = 30$, $n_{LT(total)} = 24$, $n_{HT(total)} = 25$; comparaison between groups by age, $p>0,05$, $n_{C(1-2months)} = n_{LT(1-2months)} = n_{HT(1-2months)} = 10$, $n_{C(3-5months)} = 20$ and $n_{LT(3-5months)} = 14$ and $n_{HT(3-5months)} = 15$) (Figure 18). We noted

that the LT group tended to go more rapidly to its favourite area at 3-5 months than at 1-2 months (from 430s to 28s) (Figure 18). There was also no significant difference between groups or ages in the maximum time spent in any zone without a zone switch (comparison between different ages: Mann-Whitney test, $p > 0,05$, $n_{(1-2\text{months})} = 30$ and $n_{(3-5\text{months})} = 49$; comparison between groups and between groups according to age: Kruskal Wallis in addition to a post-hoc Dunn's test with Bonferroni correction, $p > 0,05$, $n_{C(\text{total})} = 30$, $n_{LT(\text{total})} = 24$, $n_{HT(\text{total})} = 25$, $n_{C(1-2\text{months})} = n_{LT(1-2\text{months})} = n_{HT(1-2\text{months})} = 10$, $n_{C(3-5\text{months})} = 20$ and $n_{LT(3-5\text{months})} = 14$ and $n_{HT(3-5\text{months})} = 15$) (Figure 19). We furthermore noted that this "resting" time in a zone tended to increase for the C and LT groups (from 1091s to 1364s and from 855s to 1109s respectively) and to decrease for the HT group (from 1327s to 1073s) between the two ages (Figure 19).

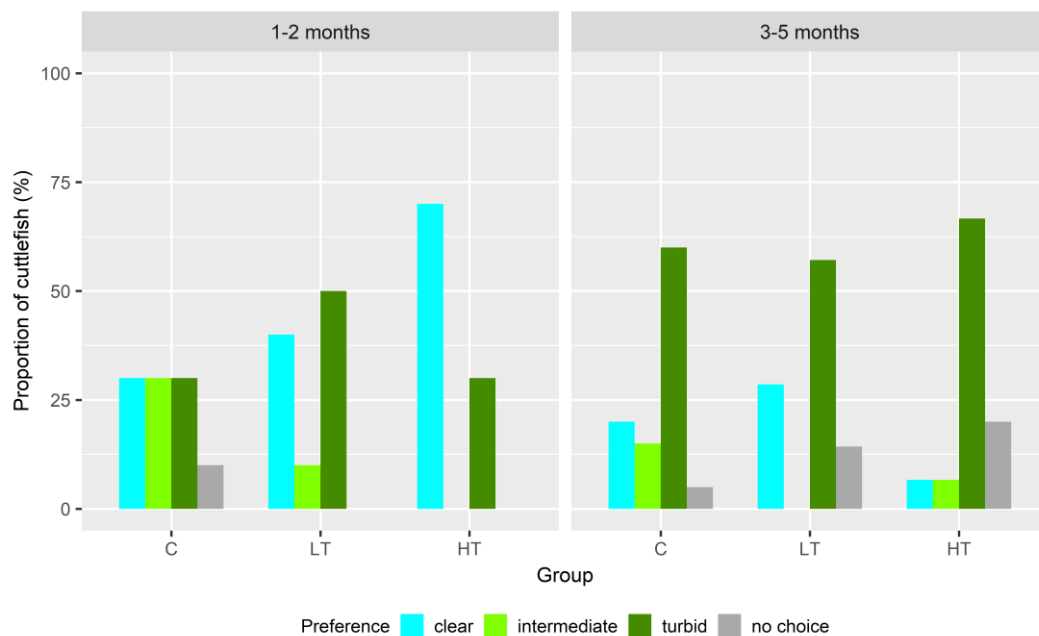


Figure 15 : The preference of cuttlefish previously reared in different conditions of turbidity at two ages. The rearing group and the age seem both to have had an effect (tendency only) on the animals' preferences. Indeed, at 1-2 months, the control group did not show any preference between the three zones, the LT group equally preferred the clear and turbid zones, and the HT group showed a preference for the clear zone. At 3-5 months, all cuttlefish preferred turbid water, regardless of the rearing group.

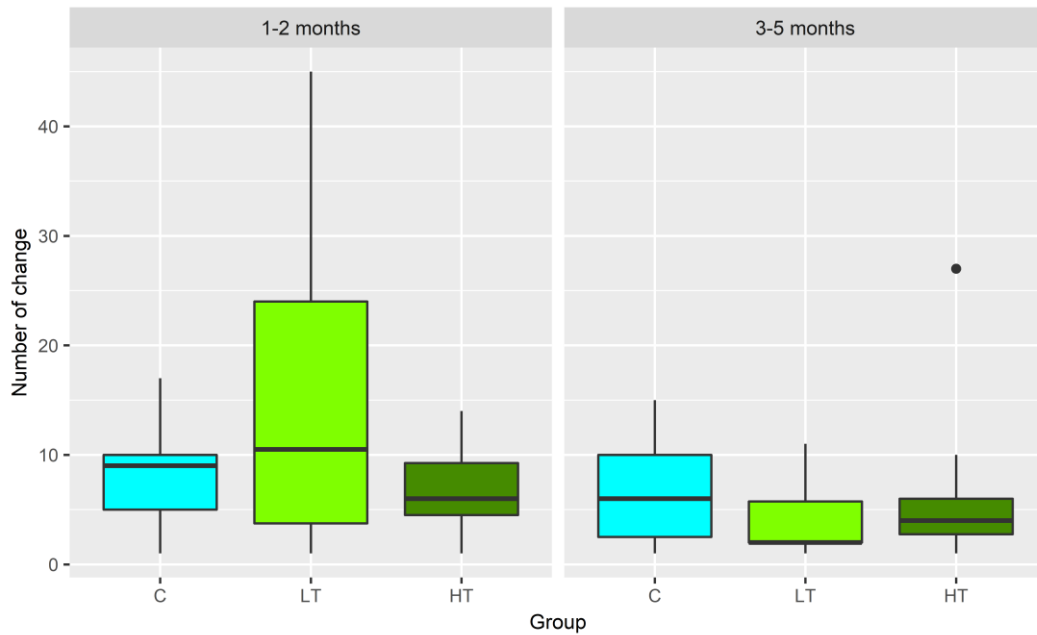


Figure 16 : Number of zone changes during an experiment on cuttlefish under three rearing conditions. For each group there was no significant difference in the number of change in each group between the two ages (Mann-Whitney test, $p_C=0,41$; $p_{LT}=0,058$; $p_{HT}=0,23$). At 1-2 months post hatching 10 cuttlefish were tested in each group. At 3-5 months, 20 cuttlefish were tested in group C, 14 in group LT and 15 in group HT.

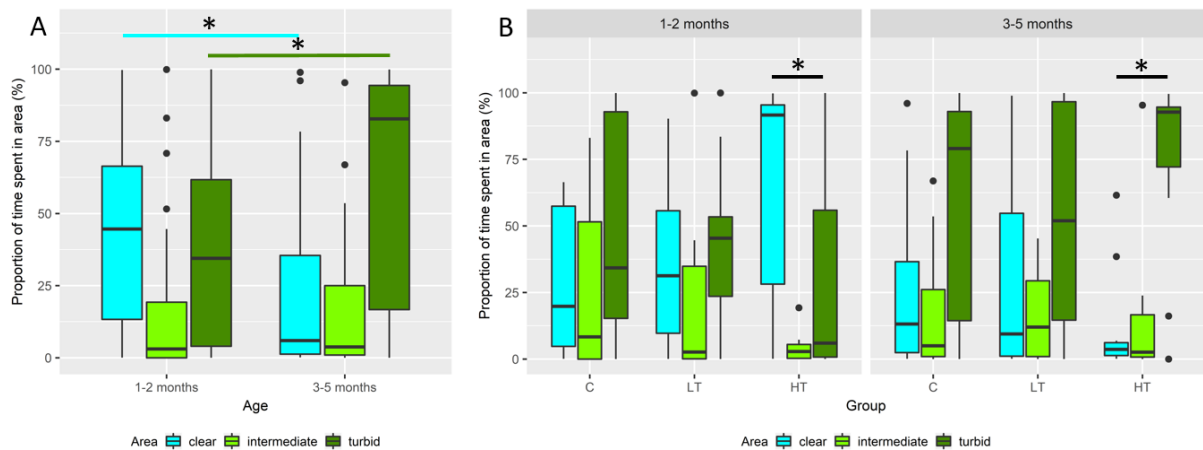


Figure 17 : Proportion of time spent by cuttlefish in the different zones by age (A, mean for each age) and by age and rearing group (B, mean for each group and age). The time spent in a clear area decreased between the two ages, from younger to older (Mann-Whitney test, $p=0,019$), whereas the time spent in a turbid area increased (Mann-Whitney test, $p=0,033$). However, only the HT group spent significantly more time in a clear area at 1-2 months (Friedman test in addition to a post-hoc Wilcoxon's test with Bonferroni correction, $p=0,018$) and more time in a turbid area at 3-5 months (Friedman test in addition to a post-hoc Wilcoxon's test with Bonferroni correction, $p=0,010$).

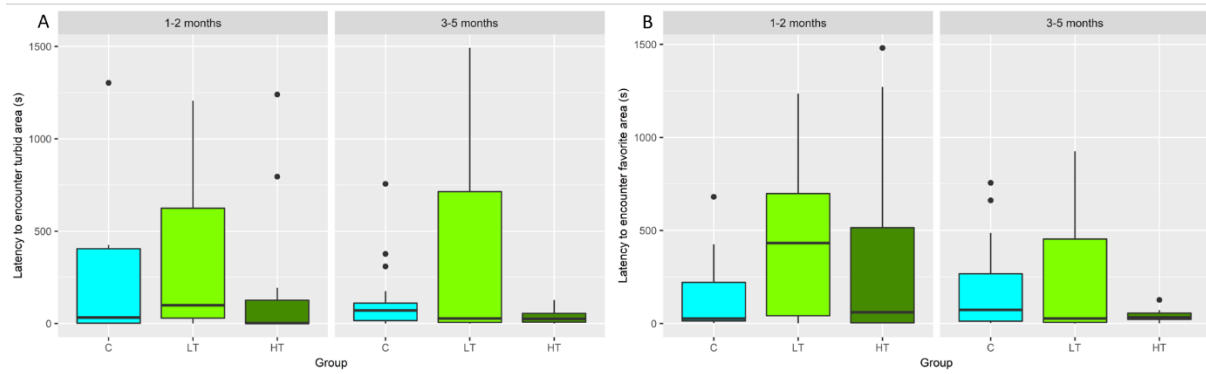


Figure 18 : The latency period before encountering the turbid area (A) and favorite area (B) for cuttlefish under three rearing conditions and at two ages. Cuttlefish begins the experiment in the clear zone, thus for this zone the latency to encounter the favorite area was calculate when the individual enter in the clear zone the second time. There was no difference between groups or ages in the latency to enter the turbid area or the favourite area (comparison between age: Mann-Whitney test, $p > 0,05$; comparison between groups and between groups by age: Kruskal Wallis in addition to a post-hoc Dunn's test with Bonferroni correction, $p > 0,05$). We noted that the LT group had a tendency to go more rapidly to its favourite area at 3-5 months than at 1-2 months (from 430s to 28s).

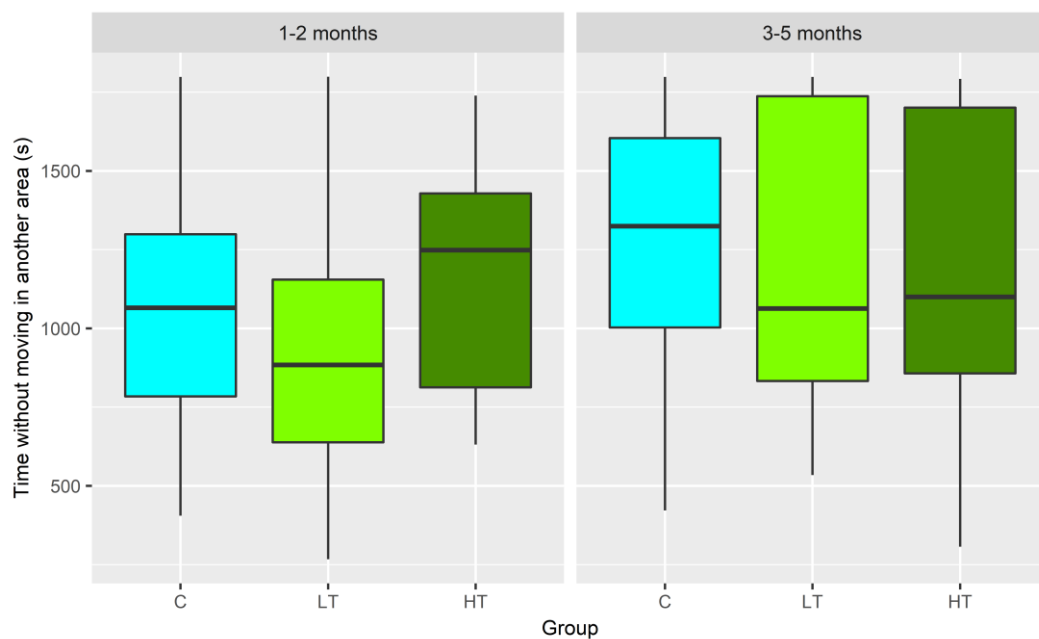


Figure 19 : The maximum time spent in a zone (resting time in a zone) of cuttlefish under three rearing conditions and in two age groups. There was no significant difference between groups or ages (comparison between ages: Mann-Whitney test, $p > 0,05$; comparison between groups and between groups by age: Kruskal Wallis in addition to a post-hoc Dunn's test with Bonferroni correction, $p > 0,05$). The resting time in a zone tended to increase for the C and LT groups (from 1091s to 1364s and from 855s to 1109s respectively) and to decrease for the HT group (from 1327s to 1073s) between the two ages.

Discussion

The preference for turbid water is seen to increase with age in juvenile cuttlefish (Figure 15). In the literature, several examples show a preference for a different habitat between young and old individuals (lizard and snake: Kolanek et al, 2019; frog: Schalk et al, 2015, vulture: Milanesi et al, 2016). In a lot of species, a frequent explanation is the occupation of the most favourable areas by the most experienced or the most aggressive individuals, the oldest leaving the least advantageous areas to the youngest (Lynch et al., 1985; Morton et al., 1987; Sherry and Holmes, 1989). In cuttlefish an explanation may be that individuals do not have the same needs regarding their environment: bigger individuals generally need more preys and hunt on a larger scale. Seasonality can also be a determining factor in the choice of habitat, many species having different constraints, between cold and hot seasons for example or between the breeding season and the rest of the year (Smereka et al, 2020). For cuttlefish, a possible explanation could be that individuals under three months of age are still developing their visual skills (Groeger et al, 2005) and, in the field, are therefore more efficient at hunting preys in clear water. Older cuttlefish (3-5 months) with fully mature visual abilities would have developed well-adapted skills for detecting both preys and predators in turbid water (Cartron et al, 2013b ,2013c). Indeed, turbid waters seem to be richer in cuttlefish favourite preys and offer areas where cuttlefish can hide from visual predators.

These developmental changes in the cuttlefish preference for turbidity are particularly marked in the HT group, when the control group seemed to have no clear preference and the LT group was distributed almost equally between turbid water and clear water (Figure 15). One possible explanation could be that in the LT group individuals were equally exposed to clear water and slightly turbid water because the turbidity level decreased during the day. This mixed environment (between clear and turbid sea water) may allow individuals to adapt more easily and be more flexible in their habitat selection. In the case of the control group, individuals never encountered turbid water and thus most of them chose to stay in their rearing conditions or in the intermediate zone (Figure 17). In this group some individuals visited the new environment and selected it probably because they perceive it as a safer place and a better hiding place than clear water (Figure 15). On the other hand, older cuttlefish seemed to have a preference for turbid water, regardless of the breeding group (Figure 15). It may be noticed here that this difference can also be explained by a change of stress level between

ages (revealed by the high number of changing zones, Figure 16 and 19), the youngest cuttlefish being less used to handling. Young cuttlefish in the wild stay in their group at hatching before adopting a more solitary lifestyle and we cannot exclude the fact that the choice of an optimal habitat for the group is different from an optimal habitat for the individual (Boucaud-Camou and Boismery, 1991; Clarke, 1966). Since the choice test was performed here at the individual level, it is possible that this biased the choice made by individuals reared in groups. Therefore, it would be interesting to study the time spent in the different areas for an entire group of cuttlefish during their first month of life. In this experiment, the choice test lasted 30 min, but the cuttlefish may have needed more time to choose an optimal habitat. It would be interesting to see if such a preference would evolve over the trials by repeating the experiment several times with the same individuals, thus reducing the effect of stress caused by the device (Miller-Sims et al, 2011). Likewise, we cannot exclude the possibility that the cuttlefish made a default choice since it was not possible in this instance to make the cuttlefish choose from a turbidity gradient. Thus, the preference for clear water of the HT group at a young age could reflect their avoidance for slightly turbid water (Figure 15 and 17). This unexpected preference could also reflect their difficulty to survive and express behaviours in highly turbid water and thus simply associate clear water with a more suitable habitat. The differences observed in the time spent in each zone may be the result of pre-hatch genetic or environmental factors (Figure 17). We cannot exclude that the choice of the laying site (depth, turbidity, current, substrate, luminosity) of a female cuttlefish could influence its young in their future preference.

A particular preference may also depend on individual features and physiological states (satiety in the case of a food preference: Yang and Chiao, 2016) or on the sex of the individuals (Kolts, 2017). Immature individuals cannot be sexed without anaesthesia. Concerning their personality, it would have been interesting to confirm our results by carrying out a personality test (Carere et al., 2015; Sinn and Moltischniowskyj, 2005), including observation of each individual in the choice test for several days.

The present study shows that older cuttlefish have a preference for the turbid zone (Figure 15 and 17), leading us to believe that turbidity may improve cuttlefish welfare. Goerger and collaborators (2021) have already shown that rearing cuttlefish in intermediate turbidity improved the visual performance (sensitivity to polarized light) of young cuttlefish (7 days) in

clear water. Turbid water could be considered to be a relevant environmental enrichment, increasing the behavioural repertoire of cuttlefish as well as improving their development.

Conflict of Interest

All authors confirm the following statement:

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Author Contributions

A.G. and L.D. conception and design of the experiment. A.G. data acquisition and data analysis. A.G. and L.D. data interpretation, discussions and preparation of the manuscript. A-S.D. source funding.

Funding

This work was supported by a grant to A.G. from la Région Normandie and MANCHE « Plateformes d'exploitation de ressources marines » cofinanced by European Union and la Région Normandie (FEDER/FSE 2014-2020).

Acknowledgements

The experiments performed in this study complied with the French National Legislation for animal experiments and with EU directive 2010/63 on the protection of animals used for scientific purposes. The authors also thanks EU and Normandy country (program Manche 2021) who supported the acquisition of the shuttle tank.

Bibliography

Allen, J. J., Mäthger, L. M., Barbosa, A., Buresch, K. C., Sogin, E., Schwartz, J., Chubb, C., & Hanlon, R. T. (2010). Cuttlefish dynamic camouflage: responses to substrate choice and integration of multiple visual cues. *Proceedings: Biological Sciences*, 277(1684), 1031–1039. <http://www.jstor.org/stable/25676669>

Boletzky SV. 1983 *Sepia officinalis*. In *Cephalopod life cycles*, vol. I, Species accounts (ed. PR Boyle), pp. 31–52. London, UK: Academic Press.

Boucaud-Camou, E. and Boismery, J. (1991). The migrations of the cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) in the English Channel. In Boucaud-Camou, E., editor, *La Seiche / The Cuttlefish*, pages 179–189, Caen, France. Centre de publication de l'Université de Caen.

Carere, C., Grignani, G., Bonanni, R., Gala, M. D., Carlini, A., Angeletti, D., Cimmaruta, R., Nascetti, G., & Mather, J. A. (2015). Consistent individual differences in the behavioural responsiveness of adult male cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Applied Animal Behaviour Science*, 167, 89–95. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.03.005>

Cartron, L., Dickel, L., Shashar, N., and Darmaillacq, A.-S. (2013a). Maturation of polarization and luminance contrast sensitivities in cuttlefish (*Sepia officinalis*). *J. Exp. Biol.* 216, 2039–2045. doi: 10.1242/jeb.08039

Cartron, L., Dickel, L., Shashar, N., and Darmaillacq, A.-S. (2013b). Effects of stimuli shape and polarization in evoking deimatic patterns in the European cuttlefish, *Sepia officinalis*, under varying turbidity conditions. *Invert. Neurosci.* 13, 19–26. doi: 10.1007/s10158-013-0148-y

Cartron, L., Josef, N., Lerner, A., McCusker, S. D., Darmaillacq, A.-S., Dickel, L., and Shashar, N. (2013c). Polarization vision can improve object detection in turbid waters by cuttlefish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 447, 80–85. doi:10.1016/j.jembe.2013.02.013

Clarke, M. R. (1966). A review of the systematics and ecology of oceanic squids. *Adv. moT. Bioi.* 4.: 91–300.

Darmaillacq, A.-S., Chichery, R., Poirier, R., and Dickel, L. (2004). Effect of early feeding experience on prey preference by cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Dev. Psychobiol.* 45, 239–244. doi: 10.1002/dev.20034

Darmaillacq, A.-S., Chichery, R., Shashar, N., Dickel, L. (2006) Early familiarization overrides innate prey preference in newly hatched *Sepia officinalis* cuttlefish, *Animal Behaviour*, Volume 71, Issue 3, Pages 511–514, ISSN 0003-3472, <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.04.019>.

Darmaillacq, A.-S., Lesimple, C., and Dickel, L. (2008). Embryonic visual learning in the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Anim. Behav.* 76, 131–134. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.02.006

Dawkins, M.S. (2006). A user's guide to animal welfare science. *Trends in Ecology & Evolution*, Vol 21, Issue 2, 77–82. doi. : 10.1016/j.tree.2005.10.017.

Dickel, L., Boal, J. G., and Budelmann, B. U. (2000). The effect of early experience on learning and memory in cuttlefish. *Dev. Psychobiol.* 36, 101-110. doi: 10.1002/(SICI)1098-2302(200003)36:2<101::AID-DEV2>3.0.CO;2-L

Dill, L.M., Dill, E.S. and Charles, D. (2003). Feeding preferences of the monkey mia dolphins : result from a simultaneous choice protocol. *Marine Mammal Science*, 19: 650-660. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2003.tb01122.x4>

Domingues, P., Sykes, A., Sommerfield, A., Almansa, E., Lorenzo, A., and Andradea, J.P. (2004). Growth and survival of cuttlefish (*Sepia officinalis*) of different ages fed crustaceans and fish. Effects of frozen and live prey. *Aquaculture* 229(1-4), 239-254. doi: 10.1016/S0044-8486(03)00351-X

FAWC (Farm Animal Welfare Council) (1979) Five freedoms.

FAWC (Farm Animal Welfare Council) (2004) FAWC report on the welfare implications of animal breeding and breeding technologies in commercial agriculture.

Fiorito, G., Affuso, A., Basil, J., Cole, A., de Girolamo, P., D'Angelo, L., et al. (2015). Guidelines for the care and welfare of cephalopods in research - A consensus based on an initiative by CephRes, FELASA and the Boyd Group. *Lab. Anim.* 49, 1–90. doi: 10.1177/0023677215580006

Goerger, A., Darmaillacq, A.S., Shashar, N., Dickel, L. (2021) Early Exposure to Water Turbidity Affects Visual Capacities in Cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Frontiers in Physiology*, 12 (622126), <10.3389/fphys.2021.622126>. <hal-03136925>

Golbuu, Yimnang & Richmond, Robert. (2007). Substratum preferences in planula larvae of two species of scleractinian corals, *Goniastrea retiformis* and *Stylaraea punctata*. *Marine Biology*. 152. 639-644. 10.1007/s00227-007-0717-x.

Groeger, G., Cotton, P. A., and Williamson, R. (2005). Ontogenetic changes in the visual acuity of *Sepia officinalis* measured using the optomotor response. *Can. J. Zool.* 83, 274-279. doi: 10.1139/Z05-011

Guerra, A. (2006). Ecology of *Sepia officinalis*. *Vie et Milieu*. 56. 97-107.

Guibé, M., and Dickel, L. (2011). Embryonic visual experience influences posthatching shelter preference in cuttlefish. *Life Environ.* 61, 243–246.

Hanlon RT, Messenger JB. 1996 Cephalopod behaviour. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Jutfelt, F., Sundin, J., Raby, G.D., Krång, A.-S. and Clark, T.D. (2017), Two-current choice flumes for testing avoidance and preference in aquatic animals. *Methods Ecol Evol*, 8: 379-390. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12668>

Kirkden, R.D., Pajor, E.A. (2006) Using preference, motivation and aversion tests to ask scientific questions about animals' feelings, *Applied Animal Behaviour Science*, Volume 100, Issues 1–2, Pages 29-47, ISSN 0168-1591, <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.04.009>.

Kobak, Jaroslaw & Jermacz, Łukasz & Dzierżyńska-Białończyk, Anna. (2015). Substratum preferences of the invasive killer shrimp *Dikerogammarus villosus*. *Journal of Zoology*. 297. 66-76. 10.1111/jzo.12252.

Kolanek, Bury, Turniak, and Szymanowski (2019). Age-Dependent Utilization of Shelters and Habitat in Two Reptile Species with Contrasting Intraspecific Interactions. *Animals* 9, 995. Available at: <http://dx.doi.org/10.3390/ani9110995>.

Kolts, JR, McRae, SB. (2017) Seasonal home range dynamics and sex differences in habitat use in a threatened, coastal marsh bird. *Ecol Evol* 7: 1101– 1111. doi:10.1002/ece3.2761.

Lecchini, D. (2011) Visual and chemical cues in habitat selection of sepioid larvae, *Comptes Rendus Biologies*, Volume 334, Issue 12, Pages 911-915, ISSN 1631-0691, <https://doi.org/10.1016/j.crv.2011.08.003>.

Lee, Y., H., Yan, H. Y., and Chiao, C. C. (2012). Effects of early visual experience on the background preference in juvenile cuttlefish *Sepia pharaonis*. *Biol. Lett.* 8, 740–743. doi: 10.1098/rsbl.2012.0398

Lynch J.F., Morton E.S., Van der Voort M.E. (1985) Habitat segregation between the sexes of wintering hooded warblers (*Wilsonia citrina*). *Auk* 102: 714-721

Mauchline, J. (1980). The biology of mysids and euphausiids. In J. H. S. Blaxter, Russell, F. S., Yonge, M (Ed.), *Advances in marine biology* (Vol. 18, pp. 3-369).

Mees, J.; Meland, K. (Eds) (2012 onwards). World List of Lophogastrida, Stygiomysida and Mysida. Accessed at <http://www.marinespecies.org/mysidacea> on yyyy-mm-dd.
<https://doi.org/10.14284/369>

Mellen, J. and Sevenich MacPhee, M. (2001), Philosophy of environmental enrichment: Past, present, and future. Zoo Biol., 20: 211-226. <https://doi.org/10.1002/zoo.1021>

Milanesi, Pietro & Giraudo, L. & Morand, A. & Viterbi, Ramona & Bogliani, Giuseppe. (2015). Does habitat use and ecological niche shift over the lifespan of wild species? Patterns of the bearded vulture population in the Western Alps. Ecological Research. 31. 10.1007/s11284-015-1329-4.

Miller-Sims, Vanessa & Atema, Jelle & Gerlach, Gabriele & Kingsford, Michael. (2011). How stable are the reef odor preferences of settling reef fish larvae?. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology - MAR FRESHW BEHAV PHYSIOL. 44. 1-9. 10.1080/10236244.2011.587239

Morton ES, Lynch JF, Young K, Mehlhop P (1987) Do male hooded warblers exclude females from nonbreeding territories in tropical forest? Auk 104:133-135

Petra Skalníková, Daniel Frynta, Andran Abramjan, Richard Rokyta, Tereza Nekovářová, (2020) Spontaneous color preferences in rhesus monkeys: What is the advantage of primate trichromacy?, Behavioural Processes, Volume 174, 104084, ISSN 0376-6357, <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.10408>

Poirier, R., Chichery, R., and Dickel, L. (2004). Effects of rearing conditions on sand digging efficiency in juvenile cuttlefish. Behav. Process. 67, 273–279. doi: 10.1016/j.beproc.2004.04.006

Poirier, R., Chichery, R., and Dickel, L. (2005). Early experience and postembryonic maturation of body patterns in cuttlefish (*Sepia officinalis*). J. Comp. Psychol. 119, 230–237. doi: 10.1037/0735-7036.119.2.230

Raffa KF, Havill NP, Nordheim EV. (2002) How many choices can your test animal compare effectively? Evaluating a critical assumption of behavioral preference tests. Oecologia. Nov;133(3):422-429. doi: 10.1007/s00442-002-1050-1. Epub 2002 Nov 1. PMID: 28466207.

Richard D. Kirkden, Edmond A. Pajor, (2006) Using preference, motivation and aversion tests to ask scientific questions about animals' feelings, *Applied Animal Behaviour Science*, Volume 100, Issues 1–2, Pages 29–47, ISSN 0168-1591, <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.04.009>.

Romagny, S., Darmaillacq, A.-S., Guibé, M., Bellanger, C., Dickel, L. (2012) Feel, smell and see in an egg: emergence of perception and learning in an immature invertebrate, the cuttlefish embryo. *J Exp Biol* 1; 215 (23): 4125–4130. doi: <https://doi.org/10.1242/jeb.078295>

Schalk C.M. and Fitzgerald L.A. (2015). Ontogenetic shifts in ambush-site selection of a sit-and-wait predator, the Chacoan Horned Frog (*Ceratophrys cranwelli*), *Can. J. Zool.* 93: 461–467 [dx.doi.org/10.1139/cjz-2014-0320](https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0320)

Serrano, X., Grosell, M. & Serafy, J.E. (2010) Salinity selection and preference of the grey snapper *Lutjanus griseus*: field and laboratory observations. *Journal of Fish Biology*, 76, 1592–1608.

Shashar, N., Hagan, R., Boal, J. G., and Hanlon, R. T. (2000). Cuttlefish use polarization sensitivity in predation on silvery fish. *Vis. Res.* 40, 71–75. doi: 10.1016/S0042-6989(99)00158-3

Shepherdson, D. (1998) Tracing the path of environmental enrichment in zoos. In: Shepherdson, D., Mellen, J. and Hutchins, M. (eds) *Second Nature: Environmental Enrichment for Captive Animals*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 1–12.

Sherry, T.W., Holmes, R.T. (1989) Age-specific social dominance affects habitat use by breeding American redstarts (*Setophaga ruticilla*): a removal experiment. *Behav Ecol Sociobiol* 25, 327–333. <https://doi-org.insb.bib.cnrs.fr/10.1007/BF00302990>

Sinn, D. L., & Moltschaniwskyj, N. A. (2005). Personality Traits in Dumbo Octopus (*Euprymna scolopes*) : Context-Specific Traits and Their Correlation With Biological Characteristics. *Journal of Comparative Psychology*, 119(1), 99–110. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.119.1.99>

Smereka, C.A., Frame, P.F., Edwards, M.A., Frame, D.D., Slater, O.M. and Derocher, A.E. (2020) Seasonal habitat selection of cougars *Puma concolor* by sex and reproductive state in west-

central Alberta, Canada, Wildlife Biology 2020(4), wlb.00735-,
<https://doi.org/10.2981/wlb.00735>

Smith CP and Taylor V. (1995) Environmental Enrichment in Rodents, Environmental Enrichment Information Resources for Laboratory Animals: 1965 - 1995: Birds, Cats, Dogs, Farm Animals, Ferrets, Rabbits, and Rodents.

Stark, B. (Editor) (1999). Enrichment Notebook, 2nd edition, American Association of Zoo Keepers, Enrichment Committee: Topeka, Kansas, USA, ISBN: 1929672039.

Walker, M., Diez-Leon, M., & Mason, G. (2014). Animal Welfare Science: Recent Publication Trends and Future Research Priorities. International Journal of Comparative Psychology, 27(1). Retrieved from <https://escholarship.org/uc/item/1vx5q0jt>

Yang T-I, Chiao C-C. 2016 Number sense and state-dependent valuation in cuttlefish. Proc. R. Soc. B 283: 20161379. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1379>

II. Expérience 2 : Préférence de groupe et turbidité :

Introduction

Au sein des laboratoires de recherche les seiches sont généralement élevées en groupe jusqu'à l'âge de 6 mois, âge auquel les juvéniles sont isolés pour éviter les comportements agonistiques. La seiche est connue pour être une espèce solitaire en milieu naturel même si elle est élevée en groupe en élevage. Il n'est pas rare de voir plusieurs individus à proximité les uns des autres dans les bacs d'élevage notamment à proximité d'élément d'enrichissement comme les galets ou les plantes artificielles en particulier lorsque les seiches sont jeunes (1-2 mois). Lors de l'expérience précédente les individus ont été testés individuellement. Cette expérience vise à déterminer si les décisions individuelles sont influencées lorsque les seiches se retrouvent en groupe comme cela est préconisé en élevage.

Matériel et Méthodes

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes récoltées à Luc-sur-Mer, Blainville et Arcachon en France (Normandie, Gironde). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites en introduction (partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 1 à 5 mois dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience 13 groupes de seiches (5 groupes pour les groupes C et LT et 3 groupes pour le groupe HT) ont été testés. Chaque groupe était composé de 7 à 10 individus et au total 120 seiches ont donc été testées soit entre 1 et 2 mois soit entre 2 et 3 mois. Cet âge a été choisi en accord avec la littérature montrant une augmentation des capacités visuelles pendant les trois premiers mois de la seiche (Cartron et al., 2013a ; Groeger et al., 2005). Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU (numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014).

Dispositif expérimental

Le dispositif (test de choix ou shuttle tank) est le même que décrit à l'expérience 1.

Test comportemental

Le test comportemental est le même que celui décrit à l'expérience 1 mais pour ce test c'est un groupe de seiche qui est introduit dans le test de choix au milieu de la zone claire (Figure 20). Le paramètre mesuré ici est la proportion de seiches présentes dans chaque zone (claire, intermédiaire, turbide) pour chaque groupe. Pour cela la proportion de seiche dans chaque zone à chaque minute de l'expérience est calculée pour obtenir une idée précise de la répartition des seiches de chaque groupe tout au long de l'expérience (pour rappel le test durant 30 min on obtient donc 30 proportions pour chaque groupe). Ces différentes proportions permettent ensuite d'obtenir la proportion moyenne de seiche dans chaque zone pour chaque groupe.

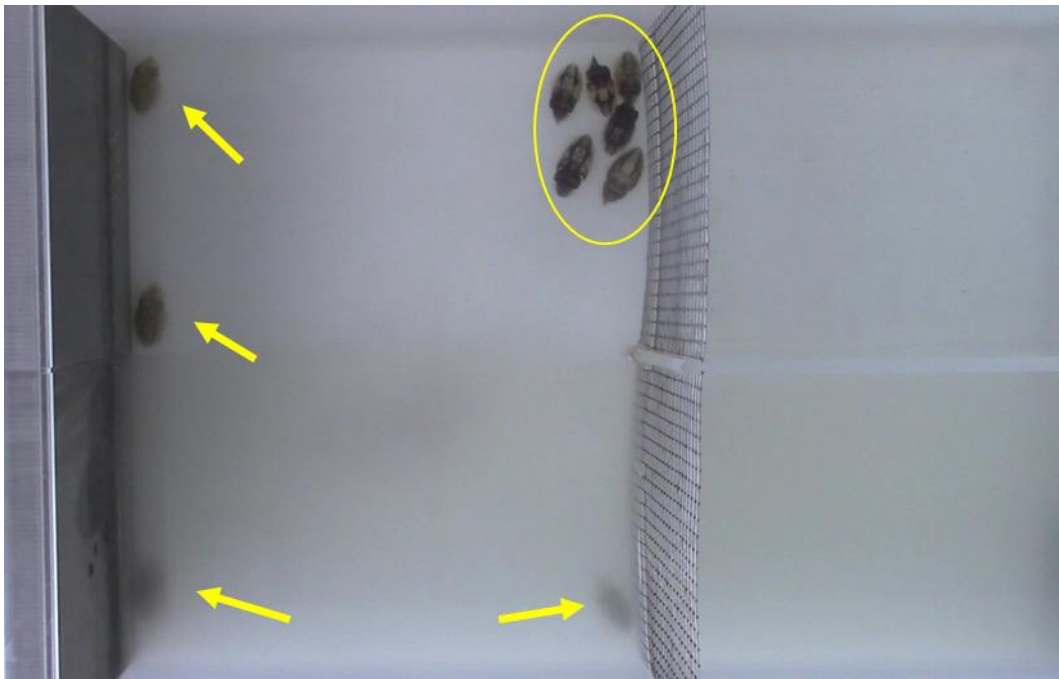


Figure 20 : Photographie illustrant le test de choix pour un groupe de seiche. Ici deux individus sont en zone turbide (flèche), un individu est en zone intermédiaire (flèche) et sept individus sont en zone claire (flèche et cercle).

Statistiques

Nos effectifs étant inégales entre les groupes et non suffisant pour effectuer des tests statistiques fiables ($n \leq 5$) nous présenterons simplement les tendances obtenues dans la suite.

Résultats

Les seiches testées en groupe passent plus de temps en zone claire et ce quel que soit le groupe d'élevage et l'âge des individus testés (62 à 70% en moyenne, Figure 21). Aucun groupe de seiche n'a évité l'eau turbide ou la zone intermédiaire : dans chaque groupe une partie des individus se déplacent dans les différentes zones alors que d'autres restent dans la zone initiale à proximité d'un groupe de congénères. Les différents groupes d'une même condition d'élevage ne se répartissent pas tous de la même façon : le groupe G9 par exemple passe beaucoup plus de temps en zone intermédiaire que les autres groupes de la condition LT (35% contre moins de 20% pour les autres groupes, Figure 22).

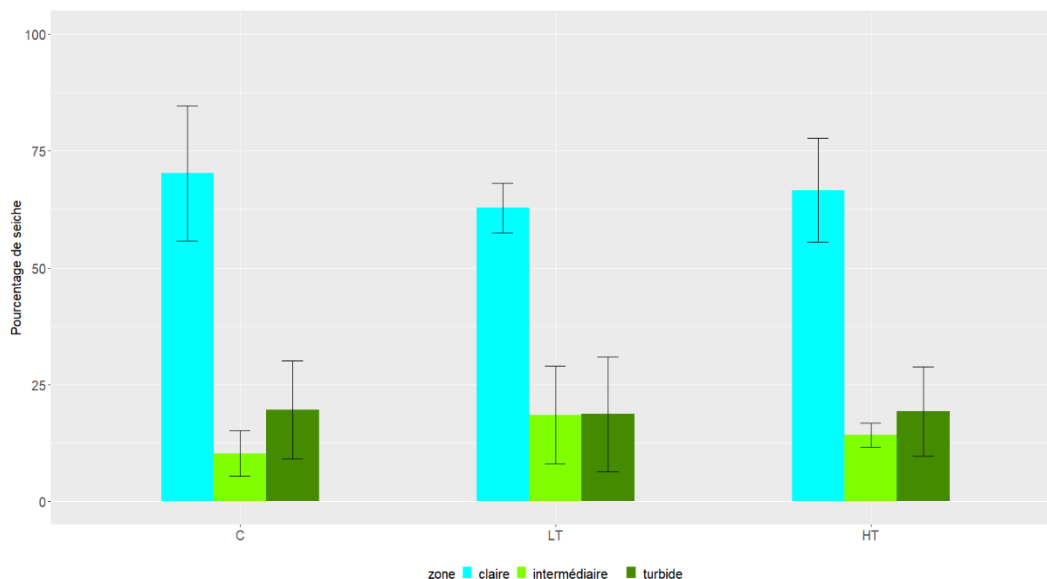


Figure 21 : Histogramme montrant la répartition moyenne des groupes de seiches entre les différents milieux (zone claire, zone intermédiaire et zone turbide) en fonction de leur milieu d'élevage (C = groupe témoin ; LT = groupe élevé en turbidité faible ; HT = groupe élevé en turbidité forte)

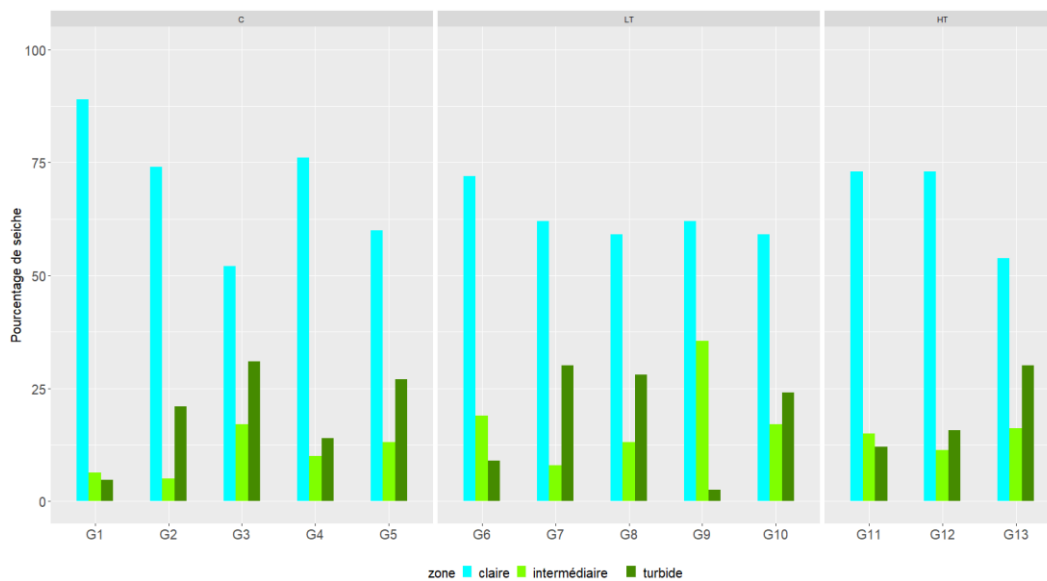


Figure 22 : Histogramme montrant la répartition individuelle des groupes de seiches entre les différents milieux (zone claire, zone intermédiaire et zone turbide) en fonction de leur milieu d'élevage (C = groupe témoin ; LT = groupe élevé en turbidité faible ; HT = groupe élevé en turbidité forte)

Discussion

Lorsqu'elles sont en groupe les seiches passent plus de temps en zone claire (Figure 21, 22). Il y a donc une majorité d'individus dans le groupe qui choisit de rester en zone claire. La zone claire est également la zone où l'on place le groupe au début de l'expérience. Les individus isolés ont tendance à nager librement dans la zone de test. Lorsqu'un groupe d'individus est testé il semble que certains individus restent à proximité du groupe et limitent leurs déplacements. Le groupe offre une protection lorsque les individus sont confrontés à un milieu nouveau. Cependant au sein de chaque groupe un nombre restreint d'individus explorent les différentes zones et restent à l'écart du groupe (Figure 22). Il est possible que ces différences s'expliquent par des traits de personnalité différents ou un effet du sexe de l'individu. En comparant nos résultats avec l'expérience 1 on peut noter que seul le groupe HT passe plus de temps en zone claire que les individus soient testés individuellement ou en groupe (Figure 17, 21, 22 et 23). Pour les groupes C et LT la présence du groupe influence les décisions individuelles et réduit la proportion d'individus choisissant de passer du temps en zone turbide ou intermédiaire (Figure 17, 21, 22 et 23). Pour les groupes C et LT, les zones intermédiaires et turbides sont sélectionnées à l'échelle individuelle mais pas à l'échelle du groupe (Figure 17, 21, 22 et 23). Pour vérifier nos résultats il serait intéressant de répliquer nos expériences sur un nombre plus important de groupes élevés dans différentes turbidités.

III. Bilan du chapitre 1









PREFERENCE		1-2 mois et 2-3 mois	3-5 mois
Control :	individuel	aucune	eau turbide 
	groupe	eau claire 	
Turbidité faible	individuel	50% eau claire  50% eau turbide	eau turbide 
	groupe	eau claire 	
Turbidité forte	individuel	eau claire 	eau turbide 
	groupe	eau claire 	

Figure 23 : Schéma bilan des résultats obtenus pour le test de choix entre l'eau turbide et l'eau claire (individu seul et en groupe)

IV. Conclusion

La préférence pour le milieu turbide est âge dépendante : les seiches de moins de trois mois préfèrent l'eau claire et les seiches de plus de trois mois l'eau turbide. Il y a une influence du groupe sur les préférences individuelles : la majorité des individus choisis de rester dans la zone où se regroupe la majorité de leurs congénères (Figure 23). Les capacités visuelles de la seiche se développent pendant les trois premiers mois de vie : on considère que la seiche possède un système visuel fonctionnel au-delà de ses trois mois. Le milieu turbide altère la vision en milieu marin, il serait donc possible que la seiche évite ce type de milieu car elle a des difficultés à détecter ses proies et ses prédateurs en eau turbide avant l'âge de trois mois. Les juvéniles pourraient privilégier les zones avec une meilleure visibilité si ces zones leurs permettent d'attraper plus facilement des proies. Pour répondre à cette question nous devons donc déterminer si le comportement prédateur est influencé par la turbidité de l'eau chez la seiche.

Chapitre 2

Turbidité et comportement prédateur



Chapitre 2 : Turbidité et comportement prédateur

Contexte du chapitre 2 :

A travers ce second chapitre nous verrons si la seiche modifie son comportement prédateur en fonction de la turbidité du milieu. Nous étudierons si le milieu d'élevage a une influence sur l'efficacité des captures en milieu turbide.

I. Expérience 1 : Influence de la turbidité de l'eau d'élevage sur le comportement prédateur

Introduction

En milieu terrestre comme en milieu aquatique la modalité sensorielle la plus utilisée par les animaux pour détecter leurs proies est la vue (Luczkovich, 1988 ; Fuiman et Mangurran, 1994 ; Gall et Fernandez-Juricic, 2010). Le succès de capture d'une proie dépend donc étroitement de la sensibilité visuelle et de la distance de détection. Chez les organismes aquatiques différents facteurs peuvent affecter la vision comme la luminosité, la profondeur, la position du soleil, le temps, les courants mais également la turbidité. En effet, les espèces aquatiques (dauphin rose de l'Amazonie *Inia geoffrensis* par exemple) qui se sont adaptés à des environnements naturellement turbides comme l'Amazone, ou le Gange utilisent préférentiellement l'odorat ou l'ouïe (sonar) pour chasser. La turbidité est donc une contrainte évolutive importante pour les espèces susceptibles de vivre dans des environnements où la turbidité varie à l'échelle de la journée ou de la saison. Une récente revue a d'ailleurs montré que la turbidité diminuait le succès de capture chez plusieurs espèces de poissons qu'ils chassent à vue ou à l'aide de leur odorat (Ortega et al, 2020). Il existe néanmoins des espèces pouvant s'adapter aux milieux turbides en compensant la perte d'information visuelle par l'utilisation d'autres sens : c'est la compensation sensorielle (Hartman et Abrahams, 2000 ; à titre d'exemple, voir les travaux de Suriyampola et al., 2018 chez les poissons zèbres) ou en adaptant la sensibilité de leur système visuel. Par exemple chez les guppys (*Poecilia reticulata*) élevées en eau turbide Ehlman et ses collaborateurs (2015) ont pu montrer un changement de sensibilité des opsines (qui sont passées d'une sensibilité aux longueurs d'onde moyenne à une sensibilité aux fortes longueurs d'onde) permettant d'améliorer la détection de mouvement dans un milieu où les couleurs et la luminosité sont réduites (cf introduction partie III).

Parmi les organismes marins, les céphalopodes sont des organismes connus pour leur excellente vision. Chez *Sepia officinalis* le comportement prédateur a été décrit avec précision par Messenger (1977) et les principaux points sont repris au chapitre introductif (Introduction, partie V-1)). On sait que la seiche est capable de détecter visuellement des proies contrastées mais également des proies transparentes grâce à sa sensibilité à la lumière polarisée (Shashar et al, 2000). Chez cette espèce qui ne bénéficie pas de soins parentaux les jeunes seiches ne

disposent que de quelques jours de nourriture (réserves vitellines) et il est donc nécessaire qu'elles apprennent à chasser des proies efficacement avant l'épuisement de ces réserves pour éviter un manque de nutriments (Dickel et al, 1997). Dans son milieu naturel, notamment en Manche, la seiche commune se développe et se reproduit en eau turbide, on peut donc supposer que cette espèce est adaptée à un environnement où la visibilité est réduite et représente une espèce intéressante pour étudier l'effet de la turbidité sur le comportement prédateur. Cartron et ses collaborateurs (2013c) ont montré que les seiches de cinq mois sont capables de détecter des prédateurs en eaux turbides notamment à l'aide de leur sensibilité à la lumière polarisée mais aucune étude n'a été réalisée chez cette espèce sur le comportement prédateur en eau turbide. Très récemment une étude a pu mettre en évidence que le développement des capacités visuelles des jeunes seiches en particulier leur sensibilité à la polarisation était améliorée lorsqu'elles étaient élevées dans des conditions faiblement turbides (Goerger et al, 2021). Dans cette étude les capacités visuelles sont évaluées à l'aide d'un test optomoteur. Pour appréhender si de meilleures capacités visuelles confèrent un avantage adaptatif aux individus on peut déterminer si les seiches élevées en eau turbide chassent leur proie avec plus d'efficacité que les seiches contrôles. En effet, différentes substances comme les antidépresseurs ou les métaux sont connues pour altérer le comportement prédateur (Bidel et al, 2016 ; Chabenat et al, 2021). Une exposition à la fluoxétine et à la venlafaxine (5ng/l) diminue la motivation alimentaire, augmente la latence d'attaque et diminue le succès de capture des seiches juvéniles (Chabenat et al., 2021). Ces composés ralentissent également la croissance des juvéniles (Chabenat et al., 2021). Il est donc important de vérifier que les composés constituant l'eau turbide (argile) n'ont pas d'impact sur la survie et la croissance de la seiche et l'efficacité de son comportement prédateur. Pour répondre à ces questions nous avons élevés des seiches dans trois conditions de turbidité : de l'eau claire, de l'eau faiblement turbide et de l'eau fortement turbide et nous avons testé leur capacité de prédation à l'âge de 7 jours en eau claire et en eau turbide. Nos hypothèses sont 1 /que les seiches ont plus de difficulté à chasser en milieu turbide en raison de la visibilité réduite 2/ que les seiches élevées en eau faiblement turbide ont des capacités visuelles supérieures et sont plus efficace que les autres groupes pour chasser dans les deux types de milieu (clair et turbide).

Matériel et méthode

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes récoltées à Luc-sur-Mer et Blainville en France (Normandie). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites au chapitre introductif (introduction partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 7 jours dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience 45 seiches ont été testées (15 par groupe) à l'âge de 7 jours. Cet âge correspond à une période critique pour la survie de la seiche et où les individus s'alimentent par eux-mêmes depuis plusieurs jours et ne dépendent donc plus des réserves vitellines. Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU (numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014).

Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est composé d'un bac en plastique opaque gris (20x30x20cm) rempli d'un litre d'eau de mer (turbide ou claire). Le dispositif est éclairé par un ruban LED et à 40 cm au-dessus du dispositif une caméra est installée sur un support afin de filmer le comportement de l'animal dans l'ensemble du dispositif. Tout autour du bac en pvc on dispose des plaques en plastique et en carton opaque afin d'isoler l'animal des perturbations extérieures (Figure 24).

Test comportemental

L'animal est transporté de son bac d'élevage au dispositif à l'aide d'une cuillère creuse évitant à l'animal d'être émergé. L'animal est placé au centre du dispositif expérimental et son comportement est filmé pendant toute la durée de l'expérience. A t=5min une crevette de longueur adaptée est insérée dans le dispositif expérimental du côté opposé de celui de la seiche (Figure 24). La seiche a ensuite 15 min pour détecter et attraper la crevette. A l'issue des 15 min, si la seiche a fini de manger sa proie ou si elle ne l'a pas attrapé, la seiche est ramenée dans son bac d'élevage et mise au sein d'un panier flottant individuel noir avec un

élément d'enrichissement (une plante artificielle, un coquillage ou un caillou). Si la seiche est encore en train de consommer sa crevette on patiente 10 min supplémentaire avant de la replacer dans un panier individuel de son bac d'élevage. Chaque individu est testé dans deux conditions : en eau claire et en eau turbide (0,1 g/l) à $t=7$ jours (condition 1) et à $t=8$ jours (condition 2). Si un individu ne capture pas la crevette dans la condition 1, il est retesté dans cette condition sur le jour 3. Si un individu ne capture pas la crevette lors de deux tests de prédation il est exclu de l'analyse. Entre le jour 6 et le jour 8 les seiches n'ont donc accès à la nourriture que lors des tests pour s'assurer de leur motivation alimentaire. A l'issue des deux jours ou des trois jours d'expériences les seiches sont remises dans leur bac avec leur groupe d'origine et nourris à satiété.

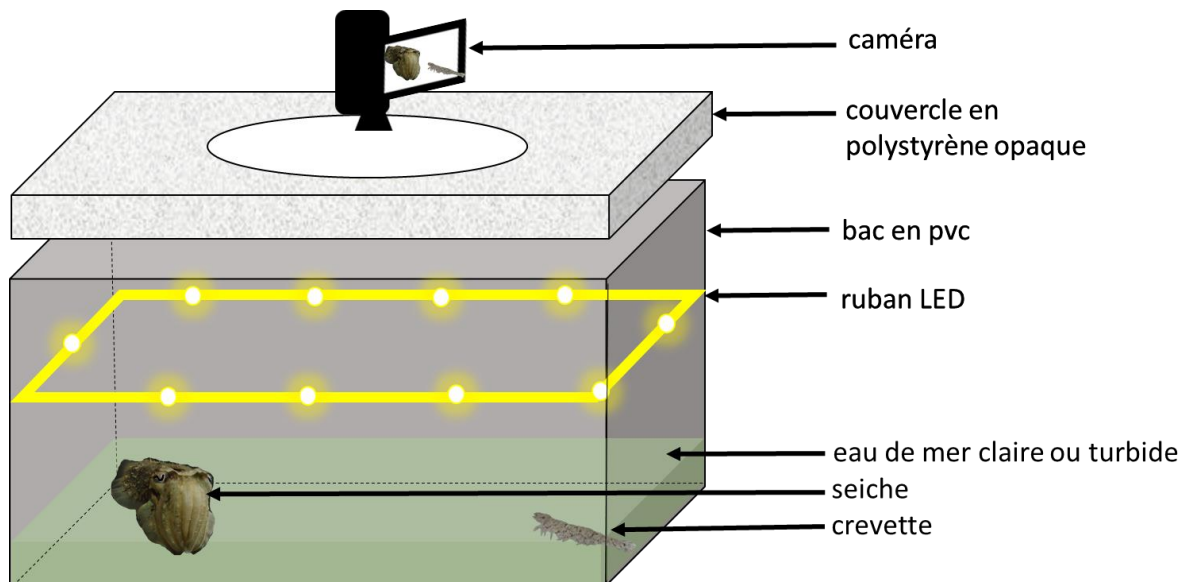


Figure 24 : Schéma du dispositif de prédation. L'animal est placé dans le dispositif expérimental rempli d'eau claire ou d'eau turbide. A $t=5$ min on introduit une crevette (proie) et la seiche dispose de 15 min pour détecter, attraper et consommer la crevette. Le comportement de la seiche est filmé pendant toute l'expérience pour pouvoir déterminer à posteriori le moment de détection et d'attaque mais aussi le succès de capture

A partir des vidéos nous mesurons les paramètres suivants : la latence de détection, la latence d'attaque, le succès de capture, la distance de détection et le temps de capture. On considère une détection comme étant le moment où la seiche bouge les yeux, la tête ou la totalité du corps en direction de la crevette (cette dernière doit se trouver dans le champ de vision de la seiche). On considère qu'il y a une attaque lorsque la seiche éjecte ses tentacules en direction de la crevette. Le succès de capture est calculé comme le rapport : nombre d'attaques réussies/nombre d'attaques total. Une attaque réussie est une attaque où la seiche parvient

à attraper la crevette à l'aide de ses tentacules et à la ramener jusqu'à sa cavité buccale. Tout autre résultat est considéré comme une attaque échouée. La distance de détection est la distance la plus faible mesurée au moment de la détection entre les yeux de la seiche et le corps de la crevette (ces mesures sont effectuées à l'aide du logiciel Imagej). Le temps de capture est le temps entre la détection et l'attaque.

Statistiques

Pour vérifier la normalité de nos données pour les différents paramètres étudiés un test de Shapiro a été réalisé. Nos données ne suivant pas une loi normale des tests non paramétriques ont été utilisés. Pour comparer les latences d'attaque, de détection, le temps de capture et la distance de détection entre les groupes un test de Kruskal Wallis a été utilisé (3 groupes, données indépendantes). Pour comparer ces mêmes paramètres entre le milieu turbide et le milieu clair un test de Wilcoxon a été utilisé (2 conditions, données appariées).

Résultats

Une partie des seiches testées n'a pas attaqué la proie pendant deux tests consécutifs ou n'a attaqué la proie que dans un seul type de milieu (milieu clair pour la majorité). Ces individus n'ont pas été intégrés dans la suite de l'analyse.

Nos résultats ne montrent pas de différence dans la latence de détection (Figure 25) de la proie à l'âge de 7 jours entre les différentes conditions expérimentales au sein de chaque groupe (Wilcoxon, $p_C=0.83$, $p_{LT}=0.12$, $p_{HT}=0.59$). La latence de détection ne varie pas non plus entre les différents groupes pour chaque condition expérimentale (Kruskal-Wallis, $p_{\text{Clair}}=0.11$, $p_{\text{Turbide}}=0.24$). Au sein de chaque groupe il existe une tendance montrant une latence plus importante en eau claire : l'eau turbide semble donc retarder la détection de la proie (de 10s à 50s en moyenne en eau claire contre en moyenne 50s à 150s en eau turbide, Figure 25).

Il n'y a pas de différence significative dans les distances de détection entre les différents groupes pour chaque condition expérimentale (Kruskal-Wallis, $p_{\text{Clair}}=0.21$, $p_{\text{Turbide}}=0.93$) (Figure 26). Cette distance a tendance à être plus élevée en eau claire pour tous les groupes (elle est en moyenne de 3 cm en eau turbide contre 7 cm à 16 cm en eau claire, Figure 26). Il n'existe pas de différence significative entre les distances de détection dans les deux conditions expérimentales au sein des groupes C et LT (Wilcoxon, $p_C=0.83$, $p_{LT}=0.12$) (Figure

26). Pour le groupe HT la distance en eau claire est significativement supérieure à celle en eau turbide (Wilcoxon, $p_{HT}=0.0029$) (Figure 26).

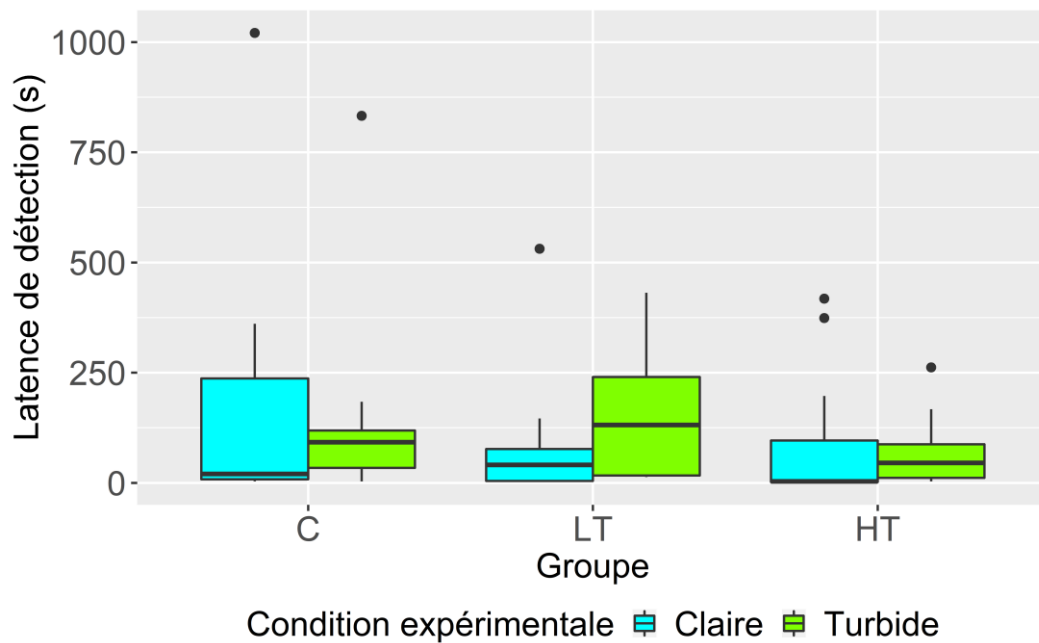


Figure 25 : Latence de détection en fonction des groupes d'élevage en condition claire et turbide. Il n'y a pas de différence significative pour ce paramètre, on peut cependant noter une tendance pour tous les groupes à détecter les proies plus rapidement en eau claire

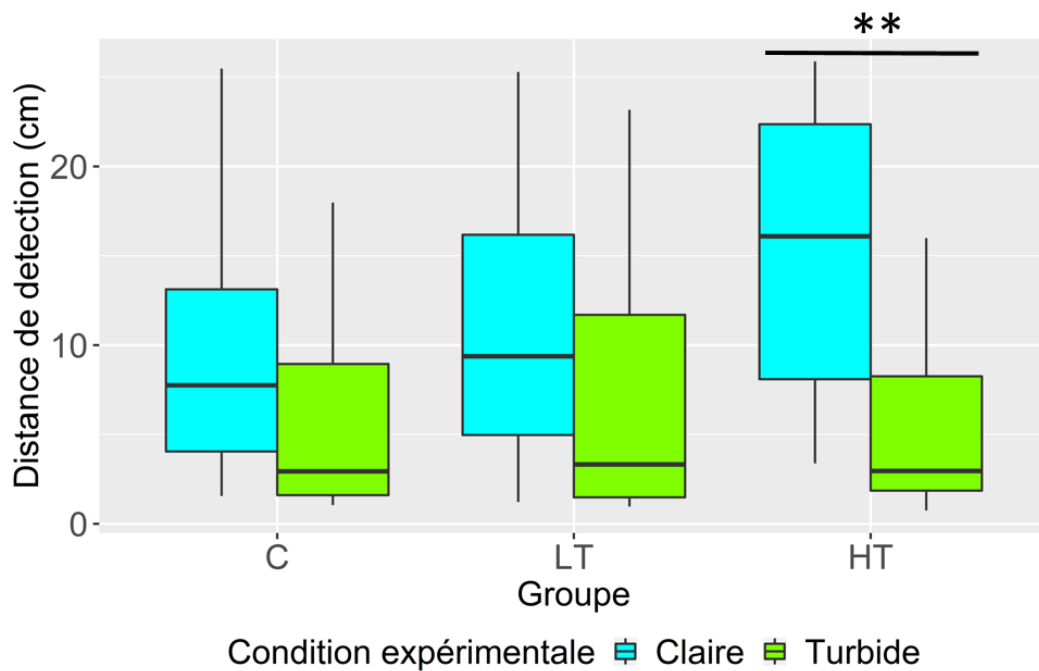


Figure 26 : Distance de détection en fonction des groupes d'élevage en condition claire et turbide. Seul le groupe HT a une diminution significative de sa distance de détection en eau turbide.

La latence d'attaque n'est pas différente entre les groupes d'élevage pour chaque condition expérimentale (Kruskal-Wallis, $p_{\text{Claire}}=0.65$, $p_{\text{Turbide}}=0.1$) (Figure 27). Les conditions expérimentales ne modifient pas significativement la latence d'attaque au sein des groupes (Wilcoxon, $p_C=0.46$, $p_{LT}=0.26$, $p_{HT}=0.057$) (Figure 27). Pour les groupes C et HT, la latence d'attaque a tendance à être plus importante en eau claire (225s contre 130s pour le groupe C ; 120s contre 60s pour le groupe HT, Figure 27) alors que pour le groupe LT c'est en eau turbide que la latence d'attaque est la plus élevée (180s contre 60s en moyenne, Figure 27).

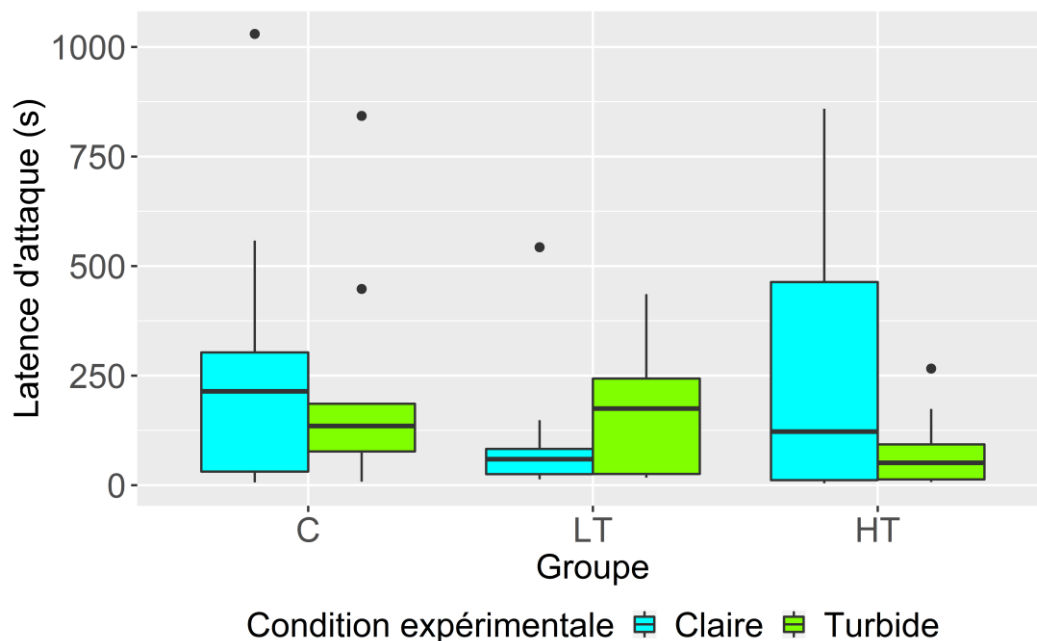


Figure 27 : Latence d'attaque en fonction des groupes d'élevage en condition claire et turbide. Il n'y a pas de différence significative pour ce paramètre.

Le temps de capture de la proie ne varie pas entre les groupes d'élevage pour chaque condition expérimentale (Kruskal-Wallis, $p_{\text{Claire}}=0.15$, $p_{\text{Turbide}}=0.50$) (Figure 28). Il n'y a pas de différence pour ce paramètre entre les deux conditions expérimentales au sein des groupes C et LT (Wilcoxon, $p_C=0.16$, $p_{LT}=0.28$) (Figure 28). Pour le groupe HT on constate que le temps de capture en eau claire est supérieure à celui en eau turbide (60s contre quelques secondes, Figure 28) (Wilcoxon, $p_{HT}=0.0047$). Au cours de nos expériences la majorité des seiches chassent activement leur proie (65% à 72% des seiches, Figure 29). Lorsque l'environnement est turbide les seiches chassent moins en embuscade (12,5% à 30% des seiches contre 56% à 61% des seiches en eau claire, Figure 29). En eau claire on constate qu'environ 40% des seiches chassent en embuscade quel que soit le groupe (Figure 29).

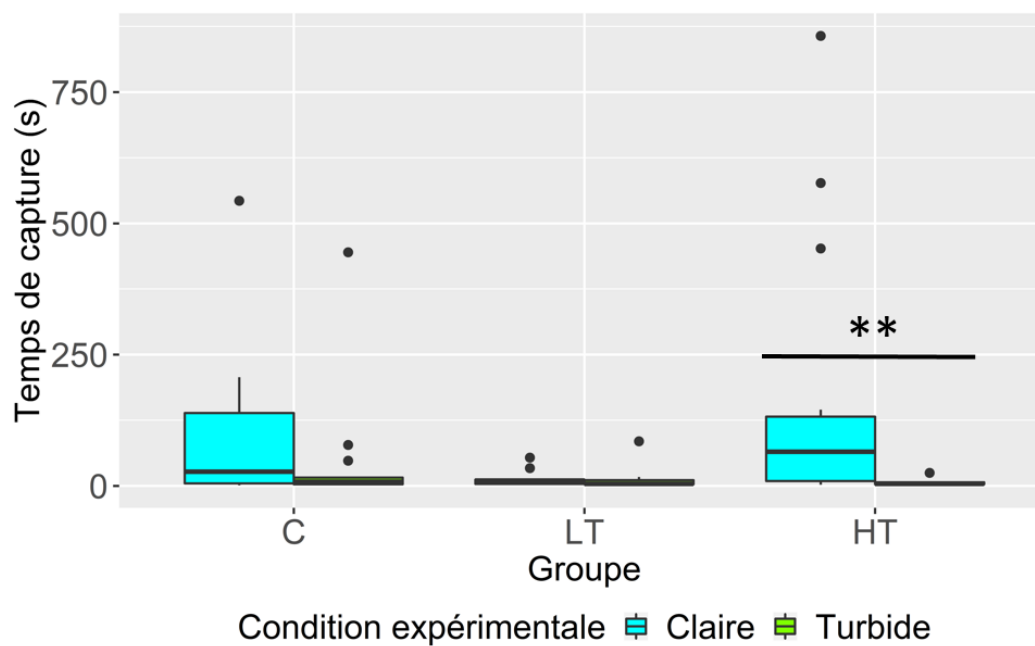


Figure 28 : Temps de capture en fonction des groupes d'élevage en condition claire et turbide. Seul le groupe HT a un temps de capture significativement plus important en eau claire.

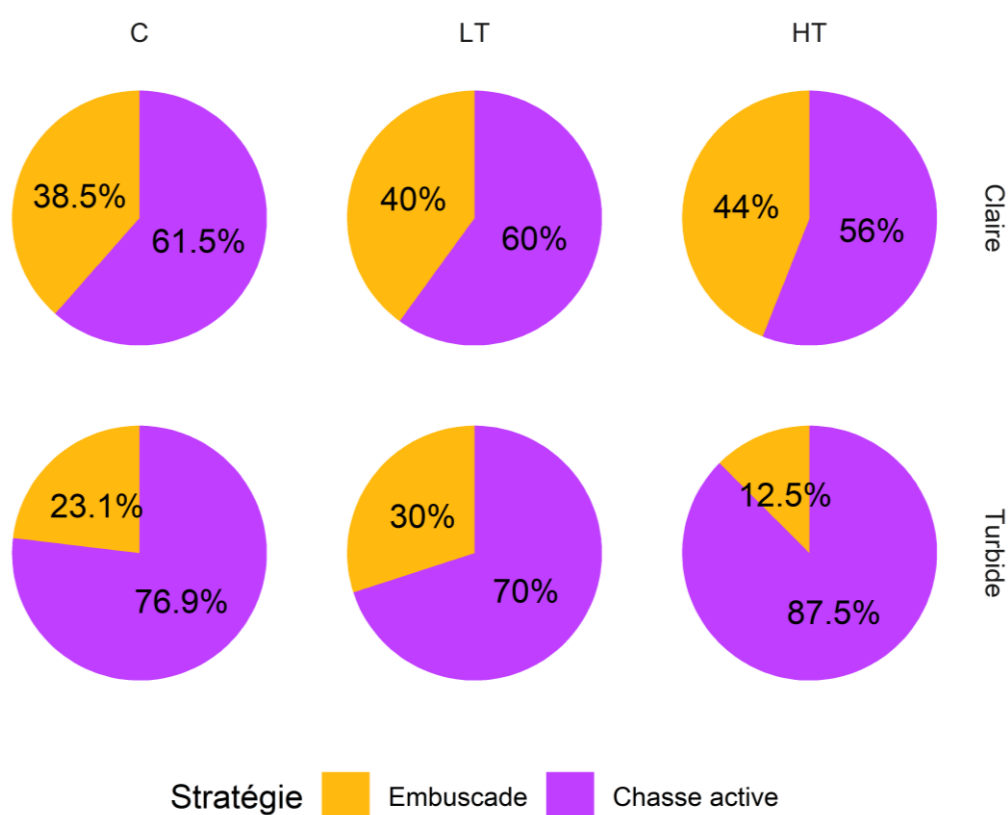


Figure 29 : Stratégie de capture utilisée par la seiche en eau turbide et en eau claire.

Discussion

Une partie des seiches testées ont réalisé une capture uniquement dans l'une des deux conditions de test (l'eau claire). Certains individus ont refusé de capturer la crevette lors des deux tests successifs. Il est possible que ces individus soient les moins sensibles au manque de nourriture (moins de motivation alimentaire) ou trop stressés par les conditions lors du test (luminosité, absence de congénères et d'enrichissement).

Nos résultats montrent que la latence de détection et la latence d'attaque ne varient pas significativement entre les groupes et entre les conditions de test (Figures 25 et 27). L'élevage en milieu turbide ne semble donc pas impacter l'acuité visuelle des individus. Les seiches de chaque groupe sont donc capables de détecter la crevette, d'évaluer la distance d'attaque nécessaire puis d'attaquer avec succès la crevette dès la première attaque. La détection et l'attaque de la proie ont tendance à être plus rapide en eau claire où la visibilité est supérieure, néanmoins chez les juvéniles testés il existe de fortes variations individuelles intragroupe et intergroupe (Figure 26 et 27). En observant le temps de capture on voit émerger deux stratégies : la première consiste à attaquer la crevette après l'avoir détecté et la deuxième à attendre un certain temps après détection avant de capturer la proie (Figure 28). Les groupes C et HT utilisent la première stratégie en eau turbide et la seconde en eau claire alors que le groupe LT utilise la première stratégie pour les deux types de milieux (Figure 28). En milieu naturel, capturer sa proie le plus vite possible après l'avoir détecté réduit la capacité des proies à anticiper l'attaque et à fuir. Toutes les seiches testées ici étaient élevées en groupe ce qui pouvait augmenter la compétition lors du nourrissage dans les bacs d'élevage. En effet même en donnant un nombre de proie suffisant il est fréquent de voir deux ou trois seiches poursuivre la même crevette (Neill et Cullen, 1974) et se la disputer plusieurs minutes. Les seiches des différents groupes devaient donc se montrer rapides dans la capture de leur proie pour limiter les comportements agonistiques avec leurs congénères au sein de leur bac d'élevage. Par ailleurs nous avons donné des proies vivantes à nos différents groupes dès leur éclosion mais certains individus ont pu continuer à se nourrir avec leur réserve vitelline alors que d'autres se sont nourris de crevette dès la naissance. Les seiches perfectionnant leur comportement prédateur pendant les premiers jours de vie (Dickel et al., 1997). On peut donc imaginer que les différences individuelles peuvent être influencées par la latence des jeunes seiches à commencer à se nourrir de proies vivantes après leur éclosion (leur motivation

alimentaire dès l'éclosion). Les seiches ayant capturé les crevettes dès leur naissance seront ainsi plus expérimentées et rapides que celles qui n'ont consommé que leurs réserves vitellines (pouvant nourrir les seiches 3-4 jours après la naissance) pour commencer à attaquer et consommer des proies. Il est possible que lors de l'expérience en eau claire les juvéniles mettent plus de temps à attraper la crevette car ils sont seuls au moment du test. Les seiches isolées peuvent en effet capturer leur proie au moment le plus propice car elles ne risquent pas d'être en compétition avec des congénères. Il est possible que les comportements de la proie, immobilité ou évitement (saut), puissent modifier le comportement prédateur de la seiche. En effet il a été montré que certaines espèces diminuaient leur comportement anti-prédateur en présence d'eau turbide. Une crevette pourrait être plus mobile en eau turbide et plus difficile à capturer dans ce milieu. La seiche perçoit un objet comme une proie potentielle par sa forme et ses mouvements (Wells, 1958). Lors du test la seiche est placée dans un nouvel environnement, potentiellement menaçant. Il est possible que les comportements anti-prédateurs inhibent la recherche de nourriture et la capture de proie. Cela pourrait se traduire par une augmentation du temps de détection et d'attaque de la proie en particulier en eau turbide (Figure 25 et 27). La crevette étant placée dans le dispositif après la seiche, elle peut d'abord apparaître comme une menace avant d'être identifiée comme une proie.

Pour le groupe HT, la distance de détection est plus faible en eau turbide (Figure 26). Il est possible que la forte turbidité du milieu d'élevage affecte le développement de la vision comme suggéré par Goerger et ses collaborateurs (2021). En effet, la maturation visuelle des jeunes seiches intervient pendant le premier mois de vie des animaux (Cartron et al, 2013a ; Groeger et al, 2005). Les seiches des groupes LT et HT sont nourries quotidiennement au moment de l'épisode turbide. La faible visibilité du milieu a pu diminuer la probabilité de détection et le succès de capture des proies pour ces groupes. Ce facteur a pu affecter le développement du comportement prédateur en diminuant le nombre de crevette capturée entre la naissance et le jour des tests pour le groupe HT. Le manque de visibilité a également pu orienter le comportement des seiches vers un comportement anti-prédateur au détriment d'un comportement de recherche de nourriture. Il est possible que chez ce groupe la forte luminosité du dispositif comparée à celle du milieu d'élevage perturbe le métabolisme et la flottabilité des seiches lors de l'expérience. Ces éléments diminuent la rapidité de capture et la détection (Denton et Gilpin-Brown, 1961). Les particules présentes dans l'eau turbide à

forte concentration pourraient affecter d'autre sens comme l'odorat que les seiches des autres groupes peuvent utiliser lorsque leur vision est altérée. Un élevage en milieu turbide diminue la croissance et modifie la structure des branchies chez le pagre des tropiques (*Pagrus auratus*) mais ce changement ne modifie pas la consommation d'oxygène (Cumming et Herbert, 2016 et voir introduction partie III). Les particules qui sédimentent sont susceptibles de permettre à des organismes pathogènes de se déposer plus facilement sur le fond du bac ou sur la peau de la seiche. Cette dernière étant très fragile, la moindre coupure peut faciliter l'entrée de pathogènes, potentiellement létaux. Chez les huitres un élargissement des branchies chez les individus élevés en eau turbide permet notamment de contraindre la taille des particules ingérées et de maximiser la prise de nourriture en condition turbide (Dutertre et ses collaborateurs (2009) et introduction partie III). Chez une larve d'insecte (*Stenopsyche marmorata*) la turbidité provoque un stress oxydatif à 25°C mais n'a pas d'effet à 10°C (Suzuki et al, 2018 et introduction partie III). Les seiches juvéniles sont élevées à une température de 18-20°C pendant leurs premiers mois de vie et pourraient donc être affectées et sensibles à ce type de stress lorsqu'elles sont élevées en eau turbide.

Le groupe HT est peut-être plus susceptible d'être stressé par les conditions expérimentales du test ou le transfert dans le dispositif expérimental. Les conditions du test sont identiques aux milieux d'élevage du groupe C pour l'eau claire et du groupe LT pour l'eau turbide. En effet, chez les guppies Kimbell et ses collaborateurs (2015) ont montré que les individus élevés en eau turbide mettaient plus de temps à reprendre un comportement normal après un stimulus stressant, comme la présence d'un prédateur, que ceux élevés en eau claire (cf chapitre introduction partie III). Pour certains auteurs le milieu turbide est considéré comme moins propice à rencontrer des prédateurs (Gregory et Levings, 1998) ce qui se vérifie pour certains organismes (Engström-Ost et Mattila, 2008 ; Snickars et al, 2004) mais pas pour d'autres (Jonsson et al, 2013 ; Reid et al, 1999). Les guppies sont également plus susceptibles de rester immobile plutôt que de s'enfuir ou de faire des sauts lorsqu'elles sont en milieu turbide (Kimbell et al, 2015), elles modifient donc leur comportement lorsqu'elles sont dans ce milieu. Chez les seiches ce stress peut conduire à l'immobilité ou à la recherche d'une issue (nage active dans la totalité du dispositif et désintérêt pour la proie) qui conduit à une augmentation des latences d'attaque et de détection, du temps de capture (Figure 25, 27, 28).

Pour chasser une proie la seiche peut rester en embuscade ou chasser activement la crevette et l'attaquer (publi). L'attaque en embuscade permet à la seiche d'économiser de l'énergie et diminue la possibilité de détection par la proie, cependant elle nécessite une attention constante de la part de la seiche. La chasse active nécessite beaucoup d'énergie mais permet plus de flexibilité dans l'angle d'attaque (la seiche est libre de se placer derrière la crevette ou latéralement pour maximiser les chances de capture). La deuxième stratégie d'attaque est également plus rapide puisque que la seiche choisit le moment de l'attaque et ne doit pas attendre que la proie se rapproche. Au cours de nos expériences la majorité des seiches choisissent de chasser activement leur proie quel que soit leur groupe d'élevage ou le milieu expérimental (Figure 29). Cependant les deux stratégies de capture coexistent dans chacun des groupes et des conditions expérimentales (Figure 29). L'environnement turbide induit une diminution de l'utilisation de l'attaque en embuscade probablement à cause du manque de visibilité. En effet, on peut supposer que pour que l'attaque en embuscade soit efficace il faut que la seiche soit en mesure de détecter et de suivre les mouvements de sa proie quel que soit sa position dans le dispositif. On sait que la vision des seiches juvéniles de 7 jours est plus performante en eau claire (Cartron et al, 2013a ; Goerger et al., 2021, voir aussi Chapitre 4), il est donc possible que la visibilité du milieu conditionne le type de stratégie utilisé par la seiche juvénile. La chasse active permet de rechercher des proies dans l'ensemble du dispositif même en condition de faible visibilité et augmente les chances de se retrouver à proximité d'une proie. A 7 jours les seiches améliorent encore l'efficacité du comportement prédateur et il est possible que l'embuscade nécessite plus de rapidité et de dextérité que la chasse active. Enfin on peut supposer que la personnalité des individus et leur niveau de stress peut conditionner le type de stratégie de chasse utilisé et expliquer les différences individuelles au sein des groupes.

II. Expérience 2 : Turbidité et compétition alimentaire

Introduction

La compétition alimentaire induite par le nourrissage en groupe peut provoquer la détection et l'attaque d'une proie par deux seiches ou plus au même moment (Neill et Cullen, 1974, cf chapitre introductif). Nous avons donc cherché à savoir si le milieu turbide permettait de limiter ce type de comportement lorsque les seiches sont en binôme ou par groupe de 5 individus. Nos hypothèses pour ces deux expériences préliminaires sont que 1/ La taille du groupe a un impact sur le nombre de comportements agonistiques 2/.l'eau turbide doit limiter la visibilité et donc limiter la possibilité que plusieurs animaux voient en même temps la même crevette.

Materiel et methodes

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes récoltées à Blainville en France (Normandie). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites en introduction (partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 7 jours dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide (HT) dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience, 50 seiches ont été testées à l'âge de 7 jours pour l'expérience groupe de cinq (10 groupes de cinq seiches) et 20 seiches ont été testées dans l'expérience en binôme (10 groupes de deux seiches). Cet âge correspond à une période critique pour la survie de la seiche et où les individus s'alimentent par eux-mêmes depuis plusieurs jours et ne dépendent donc plus des réserves vitellines. Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU (numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014).

Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est composé d'un cylindre en verre de 18 cm de diamètre (expérience groupe de cinq) ou d'un cylindre en verre de 6cm de diamètre (expérience en

binôme) rempli d'eau de mer (turbide ou claire). Le dispositif est éclairé par la lumière naturelle et au-dessus du dispositif une caméra est installée sur un support afin de filmer le comportement de l'animal dans l'ensemble du dispositif. Tout autour du bac en pvc on dispose des plaques en plastique et en carton opaques afin d'isoler l'animal des perturbations extérieures. Pour ces mêmes raisons on entoure les cylindres de verre avec du papier cuisson pour éviter toute perturbation des animaux par les éléments présents extérieurs au cylindre.

Test comportemental

1. Expérience en binôme

Les animaux sont transportés de leur bac d'élevage au cylindre à l'aide d'une cuillère creuse évitant aux animaux d'être émergés. Une fois dans le dispositif les animaux ont 5 min d'acclimatation. A t=5min une crevette de longueur adaptée est insérée dans le dispositif expérimental. Les seiches ont ensuite 15 min pour détecter et attraper la crevette. La totalité de l'expérience est filmée pour permettre le comptage a posteriori des interactions agonistiques entre les individus. A l'issue des 15 min, si la seiche a fini de consommer sa proie ou si aucune des deux seiches n'a attrapé la crevette, les seiches sont ramenées dans leur bac d'élevage et mise par deux dans un panier flottant individuel noir avec un élément d'enrichissement (une plante artificielle, un coquillage ou un caillou). Si l'une des seiches est encore en train de consommer la crevette on patiente 10 min supplémentaire avant de mettre les animaux dans le panier individuel du bac d'élevage. Chaque binôme passe le test de prédation dans deux conditions : en eau claire et en eau turbide (0,1 g/l) à t=7jours (condition 1) et à t=8jours (condition 2). Si un binôme ne capture pas la crevette dans la première condition il repasse cette condition sur le jour 3. Si un binôme ne capture pas la crevette lors de deux tests de prédation il est exclu de l'analyse. Entre le jour 6 et le jour 8 les binômes n'ont donc accès à la nourriture que lors des tests pour s'assurer de leur motivation alimentaire. A l'issue de l'expérience les seiches sont remises dans leur bac (hors des paniers individuels) avec leur groupe d'origine et nourris de crevettes *ad libidum*.

2. Expérience par groupe de cinq

Les animaux sont transportés de leur bac d'élevage au cylindre à l'aide d'une cuillère creuse évitant aux animaux d'être émergés. A t=5min une crevette de longueur adaptée est insérée dans le dispositif expérimental du côté opposé de celui des seiches. Les seiches ont

ensuite 10 min pour détecter et attaquer la crevette. A l'issue des 10 min, une seconde crevette est ajoutée et les seiches ont de nouveau 10 min pour l'attaquer. La totalité de l'expérience est filmée pour permettre le comptage *a posteriori* des interactions agonistiques entre les individus pendant les deux périodes (10 min) suivant l'introduction des proies. Au terme des 25 min de test, les seiches sont ramenées dans leur bac d'élevage et mise par cinq au sein d'un panier flottant individuel noir avec un élément d'enrichissement (une plante artificielle, un coquillage ou un caillou). Si l'une des seiches est encore en train de consommer une crevette on patiente 10 min supplémentaire avant de mettre le groupe dans le panier individuel de son bac d'élevage. Chaque groupe de cinq passe le test de prédation dans deux conditions : en eau claire et en eau turbide (0,1 g/l) à t=7jours (condition 1) et à t=8jours (condition 2). Si un groupe ne capture pas la crevette dans la première condition il repasse cette condition sur le jour 3. Si un groupe ne capture pas la crevette lors de deux tests de prédation il est exclu de l'analyse. Entre le jour 6 et le jour 8 les groupes n'ont donc accès à la nourriture que lors des tests pour s'assurer de leur motivation alimentaire. A l'issue de l'expérience les seiches sont remises dans leur bac (hors des paniers individuels) avec leur groupe d'origine et nourris à satiété.

Pour les deux tests : à partir des vidéos nous avons compté et décrit tous les comportements agonistiques. Une échelle d'intensité a également été mise en place pour comparer ses comportements. Un motif déimatique est un comportement agonistique d'intensité 1 (Figure 31, droite), une tentative de capture d'une crevette déjà capturée par un congénère est un comportement agonistique d'intensité 2 (Figure 30 droite, Figure 31 gauche), deux seiches consommant la même crevette est un comportement agonistique d'intensité 3 (Figure 31, centre).

Résultats

Sur les 10 binômes testés seul 9 ont capturé la crevette dans les deux milieux. Le binôme a donc été exclu de l'analyse décrite par la suite.

Chez les seiches en binôme, il y a autant de comportements agonistiques dans chaque condition (2 comportements agonistiques d'intensité 2). Dans l'une des deux interactions d'intensité 2, la deuxième seiche a utilisé un comportement de leurre afin de distraire la crevette (voir description dans le chapitre introductif).



Figure 30 : Photographie d'une capture de crevette sans comportement agonistique (gauche) et avec un comportement agonistique d'intensité 2 (droite). La photo de droite illustre l'attaque d'une crevette déjà capturée par une première seiche.



Figure 31 : Photographie de tentative de capture d'une crevette déjà capturée par deux seiches en simultanée (comportement agonistique d'intensité 2) (gauche). Deux seiches attaquant une même proie (comportement agonistique d'intensité 3) (centre). Motif déimatique (comportement agonistique d'intensité 1) (droite)

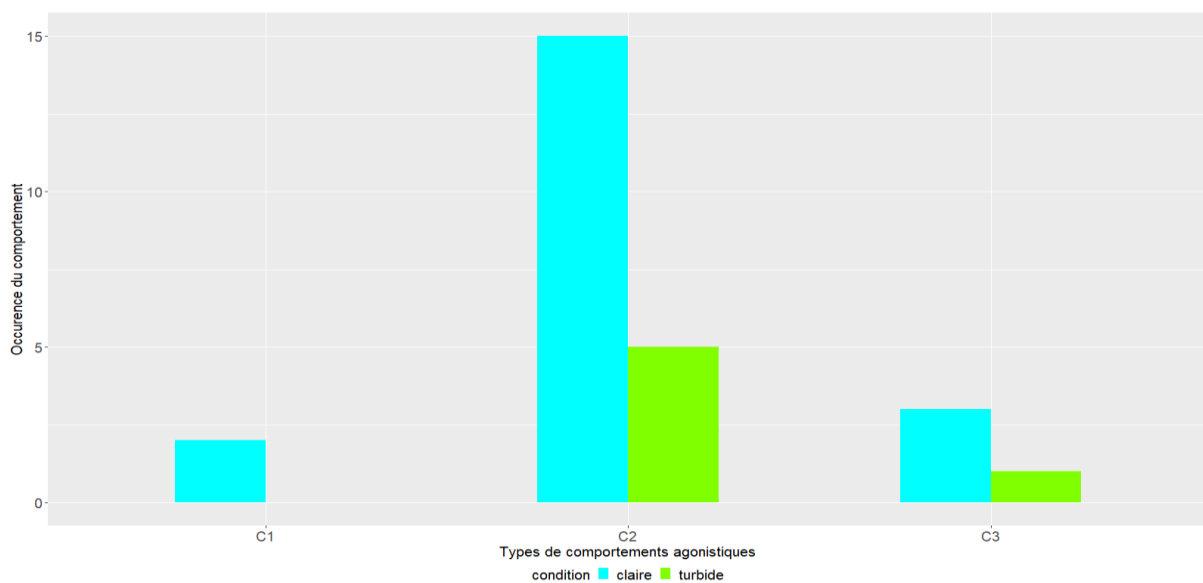


Figure 32 : Histogramme montrant l'occurrence des comportements agonistiques en milieu claire et turbide en fonction de leur intensité (C1=comportement agonistique d'intensité 1, C2=comportement agonistique d'intensité 2, C3=comportement agonistique d'intensité 3) pour les groupes de cinq seiches juvéniles.

Pour les 10 groupes de 5 individus il y a plus d'interactions agonistiques et ces dernières sont d'intensité supérieure et plus longues que celles observées en binôme. En tout 20 évènements agonistiques ont été répertoriés en condition claire et 6 évènements agonistiques en eau turbide. Les comportements agonistiques d'intensité 3 (Figure 30 et Figure 31, centre) et d'intensité 2 (Figure 30 et Figure 31, gauche) sont 3 fois plus fréquent en eau claire (respectivement 3 contre 1 et 15 contre 5) et les individus de ce milieu ont également utilisé le motif déimatique (comportement agonistique d'intensité 1) à deux reprises (Figure 31, droite et Figure 32).

Discussion

En comparant nos résultats en binôme et en groupe de cinq il semble que l'effet bénéfique de l'eau turbide soit visible à partir des groupes de cinq individus (Figure 32). On peut supposer que plus le groupe de seiche est important plus on a de comportements agonistiques. Une description plus détaillée des comportements agonistiques de la seiche ainsi qu'une observation d'un effectif plus important de binôme et de groupe de seiche permettrait de confirmer et de préciser nos résultats. Il serait aussi intéressant de reproduire notre expérience pour des groupes plus importants mais également pour des groupes élevés en eau turbide et en eau claire en faisant un comptage des évènements agonistiques au moment du nourrissage. Cela permettrait de vérifier l'effet du milieu d'élevage sur le nombre de comportements agonistiques au sein des bacs d'élevage où le stress des individus est réduit par rapport aux tests expérimentaux mais où la taille du groupe peut être très importante.

III. Bilan du chapitre 2

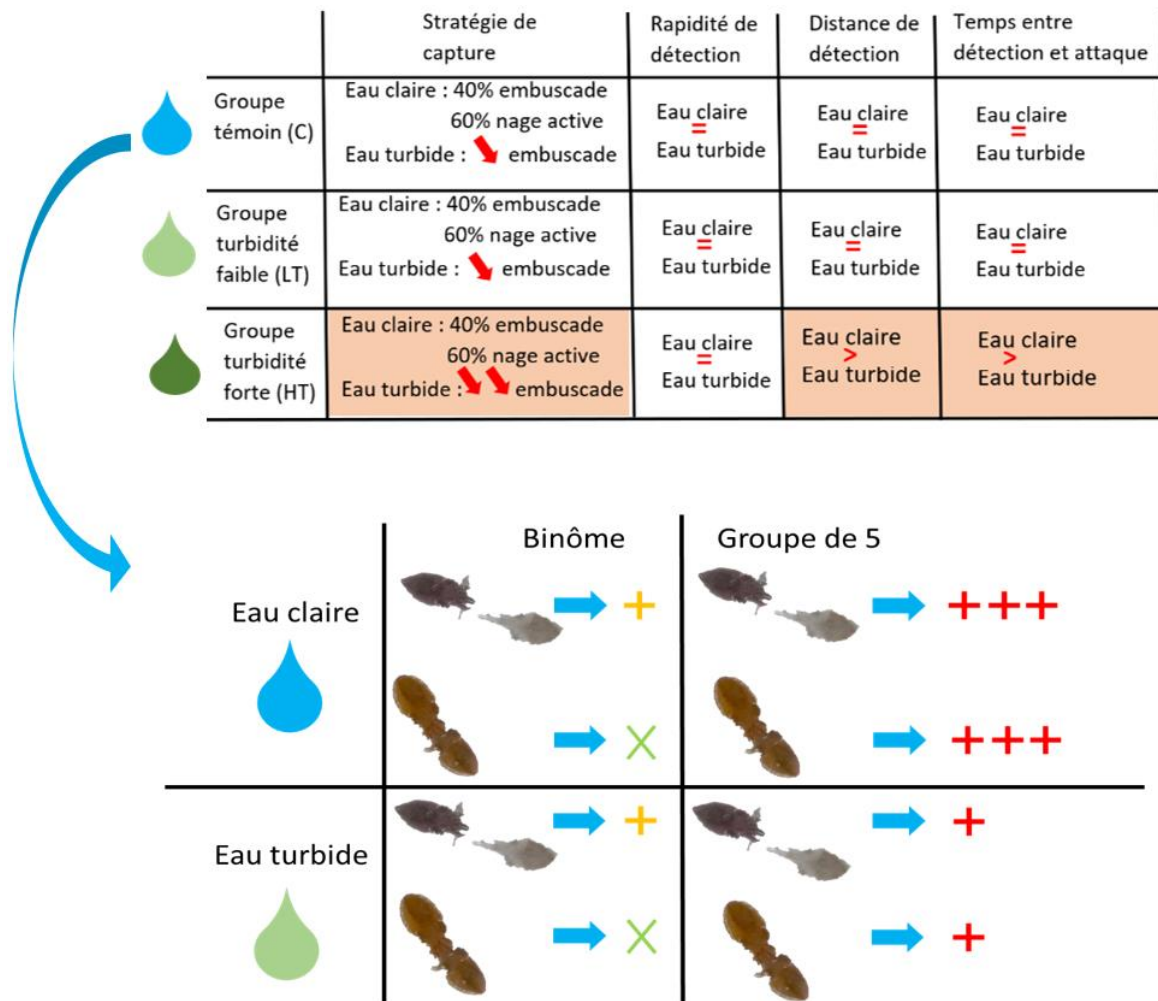


Figure 33 : Schéma bilan des résultats obtenus pour le comportement prédateur en eau turbide et en eau claire en fonction du milieu d'élevage (haut) et schéma bilan des résultats obtenus pour les comportements agonistiques (intensité 2 et 3) en eau turbide et en eau turbide et en eau claire pour le groupe témoin (bas)

IV. Conclusion

Le comportement prédateur n'est pas modifié en milieu turbide et nous n'avons observé aucune différence entre les groupes. Cependant pour le groupe élevé en turbidité forte le comportement prédateur était moins performant en eau turbide suggérant que la faible visibilité du milieu turbide peut affecter le développement des animaux en élevage (Figure 33). En plus de son comportement prédateur, la survie d'une seiche dépend étroitement de sa capacité à éviter ses propres prédateurs et tromper leur vigilance que ce soit grâce au camouflage ou à l'ensablement. Dans son milieu naturel la seiche a un environnement où la turbidité peut varier à l'échelle de la journée et on peut supposer qu'elle doit adapter ses comportements défensifs à la turbidité pour ne pas être détectée par ses prédateurs.

Chapitre 3

Turbidité et comportements cryptiques



Chapitre 3 : Turbidité et comportements cryptiques

Contexte du chapitre 3 :

Ce troisième chapitre abordera la question des comportements défensifs de la seiche (camouflage et l'ensablement) en contexte turbide. On cherchera notamment à voir si ces deux comportements cruciaux pour la survie des seiches juvéniles peuvent être plastiques et donc s'adapter à la turbidité du milieu. Nous verrons également si ces deux comportements, l'un fortement dépendant de la vision (camouflage) et l'autre moins (ensablement), sont influencés par un élevage en condition turbide.

I. Le camouflage

I.1. Expérience 1 : Turbidité, condition d'élevage et camouflage individuel

Introduction

Le camouflage ou « mimèse » est l'une des stratégies de défense les plus utilisées par l'ensemble du vivant (Stevens, 2016 ; Stevens et Merilaita, 2011). Par définition, le camouflage est la capacité d'un organisme à se confondre dans l'environnement afin de diminuer la probabilité d'être détecté ou reconnu (Merilaita et al., 2017). Pour se faire certains animaux imitent la couleur de leur environnement pour se rendre indétectable et sont dits « homochromes ». Il y a également des espèces qui ne se contentent pas d'imiter la couleur de leur milieu mais qui imitent sa forme : c'est l'homomorphie. Cette technique est très commune chez les insectes comme les phasmes (*Phasmida*) mais aussi très utilisée par certaines espèces d'oiseaux comme le podarge gris (*Podargus strigoides*), un oiseau australien qui en restant immobile et en maintenant son bec tendu vers le ciel nous apparaît comme une simple branche. Pour avoir un camouflage efficace il est également indispensable de mimer le comportement et les déplacements ou l'immobilité de l'espèce modèle (Stevens et Merilaita, 2011). C'est le cas chez le Robert-le-Diable (*Polygonia c-album*) un papillon souvent la tête en bas et dont les ailes sont semblables à des feuilles. Pour parfaire encore la supercherie ce papillon a tendance à trembloter pour mimer l'effet du vent passant dans les feuilles.

Le camouflage est ainsi étroitement lié au milieu de vie des organismes, la lumière, la végétation, la saisonnalité, le paysage, la profondeur modifient et conditionnent les capacités de camouflage des espèces. Néanmoins il faut savoir que quelques animaux comme le fameux caméléon (*Chamaeleonidae*) utilisent ce qu'on appelle un camouflage dynamique qui s'adaptent à divers environnements. C'est le cas de poissons (gobies : Aspergren et al., 2009 ; poissons plats, *Pleuronectiformes* : Burton, 2010), de crustacées (crevette, *Crangon crangon* : Siegenthaler et al., 2018 ; crabes : Detto et al., 2008 ; Stevens et al., 2014a) et des céphalopodes coloides (seiches, pieuvres et calmars : Hanlon et al., 2011). Ainsi ces animaux peuvent en quelques millisecondes ou en quelques mois changer leurs couleurs, leurs motifs ou encore leurs textures en fonction de leur environnement. Ces différences dépendent des mécanismes en jeu pour produire les changements de couleur : s'ils sont physiologiques et mettent en jeu l'utilisation de cellules spécialisées contenant des pigments (chromatophores) le changement se fait à l'échelle de la milliseconde ou de quelques heures (voir revue par

Duarte et al., 2017 ; et chapitre de livre par Stuart-Fox et Moussalli, 2011). Si au contraire ce sont des mécanismes morphologiques qui impliquent des changements structuraux (densité de chromatophores ou de pigment du tégument) les changements prendront de quelques heures à quelques mois (Umbers et al., 2014).

Parmi l'ensemble des animaux, les céphalopodes ont parmi les plus impressionnantes capacités de camouflage et les différentes espèces redoublent d'ingéniosité pour tromper prédateurs et proies. Chez la seiche commune, les individus peuvent adopter différentes couleurs, textures, motifs et formes. Pour cela la seiche utilise des éléments chromatiques (chromatophores, iridophores et leucophores), texturaux (papilles) et posturaux (bras) (Figure 35 et voir introduction partie V). Les différents motifs utilisés ainsi que leurs composants chromatiques ont été très finement décrits par Hanlon et Messenger chez la seiche (Hanlon et Messenger, 1988). La seiche utilise principalement trois types de motifs : le motif uniforme, le motif moucheté et le motif disruptif (Hanlon et al., 2011 ; Hanlon et Messenger, 2018) (Figure 34).

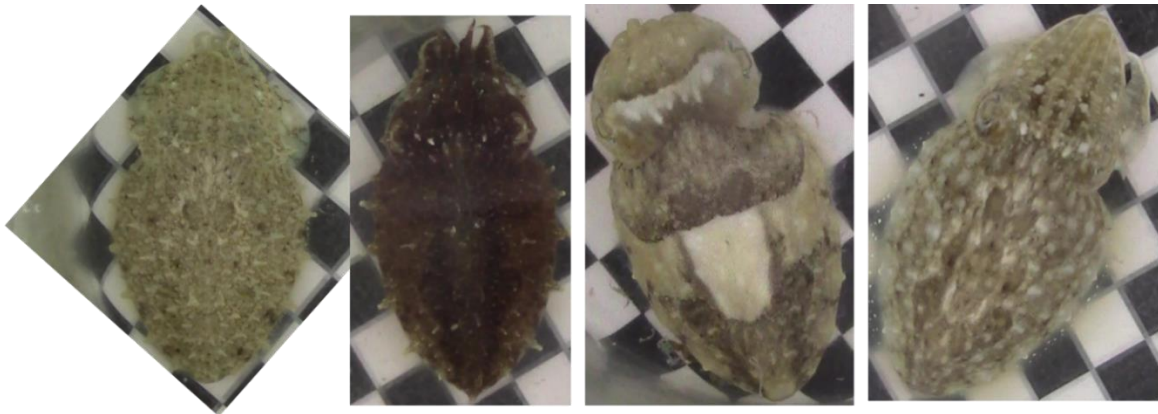


Figure 34 : Motifs les plus fréquents chez la seiche commune *Sepia officinalis*. De gauche à droite : motif stipple, motif uniforme, motif disruptif et motif mottle.

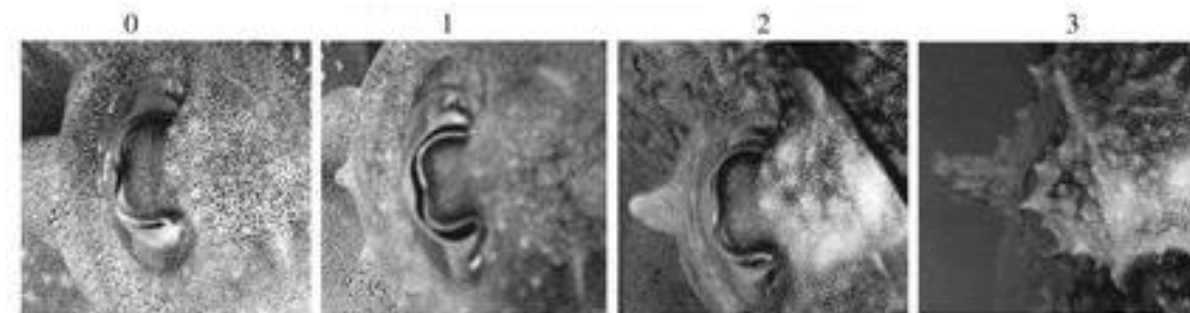


Figure 35 : Scoring des différentes intensités d'expression pour les papilles de la seiche (au niveau de l'œil). Modifiée d'après Panetta et al., 2017.

Chez la seiche commune le camouflage est finement contrôlé par le système nerveux et les animaux peuvent changer de motif en moins d'une seconde : on parle de camouflage dynamique. Chez cette espèce on sait que l'efficacité du camouflage s'améliore avec l'âge des individus. C'est le cas des seiches qui, à la naissance, semblent utiliser en majorité des motifs inadaptés sur les fonds qu'on leur présente alors que les motifs qu'elles utilisent les camouflent parfaitement lorsqu'elles atteignent l'âge de deux-trois semaines (Poirier et al., 2005). O'Brien et ses collaborateurs (2016) ont également montré que les capacités de camouflage des seiches sont dépendantes de leur expérience individuelle. Les seiches juvéniles provenant d'œufs laissés en milieu naturel (environnement contrasté) ont plus de mal à se camoufler sur un milieu uni que les seiches élevées en laboratoire (fond gris) depuis le stade d'œuf (O'Brien et al., 2016). Lee et al, 2012 ont montré cette plasticité en démontrant que des seiches élevées en milieu uniforme choisissent préférentiellement de rester sur ce milieu alors que celles élevées en milieu contrasté préfèrent rester sur des motifs contrastés (voir aussi Poirier et al, 2005). Chez la seiche commune une exposition à des anxiolytiques ou à des métaux lourds pendant le développement des embryons a un impact négatif sur les capacités de camouflage et on peut donc en déduire que les processus permettant le camouflage sont mis en place très tôt dans la vie de ces organismes (Bidel et al., 2016 ; Chabenat et al., 2021). Tout produit présent dans le milieu d'élevage peut donc avoir une influence sur le comportement de camouflage.

Pour ce projet de thèse l'objectif est de voir si les seiches sont capables de se camoufler efficacement en eau turbide et si ce paramètre modifie le type de motif utilisé. Nous voulons ensuite déterminer si les conditions d'élevage en eau turbide influence le comportement de camouflage des seiches. Les individus élevés en turbidité faible ont de meilleures capacités visuelles et peuvent donc percevoir plus d'éléments que ceux élevés en eau claire (Goerger et al, 2021). Il est également possible qu'une turbidité trop forte perturbe le développement normal de la seiche et donc ses comportements défensifs. Pour répondre à ces questions nous avons testés nos seiches sur deux motifs complexes comprenant un motif proximal (gris uniforme/échiquier) et un motif distal (échiquier/gris uniforme) que nous nommerons par la suite motif « cercle gris » et motif « cercle échiquier ». Les seiches testées ont deux mois et proviennent de trois groupes d'élevage de turbidité variable : le groupe C (condition témoin élevé en eau claire), le groupe LT (élevé en eau faiblement turbide, 0,1g/l) et le groupe HT

(élevé en eau fortement turbide, 0,5g/l). Nos hypothèses étaient donc les suivantes : 1) Pour le motif cercle gris on s'attend à ce que l'augmentation de la turbidité induise l'utilisation de motif uniforme, mottle ou stipple 2) Pour le motif cercle échiquier on s'attend à ce que l'augmentation de la turbidité provoque plus d'utilisation du motif disruptif 3) Les individus élevés en eau turbide devraient mieux percevoir le motif distal à travers l'eau turbide et donc modifier leur camouflage en conséquence contrairement aux seiches témoin.

Matériel et méthodes

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes récoltées à Luc-sur-Mer et Arcachon en France (Normandie et Gironde). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites au chapitre introductif (introduction partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 2 mois dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience 45 seiches ont été testées (15 par groupe) à l'âge de 2 mois. Cet âge correspond à une période où le système visuel est déjà bien développé et est en accord avec la littérature montrant que le système visuel des jeunes seiches se développe énormément jusqu'à l'âge d'un mois et devient quasiment mature à l'âge de 3 mois (Cartron et al, 2013a ; Groeger et al, 2005). Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU (numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014).

Dispositif

Le dispositif se compose d'un bac en pvc gris opaque identique au bac d'élevage de l'animal (40cmx60cmx30cm) rempli d'eau de mer (claire ou turbide) et au centre duquel on place un cylindre en verre (diamètre 12cm, hauteur 15cm) contenant l'animal (Figure 36). Sur le fond du bac gris on fixe aléatoirement deux types de motifs en 2D : un cercle échiquier au centre entouré de gris ou un cercle gris entouré de motif échiquier (Figure 36). Ces motifs particuliers sont conçus pour évoquer des motifs bien précis chez la seiche : le gris provoquera un motif uniforme et l'échiquier un motif disruptif (Barbosa et al, 2007 ; Chiao et al, 2007,

Chiao et Hanlon 2001, Hanlon et Messenger, 2018). On rajoute ici un élément de complexité puisque la seiche sera confrontée à un motif proximal (juste sous elle et dépassant d'un cm du cylindre en verre) et à un motif distal (au-delà du cylindre en verre). Le bac d'expérimentation est illuminé par un ruban LED et couvert à l'aide d'un couvercle en polystyrène pour éviter que l'animal ne soit distrait par l'extérieure. Au centre du couvercle une ouverture permet l'enregistrement du comportement de la seiche pendant l'expérience via une caméra vidéo (Figure 36).

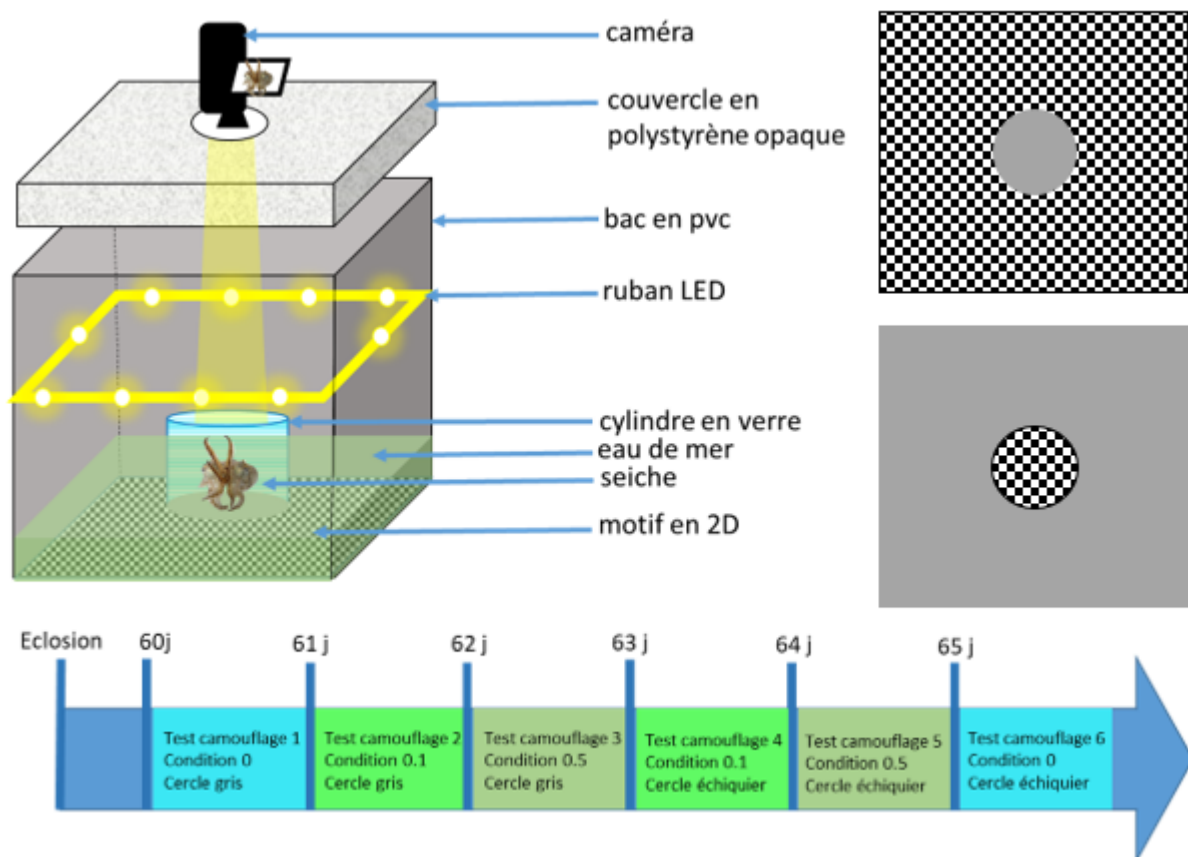


Figure 36 : Schéma du dispositif expérimental pour l'expérience camoufrage, les motifs testés et un exemple de planning expérimental. L'animal est introduit au centre du dispositif dans un cylindre en verre contenant de l'eau claire. Le dispositif est recouvert d'un motif complexe en 2D, illuminé par un ruban LED et rempli d'eau claire ou turbide. Le dispositif est recouvert d'un couvercle opaque laissant une ouverture pour une caméra vidéo permettant de filmer le comportement de l'animal pendant le test. Chaque animal effectue 6 tests : 2 motifs \times 3 conditions de turbidité.

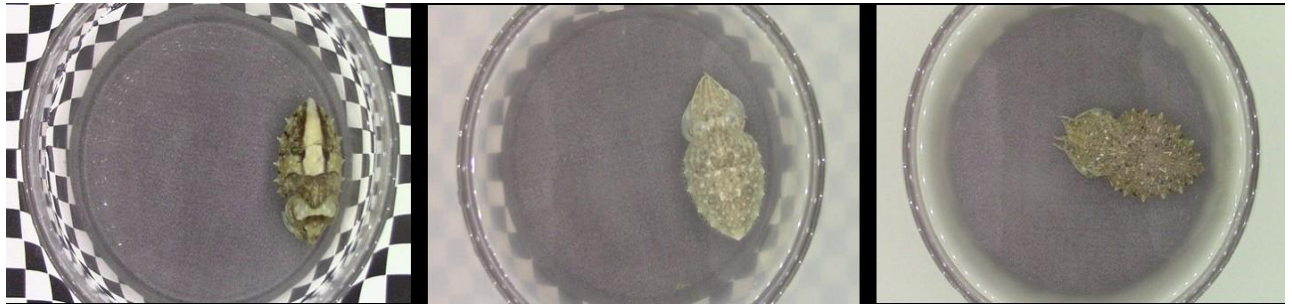


Figure 37 : Photographie d'une seiche sur le motif cercle gris dans les trois conditions expérimentales. De gauche à droite : condition eau claire, condition eau faiblement turbide, condition eau fortement turbide.



Figure 38 : Vue latérale du test de camouflage. On peut noter que même en turbidité faible le motif échiquier est impossible à distinguer avec un œil humain à une distance de quelques centimètres.

Test comportemental

Les seiches sont déplacées délicatement de leur bac d'élevage à un cylindre de verre (diamètre 12cm, hauteur 15cm) à l'aide d'une cuillère creuse permettant de maintenir l'animal émergé pendant le processus. Le cylindre en verre est ensuite placé au centre d'un bac en pvc gris opaque identique au bac d'élevage de la seiche (40cm×60cm×30cm) rempli d'eau de mer (turbide ou claire). Une fois le cylindre au centre du dispositif le couvercle est refermé délicatement et le comportement de l'animal est filmé pendant 15min. A la fin de l'expérience l'animal est délicatement remis dans son bac d'élevage. Pour tester l'effet de la turbidité sur le camouflage de la seiche de 2 mois, les individus testés rencontreront les deux motifs à trois différentes turbidités (en tout 6 conditions expérimentales) sur 6 jours (1 test/jour/animal) : 0g/l d'argile verte (condition contrôle), 0,1g/l d'argile verte (condition

faiblement turbide), 0,5g/l d'argile verte (condition fortement turbide). Le cylindre contenant l'animal est toujours rempli avec de l'eau claire issue du bac d'élevage de la seiche testée quel que soit le motif et la turbidité extérieure. La turbidité de l'eau du bac est mesurée à l'aide d'un turbidimètre avant et après chaque expérience dans chacune des conditions du test afin de s'assurer de la répétabilité des conditions expérimentales.

Mesures effectuées

La vidéo de chaque individu dans chaque condition est ensuite analysée afin d'effectuer plusieurs mesures. Pour chaque vidéo une capture d'écran de l'individu est effectuée lorsque l'animal est calme à ± 1 min à $t = 0$ min, 5min, 10min et 15min. Ces captures d'écran permettront de déterminer quel motif est utilisé par la seiche : uniforme, stipple, mottle ou disruptif ainsi que leur intensité (de 0 à 3). Dans le cas où il y a un motif composite qui est utilisé on notera l'intensité de chaque motif en fonction de sa proportion sur le manteau. Pour le motif disruptif, les 11 éléments le constituant sont également scorés (présent/absent). L'intensité des protusions des papilles est également notée (de 0 à 3).

Statistiques

Une analyse exploratoire a été réalisée pour les deux types de motifs à l'aide d'une ACP (analyse en composantes principales) afin de voir les tendances et les liens éventuels entre les différents motifs exprimés par la seiche, les papilles et la turbidité.

Pour le motif disruptif nous avons réalisé une comparaison entre la proportion moyenne des seiches exprimant chaque élément dans les trois conditions expérimentales car chaque élément est susceptible de s'exprimer individuellement. Cette comparaison de la présence de chaque élément dans chaque condition expérimentale a été réalisée à l'aide d'un test de Friedman (non paramétriques, données appariées, trois conditions expérimentales) et d'un test post-hoc de Wilcoxon avec une correction de Bonferroni.

Résultats

Pour montrer comment se répartissent les motifs utilisés par les seiches dans les différentes conditions expérimentales au sein des groupes d'élevage nous utilisons un diagramme en rose des vents. Ce dernier permet de montrer la proportion de seiches exprimant un motif (sur la base de présence/absence) ou ses papilles pour chaque condition

expérimentale représentée par trois couleurs. Ces proportions se répartissent sur des cercles concentriques divisés en 5 parties égales représentant les motifs stipple, mottle, unifrome, disruptif et les papilles. Plus ce pourcentage est proche du cercle extérieur et plus la proportion de seiche exprimant le motif (ou les papilles) est élevée.

Pour simplifier la représentation des éléments individuels du camouflage disruptif mis en jeu par les différents groupes dans les six tests réalisés nous utilisons des diagrammes en araignées. Ces diagrammes placent le pourcentage moyen de seiches exprimant un élément sur des cercles concentriques de différents pourcentages : le centre représente 0% et le cercle extérieur 100%. Donc plus le point est proche de l'extérieur et plus il y a de seiche qui exprime cet élément dans leur camouflage. Et plus la surface reliant les points est importante plus le camouflage est disruptif.

L'analyse en composante principale montre que le motif stipple évolue conjointement à l'utilisation des papilles pour les deux motifs testés. On remarque également que le motif mottle s'exprime conjointement au motif disruptif pour les deux motifs testés (Figures 39 et 40). Le motif uniforme n'évolue pas conjointement avec d'autres éléments (Figure 39 et 40) ce qui est logique puisque lorsqu'une seiche exprime le motif uniforme elle n'exprime par définition aucun autre motif (voir chapitre introduction partie V). Dans nos expériences ce motif est très rarement utilisé par les individus ce qui peut également expliquer son isolement par rapport aux autres facteurs (motifs et papilles) sur l'ACP (Figure 39, 40).

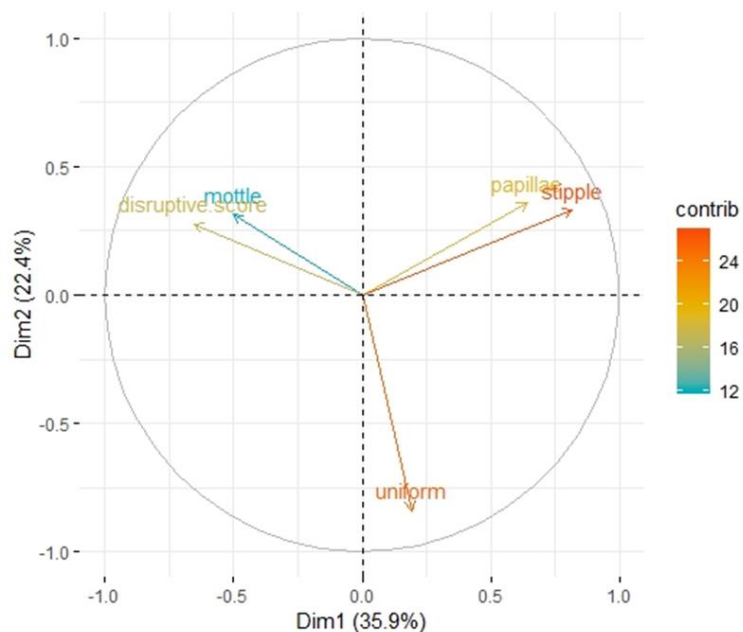


Figure 39 : ACP montrant les liens existants entre les motifs et les papilles exprimés par les seiches juvéniles sur le motif cercle gris

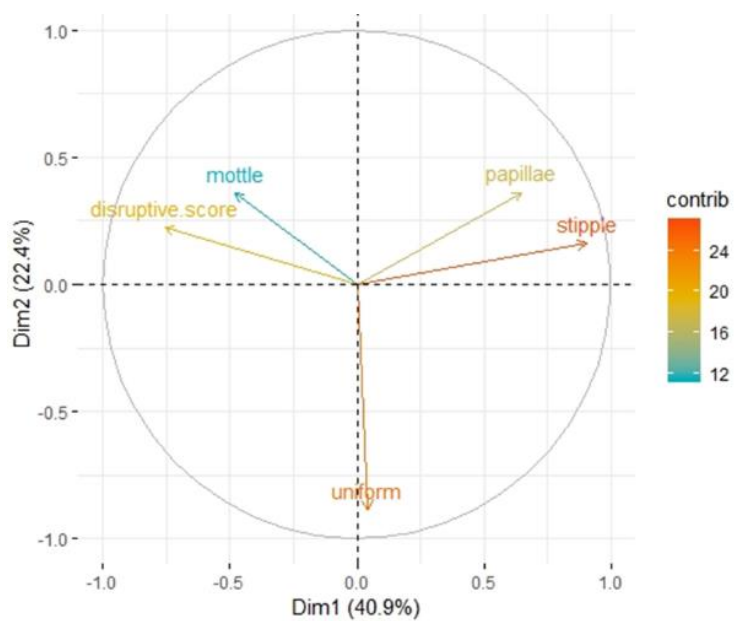


Figure 40 : ACP montrant les liens existants entre les motifs et les papilles exprimés par les seiches juvéniles sur le motif cercle échiquier

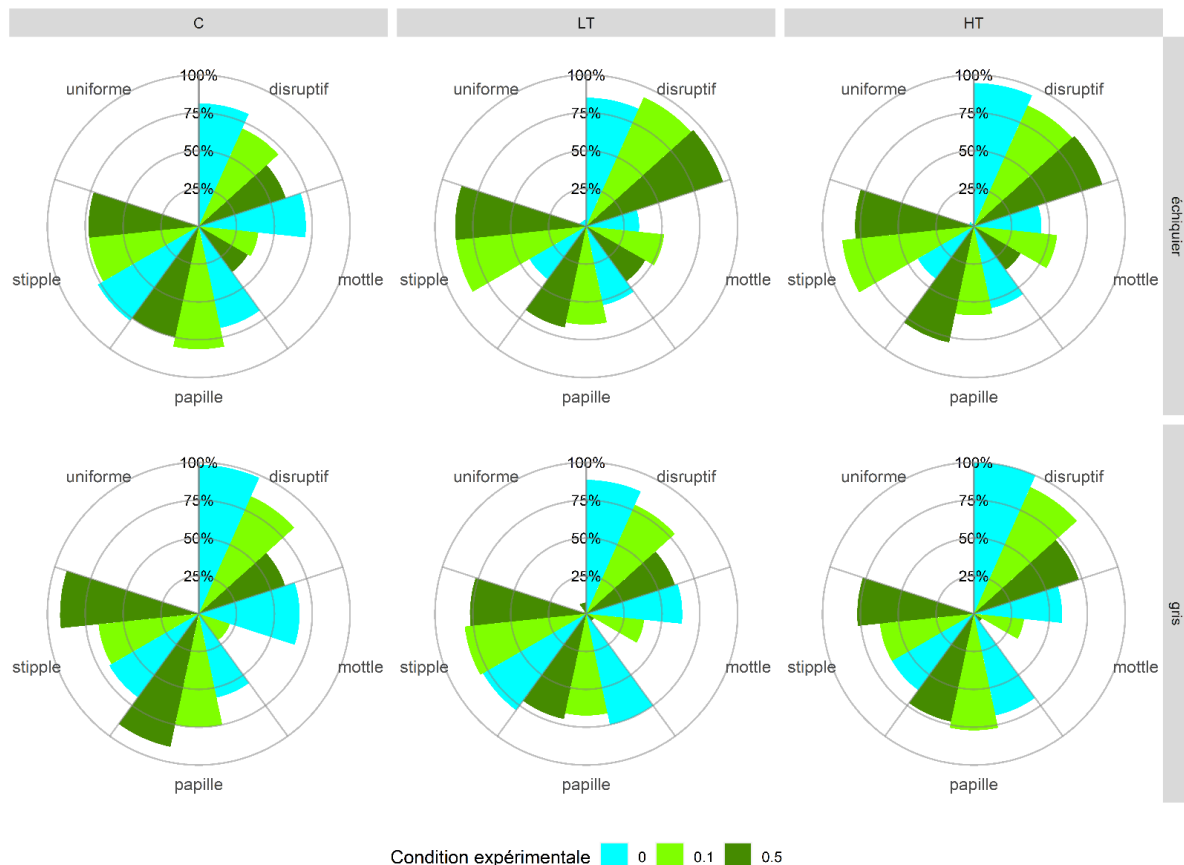


Figure 41 : Diagramme montrant les motifs et papilles utilisés en moyenne pour différentes conditions d'élevage, conditions expérimentales (eau claire ou 0, eau faiblement turbide ou 0.1 et eau fortement turbide ou 0.5) et motif de fond (cercle gris ou cercle échiquier) chez la seiche commune.

Pour les deux motifs, le motif uniforme est très peu utilisé par les seiches quels que soit le groupe ou la condition expérimentale (Figures 45 et 51).

Pour le motif cercle gris et à l'échelle des groupes, une augmentation de la turbidité est associée à une diminution des motifs disruptifs et mottle quel que soit le groupe (Figures 41, 46). L'intensité du motif mottle diminue également avec la turbidité pour les trois groupes (Figure 44). L'augmentation de la turbidité diminue également le nombre d'élément disruptif exprimés par les seiches (Figures 47 et 54). Pour les groupes LT et HT l'utilisation des papilles et leur intensité n'est pas modifiées par la turbidité (Figures 41, 42). Les groupes C et HT expriment plus leurs motifs stipple lorsque l'eau devient très turbide (Figure 41). Cependant tous les groupes augmentent l'intensité de leur motif stipple quand la turbidité augmente (Figure 43).

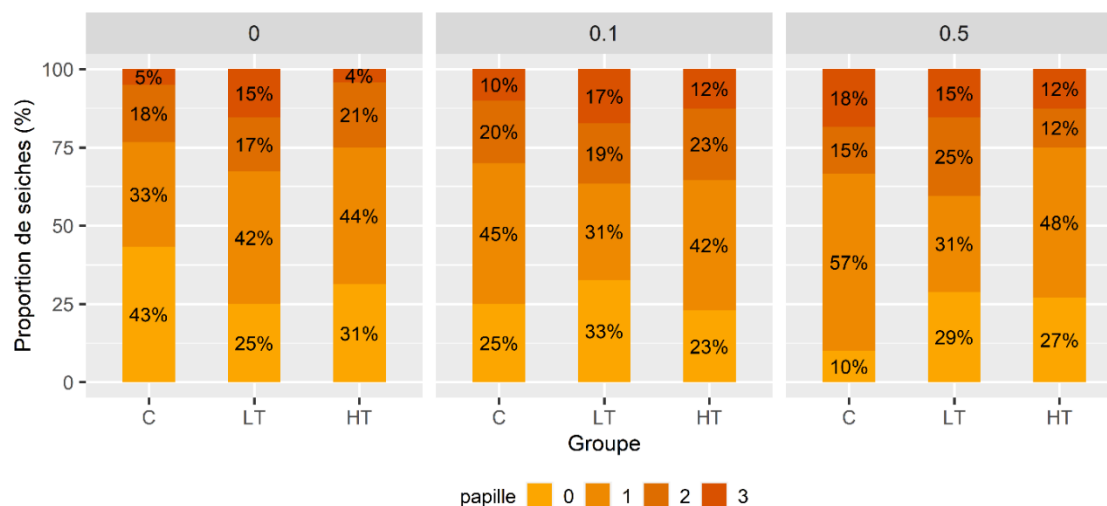


Figure 42 : Histogramme montrant l'intensité des papilles en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris

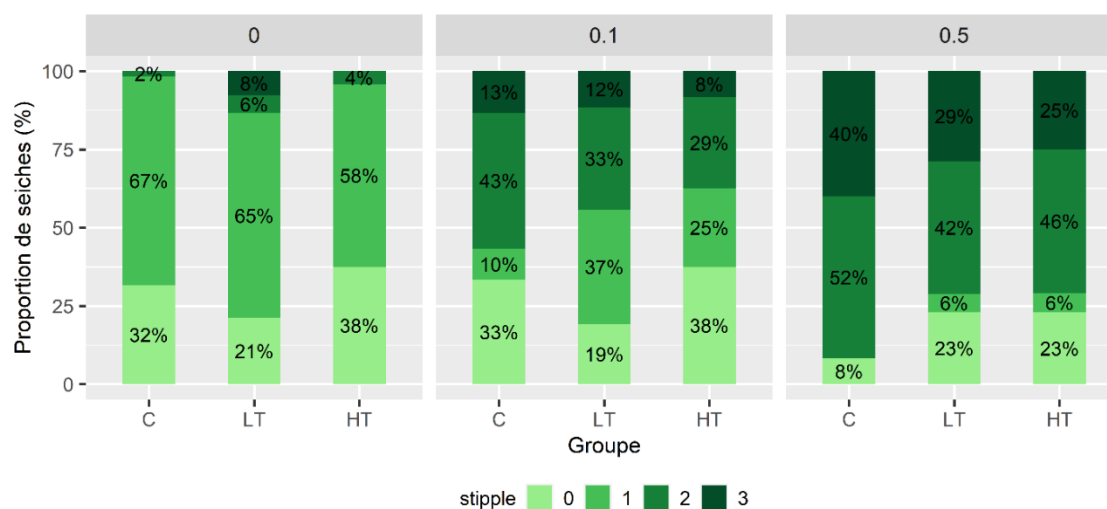


Figure 43 : Histogramme montrant l'intensité du motif stipple en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris

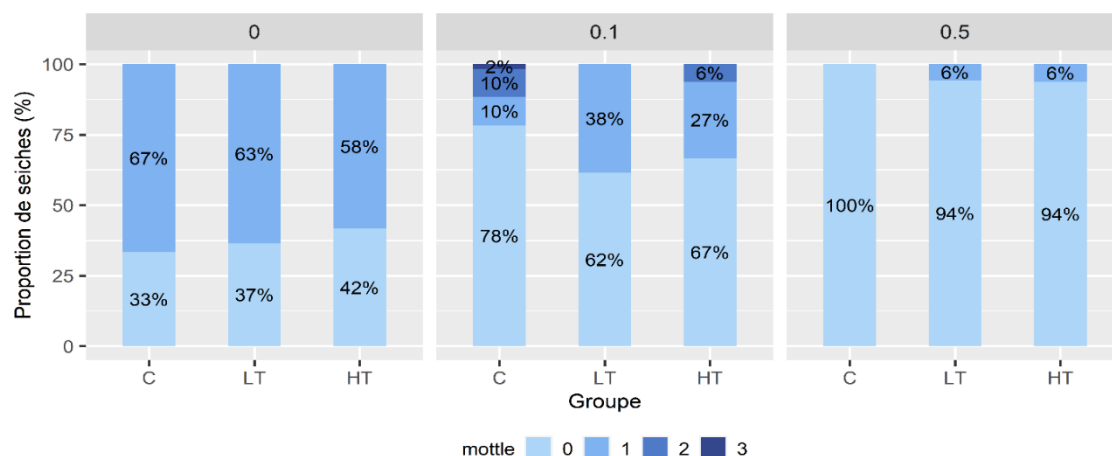


Figure 44 : Histogramme montrant l'intensité du motif mottle en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris



Figure 45 : Histogramme montrant l'intensité du motif uniforme en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris

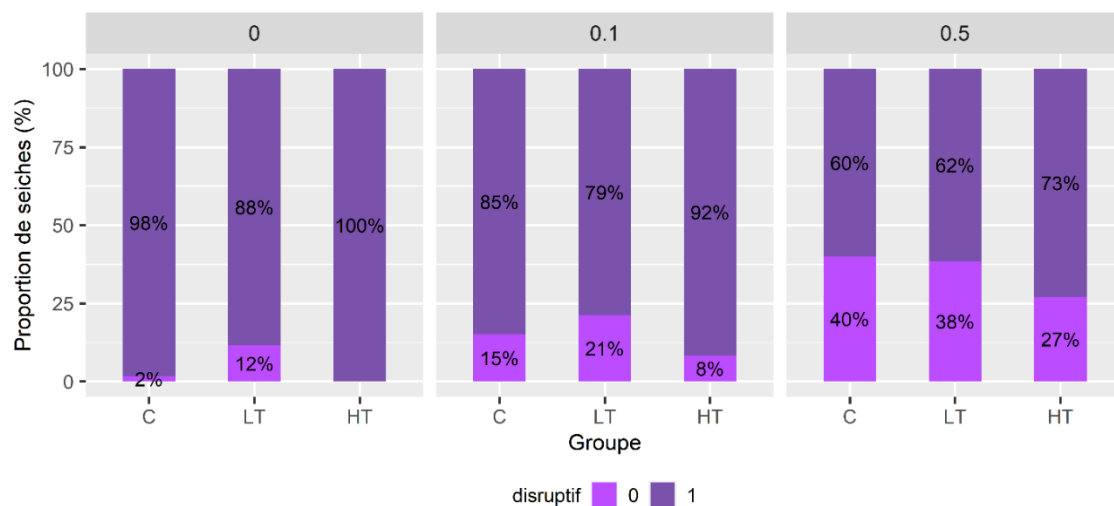


Figure 46 : Histogramme montrant l'utilisation du motif disruptif (présence=1, absence=0) en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris

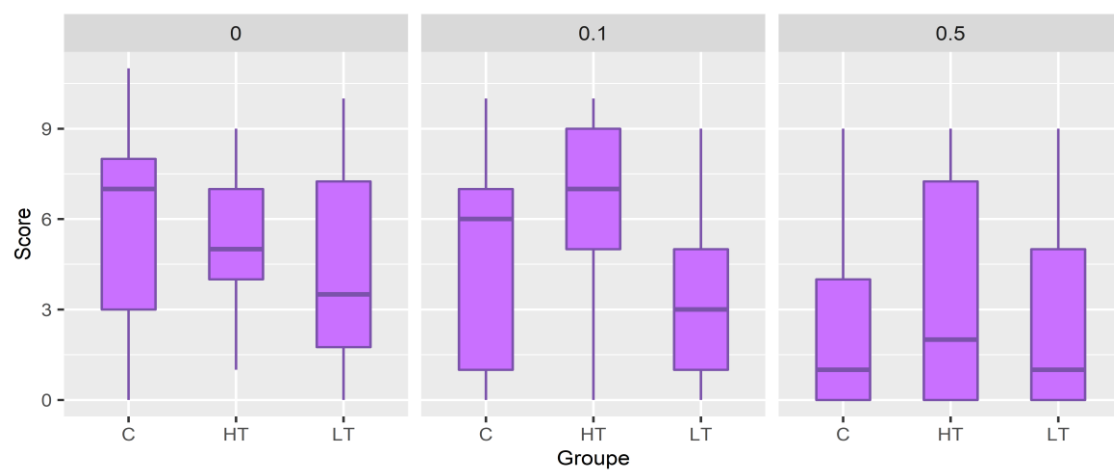


Figure 47 : Boxplot montrant le nombre d'éléments du motif disruptif (entre 0 et 11 éléments exprimés) en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle gris

Pour le motif cercle échiquier, on constate que les groupes LT et HT utilisent le motif disruptif de façon équivalente quelle que soit la turbidité du milieu (Figure 41). Pour ces deux groupes il y a une tendance des individus à exprimer plus d'éléments disruptifs lorsque la turbidité augmente (Figures 53 et 54). Lorsque la turbidité augmente les groupes LT et HT expriment de plus en plus les papilles et le motif stipple (Figure 41). L'intensité pour le motif stipple et les papilles des groupes LT et HT augmente également avec la turbidité du milieu (Figures 48, 49). Pour le groupe C l'augmentation de la turbidité diminue l'utilisation du motif mottlé et du motif disruptif, le motif stipple et les papilles ne variant pas pour ce groupe (Figure 41). Pour le groupe C, le motif mottlé a une intensité qui diminue avec l'augmentation de la turbidité (Figure 50). Pour le motif disruptif le nombre d'éléments exprimés augmente lorsque ce groupe est entouré de turbidité faible puis diminue lorsqu'il est entouré de turbidité forte (Figure 53). L'intensité des papilles pour le groupe C ne varie pas avec la turbidité (Figure 48). Pour le motif stipple l'intensité augmente avec la turbidité (Figure 49).

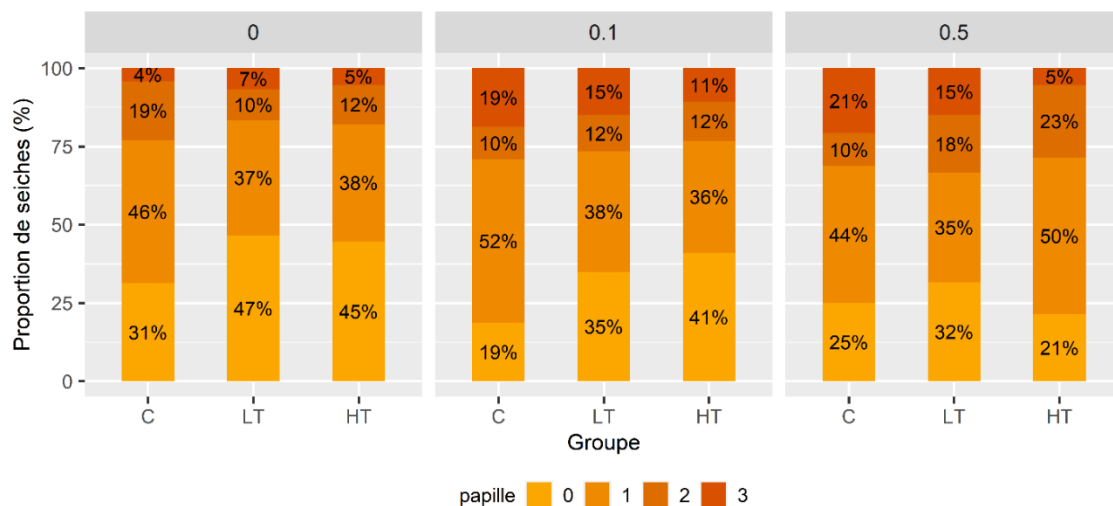


Figure 48 : Histogramme montrant l'intensité des papilles en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier

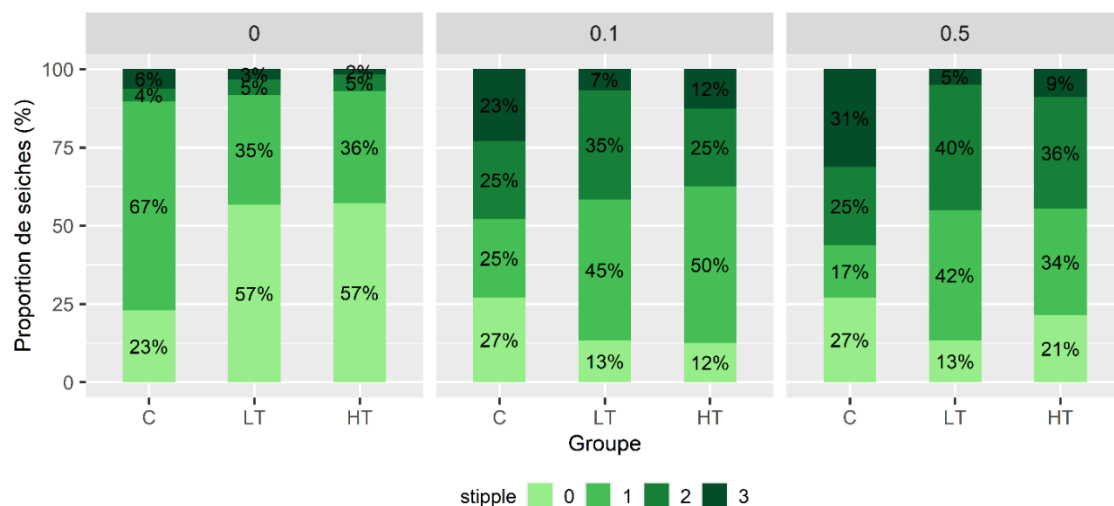


Figure 49 : Histogramme montrant l'intensité du motif stipple en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier

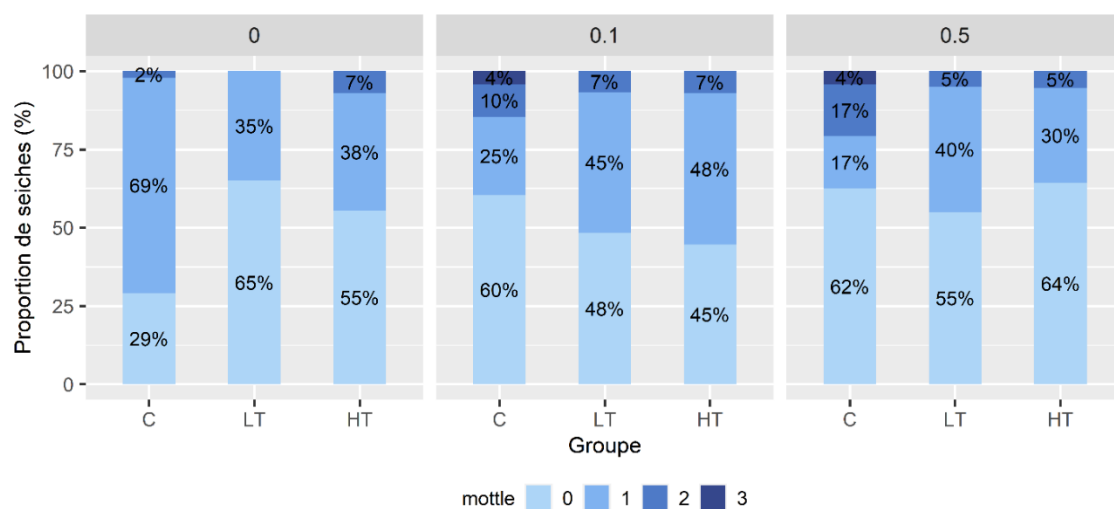


Figure 50 : Histogramme montrant l'intensité du motif mottle en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier

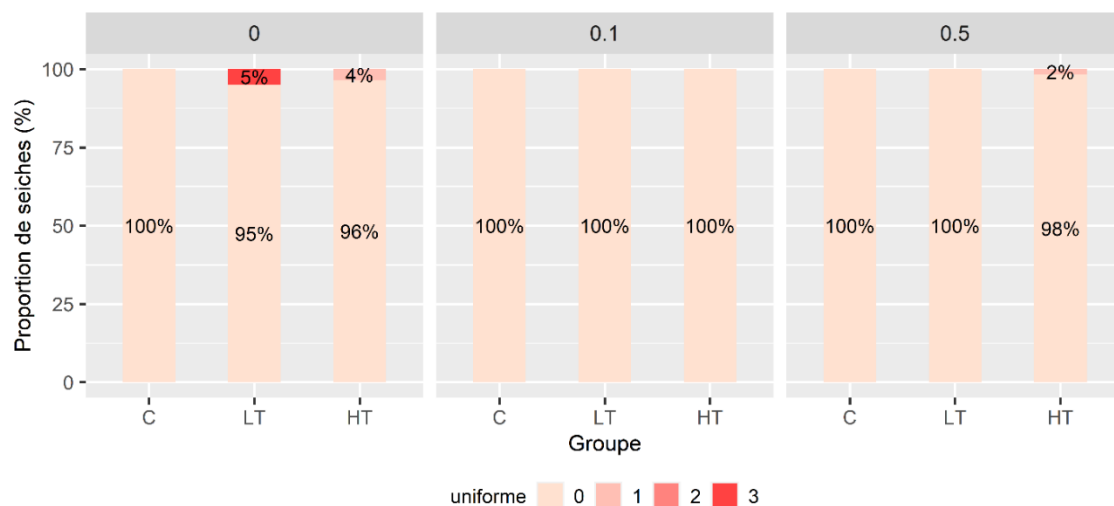


Figure 51 : Histogramme montrant l'intensité du motif uniforme en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier

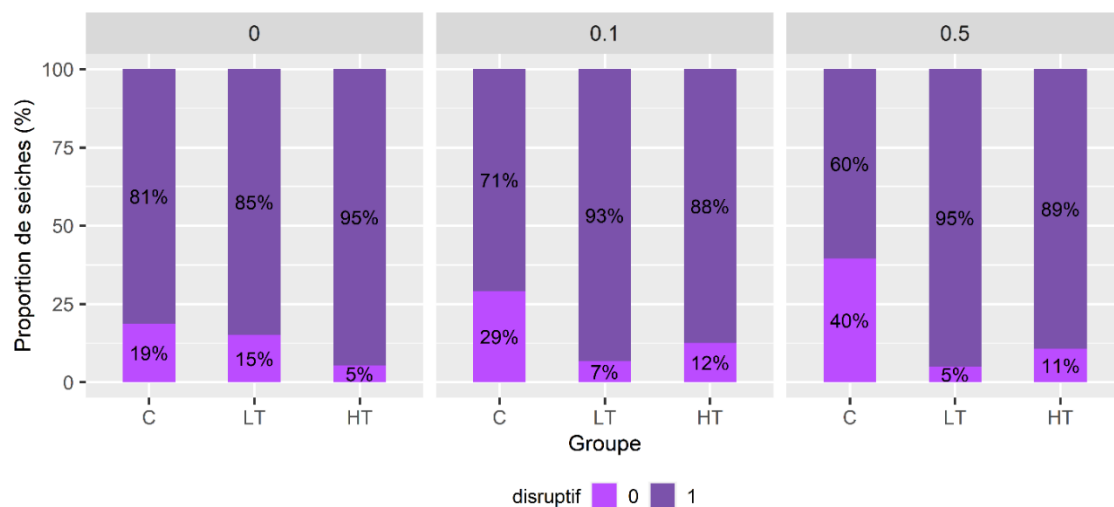


Figure 52 : Histogramme montrant l'utilisation du motif disruptif (présence=1, absence=0) en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier

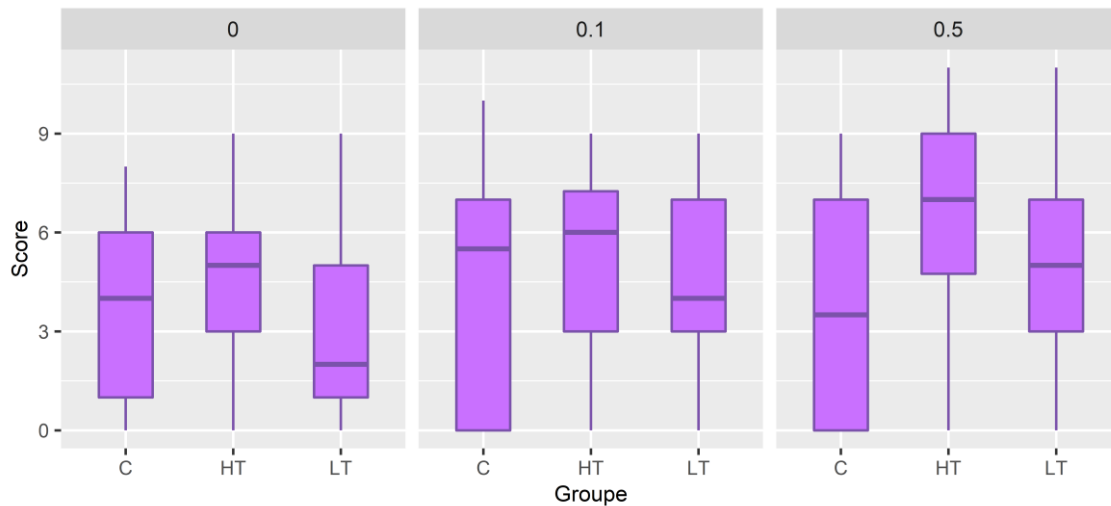


Figure 53 : Boxplot montrant le nombre d'éléments du motif disruptif (entre 0 et 11 éléments exprimés) en fonction des conditions d'élevage et des conditions expérimentales chez les seiches juvéniles pour le motif cercle échiquier

En observant les figures 53 et 54 on peut voir que les seiches n'utilisent pas les mêmes éléments disruptifs lorsque le motif contrasté (échiquier) est un élément proximal ou distal. En comparant les diagrammes A et D, B et E et C et F de la figure 54 on peut voir qu'en moyenne les seiches expriment plus d'éléments disruptifs lorsqu'elles sont sur un motif contrasté proximal (cercle échiquier).

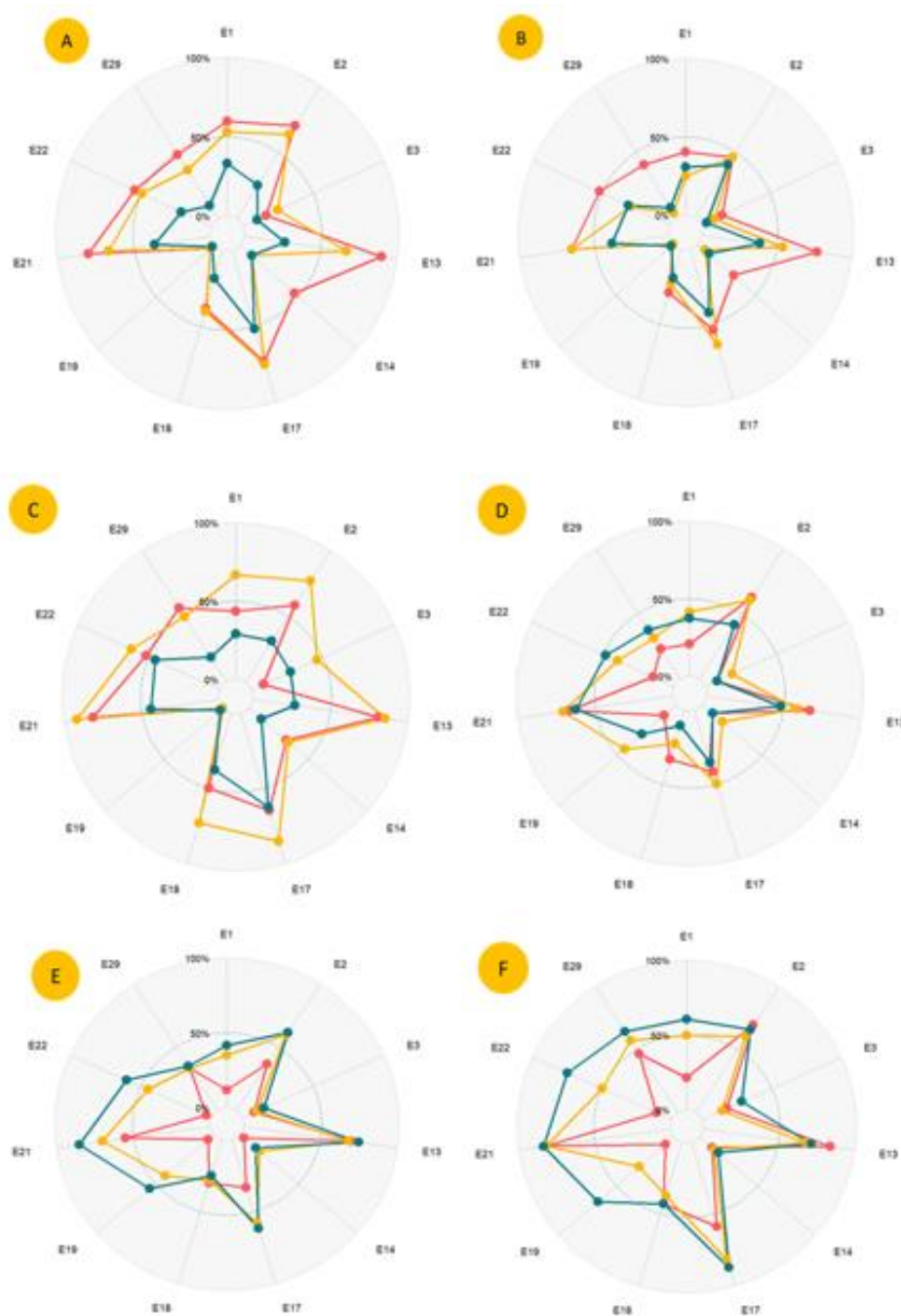


Figure 54 : Diagramme araignées montrant la proportion de seiche utilisant chaque élément du motif disruptif pour les trois conditions expérimentales et les deux motifs en fonction du groupe d'élevage. Plus le point est éloigné du centre et plus la proportion de seiche utilisant cet élément dans le camouflage est élevée.

Discussion

En fonction de la place des motifs testés (environnements proximaux ou distaux) les seiches n'adoptent pas le même camouflage : pour tous les groupes les diagrammes A et D, B et E et C et F sont différents (Figure 54). La comparaison deux à deux de ces diagrammes montre que les seiches semblent se focaliser sur les éléments contrastés de leur environnement. Ainsi, lorsque le motif contrasté est à distance il est de moins en moins visible à mesure que la turbidité augmente et les seiches ont tendance à diminuer leurs motifs disruptifs quel que soit le groupe d'élevage. Au contraire, lorsque le motif contrasté est en position proximale l'augmentation de la turbidité s'accompagne d'une augmentation du motif disruptif. Une exception existe néanmoins dans le groupe témoin où les variations du motif sont quasiment inexistantes lorsque la turbidité augmente et que le motif contrasté est proximal (Figure 53,54). Les variations pour ce groupe se mesurent plutôt en termes d'intensité du motif ou en taille des papilles (Figures 48, 49,50). Il est possible que chez ce groupe le camouflage adopté soit influencé par les éléments contrastés de l'environnement. Par ailleurs en observant plus finement les motifs adoptés on peut constater que lorsque le motif contrasté est distal les groupes LT et C utilisent moins le motif disruptif lorsque la turbidité augmente alors que pour le groupe HT cela dépend de la concentration. Pour une turbidité faible il y a une augmentation du motif disruptif puis une diminution du motif disruptif à une turbidité forte pour le groupe HT. Le camouflage étant sous contrôle visuel chez la seiche, des différences de camouflage pourraient s'expliquer par des différences d'acuités visuelles au sein des groupes d'élevage. Il peut s'agir d'une différence au niveau de la perception de la turbidité et de son impact sur la visibilité des motifs, sur leur couleur et/ou leur intensité. L'eau turbide par ses propriétés physiques modifie la quantité de lumière présente dans l'environnement autour de la seiche. On sait que le camouflage exprimé par la seiche est déterminé par les éléments horizontaux mais aussi les éléments verticaux de son environnement (Barbosa et al., 2008). La luminosité de l'environnement (Hanlon et al., 2009) ainsi que la taille des éléments composants le substrat sur lequel elle se camoufle (Chiao et Hanlon, 2001 ; Barbosa et al., 2007, 2008) sont également des éléments modifiant le motif utilisé par la seiche pour se camoufler. La turbidité en modifiant ces différents paramètres pourrait conduire à des patterns différents de ceux utilisés en eau claire. Le camouflage de la seiche est aussi dépendant de son environnement d'élevage (Lee et al, 2012 ; O'Brien et al.,

2016 ; Poirier et al., 2005), plus ce dernier est contrasté plus la seiche aura tendance à préférer les environnements contrastés et à adopter un comportement efficace dans ce type d'environnement. Les différents groupes étant élevés dans différentes conditions de turbidité il est possible que ces différences aient eu un impact sur les motifs exprimés et sur les éléments perçus au sein du bac expérimental. Poirier et ses collaborateurs (2004) ont également montré que les seiches d'un même groupe n'utilisent pas le même type de camouflage lorsqu'elles sont placées sur un substrat donné (uniforme ou échiquier). Au sein d'un même bac d'élevage il est également fréquent de voir que les différents animaux n'utilisent pas toujours le même camouflage à proximité des mêmes éléments (plante, galet) de leur environnement d'élevage (observations personnelles). De plus le même individu est susceptible d'utiliser des motifs différents dans un même environnement comme son bac d'élevage. Les différents patterns utilisés par la seiche peuvent être les reflets de changements d'état physiologique ou d'émotions. Les seiches étant exposés aux trois conditions d'élevage lors du test il est également possible que chaque groupe de seiche soit mieux camouflé dans le milieu d'élevage dans lequel il a été élevé. Pour les seiches élevées en eau turbide le fait d'être placées dans un cylindre d'eau claire lors de l'expérience a également pu modifier leur comportement et induire un stress plus important (luminosité plus importante que dans leur bac d'élevage) que pour les seiches contrôles.

Dans la littérature le champ gauche des seiches semble utiliser pour la recherche et la détection de prédateur (Schnell et al, 2016a). Les auteurs proposent que le champ droit des seiches soit utilisé pour traiter les informations nécessaires au camouflage des seiches. Schnell et ses collaborateurs (2016a) semble confirmer ces données puisqu'ils montrent que les seiches juvéniles utilisent plus fréquemment dans leur camouflage les motifs présents à droite. On peut donc supposer que le motif de camouflage choisi par la seiche sera prioritairement celui présent dans son champ droit dans une situation où l'environnement des deux champs n'est pas le même.

I.2. Expérience 2 : Lien entre turbidité, condition d'élevage et camouflage de groupe

Introduction

Dans les laboratoires de recherche et en élevage aquacole, les seiches sont élevées en groupe et il est possible de les voir adopter un camouflage similaire lorsqu'elles sont proches et placées à proximité d'un même élément de leur environnement comme une algue (Figure 55). Nous avons donc voulu tester si les seiches étaient capables d'adopter des motifs spécifiques à des situations grégaires (comme en élevage) sur un substrat donné. Cela implique que chaque seiche adopte un motif similaire à celui des congénères qui l'entoure. Si c'est le cas, nous avons voulu déterminer si la turbidité de l'eau modifiait ces comportements.



Figure 55 : Gauche : photographie d'un groupe de seiche camouflé sous une plante artificielle dans leur bac d'élevage. Ces seiches présentent un camouflage très homogène au sein du groupe. Droite : photographie d'un groupe de seiches testées sur le motif échiquier en turbidité faible (0.1g/l ou 50 NTU).

Matériel et Méthodes

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes récoltées à Luc-sur-Mer et Blainville en France (Normandie). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites au chapitre introductif (introduction partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 4 mois dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience 55 seiches ont été testées (5 par groupe répartie dans 11 groupes : 4 groupes C, 5 groupes LT

et 3 groupes HT) entre 3 et 4 mois. Ces âges sont en accord avec la littérature montrant une maturation du comportement de camouflage et de l'acuité visuelle dont dépend ce comportement (Poirier et al., 2005 ; Groeger et al, 2005). Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU ((numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014)

Dispositif

Le dispositif est le même que pour le camouflage individuel. Cependant on teste ici les groupes de seiches sur un motif unique qui est présent sur tout le fond du bac de test et sur ses parois verticales (Figures 55 et 56). La taille des cylindres utilisés est également adaptée pour contenir des groupes de cinq individus. Elle est de 18 cm (individus de petites tailles) ou de 24 cm (individus de grandes tailles).

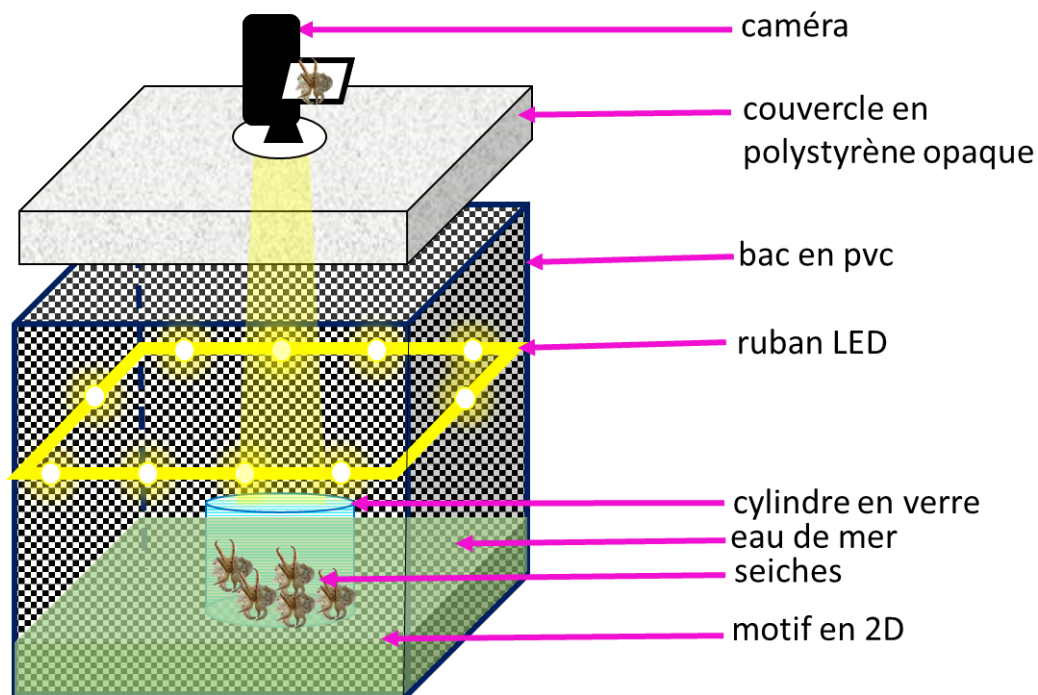


Figure 56 : Schéma du dispositif expérimental pour l'expérience camouflage en groupe. Les animaux sont introduits au centre du dispositif dans un cylindre en verre contenant de l'eau claire. Le dispositif est recouvert d'un motif en 2D, illuminé par un ruban LED et rempli d'eau claire ou turbide. Le dispositif est recouvert d'un couvercle opaque laissant une ouverture pour une caméra vidéo permettant de filmer le comportement des animaux pendant le test. Chaque groupe est testé à 6 reprises : 2 motifs \times 3 conditions de turbidité.

Test comportemental

Le test est ici réalisé comme le test de camouflage individuel de l'expérience 1, la seule différence est que pour l'expérience 2 on introduit les seiches par groupe de 5.

Statistiques

Nos effectifs étant inégales entre les groupes et non suffisant pour effectuer des tests statistiques fiables nous présenterons simplement les tendances obtenues dans la suite.

Résultats

Pour le motif échiquier on peut voir que les différents groupes n'ont pratiquement pas utilisé le motif uniforme (Figure 57). Dans les trois groupes les seiches ont majoritairement utilisé le motif disruptif ainsi que les papilles dans les trois conditions. Pour les trois groupes l'utilisation du motif stipple augmente à mesure que la turbidité augmente (Figure 57). Le motif mottle à l'inverse diminue avec l'augmentation de la turbidité (Figure 57). Les groupes LT et HT ont des variations de motifs plus marquées entre les trois conditions expérimentales que le groupe C. Par exemple, dans le groupe HT, 100% des seiches expriment un motif disruptif en eau claire contre 55% en eau fortement turbide (variation de 45% contre une variation de 5% dans le groupe C) (Figure 57).

Pour le motif gris uniforme on constate qu'aucun groupe n'a utilisé de motif mottle. Dans les trois groupes le motif uniforme, utilisé en eau claire disparaît lorsque la turbidité augmente au profit du motif stipple et, dans une moindre mesure, du motif disruptif. Au niveau des papilles on constate une augmentation de leur expression en eau très turbide pour le groupe LT et une diminution pour les deux autres groupes.

Lorsqu'on observe les motifs et les papilles utilisées en se plaçant à l'échelle de chaque groupe pour une même condition d'élevage on constate qu'il existe de fortes variations intergroupes. Dans les cinq groupes élevés dans de l'eau faiblement turbide, un des groupes utilise le motif uniforme en majorité lorsque l'environnement est contrasté et que la turbidité augmente alors que les autres groupes augmentent leur motif stipple et diminuent leur motif mottle (Figure 58).

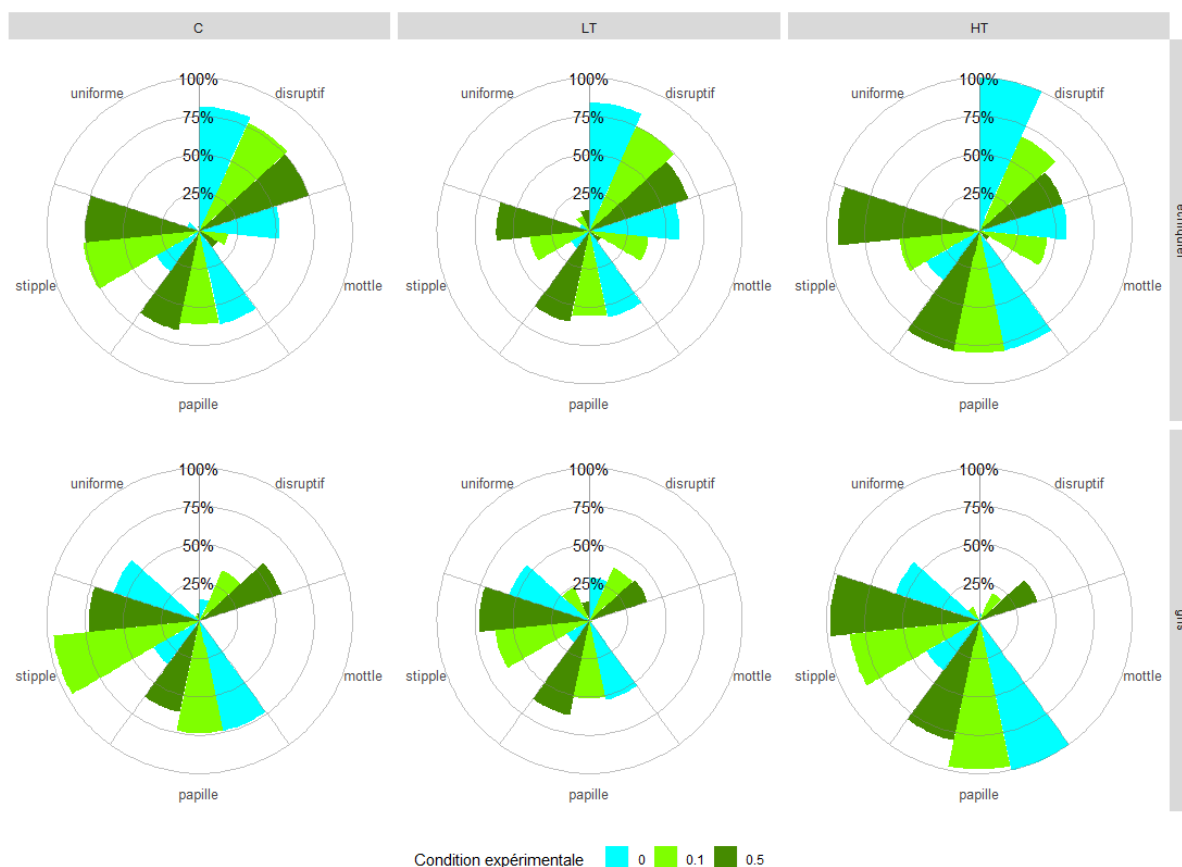


Figure 57 : Diagramme montrant les motifs et papilles utilisés en moyenne pour différentes conditions d'élevage, conditions expérimentales (eau claire ou 0, eau faiblement turbide ou 0.1 et eau fortement turbide ou 0.5) et motif de fond (cercle gris ou cercle échequier) chez la seiche commune testée en groupe.



Figure 58 : Histogramme montrant les motifs utilisés (en proportion de seiche) par les groupes de seiches en fonction du groupe d'élevage et des conditions de turbidité (eau claire, eau faiblement turbide, eau fortement turbide) pour le motif échiquier.

Discussion

Lorsque l'environnement est contrasté (échiquier) les groupes élevés en eau claire (C) semblent percevoir l'eau faiblement turbide et l'eau fortement turbide de la même façon et adopte un camouflage similaire en eau faiblement turbide ou fortement turbide (Figure 57). L'expression des motifs et des papilles utilisés par les seiches élevées dans les groupes LT et HT est influencée par la turbidité de l'environnement. Lorsque l'environnement est uniforme (gris) les trois groupes semblent adopter des camouflages différents dans les trois conditions de turbidité.

En comparant les réponses pour les deux types de motifs on constate que plus la turbidité augmente plus les groupes de seiches juvéniles expriment le motif stipple (Figure 57).

L'utilisation des autres motifs (disruptif pour le motif gris et mottle pour le motif disruptif) est dépendant de l'aspect de l'environnement (contrasté ou uniforme) entourant la seiche (Figure 57). L'expression des papilles semble indépendante de la turbidité lorsque l'environnement est contrasté (Figure 57 haut). Cette expression des papilles varie uniquement lorsque les groupes de seiches sont entourés d'une eau très turbide en milieu uniforme (motif gris, Figure 57 bas). La variabilité des réponses dans l'utilisation des motifs et des papilles des différents groupes rencontrant les mêmes conditions d'élevage confirme que la perception de la turbidité n'est pas la même pour les individus d'une même condition d'élevage (Figure 58).

I.3. Expérience 3 : Turbidité et adaptation dynamique du camouflage

Introduction

En milieu naturel, la turbidité de l'eau peut varier brutalement à l'échelle de la journée lors des marées et il paraît donc intéressant d'avoir un camouflage qui s'adapte rapidement au changement de turbidité. Nous avons voulu déterminer si des seiches de 5-6 mois issues du groupe contrôle étaient capables d'adapter leur camouflage lorsqu'il y avait une arrivée d'eau turbide de façon brusque. Pour cela nous avons soumis les seiches à un test où l'eau était d'abord claire puis arrivait progressivement à une turbidité importante de 0,5g/l (300 NTU). La seiche ayant un camouflage dynamique notre hypothèse est que la seiche change les motifs de son camouflage lorsqu'elle passe rapidement d'un milieu clair à turbide.

Matériel et Méthodes

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes récoltées à Luc-sur-Mer et Arcachon en France (Normandie et Gironde). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites au chapitre introductif (introduction partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 6 mois dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience 6 seiches ont été testées (groupe témoin C) à l'âge de 6 mois. Cet âge correspond à une période où le système visuel est déjà bien développé et est en accord avec la littérature montrant que le système visuel des jeunes seiches se développe avec l'âge (Groeger et al, 2005). Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU (numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014).

Dispositif

Le dispositif se compose d'un bac en pvc gris opaque identique au bac d'élevage de l'animal (40cm×60cm×30cm) rempli d'eau de mer claire et au centre duquel on place un cylindre en verre (diamètre 18cm) contenant l'animal. Sur le fond et les parois du dispositif deux motifs sont présentés aléatoirement : un motif gris uniforme et un motif échiquier. Ces

deux motifs sont connus pour évoquer respectivement chez la seiche un motif uniforme ou un motif disruptif. Le dispositif d'expérimentation est illuminé par un ruban LED et couvert à l'aide d'un couvercle en polystyrène pour éviter que l'animal ne soit distrait par l'extérieure. Au centre du couvercle une ouverture permet l'enregistrement du comportement de la seiche pendant l'expérience via une caméra vidéo. Au-dessus de la caméra un entonnoir relié à 4 tuyaux fixé aux 4 coins du dispositif permet au cours de l'expérience d'ajouter de l'eau turbide et donc de passer d'une eau claire à une eau turbide au cours du test.

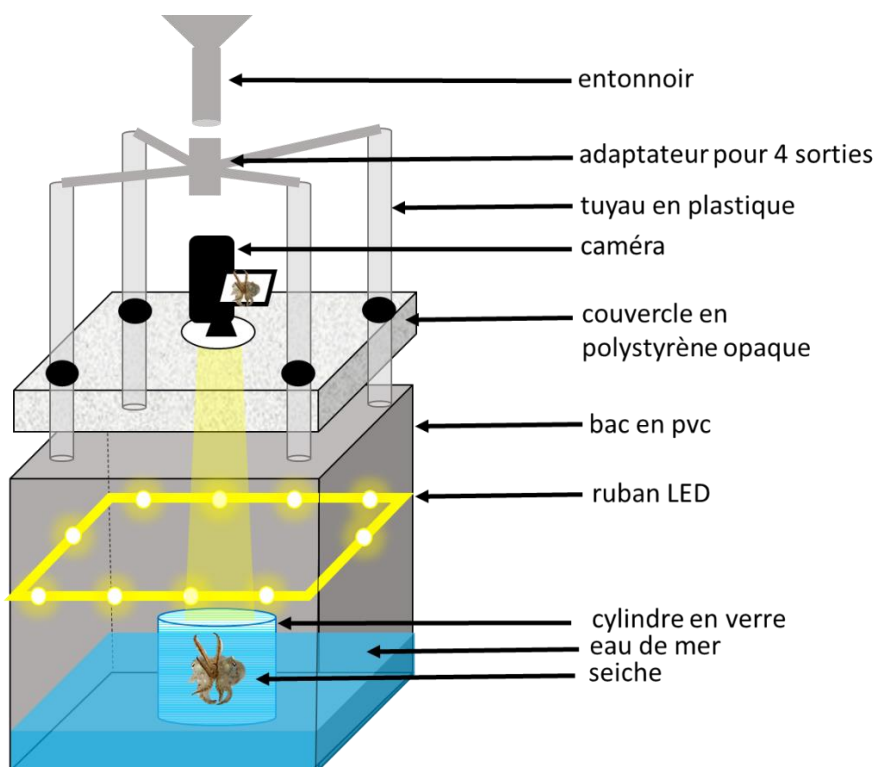


Figure 59 : Schéma du dispositif expérimental de camoufrage dynamique. L'animal est placé dans un cylindre en verre au centre d'un dispositif rempli d'eau claire. Ce dispositif est éclairé par un ruban led et recouvert d'un couvercle opaque ménageant des ouvertures pour une caméra vidéo et des tuyaux. Le comportement de l'animal est filmé pendant 30 minutes. A $t=15$ min on ajoute délicatement de l'eau turbide dans le dispositif à l'aide d'un entonnoir relié aux tuyaux aboutissant dans l'eau du dispositif. L'eau entourant la seiche passe donc d'une eau claire à une eau fortement turbide.

Test comportemental

Les individus sont transférés délicatement de leur bac d'élevage dans un cylindre en verre (18 cm de diamètre) et placé au centre du dispositif expérimental (bac en pvc) rempli d'eau claire. Une fois le cylindre au centre le couvercle est refermé et la caméra enregistre le comportement de l'animal pendant 30 min. A 15 min il y a ajout d'eau turbide dans le dispositif expérimental via les 4 tuyaux au coin du dispositif. L'animal passe donc 15 min en eau claire

puis approximativement 15 min en eau turbide. Chaque animal effectue le test une seule fois sur chaque motif (échiquier et gris uniforme). A l'issue de l'expérience l'animal est remis dans son bac d'élevage et nourri *ad libitum*. La turbidité est mesurée avant l'introduction de l'animal et à la fin de l'expérience pour s'assurer d'une bonne répétabilité des conditions expérimentales.

Statistiques

Nos effectifs insuffisants ne permettent pas d'effectuer des tests statistiques solides, nous parlerons donc uniquement de tendances observées chez les six individus testés sur les deux motifs.

Résultats

Lorsque l'environnement est uniforme 67% des seiches utilisent un motif uniforme quel que soit la turbidité du milieu. Les individus restants utilisent un motif disruptif avant l'ajout de turbidité puis utilise un motif uniforme lorsque le milieu devient turbide. Lorsque l'environnement est contrasté, l'augmentation de la turbidité du milieu s'accompagne d'une diminution du motif disruptif (expression de moins d'élément et/ou diminution de leur intensité) au profit d'un motif mottle-disruptif (67% des individus). Les individus restants ont exprimé les mêmes motifs (disruptif ou uniforme) quel que soit la turbidité du milieu.

Discussion

Les seiches communes de 6 mois sont capables en majorité d'adapter de façon dynamique leur camouflage et faire face à une variation soudaine de la turbidité du milieu. Un individu ($n=1$) ne modifie pas les motifs qu'il utilise quel que soit l'environnement ou la turbidité. Les individus testés ici ont été élevés en eau claire, il est possible que ce milieu d'élevage par son homogénéité ne permette pas à tous les individus de développer des capacités de camouflage pour faire face à la variabilité de leur environnement. Poirier et ses collaborateurs (2005) ont en effet montré que les individus élevés en milieu appauvri (bac gris uniforme) ne sont pas capables de se camoufler avec efficacité lorsqu'ils sont testés en milieu contrasté. La présence de turbidité en élevage permet de créer un environnement en perpétuel mouvement et donc imprévisible. Ce type d'environnement est susceptible d'offrir des stimulations sensorielles aux seiches et leur permet de développer de meilleures capacités de camouflage.

II. L'ensablement

Introduction

Pour les animaux présents sur le fond, un comportement défensif très utilisé est l'ensablement. C'est un comportement qui consiste à se recouvrir entièrement du substrat tout en maintenant certains organes (généralement les yeux) en dehors de celui-ci. Utiliser le substrat comme camouflage réduit les coûts énergétiques associés aux changements de couleur, de forme ou de texture. Le comportement d'ensablement peut prendre entre quelques secondes (chez la seiche commune ou le crabe vert) et plusieurs minutes en fonction des espèces. La séquence comportementale est décomposée en une phase où l'animal creuse une cavité en évacuant le substrat puis d'une phase où l'animal se place dans la cavité tout en se recouvrant l'ensemble du corps de substrat. Le comportement d'ensablement même lorsqu'il est rapide occasionne un risque puisque lorsqu'il creuse pour s'ensabler l'animal fait des mouvements de va et vient important ce qui occasionne des vibrations et mouvements d'eau et peut donc alerter des prédateurs et faire fuir des proies. Chez la seiche commune le comportement d'ensablement est utilisé dès la naissance (Mather, 1986) mais son efficacité s'améliore avec l'âge pendant les premiers mois de vie de la seiche et dépend également de la présence de substrat dans le milieu de vie des organismes (Poirier et al, 2004) (voir également le chapitre introductif). Cela suggère qu'il existe un développement de ce comportement chez la seiche juvénile. Plusieurs études ont également montré que le comportement d'ensablement pouvait être perturbé par des composés pharmaceutiques présents en zone côtières (Chabenat et al., 2020 ; Bidet et al., 2016) seuls ou en synergie. En augmentant le nombre de particules en suspension dans l'eau l'augmentation de la turbidité pourrait former une couche de substrat au fond des bacs d'élevage (après sédimentation) et serait susceptible de stimuler le comportement d'ensablement. Chez la seiche on sait que le comportement d'ensablement n'est pas un comportement considéré comme guidé par des stimulations visuelles, l'étudier en condition turbide permettrait donc de voir si la turbidité peut avoir un impact sur des comportements indépendants de la vision. Nos hypothèses sont que la turbidité ne devrait pas impacter le comportement d'ensablement car ce dernier ne dépend pas de stimuli visuels.

Matériel et méthodes

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes récoltées à Luc-sur-Mer et Blainville en France (Normandie). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites au chapitre introductif (introduction partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 1 mois dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience 30 seiches ont été testées (10 par groupe) à 3 âges différents : 15 jours, 21 jours et 28 jours. Ces âges sont en accord avec la littérature montrant une maturation du comportement d'ensablement entre l'éclosion et l'âge d'un mois (Poirier et al, 2005). Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU (numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014)

Dispositif

Le dispositif se compose d'un bac en pvc gris opaque identique au bac d'élevage de l'animal (40cm×60cm×30cm) rempli d'eau de mer (claire ou turbide) et au centre duquel on place un cylindre en verre (diamètre 9cm, hauteur 9cm) contenant l'animal ainsi qu'une fine couche de sable fin (épaisseur de 1 cm minimum). Le bac d'expérimentation est illuminé par un ruban LED et couvert à l'aide d'un couvercle en polystyrène pour éviter que l'animal ne perçoivent des éléments extérieurs au dispositif. Au centre du couvercle une ouverture permet l'enregistrement du comportement de la seiche pendant l'expérience via une caméra vidéo (Figure 60).

Test comportemental

Les seiches sont placées délicatement dans un cylindre en verre (diamètre 9 cm, hauteur 9 cm) préalablement rempli d'une fine couche de sable fin (1cm-2cm) provenant de la plage de Luc-sur-Mer (Figure 60). Le cylindre en verre est placé au centre d'un bac en pvc gris opaque identique au bac d'élevage de l'animal (40cm×60cm×30cm) rempli soit d'eau claire (condition expérimentale témoin/claire) soit d'eau turbide (condition expérimentale

turbide). Une fois le cylindre de verre placé au centre un couvercle en polystyrène est placé au-dessus du bac afin d'éviter à l'animal d'être dérangé par les distractions extérieures. Ce couvercle ménage une ouverture pour une caméra vidéo. Le comportement de l'animal est filmé pendant 30 min à l'issue desquelles l'animal est délicatement replacé dans son bac d'élevage et récompensé d'une crevette. Chaque animal passe un test d'ensablement dans chaque condition expérimentale et ce à trois âges différents : 15 jours, 21 jours et 28 jours. Chaque vidéo permet de déterminer la proportion de seiches s'ensablant dans chaque condition et à chaque âge ; le nombre d'ensablement sur les 30 min d'expérience, le temps passé ensabler et l'efficacité de l'ensablement. Ce dernier paramètre est mesuré à l'aide de la proportion de corps ensablé et de l'homochromie des parties du corps de la seiche non ensablées avec le substrat sableux environnant.

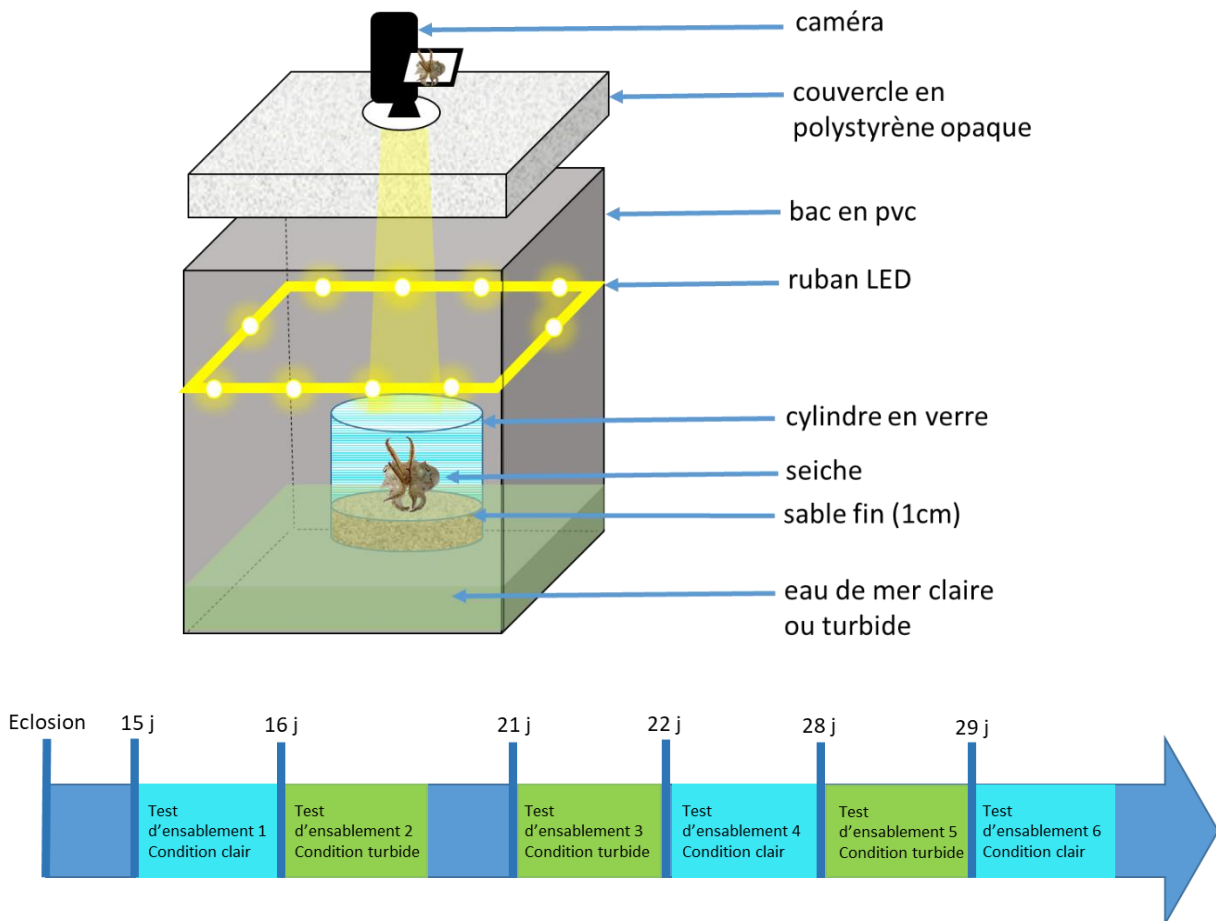


Figure 60 : Schéma du dispositif expérimental pour le test d'ensablement et exemple de planning expérimental. L'animal est mis dans un cylindre en verre contenant de l'eau claire et une couche de sable fin. Il est ensuite placé au centre du dispositif expérimental. Ce dernier est éclairé par un ruban led et recouvert d'un couvercle opaque ménageant une ouverture pour une caméra vidéo permettant de filmer le comportement d'ensablement de l'animal pendant 30 min. Chaque animal est testé en eau claire et en eau turbide à l'âge de 15 jours, 21 jours, 28 jours.

Statistiques

Pour les différents paramètres un test de Wilcoxon a été utilisé pour comparer les résultats obtenus entre les deux conditions expérimentales pour chaque groupe et chaque âge (non paramétrique, 2 conditions, données appariées). Pour comparer les résultats obtenus pour entre les trois groupes pour une même condition à chaque âge un test de Kruskal a été utilisé (non paramétrique, 3 groupes, données indépendantes). Pour comparer les résultats obtenus entre les trois âges au sein de chaque groupe (non paramétrique, 3 âges, données indépendantes) un test de Kruskal a été utilisé.

Résultats

Nos résultats montrent qu'en milieu turbide les seiches ont tendance à utiliser l'ensablement plus fréquemment qu'en eau claire quel que soit l'âge et le groupe d'élevage (Figure 61).

En eau claire les comportements des trois groupes diffèrent : le groupe témoin (C) a tendance à s'ensabler de moins en moins entre 15j et 28j (on passe de 50% de seiches ensablées à 15 jours à 20% de seiches ensablées à 28 jours), le groupe LT au contraire s'ensable de plus en plus (on passe de 45% de seiches ensablées à 15 jours à 90% à 28 jours) et enfin le groupe HT reste constant entre les trois âges (70% des seiches s'ensablent) (Figure 61).

Il n'y a pas de différence significative entre les groupes pour un même âge et une même condition pour la latence à s'ensabler (Kruskal-Wallis, $p_{\text{Claire}(15j)}=0.8$, $p_{\text{Claire}(21j)}=0.32$, $p_{\text{Claire}(28j)}=0.23$, $p_{\text{Turbide}(15j)}=0.051$, $p_{\text{Turbide}(21j)}=0.11$, $p_{\text{Turbide}(28j)}=0.53$). On note une tendance pour tous les groupes à avoir une latence d'ensablement supérieure en eau claire en particulier à l'âge de 15 jours (Figure 62). Chez les individus du groupe LT et HT la latence à s'ensabler ne varie pas entre les deux conditions expérimentales sauf à l'âge de 21 jours où la latence à s'ensabler est plus élevée en eau claire (Wilcoxon, $p_{\text{LT}(15j)}=0.059$, $p_{\text{LT}(21j)}=0.036$, $p_{\text{LT}(28j)}=0.058$; $p_{\text{HT}(15j)}=0.1$, $p_{\text{HT}(21j)}=0.02$, $p_{\text{HT}(28j)}=0.052$). Pour le groupe C les individus s'ensablent plus rapidement en eau turbide uniquement à l'âge de 15 jours (Wilcoxon, $p_{\text{C}(15j)}=0.036$, $p_{\text{C}(21j)}=1$, $p_{\text{C}(28j)}=0.37$). Il y a beaucoup de variation intragroupe pour ce paramètre. Ces variations ont tendance à diminuer avec l'âge des seiches sauf pour le groupe témoin (Figure 62).

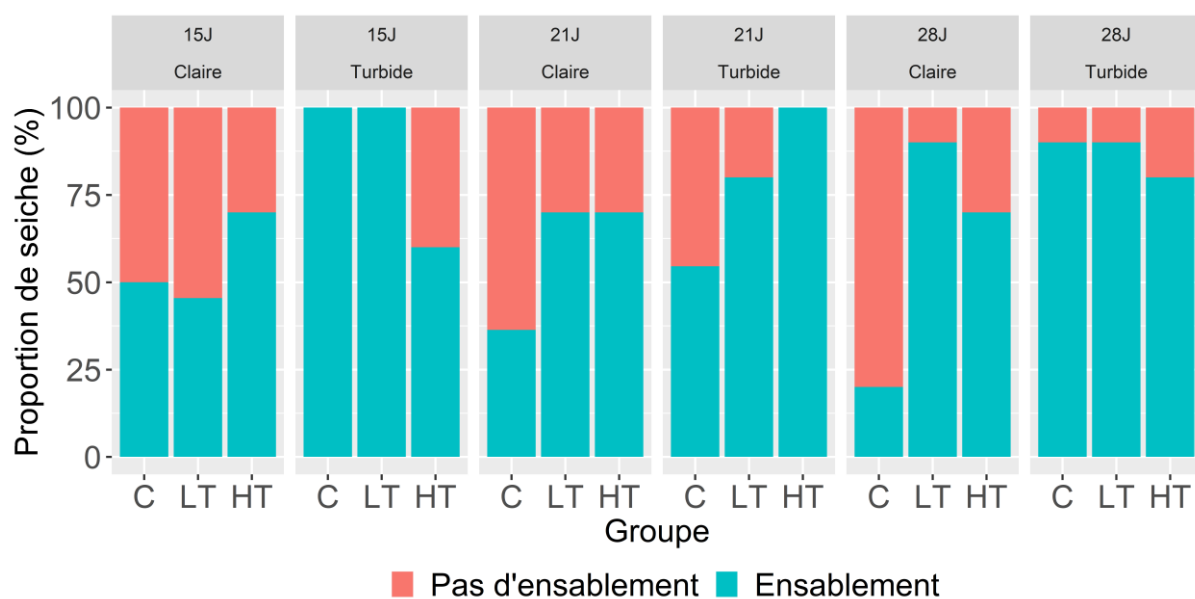


Figure 61 : Proportion de seiche qui s'ensable en fonction des groupes d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus

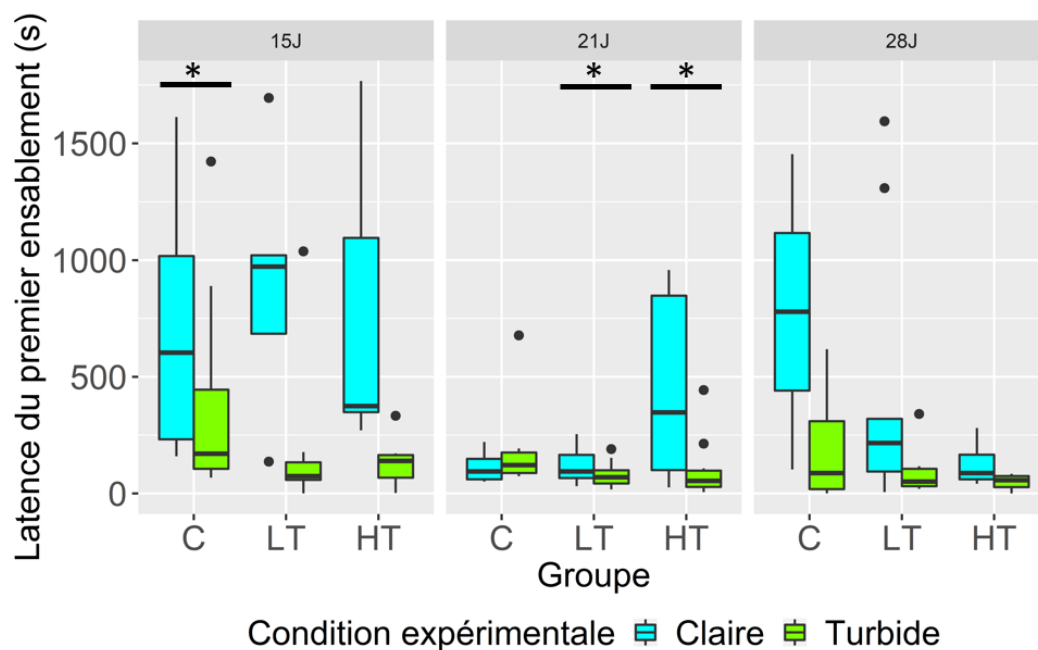


Figure 62 : Latence du premier comportement d'ensablement en fonction des groupes d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus. Pour la majorité des groupes il semble qu'il y ait une tendance à s'ensabler plus rapidement en eau turbide.

Le temps passé ensablé ne varie pas significativement entre les groupes pour un âge et une condition expérimentale donnée (Kruskal-Wallis, $p_{\text{Claire}(15j)}=0.35$, $p_{\text{Claire}(21j)}=0.7$, $p_{\text{Claire}(28j)}=0.84$, $p_{\text{Turbide}(15j)}=0.77$, $p_{\text{Turbide}(21j)}=0.63$, $p_{\text{Turbide}(28j)}=0.84$). Pour tous les groupes, on constate qu'en milieu turbide le temps ensablé augmente légèrement avec l'âge (Figure 63). Par contre en eau claire les seiches des groupes C et HT ont tendance à rester ensablées moins longtemps lorsqu'elles grandissent. Pour le groupe C le temps ensablé pour un même âge entre les deux conditions expérimentales ne varie pas significativement (Wilcoxon, $p_{C(15j)}=1$, $p_{C(21j)}=1$, $p_{C(28j)}=1$). Pour le groupe HT les individus s'ensablent plus longtemps en eau turbide à 21 jours mais les différences ne sont pas marquées pour les autres âges (Wilcoxon, $p_{HT(15j)}=0.1$, $p_{HT(21j)}=0.035$, $p_{HT(28j)}=0.2$). Les individus du groupe LT ont tendance à augmenter le temps qu'ils passent ensablés jusqu'à l'âge de 21 jours puis ce temps diminue entre l'âge de 21 jours et de 28 jours. A 28 jours le groupe LT passe significativement plus de temps ensablé en eau turbide (Wilcoxon, $p_{LT(15j)}=0.28$, $p_{LT(21j)}=0.4$, $p_{LT(28j)}=0.009$).

Chez le groupe C le nombre d'ensablement ne varie pas entre les deux conditions expérimentales quel que soit l'âge (Wilcoxon, $p_{C(15j)}=0.89$, $p_{C(21j)}=1$, $p_{C(28j)}=1$). Pour le groupe LT les individus effectuent plus d'ensablement en eau turbide à 15 jours mais les différences ne sont plus présentes à 21 jours et 28 jours (Wilcoxon, $p_{LT(15j)}=0.048$, $p_{LT(21j)}=0.35$, $p_{LT(28j)}=0.11$). Pour le groupe HT les individus effectuent plus d'ensablement en eau claire à 28 jours mais les différences ne sont pas marquées à 15 jours et 21 jours (Wilcoxon, $p_{HT(15j)}=0.18$, $p_{HT(21j)}=1$, $p_{HT(28j)}=0.036$). Le nombre d'ensablement ne varie pas pour un même âge et une même condition expérimentale entre les groupes sauf entre les groupes C et LT en eau claire à 28 jours où le groupe LT effectue plus d'ensablement que le groupe C (Kruskal-Wallis, $p_{\text{Claire}(15j)}=0.6$, $p_{\text{Claire}(21j)}=0.34$, $p_{\text{Claire}(28j)}=0.027$, $p_{\text{Turbide}(15j)}=0.074$, $p_{\text{Turbide}(21j)}=0.12$, $p_{\text{Turbide}(28j)}=0.92$). Le nombre d'ensablement réalisé au cours du test est très variable d'un individu à l'autre. En eau turbide le groupe C a tendance à effectuer toujours plus d'ensablement qu'en eau claire, c'est aussi le cas du groupe LT sauf à 28 jours (Figure 64). Pour le groupe HT l'occurrence est la même pour les deux types de milieu sauf à 28 jours (Figure 64). Le nombre d'ensablement réalisés évolue donc avec l'âge des seiches et dépend du milieu expérimental mais également du milieu d'élevage des seiches (Figure 64).

Il n'y a pas de différence significative entre les deux conditions expérimentales au sein de chaque groupe pour ce qui est de la proportion de corps ensablé excepté pour le groupe C à

28 jours qui est plus forte en eau claire (Wilcoxon, $p_{C(15j)}=0.35$, $p_{C(21j)}=1$, $p_{C(28j)}=0.018$; $p_{LT(15j)}=0.41$, $p_{LT(21j)}=0.55$, $p_{LT(28j)}=0.18$; $p_{HT(15j)}=0.64$, $p_{HT(21j)}=0.84$, $p_{HT(28j)}=0.94$) (Figure 65). La proportion de corps ensablé ne varie pas significativement entre les groupes au sein pour un même âge et une même condition expérimentale sauf pour les groupes C et LT à 28 jours en eau claire (Kruskal-Wallis, $p_{Claire(15j)}=0.61$, $p_{Claire(21j)}=0.29$, $p_{Claire(28j)}=0.001$, $p_{Turbide(15j)}=0.66$, $p_{Turbide(21j)}=0.056$, $p_{Turbide(28j)}=0.29$). En effet le groupe LT a une proportion de corps ensablé significativement supérieure à celle du groupe C en eau claire à 28 jours (test de Dunn, $p=0.0008$). Il y a une tendance pour le groupe témoin à s'ensabler plus globalement en eau claire par rapport à l'eau turbide (Figure 65). Chez le groupe C et LT on voit une tendance à augmenter la proportion de corps ensablé avec l'âge dans les deux milieux (Figure 65). Pour ces groupes il semble que le comportement d'ensablement s'améliore avec l'âge aussi bien en eau turbide qu'en eau claire (Figure 65). C'est également le cas en milieu clair pour le groupe HT. Par contre en eau turbide ce groupe voit d'abord une diminution de l'efficacité de l'ensablement suivi d'une augmentation. La forte variabilité individuelle semble néanmoins diminuer avec l'âge des seiches (Figure 65).

Chez tous les groupes les seiches adoptent une couleur plus claire ou proche du sable en condition claire et plus sombre en condition turbide (Figure 66). En eau claire les seiches du groupe LT et HT semblent se rapprocher d'une homochromie parfaite avec le substrat à mesure qu'elles s'approchent de l'âge d'un mois. Pour le groupe LT, l'homochromie pour les deux conditions expérimentales sont significativement différentes quel que soit l'âge des seiches (Wilcoxon, $p_{LT(15j)}=0.004$, $p_{LT(21j)}=0.011$, $p_{LT(28j)}=0.033$). Pour le groupe C, l'homochromie en eau turbide et en eau claire sont significativement différentes à l'âge de 15 jours et 28 jours (Wilcoxon, $p_{C(15j)}=0.0011$, $p_{C(21j)}=0.2$, $p_{C(28j)}=0.006$). Pour le groupe HT les individus adoptent une couleur significativement plus sombre en eau turbide uniquement à l'âge de 28 jours (Wilcoxon, $p_{HT(15j)}=0.13$, $p_{HT(21j)}=0.058$, $p_{HT(28j)}=0.02$). Le groupe C présente une homochromie significativement différente du groupe LT en eau turbide à 21 jours (Kruskal, $p_{Turbide(21j)}=0.04$ et test de Dunn entre les groupes C et LT, $p=0.0328$). En eau claire, le groupe C a une homochromie significativement différente des groupes LT et HT à 28 jours (Kruskal, $p_{Claire(28j)}=0.0023$ et test de Dunn entre les groupes C et LT : $p=0.0044$ et entre les groupes C et HT : $p=0.0234$). En eau turbide il semble que les seiches restent toujours plus

foncées que le substrat quel que soit le groupe d'élevage ou l'âge des individus. En eau turbide l'efficacité de l'homochromie des seiches ne s'améliore donc pas avec l'âge.

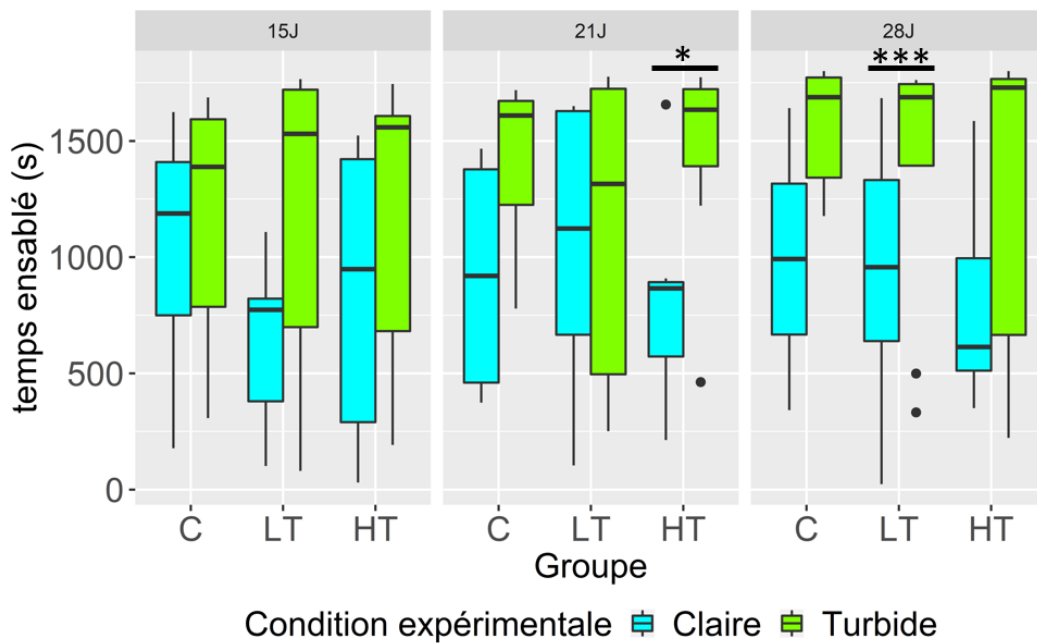


Figure 63 : Temps passé ensablé en fonction du groupe d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus. Les groupes LT et HT s'ensablent significativement plus longtemps en eau turbide respectivement à 28 jours et à 21 jours. On observe une tendance à rester plus longtemps ensablé lorsque les individus sont entourés d'eau turbide quel que soit le groupe et l'âge.

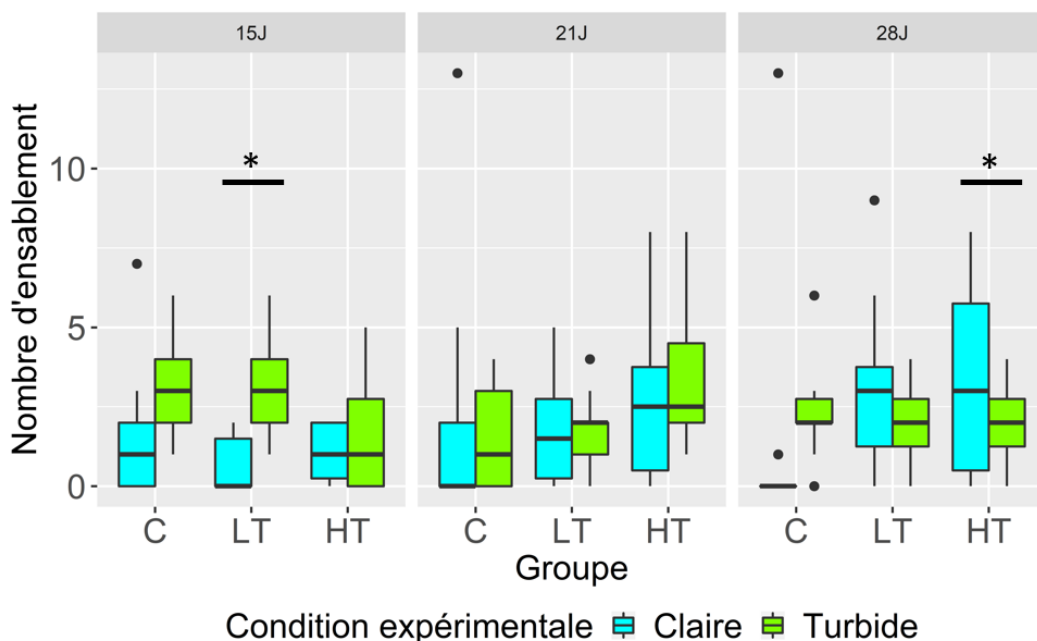


Figure 64 : Nombre d'occurrence du comportement d'ensablement en fonction du groupe d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus. Les individus du groupe LT font significativement plus d'ensablement lorsqu'ils sont en eau turbide à 15 jours. Les individus du groupe HT font significativement plus d'ensablement lorsqu'ils sont en eau claire à 28 jours.

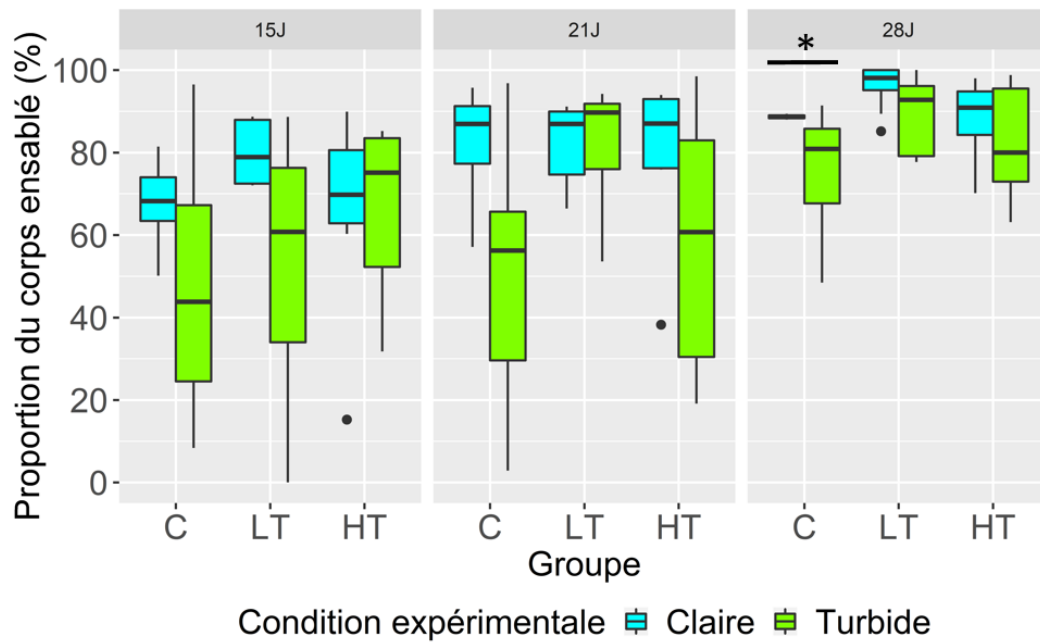


Figure 65 : Proportion de corps ensablé en fonction du groupe d'élevage, des conditions expérimentales et de l'âge des individus. Pour le groupe témoin les seiches ont le corps significativement plus ensablé en eau claire qu'en eau turbide à 28 jours. On peut noter une tendance à avoir le corps plus ensablé en eau claire pour la majorité des groupes quel que soit leur âge.

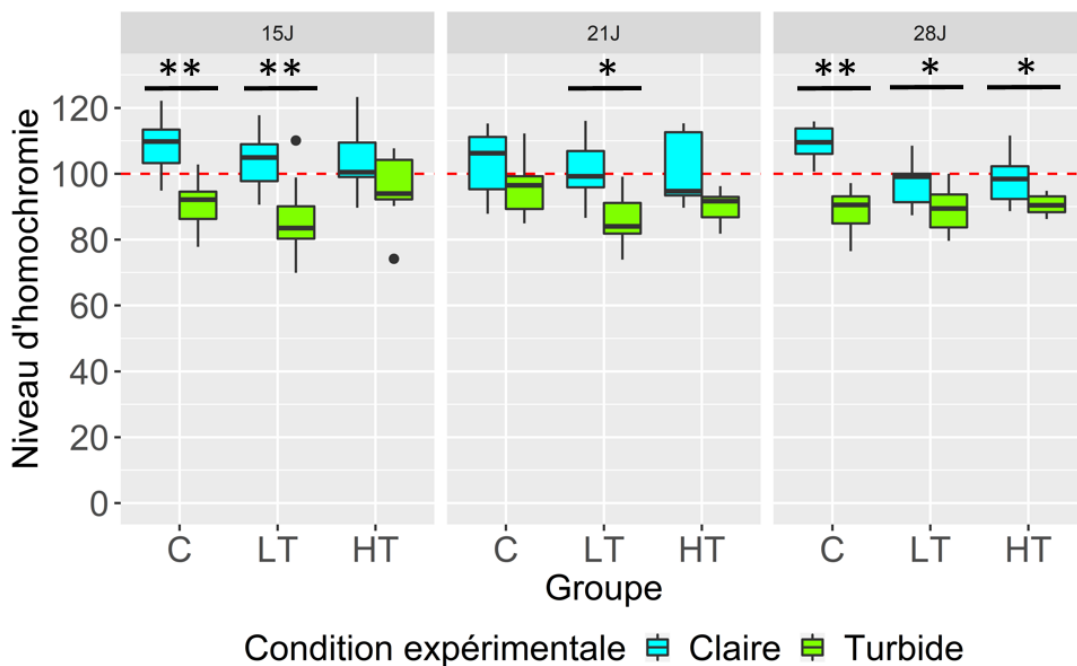


Figure 66 : Niveau d'homochromie de la seiche par rapport au substrat (sable). L'homochromie parfaite est atteinte pour la valeur 100 (ligne en pointillée rouge) lorsque la seiche est de même couleur que le sable. Un niveau d'homochromie au-dessus de la ligne rouge signifie que la seiche est plus claire que le sable, et lorsque ce niveau est en dessous cela signifie que la seiche est plus foncée que le sable. La majorité des seiches sont plus claires que le sable en eau claire et plus foncée en eau turbide. Ces différences sont significatives pour le groupe LT à tous les âges, pour le groupe C à 15 jours et 28 jours et pour le groupe HT à 28 jours.

Discussion

Nos résultats montrent qu'en milieu turbide les seiches ont tendance à utiliser l'ensablement plus fréquemment qu'en eau claire quel que soit l'âge et le groupe d'élevage (Figure 61).

On note une tendance pour tous les groupes à avoir une latence d'ensablement supérieure en eau claire en particulier à l'âge de 15 jours (Figure 62). La diminution de la latence à s'ensabler montre une amélioration de l'efficacité du comportement avec l'âge.

Le temps passé ensablé a tendance à être moins long en eau claire quel que soit le groupe. Cela n'est pas surprenant puisque le temps passé dépend notamment de la latence avec laquelle les individus s'ensablent mais également du nombre de comportement d'ensablement et de « désensablement » réalisés lors du test. On peut voir que pour ce paramètre, les différences intragroupes sont élevées quel que soit l'âge des individus testés. Pour tous les groupes, on constate qu'en milieu turbide le temps ensablé augmente légèrement avec l'âge. Par contre en eau claire on constate une diminution du temps ensablé avec l'âge (groupe C et HT) ou une augmentation suivie d'une diminution de ce temps ensablé avec l'âge (groupe LT) (Figure 63).

Le nombre d'ensablement réalisé évolue avec l'âge des seiches et dépend du milieu expérimental mais également du milieu d'élevage des seiches (Figure 64). A priori un ensablement est efficace lorsque l'animal effectue ce comportement rapidement et avec un nombre de mouvement limité. Le comportement d'ensablement est donc efficace lorsque le nombre d'ensablement réalisé par l'animal lors du test est faible. En effet à chaque fois qu'une seiche s'ensable ou sort du sable elle émet des vibrations et des mouvements qui peuvent être perçus par des prédateurs potentiels. Dans nos données nous avons comptabilisés un événement d'ensablement chaque fois que la seiche effectuait le comportement complet mais également lorsqu'elle bougeait légèrement afin de se remettre du sable sur le manteau. Ce dernier comportement comporte moins de risque car plus discret que le comportement entier. Pour une seiche il semble donc plus efficace d'effectuer un premier ensablement puis d'ajuster sa position et la quantité de sable qui la recouvre plutôt que de sortir du sable et se réensabler. L'ensablement s'améliorant avec l'âge des seiches (Poirrier et al, 2004) il est possible que les individus plus âgés soient capables de se montrer plus efficace dans leur

ensablement et qu'ils compensent la perte de sable due aux mouvements et à leur respiration par de légers ré-ensablements contrairement aux jeunes seiches qui effectuent de nouveau la totalité du comportement.

La proportion de corps ensablé ne varie pas entre les âges et entre les deux conditions expérimentales excepté pour le groupe C à 28 jours (Figure 65). Chez les groupes C et LT la proportion de corps ensablé augmente avec l'âge dans les deux milieux (Figure 65). Pour ces groupes il semble donc que le comportement d'ensablement s'améliore avec l'âge aussi bien en eau turbide qu'en eau claire. C'est également le cas en milieu clair pour le groupe HT. Chez les seiches du groupe HT, en eau turbide, la proportion de corps ensablé diminue entre l'âge de 15 jours et 21 jours puis augmente entre l'âge de 21 jours et 28 jours. La variabilité individuelle semble diminuer avec l'âge des seiches, il semble donc que les différences initiales entre individus soient moins importantes à mesure que chaque seiche est en contact avec le substrat et s'habitue au dispositif expérimental. En effet, Poirier et ses collaborateurs (2004) ont pu montrer que lorsque les seiches étaient élevées en présence de sable l'efficacité de leur ensablement était meilleure que des seiches ayant été élevées sans sable. Au fil des tests, l'habituation au dispositif est également susceptible de diminuer le stress des individus lors du test ce qui peut se traduire par une absence d'ensablement chez quelques individus.

Chez tous les groupes les seiches adoptent une couleur plus claire ou proche du sable en condition claire et plus sombre en condition turbide (Figure 66). Le milieu turbide pourrait perturber les signaux lumineux perçus par la seiche et donc assombrir le pattern utilisé par ses dernières. En eau claire les seiches du groupe LT et HT semblent se rapprocher d'une homochromie parfaite avec le substrat (sable) à mesure qu'elles se rapprochent de l'âge d'un mois. En eau turbide il semble que l'efficacité de l'homochromie des seiches ne varie pas avec l'âge : les seiches restent toujours plus foncées que le substrat. Une homochromie parfaite semble pourtant nécessaire en particulier lorsque les seiches ne sont pas parfaitement ensablées. Il est possible que les deux stratégies défensives soient exclusives l'une de l'autre et n'agissent pas de concert pour améliorer la défense de la seiche contrairement à ce qu'a montré Chabenat et ses collaborateurs (2019).

III. Bilan du chapitre 3







 Eau claire	 Eau turbide
	 Nombre de seiches ensablés  Rapidité à s'ensabler  Temps passé ensablé  Proportion de corps ensablé
Seiche plus claire que le sable	Seiche plus foncée que le sable

Figure 67 : Tableau récapitulatif du comportement d'ensablement en eau claire et en eau turbide

IV. Conclusion

Les seiches adaptent leur camouflage à la turbidité de l'eau de leur environnement. Le camouflage est également influencé par l'environnement d'élevage jouant probablement sur la façon dont les seiches perçoivent la turbidité. Contrairement à nos prévisions la turbidité impacte également l'ensablement, un comportement défensif pourtant peu dépendant des stimuli visuels. Il est possible que la turbidité de l'eau modifie d'autres modalités sensorielles que la vision comme l'odorat ou encore l'ouïe. En outre, chez les poissons plusieurs articles ont montré que certains prédateurs repérant leur proie à l'odeur sont perturbés par la turbidité de l'eau. Les capacités sensorielles de la seiche se mettent en place au cours de l'embryogénèse et augmentent considérablement pendant les trois premiers mois de vie, si bien que l'on considère que la seiche possède un système sensoriel complètement fonctionnel et mûre au-delà de ses trois mois. Il serait donc intéressant de voir si les comportements adaptatifs (prédateur et défensif) des seiches à la turbidité sont dus à une modification des modalités sensorielles des seiches au cours de leur histoire individuelle. En outre, par ses propriétés physiques spécifiques le milieu turbide devrait avoir un impact sur le développement des capacités sensorielles en particulier les capacités visuelles.

Chapitre 4

Turbidité, maturation du système visuel et modalités sensorielles utilisées au cours de la prédation

Chapitre 4 : Turbidité, maturation du système visuel et modalités sensorielles utilisées au cours de la prédation

Contexte du chapitre 4 :

Ce chapitre aborde l'influence de la turbidité sur le développement des systèmes sensoriels utilisés au cours de la prédation. La seiche utilisant majoritairement la vision, nous déterminerons si la turbidité du milieu d'élevage influence le développement du système visuel chez la seiche (test optomoteur). Nous déterminerons également si la seiche utilise préférentiellement l'information visuelle ou olfactive dans un contexte de recherche alimentaire. Les résultats du test optomoteur (partie 4.1) ont fait l'objet d'un article publié cette année dans un numéro spécial (Vision in Cephalopods part II) de la revue *Frontiers in Physiology*.

I. Expérience 1 : Développement du système visuel

Early exposure to water turbidity affects visual capacities in cuttlefish (*Sepia officinalis*)

Alice Goerger¹, Anne-Sophie Darmaillacq¹, Nadav Shashar², Ludovic Dickel¹

¹Ethos (Ethologie animale et humaine) UMR 6552, Caen, France

²Department of Life Sciences, Eilat Campus, Ben Gurion University of the Negev, Eilat, Israel

* Correspondence:

Corresponding Author

ludovic.dickel@unicaen.fr

Keywords: optomotor response, linear polarization, vision, cephalopods

Running Title: Vision in turbid waters in young cuttlefish

Abstract

In La Manche (English Channel) the level of turbidity changes, not only seasonally and daily in seawater but also along the coast. As a consequence, vision in marine species is limited when based only on contrast-intensity. It is hypothesized that polarization sensitivity (PS) may help individuals detect preys and predators in turbid environments. In the cuttlefish, *Sepia officinalis*, to date, all behavioral studies have been conducted on animals reared in clear water. But the cuttlefish sensory system is adapted to a range of turbid environments. Our hypothesis was that rearing cuttlefish in clear water may affect the development of their visual system, and potentially affect their visually guided behaviors. To test this, newly-hatched cuttlefish, from eggs laid by females brought in from the wild, were reared for one month under three different conditions: clear water (C group), low turbidity (0.1g / l of clay, 50-80 NTU, LT group) and high turbidity (0.5g / l of clay, 300-400 NTU, HT group). The visual capacities of cuttlefish were tested with an optomotor apparatus at seven days and at one month post-hatching. Optomotor responses of juveniles were measured by using three screen patterns (black and white stripes, linearly polarized stripes set at different orientations, and a uniform grey screen). Optomotor responses of juveniles suggest that exposure to turbid water improves the development of their PS when tested in clear water (especially in LT group) but not when tested in turbid water. We suggest that the use of slightly turbid water in rearing

systems may improve the development of vision in young cuttlefish with no detrimental effect to their survival rate. Future research will consider water turbidity as a possible factor for the improvement of cuttlefish well-being in artificial rearing systems.

Introduction

Water turbidity is caused by various mixtures of suspended particles such as sediments, *e.g.* sand/clay (mineral), zooplankton (animal) or algae (plant). These particles absorb and/or scatter the incoming light from the sun. They are also crucial for light and color attenuation in the water column. Light is partially linearly polarized under water. Many factors, such as scattering and the absorption properties of the medium, directionality of the incoming light and the presence of waves on the water surface, can change the orientation of light polarization and induce or reduce polarization (reviewed in Sabbah et al., 2005). For example, a little scattering induces polarization but too much scattering reduces the polarization signal (Shashar et al., 2011; Lerner et al., 2012). Turbidity alone and/or combined with other factors may impair the availability and reliability of visual cues for aquatic animals, and thus potentially alter some of their visually guided behaviors.

Visual information is widely used for predator avoidance and/or prey detection in aquatic animals (Luczkovich, 1988; Fuiman and Magurran, 1994; Gall and Fernandez-Juricic, 2010). As a consequence, water turbidity is probably a strong evolutionary constraint for aquatic organisms. In their natural environments, numerous species living in turbid water quite simply reduce their use of vision. For example, the river dolphin living in turbid rivers has eyes of a reduced size (used only as light sensors) as compared to sea dolphins. Some species of river dolphins are blind (Herald et al., 1969; Pilleri, 1979) and rely only on their biosonars to find prey. In other species, the lack of visual information may be balanced by the use of other senses: this is “sensory compensation” (Hartman and Abrahams, 2000). For example, zebrafish reared in clear water rely on visual information in foraging behavior but the ones reared for two weeks in turbid water mainly rely on odor information (Suriyampola et al., 2018). In some species, turbidity differences, which are often coupled with spectral changes, affect the developmental plasticity of the visual system. For example, Ehlman et al. (2015) demonstrated a shift from mid-wave-sensitive opsins to long wave-sensitive opsins in guppies (*Poecilia reticulata*) previously reared in turbid water. The visual system has different roles, including but not limited to: detecting brightness, colors, shapes, and motion (Gegenfurtner

and Hawken, 1996; Derrington, 2000). In guppies, the change of opsin may increase motion-detecting abilities in this species to balance the loss of color and brightness cues in turbid water. It follows that in order to investigate the effects of turbidity on the development of the visual system, it is appropriate to work with animal models that live in a variety of natural water turbidity conditions and mainly relying on visual information in their basic behaviors.

Cephalopods have keen vision and many of their behaviors are guided by visual information. There is a great plasticity of their visual capacities and subsequent behaviors depend on experience during the early life stages (Huffard, 2013; Darmaillacq et al., 2017; Marini et al., 2017; Mather and Dickel, 2017; Villanueva et al., 2017). Cephalopods are colorblind (Marshall and Messenger, 1996; Mäthger et al., 2006) but most species have polarization sensitivity (PS), *i.e.* they can detect the *e*-vector orientation and the degree (percent) of linear polarization of the incoming light. Since no cephalopod is known to be sensitive to the circular polarization component of light, we refer here only to linear polarization without specifying this further. Cuttlefish probably show the finest *e*-vector angle discrimination of all cephalopods (Temple et al., 2012) and are consequently a particularly valuable model for the study of PS. In cuttlefish, PS is potentially involved in various functions such as communication (Shashar et al., 1996; Boal et al., 2004), orientation (Cartron et al., 2012), prey detection (Shashar et al., 1998; Shashar et al., 2000) and predator detection (Cartron et al., 2013b,c). Cartron et al. (2013c) demonstrated that PS increases visual capacities in a turbid environment in cuttlefish (*S. officinalis*, *S. pharaonis*, *S. prashadi*).

A powerful and simple way to study the visual capacities of animals is to measure their optomotor response (OMR) to different visual stimuli (mostly a screen with contrasted patterns rotating around the animal, McCann and MacGinitie, 1965; Groeger et al., 2005; Rinner et al., 2005). When presented with a moving stimulus an individual exhibits unconditioned movements of its eyes, head or whole body following the direction of the moving stimulus (Darmaillacq and Shashar, 2008). OMR can be used to examine sensitivity to contrasts, spectral sensitivity or PS (Darmaillacq and Shashar, 2008). Cartron et al. (2013a) used OMR to show differences of visual capacities based on intensity and polarization contrasts in young cuttlefish previously reared in clear water (from hatching to 30 days of age). Sensitivity to contrast was high from the time of hatching. By contrast, only 20% of individuals responded to polarized stripes patterns at the hatchling stage but all responded to the

polarized signal at one month. This can be linked, at least partially, to the delay between hatching and first prey catching (Dickel et al., 1997).

S. officinalis, a common species, breeds, hatches and develops in the turbid water of La Manche (English Channel). Up to now, developmental studies on cuttlefish vision (including our own) have always been conducted on animals previously reared in clear water. The present study will investigate the development of visual capacities in young cuttlefish previously reared in different water turbidities. We hypothesize that 1) In turbid water, information based on intensity contrast will be less well perceived than that based on PS. 2) Cuttlefish reared in turbid water will develop PS faster and will consequently display better vision in turbid water than those reared in clear water. These results could provide valuable information about the water quality standards to be used in cuttlefish rearing systems under laboratory conditions according to current European regulations (Directive 2010/63/EU).

Methods

Animals

Eggs from the wild were collected from several egg batches in Luc-sur-Mer/Villers-sur-Mer and Arcachon vicinities in France (Normandy and Gironde respectively). They were separated and put randomly in baskets in shallow tanks at the Centre de Recherches en Environnement Côtier (CREC, Luc-sur-Mer, France). The system is an open system with a flow rate of about one liter/min to avoid any recycling of turbidity. All tanks were then supplied with running oxygenated clear sea water at $19 \pm 1^\circ\text{C}$. After hatching, cuttlefish were reared for one month under three conditions: clear water (C), slightly turbid water (LT) and highly turbid water (HT) in tanks (40×60×32cm) providing an enriched habitat (artificial plants, stones, shells). Each tank contained a maximum of 30 animals at the same time. All tanks were cleaned daily to avoid the proliferation of bacteria and waste matter. Cleaning was done when the water was clear to avoid damaging the animals. The procedure was the same for all groups. Then, one liter of seawater, without clay (C) or with clay (LT and HT), was added each day. The amount of clay was calculated to obtain a turbidity of 0.1g/l (50-80 NTU) in the LT and 0.5g/l (300-400 NTU) in the HT. Turbidity of the water of each tank was measured using a turbidimeter (Turbidimeter 2016LM). Animals were fed daily *ad libidum* with live shrimps (*Crangon crangon*) just after the daily turbidity measurement. Sixty-two cuttlefish were tested at seven

days (n=20 for C and HT group and n=22 for LT group) and 30 other cuttlefish at 30 days of age post hatching (n=10 in each group). These ages were chosen in accordance with Cartron et colleagues' study (2013a) that showed that the visual system critically develops during the month of life. Animal maintenance and experimentation were in compliance with the Directive 2010/63/EU on the protection of animals used for scientific purposes, and following the recommendations of the 3Rs (Fiorito et al., 2014).

Optomotor apparatus and behavioral tests

The optomotor system was described in detail in Darmaillacq and Shashar (2008). In short, the method is based on evoking conditioned OMR (eye or body movements) of cuttlefish with the rotation of contrasting stripes. When rotated stripes are perceived, the cuttlefish will follow the direction of the pattern movements with its eyes or its whole body in order to stabilize the moving visual field. Briefly, the optomotor apparatus consists of a cylinder (40 cm diameter) rotated by a controllable, reversible motor. The patterned screen was placed on the interior wall of the cylinder and a light diffuser was put on the exterior wall. In the center of the apparatus two glass cylinders (one holding the animal, 12 cm diameter and the other containing either clear or turbid water, 24 cm diameter) were placed on a stationary platform. Adding another compartment to the Darmaillacq and Shashar (2008) OMR device allowed us to test the visual ability of young cuttlefish in both clear and turbid water. To avoid any experimenter disturbance, the entire apparatus was covered with an opaque curtain with a single hole for a video camera just above the glass cylinder containing the animal. A LED band placed around the tank with light diffusers provided uniform and stable lighting of the pattern during the experiment. We tested two patterns with 10 mm wide stripes: black and white alternating stripes (BW) and polarized stripes (Pol). The latter consisted of alternating stripes with different orientations of linear polarization (see methods in Cartron et al, 2013a): 0°, 45°, 90° and 135° (sheet #318, Frank Woolley & Co). As a control, cuttlefish were tested with a uniform sheet of grey paper (G) (Figure 68). Preliminary tests showed the same optomotor response for cuttlefish when using black and white alternating stripes or black, white and two shades of grey alternating stripes used in Cartron et al. (2013a). Thus it seems that the complexity of the pattern did not interfere with the visual ability of cuttlefish. To check whether the use of two glass cylinders in the apparatus could interfere with stripe detection a video camera was put inside the apparatus instead of the cuttlefish. The contrast between

the stripes was measured using ImageJ software and Michelson formula for both stripes (BW and Pol). In clear water there was no difference between contrasts measured through a single or double cylinder (respectively 43% and 37% contrast difference between the polarized stripes).

Following Cartron et al. (2013a), each cuttlefish was gently moved from its home tank to the experimental cylinder. It was allowed two minutes to calm down before the beginning of the experiment. Following preliminary tests, one speed 30°/s was used for each pattern turning in two directions (clockwise and counter-clockwise). Each cuttlefish was tested twice: first surrounded by clear water and then by turbid water (0.1g/l of clay mixed with water *i.e.* low turbidity), in a random order. For both conditions the cuttlefish was submitted to six trials (three patterns × two directions × one speed) for a maximum duration of 15 min each. Between tests in clear and turbid water, the cuttlefish was supplied with new, oxygenated water from its home tank (this water was taken before the turbid event in order to keep the water in the experimental cylinder clear for all groups). Patterns (BW, Pol, G), directions (clockwise and counter-clockwise) and conditions (turbid or not) were chosen for each session (see the Figure 68 for a combination example). The interval between two directions was 30 sec. There were one-minute intervals between two patterns and two-minute intervals between two conditions. Responses were considered as positive when a cuttlefish followed the patterns over at least 180° in both directions and did not show any response to the control sheet (G) *i.e.* as in Cartron et al. (2013a, Figure 68). It must be specified that we were stricter in scoring than in previous studies. A response was only considered to be positive with at least a 180° rotation of the tested animal instead of the 90° cutoff in Groeger et al. (2005) and Darmaillacq and Shashar (2008). Furthermore, in the present study a response was only considered to be positive when the animal responded to both rotational directions, single responses being ignored.

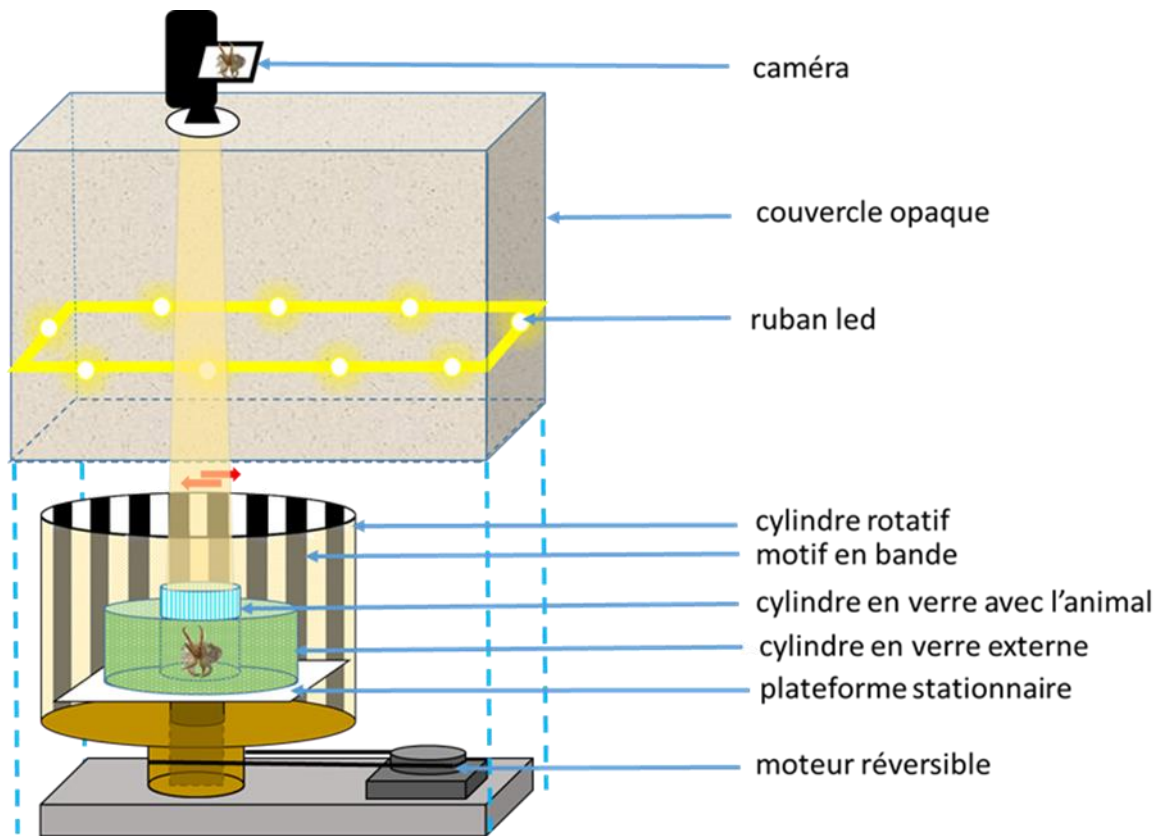


Figure 68 : Schéma du dispositif optomoteur.

Statistical analyses

Data were analyzed using R version 3.5.2. Non-parametric McNemar test for paired data with continuity correction was used to compare responses between the two experimental conditions (turbid or not) as well as the responses for the two patterns. For comparison between the three groups a Fisher-Freeman-Halton test (Fisher's exact test for count data with simulated p-value based on 10^5 replicates) was used in addition to a *post-hoc* pairwise Fisher's test with Bonferroni corrections. Comparisons between ages were determined with Fisher's test. Cutoff for significance was decided as $p < 0.05$.

Ethical note

This research followed the guidance by Directive 2010/63/EU, and French regulations regarding the use of animals for experimental procedures, and was approved by the Regional Ethical Committee Cenomexa (Project agreement number: APAFIS 2019100316587299_V2 (#20662)). The experiment was designed to decrease animal distress by minimizing the number of animal.

Results

The optomotor response was recorded in three groups of cuttlefish: a control group reared in constantly clear seawater (C group) and two groups reared in turbid sea water; one group with low turbidity (LT group) and one with high turbidity (HT group). All animals were tested at two ages: 7 days and 1 month post hatching. To assess the effect of turbidity on the development of luminance and polarization sensitivity, we used two patterns, respectively a BW pattern (black and white stripes) and a Pol pattern (polarized stripes). A uniform grey sheet served as a control pattern (no response expected). Each pattern was tested in two experimental conditions: clear water and turbid water.

At one month, the LT group had a somewhat higher survival rate (C group survival= 87.5%; LT group survival = 95%; HT group survival = 85%). Mean cuttlefish size (Dorsal Mantle Length, DML) was slightly greater in the C group at both ages (at 7 days C DML=10.9±1.1mm, $n_{C7}=20$; LT DML=10.8±1.0mm, $n_{LT7}=22$; HT DML=10.6±1.4mm, $n_{HT7}=20$; at one month C DML=18.4±1.5mm, $n_{C30}=10$; LT DML=17.6±1.9mm, $n_{LT30}=10$; HT DML=17.9±2.2mm, $n_{HT30}=10$).

In clear water all animals (both ages) showed sensitivity to light intensity (BW) (Fisher-Freeman-Halton test, 7 days-clear water, $P=1.00$, $n_C=n_{HT}=20$ and $n_{LT}=22$; 1 month-clear water, $P=1.00$, $n_C=n_{LT}=n_{HT}=10$) (Figure 69).

However, in clear water PS improved with development, especially in group C (Fisher test; $P=0.019$, $n_{C7}=20$ and $n_{C30}=10$) (Figure 72). At seven days in clear water the response rate was higher (70-80%) in HT and LT groups (70 and 80% respectively) with significant PS difference between the group LT (80%) and the group C (30%) ($P=0.0044$, $n_{LT}=22$ and $n_C=20$) (Figure 69).

At seven days and in clear water, the groups C and HT had a higher response rate for the intensity pattern than for the polarized pattern (McNemar test; C, $\chi^2 = 12.07$, $df=1$, $P<0.001$; HT, $\chi^2=5.14$, $df=1$, $P=0.023$, $n_C=n_{HT}=20$) (data not shown). At one month, this difference disappeared (McNemar test; C, $\chi^2=0.5$, $df=1$, $P=0.48$; HT, $\chi^2=1.33$, $df=1$, $P=0.25$, $n_C=n_{HT}=10$) (Figure 69).

In turbid conditions sensitivity to intensity (BW) increased with development (McNemar test; C, $\chi^2=NaN$, $df=1$, $P=1.00$, $n_{C7}=20$ and $n_{C30}=10$; LT, $\chi^2=NaN$, $df=1$, $P=1.00$, $n_{LT7}=22$ and $n_{LT30}=10$; HT, $\chi^2=NaN$, $df=1$, $P=1.00$, $n_{HT7}=20$ and $n_{HT30}=10$) (Figure 72). Indeed, under turbid conditions only 70% (group C) to 85% (group HT) of the one-week old cuttlefish showed a response. The

groups C and LT had lower response rate in these experimental conditions than in clear water conditions (McNemar test; C, $\chi^2=4.17$, $df=1$, $P=0.041$, $n_C=20$; LT, $\chi^2=4.17$, $df=1$, $P=0.041$, $n_{LT}=22$) (Figure 72).

PS in turbid water was significantly lower than in clear water (McNemar test; C-7days, $\chi^2=4.17$, $df=1$, $P=0.042$, $n_{C7}=20$; LT-7days, $\chi^2=16.06$, $df=1$, $P<0.001$, $n_{LT7}=22$; HT-7days, $\chi^2=8.64$, $df=1$, $P=0.0033$, $n_{HT7}=20$; C-1month, $\chi^2=6.13$, $df=1$, $P=0.013$, $n_{C30}=10$; LT-1month, $\chi^2=7.11$, $df=1$, $P=0.0077$, $n_{LT30}=10$; HT-1month, $\chi^2=5.14$, $df=1$, $P=0.023$, $n_{HT30}=10$) (Figure 71). In fact, in turbid water, at seven days, no animal showed any OMR, with the exception of one cuttlefish from HT group (Figure 71).

On the other hand, in turbid water the response rate for the intensity pattern was always higher than for the polarized pattern for all groups and both ages (McNemar test; C-7days, $\chi^2=12.07$, $df=1$, $P<0.001$, $n_{C7}=20$; LT-7days, $\chi^2=14.06$, $df=1$, $P<0.001$, $n_{LT7}=22$; HT-7days, $\chi^2=12.5$, $df=1$, $P<0.001$, $n_{HT7}=20$; C-1month, $\chi^2=8.1$, $df=1$, $P=0.0044$, $n_{C30}=10$; LT-1month, $\chi^2=8.1$, $df=1$, $P=0.0044$, $n_{LT30}=10$; HT-1month, $\chi^2=8.1$, $df=1$, $P=0.0044$, $n_{HT30}=10$) (Figure 70).

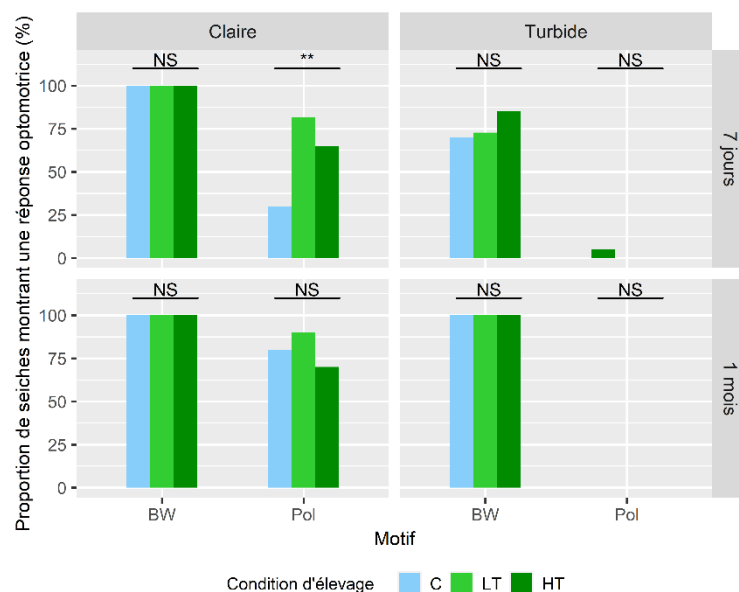


Figure 69 : Proportion de seiche montrant une réponse optomotrice positive en fonction du groupe d'élevage, des motifs et de l'âge (comparaison entre groupe). A 7 jours après l'éclosion, 20 seiches ont été testées dans les groupes C et HT et 22 seiches dans le groupe LT. A un mois après l'éclosion 10 seiches ont été testées dans chaque groupe. Pour comparer les trois groupes un test de Fisher-Freeman-Halton (test exacte de Fisher pour les count data avec des p-value simulées sur la base de 105 répliques) puis un test post-hoc de Fisher apparié avec corrections de Bonferroni ont été utilisés. A 7 jours et en eau claire, le groupe LT a une sensibilité à la polarisation (Pol) significativement plus importante (80%) que le groupe témoin (30%) ($P=0,0044$).

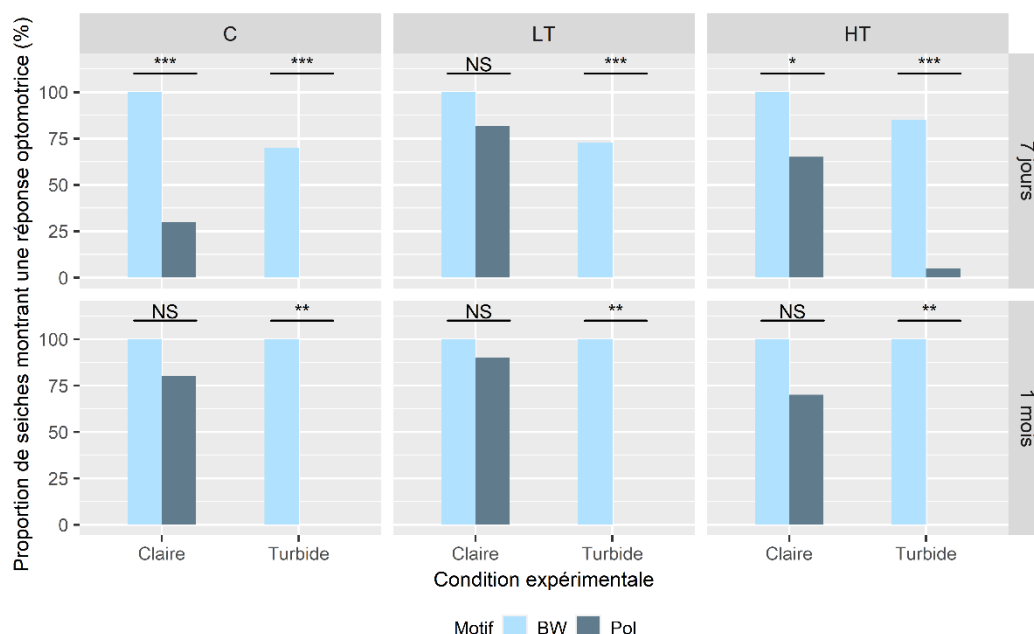


Figure 70 : Proportion de seiche montrant une réponse optomotrice positive en fonction du groupe d'élevage, des motifs et de l'âge. (Comparaison entre motifs). A 7 jours après l'éclosion, 20 seiches ont été testées dans les groupes C et HT et 22 seiches dans le groupe LT. A un mois après l'éclosion 10 seiches ont été testées dans chaque groupe. Pour tous les groupes et aux deux âges la sensibilité à la polarisation (Pol) est toujours plus faible que la sensibilité aux contrastes d'intensité (BW) en eau turbide. En eau claire et à 7 jours, la sensibilité aux contrastes d'intensité est plus importante que la sensibilité à la polarisation pour les groupes C et HT. A un mois ces différences disparaissent.

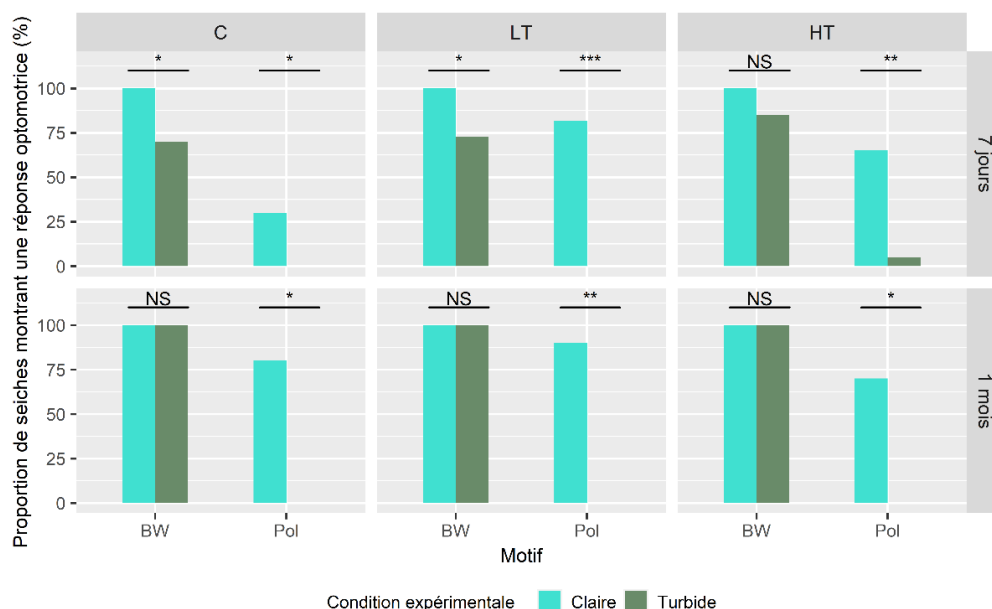


Figure 71 : Proportion de seiche montrant une réponse optomotrice positive en fonction du groupe d'élevage, des motifs et de l'âge. (Comparaison entre condition expérimentale). A 7 jours après l'éclosion, 20 seiches ont été testées dans les groupes C et HT et 22 seiches dans le groupe LT. A un mois après l'éclosion 10 seiches ont été testées dans chaque groupe. La sensibilité à la polarisation (Pol) est toujours plus élevée en eau claire quel que soit le groupe et l'âge. Pour la sensibilité aux contrastes d'intensité (BW) seuls les groupes C et LT à 7 jours ont une sensibilité plus importante en eau claire.

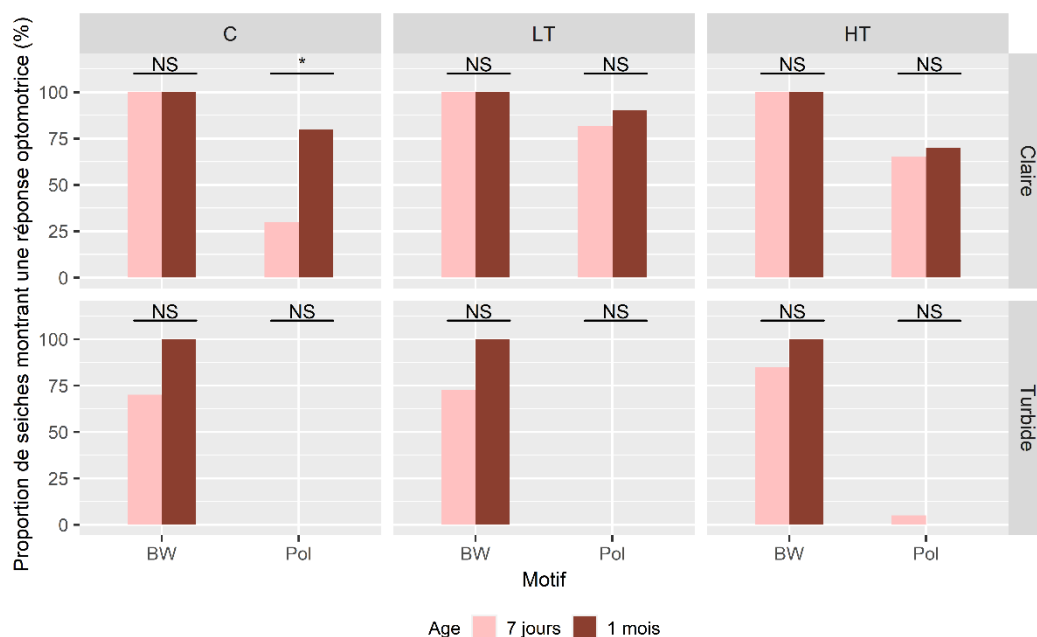


Figure 72 : Proportion de seiche montrant une réponse optomotrice positive en fonction du groupe d'élevage, des motifs et de l'âge (Comparaison entre les âges). A 7 jours après l'éclosion, 20 seiches ont été testées dans les groupes C et HT et 22 seiches dans le groupe LT. A un mois après l'éclosion 10 seiches ont été testées dans chaque groupe. La sensibilité aux contrastes d'intensité ne varie pas avec l'âge quelle que soit la condition testée. Seul le groupe témoin augmente sa sensibilité à la polarisation entre 7 jours et un mois.

Discussion

The aim of this study was to investigate effects on their visual capacities when rearing young cuttlefish in turbid or clear water. Whatever the water turbidity in the rearing system, no abnormal behavior (abnormal swimming, difficulty to catch prey, skin discoloration or damage) was observed in any animal. However, the survival rate of juveniles was somewhat better in cuttlefish reared with low turbidity than that of animals kept in clear water.

When tested in clear water, PS improved with development. This is in accordance with the results of Cartron et al. (2013a). However, PS was significantly higher at seven days in LT group (Figure 69). One can hypothesize that exposure to turbid water during early development can improve the development of PS in cuttlefish. Since young cuttlefish mainly prey upon mysids, which are transparent, the earlier their PS development, the higher their predation success. Domingues et al. (2004) showed that when fed transparent shrimps, rather than fish, young cuttlefish show higher growth and survival rates under laboratory conditions. As a consequence, constant use of clear water in a cuttlefish-rearing system may reduce the need of PS improvement to catch preys and may thus negatively impact PS development of

juveniles, and hence their fitness. In addition, low turbidity may provide optimized conditions for reducing incoming light from the rearing system, thus reducing individual stress. Low turbidity may also facilitate concealment and mutual avoidance between individuals.

When tested in turbid water, sensitivity to light intensity (BW stripes) improved with development in all groups. However, the higher the turbidity in the rearing system the better the light-intensity sensitivity at seven days. These results confirm for the first time the link between turbid-water rearing conditions and visual capacity improvement in young cuttlefish. However, in nearly all cases, there was no response to the polarized signal when tested in turbid waters. PS, more than light-intensity sensitivity, seems to be specifically limited by the turbidity of the water in juvenile cuttlefish. This is in contradiction with a paper by Cartron et al. (2013b, c), according to which PS improves vision in turbid water in five-month old cuttlefish. However, in the case in question turbid water was obtained by mixing fine sand (Cartron et al., 2013a,b) whereas we used clay in the present study. In water, partially polarized light is subjected to scattering and absorption by content in suspension (Lerner, 2014). These effects on PS were size- and concentration-specific but not shape-specific (model with spherical particles hypothesis from Lerner et al. (2012) succeeded in explaining measured data in the field in Lerner et al. (2011)). Fine sand particles and clay particles vary in size (above 50 micrometers and 20 micrometers, respectively). Mie particles (spherical particles with a size between 2 to 20 microns) depolarize the light (and reduce the polarization contrast) whereas geometric particles (size above 100 microns) increase partial polarization (Lerner, 2014). Therefore, different types of sediment creating turbidity may have a strong impact on the transmission of polarized signals. Indeed, Bainbridge and Waterman (1958) showed that mysid crustacean orientation with polarized stimuli improved with water turbidity, and suggested that turbidity created an additional intensity signal related to the polarization of the incoming light. They further speculated that this intensity signal may have overridden the original polarization signal and influenced the shrimps' behavior.

Our results are unexpected, suggesting that future studies could examine their relevance to the real-life situation of cuttlefish. On the other hand, turbid water may offer an attractive environment for an ambush-predator like cuttlefish. It is interesting to note that fishermen usually collect mysids (cuttlefish preys) in turbid areas (Dickel personal observations from different locations in Luc-sur-Mer and Galveston, TX vicinities). In the present work, the

conditions of turbidity (episodic events) in the rearing tank were maybe less frequent (once a day) than those experienced by wild juveniles in the field. As a consequence, more animals may develop PS in their natural environment. Turbid water in the field comprises a mixture of different particles such as fine sand, clay, other minerals and plankton and may well allow the cuttlefish to use PS to visually discriminate between transparent prey, its surroundings (Sabbah and Shashar, 2006; Johnsen et al., 2011) and predators (Cartron et al., 2013b, c). Future studies should explore the effect of water turbidity on PS when created with two components (algae and clay for example) as well as the single effect of each component. As an example, Nieman et al. (2018) showed that visual detection thresholds of two fishes (*Notropis atherinoides* and *Sander vitreus*) were more altered by algal turbidity compared to sedimentary turbidity. This study also demonstrated that the effect of combination treatment (algal and sedimentary turbidity) not only slightly decreased the amount of light (11%) when compared to the separate component (algal turbidity reduced it by 42% and sedimentary turbidity by 35%) but also green-shifted the light as with the algae treatment. As a result it would be difficult to predict the water turbidity effect on vision based only on the water turbidity concentration. However, direct measurements of stripe contrasts in variegated turbidities (using algae, sand, clay or combined ingredients) would provide valuable information. To state the obvious, cuttlefish possess a range of senses such as hearing (Komak et al., 2005) and smell (Boal & Golden, 1999) which may be used in parallel or alternately when one of the other senses is less efficient.

Multiple studies show that the environmental enrichment of a home tank improves the visual abilities (Cartron, 2012) or cognitive and memory skills (Dickel et al., 2000) of the cuttlefish. Environmental enrichment consists of adding stones, sand, shelters and artificial plants but there is no study on how water turbidity could have an effect on cuttlefish welfare and fitness. The present study demonstrated that rearing cuttlefish in clear water could alter PS development when compared to low turbidity conditions. In addition low turbidity may reduce incoming light from the rearing system, thus reducing individual stress. Low turbidity may also facilitate concealment and mutual avoidance. It should be noted that a study by O'Brien et al. (2016) showed no difference in either predation or camouflage behaviors between cuttlefish reared in the wild (until 2 weeks before hatching) or those reared in clear water in laboratory conditions. However, there was an exception with a uniform pattern,

when laboratory-reared cuttlefish produced better camouflage on a uniform background than those from the field). But in the latter study, the wild cuttlefish spent only the first part of their embryonic development in their natural environment, which may not have been sufficient to elicit behavior plasticity. The present study suggests that creating slight turbidity, possibly as a temporary change of the visual context, may improve rearing conditions for young cuttlefish. Further study is necessary to assess the long-term effects of rearing-system water turbidity on the sensory skills and behaviors of juvenile and adult cuttlefish. Such a study would first also help to determine the maximum turbidity level the cuttlefish can tolerate (to maximize survival). Second, it has to be checked that the turbidity of the water brings an actual increase of cuttlefish survival (assessed by daily measurement of cuttlefish size, food consumption, survival rate at each age), which would counterbalance the cost for extra maintenance (more cleaning due to the sediment in the pipes, tanks, etc.).

Conflict of Interest

All authors confirm the following statement:

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Author Contributions

A.G. and L.D. conception and design of the experiment. A.G. data acquisition and data analysis. All authors have taken active part in data interpretation, discussions and preparation of the manuscript.

Funding

This work was supported by grant number PRC 18763-17 by the French CNRS and Israeli MOST and by a grant to A.G. from la Région Normandie and MANCHE « Plateformes d'exploitation de ressources marines » cofinanced by European Union and la Région Normandie (FEDER/FSE 2014-2020).

Acknowledgments

We acknowledge and thank Mr. Errol Zarfati, decd., who built the optomotor device, Jane Martin for the correction of English. The experiments performed in this study complied with

the French National Legislation for animal experiments and with EU directive 2010/63 on the protection of animals used for scientific purposes.

Reference

Bainbridge, R., and Waterman, T.H. (1958). Turbidity and the Polarized Light Orientation of the Crustacean Mysidium. *J. Exp. Biol.* 35, 487-493

Boal, J., and Golden, D. (1999). Distance chemoreception in the common cuttlefish, *Sepia officinalis* (Mollusca, Cephalopoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 235 (2), 307-317. doi:10.1016/S0022-0981(98)00187-7

Boal, J. G., Shashar, N., Grable, M., Vaughan, K., Loew, E., and Hanlon, R. T. (2004). Behavioural evidence for intraspecific signaling with achromatic and polarized light by cuttlefish (Mollusca: Cephalopoda). *Behaviour* 141, 837-861. doi: 10.1163/1568539042265662

Cartron, L., Darmaillacq, A.-S., Jozet-Alves, C., Shashar, N., and Dickel, L. (2012). Cuttlefish rely on both polarized light and landmarks for orientation. *Anim. Cogn.* 15, 591-596. doi: 10.1007/s10071-012-0487-9

Cartron, L., Dickel, L., Shashar, N., and Darmaillacq, A.-S. (2013a). Maturation of polarization and luminance contrast sensitivities in cuttlefish (*Sepia officinalis*). *J. Exp. Biol.* 216, 2039-2045. doi: 10.1242/jeb.08039

Cartron, L., Dickel, L., Shashar, N., and Darmaillacq, A.-S. (2013b). Effects of stimuli shape and polarization in evoking deimatic patterns in the European cuttlefish, *Sepia officinalis*, under varying turbidity conditions. *Invert. Neurosci.* 13, 19-26. doi: 10.1007/s10158-013-0148-y

Cartron, L., Josef, N., Lerner, A., McCusker, S. D., Darmaillacq, A.-S., Dickel, L., and Shashar, N. (2013c). Polarization vision can improve object detection in turbid waters by cuttlefish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 447, 80-85. doi:10.1016/j.jembe.2013.02.013

Cartron, L. (2012). Perception de la polarisation de la lumière chez la seiche *Sepia officinalis* : développement, fonction et approche comparative. [thesis] University of Caen-Normandie

Darmaillacq, A.-S., and Shashar, N. (2008). Lack of polarization optomotor response in the cuttlefish *Sepia elongata* (d'Orbigny, 1845). *Physiol. Behav.* 94, 616-620. doi: 10.1016/j.physbeh.2008.01.018

Darmaillacq, A-S., Mezrai, N., O'Brien, C.E., and Dickel, L. (2017). Visual Ecology and the Development of Visually Guided Behavior in the Cuttlefish. *Front. Physiol.* 8:402. doi: 10.3389/fphys.2017.00402

Derrington, A. (2000). Vision: Can colour contribute to motion? *Curr. Biol.* 10(7). R268-R270. 10.1016/S0960-9822(00)00403-6.

Dickel, L., Boal, J. G., and Budelmann, B. U. (2000). The effect of early experience on learning and memory in cuttlefish. *Dev. Psychobiol.* 36, 101-110. doi: 10.1002/(SICI)1098-2302(200003)36:2<101::AID-DEV2>3.0.CO;2-L

Dickel, L., Chichery, M. P., and Chichery, R. (1997). Postembryonic maturation of the vertical lobe complex and early development of predatory behavior in the cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Neurobiol. Learn. Mem.* 67,150-160. doi:10.1006/nlme.1996.3754

Domingues, P., Sykes, A., Sommerfield, A., Almansa, E., Lorenzo, A., and Andradea, J.P. (2004). Growth and survival of cuttlefish (*Sepia officinalis*) of different ages fed crustaceans and fish. Effects of frozen and live prey. *Aquaculture* 229(1-4), 239-254. doi: 10.1016/S0044-8486(03)00351-X

Ehlman, S.M., Sandkam, B.A., Breden, F., and Sih, A. (2015). Developmental plasticity in vision and behavior may help guppies overcome increased turbidity. *J. Comp. Physiol. A. Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.* 201, 1125-1135. doi:10.1007/s00359-015-1041-4

Fiorito, G., Affuso, A., Anderson, D.B., et al. (2014). Cephalopods in neuroscience: regulations, research and the 3Rs. *Invert. Neurosci.* 14, 13-36. doi:10.1007/s10158-013-0165-x

Fuiman, L.A., and Magurran, A.E. (1994). Development of predator defences in fishes. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 4, 145-183. doi:10.1007/BF00044127

Gall, M., and Fernandez-Juricic, E. (2010). Visual fields, eye movements, and scanning behavior of a sit-and-wait predator, the black phoebe (*Sayornis nigricans*). *J. Comp. Physiol. A* 196, 15-22. doi: 10.1007/s00359-009-0488-6

Gegenfurtner, K.R., and Hawken, M.J. (1996). Interaction of motion and color in the visual pathways. *Trends. Neurosci.* 19(9), 394-401. doi: 10.1016/S0166-2236(96)10036-9. PMID: 8873357.

Groeger, G., Cotton, P. A., and Williamson, R. (2005). Ontogenetic changes in the visual acuity of *Sepia officinalis* measured using the optomotor response. *Can. J. Zool.* 83, 274-279. doi: 10.1139/Z05-011

Hartman, E.J., and Abrahams, M.V. (2000). Sensory compensation and the detection of predators: the interaction between chemical and visual information. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267(1443), 571-575. doi:10.1098/rspb.2000.1039

Herald, E. S., Brownell Jr., R.L., Frye, F.L., Morris, E.J., Evans, W.E., and Scott., A.B. (1969). Blind river dolphin: first side-swimming cetacean. *Science* 166(3911), 1408-1410. doi: 10.1126/science.166.3911.1408

Huffard, C. (2013). Cephalopod neurobiology: an introduction for biologists working in other model systems. *Invert. Neurosci.* 13, 11-18. doi: 10.1007/s10158-013-0147-z

Johnsen, S., Marshall, N.J., and Widder, E.A. (2011). Polarization sensitivity as a contrast enhancer in pelagic predators: lessons from in situ polarization imaging of transparent zooplankton. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 366, 655-670. doi: 10.1098/rstb.2010.0193

Komak, S., Boal, J., Dickel, L., and Budelmann, B. (2005). Behavioral responses of juvenile cuttlefish (*Sepia officinalis*) to local water movements. *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* 38, 117-125. doi:10.1080/10236240500139206.

Lerner, A., Sabbah, S., Erlick, C., and Shashar, N. (2011). Navigation by light polarization in clear and turbid waters. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366, 671-679. doi: 10.1098/rstb.2010.0189

Lerner, A., Shashar, N., and Haspel, C. (2012). Sensitivity study on the effects of hydrosol size and composition on linear polarization in absorbing and nonabsorbing clear and semi-turbid waters. *J. Opt. Soc. Am. A* 29, 2394-2405. doi: 10.1364/JOSAA.29.002394

Lerner, A. (2014). Underwater Polarization by Scattering Hydrosols. In: Horváth G. (eds) Polarized Light and Polarization Vision in Animal Sciences. Springer Series in Vision Research, vol 2. Springer, Berlin, Heidelberg. doi:10.1007/978-3-642-54718-8_15

Luczkovich, J.J. (1988). The role of prey detection in the selection of prey by pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 123, 15-30.

Mäthger, L. M., Barbosa, A., Miner, S., and Hanlon, R. T. (2006). Color blindness and contrast perception in cuttlefish (*Sepia officinalis*) determined by a visual sensorimotor assay. *Vis. Res.* 46, 1746-1753. doi: 10.1016/j.visres.2005.09.035

Mather, J. A., and Dickel, L. (2017). Cephalopod complex cognition. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 16, 131-137. doi: 10.1016/j.cobeha.2017.06.008

Marini, G., De Sio, F., Ponte, G., and Fiorito, G. (2017). "Behavioral analysis of learning and memory in cephalopods," in *Learning Theory and Behavior*, ed. R. Menzel, *Learning and Memory: A Comprehensive Reference*, Vol. 1, 2nd Edn, ed. J. H. Byrne (Oxford: Academic Press), 441-462. doi: 10.1016/B978-0-12-809324-5.21024-9

Marshall, N.J., and Messenger, J.B. (1996). Colour-blind camouflage. *Nature* 382, 408-409. doi: 10.1038/382408b0

McCann, G. D., and MacGinitie, G. F. (1965). Optomotor response studies of insect vision. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 163(992), 369-401. doi:10.1098/rspb.1965.0074

Nieman, C. L., Oppliger, A. L., McElwain, C. C., Gray, S. M. (2018). Visual detection thresholds in two trophically distinct fishes are compromised in algal compared to sedimentary turbidity. *Conserv. Physiol.* 6(1). doi:10.1093/conphys/coy044.

O'Brien, C.E., Bowie, M., Billard, P., Darmaillacq, A-S., Jozet-Alves, C. David Benhaïm, D., Basuyaux, O., and Dickel, L. (2016). The effect of an artificial incubation environment on hatchling size and behavior in the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Vie et Milieu Life Environ.*, 66, 1-9.

Pilleri, G. (1974). The blind Indus dolphin, *Platanista indi*. *Endeavour* 3, 46-58. doi:10.1016/0160-9327(79)90066-8

Rinner, O., Rick, J.M., and Neuhauss, S.C.F. (2005). Contrast sensitivity, spatial and temporal tuning of the larval zebrafish optokinetic response. *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 46, 137-142. doi: 10.1167/iovs.04-0682

Sabbah, S., Lerner, A., Erlick, C., and Shashar, N. (2005). Under water polarization vision-a physical examination. *Recent Res. Dev. Exp. Theor. Biol.* 1, 123-176.

Sabbah, S., and Shashar, N. (2006). Polarization contrast of zooplankton: a model for polarization based sighting distance. *Vis. Res.* 46, 444-456. doi: 10.1016/j.visres.2005.05.017

Shashar, N., Hagan, R., Boal, J. G., and Hanlon, R. T. (2000). Cuttlefish use polarization sensitivity in predation on silvery fish. *Vis. Res.* 40, 71–75. doi: 10.1016/S0042-6989(99)00158-3

Shashar, N., Hanlon, R. T., and Petz, A. (1998). Polarization vision helps detect transparent prey. *Nature* 393, 222-223. doi: 10.1038/30380

Shashar, N., Johnsen, S., Lerner, A., Sabbah, S., Chiao, C.C., Mathger, L.M., and Hanlon, R.T. (2011). Underwater linear polarization- physical limitations to biological functions. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366 (1565), 649-654. doi:10.1098/rstb.2010.0190

Shashar, N., Rutledge, P. S., and Cronin, T. W. (1996). Polarization vision in cuttlefish, a concealed communication channel? *J. Exp. Biol.* 199, 2077-2084.

Suriyampola, P.S., Cacéres, J., and Martins, E.P. (2018). Effects of short-term turbidity on sensory preference and behaviour of adult fish. *Anim. Behav.* 146, 105-111. doi: 10.1016/j.anbehav.2018.10.014

Temple, S., Pignatelli, V., Cook, T., How, M., Chiou, T.H., Roberts, N., and Marshall, N. (2012). High resolution polarisation vision in a cuttlefish. *Curr. Biol.* 22, R121-R122. doi: 10.1016/j.cub.2012.01.010

Villanueva, R., Perricone, V., and Fiorito, G. (2017). Cephalopods as predators: a short journey among behavioral flexibilities, adaptations, and feeding habits. *Front. Physiol.* 8, 598. doi: 10.3389/fphys.2017.00598

II. Expérience 2 : Modalités sensorielles privilégiées en eau turbide

Introduction

Dans leur milieu naturel les espèces sont susceptibles d'utiliser plusieurs modalités sensorielles pour maximiser la détection et la recherche de proies. Pourtant l'utilisation d'une modalité sensorielle unique devrait permettre de gagner en efficacité et éviter la redondance d'information. Cependant chez les requins on a pu montrer que la détection de proie et sa localisation précise dépendait d'une série de modalités sensorielles différentes permettant à l'animal d'optimiser sa recherche en utilisant les informations complémentaires données par ses différents récepteurs sensoriels. En milieu marin la modalité visuelle est très efficace car les composés/signaux olfactifs ou auditifs peuvent très vite se diluer ou se révéler difficile à localiser en raison de bruits parasites. Cependant la turbidité est un paramètre qui modifie les signaux visuels de l'environnement et qui est connue pour altérer les comportements prédateurs chez plusieurs groupes d'espèces marines, des phoques aux cormorans en passant par les seiches (voir Chapitre 2). Pour s'adapter et coloniser les milieux turbides plusieurs organismes marins ont utilisé ce qu'on appelle la compensation sensorielle. Cette dernière explique que lorsqu'un sens principal ne peut plus être utilisé par un organisme ce dernier va utiliser une autre modalité qui est adaptée aux contraintes du nouveau milieu. Chez le poisson zèbre, connu pour chercher sa nourriture en utilisant sa vue, une récente étude a montré que, lorsque cette espèce est élevée 15 jours en eau turbide, les individus cherchent leur nourriture en utilisant majoritairement leur odorat. L'eau turbide a donc induit un shift sensoriel de la vue vers l'odorat chez cette espèce. La seiche commune est un prédateur visuel mais l'embryon a des compétences olfactives qui lui permettent de discriminer des signaux chimiques d'alarme (encre de seiche) et de réagir en adoptant un comportement d'immobilité. Boal et Golden (1999) ont montré que la seiche réagit à la présentation de différentes odeurs de proies et de prédateurs mais ces travaux ne permettent pas de savoir si la seiche est capable de trouver ses proies en utilisant cette modalité sensorielle. La seiche étant capable de chasser dans des conditions de très faible luminosité il est possible que la modalité olfactive permette à la seiche de localiser ses proies en absence de stimuli visuel ou à une grande distance. Il est donc intéressant de déterminer si une seiche est capable d'utiliser la modalité olfactive pour chasser plus efficacement en eau turbide. Le cas échéant, l'élevage en eau turbide pourrait favoriser le développement de l'olfaction pour la recherche de

nourriture au détriment de la vision. Nos hypothèses sont que 1/les seiches élevées en eau turbide doivent utiliser plus fréquemment l'olfaction que les seiches contrôlent 2/la modalité visuelle doit être plus utilisée en eau claire et la modalité olfactive doit être plus utilisée en eau turbide. Nous présentons ici des travaux préliminaires qui auront besoin d'effectifs plus importants et d'un ajustement des méthodes utilisées.

Matériel et méthode

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes récoltées à Luc-sur-Mer et Blainville en France (Normandie). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites au chapitre introductif (introduction partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 2 mois dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience 30 seiches d'1,5 à 2 mois ont été testées (10 par groupe). Cet âge correspond à une période où les systèmes visuel et olfactif sont déjà bien développés (Cartron et al, 2013a ; Groeger et al, 2005). Chez l'embryon le système olfactif se met en place avant le système visuel (Mezrai et al., 2019), les individus de 1,5 à 2 mois ont donc un système olfactif fonctionnel à cet âge. Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU (numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014)

Dispositif

Le dispositif expérimental est constitué d'un bac en pvc gris (25cm×30cm×10cm) rempli d'eau de mer (claire ou turbide) dans lequel on place deux cylindres en verres aux extrémités : le cylindre « odeur » et le cylindre « vue ». Le cylindre « odeur » n'a pas de fond et est légèrement surélevé par 3 lames de verre de chaque côté afin de permettre la diffusion de l'odeur dans le dispositif. Le cylindre « vue » possède un fond, n'est pas surélevé et permet juste de voir la proie. Les deux cylindres (3 cm de diamètre) sont espacés entre eux de 6 cm et sont à 2cm des parois extérieures du dispositif. Un troisième cylindre contenant l'animal (pendant l'acclimatation) est positionné à équidistance des deux autres cylindres sur le bord

opposé. L'ensemble du dispositif est éclairé à l'aide d'un ruban LED et est surmonté d'une caméra vidéo afin de pouvoir filmer le comportement de l'animal pendant l'expérience. A côté du dispositif un cylindre (9 cm de diamètre) avec une crevette et une pipette en plastique de prélèvement (5 ml) permette le prélèvement de l'odeur de crevette au moment de l'expérience.

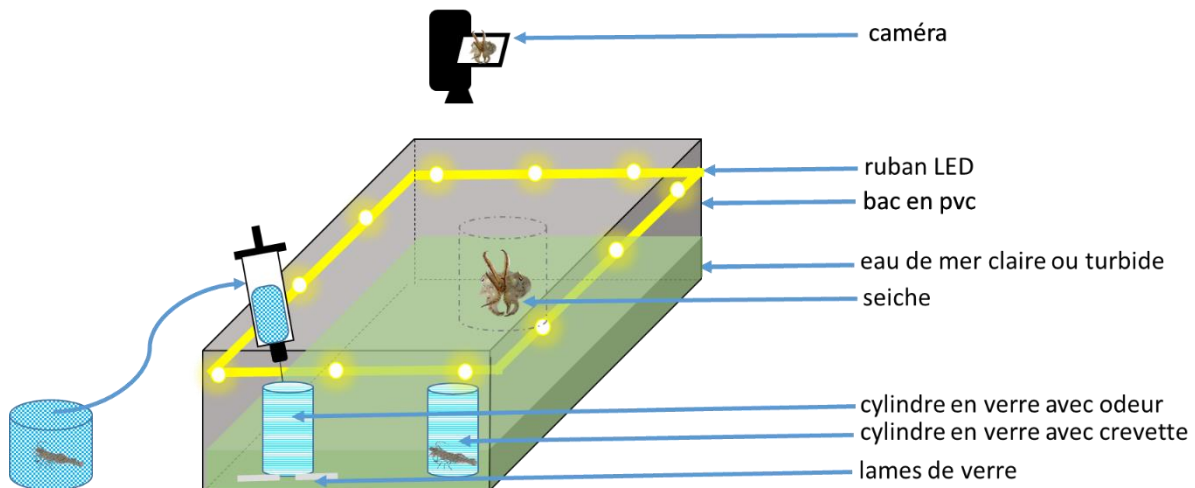


Figure 73 : Schéma du dispositif expérimental permettant de tester la modalité sensorielle utilisée par la seiche commune en eau turbide et en eau claire pour différentes conditions d'élevage

Test comportemental

L'animal est transporté délicatement de son bac d'élevage dans le dispositif à l'aide d'un cylindre en verre. Il est ensuite délicatement posé à l'intérieur d'un cylindre en verre sans fond dans le dispositif (en pointillé sur la figure ci-dessus), à équidistance des cylindres « vue » et « odeur ». L'animal a ensuite 5 min pour s'acclimater au dispositif. A $t = 5\text{min}$, une crevette est mise dans le tube odeur et 5ml d'odeur sont injectés dans le tube odeur. L'odeur de crevette est prélevée dans un récipient contenant une crevette libre depuis au minimum 30 min avant l'expérience. Directement après l'introduction des stimuli dans le tube « odeur » et le tube « vue » le cylindre autour de la seiche est retiré ce qui lui permet de circuler librement. Le comportement de la seiche est ensuite filmé pendant 15 min. On estime que l'animal se dirige en premier vers le tube présentant la modalité sensorielle la plus rapidement détectée pour un milieu donné. Chaque cylindre occupe une position aléatoire (droite ou gauche) au fil des essais de façon à ce que pour chaque groupe la moitié des individus rencontrent le cylindre odeur à droite et l'autre moitié à gauche. A l'issue de l'expérience l'animal est remis dans son bac d'élevage à l'aide d'un cylindre en verre. La crevette présentée dans le tube « vue » était

différente pour chaque individu pour s'assurer que la crevette bougeait pendant l'expérience (stimuli visuels en mouvement). Pour ce test chaque animal effectue le test en eau claire et en eau turbide (l'ordre des deux conditions étant aléatoire).

Pour valider ce premier test nous avons réalisé 4 expériences complémentaires (expériences 1 à 4) sur des seiches élevées en eau claire (groupe C) et turbide (groupes LT et HT). L'expérience 1 consiste à réaliser la même expérience que précédemment mais avec un seul tube face à l'animal contenant de l'eau de mer sans odeur (Figure 74). Ce premier test nous permet de vérifier que les seiches ne sont pas attirées par le tube en verre en absence de tout stimulus de proie. Cette expérience s'effectue pour chaque individu en eau turbide et en eau claire. Pour vérifier que la stimulation olfactive est suffisante pour attirer la seiche vers le tube de verre on réalise l'expérience 2 qui consiste à effectuer la même procédure que l'expérience 1 mais avec une eau contenant une odeur de crevette (Figure 75). L'expérience 3 permet de déterminer si l'information visuelle seule permet à la seiche de trouver une proie en eau turbide. L'expérience 3 utilise le même dispositif que les expériences 1 et 2 et donne d'abord accès à l'information visuelle (crevette dans un tube pendant 2 min). Si au bout des deux minutes la seiche n'a pas tenté une attaque sur le tube de verre on rajoute une odeur de crevette à proximité du tube contenant la crevette. L'individu a alors accès aux informations visuelles et olfactives. Cette expérience se déroule uniquement en eau turbide (Figure 76). L'expérience 4 cherche à déterminer si lorsque la seiche se positionne au niveau du tube « odeur » elle a également accès à l'information visuelle du tube « vue ». Pour répondre à cette question, l'expérience 4 place les seiches dans un cylindre à la position du tube « odeur » face au tube « vue » et on mesure le temps mis par la seiche pour attaquer le tube « vue » après avoir retiré le cylindre contenant la seiche pendant son acclimatation (2 min) (Figure 77).

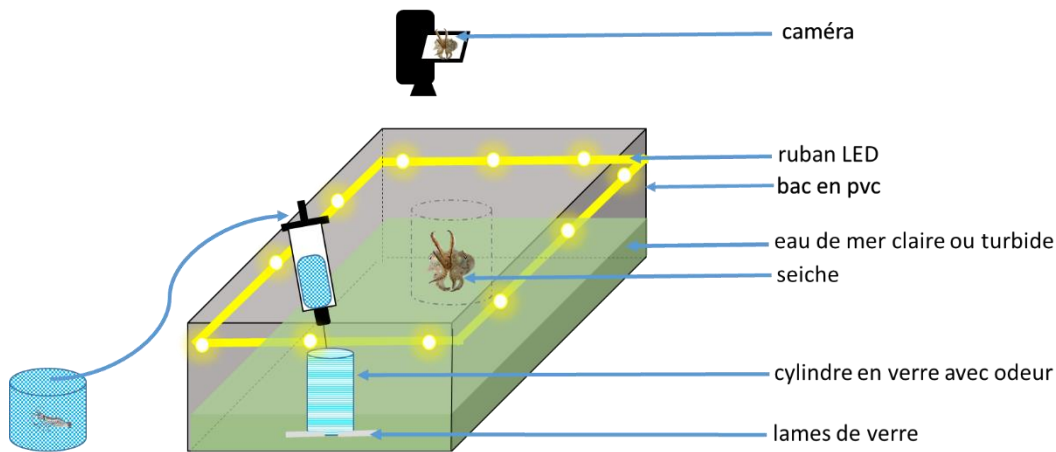


Figure 74 : (A) Schéma du dispositif de l'expérience complémentaire 1 permettant de vérifier si les seiches juvéniles si un stimulus olfactif (odeur de proie) est suffisant pour attirer la seiche à proximité du tube en verre.

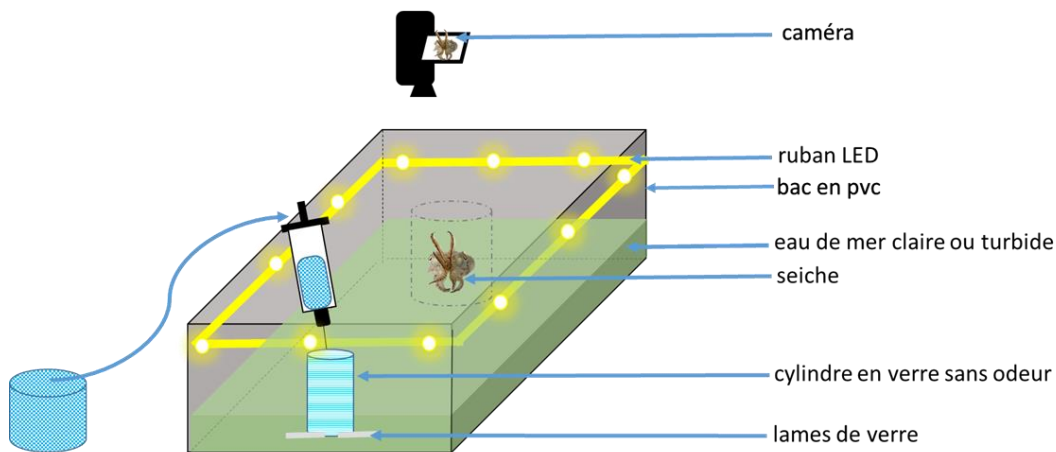


Figure 75 : (B) : Schéma du dispositif de l'expérience complémentaire 2 permettant de déterminer si la seiche est attirée par le tube en verre en l'absence de stimulus olfactif (eau de mer sans odeur de proie)

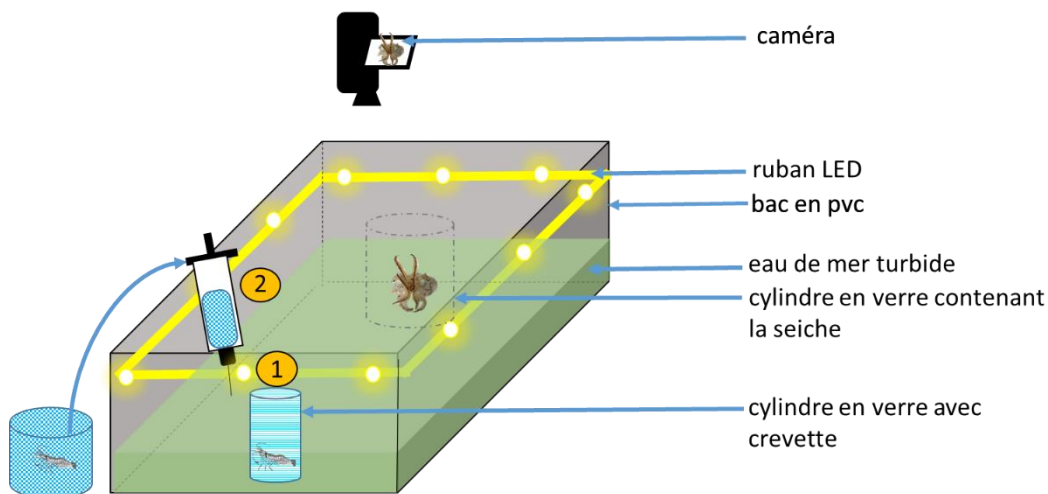


Figure 76 : (C) Schéma du dispositif de l'expérience complémentaire 3 permettant de voir si la seiche a besoin d'une (vision) ou de deux modalités (vision+olfaction) pour localiser sa proie.

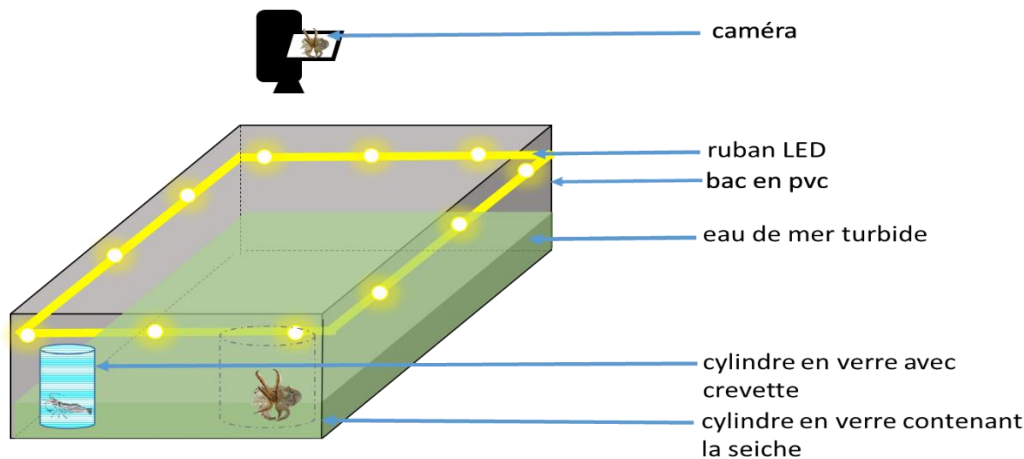


Figure 77 : (D) : Schéma du dispositif de l'expérience complémentaire 4 permettant de voir si la seiche est capable de voir sa proie lorsqu'elle arrive à proximité du tube « vue » en eau turbide.

Statistiques

Pour comparer les modalités utilisées dans les deux conditions expérimentales un test de McNémar a été utilisé. Pour comparer les modalités entre les trois groupes d'élevage un test de Fisher-Freeman-Halton a été utilisé.

Résultats

Pour l'ensemble des groupes il y a plus d'individus qui utilisent la vue en eau claire par rapport à l'eau turbide (67% à 100% des seiches utilisent la vue en eau claire contre 40 à 60% en eau turbide). Lorsque l'on passe de l'eau claire à l'eau turbide la proportion de seiche qui utilise la modalité olfactive augmente (Figure 78). En eau turbide seul le groupe LT utilise majoritairement l'odorat par rapport à la vue. Le groupe HT continue à utiliser majoritairement la vue en eau turbide (60%) alors que le groupe C utilise les deux modalités indifféremment (Figure 78).

Sur les trois premières expériences complémentaires beaucoup d'individus (entre 18% et 50%) ne se sont pas approchés du tube (Figures 79, 80). Les résultats des expériences complémentaires 1 et 2 montrent que la seiche semble se diriger vers le tube en verre aussi bien en absence de stimulus qu'en présence d'odeur (Figure 79).

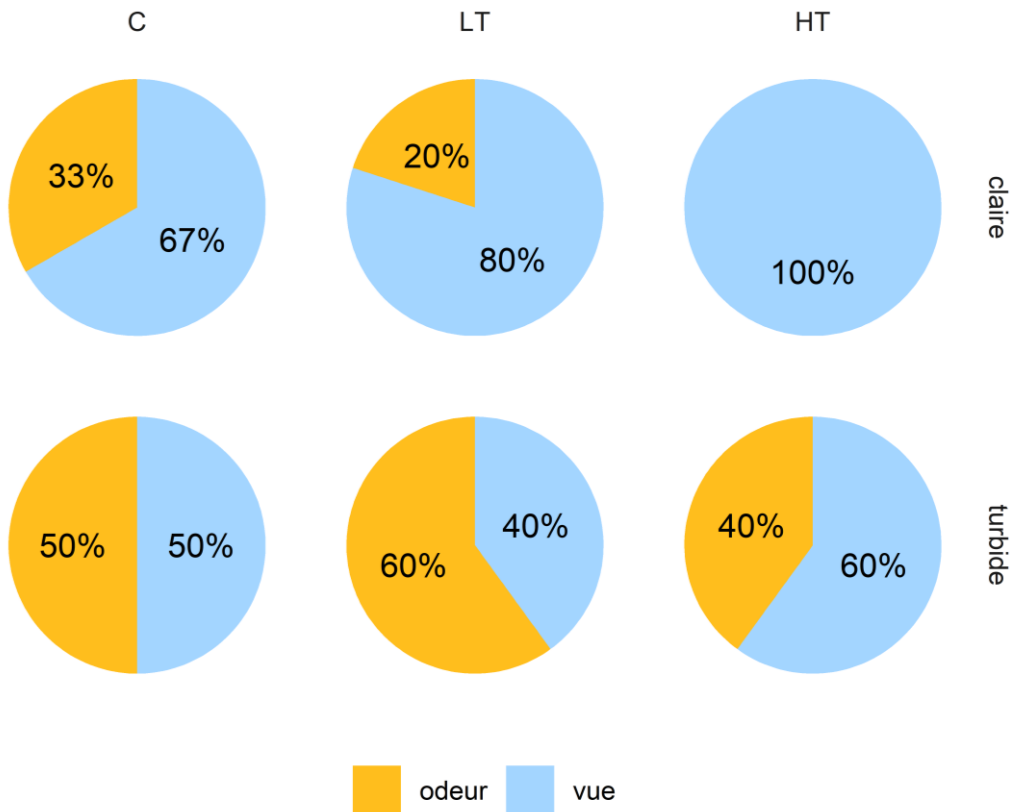


Figure 78 : Modalités sensorielles utilisées par la seiche en eau turbide et en eau claire pour différentes conditions d'élevage.

Une partie des seiches est capable de localiser une proie en utilisant uniquement le stimulus visuel (33% à 43%). 14% à 28% des seiches testées ont besoin de stimuli visuel et olfactif pour localiser une proie avec succès (Figure 80). Sur les trois premières expériences beaucoup d'individus ne se sont pas approchés du tube (Figures 79, 80).

En eau claire les individus sont capables de distinguer les deux stimuli « odeur » et « vue » lorsqu'ils sont à proximité des tubes alors qu'en eau turbide la moitié des individus ne réagissent pas à un stimulus visuel.

L'expérience complémentaire 4 montre que moins de seiches détectent leur proie en eau turbide. La diminution est de plus de 50% pour le groupe C (9 individus sur 11 détectent une crevette en eau claire contre 4 en eau turbide) et de 45% pour le groupe LT.

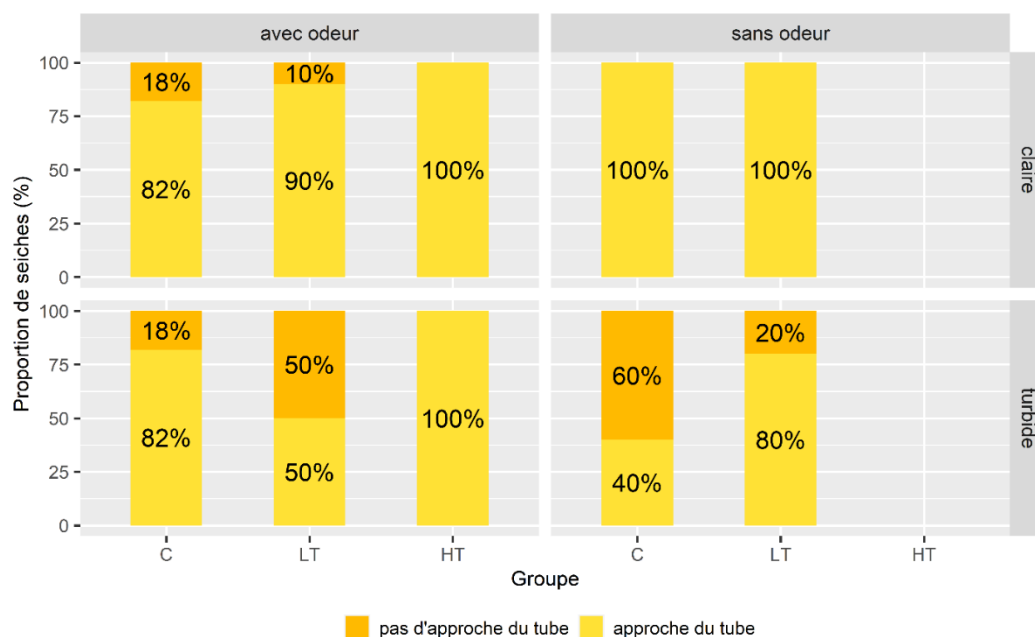


Figure 79 : Réponses comportementales des seiches communes face à la présentation d'un stimulus d'odeur ou d'eau de mer sans odeur (expériences complémentaires 1 et 2)

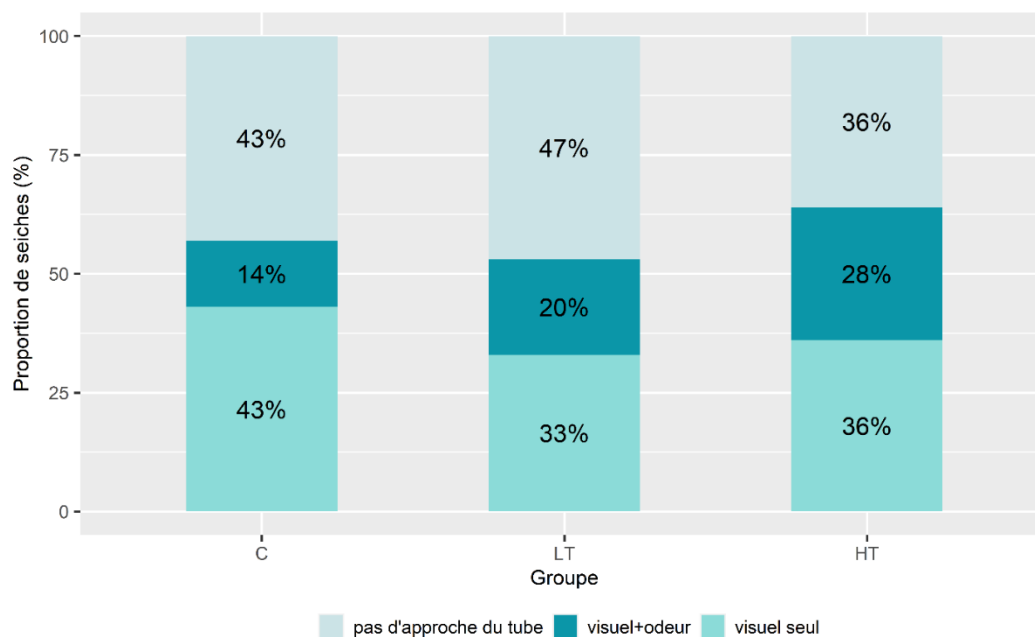


Figure 80 : Proportion de seiche capable de voir leur proie lorsqu'elle arrive à proximité du tube « vue » en eau turbide en présence d'un stimulus visuel seul ou d'un stimulus visuel et d'un stimulus olfactif (expériences complémentaires 3)

Discussion

Ces résultats préliminaires semblent suggérer que la seiche utilise préférentiellement la modalité visuelle en eau claire quel que soit le groupe d'élevage. Dans tous les groupes la modalité olfactive est plus utilisée en eau turbide qu'en eau claire. Il existe des différences entre les groupes d'élevage : le groupe C (groupe témoin) utilise les deux modalités dans les deux milieux (claire et turbide) avec des proportions variables, le groupe HT utilise préférentiellement l'information visuelle dans les deux milieux et le groupe LT effectue un véritable shift sensoriel en utilisant majoritairement la vue en eau claire et l'odorat en milieu turbide. Il est donc possible que la turbidité du milieu d'élevage diminue la sensibilité du système olfactif lorsque cette turbidité est présente en trop forte concentration.

Cependant ces résultats doivent être considérés avec une grande précaution puisque nos expériences complémentaires ne permettent pas de trancher sur la question de savoir si la seiche se dirige vers le tube « odeur » uniquement lorsqu'elle perçoit une odeur de proie (expérience 1 et 2). L'expérience 3 montrant que certains individus s'approchent du tube lorsqu'ils détectent les stimuli olfactif et visuels de la proie alors que d'autres ont besoin uniquement d'un stimulus visuel pourrait suggérer qu'il existe une hiérarchie sensorielle chez la seiche commune. Chez la pieuvre *Octopus Vulgaris*, la recherche de proie nécessite l'action synergique de plusieurs modalités mais la recherche de proie se fait plus rapidement lorsque les individus utilisent la modalité olfactive (Maselli et al., 2020). On peut imaginer qu'un phénomène similaire intervient pour la seiche où la vision est la modalité la plus rapide pour la recherche de proie et où l'olfaction pourrait être utilisée en synergie pour faciliter la localisation notamment en eau turbide où la moitié des individus ne réagissent pas au stimulus visuel (expérience 4). La hiérarchie sensorielle et l'utilisation synergique de plusieurs modalités n'est peut-être pas présente chez tous les individus ce qui pourrait expliquer les différences constatées.

III. Bilan du chapitre 4





	Eau claire	Eau turbide
 Groupe témoin (C)	 Sensibilité à la polarisation Sensibilité aux contrastes	Sensibilité à la polarisation Sensibilité aux contrastes
 Groupe turbidité faible (LT)	Sensibilité à la polarisation ++ Sensibilité aux contrastes	Sensibilité à la polarisation Sensibilité aux contrastes +
 Groupe turbidité forte (HT)	Sensibilité à la polarisation + Sensibilité aux contrastes	Sensibilité à la polarisation Sensibilité aux contrastes ++

Figure 81: Schéma bilan des résultats concernant les capacités visuelles de la seiche commune élevée dans différents niveaux de turbidité (partie 4-1).











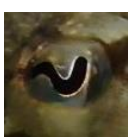



	Eau claire	Eau turbide
 Groupe témoin	 > 	 = 
 Groupe turbidité faible (LT)	 > 	 < 
 Groupe turbidité forte (HT)	 	 > 

Figure 82 : Schéma bilan des modalités sensorielles principalement utilisées par la seiche au cours du comportement prédateur pour les différents groupes d'élevage. Ces résultats sont issus d'expériences préliminaires nécessitant des effectifs et des expériences complémentaires pour vérifier les résultats obtenus (partie 4-2).

IV. Conclusion

Il y a un effet de l'expérience individuelle et du milieu d'élevage sur l'adaptation à la turbidité. A l'âge de 7 jours les seiches élevées dans une eau turbide développent des capacités visuelles supérieures en eau claire (sensibilité à la polarisation) et en eau turbide (contraste d'intensité). Contrairement à nos prédictions les seiches ne sont pas capables de voir des motifs polarisés en eau turbide même lorsqu'elles ont été préalablement élevées dans ce milieu. Nos résultats préliminaires semblent suggérer que la seiche utilise préférentiellement la modalité visuelle en eau claire quel que soit le groupe d'élevage. Dans tous les groupes la modalité olfactive est plus utilisée en eau turbide qu'en eau claire. Il existe des différences entre les groupes d'élevage : le groupe C (groupe témoin) utilise les deux modalités dans les deux milieux (claire et turbide) avec des proportions variables, le groupe HT utilise préférentiellement l'information visuelle dans les deux milieux et le groupe LT semble effectuer un shift sensoriel de la vue en eau claire vers l'odorat en milieu turbide. Par contre, il est possible que la turbidité du milieu d'élevage diminue la sensibilité du système olfactif lorsque cette turbidité est présente en trop forte concentration. On peut également se demander si les adaptations des systèmes sensoriels et des comportements de la seiche commune sont expliquées par l'expérience sensorielle ou s'il résulte de l'histoire évolutive de l'espèce et de son évolution dans un habitat turbide. En effet, chez de nombreuses espèces l'influence maternelle joue un rôle primordial dans la survie future et l'adaptation des jeunes à leur milieu. Pour la seiche commune, O'Brien et al (2017a,b) ont montré que le stress maternel avait une influence sur les comportements et le développement des jeunes seiches. Par ailleurs, Cartron et al. (2013b,c) ont démontré de meilleures capacités de détection de prédateur en eau turbide pour *Sepia officinalis* en comparaison de deux espèces d'eau claire (*Sepia prashadi* et *Sepia pharaonis*). Ils ont suggéré que cette différence était le résultat des contraintes environnementales et donc de l'histoire évolutive des espèces concernés. Ainsi une espèce vivant depuis des générations en eau turbide (*Sepia officinalis*) devrait être plus adaptée à ce milieu qu'une espèce vivant en eau claire (*Sepia pharaonis*).

Chapitre 5

Turbidité et écologie embryonnaire



Chapitre 5 : Turbidité et écologie embryonnaire

Contexte du chapitre 5 :

Ce dernier chapitre concerne la question de l'influence de la turbidité sur l'expérience visuelle embryonnaire. Pour comparer les effets des contraintes environnementales une étude comparative sur le camouflage et la réponse optomotrice a été réalisée chez *Sepia officinalis* et *Sepia pharaonis*, espèces proches phylogénétiquement mais vivant respectivement en milieu naturellement turbide et en milieu très faiblement turbide. Nous avons également déterminé si des facteurs spécifiques modifiant l'écologie embryonnaire comme la couleur de la capsule de l'œuf (noir pour la seiche commune et transparent pour la seiche pharaon) et la provenance géographique des œufs (issus de milieu côtiers plus ou moins turbide) pouvaient influencer les capacités visuelles et le comportement prédateur chez la seiche commune. Pour répondre à ces questions nous avons notamment comparés les capacités visuelles et de prédation des juvéniles de seiches communes provenant d'œufs noirs et d'œufs blancs.

I. *Sepia officinalis*

I.1. Expérience 1 : Influence du site de ponte, de la couleur de la capsule de l'oeuf et du milieu d'élevage sur les capacités visuelles des seiches juvéniles

Introduction

Les travaux d'O'Brien et ses collaborateurs (2017a) ont montré que le stress maternel influençait les comportements des futures jeunes seiches suggérant une influence de l'expérience individuelle la mère sur les futurs jeunes. Les jeunes issus des mères stressées présentent une activité locomotrice supérieure et un camouflage plus disruptif. Les mères stressées ont tendance à produire moins d'œufs (152 œufs en moyenne par femelle contre 505 pour les femelles non stressées) et les œufs qu'elles produisent ont moins de chance d'éclore (taux d'éclosion de 22% contre 57%). Les mêmes auteurs ont aussi montré que les mères stressées produisent des œufs blancs ou gris (à hauteur de 25% de leur ponte) alors que les mères témoins non stressées n'en produisent pas. Les œufs blancs présentent une absence d'encre pigmentée autour de leur capsule et sont donc beaucoup plus visibles au sein de leur milieu (en particulier lorsqu'ils sont au milieu d'autres œufs noirs).



Figure 83 : Photographies d'une ponte de seiche commune comprenant des œufs blancs et des œufs noirs. A droite on peut distinguer les embryons et leurs yeux colorés à l'intérieur des œufs blancs.

En effet l'encre présent dans la membrane des œufs est connue pour avoir un rôle de protection contre les prédateurs, les parasites et la lumière (Cornet et al., 2015 ; Bassaglia et al., 2013, voir également le chapitre introductif). En captivité Paulij et ses collaborateurs (1991) ont montré que les œufs transparents avaient une date d'éclosion plus précoce que les œufs noirs et que ces derniers pouvaient également produire des jeunes plus petits que les œufs noirs (Bouchaud et Daguzan, 1990). Ces données étaient néanmoins contradictoires avec

celles d'O'Brien et ses collaborateurs (2018) qui mentionnent que les œufs blancs peuvent avoir un taux d'éclosion et une taille à la naissance plus importants que les œufs noirs. Les travaux de thèse d'O'Brien (2017) sur des femelles adultes au sein de mares artificielles suggèrent que les femelles choisissent avec attention leur site de ponte. En effet, sur les trois femelles ayant pondu les auteurs ont pu voir que deux d'entre elles ont pondu des centaines d'œufs sur des algues situées en bordure de mare et dissimulée. La troisième femelle ayant pondu sur des substrats artificiels était placée dans une mare ne contenant pas de végétaux et n'a pondu que 71 œufs, tous blancs. Les femelles pourraient choisir des sites propices au développement de leurs futurs jeunes. Elles ajusteraient le nombre d'œufs pondus et la qualité des œufs à la qualité du site de ponte. Enfin à proximité d'un site de ponte où il y a un prédateur la femelle peut ressentir un certain stress et effectuer une ponte en prenant moins de soins que si le site de ponte était accueillant. En milieu naturel il est rare de trouver des œufs blancs : il est possible de trouver 10 à 30 œufs blancs maximum contre des milliers d'œufs noirs à l'échelle d'une saison de reproduction. Les femelles en captivité peuvent présenter une plus forte proportion de ce type d'œufs (1 à 5% des pontes). En milieu naturel la ponte peut durer plusieurs jours ou semaines laissant le temps à la femelle de pondre sur plusieurs substrats ou de sélectionner l'environnement le plus adéquate pour ses œufs, en vérifiant par exemple la présence d'invertébrés et de vertébrés marins se nourrissant d'œufs de seiche (Guerra et Gonzalez, 2011). Les œufs sont attachés au substrat pendant toute la période embryonnaire et le site ainsi que le moment de la ponte conditionnent l'environnement des futures seiches. (Bloor et al., 2013). La présence de polluants présents à proximité des zones de ponte (métaux lourds ou composés pharmaceutiques) sont connus pour interférer avec le bon développement des embryons (Paulij et al., 1990 ; Bloor et al., 2013 ; Di Poi et al., 2014 ; Bidel et al., 2016 ; Chabenat et al., 2019, 2021). L'exposition aux antidépresseurs (fluoxétine et venlafaxine) diminue ainsi la croissance des juvéniles, et retarde la maturation des comportements prédateurs et d'ensablement (Chabenat, 2020). Les seiches femelles ne pouvant se reproduire qu'une seule fois elles doivent optimiser le succès de leurs embryons et la capacité à choisir un site de ponte maximisant les chances de survie des embryons a donc dû être sélectionnée chez la seiche commune. La température de l'eau, les courants, la profondeur, la saison, la marée, les conditions climatiques peuvent donc avoir un impact sur les embryons en les exposant plus ou moins fortement à divers stimuli environnementaux de différentes modalités sensorielles (vue, odeur, toucher, ouïe). La seiche

commune a une large zone de répartition et les œufs de cette espèce sont pondus dans des zones pouvant présenter une turbidité très faible (Méditerranée) proche de celle rencontrée par la seiche pharaon ou très forte (Manche en particulier à Luc-sur-Mer). Il est donc pertinent de déterminer si la turbidité de la zone de ponte peut influencer les capacités visuelles des futurs juvéniles.

Romagny et ses collaborateurs (2012) montrent que l'embryon de seiche est capable de percevoir les stimuli extérieurs (odeur de prédateur et lumière vive) de son environnement et d'y répondre de façon adéquate en modifiant les contractions de son manteau. Ces auteurs suggèrent également que pendant la dernière phase de développement plusieurs types de substances peuvent passer la barrière de l'œuf et permettent une continuité sensorielle trans-natale entre l'embryon et son environnement. La présence de proies et de prédateurs pendant le développement embryonnaire influence les comportements des juvéniles comme les préférences alimentaires ou la latéralisation (Darmaillacq et al, 2008a ; Guibé et al., 2010 ; 2012 ; Jozet-Alves et Hebert, 2012 ; 2013). L'opacité de la paroi des œufs pourrait constituer une barrière aux stimuli sensoriels reçus par l'embryon pouvant expliquer des différences entre juvéniles d'espèces proches comme *Sepia officinalis* et *Sepia pharaonis*. Mezrai et ses collaborateurs (2019) ont montré que chez *Sepia officinalis* qui pond des œufs noirs le système olfactif se met en place en premier suivie par le système visuel. Chez *Sepia pharaonis* qui pond des œufs transparents c'est le système visuel qui se met en place avant le système olfactif. Les œufs blancs pondus très rarement chez *Sepia officinalis* présentent une capsule transparente pourraient avoir un avantage adaptatif puisque par définition ils sont en théorie capables de voir les futures proies et prédateurs présents dans leurs environnements bien avant les œufs noirs. Il est possible que la transparence de la paroi des œufs blancs permette aux embryons de *Sepia officinalis* de développer leur système visuel avant le système olfactif. Le cas échéant les juvéniles issus des œufs blancs pourraient avoir une vision plus performante que les juvéniles issus d'œufs noirs à la naissance. Les juvéniles issus d'œufs blancs auraient accès aux mêmes stimuli sensoriels que les œufs de seiche pharaon vivant en eau claire et sont donc des modèles pertinents pour comprendre l'influence de la turbidité sur l'écologie embryonnaire de la seiche.

Dans ce chapitre nous avons voulu explorer cette thématique en observant les capacités visuelles de jeunes seiches (7 jours) issues de différents lieux de ponte : Arcachon (turbidité

moyenne), Luc-sur-Mer (turbidité forte), Villers-sur-mer (turbidité forte) et élevées en laboratoire dans différents niveaux de turbidité (claire, faiblement turbide et fortement turbide). L'objectif est ici de voir s'il y avait un lien entre les capacités visuelles des jeunes et les lieux de ponte. Nous avons aussi voulu déterminer si le lieu de ponte prédispose les jeunes seiches à s'adapter à un milieu d'élevage en eau turbide. En effet, la mère choisissant le site de ponte il est possible qu'elle sélectionne préférentiellement des milieux turbides pour pondre ses œufs étant donné qu'en eau turbide les œufs sont beaucoup moins visibles qu'en eau claire.

Matériel et méthodes

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes récoltées à Luc-sur-Mer, Viller-sur-mer et Arcachon en France (Normandie et Gironde). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites au chapitre introductif (introduction partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 7 jours dans différentes conditions : de l'eau claire (C), de l'eau faiblement turbide (LT), de l'eau fortement turbide dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience 25 seiches ont été testées (5 par groupe) à l'âge de 7 jours et 20 seiches ont été testés (10 par groupe) à l'âge d'un mois. En raison d'un fort épisode de mortalité avant l'âge d'un mois au sein de trois des cinq groupes testés, nous avons testés 5 groupes différents à 7 jours (Arcachon, Luc, luc2noir, luc2blanc, Viller) et seulement 2 groupes à 1 mois (Arcachon et Luc). Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU (numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014).

Dispositif

Les seiches juvéniles ont été testées dans le même dispositif optomoteur que celui décrit au chapitre 4 sur les capacités visuelles (Chapitre 4 partie 1) avec les mêmes types de bandes (BW, Pol et Gris).

Test comportemental

Le test comportemental est le même que celui décrit au chapitre 4 sur les capacités visuelles (Chapitre 4 partie 1)

Statistiques

Nos groupes ayant un effectif trop faible ($n=5$ /groupe) pour effectuer des tests statistiques nous parlerons simplement de tendances observées dans la suite.

Résultats

En eau claire tous les individus perçoivent les contrastes d'intensité quel que soit leur site de ponte, la transparence de l'enveloppe, leur milieu d'élevage ou leur âge (Figures 84 et 85 haut). La sensibilité à la polarisation en eau claire est influencée par l'âge des individus, leur milieu d'élevage, leur site de ponte et la transparence de l'œuf. On peut voir que la plus forte sensibilité à la polarisation à 7 jours en eau claire est obtenue dans le groupe venant d'Arcachon (100% des individus sont sensibles à la polarisation dans ce groupe quel que soit la condition d'élevage, Figures 84 et 85 haut). Si l'on compare l'ensemble des individus provenant d'œufs noirs aux individus provenant d'œufs blancs on peut voir que ces derniers présentent en moyenne une forte sensibilité à la polarisation de la lumière en eau claire (75%). Au sein des individus provenant d'œufs noirs on a une forte variabilité entre groupe pour la sensibilité à la polarisation en eau claire à 7 jours (de 40% d'individus sensibles en moyenne à 100% d'individus sensibles, Figure 84). On peut noter également que pour tous les groupes la sensibilité à la polarisation en eau claire est plus élevée lorsque les groupes sont élevés en eau turbide (condition d'élevage LT ou HT, Figure 85 haut).

En eau turbide, la sensibilité aux contrastes d'intensité varie en fonction des sites de ponte, de l'âge, de la couleur de l'œuf et du milieu d'élevage (Figures 84,85 bas). En comparant les individus provenant des œufs noirs et ceux provenant des œufs blancs on peut constater que les œufs blancs ont en moyenne une sensibilité aux contrastes d'intensité intermédiaire en eau turbide. En effet, 80% des individus provenant d'œufs blancs sont sensibles aux contrastes d'intensité en eau turbide contre en moyenne 60 à 100% pour les individus provenant d'œufs noirs (Figure 84 haut). On peut noter que pour 80% des groupes la sensibilité aux contrastes d'intensité en eau turbide est plus importante lorsque les groupes sont élevés en eau turbide (condition d'élevage LT ou HT, Figure 85 bas). Dans le dernier groupe (Arcachon) 100% des

individus sont sensibles aux contrastes d'intensité en eau turbide qu'ils soient élevées en eau claire ou en eau fortement turbide (Figure 85 bas). Sur l'ensemble des individus testés aucun individu n'a montré une sensibilité à la polarisation en eau turbide et il n'est donc pas possible de conclure avec nos résultats sur ce paramètre.

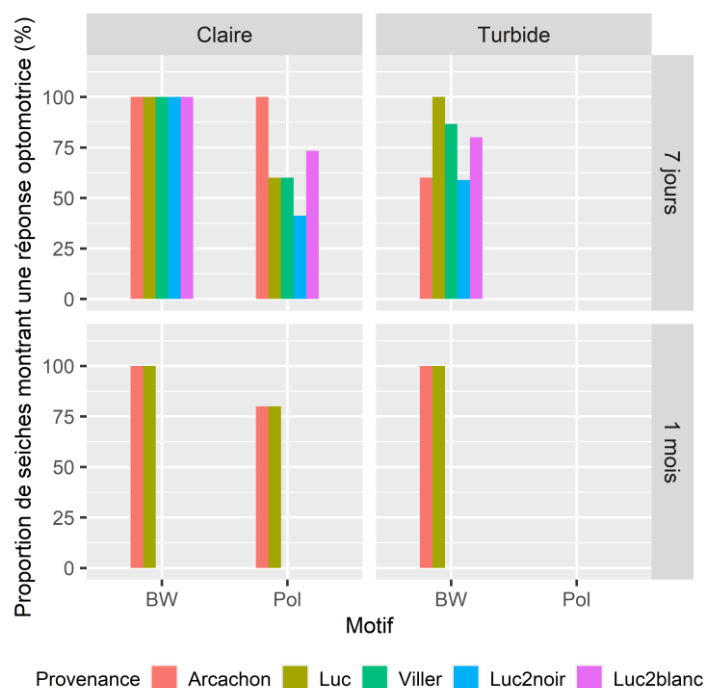


Figure 84 : Pourcentage de seiche montrant une réponse optomotrice chez des groupes de seiches communes de 7 jours (haut) et d'un mois (bas) de différentes provenances

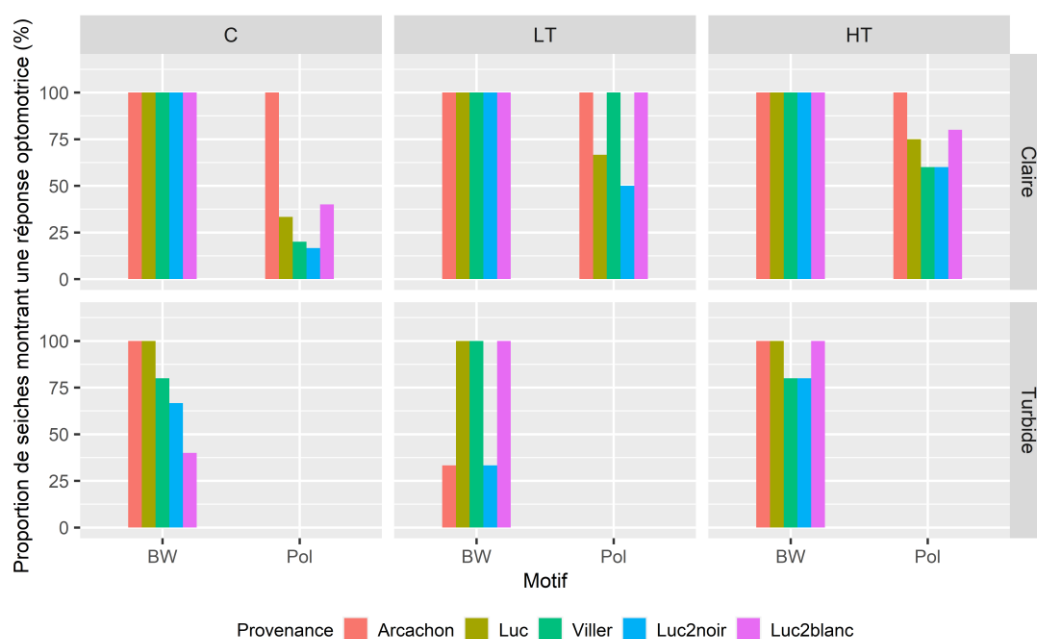


Figure 85 : Pourcentage de seiche montrant une réponse optomotrice chez des groupes de seiches communes de 7 jours de différentes provenances et de différentes conditions d'élevage

Pour 80% des groupes dont les œufs blancs les capacités visuelles (sensibilité à la polarisation et contraste d'intensité) les plus élevées sont celles des individus élevés en eau turbide (condition d'élevage LT et HT, Figure 85). Réciproquement, pour 80% des groupes les capacités visuelles des individus sont diminuées lorsque les individus sont élevés en eau claire.

Pour les deux groupes testés à 7 jours et un mois (Arcachon et Luc-sur-Mer) la sensibilité à la polarisation en eau claire augmente dans les deux groupes entre l'âge de 7 jours et l'âge d'un mois (Figure 84). Entre 7 jours et un mois la sensibilité aux contrastes d'intensité en eau claire et en eau turbide ne varie pas pour les deux groupes testés (Figure 84).

Discussion

La transparence de l'œuf, le site de ponte, le milieu d'élevage et l'âge des individus influencent les capacités visuelles des seiches communes juvéniles. Pour 80% des groupes testés, les capacités visuelles à 7 jours semblent affectées par un élevage en eau claire. Pour 80% des groupes la turbidité semble être bénéfique pour le développement des capacités visuelles des jeunes comme démontré par Goerger et ses collaborateurs (2021). Cependant ces auteurs préconisaient un élevage en turbidité faible pour favoriser le développement de capacités visuelles alors qu'ici 2 groupes (Luc2noir et Archachon) ont de meilleures capacités visuelles lorsqu'ils sont élevés en eau fortement turbide (Figure 84). Notre expérience doit donc être reproduite avec un plus grand nombre de groupes pour conforter ou infirmer les résultats présentés ici.

Nos résultats semblent suggérer un effet du site de ponte dans l'adaptation visuelle des jeunes seiches à la turbidité. Cet effet a également un impact dans la tolérance de l'embryon à un milieu d'élevage très différent de celui présent dans son environnement naturel et donc celui de sa mère. Ici seul le groupe d'Arcachon (turbidité moyenne) montre des capacités visuelles élevées (sensibilité à la polarisation notamment) dans les différents milieux d'élevage proposé. La turbidité étant plus faible à Arcachon qu'à Luc-sur-Mer il est possible que ces embryons soient issus de seiches ayant une tolérance plus importante vis-à-vis de la turbidité de leur milieu. Les groupes de Arcachon et Luc sont des groupes issus de la première cohorte de la saison de reproduction il est donc possible que le développement plus lent dont ils ont bénéficié leur aient permis de développer plus de plasticité comportementale ou simplement d'avoir des capacités visuelles supérieures à la naissance et donc plus matures à 7 jours que

les seiches des autres groupes. En effet, Cartron et ses collaborateurs (2013a) ont montré une augmentation des capacités visuelles de la seiche entre la naissance et l'âge d'un mois après l'éclosion.

I.2. Expérience 2 : Influence de la couleur de l'œuf et du milieu d'élevage sur le comportement prédateur des seiches juvéniles

Introduction

Dans la première expérience nous avons démontré que la couleur de l'œuf a une influence sur les capacités visuelles des individus testés. Au chapitre 2 nous avons pu voir que le milieu d'élevage pouvait influencer le comportement prédateur des seiches à l'âge de 7 jours. L'objectif ici est de vérifier que les seiches issues d'œufs blancs et donc de mères stressées ne présentent pas, en raison de la paroi transparente des œufs, des capacités visuelles supérieures à celles des seiches provenant d'œufs noirs, leur permettant de capturer les proies plus rapidement que leur congénère. Nous avons également vérifié si la turbidité avait des effets bénéfiques ou délétères sur le comportement prédateur chez les seiches issues d'œufs blancs. En effet chez certains animaux le stress maternel produit des jeunes ayant des capacités d'adaptation plus importantes que la normale et la seiche étant une espèce au comportement très plastique il n'est pas exclu que les événements de stress puissent aboutir à des changements au niveau du comportement de l'embryon aboutissant à une meilleure survie de ce dernier après l'éclosion.

Matériel et méthodes

Animaux utilisés

Pour cette expérience, les juvéniles proviennent de différentes pontes d'œufs noirs et d'œufs blancs récoltées à Luc-sur-Mer en France (Normandie). Les œufs et les juvéniles ont été élevés par les méthodes décrites au chapitre introductif (introduction partie VI). Après la naissance les seiches sont élevées pendant 7 jours dans différentes conditions : de l'eau claire (C) et de l'eau faiblement turbide (LT) dans des bacs comprenant des éléments d'enrichissement (des plantes artificielles, des galets, des coquillages). Pour cette expérience, 33 seiches ont été testées (8 ou 9 individus par groupe) à l'âge de 7 jours. Les soins, la maintenance, le nourrissage et l'expérimentation étaient tous en accord avec la Directive 2010/63/EU (numéro d'autorisation : APAFIS 2019100316587299 _V2 (#20662)) sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, et suivant les recommandations des 3Rs (Fiorito et al, 2014).

Dispositif

Le dispositif expérimental est le même que celui décrit au chapitre 2.

Test comportemental

Le test comportemental est ici le même que celui décrit au chapitre 2.

Statistiques

Pour vérifier la normalité de nos données pour les différents paramètres étudiés un test de Shapiro a été réalisé. Nos données ne suivant pas une loi normale des tests non paramétriques ont été utilisés. Pour comparer les latences d'attaque, de détection, le temps de capture et la distance de détection entre les groupes un test de Kruskal Wallis a été utilisé (3 groupes, données indépendantes). Pour comparer ces mêmes paramètres entre le milieu turbide et le milieu clair un test de Wilcoxon a été utilisé (2 conditions, données appariées).

Résultats

Sur tous les individus testés (n=33) seul un individu (provenant des œufs blancs élevés en condition C) n'a pas capturé sa proie dans les deux conditions (pas de capture en eau turbide) et il a donc été écarté de la suite de l'analyse.

La latence d'attaque, la latence de détection, la distance de détection et le temps de capture ne sont pas significativement différents entre les individus provenant d'œufs noirs et ceux provenant d'œufs blancs (Figures 86, 87, 88, 89). Ces mêmes paramètres ne sont pas significativement différents au sein de chaque groupe entre le milieu turbide et clair. Enfin ces paramètres ne diffèrent pas significativement entre les deux conditions d'élevage quel que soit la couleur de l'œuf des individus (Figures 86, 87, 88, 89).

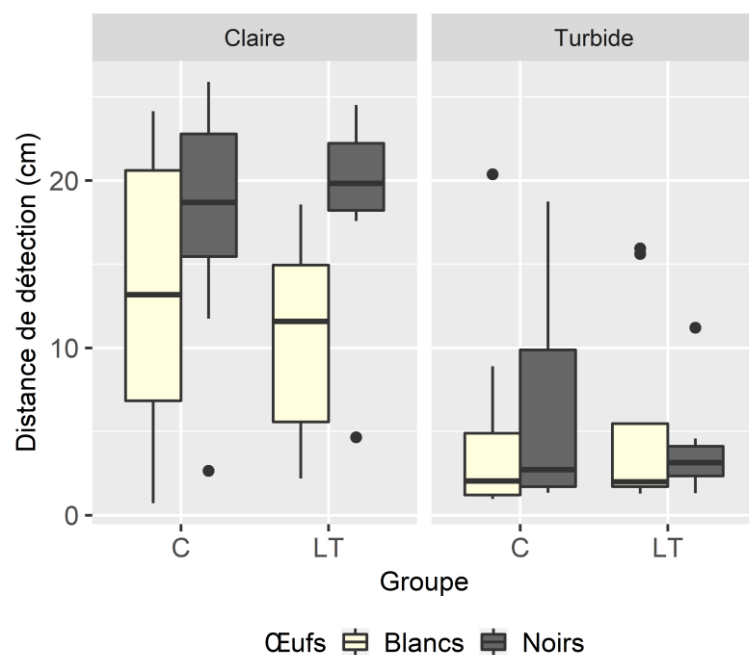


Figure 86 : Boxplot montrant la distance de détection en eau claire et en eau turbide en fonction des conditions d'élevages et de la couleur de l'œuf chez des juvéniles de seiches commune de 7 jours.

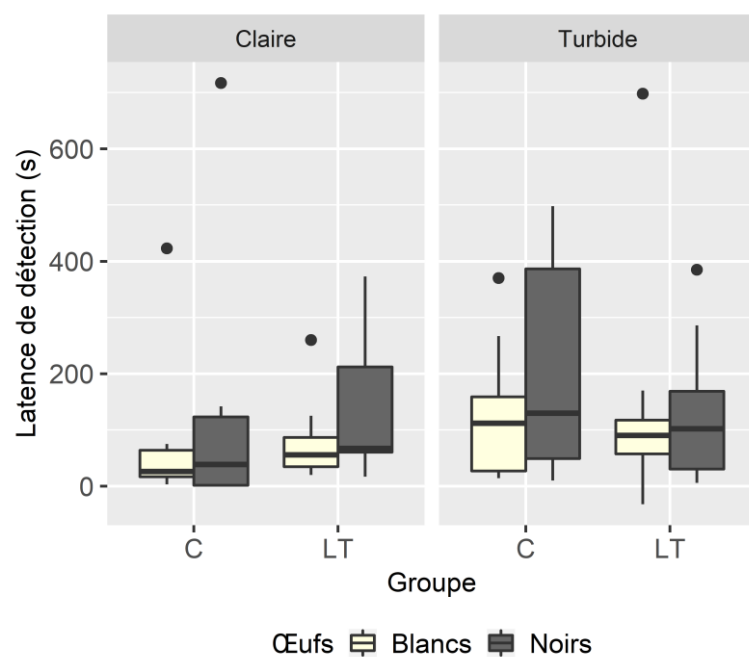


Figure 87 : Boxplot montrant la latence de détection en eau claire et en eau turbide en fonction des conditions d'élevages et de la couleur de l'œuf chez des juvéniles de seiches commune de 7 jours.

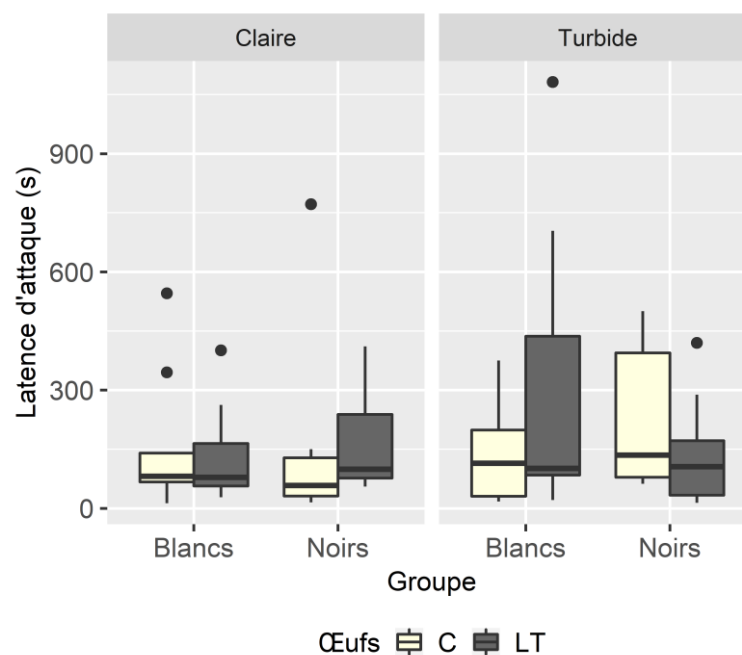


Figure 88 : Boxplot montrant la latence d'attaque en eau claire et en eau turbide en fonction des conditions d'élevages et de la couleur de l'œuf chez des juvéniles de seiches commune de 7 jours.

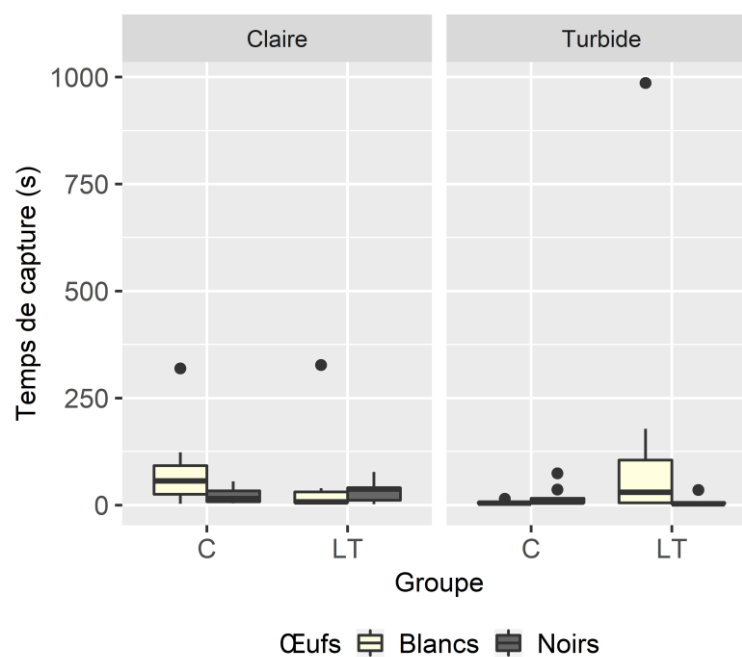


Figure 89 : Boxplot montrant le temps de capture en eau claire et en eau turbide en fonction des conditions d'élevages et de la couleur de l'œuf chez des juvéniles de seiches commune de 7 jours.

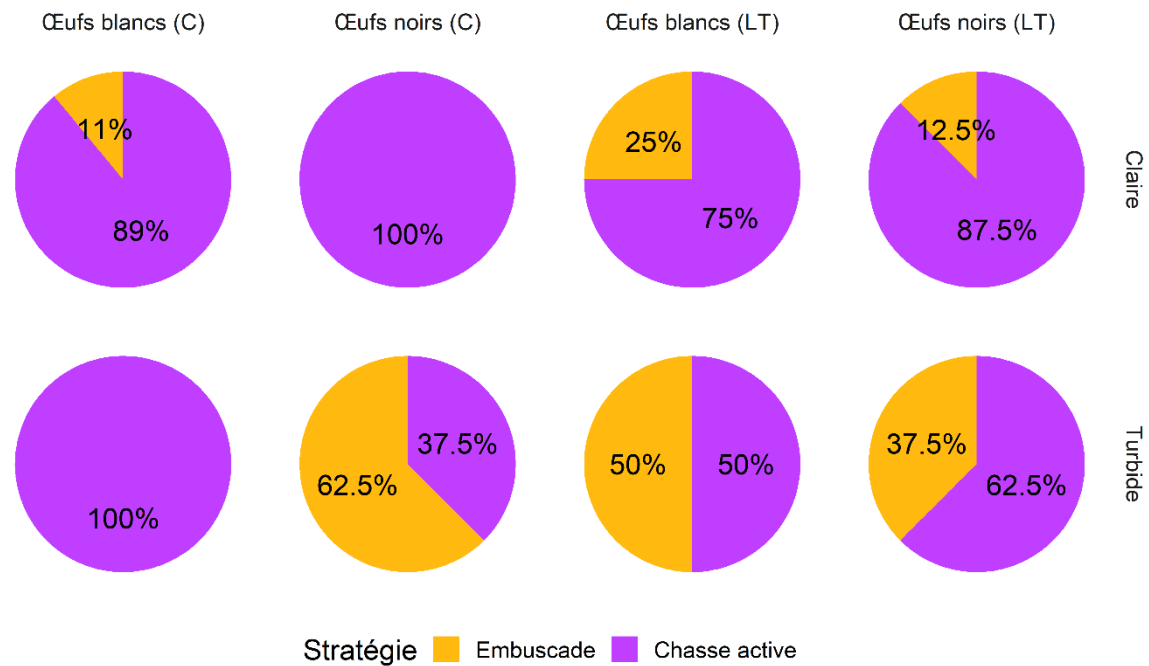


Figure 90 : Stratégie de capture utilisée par les seiches juvéniles provenant d'œufs blancs ou noirs en eau turbide et en eau claire

On peut noter qu'en eau claire les individus provenant d'œufs noirs ont tendance à détecter leur proie à une distance plus importante que les individus provenant des œufs blancs (respectivement à 18-20 cm contre 12-13 cm) (Figure 86). On peut également noter que la distance de détection moyenne a tendance à être plus faible en eau turbide qu'en eau claire quel que soit la transparence de l'œuf et le groupe d'élevage (13cm à 20cm en eau claire contre respectivement 3cm en eau turbide) (Figure 86). Pour la distance de détection, la latence de détection et la latence d'attaque on a une forte variabilité individuelle (Figure 86, 87, 88).

La transparence de l'œuf, le milieu d'élevage des individus ainsi que la turbidité du milieu influencent les stratégies de prédation utilisées. En eau claire les individus utilisent majoritairement la chasse active quel que soit la transparence de l'œuf ou le milieu d'élevage (75% à 100% des individus, Figure 90). En eau turbide la proportion d'individu utilisant l'embuscade augmente (de 25% à 62,5% d'augmentation, Figure 90) sauf pour les individus provenant d'œufs blancs et élevés en eau claire (condition C ou témoin) qui n'utilisent pas l'embuscade en milieu turbide. Le milieu d'élevage modifie les stratégies utilisées par les individus en eau turbide quel que soit la transparence de l'œuf (Figure 90). En effet, les

individus provenant des œufs noirs et élevés en eau claire (œufs noirs C) chassent majoritairement en embuscade en eau turbide (62,5%) alors que ceux élevés en eau turbide (œufs noirs LT) chassent en majorité en nageant activement (62,5%) (Figure 90). Pour les individus provenant d'œufs blancs, les individus élevés en eau turbide (condition LT ou faiblement turbide) utilise les deux stratégies indifféremment alors que ceux élevés en eau claire utilisent uniquement la chasse active en eau turbide (Figure 90).

Discussion

La latence d'attaque, de détection, la distance de détection et le temps de capture ne sont pas significativement différent entre les conditions du milieu (clair ou turbide), la transparence de l'œuf (œufs noirs ou œufs blancs) ou le milieu d'élevage (C ou LT) (Figures 86, 87, 88, 89). Nos résultats bien que non significatifs donnent néanmoins quelques informations sur le comportement de prédation des individus provenant d'œufs blancs. Ces derniers semblent avoir un comportement prédateur très similaire à ceux provenant d'œufs noirs pour la latence de détection, la latence d'attaque et le temps de capture (Figures 86, 87, 88, 89). En eau turbide les individus ont une distance de détection réduite et des latences de détection et d'attaque qui augmentent par rapport à l'eau claire et ce quel que soit la transparence de l'œuf (Figure 86, 87). Les seiches issues d'œufs blancs ont tendance à être moins performantes en eau claire que les individus provenant d'œufs noirs et ce quel que soit leur groupe d'élevage : leur distance de détection (12-13 cm) est en effet plus faible que celle des individus provenant d'œufs noirs (18-20cm) (Figure 86). En eau turbide cette distance est similaire quel que soit la transparence de l'œuf (Figure 86). Il est surprenant de voir ces différences au niveau de la distance de détection à la vue de l'expérience précédente montrant que les œufs blancs ont de très bonnes capacités visuelles comparables à celles du meilleur groupe d'œufs noirs (Expérience 1). L'Expérience 1 montre aussi des différences marquées entre les capacités des seiches issues d'œufs blancs élevées en eau claire et celles élevées en eau faiblement turbide. En eau claire il est possible que la seiche utilise uniquement le contraste d'intensité pour détecter ses proies, un paramètre qui ne semble pas être perturbé par l'élevage en eau claire (Expérience 1 Figures 84 et 85). Il est néanmoins plus surprenant qu'il n'y ait pas de différence en milieu turbide où la sensibilité à la polarisation et la sensibilité aux contrastes d'intensité diminuent pour ce groupe lorsqu'il est élevé en eau claire. Les deux expériences n'ayant pas pu être réalisées sur les mêmes groupes d'œufs

blancs, il est possible qu'il n'existe des variations inter-groupes parmi les œufs blancs leur permettant de tolérer divers milieux d'élevage, turbide ou non. Au chapitre 2 nous avons pu montrer que seules les seiches élevées en turbidité forte présentaient un comportement prédateur plus efficace en eau claire qu'en eau turbide et que seul ce groupe était perturbé par l'eau turbide (Chapitre 2, Figures 26, 28). En comparant les résultats obtenus dans ce chapitre et ceux du chapitre 2 on a montré que les seiches provenant des œufs blancs ont une détection intermédiaire avec celles provenant des deux groupes d'œufs noirs testés dans les deux milieux d'élevage. Au sein des individus provenant d'œufs noirs il existe également des différences qui se répercutent sur le comportement prédateur en particulier sur la distance de détection. Il est possible que le comportement prédateur soit dépendant de la période d'éclosion des seiches, les seiches nées plus tard dans la saison devant être plus efficaces et plastiques puisqu'elles ont moins de temps pour apprendre à chasser efficacement et accumuler des réserves avant la migration d'automne. En milieu naturel il est aussi possible que les seiches de deuxième cohortent ne puissent pas survivre et meurent rapidement. Les individus testés au chapitre 2 proviennent d'individus nés entre la dernière semaine de juin et la première quinzaine de juillet alors que les individus testés dans l'Expérience 3.2 sont des individus nés en août ce qui pourrait expliquer les variations constatées entre les individus provenant d'œufs noirs.

Les seiches testées n'ont pas la même stratégie de capture en fonction de leur milieu d'élevage quel que soit la couleur de l'œuf et la turbidité du milieu. En eau claire les stratégies de capture semblent identiques entre les individus quel que soit leur couleur de l'œuf ou leur milieu d'élevage : on constate que la majorité des individus utilisent la chasse active. Ces résultats sont en accord avec ceux présentés au Chapitre 2 où les individus utilisaient aussi en majorité la chasse active. Cependant on peut noter que pour l'Expérience 2 il y a une plus forte proportion d'individu qui utilise la chasse active (75%-100%, Figure 90 contre 56-61,5% respectivement dans le chapitre 2, Figure 29). L'eau claire est un milieu où la vision est la plus performante pour la détection et la capture d'une proie et c'est donc un milieu où la seiche devrait favoriser une stratégie comme l'embuscade. C'est effectivement le cas pour les individus du Chapitre 2 (Figure 29) mais c'est l'inverse pour la majorité des individus testés dans l'Expérience 2 où la proportion d'individus utilisant l'embuscade est plus importante en

eau turbide qu'en eau claire (37,5% à 62,5% en eau turbide contre 0-25% en eau claire, Figure 90).

En eau turbide, le milieu d'élevage et la couleur de l'œuf influencent la stratégie de capture. Pour les individus provenant des œufs blancs le groupe élevé en eau claire n'utilise que la chasse active alors que celui élevé en eau turbide utilise indifféremment les deux stratégies (Figure 90). Chez les individus provenant d'œufs noirs, les individus adoptent des stratégies inverses en eau turbide en fonction de leur milieu d'élevage : ceux élevés en eau claire (C) favorisent l'embuscade en eau turbide (62,5%) alors que ceux élevés en eau turbide (LT) favorisent la chasse active (Figure 90).

Il est possible que l'élevage en eau claire des individus provenant des œufs blancs réduise leur plasticité comportementale et conditionne l'utilisation d'une même stratégie de capture quel que soit le milieu rencontré (clair ou turbide). Au contraire lorsque les individus provenant des œufs blancs sont élevés en eau turbide les individus sont plastiques et capable d'adapter leur stratégie de capture en fonction de la visibilité de leur environnement (clair ou turbide). Pour les individus provenant d'œufs noirs les conditions d'élevage (C et LT) n'impactent pas la plasticité comportementale puisque les individus adoptent des stratégies différentes en eau claire et en eau turbide (c'est également le cas pour les individus testés au chapitre 2, Figure 29). Les conditions d'élevage des individus provenant des œufs noirs influencent cependant les stratégies mise en place et il est possible qu'elles modifient donc la perception de la turbidité des individus. Les individus provenant des œufs noirs du groupe C perçoivent peut-être le milieu turbide comme un milieu potentiellement risqué : ils utilisent donc une stratégie peu coûteuse en énergie qui limite les mouvements dans cet environnement inconnu (milieu turbide). Pour les individus provenant d'œufs noirs du groupe LT le milieu turbide est similaire à leur milieu d'élevage et les stressent moins : les individus favorisent donc une stratégie plus active (chasse active) et ne limitent pas leurs mouvements. Pour les individus provenant d'œufs noirs on peut voir qu'il existe également des différences de stratégie dans le comportement prédateur au sein des groupes élevés dans une même condition d'élevage (comparaison entre les résultats des groupes C et LT du chapitre 2, Figure 29 et ceux du chapitre 5, Figure 90).

II. *Sepia pharaonis*

II.1. Expérience 3 : Turbidité, camouflage et capacités visuelles chez une espèce d'eau claire (*Sepia pharaonis*)

Introduction

Sepia pharaonis est la seconde espèce de seiche la plus étudiée en laboratoire mais contrairement à *Sepia officinalis* elle est présente dans des milieux où l'eau est claire et la turbidité moyenne faible. C'est donc une candidate idéale pour tester l'effet de la turbidité sur une espèce très peu confrontée à ce paramètre environnemental. En outre Cartron et ses collaborateurs (2013a) ont fait une étude comparative entre les capacités de détection de prédateurs en eau turbide et en eau claire de cette espèce et de *Sepia officinalis*. Leurs résultats montrent que *Sepia officinalis* et *Sepia pharaonis* sont capables de détecter des prédateurs en eau turbide mais que *Sepia officinalis* a des capacités permettant une détection pour des niveaux de turbidité plus élevés que ceux de *Sepia pharaonis*. Les auteurs de cette étude émettent l'hypothèse que l'environnement de *Sepia officinalis* a dû favoriser une vision plus performante en eau turbide et potentiellement une plus forte sensibilité à la lumière polarisée. Elle a également montré que chez ces espèces d'eau claire (*Sepia pharaonis* et *Sepia prashadi*) certains individus présentaient une sensibilité à la polarisation de la lumière contrairement à d'autres espèces comme *Sepia elongata* (Darmaillacq et al, 2008). La présente étude, en se basant sur ces résultats antérieurs a pour but de déterminer l'influence de la turbidité sur les capacités visuelles (sensibilité à la lumière polarisée et aux contrastes) de *Sepia pharaonis* ainsi que sur ses capacités de camouflage (comportement guidé visuellement). Nos hypothèses sont que la turbidité devrait diminuer les capacités visuelles de *Sepia pharaonis* et que son camouflage en eau turbide devrait être moins efficace que celui de *Sepia officinalis* étant donné qu'elle ne possède pas ce paramètre dans son environnement naturel. Pour tester nos hypothèses nous avons soumis les individus à trois expériences déjà réalisés chez les seiches communes : le test optomoteur (Chapitre 4, expérience 1), le test de camouflage (Chapitre 2, expérience 1) et le test de camouflage dynamique (Chapitre 2, expérience 3).

II.1.a. Expérience 3.1 : Test optomoteur

Matériel et Méthodes

Animaux utilisés

Le laboratoire d'accueil partenaire de cette thèse à Eilat ne disposant pas d'un élevage de *Sepia pharaonis* les seiches utilisées sont des individus sauvages qui ont fait l'objet d'un permis de capture autorisant le prélèvement de 5 individus par le laboratoire d'accueil. Seulement deux seiches *Sepia pharaonis* ont pu être capturées en milieu naturel pendant la mission. Elles ont été prélevées à 17m et 21m de nuit dans la zone de l'épave du Satil à Eilat. Après leur prélèvement les animaux ont été placés au National Center of Aquaculture d'Eilat. Au sein de cette structure les seiches capturées ont été placées individuellement dans des bacs en pvc alimentés par de l'eau de mer naturelle elle-même oxygénée à l'aide de bulleurs. Les bacs ont également été munis de tuyau et de couvercle permettant à l'animal de s'abriter et s'isoler mais également d'offrir un milieu plus stimulant visuellement aux animaux (Figure 91). Les animaux ont été nourris *ad libitum* à l'aide de poissons juvéniles vivant d'1cm à 2cm. Ils ont suivi une acclimatation de 3 jours dans leur bac avant les tests et la doctorante ainsi que l'animalier du centre d'aquaculture ont veillé à détecter et signaler tout comportement aberrant (manque d'appétit, flottaison, nage éclectique) avant et pendant la période des expériences. A l'issue des expériences les deux individus testés ont été relâché à l'endroit exacte de leur capture.



Figure 91 : Photographie d'une seiche pharaon *Sepia pharaonis* dans le bac d'élevage ©Goerger Alice

Dispositif expérimental

Le dispositif est le même que décrit précédemment pour *Sepia officinalis* (Figure 92). Seuls les tailles des cylindres de verre (14cm de diamètre et 20,7cm de diamètre respectivement pour le cylindre contenant l'animal et le cylindre externe) et du dispositif change légèrement pour tenir compte de la taille des seiches testées. La distance entre la seiche et les bandes est au minimum de 13,7cm.

Test comportemental

Les individus testés sont des seiches de plus de 3 mois et nous avons voulu déterminer l'acuité visuelle des individus et non pas simplement leur capacité à percevoir ou non les motifs contrastés et polarisés (comme c'était le cas pour les seiches communes juvéniles testées au chapitre 4). Le test comportemental est donc identique à celui présenté au chapitre 4 mais les individus ont été testés avec des bandes de plus en plus petites (1.2cm, 1cm, 0.8cm, 0.6cm, 0.4cm, 0.2cm, 0.1cm) pour les deux types de motifs (contrastés et polarisés) (Figure 92). L'acuité finale était l'acuité déterminée par la bande la plus fine où on enregistrait une réponse positive de l'individu grâce à la formule de l'angle de séparation minimum (MSA):

$$MSA = 2 \arctan (l/d)$$

avec l =largeur de bande minimum discriminée par la seiche

d=distance entre la seiche et le motif ie bande noire et blanche ou polarisée

Statistiques

Nous n'avons pu tester que deux individus nous n'avons pu conduire aucun test statistique et donneront simplement des tendances observées dans la suite.

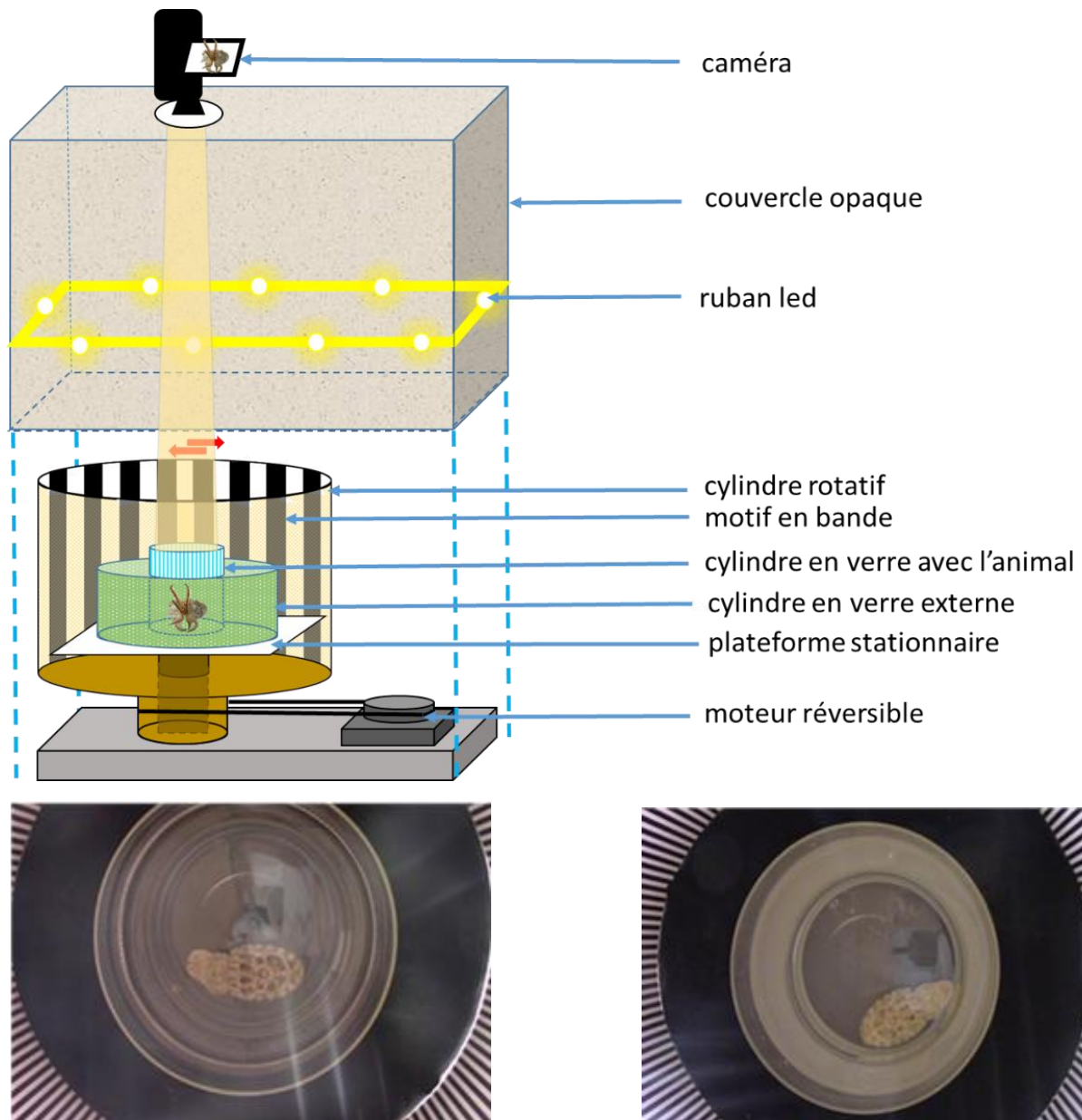


Figure 92: Schéma du dispositif optomoteur utilisé pour mesurer l'acuité visuelle chez *Sepia pharaonis* (haut) et photographies à l'intérieur des animaux à l'intérieur du dispositif en eau claire (en bas à gauche) et en eau turbide (en bas à droite)

Résultats

Le test optomoteur a permis de déterminer que l'une des deux seiches (S2) capturées n'était pas capable de voir les bandes polarisées. L'autre individu (S1) arrivait à discerner des bandes polarisées (discrimination de bande de 1,2cm minimum) en eau claire uniquement.

Pour la sensibilité aux contrastes, nos résultats montrent qu'en eau claire les deux individus ont la même acuité (distinction de la bande de 0,4cm au minimum). En eau turbide par contre S1 garde la même acuité alors que celle de S2 baisse de moitié (distinction de la bande de

0,8cm au minimum). Grâce à la formule du MSA on peut calculer que, pour les bandes noires et blanches, S1 et S2 ont une acuité de $3,346^\circ$ en eau claire et S2 double son acuité ($6,684^\circ$) en eau turbide alors que celle de S1 reste la même quel que soit la turbidité.

Discussion

La turbidité du milieu expérimental a un effet différent au niveau individuel pour la sensibilité aux contrastes d'intensité : elle peut diminuer fortement l'acuité (S2, où l'acuité est divisée par deux) ou n'avoir aucun effet (S1). Cette turbidité semble aussi altérer la sensibilité à la lumière polarisée des seiches pharaon. L'eau turbide étant présente occasionnellement dans l'environnement des seiches pharaon, il est possible qu'une partie de la population de seiches présentes sur les côtes d'Eilat ait perdu la sensibilité à la polarisation. En effet, les contrastes d'intensité peuvent être suffisants pour détecter et attraper des proies en eau claire. Cartron et ses collaborateurs (2013a) ont néanmoins montré que chez deux individus de mer rouge *Sepia pharaonis* et *Sepia prashadi* il existait une sensibilité à la lumière polarisée (image de prédateur) mais qu'elle était inférieure à celle présente chez *Sepia officinalis* vivant en eau turbide. Darmaillacq et Shashar (2008) n'ont pas réussi à prouver qu'une autre espèce de mer rouge (*Sepia elongata*) était sensible à la polarisation de la lumière malgré la présence de structures visuelles adéquates au sein de l'œil des trois individus testés. La sensibilité à la polarisation, probablement moins adaptative est donc présente seulement chez une partie des individus chez la seiche pharaon contrairement à la population de seiche commune où l'ensemble des juvéniles sont sensibles à la polarisation à l'âge d'un mois (Cartron et al., 2013a). Nous n'avons ici de résultats que pour deux individus de seiches pharaon, il serait donc important d'effectuer les présentes expériences sur un plus grand nombre d'individu pour pouvoir vérifier la tendance et les hypothèses émises lors de cette expérience.

II.1.b. Expérience 3.2 : Test de camouflage

Matériel et Méthodes

Animaux utilisés

Les animaux utilisés sont les mêmes que ceux utilisés dans l'expérience 3.1

Dispositif

Le dispositif expérimental est le même que pour l'expérience de camouflage avec *Sepia officinalis* (Chapitre 2, expérience 1). La taille des motifs et du cylindre a simplement été adapté à la taille des seiches testées. Le bac en pvc a été remplacé par une glacière opaque (30cm×50cm×30cm) avec couvercle dans laquelle un plastique opaque gris a été utilisé pour recouvrir les parois et rendre l'intérieur de la glacière gris uniforme (Figures 93, 94).

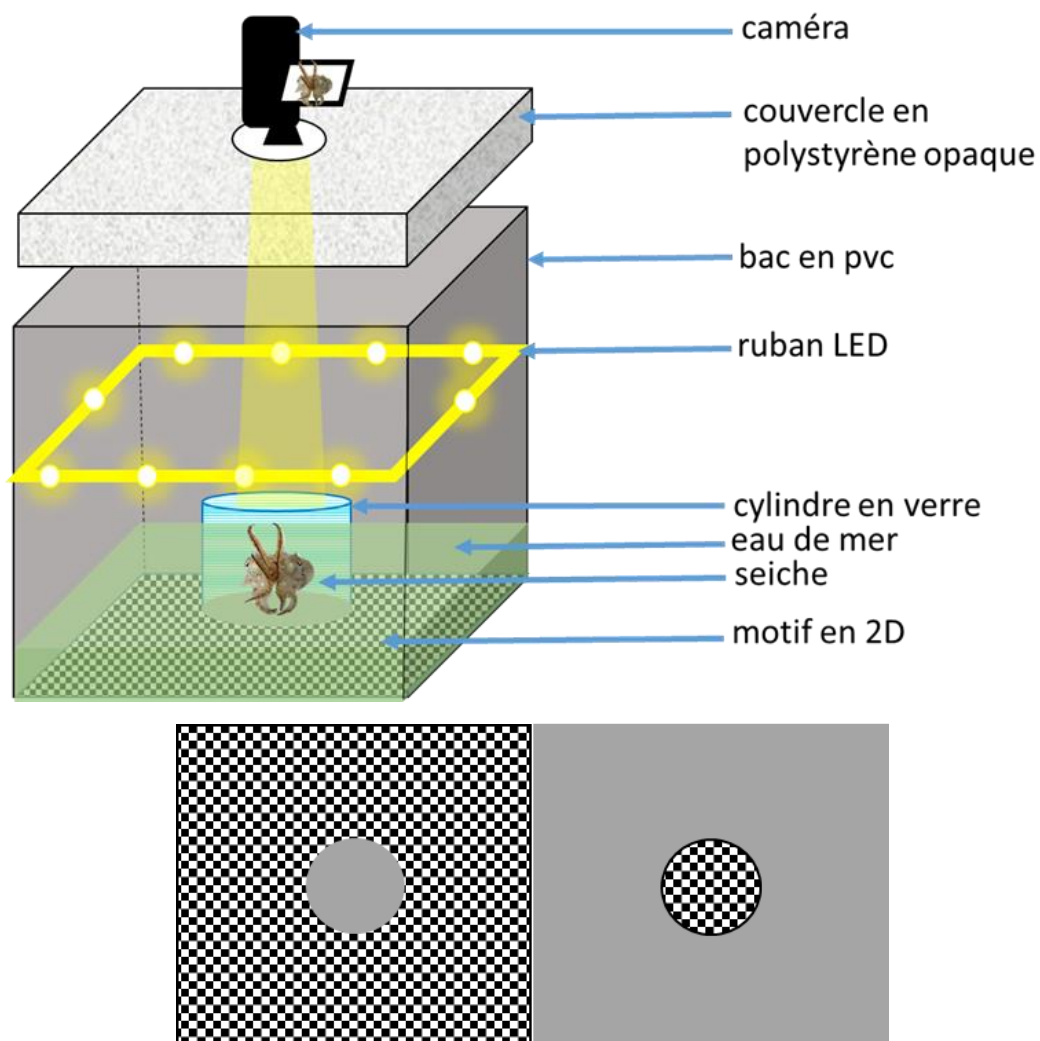


Figure 93 : Schéma du dispositif camouflage et des motifs (cercle gris et cercle échiquier) utilisés lors du test camouflage chez *Sepia pharaonis*



Figure 94 : Captures d'écran pour l'expérience camouflage sur le motif cercle échiquier (haut) et le motif cercle gris (bas) pour un milieu clair (gauche), faiblement turbide (milieu) et fortement turbide (droite) chez *Sepia pharaonis*.

Test comportemental

Le test comportemental est le même que celui utilisé pour *Sepia officinalis* (Chapitre 2, expérience 1).

Statistiques

Nous n'avons pu tester que deux individus nous n'avons pu conduire aucun test statistique et donneront simplement des tendances observées dans la suite.

Résultats

Les deux seiches prélevées en milieu naturel étaient des animaux assez stressés et ces dernières ne se sont pas beaucoup calmées au cours des différentes expériences. Nous avons donc utilisé très peu d'images par seiche à des moments de l'expérience où la seiche était calme et posée sur le fond.

Sur les deux motifs les seiches présentent un pattern très semblable sur les trois concentrations. Néanmoins pour le motif cercle échiquier, il semble que lorsque le milieu est très turbide la seiche utilise un camouflage moucheté (mottle) en plus des différents éléments disruptifs qu'elle fait ressortir pour les autres concentrations (bande horizontale au niveau du corps, lunette au niveau des yeux, carré blanc central, point entourant le carré blanc).

Pour le motif cercle gris la seiche semble accentuer ses éléments disruptifs et moucheté en eau claire par rapport aux motifs présents en eau turbide. Il y a donc un comportement de camouflage inverse par rapport à la présence d'eau turbide entre les deux motifs. Il est possible que le motif disruptif qu'il soit proximal ou distal soit plus susceptible de provoquer une réponse au niveau du camouflage de la seiche. Ainsi sur le cercle échiquier ce motif est visible quel que soit la turbidité testée alors que pour le cercle gris ce motif disparaît avec la turbidité ce qui peut expliquer l'accentuation des éléments disruptifs en milieu clair seul milieu où le motif est parfaitement visible.

Discussion

Nos expériences sur le camouflage montrent très peu de variation du pattern utilisé par les seiches de mer rouge entre l'eau claire et l'eau turbide. On peut imaginer que les motifs utilisés (échiquier) sont très contrastés par rapport à l'environnement rencontré par les seiches et que ces seiches n'ont donc pas de camouflage approprié dans leur répertoire comportemental pour réagir de façon adaptée à cette perturbation du milieu. Notre collaborateur doit faire des photographies du milieu de vie des deux individus au moment du relâcher afin de conforter ou non cette hypothèse. Nous n'avons ici de résultats que pour deux individus il serait donc important d'effectuer les présentes expériences sur un plus grand nombre d'individu pour pouvoir vérifier la tendance et les hypothèses émises lors de la présente expérience. Des observations des seiches in situ avant leur capture dans différents environnements et luminosités permettraient également de voir le catalogue comportemental de l'espèce et d'avoir une idée de l'environnement qui l'entoure afin de mimer plus finement cet environnement dans nos expériences.

II.1.c. Expérience 3.3 : Test de camouflage dynamique :

Matériel et Méthodes

Animaux utilisés

Les animaux utilisés sont les mêmes que ceux utilisés dans l'expérience 3.1 et 3.2

Dispositif

Le dispositif expérimental est le même que pour l'expérience de camouflage dynamique avec *Sepia officinalis* (Chapitre 2, expérience 3). La taille des motifs et du cylindre a simplement été adapté à la taille des seiches testées. Le bac en pvc a été remplacé par une glacière opaque (30cm×50cm×30cm) avec couvercle dans laquelle un plastique opaque gris a été utilisé pour recouvrir les parois et rendre l'intérieur de la glacière gris uniforme (Figure 95).

Test comportemental

Le test comportemental est le même que celui utilisé pour *Sepia officinalis* (Chapitre 2, expérience 3).

Statistiques

Nous n'avons pu tester que deux individus nous n'avons pu conduire aucun test statistique et donneront simplement des tendances observées dans la suite.

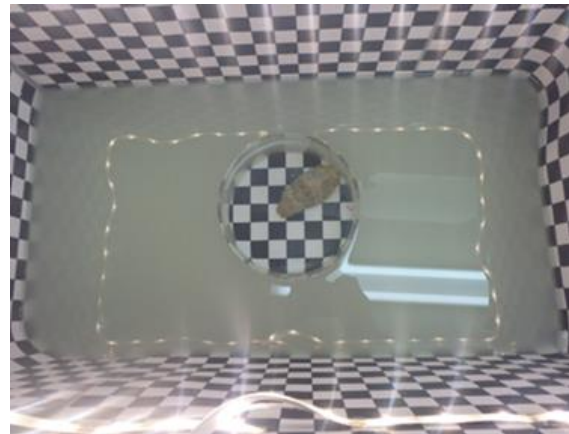
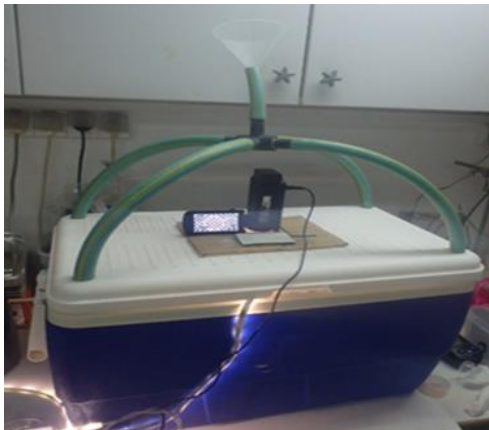
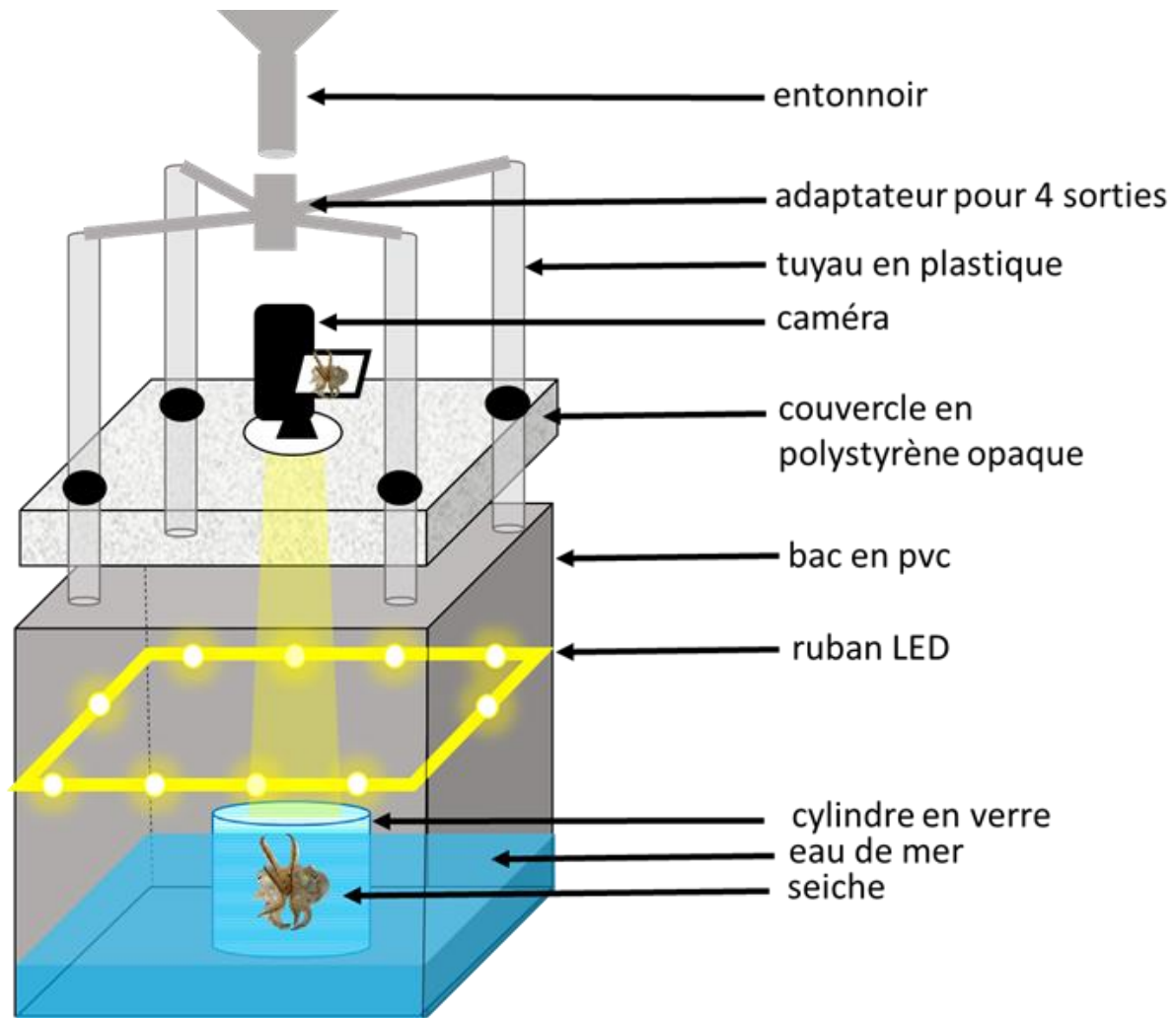


Figure 95 : schéma illustrant le dispositif de camouflage dynamique et photo du dispositif à l'extérieur et à l'intérieur. L'animal est placé dans un cylindre en verre au centre d'un dispositif fermé gris uniforme ou avec un motif d'échiquier contenant de l'eau de mer claire. On ajoute de la turbidité à $t=15\text{min}$ via l'entonnoir qui délivrera l'eau turbide aux coins du dispositif facilitant le mélange entre l'eau claire et l'eau turbide. Le camouflage de l'animal sera déterminé avant, pendant et après l'ajout d'eau turbide à l'aide d'une caméra vidéo.

Résultats

Les deux seiches prélevées en milieu naturel étaient des animaux assez stressés et ces dernières ne se sont pas beaucoup calmées ni détendues au cours des différentes expériences. Nous avons donc utilisé très peu d'images par seiche à des moments de l'expérience où la seiche était calme et posée sur le fond.

Pour le motif échiquier les seiches présentent un motif très semblable tout au long de l'expérience (disruptif, Figure 96). Pour le motif gris uniforme la seiche présente un motif stipple en eau claire, puis utilise des éléments disruptifs (bande transversale claire et carré blanc central) en plus de son motif stipple lors de l'ajout d'eau turbide (turbidité faible). Lorsque l'eau entourant la seiche a atteint une turbidité de 300 NTU (0,5g/l) la seiche adopte un camouflage disruptif en accentuant la bande transversale blanche et le carré blanc central (Figure 96).

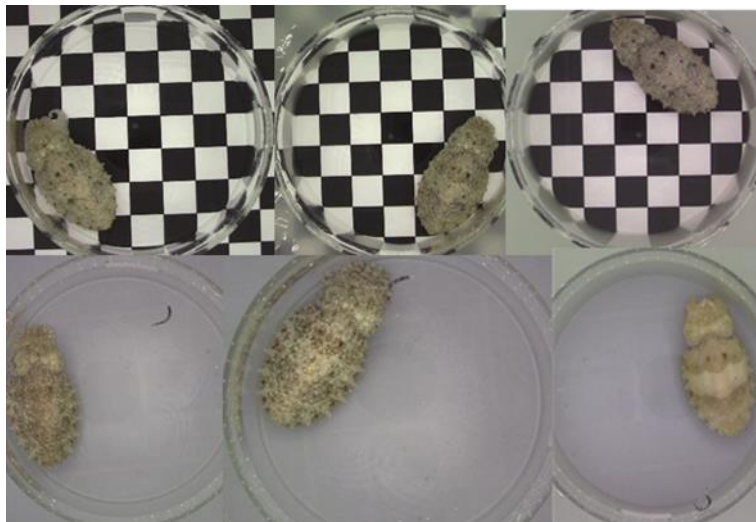


Figure 96 : Captures d'écran de l'expérience camouflage dynamique pour le motif échiquier (haut) et le motif gris uniforme avant (gauche), pendant (milieu) et après l'ajout de turbidité (droite) chez *Sepia pharaonis*

Discussion

En présence d'un environnement contrasté la seiche pharaon n'adapte pas son camouflage à la turbidité du milieu. Lorsque l'environnement est uniforme les seiches pharaon modifient rapidement les motifs qu'elles utilisent en fonction de la turbidité. Les motifs utilisés peuvent également être le reflet de stress face à un environnement nouveau qui change rapidement (milieu clair qui devient très turbide). Les seiches pharaon étant peu susceptibles

d'être confronté à des épisodes de fortes turbidités dans leur milieu naturel elles ne possèdent peut-être pas le répertoire comportemental adapté pour répondre à ce type d'environnement.

III. Bilan du chapitre 5

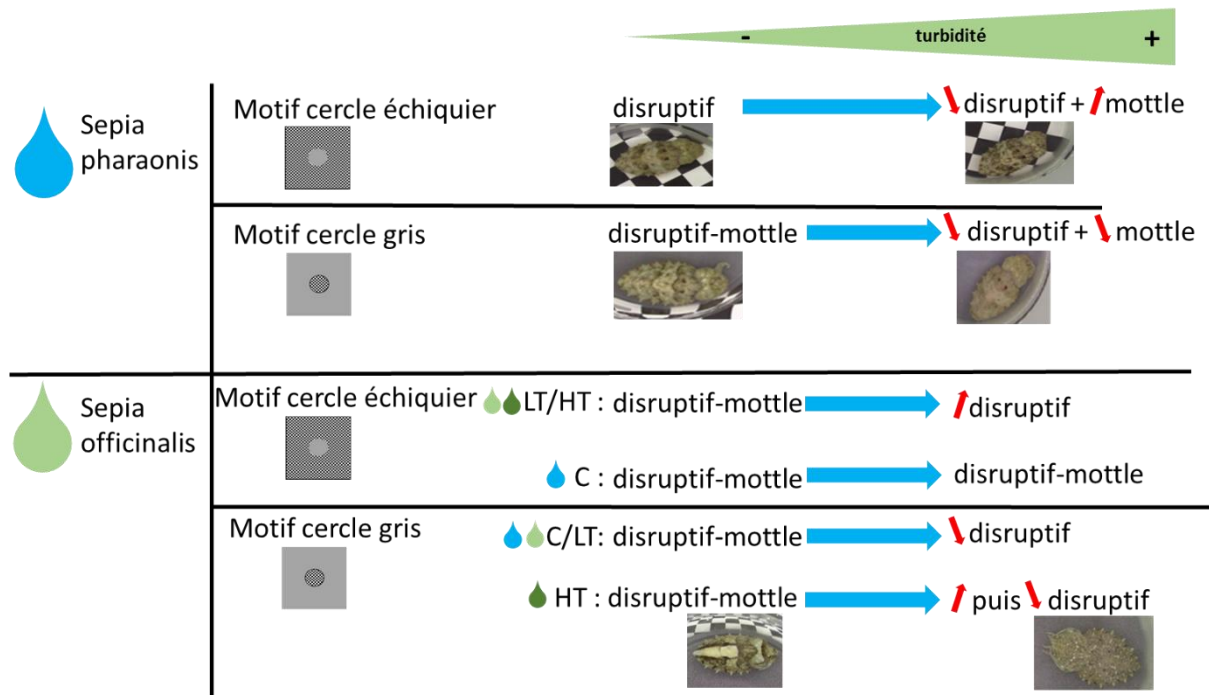


Figure 97 : Schéma bilan des effets de l'histoire individuelle et de l'histoire de l'espèce

IV. Conclusion

La couleur de l'œuf, le site de ponte et le milieu d'élevage influencent les capacités visuelles de seiches juvéniles et conditionnent leur sensibilité à la turbidité ou leur adaptation dans une large gamme de turbidité. Les capacités visuelles des seiches juvéniles sont plus élevées en eau faiblement turbide et il semble que l'environnement naturel de la mère permette un développement optimal du système visuel chez les juvéniles. La couleur de l'œuf, le milieu d'élevage des individus ainsi que la turbidité du milieu n'influencent pas le comportement prédateur lui-même (latence de détection et d'attaque, distance de détection, temps de capture) mais ont une influence sur les stratégies de prédation utilisées par les seiches juvéniles. Il est possible qu'un effet supplémentaire, la date d'éclosion puisse également influencer le comportement prédateur chez la seiche commune.

Chez une espèce d'eau claire, *Sepia pharaonis* la turbidité influence les capacités visuelles mais les individus semblent limités dans les réponses adaptatives qu'ils peuvent produire pour se camoufler dans un milieu turbide. La comparaison des réponses comportementales des deux espèces montre par ailleurs que l'adaptation à la turbidité dépend de facteurs génétiques liés aux contraintes environnementales des deux espèces et à leur histoire évolutive.

La turbidité est donc un paramètre important de l'environnement qui modifie l'écologie embryonnaire. Chez la seiche commune, la transparence de l'œuf et l'origine géographique ont un impact sur les futures seiches juvéniles. Cette influence est également susceptible d'expliquer les différences d'adaptation à la turbidité entre *Sepia officinalis* et *Sepia pharaonis*. Pour résumer nous avons vu que chez *Sepia officinalis* la turbidité influençait la sélection de l'habitat, les comportements prédateurs et défensifs (camouflage, ensablement) ainsi que leurs modalités sensorielles. L'écologie embryonnaire en particulier la transparence de la capsule de l'œuf et le site de ponte influence également l'adaptation des juvéniles à la turbidité du milieu. L'écologie embryonnaire, en particulier l'expérience sensorielle de l'embryon pourrait aussi expliquer les différences entre *Sepia officinalis* et *Sepia pharaonis* dans l'adaptation à la turbidité.

Discussion et perspectives

Discussion et perspectives

En milieu marin, les stimuli sensoriels (visuels en particulier) fluctuent fortement avec la profondeur, la luminosité, les courants, mais aussi la turbidité. Ce dernier paramètre diminue drastiquement les stimuli environnementaux entraînant des modifications comportementales ou physiologiques variées chez les vertébrés (Brown et al, 2006). Au sein des invertébrés marins, les céphalopodes ont développé une vision très performante résultat probable d'une compétition évolutive avec les poissons et les mammifères marins osseux (Packard, 1972). Parmi les céphalopodes, la seiche commune a des comportements très variés dont la majorité sont guidés visuellement. Leur vision ne permet pas de distinguer les couleurs (Mäthger et al., 2006) cependant elle arrive peut-être à discriminer le spectre lumineux (Stubbs et Stubbs, 2016) et à distinguer la polarisation de la lumière, ce dernier paramètre étant très utile lorsque les stimuli visuels s'atténuent par exemple lorsque l'eau est turbide. En milieu naturel l'environnement de la seiche peut avoir une turbidité qui varie à l'échelle de la journée (lors des marées) et de la saison, cependant avec l'urbanisation du littoral les apports terrigènes peuvent être soudains et de grandes amplitudes notamment sur les côtes où la turbidité peut atteindre les 300 NTU (0.5g/l d'argile en suspension) (données SOMLIT à la station de Luc-sur-Mer). C'est aussi sur les côtes que s'effectuent la reproduction et la ponte des seiches communes ainsi que les premiers mois de développement des juvéniles. Notre projet avait pour objectif de déterminer comment la seiche commune est capable de survivre et de se développer normalement en eau turbide puis de déterminer si ses comportements sont adaptés à ce milieu. Notre projet vise également à déterminer les limites des capacités d'adaptation de l'espèce à une turbidité élevée (concentration à partir de laquelle la survie des individus diminue).

I. Turbidité et bien-être

Niche écologique et bien-être

La survie d'un organisme est liée à sa capacité de sélectionner dans son environnement un habitat qui puisse lui apporter abri et nourriture mais aussi le confronter le moins possible aux prédateurs ou à des stimuli stressants (bruit ambiant élevé, compétition intraspécifique et interspécifique forte occasionnant des comportements agonistiques). Cet environnement

doit permettre à l'animal d'exprimer l'ensemble de ses comportements et de se développer dans les meilleures conditions possibles en fonctions de ses besoins. On peut avoir une idée approximative de l'habitat d'une espèce en observant ce qu'on appelle la niche écologique. Selon la définition de Hutchinson c'est un hypervolume où chaque dimension de l'espace représente une ressource (alimentaire, en matériaux, spatiale, nombre d'abri, de substrats, ...) ou une condition (température, humidité, etc...) de l'environnement. La niche écologique est caractérisée par les relations de l'espèce cible avec les autres espèces, son mode d'alimentation, les paramètres physiques de l'environnement. L'environnement d'un individu est donc sélectionné par cette dernière avec le plus grand soin. Chaque environnement est composé d'une multitude de stimuli sur lesquels se basent les organismes afin de sélectionner leur habitat. Ces stimuli sont perçus par exemple par les larves de coraux au moment de choisir un récif en bonne santé pour se fixer. Lorsque l'on étudie et que l'on élève des espèces sauvages il convient donc de leur offrir un milieu de vie le plus proche possible de leur milieu naturel pour maximiser leur survie mais aussi leur bien-être. Pour Broom (1986) le bien-être d'un individu est défini comme l'état dans lequel il est suite à ses efforts pour supporter/s'adapter à son environnement. Si l'adaptation demande peu d'effort et peu de dépense en termes de ressources le bien-être de l'individu est satisfaisant. Si l'individu n'arrive pas à s'adapter à son environnement son bien-être est considéré comme altéré. Il est donc nécessaire d'utiliser différents indicateurs pour mesurer le bien-être de l'espèce que l'on étudie et d'utiliser des critères permettant un suivi individuel et journalier.

Sélection de l'habitat

Pour connaître les préférences des animaux des tests de choix entre deux modalités ou plus (ou entre différentes conditions) sont utilisés (Richard et al., 2006 ; Jutfelt et al, 2017). En utilisant des dispositifs ingénieux on peut également appréhender une hiérarchisation dans les préférences en mettant en balance l'accès à de la nourriture, à des conspécifiques, à un partenaire reproductif ou à un substrat particulier. Les préférences peuvent dépendre de l'histoire évolutive de l'espèce, des contraintes de son environnement actuel mais aussi de son histoire individuelle (Smereka et al, 2020). Les préférences sont en effet susceptibles d'évoluer avec l'âge des individus, leur expérience, leur condition physique ou neurophysiologique, leur personnalité, leur état émotionnel (Yang et Chiao, 2016 ; Kolts et al, 2017). Chez la seiche commune notre projet a pu mettre en évidence que la turbidité de l'eau

était un paramètre important pour la sélection d'un milieu favorable (chapitre 1). Ce paramètre n'est pas perçu de la même façon chez les jeunes seiches qui évitent les milieux turbides en particulier lorsqu'elles sont en groupe et les seiches plus âgées qui passent la majorité de leur temps dans ces milieux (chapitre 1). On a démontré néanmoins que chez les plus jeunes seiches les préférences dépendent du milieu d'élevage et donc de l'expérience individuelle des seiches comme le montre également les différences interindividuelles (chapitre 1). Les seiches élevées en milieu turbide n'ont souffert d'aucune malformation et ne présentent pas une mortalité différente de celle du groupe témoin. Les conditions d'élevage des seiches communes peuvent donc inclure la présence de turbidité à leur milieu d'élevage. Cependant les expériences de préférence (chapitre 1) doivent également être menées sur des individus plus âgés en particulier des femelles reproductrices pour vérifier si la turbidité n'empêche pas la rencontre d'individus matures reproducteurs et leur reproduction mais aussi la ponte elle-même. Une cartographie des sites de ponte avec leur localisation précise (profondeur, température de l'eau, turbidité) permettrait peut-être de modéliser les préférences des femelles en termes de paramètres physico-chimiques et de délimiter des zones d'importance pour la reproduction de l'espèce et la survie des juvéniles, utile dans une perspective de réintroduction. Pour beaucoup d'espèces marines, ces zones présentent des caractéristiques précises. On pourrait également envisager un dispositif permettant à la seiche de se positionner sur un gradient allant d'un milieu clair à un milieu très turbide. Il serait également intéressant de voir si dans un environnement enrichi les seiches se répartissent de la même façon en présence d'eau claire ou d'eau turbide (sont-elles plus proches de leurs congénères, préfèrent-elles être ensablées ou non). On pourrait également effectuer des tests de personnalité pour voir si l'eau claire ou l'eau turbide favorise l'apparition dans un groupe de certains traits de personnalité (Carere et al, 2015 ; Sinn et Moltschaniwskyj, 2005). Il serait également très intéressant de combiner des approches expérimentales à des observations sur le terrain (plongées) que ce soit pour les individus ou les pontes (travaux de suivi des pontes depuis 2012 effectués par le SMEL) afin de pouvoir vérifier si les seiches et les pontes sont plus fréquemment observés en eau turbide ou en eau claire. Enfin des expériences de préférence avec des individus issus du milieu naturel permettraient d'éliminer les biais liés à l'élevage en laboratoire. Cependant le prélèvement d'individu en milieu naturel occasionne un stress important pour les individus même s'ils sont relâchés après les expérimentations et ces approches doivent donc être réduites au minimum et soumises à des autorisations

spécifiques. Plus simplement il pourrait être intéressant d'élever des seiches depuis la ponte et jusqu'à l'âge de 3 mois dans des enclos flottants en milieu naturel de façon à ce qu'ils expérimentent les aléas climatiques et de voir si cela influe sur la préférence pour les milieux turbides ou les milieux claires. Il serait également nécessaire d'observer le comportement de nos animaux à l'échelle d'une journée (jour+nuit) en eau claire et en eau turbide : ont-ils plus d'interaction entre eux, y a-t-il plus d'individus présentant des stéréotypies dans l'un des deux milieux, les individus sont-ils plus actifs dans l'un des deux milieux, y a-t-il plus de variations entre le jour et la nuit entre les deux milieux? En effet, chez de nombreuses espèces un environnement stressant ou ne répondant pas aux besoins spécifiques des espèces en question se traduit par des comportements stéréotypés qui sont des comportements qui n'ont apparemment aucun but et que l'individu exécute afin de compenser la frustration, l'imprévisibilité ou l'absence de contrôle sur son environnement (Broom, 1985). Chez les poissons zèbres par exemple, les individus qui souffrent après une opération ont tendance à ne pas occuper l'espace de la même façon que leurs congénères témoins.

II. Comportement prédateur et turbidité

Turbidité et détection des proies

Dans ce projet nous avons montré que le comportement prédateur n'est pas impacté par un niveau faible de turbidité dans les groupes témoin et élevé en turbidité faible (chapitre 2). Pour ces groupes les seiches arrivent à détecter leurs proies et les capturent avec succès en eau turbide et en eau claire même si la détection est facilitée en eau claire (chapitre 2). Pour le groupe élevé en turbidité forte le comportement prédateur est moins efficace en eau turbide (détection de la proie à plus faible distance). Pour détecter une proie la seiche utilise à la fois la forme globale du corps mais aussi le mouvement (Wells, 1958, Hanlon et Messenger, 2018). Au moment de la détection la seiche doit également reconnaître la proie présentée comme une proie d'intérêt. Cette reconnaissance peut être influencé par le comportement de la proie : immobilité ou évitement actif (utilisation de saut dès l'approche de la seiche). La détection d'une proie chez la seiche est dépendante en grande partie de sa vision qui discrimine les contrastes d'intensité mais également la polarisation de la lumière. Ces deux paramètres (contraste d'intensité et polarisation) dépendent étroitement de la lumière présente mais également des propriétés de l'eau dans laquelle vit la seiche. En eau turbide on sait que les contrastes d'intensité diminuent rapidement avec la distance alors que

ceux basés sur la polarisation diminuent mais beaucoup moins rapidement. En exploitant les deux systèmes en parallèle une seiche devrait être capable de détecter ses proies (transparentes ou non) qu'elles soient dans la colonne d'eau ou sur le substrat. On sait également que les seiches préfèrent attaquer des proies qui polarisent la lumière plutôt que celles qui ne la polarisent pas (Shashar et al, 2000). Shashar et ses collaborateurs (1998) ont aussi pu montrer que des proies illuminées par une lumière polarisée latérale augmentaient la distance à laquelle ses dernières étaient détectées chez le calmar. L'influence de la turbidité sur la détection dépend également des espèces : elle a généralement des effets plus marqués chez les espèces qui détectent leurs proies à une grande distance (Chesney, 1989).

Turbidité et capture des proies

Au cours du comportement prédateur la seiche doit, en plus de sa très bonne vision, être capable d'agir rapidement et de se positionner à la distance adéquate de la crevette avant de la saisir avec ses tentacules (Messenger, 1968). Il faut donc que le développement de la vision soit accompagné d'un bon développement sensori-moteur (Messenger, 1968). A partir de son éclosion la seiche s'entraîne ainsi à chasser des proies et se perfectionne au fil des essais (Wells, 1958, Dickel, 1997). Elle apprend ainsi à utiliser des stratégies différentes pour capturer une crevette (ou un poisson) ou un crabe (Duval et al, 1984) mais affine également son mode d'attaque : elle préférera ainsi attaquer la proie de côté ou par derrière. Pour se montrer rapide et efficace dans la capture une seiche doit être rapide et avoir une parfaite maîtrise de sa flottabilité. L'eau turbide par ses propriétés impacte peut-être ce dernier paramètre en particulier pour le groupe élevé en eau turbide. Si les individus du groupe HT ont adapté leur comportement pour capturer des proies dans une eau très turbide, il est possible que ces individus ne soient pas capables d'ajuster leur flottabilité dans une eau moins turbide ou une eau claire, ce qui diminue ses performances. En effet, la seiche a une densité supérieure à l'eau de mer et se sert de sa coquille interne pour compenser l'excès de poids. La coquille d'une seiche est composée de matière sèche (16% du volume), de liquide (31% du volume) et de gaz (53% du volume). C'est en diminuant ou en augmentant la proportion de liquide au sein de la coquille que la seiche fait varier sa densité (cette variation est de l'ordre de 1% selon Denton et Gilpin-Brown, 1961a). Lorsque la pression osmotique à l'intérieure de la coquille est plus forte que la pression hydrostatique du sang et de l'eau de mer du liquide s'échappe de la coquille et la seiche remonte et inversement. La pression hydrostatique est

dépendante de la masse volumique d'un liquide et n'est donc pas la même lorsque l'on se trouve en eau claire ou en eau turbide où la présence de matériaux en suspension augmente la densité de l'eau. Des seiches élevées en eau très turbide seront donc soumises à une pression hydrostatique plus forte que celle élevée en eau claire et devront donc relâcher plus de liquide pour avoir une flottabilité neutre. Lorsque ces mêmes individus sont placés en eau claire ou faiblement turbide ils pourraient avoir tendance à flotter plus en raison de la masse volumique moins importante de l'eau claire ou faiblement turbide ce qui les désavantagerait lors du comportement prédateur.

Chez le poisson-chat, l'adaptation à des milieux où la visibilité est faible augmente l'ouïe et complexifie le répertoire vocal (nécessaire à la communication entre individu) au détriment de leur flottabilité (Bruton, 1996). Chez les larves de poissons, le poids des individus est diminué lors d'un élevage en eau fortement turbide (Engstrom-Ost et Mattila, 2008) et on sait que chez la seiche, un nourrissage insuffisant provoque des problèmes de flottabilité entraînant à terme la mort des individus (Otjacques, et al., 2020). Les larves de poisson attaquent plus souvent les proies lorsqu'elles sont en eau turbide, ont tendance à moins nager (Sirois et Dodson, 2000) et à être plus stressées ce qui augmente la latence d'attaque pour leur première proie (Lehtiniemi et al, 2005). Le succès de capture est plus faible en eau turbide (Engstrom-Ost, 2002). La recherche active de la proie en eau turbide est plus coûteuse en termes d'énergie que celle en eau claire. Chez le poisson subtropical *Gymnogeophagus terrapurpura* une turbidité forte (100 NTU) diminue la consommation de proie et l'effet de la turbidité est plus marqué chez les individus de petites tailles (Figueiredo et al, 2019). Parmi les céphalopodes plusieurs paramètres environnementaux autres que la turbidité peuvent impacter le comportement prédateur. C'est le cas d'une élévation de la concentration en CO₂ qui augmente la latence d'attaque, modifie la distance d'éjection des tentacules et diminue le succès d'attaque chez deux espèces de calmars : le calmar pygmée et le calmar récifal à grandes nageoires (Blake et al, 2018). Chez la perche une lumière vive et un nouvel environnement sont susceptibles d'être perçu comme un milieu risqué et conduisent à une diminution de la taille des proies consommées (Wazenbock et al, 2006). En effet, chez cette espèce comme chez la seiche plus la proie est imposante plus l'animal mettra de temps à la consommer le rendant plus vulnérable aux prédateurs (Wazenbock et al, 2006). En contexte risqué il est préférable d'allouer du temps pour la recherche de nourriture mais pas au

détriment de la vigilance. Au sein de nos dispositifs de tests, certains individus du groupe HT ont pu percevoir le milieu turbide comme risqué et ont diminué leur comportement de recherche de nourriture au profit de la recherche d'une issue ou d'un abri (chapitre 2). En eau claire les mêmes individus pouvaient voir la totalité du dispositif expérimental, l'absence de prédateurs, d'abris et d'issues et se sont donc attaqués à leur proie plus rapidement (Chapitre 2). Les expériences étant réalisées à proximité du bac d'élevage des seiches il est possible que des bruits parasites extérieurs comme le bruit de fond des pompes ou des bulleurs ou des arrivées d'eau aient perturbés le comportement prédateur de quelques individus sensibles en particulier en eau turbide. La présence de bruit par exemple modifie les motifs utilisés par le calmar lors du comportement prédateur ce qui est susceptible de rendre les animaux plus visibles pour les proies convoitées ou les prédateurs du calmar (Jones et al, 2021). Le comportement prédateur étant sous contrôle neuronal toute molécule présente dans l'eau et endommageant le système nerveux des seiches est susceptibles de modifier ce comportement. C'est le cas par exemple d'antidépresseurs qui diminuent le succès de capture et la motivation alimentaire (Chabenat et al, 2021, Di Poi et al., 2014 ; Bidel et al, 2016). L'argile utilisée pour élever nos seiches en eau turbide n'a pas montré d'effets neurologiques majeurs puisque les seiches élevées en eau turbide avaient des comportements normaux et une survie comparable au groupe témoin. Pour s'assurer de l'absence de toxicité il serait peut-être nécessaire de vérifier la capacité des seiches à éliminer de leur organisme l'excès de particules absorbées en même temps que l'eau lors de la respiration en vérifiant la présence de particules d'argiles sur les branchies au moment de la mort naturelle des individus.

Adaptation et flexibilité du comportement prédateur en eau turbide

Il existe une forte variation individuelle des paramètres du comportement prédateur au sein de nos différents groupes et ces variations pourraient expliquer l'absence de différence inter-groupe (Chapitre 2). Une étude récente a montré qu'il existe des différences individuelles au niveau du comportement prédateur chez la seiche commune (Duval et al., 1984) et que ces différences pourraient être dûent à la personnalité des individus (Zoratto et al, 2018) bouleversant l'idée d'un comportement prédateur avec une séquence fixe chez cette espèce décrit dans la littérature (Messenger, 1968 ; Hurley, 1976 ; Duval et al., 1984 ; Mather et Scheel, 2014 ; Hanlon et Messenger, 2018 ; Sykes et al., 2014). Chez un poisson planctivore (*Gasterosteus aculeatus* L.) la turbidité diminue le nombre de proies capturées mais l'effet est

beaucoup plus marqué chez les femelles (Helenius et al, 2013). Les auteurs avancent l'idée que les mâles auraient tendance à rechercher plus activement leur nourriture que les femelles mais il est également possible que des modalités sensorielles différentes soient utilisées par les deux sexes (Helenius et al., 2013). Chez les seiches il n'existe pas de méthodes non invasives pour sexer les individus juvéniles et nous ne pouvons donc pas écarter la possibilité que les différences individuelles soient expliquées par des différences de genres même si actuellement cette hypothèse semble écartée pour les seiches juvéniles (Alves et al., 2008).

En élevage les comportements agonistiques pourraient permettre aux seiches moins rapides d'accéder à une partie des proies en économisant l'énergie nécessaire à la détection et l'attaque. Cependant les comportements agonistiques restent coûteux en énergie si aucun des deux protagonistes ne lâche la proie. On peut néanmoins envisager que la seiche qui attaque en second soit en mesure de digérer et d'assimiler une partie de la crevette capturée par sa conspécifique d'où l'intérêt de ce comportement lorsque les proies manquent. Il y a également un risque de ne pas réussir à obtenir la proie ou de ne pas réussir à saisir la crevette déjà capturée notamment lorsque la seiche ayant capturée la crevette fait tout son possible pour éviter de se retrouver face à face avec ses conspécifiques ou fait des motifs d'intimidation. La turbidité pourrait éviter ce type de comportement en diminuant la visibilité du milieu et donc également la probabilité que deux seiches aperçoivent en même temps la même crevette et se la dispute. Il peut avoir également une compétition pour l'espace au sein des bacs d'élevage notamment à proximité des zones d'ombre ou d'éléments d'enrichissement. Pour réduire cette compétition intra-spécifique une pieuvre (*Octopus maya*) possède une salive contenant des composés neurotoxiques capable de paralyser les proies mais aussi les conspécifiques ce qui est peu surprenant puisque beaucoup de céphalopodes sont cannibales. (Dawrin et al, 2016).

Au moment de la reproduction il est possible que la présence d'eau turbide réduise également la probabilité de comportements agonistiques entre mâles, diminuant ainsi la compétition sexuelle au sein de l'espèce.

Notre projet a pu mettre en évidence que les seiches élevées en eau claire et en eau turbide étaient capables de détecter et d'attraper leurs proies avec succès dans les environnements clairs et dans ceux avec une turbidité faible. Les stratégies de capture de proie dans ces deux milieux ne sont pas identiques (chapitre 2) et semblent s'adapter aux propriétés du milieu chez la seiche commune. Chez les céphalopodes coloidés le comportement prédateur est très dépendant de la vision des individus (Young, 1963 ; Messenger, 1968 ; Hurley, 1976 ; Talbot et Marshall, 2011 ; York et al., 2016 ; Hanlon et Messenger, 2018) et toute interférence avec le système visuel diminue la précision de la chasse et son taux de réussite (Messenger, 1968 ; Chichery et Chichery, 1987). En milieu naturel les seiches sont plus actives de nuit donc par très faible luminosité (Denton et Gilpin-Brown, 1961) mais semble incapable de chasser en absence totale de lumière (Brauckhoff et al, 2020) et donc en absence de stimuli visuels. Chez la pieuvre *Octopus vulgaris*, il existe une hiérarchie sensorielle et la recherche de proie nécessite donc l'action synergique de plusieurs modalités même si la recherche de proie se fait plus rapidement avec la modalité olfactive (Maselli et al, 2020). Il est possible que la seiche soit capable d'utiliser plusieurs modalités sensorielles (odorat et vision par exemple) pour optimiser sa recherche de nourriture en particulier lorsqu'elle est confrontée à un milieu où les stimuli visuels sont atténués (milieu turbide) (Chapitre 4).

Le milieu turbide peut également modifier le comportement de la proie et la rendre moins reconnaissable par son prédateur conduisant à une augmentation des temps de latence et de détection). Ici cela ne semble pas être le cas puisque plusieurs seiches (pourcentage, Chapitre 2) utilisent le mouvement de leurs bras antérieurs pour distraire la crevette (Okamoto et al, 2017 et Van Elden et Meeuwig, 2020) même en eau turbide.

En milieux naturels peu de données existent sur le comportement prédateur ou les habitudes alimentaires des seiches de moins d'un mois. Blanc et ses collaborateurs (1998), en analysant des juvéniles sauvages, ont montré que le régime alimentaire de ces derniers se composaient principalement de crustacées (89%). Castro et Guerra (1990) ont cependant montré que cette proportion diminuait au profit des poissons à mesure que les individus devenaient plus gros. En milieu naturel les seiches ne sont donc pas exclusives et chassent différents types de proies n'ayant ni la même vitesse ni les mêmes comportements de défense. Les crustacés sont des proies à la mobilité et à la vitesse limitée contrairement aux poissons ce qui peut expliquer

leurs attraits pour les juvéniles encore inexpérimentés dans la capture de proies. Domingues et ses collaborateurs (2003) ont également mis en évidence que la composition biochimique (en protéines et en lipides) des crevettes différaient beaucoup de celles des poissons (la proportion de lipides polaires est par exemple de 38,1% pour les crevettes contre 10,4% chez les poissons) ce qui pourraient expliquer la préférence innée des juvéniles pour ce type de proie dès leur naissance. Cette préférence est également plastique puisque l'exposition à des stimuli visuels ou olfactifs de proie pendant la période embryonnaire peut modifier cette préférence (Romagny et al, 2012). Pendant la période où les systèmes sensoriels de l'embryon se mettent en place les stimuli environnementaux peuvent favoriser l'apparition de comportements ou d'ébauche de comportement (embryon utilisant un pattern de camouflage particulier, embryon faisant l'algue en levant les bras avant, ...). Il est possible qu'en présence d'une turbidité forte ces signaux environnementaux soient masqués par la turbidité et perturbent la mise en place des prémices de comportements chez l'embryon causant un retard dans la maturation du comportement prédateur chez le groupe élevé en forte turbidité (chapitre 2).

Lorsque des seiches sont relâchées juste après leur éclosion (jour 1) dans des mares contenant des crevettes en milieu naturel elles sont capables d'attraper leur proie très efficacement et rapidement alors qu'elles sont face à un nouveau milieu (plus forte luminosité, substrat sableux, algues, galets) (observations personnelles). Il serait donc intéressant d'effectuer nos expériences de prédation en turbidité variable dans des mares naturelles (milieu naturel) ou dans des environnements enrichis présentant du sable et des éléments d'abri (cailloux) en laboratoire pour voir si un environnement enrichi améliore l'efficacité du comportement prédateur. Ce comportement pourrait également être testé directement dans des bacs d'élevage des individus présentant un environnement enrichi pour réduire le stress engendré lors de la manipulation jusqu'au dispositif. La mise en place d'un dispositif de test relié directement au bac d'élevage des individus pourraient également être envisagé lorsque les individus doivent être testés individuellement.

Le comportement de prédation comprend des motifs corporels particulier aux différentes phases (détection, positionnement, capture, voir Chapitre introductif) qui pourrait peut-être varier en fonction des motifs présent dans l'environnement entourant la seiche ou en fonction d'interactions/de dialogue avec la proie. Ces motifs peuvent permettre de masquer la

détection de la seiche par la proie ou peuvent au contraire attirer l'œil et la distraire jusqu'au moment de la capture (motif passing cloud ou oscillation des bras avant à la manière d'une algue, voir Chapitre introductif). Les individus testés ici ont utilisés des motifs pour distraire la crevette en eau turbide et en eau claire, la turbidité ne semble donc pas modifier l'utilisation de ce type de comportement adaptés pour distraire la proie.

III. Comportements défensifs et turbidité

Homochromie et camouflage olfactif

Le camouflage ou « mimèse » est l'une des stratégies de défense les plus utilisée chez les organismes vivants (Stevens, 2016 ; Stevens et Merilaita, 2011). Par définition, le camouflage est la capacité d'un organisme à se confondre dans l'environnement afin de diminuer la probabilité d'être détecté ou reconnu (Merilaita et al., 2017). Certains animaux imitent la couleur de leur environnement pour se rendre indétectable et sont dits « homochromes » (Figure 98). Cette stratégie est utilisée chez les vertébrés comme chez les invertébrés mais aussi chez les plantes (Figure 98).



Figure 98 : images montrant l'utilisation de l'homochromie chez la panthère des neiges (mammifère), le poisson-pierre (poisson), l'araignée-crabe (arthropode), (plante). Chez le renard polaire l'homochromie varie en fonction des saisons : une fourrure blanche en hiver et grise en été. Images provenant de Pixabay (animaux) et (Klooster et al, 2009) (plante).

Chez les espèces vivant dans des milieux où l'environnement change complètement de couleur en fonction des saisons les individus modifient la couleur de leur fourrure ou de leur plume à chaque saison (Stevens et Merilaita, 2011). Le renard polaire, l'hermine, ou le

lagopède muet adoptent ainsi une couleur blanche en hiver pour passer inaperçues dans les étendues de neige et tendent vers des couleurs plus chaudes (jaunes/marrons/gris) en été (Stevens et Merilaita, 2011). Chez la seiche commune le camouflage dynamique permet une grande flexibilité à l'individu dans le choix de son environnement d'où sa large répartition. Chez la seiche les individus adaptent leur camouflage en fonction de la luminosité présente (Barbosa et al, 2008) : on sait qu'elles sont capables de se camoufler de nuit donc avec une très faible luminosité. En eau turbide où la luminosité est réduite et nos résultats montrent que les seiches sont capables de modifier leurs motifs pour tenir compte de ce paramètre. Les variations individuelles peuvent s'expliquer par une différence de perception de la turbidité du milieu : certains individus perçoivent la turbidité comme un voile plus ou moins opaque (utilisation du motif uniforme ou stipple) ou une infinité de petits éléments en suspension comme des grains de sables (utilisation du motif mottlé) plus ou moins lumineux en fonction des propriétés réfléchissantes des matériaux en suspension.

Lorsqu'on observe une seiche on peut également voir qu'elle présente toujours une coloration différente entre la face ventrale (absence de pigments et donc de coloration blanche) et la face dorsale comme de nombreux organismes marins des requins aux baleines en passant par les pingouins. De cette façon un prédateur en dessous de l'individu confondra ce dernier avec la surface (beaucoup plus lumineuse que le fond) et inversement s'il est au-dessus de lui (Cuthill et al., 2016 ; Kelley et al., 2017) : c'est la technique des ombres inversées (ou countershading). Ces organismes utilisent des propriétés universelles de leur milieu pour avoir un camouflage basique efficace lorsqu'ils se déplacent dans l'élément liquide. Cependant Cuthill et ses collaborateurs (2016) ont montré que l'efficacité du camouflage permis par la technique des ombres inversées est très dépendant des conditions lumineuses. Les conditions lumineuses étant réduite en eau turbide on peut imaginer que l'eau turbide en réduisant le contraste de l'environnement autour de l'individu réduit l'importance et la nécessité de ce type de camouflage. On pourrait donc s'attendre à ce que les seiches présentent en Manche soient moins contrastées au niveau dorso-ventrale que les seiches de Méditerranée ou les seiches pharaon. Chez les perches (*Perca fluviatilis* L.) les individus élevés en eau turbide ne présentent pas la même pigmentation que ceux élevés en eau claire (Gusén, 2010) : en eaux turbides ils ont en effet une coloration plus terne sur le dos et donc un contraste moins marqué entre dos et ventre. Cependant, les auteurs de cette étude n'observent pas de

différence significative dans la coloration des individus issus de lacs clairs ou turbides en milieu naturel, ils notent simplement que les poissons issus des lacs turbides ont une légère tendance à être plus pigmentés (Gusén, 2010). Pour notre étude nous avons uniquement observé et quantifier les motifs que la seiche utilisait sur son manteau, cependant en milieu marin un prédateur peut surgir de n'importe quelle direction. Afin de vérifier l'efficacité des motifs adoptés il faudrait analyser des photographies de plusieurs individus sous différents angles de vue afin de quantifier l'homochromie entre les masses d'eau et la seiche pour un prédateur visuel venant de plusieurs directions. Certains motifs peuvent ainsi être plus utilisés parce qu'ils offrent un camouflage efficace dans différentes directions. La seiche étant capable d'ajuster de façon dynamique son camouflage lorsqu'elle nage en eau claire (Josef et al, 2017) on peut se demander si en eau turbide où le contraste entre l'environnement et les masses d'eau est moins important la seiche a également besoin d'ajuster son camouflage. Il est possible que la turbidité elle-même offre un camouflage suffisant à la seiche et n'implique pas la nécessité d'ajuster les motifs du camouflage à l'environnement lors d'un mouvement.

Dans nos expériences beaucoup d'individus utilisaient dans leur camouflage des papilles et donc des éléments de texture pour imiter au mieux leur environnement bien que nos motifs en 2D ne soient pas texturés. La seiche utilise donc l'homomorphie en plus de l'homochromie. La seiche est également capable lorsqu'elle est à proximité d'une algue d'utiliser ses bras avant levés et de les agiter au rythme du courant pour passer inaperçue. Ici quasiment aucune seiche n'a utilisé un camouflage de ce type ce qui peut s'expliquer étant donné qu'il n'y avait pas de courant dans le dispositif expérimental ni de motif sur les parois verticales. Il serait donc intéressant de renouveler notre expérience en utilisant également des motifs verticaux afin de voir si la perception de l'environnement vertical varie plus que celle de l'environnement horizontal. En effet, on sait que la seiche tient compte des éléments verticaux et horizontaux de son environnement (Barbosa et al., 2007) et qu'en présence de bandes verticales de différents angles elle lève ses bras avant en ajustant leur angle à celui des bandes présentées (Barbosa et al., 2012). Il serait donc intéressant de réaliser une expérience similaire avec différents niveaux de turbidité pour vérifier l'effet de la turbidité sur la perception des éléments verticaux uniquement.

Nos expériences confirment que pour la seiche commune le camouflage utilisé dépend de la turbidité du milieu d'élevage et pas seulement de l'enrichissement de ce dernier (Lee et al.,

2012 ; O'Brien et al., 2017a,b ; Poirier et al., 2005). Nos groupes ne perçoivent donc pas de la même façon la turbidité qui les entoure. En incluant la turbidité dans l'environnement des seiches le milieu devient plus fluctuant et changeant ce qui le rend moins monotone et prévisible et peut donc constituer un élément d'enrichissement.

Il a également été montré que le camouflage sert à la fois pour éloigner les prédateurs mais également les parasites (Caro et al, 2014). En milieu naturel la seiche a la possibilité de passer d'une texture lisse à rugueuse à l'aide des papilles rendant difficile l'adhésion d'organismes parasites sur la peau de son manteau. En effet les microtopographies des coquilles de crustacées sont connues pour être des stratégies anti-fouling efficace (Scardino et De Nys, 2004, Greco et al, 2013). Il est possible que la seiche puisse éviter la prolifération d'ectoparasites sur son manteau en contrôlant la texture de ce dernier à l'aide de ses papilles. Cependant les particules en suspension présentent en eau turbide pourraient faciliter lorsqu'elles sont trop nombreuses la fixation de parasites en formant une couche sédimentaire sur le dos de la seiche. En élevage les mouvements des individus sont limités par la taille des bacs et si ceux-ci n'ont pas de substrats il est difficile pour la seiche d'enlever des particules présentes sur le manteau. L'élevage en eau turbide doit donc prendre en compte ces paramètres et vérifier que les animaux ne sont pas recouverts par le substrat utilisé pour troubler l'eau.

Les motifs des seiches sont également susceptibles d'être modifié lorsqu'elle interagit avec d'autres organismes. Ainsi Y et ses collaborateurs ont pu montrer une variation des motifs utilisés pendant le comportement prédateur lorsqu'un prédateur artificiel (tête d'oiseau) était placé au-dessus du dispositif. Le motif déimatique (des yeux noirs et un corps aplati ainsi que deux points noirs sur le manteau) est le plus caractéristique des motifs utilisés et est utilisé par la seiche lorsqu'elle est face à des organismes présentant peu de risques. Elle l'utilise également pour intimider ses congénères.

Le camouflage est un comportement qui s'améliore avec l'âge des seiches, il serait donc intéressant de reproduire nos expériences à différents moments du développement de la seiche pour voir si la turbidité de l'eau a un effet âge-dépendant sur le comportement de camouflage. Des observations en milieu naturel pourraient également être menées pour avoir une idée du camouflage utilisé par les individus sauvages présent en eau claire et en eau turbide. Enfin avec des caméras adaptées il serait intéressant d'effectuer des tests de

camouflage directement dans les bacs d'élevage des seiches en eau claire et en eau turbide. En eau turbide un camouflage moins performant pourrait être moins préjudiciable pour les jeunes seiches car il serait masqué par l'eau turbide. Ce type de milieu, en offrant un camouflage supplémentaire pourrait permettre aux jeunes d'améliorer leurs capacités de camouflage jusqu'à atteindre une efficacité permet leur camouflage en eau claire comme en eau turbide.

On ne peut pas exclure que l'eau turbide puisse également atténuer les signaux olfactifs de la seiche aux prédateurs environnants. En effet, lorsque l'on pense au camouflage on visualise surtout un camouflage visuel mais il existe des camouflages pour toutes les modalités sensorielles (Ruxton, 2009). Resetarits et ses collaborateurs (2013) ont mis en évidence que la perche pirate (*Aphredoderus sayanus*) utilisait une signature chimique qui la camouflait de proies multiples (insectes et amphibiens). Chez les seiches on peut imaginer que l'ensablement pourrait limiter la diffusion de molécules olfactives spécifiques à la seiche commune et qu'utiliser l'ensablement en eau turbide limiterait à la fois la détection visuelle mais aussi olfactive de la seiche par ses prédateurs et ses proies (Chapitre 3).

En milieu turbide sons et vibrations sont aussi atténués par des phénomènes de dispersion et d'absorption offrant ainsi un camouflage acoustique plus intéressant que l'eau claire (Richard et Heathershaw, 1996). En effet de nombreux insectes comme les papillons produisent des sons qui interfèrent avec les sonars de leurs prédateurs, les chauve-souris (Neil et al., 2020). Les propriétés du substrat lui-même peuvent permettre de réduire la détection acoustique : ainsi les chauves-souris détectent mieux leurs proies quand elles sont posées sur des surfaces lisses (Clare et Holderied, 2015) et chez le lézard le choix du milieu de vie se fait sur la base des propriétés acoustiques de ce dernier et plus particulièrement de sa capacité à atténuer les sons (MacLeod et al., 2019). Le milieu turbide pourrait perturber la détection de la seiche par ses prédateurs en eau turbide et masquer ses déplacements. Ce milieu serait donc particulièrement intéressant lorsque les individus grandissent et prennent plus de risques en se déplaçant pour rechercher leur nourriture. Cela pourrait également expliquer nos résultats montrant une préférence pour le milieu turbide uniquement chez les individus de plus de trois mois (Chapitre 1).

Ensalement

Pour les espèces vivant sur le fond/substrat un moyen répandu de se camoufler est l'ensalement. C'est un comportement très répandu dans le règne animal qui consiste à se recouvrir entièrement du substrat tout en maintenant certains organes (généralement les yeux) à découvert. Utiliser le substrat comme camouflage réduit les coûts énergétiques associés aux changements de couleur, de forme ou de texture en particulier chez les céphalopodes où le camouflage dynamique est sous contrôle neuronale. On peut ainsi imaginer que tout en restant un minimum aux aguets l'animal peut être en position de repos, le substrat fonctionnant alors comme un abri ou un refuge. En effet, chez plusieurs espèces de crabes la circulation de sang vers les muscles est réduite lorsque les animaux sont ensablés ce qui permet d'économiser de l'énergie et de privilégier les fonctions métaboliques basales et peut donc être propice à la digestion ou l'absorption de nutriments (McGaw, 2004 ; McGaw, 2005).

En outre le substrat a généralement une température supérieure à l'eau ou l'air ce qui offre un avantage au niveau de la température corporelle en particulier pour les espèces ectothermes. Les tortues d'eau douce (*Apalone spinifera*) par exemple s'ensablent dans le substrat pour augmenter leur température corporelle (Ernst and Lovich, 2009). Lorsqu'elles disposent de sable dans leur milieu d'élevage les seiches ont tendance à être ensablées pendant la journée et immobile. Il est possible que le sable soit un substrat plus chaud que la matière pvc des bacs d'élevage. La température corporelle de la seiche dépendant du milieu extérieur, son métabolisme est très ralenti lorsque cette dernière se trouve en eau froide et la prise de nourriture diminue également dans ces conditions. L'ensalement pourrait donc agir comme un mécanisme efficace de thermorégulation. En eau turbide une partie de la lumière du soleil réchauffant les masses d'eau est réfléchi ce qui diminue en partie la température de l'eau, l'ensalement pourrait donc être un comportement adaptatif pour la seiche en condition turbide comme l'illustre nos données (Chapitre 3). Une seiche ensablée est par ailleurs moins soumise aux courants et n'a pas besoin d'ajuster sa flottabilité en permanence ce qui doit être un gain d'énergie. En milieu naturel la turbidité est souvent provoquée par l'arrivée de courants d'eau turbide forçant la seiche à adapter rapidement son comportement de camouflage pour ne pas être détecté (Chapitre 3, Expérience 3 et Chapitre 5, Expérience 3). Dans cette situation si la seiche s'ensable elle n'aura pas besoin d'adapter les

motifs de son camouflage à la turbidité de son environnement et pourra rester dans son habitat sans risquer d'être détectée.

Chez les seiches le comportement d'ensablement s'améliore avec l'âge pendant les premiers mois de vie de la seiche et dépend également de la présence de substrat dans le milieu de vie des organismes (Poirier et al, 2004). Le milieu d'élevage en eau claire pourrait provoquer une atténuation du comportement d'ensablement chez les individus captifs n'ayant pas accès à un substrat sableux. C'est le cas chez deux poissons plats (*Paralichthys olivaceus* et *Solea solea*) où la captivité diminue la fréquence du comportement d'ensablement ou son efficacité chez les individus captifs (Walsh et al., 2014, Ellis et al., 1996). Il serait donc intéressant de reproduire nos expériences avec des seiches élevées sur un substrat sableux dans leur bac d'élevage mais aussi des individus issus du milieu naturel pour éliminer les biais liés à la captivité et voir si les seiches sauvages (confrontées à un substrat sableux et à une eau turbide) ont une efficacité supérieure dans leur comportement d'ensablement que les seiches captives. En particulier il serait intéressant de déterminer si contrairement aux individus testés dans le présent projet les seiches élevées avec du sable depuis leur naissance sont capables d'adapter leur niveau d'homochromie lorsqu'elles sont entrourées d'eau turbide (Chapitre 3)

Chez les crevettes tiges (*Penaeus esculentus*) le comportement d'ensablement dépend de la taille des individus : les petites crevettes s'ensablent très rarement alors que les grosses crevettes s'ensablent souvent. Chez cette même espèce le comportement d'ensablement dépend également de la luminosité et de la densité de végétation de leur environnement ainsi les grosses crevettes ont tendance à rester plus longtemps ensablé dans le noir (donc par faible luminosité) et s'ensablent moins fréquemment lorsqu'elles sont entourées d'une végétation dense (végétaux larges) (Kenyon et al., 1995). Ces résultats vont dans le sens de ceux présentés dans le chapitre 3 où nous avons montré que la seiche commune s'ensable plus souvent en milieu turbide donc dans un milieu où la luminosité est faible. Chez une autre espèce de crevette (*Melicerus laticulatus*) Tanner et Deakin (2001) ont pu montrer que les juvéniles sélectionnaient activement des habitats présentant du sable qu'il y ait un risque de prédation ou non et qu'en absence de sable il sélectionnait des habitats contenant des plantes offrant un abri alternatif. En élevage on utilise majoritairement des décors artificiels (plantes, tuyau en pvc) ou naturels (galets, coquillage) pour les seiches juvéniles car l'utilisation du sable dans les bacs d'élevage est difficile car il ne permet pas le nettoyage rapide et régulier

demandé dans les élevages réglementaires. La présence de turbidité offre un abri supplémentaire à la seiche et lui permette un contact avec un substrat fin (dépôt d'argile au fond des bacs) et pourrait donc être une alternative moins contraignante que l'utilisation de sable. Cependant l'attrait pour les environnements turbides semble dépendant de l'âge des individus, de leur milieu d'élevage et de la présence de congénères (Chapitre 1, Expérience 1 et 2).

Le comportement d'ensablement même lorsqu'il est rapide occasionne un risque puisque lorsqu'il creuse pour s'ensabler l'animal fait des mouvements de va et vient important ce qui occasionne des vibrations et mouvements d'eau et peut donc alerter des prédateurs et faire fuir des proies. L'animal ne devrait donc pas utiliser ce comportement s'il se trouve dans une zone où se trouvent des prédateurs (zone risquée). Pour éviter cette détection, certaines espèces de gastéropodes vivant sur le fond ont développés des adaptations morphologiques (coquille aérodynamique et nervures, sutures et enroulement en terrasse) pour réduire les vibrations (alertant les prédateurs) et l'énergie nécessaire lors de l'ensablement (Vermeij, 2017). Chez la seiche le succès du comportement d'ensablement repose sur la rapidité à s'ensabler (latence à s'ensabler), la capacité à rester immobile après l'ensablement (nombre d'ensablement réalisé), la capacité à laisser le moins de partie visible (proportion de corps ensablé) et à adopter une couleur proche de la couleur du substrat sur ces parties restants visibles (homochromie). Au chapitre 3 nous avons vu que la turbidité a une influence sur tous ces paramètres. En eau turbide les individus s'ensablent rapidement et restent immobiles mais ils réalisent des ensablements incomplets et n'adoptent pas le camouflage adéquat.

L'équivalent de l'ensablement chez les mammifères et les oiseaux est ce que l'on appelle communément les bains de poussières. Lors d'une augmentation de la température les éléphants utilisent plus fréquemment des bains de sable pour refroidir leur corps et les auteurs supposent également que ces bains de poussières servent pour protéger des piqures d'insectes, pour protéger des radiations solaires ou encore pour protéger la peau sensible des individus. (Rees, 2002). La seiche évolue entre de forte profondeur (200m) loin des côtes et de faible profondeur (quelques mètres) près des côtes on peut donc imaginer que l'ensablement peut aider la seiche à se protéger en journée des radiations solaires beaucoup plus vives sur les côtes qu'en profondeur. La turbidité est également un milieu où ces radiations solaires sont en partie réfléchies par les particules en suspension offrant ainsi une

protection supplémentaire à la seiche. Cette protection supplémentaire pourrait expliquer pourquoi les individus entourés d'eau turbide effectuent un comportement d'ensablement moins efficace (proportion de corps ensablé et homochromie) mais plus rapide que lorsqu'ils sont entourés d'eau claire.

Chez les oiseaux une diminution du comportement d'ensablement est associée avec des comportements de mal-être (la peur dans le cas des coqs sauvages : Vestergaard et al, 1993) tout comme la privation de substrat (stress chez les poules pondeuses : Vestergaard et al, 1997). Des seiches élevées sans sable sont parfois observées en train d'effectuer un comportement d'ensablement à vide en absence de substrat (observations personnelles) et pourrait donc révéler un besoin d'effectuer ce comportement. Lorsqu'il est réalisé à vide ce comportement peut être considéré comme un comportement stéréotypique. Différents substrats peuvent également avoir une influence sur les taux de croissance des juvéniles : c'est le cas chez la bêche de mer (*Holothuria scabra*), une espèce de concombre de mer où les juvéniles grandissent plus rapidement lorsqu'ils sont élevés dans du sable grossier (Altamirano et al., 2017). Mesurer la croissance des seiches juvéniles avec et sans substrat nous donnerait une idée de l'importance de ce paramètre pour les seiches juvéniles. Pour les espèces marines l'ensablement offre également une protection vis-à-vis des microorganismes parasites et agit donc comme un comportement anti-fouling. En effet un individu ensablé réduit la surface de son corps accessible et peut utiliser le sable comme matériel permettant une abrasion mécanique de sa surface corporelle. Une fois ensablés les microorganismes fixés sur l'individu n'ont plus accès à la même quantité d'oxygène et à la même luminosité que lorsqu'ils sont en pleine eau ce qui peut faciliter leur détérioration. La mobilité des espèces est également un moyen efficace pour éviter la colonisation d'organismes parasites notamment chez les crabes (Hazlett et Rittschof, 1975 ; Maldonado et Uriz, 1992). Ensablée une seiche présente elle aussi une surface réduite aux différents ectoparasites pouvant la coloniser. En eau turbide la présence de particules en suspension peut offrir un support à de nombreuses bactéries et faciliter l'infection des individus. Il faut donc vérifier que la présence de turbidité n'induit pas une augmentation du nombre de seiche victimes d'infection bactérienne avant de mettre en place un élevage en eau turbide. Nos données semblent suggérer une meilleure survie dans une turbidité faible accompagnée d'un nettoyage journalier de l'argile sédimentant au fond des bacs d'élevage (Chapitre 4).

De plus, une seiche ensablée est camouflée aux yeux de ses prédateurs mais aussi de ses proies, il serait donc intéressant de voir si les proies des seiches ont appris à éviter et reconnaître leurs prédateurs même ensablés et donc si un individu ensablé a plus de chance de capturer une proie. On peut facilement imaginer qu'une seiche ensablée est aussi une seiche qui privilégie l'embuscade pour attaquer ses proies plutôt que la chasse active. Nos données montrent que même en absence de substrat sableux la turbidité du milieu semble augmenter la proportion de seiche utilisant l'embuscade dans certains groupes (Chapitre 5, Expérience 2). Cet effet semble cependant dépendre de la période d'éclosion des individus (Comparaison Chapitre 2 et 5).

IV. Systèmes sensoriels et turbidité

Mezrai et ses collaborateurs (2019) ont pu montrer que la seiche commune et la seiche pharaon pourtant très proche phylogénétiquement et morphologiquement ont des systèmes sensoriels qui se mettent en place de façon différente. Chez la seiche commune le système olfactif se met d'abord en place suivi du système visuel alors que c'est l'inverse chez la seiche pharaon. La transparence de l'œuf pourrait jouer un rôle dans ce développement différencié. En effet, la seiche commune évolue en eau turbide il semble donc plus intéressant pour se camoufler d'adopter une coloration sombre alors que pour la seiche pharaon vivant en eau claire l'environnement autour des œufs sera très visible et pourra leur apporter des informations importantes très tôt dans leur développement. En augmentant ou en diminuant le nombre et la nature des stimuli reçus par l'embryon l'environnement peut également favoriser l'utilisation et le développement d'une modalité au détriment d'une autre. En confrontant la seiche commune à un milieu où les stimuli visuels sont atténués par la turbidité du milieu notre projet a cherché à déterminer si la seiche est capable d'utiliser d'autre sens que la vue pour trouver ses proies en eau turbide.

Système visuel

Des seiches élevées en eau claire et en eau périodiquement turbide ne reçoivent pas la même quantité de lumière naturelle au cours de la journée. En eau claire toute la lumière arrive jusqu'à la seiche alors que lors d'épisode turbide une partie de cette lumière est réfléchi et n'arrive donc jamais jusqu'au fond du bac d'élevage où se trouvent les individus. En eau claire l'environnement est relativement constant et les stimuli perçus par les individus

le sont donc également. En eau périodiquement turbide les individus sont confrontés à des périodes alternants entre environnements visuellement riches ou pauvres. Cet environnement variable pourrait améliorer le développement des capacités visuelles des individus élevés en turbidité faible (chapitre 4). Chez la seiche, l'adaptation aux variations d'éclairement se fait à l'aide d'une migration et d'un changement de la longueur des éléments sensoriels (rhabdomes) (Young, 1963) ou simplement via une ouverture (faible luminosité) ou une fermeture (forte luminosité) de la pupille (Muntz, 1977).

Chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) la vision des individus est adaptée au milieu de vie. D'abord marine cette espèce a colonisé des milieux d'eau douce (plus turbide) et cette colonisation a été accompagné par un changement de l'expression des gènes codant pour l'opsine, une protéine de l'œil. Cette expression différenciée a permis aux poissons d'eau douce d'être sensibles aux longueurs d'onde bleue et verte alors que leurs congénères marins sont sensibles aux longueurs d'onde violettes et aux ultraviolets (Rennison et al., 2016). Chez les abeilles et les papillons de jour, deux invertébrés terrestres la luminosité du milieu influence également la diversité des opsines de l'œil et sa taille (Sondhi et al., 2021 ; Wcislo et Tierney, 2008). Chez les espèces de requins vivant en eau profonde, l'augmentation du nombre de photorécepteurs sur la rétine améliore la sensibilité en faible lumière (Newman et al., 2013).

Chez la seiche commune il est possible qu'un élevage en eau turbide (donc un environnement avec une faible luminosité) favorise l'augmentation du nombre de photorécepteurs sur la rétine et pourrait augmenter la sensibilité des individus. On peut également imaginer que la sensibilité aux différentes longueurs d'onde des pigments de la rétine (rhodopsine et rétinochrome) soit modifiée par la luminosité variable du milieu turbide. Des pigments plus sensibles aux fortes longueurs d'onde sont par exemple mis en place chez une espèce de guppies élevée en eau turbide (Ehlman et al., 2015). Néanmoins les structures présentes au sein de l'œil ne permettent pas toujours de déterminer les performances visuelles des individus puisque Darmaillacq et Shashar (2008) n'ont pas pu montrer chez la seiche *Sepia elongata* une réponse à des stimuli polarisés alors que les yeux des individus contenaient toutes les structures nécessaires.

Adaptations perceptives

Les résultats du chapitre 4 montrent que les seiches semblent utiliser plus souvent la modalité olfactive en eau turbide indépendamment de leur milieu d'élevage d'origine. Les cobras qui sont également des animaux chassant à vue sont capables d'utiliser d'autres modalités sensorielles lorsqu'on les empêche expérimentalement de voir (bandeau sur les yeux) : ils utilisent ainsi plus fréquemment leur olfaction, se déplacent plus et attendent d'être au contact de la proie pour attaquer (Kardong et al., 1997). Cependant l'utilisation de ces modalités alternatives ne permet pas un comportement prédateur aussi efficace (Kardong et al., 1997).

Les modalités sensorielles de la seiche se développent pendant les premiers mois de vie et s'améliorent avec l'âge des individus (maturation visuelle : Cartron et al, 2013a ; Groeger et al, 2005). Ainsi, on peut supposer que les individus plus âgés ont une perception plus fine de leur environnement et qu'ils utilisent une détection multimodale de leur proie pour améliorer l'efficacité de leur comportement prédateur. On peut imaginer que la seiche utilise certaines modalités sensorielles lorsqu'elle est proche de sa proie et d'autres lorsqu'elle en est éloignée. Cette utilisation de modalité distance-dépendante existe chez les chauves-souris : modalités olfactive et tactile sont surtout utiles à faible distance alors que la modalité visuelle peut être utilisée pour le repérage des fruits mûrs à plus longue distance (Valliyappan et al, 2021). Chez le poisson éléphant à long nez les individus parviennent à retrouver leur nourriture avec pas moins de quatre modalités sensorielles différentes (vision, olfaction, toucher, électrolocation passive) lorsqu'on les prive de leur modalité sensorielle principale (l'électrolocation active). Cependant les auteurs constatent également de forte disparité entre individus dans l'utilisation de ces modalités de substitution. (G von der Emde et Bleckmann, 1998).

V. Ecologie sensorielle de l'embryon et turbidité

Adaptations à l'échelle des individus

La seiche commune est une espèce qui a une large aire de répartition comme nous l'avons vu au chapitre introductif. Cette aire a une grande gamme de variation au niveau de la turbidité rencontrée, en effet près des côtes de Marseille on enregistre peu de matière en suspension (moins de 0,001g/L, données SOMLIT 2018-2021) alors que vers Arcachon et Luc-sur-Mer la turbidité près des côtes est beaucoup plus forte (respectivement de 0,01g/l et de

0,02g/l, données SOMLIT 2018-2021). On sait également que les seiches migrent depuis les côtes vers les profondeurs en automne et en hiver (Roper et al., 1984). En Méditerranée les conditions de turbidité près des côtes doivent donc être relativement similaires à celles rencontrées par les seiches en profondeur alors qu'en Atlantique les seiches doivent s'adapter à cette turbidité supplémentaire lorsqu'elles reviennent près des côtes. En fonction de la provenance géographique des œufs on peut donc s'attendre à ce que les contraintes environnementales ne soient pas les mêmes et donc que les pressions de sélection des embryons soient différentes d'une ponte à l'autre. La plasticité et la flexibilité du phénotype de cette espèce lui a certainement permis de coloniser des environnements variés.

Les capacités visuelles de différents groupes de seiches juvéniles sont plus élevées en eau faiblement turbide et il semble donc que l'environnement naturel de la mère permette un développement optimal du système visuel chez les juvéniles (Chapitre 5, Expérience 1). Nous avons ici testé des œufs provenant de pontes issues de la côte Atlantique (Arcachon, Luc-sur-Mer, Viller-sur-Mer), il pourrait être intéressant de voir si des pontes récoltées en Méditerranée (turbidité très faible) donneraient des résultats identiques. Il est aussi possible que la seiche commune n'interagisse pas avec les mêmes espèces (proies, prédateurs, compétiteurs) en Méditerranée et en Manche.

Adaptations à l'échelle des espèces

Chez une espèce d'eau claire, *Sepia pharaonis* la turbidité influence les capacités visuelles mais les individus semblent limités dans les réponses adaptatives qu'ils peuvent produire pour se camoufler dans un milieu turbide (Expérience 3.2 et 3.3, Chapitre 5). Cartron et ses collaborateurs (2013b) ont montré chez *Sepia pharaonis* et *Sepia prashadi* une capacité à détecter les prédateurs à l'aide de leur sensibilité à la polarisation ou aux contrastes d'intensité en eau claire et en eau turbide. Cependant leurs travaux ont conclu que ces espèces avaient plus de difficulté que *Sepia officinalis* à détecter les prédateurs lorsque l'eau était très turbide. La comparaison des réponses comportementales des deux espèces montre que l'adaptation à la turbidité dépend de facteurs génétiques liés aux contraintes environnementales des deux espèces et à leur histoire évolutive. La turbidité est donc un paramètre important de l'environnement auquel la seiche commune s'est adaptée lors de son histoire évolutive et pour lequel l'adaptation se mesure aussi à l'échelle de l'individu. Pour compléter nos résultats il serait intéressant de comparer les réponses comportementales de

seiches communes capturées en milieu naturel ou de seiches d'eau claires (*Sepia pharaonis*) élevées dans différentes conditions de turbidité en laboratoire. En effet, en comparant des individus captifs (*Sepia officinalis*) à des individus sauvages (*Sepia pharaonis*) nous avons pu introduire un biais dû à la captivité faussant peut-être nos résultats. Il est également possible que les espèces d'eau claire aient un développement très perturbé en eau turbide et donc que pour ces espèces les conditions actuelles de la directive optimisent la survie et le développement de l'espèce. La seiche commune et la seiche pharaon ont des aires de répartition étendues : il est possible qu'il existe pour chaque espèce des populations éloignées qui ne se reproduisent pas entre elles (Rooker et al, 2020). Cela pourrait expliquer les différences entre pontes d'une même espèce constatées lors de nos travaux (Chapitre 5). En outre il est difficile d'établir avec précision l'histoire individuelle de nos groupes de juvénile. Nous ignorons par exemple si les substrats sur lesquels ils ont été pondus, si le temps qu'ils ont passé dans l'environnement, la profondeur, la turbidité, la luminosité de leur milieu peuvent par la suite influencer le comportement des juvéniles et leur flexibilité à s'adapter aux conditions d'élevage de laboratoire (eau claire). Nos travaux présentés dans le chapitre 5 semblent montrer l'importance de l'écologie embryonnaire chez la seiche et offre des perspectives intéressantes pour les futurs travaux de recherche. On ignore également la proximité génétique entre nos différentes pontes et le ratio entre les mâles et les femelles lorsque l'on effectue des tests sur les juvéniles. Il existe peu de données concernant l'effet de la captivité chez les céphalopodes étant donné qu'il est difficile de maintenir des individus jusqu'à l'âge adulte et de les faire se reproduire sur plusieurs générations. A l'image des vertébrés on pourrait s'attendre à ce que la captivité diminue les comportements anti-prédateur de la seiche et la reconnaissance de ses prédateurs naturels, elle pourrait également si elle est nourrie avec des proies mortes ne plus être capable de chasser efficacement des proies mobiles.

VI. Conclusions

Notre projet a permis de démontrer que les seiches communes *Sepia officinalis* ont un développement visuel qui est optimisé en eau faiblement turbide. Dans ce milieu faiblement turbide les seiches sont capables d'adapter leur comportement pour capturer leur proie, se camoufler, s'ensabler. Les individus semblent également capables d'adapter leur stratégie de capture de proie au milieu turbide et il semble que l'utilisation de l'odorat permet aux

individus de retrouver une proie plus rapidement en eau turbide. La préférence des seiches pour l'eau turbide est dépendante de l'âge et les seiches de moins de trois mois, en particulier lorsqu'elles sont en groupe préfèrent rester en eau claire. Notre projet a également montré que la seiche commune n'est pas adaptée pour vivre dans un environnement très turbide. Une augmentation de la turbidité sur les côtes pourrait donc affecter les populations sauvages et conduire à leur diminution. La turbidité faible serait donc un élément d'enrichissement du milieu qui pourrait être utilisé ponctuellement (sous forme d'épisode turbide) afin d'améliorer les conditions d'élevage de la seiche commune.

Bibliographie

Bibliographie

Abrahams, M. V., & Kattenfeld, M. G. (1997). The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(3), 169-174. <https://doi.org/10.1007/s002650050330>

Adamo, S. A., & Hanlon, R. T. (1996). Do cuttlefish (Cephalopoda) signal their intentions to conspecifics during agonistic encounters? *Animal Behaviour*, 52(1), 73-81. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0153>

Aksnes, D. L. (2007). Evidence for visual constraints in large marine fish stocks. *Limnology and Oceanography*, 52(1), 198-203. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0198>

Aksnes, D. L., Nejstgaard, J., Saedberg, E., & Sørnes, T. (2004). Optical control of fish and zooplankton populations. *Limnology and Oceanography*, 49(1), 233-238. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.1.0233>

Allen, J. J., Mäthger, L. M., Barbosa, A., Buresch, K. C., Sogin, E., Schwartz, J., Chubb, C., & Hanlon, R. T. (2010). Cuttlefish dynamic camouflage : Responses to substrate choice and integration of multiple visual cues. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1684), 1031-1039. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1694>

Allen, J. J., Mäthger, L. M., Barbosa, A., & Hanlon, R. T. (2009). Cuttlefish use visual cues to control three-dimensional skin papillae for camouflage. *Journal of Comparative Physiology A*, 195(6), 547-555. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0430-y>

Allen-Ankins, S., Stoffels, R. J., Pridmore, P. A., & Vogel, M. T. (2012). The effects of turbidity, prey density and environmental complexity on the feeding of juvenile Murray cod *Maccullochella peelii*. *Journal of Fish Biology*, 80(1), 195-206. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03166.x>

Altamirano, J. P., Recente, C. P., & Rodriguez, J. C. (2017). Substrate preference for burying and feeding of sandfish *Holothuria scabra* juveniles. *Fisheries Research*, 186, 514-523. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.08.011>

Álvarez, D., & Nicieza, A. G. (2003). Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout : The role of experience and domestication: Predator avoidance in Juvenile trout. *Journal of Fish Biology*, 63(6), 1565-1577. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00267.x>

Andrews, P. L. R., Darmaillacq, A.-S., Dennison, N., Gleadall, I. G., Hawkins, P., Messenger, J. B., Osorio, D., Smith, V. J., & Smith, J. A. (2013). The identification and management of pain, suffering and distress in cephalopods, including anaesthesia, analgesia and humane killing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 447, 46-64. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.02.010>

Arnold, S. J. (1995). Monitoring quantitative genetic variation and evolution in captive populations. Population management for survival and recovery: analytical methods and strategies in small populations. 295-317.

Aspengren, S., Sköld, H. N., & Wallin, M. (2009). Different strategies for color change. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 66(2), 187-191. <https://doi.org/10.1007/s00018-008-8541-0>

Attramadal, K. J. K., Tøndel, B., Salvesen, I., Øie, G., Vadstein, O., & Olsen, Y. (2012). Ceramic clay reduces the load of organic matter and bacteria in marine fish larval culture tanks. *Aquacultural Engineering*, 49, 23-34. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2012.02.003>

Augustsson, H., Dahlborn, K., & Meyerson, B. (2005). Exploration and risk assessment in female wild house mice (*Mus musculus musculus*) and two laboratory strains. *Physiology & Behavior*, 84(2), 265-277. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2004.12.002>

Bainbridge, R., and Waterman, T.H. (1958). Turbidity and the Polarized Light Orientation of the Crustacean Mysidium. *J. Exp. Biol.* 35, 487-493

Baratte, S., & Bonnaud, L. (2009). Evidence of early nervous differentiation and early catecholaminergic sensory system during *Sepia officinalis* embryogenesis. *The Journal of Comparative Neurology*, 517(4), 539-549. <https://doi.org/10.1002/cne.22174>

Barbosa, A., Allen, J. J., Mäthger, L. M., & Hanlon, R. T. (2012). Cuttlefish use visual cues to determine arm postures for camouflage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1726), 84-90. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0196>

Barbosa, A., Litman, L., & Hanlon, R. T. (2008). Changeable cuttlefish camouflage is influenced by horizontal and vertical aspects of the visual background. *Journal of Comparative Physiology A*, 194(4), 405-413. <https://doi.org/10.1007/s00359-007-0311-1>

Barbosa, A., Mäthger, L. M., Chubb, C., Florio, C., Chiao, C.-C., & Hanlon, R. T. (2007). Disruptive coloration in cuttlefish: A visual perception mechanism that regulates ontogenetic adjustment of skin patterning. *Journal of Experimental Biology*, 210(7), 1139-1147. <https://doi.org/10.1242/jeb.02741>

Barrett, J. C., Grossman, G. D., & Rosenfeld, J. (1992). Turbidity-Induced Changes in Reactive Distance of Rainbow Trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, 121(4), 437-443. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1992\)121<0437:TICIRD>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1992)121<0437:TICIRD>2.3.CO;2)

Bassaglia, Y., Buresi, A., Franko, D., Andouche, A., Baratte, S., & Bonnaud, L. (2013). *Sepia officinalis* : A new biological model for eco-evo-devo studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 447, 4-13. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.02.006>

Battam, H., Richardson, M., Watson, A. W. T., & Buttemer, W. A. (2010). Chemical composition and tissue energy density of the cuttlefish (*Sepia apama*) and its assimilation efficiency by *Diomedea albatrosses*. *Journal of Comparative Physiology B*, 180(8), 1247-1255.

Battisti, C., & Battisti, C. (2020). *Sepia* cuttlebones pecked by birds along a Mediterranean beach : Patterns, frequency and a possible conservation implication. *Avocetta*, 44(2), 1. <https://doi.org/10.30456/AVO.2020203>

Bellingham, J. A. M. E. S., Morris, A. G., & Hunt, D. M. (1998). The rhodopsin gene of the cuttlefish *Sepia officinalis*: sequence and spectral tuning. *The Journal of experimental biology*, 201(15), 2299-2306.

Belyaev, D. K. (1979). Destabilizing selection as a factor in domestication. *Journal of Heredity*, 70(5), 301-308.

Benfield, M. C., & Minello, T. J. (1996). Relative effects of turbidity and light intensity on reactive distance and feeding of an estuarine fish. *Environmental Biology of Fishes*, 46(2), 211-216. <https://doi.org/10.1007/BF00005223>

Berejikian, B. A. (2005). Research on Captive Broodstock Programs for Pacific Salmon, 2004-2005 Annual Report (No. DOE/BP-00017690-1). National Marine Fisheries Service.

Bidel, F., Di Poi, C., Imarazene, B., Koueta, N., Budzinski, H., Van Delft, P., Bellanger, C., & Jozet-Alves, C. (2016). Pre-hatching fluoxetine-induced neurochemical, neurodevelopmental, and immunological changes in newly hatched cuttlefish. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(6), 5030-5045. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4591-7>

Birchall, J. D., & Thomas, N. L. (1983). On the architecture and function of cuttlefish bone. *Journal of Materials Science*, 18(7), 2081-2086. <https://doi.org/10.1007/BF00555001>

Blanc, A., Du Sel, G. P., & Daguzan, J. (1998). Habitat and diet of early stages of *Sepia officinalis* L.(Cephalopoda) in Morbihan Bay, France. *Journal of Molluscan Studies*, 64(3), 263-274.

Blanc, A., & Daguzan, J. (2000). Size selectivity in the diet of the young cuttlefish *Sepia officinalis* (Mollusca: Sepiidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(6), 1137-1138.

Blaxter, J. H. S. (1970). Sensory deprivation and sensory input in rearing experiments. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 20(1-4), 642-654. <https://doi.org/10.1007/BF01609937>

Bleckmann, H., Budelmann, B. U., & Bullock, T. H. (1991). Peripheral and central nervous responses evoked by small water movements in a cephalopod. *Journal of Comparative Physiology A*, 168(2), 247-257.

Bloor, I. S., Wearmouth, V. J., Cotterell, S. P., McHugh, M. J., Humphries, N. E., Jackson, E. L., ... & Sims, D. W. (2013). Movements and behaviour of European common cuttlefish *Sepia officinalis* in English Channel inshore waters: first results from acoustic telemetry. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 448, 19-27.

Bloor, I. S. M., Attrill, M. J., & Jackson, E. L. (2013). A Review of the Factors Influencing Spawning, Early Life Stage Survival and Recruitment Variability in the Common Cuttlefish (*Sepia officinalis*). In *Advances in Marine Biology* (Vol. 65, p. 1-65). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-410498-3.00001-X>

Bibliographie

Boal, J. G. (1996). Absence of social recognition in laboratory-reared cuttlefish, *Sepia officinalis* L. (Mollusca : Cephalopoda). *Animal Behaviour*, 52(3), 529-537. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0195>

Boal, J. G. (1997). Female choice of males in cuttlefish (Mollusca: Cephalopoda). *Behaviour*, 134, 975–988

Boal, J. G., & Golden, D. K. (1999). Distance chemoreception in the common cuttlefish, *Sepia officinalis* (Mollusca, Cephalopoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235(2), 307-317. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00187-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00187-7)

Boal, J. G., Hylton, R. A., Gonzalez, S. A., & Hanlon, R. T. (1999). Effects of Crowding on the Social Behavior of Cuttlefish (*Sepia officinalis*). 38(1), 7.

Bobretzky N.W. 1877. Investigations on the development of cephalopods. *Nachr Ges Freunde Nat Moskau* 24: 1-73 (in Russian).

Boletzky, S. V. (1977). Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. *Symposia of the Zoological Society of London*, 38, 557–567

Boletzky, S. V. (1983). *Sepia officinalis*, in *Cephalopod Life Cycles*, Vol. 1: Species Accounts (ed. P. R. Boyle), pp. 31–52. London: Academic Press.

Boletzky, S. V. (2003). Biology of Early Life Stages in Cephalopod Molluscs. In *Advances in Marine Biology* (Vol. 44, p. 143-203). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(03\)44003-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)44003-0)

Boletzky, S. V., Boletzky, M. V., Frösch, D., & Gätzi, V. (1971). Laboratory rearing of Sepiolinae (mollusca: cephalopoda). *Marine Biology*, 8(1), 82-87.

Boletzky, S. V., Boletzky, M. V. (1970). Das Eingraben in Sand bei *Sepiola* und *Sepietta* (Mollusca: Cephalopoda). *Revue Suisse de Zoologie*, 77: 536–548.

Boletzky, S. V. & Hanlon, R. T. (1983). A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopod molluscs. *Memoirs of the National Museum of Victoria*, 44, 147–187.

Bonnaud-Ponticelli, L. (2021). Céphalopodes, expérimentation animale et législation européenne ? *Bulletin de l'Académie vétérinaire de France*, 174. <https://doi.org/10.3406/bavf.2021.70952>

Bonnaud-Ponticelli, L., & Boletzky, S. V. (2016). Cephalopod development : From descriptive embryology to evolutionary developmental biology (evo-devo). *Vie Milieu*, 8.

Bonner, T. H., & Wilde, G. R. (2002). Effects of Turbidity on Prey Consumption by Prairie Stream Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131(6), 1203-1208.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2002\)131<1203:EOTOPC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131<1203:EOTOPC>2.0.CO;2)

Borner, K. K., Krause, S., Mehner, T., Uusi-Heikkilä, S., Ramnarine, I. W., & Krause, J. (2015). Turbidity affects social dynamics in Trinidadian guppies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(4), 645-651. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1875-3>

Bottke, W. (1974). The fine structure of the ovarian follicle of *Alloteuthis subulata* Lam. (Mollusca, Cephalopoda). *Cell and Tissue Research*, 150(4).
<https://doi.org/10.1007/BF00225970>

Boucaud-Camou, E. (1990). La seiche, un animal d'avenir. *Pêche maritime*, 69(1342), 321-329.

Boucaud-Camou, E., Boismery, J. (1991). The migrations of the cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) in the English Channel. In: Boucaud-Camou E. (ed.) *La seiche*. Université de Caen, p. 179–189

Bouchaud, O. (1991). Energy consumption of the cuttlefish *Sepia officinalis* L.(Mollusca: Cephalopoda) during embryonic development, preliminary results. *Bulletin of Marine Science*, 49(1-2), 333-340.

Bouchaud, O., & Daguzan, J. (1990). Étude expérimentale de l'influence de la température sur le déroulement embryonnaire de la seiche *Sepia officinalis* L.(Céphalopode, Sepioidae). *Cahiers de Biologie Marine*, 31(1), 131-145.

Boycott, B. B. (1960). The functioning of the statocysts of *Octopus vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 152(946), 78-87.

Boycott, B. B., & Young, J. Z. (1958). Reversal of learned responses in *Octopus vulgaris* Lamarck. *Animal Behaviour*, 6(1-2), 45-52.

Boyle, P. R. (1983). *Cephalopod life cycles*.-v. 1: Species accounts.-v. 2: Comparative reviews.

Boyle, P., & Rodhouse, P. (2005). From egg to recruitment. *Cephalopods: ecology and fisheries*. Blackwell Science. Primera edición. Oxford, U. K, 146-160.

Brandon, C. S., & Dudycha, J. L. (2014). Ecological constraints on sensory systems : Compound eye size in *Daphnia* is reduced by resource limitation. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(8), 749-758. <https://doi.org/10.1007/s00359-014-0918-y>

Brauckhoff, M., Wahlberg, M., Haga, J. Å. R., Karlsen, H. E., & Wilson, M. (2020). Embracing Their Prey at That Dark Hour : Common Cuttlefish (*Sepia officinalis*) Can Hunt in Nighttime Light Conditions. *Frontiers in Physiology*, 11, 525. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00525>

Brazeiro, A. (2005). Geomorphology induces life history changes in invertebrates of sandy beaches : The case of the mole crab *Emerita analoga* in Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(1), 113-120. <https://doi.org/10.1017/S002531540501091Xh>

Broom, D. M. (1986). Indicators of poor welfare. *British Veterinary Journal*, 142(6), 524-526. [https://doi.org/10.1016/0007-1935\(86\)90109-0](https://doi.org/10.1016/0007-1935(86)90109-0)

Broom, M. J. (Ed.). (1985). The biology and culture of marine bivalve molluscs of the genus *Anadara* (Vol. 12). WorldFish.

Brown, G. E., Rive, A. C., Ferrari, M. C. O., & Chivers, D. P. (2006). The dynamic nature of antipredator behavior : Prey fish integrate threat-sensitive antipredator responses within background levels of predation risk. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(1), 9-16. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0232-y>

Brown, P. K., & Brown, P. S. (1958). Visual pigments of the octopus and cuttlefish. *Nature*, 182(4645), 1288-1290.

Bruton, M. N. (1985). The effects of suspensoids on fish. In *Perspectives in Southern Hemisphere Limnology* (pp. 221-241). Springer, Dordrecht.

Bruton, M. N. (1996). Alternative life-history strategies of catfishes. *Aquatic Living Resources*, 9(S1), 35-41.

Buckley, S. K. L. (1976). Oogenesis and its Hormonal Control in *Octopus Vulgaris* (Doctoral dissertation, University of Cambridge).

Budelmann, B. U. (1990). The Statocysts of Squid. In D. L. Gilbert, W. J. Adelman, & J. M. Arnold (Éds.), *Squid as Experimental Animals* (p. 421-439). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2489-6_19

Budelmann, B. U. (1996). Active marine predators : The sensory world of cephalopods. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 27(2-3), 59-75. <https://doi.org/10.1080/10236249609378955>

Budelmann, B. U. (2010). Cephalopoda. *The UFAW handbook on the care and management of laboratory and other research animals*, (Ed. 8), 787-817.

Budelmann, B. U., & Bleckmann, H. (1988). A lateral line analogue in cephalopods : Water waves generate microphonic potentials in the epidermal head lines of *Sepia* and *Lolliguncula*. *Journal of Comparative Physiology A*, 164(1), 1-5. <https://doi.org/10.1007/BF00612711>

Budelmann, B. U., & Young, J. Z. (1984). The statocyst-oculomotor system of *Octopus vulgaris*: extraocular eye muscles, eye muscle nerves, statocyst nerves and the oculomotor centre in the central nervous system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 306(1127), 159-189.

Carere, C., Grignani, G., Bonanni, R., Gala, M. D., Carlini, A., Angeletti, D., Cimmaruta, R., Nascetti, G., & Mather, J. A. (2015). Consistent individual differences in the behavioural responsiveness of adult male cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Applied Animal Behaviour Science*, 167, 89-95. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.03.005>

Carlstead, K. (1996). Effects of captivity on the behavior of wild mammals. *Wild Mammals in Captivity*. 317-333.

Carlstead, K., Fraser, J., Bennett, C., & Kleiman, D. G. (1999). Black rhinoceros (*Diceros bicornis*) in U.S. zoos : II. behavior, breeding success, and mortality in relation to housing facilities. *Zoo Biology*, 18(1), 35-52. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2361\(1999\)18:1<35::AID-ZOO5>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2361(1999)18:1<35::AID-ZOO5>3.0.CO;2-L)

Caro, T., Izzo, A., Reiner, R. C., Walker, H., & Stankowich, T. (2014). The function of zebra stripes. *Nature communications*, 5(1), 1-10.

Cartron, L. (2012). Perception de la polarisation de la lumière chez la seiche *Sepia officinalis* : développement, fonction et approche comparative. [thesis] University of Caen-Normandie.

Cartron, L., Darmaillacq, A.-S., Jozet-Alves, C., Shashar, N., & Dickel, L. (2012). Cuttlefish rely on both polarized light and landmarks for orientation. *Animal Cognition*, 15(4), 591-596. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0487-9>

Cartron, L., Dickel, L., Shashar, N., & Darmaillacq, A.-S. (2013a). Maturation of polarization and luminance contrast sensitivities in cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Journal of Experimental Biology*, jeb.080390. <https://doi.org/10.1242/jeb.080390>

Cartron, L., Josef, N., Lerner, A., McCusker, S. D., Darmaillacq, A.-S., Dickel, L., & Shashar, N. (2013b). Polarization vision can improve object detection in turbid waters by cuttlefish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 447, 80-85. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.02.013>

Cartron, L., Shashar, N., Dickel, L., & Darmaillacq, A.-S. (2013c). Effects of stimuli shape and polarization in evoking deimatic patterns in the European cuttlefish, *Sepia officinalis*, under varying turbidity conditions. *Invertebrate Neuroscience*, 13(1), 19-26. <https://doi.org/10.1007/s10158-013-0148-y>

Castro, B. G. (1991). Can *Sepia officinalis* L. be reared on artificial food? *Marine & Freshwater Behaviour & Phy*, 19(1), 35-38

Castro, B. G., DiMarco, F. P., DeRusha, R. H., & Lee, P. G. (1993). The effects of surimi and pelleted diets on the laboratory survival, growth, and feeding rate of the cuttlefish *Sepia officinalis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 170(2), 241-252.

Castro, B. G., & Guerra, A. (1989). Feeding pattern of *Sepia officinalis* (cephalopoda: sepiodidea) in the Ria de Vigo (NW Spain). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 69(3), 545-553.

Castro, B. G., & Lee, P. G. (1994). The effects of semi-purified diets on growth and condition of *Sepia officinalis* L.(Mollusca: Cephalopoda). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 109(4), 1007-1016.

Chabenat, A. (2020). Alteration of camouflage and behaviour in two marine invertebrates, *Sepia officinalis* and *Carcinus maenas*, by antidepressant medication (Doctoral dissertation, Normandie).

Chabenat, A., Bellanger, C., Jozet-Alves, C., & Knigge, T. (2019). Hidden in the sand : Alteration of burying behaviour in shore crabs and cuttlefish by antidepressant exposure. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 186, 109738. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109738>

Chabenat, A., Bellanger, C., & Knigge, T. (2021a). Effects of environmental antidepressants on colour change and locomotor behaviour in juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*. *Aquatic Toxicology*, 234, 105808. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2021.105808>

Chabenat, A., Bidel, F., Knigge, T., & Bellanger, C. (2021b). Alteration of predatory behaviour and growth in juvenile cuttlefish by fluoxetine and venlafaxine. *Chemosphere*, 277, 130169. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130169>

Chabenat, A., Knigge, T., & Bellanger, C. (2021c). Antidepressants Modify Cryptic Behavior in Juvenile Cuttlefish at Environmentally Realistic Concentrations. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 40(9), 2571-2577. <https://doi.org/10.1002/etc.5149>

Chambault, P., Giraudou, L., de Thoisy, B., Bonola, M., Kelle, L., Reis, V. D., Blanchard, F., Le Maho, Y., & Chevallier, D. (2017). Habitat use and diving behaviour of gravid olive ridley sea turtles under riverine conditions in French Guiana. *Journal of Marine Systems*, 165, 115-123. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.10.005>

Chamberlain, A. C., & Ioannou, C. C. (2019). Turbidity increases risk perception but constrains collective behaviour during foraging by fish shoals. *Animal Behaviour*, 156, 129-138. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.08.012>

Chapman, B. B., Morrell, L. J., Tosh, C. R., & Krause, J. (2010). Behavioural consequences of sensory plasticity in guppies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1686), 1395-1401. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2055>

Chase, R., & Wells, M. J. (1986). Chemotactic behaviour in Octopus. *Journal of Comparative Physiology A*, 158(3), 375-381.

Chebanov, M., Rosenthal, H., Gessner, J., van Anrooy, R., Doukakis, P., Pourkazemi, M., & Williot, P. (2011). Sturgeon hatchery practices and management for release guidelines. FAO fisheries and aquaculture technical paper, (570), 1.

Chesney, E. (1989). Estimating the food requirements of striped bass larvae *Morone saxatilis* : Effects of light, turbidity and turbulence. Marine Ecology Progress Series, 53, 191-200.
<https://doi.org/10.3354/meps053191>

Chiao, C. C., & Hanlon, R. T. (2001). Cuttlefish camouflage: visual perception of size, contrast and number of white squares on artificial checkerboard substrata initiates disruptive coloration. Journal of Experimental Biology, 204(12), 2119-2125.

Chichery Mehay, M. P. (1992). Approche neuroethologique du comportement predateur de la seiche *sepia officinalis* (mollusque cephalopode) (Doctoral dissertation, Caen).

Chichery, M. P., & Chichery, R. (1987). The anterior basal lobe and control of prey-capture in the cuttlefish (*Sepia officinalis*). Physiology & behavior, 40(3), 329-336.

Chichery, M. P., & Chichery, R. (1988). Manipulative motor activity of the cuttlefish *Sepia officinalis* during prey-capture. Behavioural processes, 17(1), 45-56.

Chichery, M. P., & Chichery, R. (1991). The predatory behaviour of *Sepia officinalis*; ethological and neurophysiological studies. First Intern Sympos on the cuttlefish *Sepia*. Caen, France, 141-151.

Clare, E. L., & Holderied, M. W. (2015). Acoustic shadows help gleaning bats find prey, but may be defeated by prey acoustic camouflage on rough surfaces. ELife, 4, e07404.
<https://doi.org/10.7554/eLife.07404>

Clarke, M. R. (1966). A review of the systematics and ecology of oceanic squids. Advances in marine biology, 4, 91-300.

Clarke, M. R., & Pascoe, P. L. (1985). The stomach contents of a Risso's dolphin (*Grampus griseus*) stranded at Thurlestone, South Devon. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 65(3), 663-665.

Clarke, M. R., & Stevens, J. D. (1974). Cephalopods, blue sharks and migration. Journal of the marine biological association of the United Kingdom, 54(4), 949-957.

Clayton, J. B., Vangay, P., Huang, H. U., Ward, T., Hillmann, B. M., Al-Ghalith, G. A., ... & Knights, D. (2016). Captivity humanizes the primate microbiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(37), 10376-10381.

Confer, J. L., Howick, G. L., Corzette, M. H., Kramer, S. L., Fitzgibbon, S., & Landesberg, R. (1978). Visual predation by planktivores. *Oikos*, 27-37.

Cornet, V., Henry, J., Goux, D., Duval, E., Bernay, B., Le Corguillé, G., ... & Zatylny-Gaudin, C. (2015). How egg case proteins can protect cuttlefish offspring?. *PLoS One*, 10(7), e0132836.

Crane, A. L., Lampe, M. J., & Mathis, A. (2015). Maladaptive behavioural phenotypes in captive-reared darters (*Etheostoma caeruleum*, Storer 1845). *Journal of applied ichthyology*, 31(4), 787-792.

Colloff, M. J. (1987). Effects of temperature and relative humidity on development times and mortality of eggs from laboratory and wild populations of the European house-dust mite *Dermatophagoides pteronyssinus* (Acari: Pyroglyphidae). *Experimental & applied acarology*, 3(4), 279-289.

Cowden, R. R. (1968). Cytological and cytochemical studies of oocyte development and development of the follicular epithelium in the squid, *Loligo brevis*. *Acta embryologiae et morphologiae experimentalis*, 10(2), 160-173.

Crockett, C. M., Shimoji, M., & Bowden, D. M. (2000). Behavior, appetite, and urinary cortisol responses by adult female pigtailed macaques to cage size, cage level, room change, and ketamine sedation. *American Journal of Primatology*, 52(2), 63-80.
[https://doi.org/10.1002/1098-2345\(200010\)52:2<63::AID-AJP1>3.0.CO;2-K](https://doi.org/10.1002/1098-2345(200010)52:2<63::AID-AJP1>3.0.CO;2-K)

Cumming, H., & Herbert, N. A. (2016). Gill structural change in response to turbidity has no effect on the oxygen uptake of a juvenile sparid fish. *Conservation Physiology*, 4(1), cow033.
<https://doi.org/10.1093/conphys/cow033>

Cuthill, I. C., Sanghera, N. S., Penacchio, O., Lovell, P. G., Ruxton, G. D., & Harris, J. M. (2016). Optimizing countershading camouflage. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(46), 13093-13097. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611589113>

Daly, H. I., Pierce, G. J., Santos, M. B., Royer, J., Cho, S. K., Stowasser, G., ... & Henderson, S. M. (2001). Cephalopod consumption by trawl caught fish in Scottish and English Channel waters. *Fisheries Research*, 52(1-2), 51-64.

Darmaillacq, A.-S., Chichery, R., Shashar, N., & Dickel, L. (2006). Early familiarization overrides innate prey preference in newly hatched *Sepia officinalis* cuttlefish. *Animal Behaviour*, 71(3), 511-514. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.04.019>

Darmaillacq, A.-S., Dickel, L., Chichery, M.-P., Agin, V., & Chichery, R. (2004). Rapid taste aversion learning in adult cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, 68(6), 1291-1298. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.01.015>

Darmaillacq, A.-S., Lesimple, C., & Dickel, L. (2008). Embryonic visual learning in the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, 76(1), 131-134. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.02.006>

Darmaillacq, A.-S., Mezrai, N., O'Brien, C. E., & Dickel, L. (2017). Visual Ecology and the Development of Visually Guided Behavior in the Cuttlefish. *Frontiers in Physiology*, 8, 402. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00402>

Darmaillacq, A.-S., & Shashar, N. (2008). Lack of polarization optomotor response in the cuttlefish *Sepia elongata* (d'Orbigny, 1845). *Physiology & Behavior*, 94(4), 616-620. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2008.01.018>

Darwin's, C. (1859). *On the origin of species*. published on, 24.

Daugherty, Z. N. (2013). Effects of algae paste substitutes on the larval rearing performance and microbial communities in the culture of cobia (*Rachycentron canadum*) and yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*) (Doctoral dissertation, University of Miami).

Daw, N. W., & Pearlman, A. L. (1974). Pigment Migration and Adaptation in the Eye of the Squid, *Loligo pealei*. *Journal of General Physiology*, 63(1), 22-36. <https://doi.org/10.1085/jgp.63.1.22>

Dawkins, M. (2006). A user's guide to animal welfare science. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(2), 77-82. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.017>

De Azevedo, C. S., Young, R. J., & Rodrigues, M. (2012). Failure of captive-born greater rheas (*Rhea americana*, Rheidae, Aves) to discriminate between predator and nonpredator models. *Acta Ethologica*, 15(2), 179-185.

Denton, E. J., & Gilpin-Brown, J. B. (1959). Buoyancy of the cuttlefish. *Nature*, 184(4695), 1330-1331.

Denton, E., & Gilpin-Brown, J. (1960). Daily changes in the cuttlefish. In *Proc. physiol. Soc* (Vol. 151).

Denton, E. J., & Gilpin-Brown, J. B. (1961a). The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 41(2), 319-342.

Denton, E. J., & Gilpin-Brown, J. B. (1961b). The effect of light on the buoyancy of the cuttlefish. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 41(2), 343-350.

Derby, C. D. (2014). Cephalopod ink: production, chemistry, functions and applications. *Marine drugs*, 12(5), 2700-2730.

Derrington, A. (2000). Vision: Can colour contribute to motion? *Curr. Biol.* 10(7). R268-R270. 10.1016/S0960-9822(00)00403-6.

De Robertis, A., Ryer, C. H., Veloza, A., & Brodeur, R. D. (2003). Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(12), 1517-1526.

De Sio, F., & Fiorito, G. (2017). q 1.24 Behavioral Analysis of Learning and Memory in Cephalopods. *Learning and Memory: A Comprehensive Reference*, 441.

Detto, T., Hemmi, J. M., & Backwell, P. R. Y. (2008). Colouration and Colour Changes of the Fiddler Crab, *Uca capricornis*: A Descriptive Study. *PLoS ONE*, 3(2), e1629. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001629>

Deverill, J. I., Adams, C. E., & Bean, C. W. (1999). Prior residence, aggression and territory acquisition in hatchery-reared and wild brown trout. *Journal of fish Biology*, 55(4), 868-875.

Dhainaut, A., & Richard, A. (1976). Vitellogenesis in Decapod Cephalopods: evolution of oocytes and follicular cells during genital maturation. *Archives d'anatomie microscopique et de morphologie experimentale*, 65(3), 183-207.

Bibliographie

Di Cosmo, A., & Polese, G. (2017). Cephalopod olfaction. In Oxford research encyclopedia of neuroscience.

Di Poi, C., Bidel, F., Dickel, L., & Bellanger, C. (2014). Cryptic and biochemical responses of young cuttlefish *Sepia officinalis* exposed to environmentally relevant concentrations of fluoxetine. *Aquatic Toxicology*, 151, 36-45. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2013.12.026>

Dickel, L., Boal, J. G., & Budelmann, B. U. (2000). The effect of early experience on learning and memory in cuttlefish. *Developmental Psychobiology*, 36(2), 101-110. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2302\(200003\)36:2<101::AID-DEV2>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2302(200003)36:2<101::AID-DEV2>3.0.CO;2-L)

Dickel, L., Chichery, M. P., & Chichery, R. (1997). Postembryonic maturation of the vertical lobe complex and early development of predatory behavior in the cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Neurobiology of learning and memory*, 67(2), 150-160.

Dickens, M. J., Delehanty, D. J., & Michael Romero, L. (2010). Stress : An inevitable component of animal translocation. *Biological Conservation*, 143(6), 1329-1341. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.02.032>

Dill, L. M., Heithaus, M. R., & Walters, C. J. (2003). Behaviorally mediated indirect interactions in marine communities and their conservation implications. *Ecology*, 84(5), 1151-1157. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1151:BMIIM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1151:BMIIM]2.0.CO;2)

Dingemanse, N. J., Both, C., van Noordwijk, A. J., Rutten, A. L., & Drent, P. J. (2003). Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1516), 741-747. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300>

Domingues, P. M. R. D. S. (1999). Development of alternative diet for the mass culture of the European cuttlefish *Sepia officinalis*.

Domingues, P. M., Bettencourt, V., & Guerra, Á. (2006). Growth of *Sepia officinalis* in captivity and in nature.

Domingues, P., & Márquez, L. (2010). Effects of culture density and bottom area on growth and survival of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758). *Aquaculture International*, 18(3), 361-369. <https://doi.org/10.1007/s10499-009-9249-3>

Domingues, P., Poirier, R., Dickel, L., Almansa, E., Sykes, A., & Andrade, J. P. (2003). Effects of culture density and live prey on growth and survival of juvenile cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Aquaculture International*, 11(3), 225-242.

Domingues, P., Sykes, A., Sommerfield, A., Almansa, E., Lorenzo, A., & Andrade, J. P. (2004). Growth and survival of cuttlefish (*Sepia officinalis*) of different ages fed crustaceans and fish. Effects of frozen and live prey. *Aquaculture*, 229(1-4), 239-254. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00351-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00351-X)

Douglas, R. H., Harper, R. D., & Case, J. F. (1998). The pupil response of a teleost fish, *Porichthys notatus*: description and comparison to other species. *Vision research*, 38(18), 2697-2710.

Douglas, R. H., Williamson, R., & Wagner, H. J. (2005). The pupillary response of cephalopods. *Journal of Experimental Biology*, 208(2), 261-265.

Drinan, T. J., McGinnity, P., Coughlan, J. P., Cross, T. F., & Harrison, S. S. C. (2012). Morphological variability of Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta* in different river environments : Morphological variability of Atlantic salmon *S. salar* and brown trout *S. trutta*. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(3), 420-432. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2012.00561.x>

Duarte, R. C., Flores, A. A., & Stevens, M. (2017). Camouflage through colour change: mechanisms, adaptive value and ecological significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1724), 20160342.

Dutertre, M., Barillé, L., Beninger, P. G., Rosa, P., & Gruet, Y. (2009). Variations in the pallial organ sizes of the invasive oyster, *Crassostrea gigas*, along an extreme turbidity gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(3), 431-436. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.09.007>

Duthie, G. G. (1987). Observations of poor swimming performance among hatchery-reared rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Environmental Biology of Fishes*, 18(4), 309-311. <https://doi.org/10.1007/BF00004884>

Duthie, G. G., & Hughes, G. M. (1987). The effects of reduced gill area and hyperoxia on the oxygen consumption and swimming speed of rainbow trout. *Journal of Experimental Biology*, 127(1), 349-354.

Duval, P., Chichery, M. P., & Chichery, R. (1984). Prey capture by the cuttlefish (*Sepia officinalis* L): an experimental study of two strategies. *Behavioural processes*, 9(1), 13-21.

Ehlman, S. M., Sandkam, B. A., Breden, F., & Sih, A. (2015). Developmental plasticity in vision and behavior may help guppies overcome increased turbidity. *Journal of Comparative Physiology A*, 201(12), 1125-1135. <https://doi.org/10.1007/s00359-015-1041-4>

Eiane, K., Aksnes, D. L., BagØien, E., & Kaartvedt, S. (1999). Fish or jellies-a question of visibility? *Limnology and Oceanography*, 44(5), 1352-1357. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.5.1352>

Eibl-Eibesfeldt, I. (1979). Human ethology: Concepts and implications for the sciences of man. *Behavioral and Brain Sciences*, 2(1), 1-26.

El Alami, A., Van Lavieren, E., Rachida, A., & Chait, A. (2012). Differences in activity budgets and diet between semiprovisioned and wild-feeding groups of the endangered Barbary Macaque (*Macaca sylvanus*) in the Central High Atlas Mountains, Morocco. *American journal of primatology*, 74(3), 210-216.

Ellis, T., Hoowell, B. R., & Hughes, R. N. (1997). The cryptic responses of hatchery-reared sole to a natural sand substratum. *Journal of Fish Biology*, 51(2), 389-401.

Engström-Öst, J. (2002). Effects of cyanobacteria on plankton and planktivores.

Engström-Öst, J., & Mattila, J. (2008). Foraging, growth and habitat choice in turbid water : An experimental study with fish larvae in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 359, 275-281. <https://doi.org/10.3354/meps07345>

Engström-Öst, J., Öst, M., & Yli-Renko, M. (2009). Balancing algal toxicity and turbidity with predation risk in the three-spined stickleback. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 377(1), 54-59. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.06.020>

Ernst, C. H., & Lovich, J. E. (2009). *Turtles of the united states and Canada*. JHU Press.

Falconer, D. S., & Mackay, F. C. (1996). Introduction to Quantitative Genetics. In *Introduction to Quantitative Genetics* (pp. 464-464).

FAWC (Farm Animal Welfare Council) (1979) Five freedoms.

FAWC (Farm Animal Welfare Council) (2004) FAWC report on the welfare implications of animal breeding and breeding technologies in commercial agriculture.

Feltz, J., & Tamplin, J. (2007). Effect of Substrate on Selected Temperature in Juvenile Spiny Softshell Turtles (*Apalone spinifera*). *Chelonian Conservation and Biology*, 6(2), 177. [https://doi.org/10.2744/1071-8443\(2007\)6\[177:EOSOST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2744/1071-8443(2007)6[177:EOSOST]2.0.CO;2)

Figueiredo, B. R., Calvo, C., López-Rodríguez, A., Mormul, R. P., Teixeira-de Mello, F., Benedito, E., & Meerhoff, M. (2019). Short-term interactive effects of experimental heat waves and turbidity pulses on the foraging success of a subtropical invertivorous fish. *Water*, 11(10), 2109.

Finn, J., Tregenza, T., & Norman, M. (2009). Preparing the Perfect Cuttlefish Meal : Complex Prey Handling by Dolphins. *PLoS ONE*, 4(1), e4217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004217>

Fiorito, G., Affuso, A., Anderson, D. B., Basil, J., Bonnaud, L., Botta, G., Cole, A., D'Angelo, L., De Girolamo, P., Dennison, N., Dickel, L., Di Cosmo, A., Di Cristo, C., Gestal, C., Fonseca, R., Grasso, F., Kristiansen, T., Kuba, M., Maffucci, F., ... Andrews, P. (2014). Cephalopods in neuroscience : Regulations, research and the 3Rs. *Invertebrate Neuroscience*, 14(1), 13-36. <https://doi.org/10.1007/s10158-013-0165-x>

Fiorito, G., Affuso, A., Basil, J., Cole, A., de Girolamo, P., D'Angelo, L., Dickel, L., Gestal, C., Grasso, F., Kuba, M., Mark, F., Melillo, D., Osorio, D., Perkins, K., Ponte, G., Shashar, N., Smith, D., Smith, J., & Andrews, P. L. (2015). Guidelines for the Care and Welfare of Cephalopods in Research –A consensus based on an initiative by CephRes, FELASA and the Boyd Group. *Laboratory Animals*, 49(2_suppl), 1-90. <https://doi.org/10.1177/0023677215580006>

Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2000). An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation*, 96(1), 1-11. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00048-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00048-3)

Forsythe, J. W. & Van Heukelem, W. F. (1987). Growth, in *Cephalopod Life Cycles*, Vol. 2: Comparative Reviews (ed. P. R. Boyle), pp. 135–156. London: Academic Press.

Forsythe, F., Hanlon, R. T., & Lee, P. G. (1990). A formulary for treating cephalopod mollusk diseases. *Pathology in marine science*, 51-63.

Forsythe, J. W., DeRusha, R. H. & Hanlon, R. T. (1994). Growth, reproduction and life-span of *Sepia officinalis* (Cephalopoda, Mollusca) cultured through seven consecutive generations. *Journal of Zoology*, 233, 175–192.

Francke, M., Kreysing, M., Mack, A., Engelmann, J., Karl, A., Makarov, F., ... & Reichenbach, A. (2014). Grouped retinæ and tapetal cups in some Teleostian fish: Occurrence, structure, and function. *Progress in retinal and eye research*, 38, 43-69.

Frankham, R., Hemmer, H., Ryder, O. A., Cothran, E. G., Soulé, M. E., Murray, N. D., & Snyder, M. (1986). Selection in captive populations. *Zoo biology*, 5(2), 127-138.

Fraser, D., & Rushen, J. (1987). Aggressive behavior. *Veterinary clinics of North America: food animal practice*, 3(2), 285-305.

Fritts, S. H., Bangs, E. E., Fontaine, J. A., Johnson, M. R., Phillips, M. K., Koch, E. D., & Gunson, J. R. (1997). Planning and Implementing a Reintroduction of Wolves to Yellowstone National Park and Central Idaho. *Restoration Ecology*, 5(1), 7-27. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.09702.x>

Fuiman, L. A., & Magurran, A. E. (1994). Development of predator defences in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 4(2), 145-183. <https://doi.org/10.1007/BF00044127>

Gall, M. D., & Fernández-Juricic, E. (2010). Visual fields, eye movements, and scanning behavior of a sit-and-wait predator, the black phoebe (*Sayornis nigricans*). *Journal of Comparative Physiology A*, 196(1), 15-22. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0488-6>

Gegenfurtner, K. R., & Hawken, M. J. (1996). Interaction of motion and color in the visual pathways. *Trends in Neurosciences*, 19(9), 394-401. [https://doi.org/10.1016/S0166-2236\(96\)10036-9](https://doi.org/10.1016/S0166-2236(96)10036-9)

Ghiretti-Magaldi, A., & Tamino, G. (1977). Evolutionary studies on hemocyanin. In *Structure and Function of Haemocyanin* (pp. 271-278). Springer, Berlin, Heidelberg.

Gilly, W. F. & Lucero, M. T. (1992). Behavioural responses to chemical stimulation of the olfactory organ in the squid, *Loligo opalescens*. *Journal of Experimental Biology*, 162, 209–229.

Gleadall, I. G., Ohtsu, K., Gleadall, E. & Tsukahara, Y. (1993). Screening-pigment migration in the octopus retina includes control by dopaminergic efferents. *Journal of Experimental Biology*, 185, 1–16.

Gleadall, I. G. & Shashar, N. (2004). The octopus's garden: the visual world of cephalopods, in *Complex Worlds from Simpler Nervous Systems* (ed. F. R. Prete), pp. 269–308. Cambridge, MA: MIT Press

Godin, J. G., & Dugatkin, L. A. (1996). Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(19), 10262-10267. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.19.10262>

Goerger, A., Darmaillacq, A.S., Shashar, N., Dickel, L. (2021) Early Exposure to Water Turbidity Affects Visual Capacities in Cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Frontiers in Physiology*, 12 (622126), <10.3389/fphys.2021.622126>. <hal-03136925>.

Goff, R. L., & Daguzan, J. (1991). Growth and life cycles of the cuttlefish *Sepia officinalis* L.(Mollusca: Cephalopoda) in South Brittany (France). *Bulletin of Marine Science*, 49(1-2), 341-348.

Golbuu, Y., & Richmond, R. H. (2007). Substratum preferences in planula larvae of two species of scleractinian corals, *Goniastrea retiformis* and *Stylaraea punctata*. *Marine Biology*, 152(3), 639-644. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0717-x>

Gosling, L. M., & Sutherland, W. J. (2000). *Behaviour and conservation* (No. Sirsi) i9780521665391

Graveland, J., Van Der Wal, R., Van Balen, J. H., & Van Noordwijk, A. J. (1994). Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature*, 368(6470), 446-448.

Gray, S. M., McDonnell, L. H., Cinquemani, F. G., & Chapman, L. J. (2012). As clear as mud: turbidity induces behavioral changes in the African cichlid *Pseudocrenilabrus multicolor*. *Current Zoology*, 58(1), 146-157.

Graziadei, P. P. C. & Gagne, H. T. (1976a). An unusual receptor in octopus. *Tissue and Cell*, 8, 229–240.

- Graziadei, P. (1964b). Receptors in the sucker of the cuttlefish. *Nature*, 203, 384–386.
- Greco, G., Lanero, T. S., Torrassa, S., Young, R., Vassalli, M., Cavaliere, A., ... & Davenport, J. (2013). Microtopography of the eye surface of the crab *Carcinus maenas*: an atomic force microscope study suggesting a possible antifouling potential. *Journal of the Royal Society Interface*, 10(84), 20130122.
- Gregory, R. S., & Levings, C. D. (1998). Turbidity reduces predation on migrating juvenile Pacific salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 127(2), 275-285.
- Gregory, R. S., & Northcote, T. G. (1993). Surface, planktonic, and benthic foraging by juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in turbid laboratory conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(2), 233-240.
- Griffith, B., Scott, J. M., Carpenter, J. W., & Reed, C. (1989). Translocation as a Species Conservation Tool: Status and Strategy. *Science*, 245(4917), 477-480.
<https://doi.org/10.1126/science.245.4917.477>
- Groeger, G., Cotton, P. A. & Williamson, R. (2005). Ontogenetic changes in the visual acuity of *Sepia officinalis* measured using the optomotor response. *Canadian Journal of Zoology*, 83, 274–279.
- Guerra, Á., & González, J. L. (2011). First record of predation by a tompot blenny on the common cuttlefish *Sepia officinalis* eggs.
- Guerra, A., Rocha, F., Gonzalez, A. F. & Gonzalez, J. L. (2006). First observation of sand-covering by the lesser octopus *Eledone cirrhosa*. *Iberus*, 24, 27–31.
- Guibé, M. & Dickel, L. (2011). Embryonic visual experience influences post-hatching shelter preference in cuttlefish. *Vie et Milieu – Life and Environment*, 61, 243–246.
- Guibé, M., Boal, J. G. & Dickel, L. (2010). Early exposure to odors changes later visual prey preferences in cuttlefish. *Developmental Psychobiology*, 52, 833–837.
- Guibé, M., Poirel, N., Houde, O. & Dickel, L. (2012). Food imprinting and visual generalization in embryos and newly hatched cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, 84, 213–217.
- Gusén, A. (2010). Environmental variation and phenotypic plasticity: The effect of water visibility on body pigmentation in perch (*Perca fluviatilis* L.).

Handelsman, C., Claireaux, G., & Nelson, J. A. (2010). Swimming ability and ecological performance of cultured and wild European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in coastal tidal ponds. *Physiological and Biochemical Zoology*, 83(3), 435-445.

Hanlon, R. T., Ament, S. A. & Gabr, H. (1999). Behavioral aspects of sperm competition in cuttlefish, *Sepia officinalis* (Sepioidea: Cephalopoda). *Marine Biology*, 134, 719–728.

Hanlon, R. T., Chiao, C. C., Mäthger, L. M. et al. (2011). Rapid adaptive camouflage in cephalopods, in *Animal Camouflage: Mechanisms and Functions* (ed. M. Stevens & S. Merilaita), pp. 145–163. Cambridge: Cambridge University Press.

Hanlon, R. T., Chiao, C.-C., Mäthger, L. M., Barbosa, A., Buresch, K. C., & Chubb, C. (2009). Cephalopod dynamic camouflage : Bridging the continuum between background matching and disruptive coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1516), 429-437. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0270>

Hanlon, R. T. & Messenger, J. B. (1988). Adaptive coloration in young cuttlefish (*Sepia officinalis* L.): the morphology and development of body patterns and their relation to behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 320, 437–487.

Hanlon, R. T., Naud, M. J., Shaw, P. W. & Havenhand, J. N. (2005). Behavioural ecology: transient sexual mimicry leads to fertilization. *Nature*, 430, 212.

Hanlon, R. T., & Messenger, J. B. (2018). *Cephalopod behaviour*. Cambridge University Press.

Hartman, E. J., & Abrahams, M. V. (2000). Sensory compensation and the detection of predators: the interaction between chemical and visual information. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1443), 571-575.

Hazlett, B., & Rittschof, D. (1975). Daily movements and home range in *Mithrax spinosissimus* (Majidae, Decapoda). *Marine & Freshwater Behaviour & Phy*, 3(2), 101-118.

Helenius, L. K., Borg, J. P., Nurminen, L., Leskinen, E., & Lehtonen, H. (2013). The effects of turbidity on prey consumption and selection of zooplanktivorous *Gasterosteus aculeatus* L. *Aquatic Ecology*, 47(3), 349-356.

Herald, E. S., Brownell, R. L., Frye, F. L., Morris, E. J., Evans, W. E., & Scott, A. B. (1969). Blind river dolphin: first side-swimming cetacean. *Science*, 166(3911), 1408-1410.

Horppila, J., Liljendahl-Nurminen, A., & Malinen, T. (2004). Effects of clay turbidity and light on the predator prey interaction between smelts and chaoborids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(10), 1862-1870.

Howland, H. C., Murphy, C. J., & Mccosker, J. E. (1992). Detection of eyeshine by flashlight fishes of the family Anomalopidae. *Vision research*, 32(4), 765-769.

Huffard, C. L. (2013). Cephalopod neurobiology: an introduction for biologists working in other model systems. *Invertebrate Neuroscience*, 13(1), 11-18.

Hurley, A. C. (1976). Feeding behavior, food consumption, growth, and respiration of the squid *Loligo opalescens* raised in the laboratory. *Fishery Bulletin*, 74, 176–182.

Imarazene, B., Andouche, A., Bassaglia, Y., Lopez, P.-J., & Bonnaud-Ponticelli, L. (2017). Eye Development in *Sepia officinalis* Embryo : What the Uncommon Gene Expression Profiles Tell Us about Eye Evolution. *Frontiers in Physiology*, 8, 613. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00613>

Jecklin, L. (1934). Beitrag zur Kenntnis der Laichgallerten und der Biologie der Embryonen decapoder Cephalopoden. *Revue suisse de zoologie*, 41(37), 593-673.

Jefferies, D. J., Wayre, P., Jessop, R. M., & Mitchell-Jones, A. J. (1986). Reinforcing the native otter *Lutra lutra* population in East Anglia: an analysis of the behaviour and range development of the first release group. *Mammal Review*, 16(2), 65-79.

Jereb, P., & Roper, C. F. (2005). Cephalopods of the world-an annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Vol. 1 Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae) (No. 1). Fao.

Johannesen, A., Dunn, A. M., & Morrell, L. J. (2012). Olfactory cue use by three-spined sticklebacks foraging in turbid water: prey detection or prey location?. *Animal behaviour*, 84(1), 151-158.

Jones, I. T., Peyla, J. F., Clark, H., Song, Z., Stanley, J. A., & Mooney, T. A. (2021). Changes in feeding behavior of longfin squid (*Doryteuthis pealeii*) during laboratory exposure to pile driving noise. *Marine Environmental Research*, 165, 105250.

Johnsen, S., Marshall, N. J. & Widder, E. A. (2011). Polarization sensitivity as a contrast enhancer in pelagic predators: lessons from in situ polarization imaging of transparent zooplankton. *Philosophical Transactions of the Royal Society B – Biological Sciences*, 366, 655–670.

Jolly, C. J., Webb, J. K., Gillespie, G. R., & Phillips, B. L. (2020). Training fails to elicit behavioral change in a marsupial suffering evolutionary loss of antipredator behaviors. *Journal of Mammalogy*, 101(4), 1108-1116.

Jones, S. K. C., Munn, A. J., & Byrne, P. G. (2017). Effects of captivity on house mice behaviour in a novel environment: Implications for conservation practices. *Applied Animal Behaviour Science*, 189, 98-106.

Jönsson, M., Ranåker, L., Nilsson, P. A., & Brönmark, C. (2013). Foraging efficiency and prey selectivity in a visual predator: differential effects of turbid and humic water. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70(12), 1685-1690.

Jonsson, S., Brønnø, E., & Lundqvist, H. (1999). Stocking of brown trout, *Salmo trutta* L.: effects of acclimatization. *Fisheries Management and ecology*, 6(6), 459-473.

Josef, N., Berenshtein, I., Rousseau, M., Scata, G., Fiorito, G., & Shashar, N. (2017). Size matters: observed and modeled camouflage response of European Cuttlefish (*Sepia officinalis*) to different substrate patch sizes during movement. *Frontiers in physiology*, 7, 671.

Jozet-Alves, C., Viblanc, V. A., Romagny, S. et al. (2012). Visual lateralization is task and age dependent in cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, 83, 1313–1318.

Jozet-Alves, C., Moderan, J. & Dickel, L. (2008). Sex differences in spatial cognition in an invertebrate: the cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences*, 275, 2049–2054.

Jozet-Alves, C., & Hébert, M. (2012). Embryonic exposure to predator odour modulates visual.

Jule, K. R., Leaver, L. A., & Lea, S. E. (2008). The effects of captive experience on reintroduction survival in carnivores: a review and analysis. *Biological conservation*, 141(2), 355-363.

Jutfelt, F., Sundin, J., Raby, G. D., Krång, A. S., & Clark, T. D. (2017). Two-current choice flumes for testing avoidance and preference in aquatic animals. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(3), 379-390.

Kardong, K. V., Kiene, T. L., & Johnson, E. K. (1997). Proximate factors affecting the predatory behavior of the red spitting cobra, *Naja mossambica pallida*. *Journal of Herpetology*, 66-71.

Keeseey, I. W., Grabe, V., Gruber, L., Koerte, S., Obiero, G. F., Bolton, G., ... & Hansson, B. S. (2019). Inverse resource allocation between vision and olfaction across the genus *Drosophila*. *Nature communications*, 10(1), 1-16.

Kelley, J. L., Taylor, I., Hart, N. S., & Partridge, J. C. (2017). Aquatic prey use countershading camouflage to match the visual background. *Behavioral Ecology*, 28(5), 1314-1322.

Kenyon, R. A., Loneragan, N. R., & Hughes, J. M. (1995). Habitat type and light affect sheltering behaviour of juvenile tiger prawns (*Penaeus esculentus* Haswell) and success rates of their fish predators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 192(1), 87-105.

Kimbell, H. S., & Morrell, L. J. (2015). Turbidity influences individual and group level responses to predation in guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 103, 179-185.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.02.027>

Kirk, J. T. (1985). Effects of suspensoids (turbidity) on penetration of solar radiation in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia*, 125(1), 195-208.

Kirkden, R. D., & Pajor, E. A. (2006). Using preference, motivation and aversion tests to ask scientific questions about animals' feelings. *Applied Animal Behaviour Science*, 100(1-2), 29-47.

Kleiman, D. G. (1989). Reintroduction of captive mammals for conservation. *BioScience*, 39(3), 152-161.

Kobak, J., Jermacz, Ł., & Dzierżyńska-Białończyk, A. (2015). Substratum preferences of the invasive killer shrimp *Dikerogammarus villosus*. *Journal of Zoology*, 297(1), 66-76.
<https://doi.org/10.1111/jzo.12252>

Kohl, K. D., Skopec, M. M., & Dearing, M. D. (2014). Captivity results in disparate loss of gut microbial diversity in closely related hosts. *Conservation physiology*, 2(1), cou009.

Kolaneck, A., Bury, S., Turniak, E., & Szymanowski, M. (2019). Age-dependent utilization of shelters and habitat in two reptile species with contrasting intraspecific interactions. *Animals*, 9(11), 995.

Kolluru, G. R., Green, Z. S., Vredevoe, L. K., Kuzma, M. R., Ramadan, S. N., & Zosky, M. R. (2011). Parasite infection and sand coarseness increase sand crab (*Emerita analoga*) burrowing time. *Behavioural Processes*, 88(3), 184-191.

Kolts, J. R., & McRae, S. B. (2017). Seasonal home range dynamics and sex differences in habitat use in a threatened, coastal marsh bird. *Ecology and evolution*, 7(4), 1101-1111.

Komak, S., Boal, J. G., Dickel, L., & Budelmann, B. U. (2005). Behavioural responses of juvenile cuttlefish (*Sepia officinalis*) to local water movements. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 38(2), 117-125.

Korhonen, H. T., Jauhiainen, L., & Rekilä, T. (2002). Effect of temperament and behavioural reactions to the presence of a human during the pre-mating period on reproductive performance in farmed mink (*Mustela vison*). *Canadian Journal of Animal Science*, 82(3), 275-282.

Korhonen, H., & Niemelä, P. (1995). Comparison of production results between blue foxes housed with and without platforms. *Agricultural and Food Science*, 4(4), 351-361.

Kueneman, J. G., Woodhams, D. C., Harris, R., Archer, H. M., Knight, R., & McKenzie, V. J. (2016). Probiotic treatment restores protection against lethal fungal infection lost during amphibian captivity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1839), 20161553.

Kunisaki N. (2000). Nutritional Properties of Squid and Cuttlefish. In Okuzumi M & Fujii T ed Nutritional and Functional Properties of Squid and Cuttlefish. National Cooperative Association of Squid Processors. Japan, 218p.

Künzl, C., Kaiser, S., Meier, E., & Sachser, N. (2003). Is a wild mammal kept and reared in captivity still a wild animal?. *Hormones and behavior*, 43(1), 187-196.

Lacoue-Labarthe, T., Le Pabic, C., & Bustamante, P. (2016). Ecotoxicology of early-life stages in the common cuttlefish *Sepia officinalis*: review and perspectives. *Vie et Milieu/Life & Environment*, 66(1), 65-79.

Lecchini, D. (2011). Visual and chemical cues in habitat selection of sepioid larvae. *Comptes Rendus Biologies*, 334(12), 911-915. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2011.08.003>

Lee, P. G., Forsythe, J. W., DiMarco, P. F., DeRusha, R. H., & Hanlon, R. T. (1991). Initial palatability and growth trials on pelleted diets for cephalopods. *Bulletin of Marine Science*, 49(1-2), 362-372.

Lee, Y.-H., Yan, H. Y., & Chiao, C.-C. (2012). Effects of early visual experience on the background preference in juvenile cuttlefish *Sepia pharaonis*. *Biology Letters*, 8(5), 740-743. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0398>

Lehtiniemi, M., Engström-Öst, J., & Viitasalo, M. (2005). Turbidity decreases anti-predator behaviour in pike larvae, *Esox lucius*. *Environmental Biology of Fishes*, 73(1), 1-8.

Lemaire, J. (1970). Table de développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L.(MollusqueCéphalopode). *Bull Soc Zool Fr*, 95, 773–782

Lemaire, J., Richard, A., & Decleir, W. (1977). Le foie embryonnaire de *Sepia officinalis* L.(Mollusque Céphalopode). I–Organogenèse. *Haliotis*, 6, 287-296.

Lerner, A. (2014). Underwater Polarization by Scattering Hydrosols. In G. Horváth (Éd.), *Polarized Light and Polarization Vision in Animal Sciences* (p. 319-332). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-54718-8_15

Lerner, A., Shashar, N., & Haspel, C. (2012). Sensitivity study on the effects of hydrosol size and composition on linear polarization in absorbing and nonabsorbing clear and semi-turbid waters. *Journal of the Optical Society of America A*, 29(11), 2394. <https://doi.org/10.1364/JOSAA.29.002394>

Letty, J., Marchandea, S., Clobert, J., & Aubineau, J. (2000, August). Improving translocation success: an experimental study of anti-stress treatment and release method for wild rabbits. In *Animal Conservation Forum* (Vol. 3, No. 3, pp. 211-219). Cambridge University Press.

Lima, S. L. & Dill, L. M. (1990). Behavioural decisions made under the risk of predation – a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology – Revue Canadienne de Zoologie*, 68, 619–640.

Lin, H. P., Charmantier, G., Thuet, P., & Trilles, J. P. (1992). Effects of turbidity on survival, osmoregulation and gill Na⁺-K⁺ ATPase in juvenile shrimp *Penaeus japonicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 31-37.

Ljunggren, L., & Sandström, A. (2007). Influence of visual conditions on foraging and growth of juvenile fishes with dissimilar sensory physiology. *Journal of Fish Biology*, 70(5), 1319-1334.

Loi, P. K., & Tublitz, N. J. (2000). Roles of glutamate and FMRFamide-related peptides at the chromatophore neuromuscular junction in the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Journal of Comparative Neurology*, 420(4), 499-511.

Loudon, A. H., Woodhams, D. C., Parfrey, L. W., Archer, H., Knight, R., McKenzie, V., & Harris, R. N. (2014). Microbial community dynamics and effect of environmental microbial reservoirs on red-backed salamanders (*Plethodon cinereus*). *The ISME journal*, 8(4), 830-840.

Lucero, M. T., Farrington, H. & Gilly, W. F. (1994). Quantification of L-DOPA and dopamine in squid ink –implications for chemoreception. *Biological Bulletin*, 187, 55–63.

Luczkovich, J. J. (1988). The role of prey detection in the selection of prey by pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 123(1), 15-30.

Lunt, J., & Smee, D. L. (2014). Turbidity influences trophic interactions in estuaries. *Limnology and Oceanography*, 59(6), 2002-2012.

Lunt, J., & Smee, D. L. (2015). Turbidity interferes with foraging success of visual but not chemosensory predators. *PeerJ*, 3, e1212.

Lynch, J. F., Morton, E. S., & Van der Voort, M. E. (1985). Habitat segregation between the sexes of wintering Hooded Warblers (*Wilsonia citrina*). *The Auk*, 102(4), 714-721.

Lynch, M., Latta, L., Hicks, J., & Giorgianni, M. (1998). Mutation, selection, and the maintenance of life-history variation in a natural population. *Evolution*, 52(3), 727-733.

Macia, A., Abrantes, K. G. S., & Paula, J. (2003). Thorn fish *Terapon jarbua* (Forskål) predation on juvenile white shrimp *Penaeus indicus* H. Milne Edwards and brown shrimp *Metapenaeus*

monoceros (Fabricius): the effect of turbidity, prey density, substrate type and pneumatophore density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 291(1), 29-56.

Mäemets, H., Palmik, K., Haldna, M., Sudnitsyna, D., & Melnik, M. (2010). Eutrophication and macrophyte species richness in the large shallow North-European Lake Peipsi. *Aquatic Botany*, 92(4), 273-280.

McKenzie, D. J., Cataldi, E., Romano, P., Owen, S. F., Taylor, E. W., & Bronzi, P. (2001). Effects of acclimation to brackish water on the growth, respiratory metabolism, and swimming performance of young-of-the-year Adriatic sturgeon (*Acipenser naccarii*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(6), 1104-1112.

Macleod, M., & Mohan, S. (2019). Reproducibility and rigor in animal-based research. *ILAR journal*, 60(1), 17-23.

Madaras, F., Gerber, J. P., Peddie, F., & Kokkinn, M. J. (2010). The effect of sampling methods on the apparent constituents of ink from the squid *Sepioteuthis australis*. *Journal of chemical ecology*, 36(11), 1171-1179.

Maldonado, M., & Uriz, M. J. (1992). Relationships between sponges and crabs: patterns of epibiosis on *Inachus aguiarii* (Decapoda: Majidae). *Marine Biology*, 113(2), 281-286.

Malmkvist, J., Houbak, B., & Hansen, S. W. (1997). Mating time and litter size in farm mink selected for confident or timid behaviour. *Animal Science*, 65(3), 521-525.

Mangold, K. (1989). *Traité de Zoologie – Céphalopodes* (Tome V, Fascicule 4). Paris: Masson.

Manjarrez, J., Rivas-González, E., Venegas-Barrera, C. S., & Moyaho, A. (2015). Visual detection of speckles in the fish *Xenotoca variata* by the predatory snake *Thamnophis melanogaster* in water of different turbidity. *Plos one*, 10(6), e0129429.

Marliave, J. B., Gergits, W. F., & Aota, S. (1993). F10 pandalid shrimp: sex determination; DNA and dopamine as indicators of domestication; and outcrossing for wild pigment pattern. *Zoo biology*, 12(5), 435-451.

Marshall, N. J. & Messenger, J. B. (1996). Colour-blind camouflage. *Nature*, 382, 408–409.

Marthy, H.-J. (1970). *Ann. Embryol. Morph.*, 3, 3–19

Maselli, V., Al-Soudy, A. S., Buglione, M., Aria, M., Polese, G., & Di Cosmo, A. (2020). Sensorial hierarchy in *Octopus vulgaris*'s food choice: Chemical vs. visual. *Animals*, 10(3), 457.

Matějů, J., Říčanová, Š., Poláková, S., Ambros, M., Kala, B., Matějů, K., & Kratochvíl, L. (2012). Method of releasing and number of animals are determinants for the success of European ground squirrel (*Spermophilus citellus*) reintroductions. *European Journal of Wildlife Research*, 58(2), 473-482.

Mather, J. A. (1986). Sand digging in *Sepia officinalis*: Assessment of a Cephalopod mollusc's "fixed" behavior pattern. *Journal of Comparative Psychology*, 100(3), 315.

Mather, J. A. (1986a). A female-dominated feeding hierarchy in juvenile *Sepia officinalis* in the laboratory. *Marine Behaviour and Physiology*, 12, 233–244.

Mather, J. A., & Dickel, L. (2017). Cephalopod complex cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 16, 131-137.

Mather, J. A., Anderson, R. C. & Wood, J. B. (2010). *Octopus: The Ocean's Intelligent Invertebrate*. Portland,

Mather, J., Scheel, D., Iglesias, J., Fuentes, L., & Villanueva, R. (2014). *Cephalopod Culture*.

Mäthger, L. M., Barbosa, A., Miner, S., & Hanlon, R. T. (2006). Color blindness and contrast perception in cuttlefish (*Sepia officinalis*) determined by a visual sensorimotor assay. *Vision Research*, 46(11), 1746-1753. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2005.09.035>

Mäthger, L. M., Hanlon, R. T., Håkansson, J., & Nilsson, D.-E. (2013). The W-shaped pupil in cuttlefish (*Sepia officinalis*) : Functions for improving horizontal vision. *Vision Research*, 83, 19-24. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2013.02.016>

Mäthger, L. M., Shashar, N. & Hanlon, R. T. (2009). Do cephalopods communicate using polarized light reflections from their skin? *J Exp Biol*, 212, 2133–2140.

Mauchline, J. (1980). The biology of mysids. *Advances in marine biology*, 18, 3-369.

McCann, G. D., & MacGinitie, G. F. (1965). Optomotor response studies of insect vision. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 163(992), 369-401.

McGaw, I. J. (2004). Ventilatory and cardiovascular modulation associated with burying behaviour in two sympatric crab species, *Cancer magister* and *Cancer productus*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 303(1), 47-63.

McGaw, I. J. (2005). Burying behaviour of two sympatric crab species : *Cancer magister* and *Cancer productus*. *Scientia Marina*, 69(3), 375-381.
<https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69n3375>

McKee, A., MacDonald, I., Farina, S. C., & Summers, A. P. (2016). Undulation frequency affects burial performance in living and model flatfishes. *Zoology*, 119(2), 75-80.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2015.12.004>

McPhee, M. E. (2004). Generations in captivity increases behavioral variance: considerations for captive breeding and reintroduction programs. *Biological conservation*, 115(1), 71-77.

Meager, J. J., Solbakken, T., Utne-Palm, A. C., & Oen, T. (2005). Effects of turbidity on the reactive distance, search time, and foraging success of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(9), 1978-1984.

Meager, J. J., & Batty, R. S. (2007). Effects of turbidity on the spontaneous and prey-searching activity of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1487), 2123-2130.

Mees, J., & Meland, K. (2012). World List of Lophogastrida, Stygiomysida and Mysida. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php>.

Mellen, J., & Sevenich MacPhee, M. (2001). Philosophy of environmental enrichment: past, present, and future. *Zoo Biology*, 20(3), 211-226.

Merilaita, S., Scott-Samuel, N. E., & Cuthill, I. C. (2017). How camouflage works. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1724), 20160341.

Messenger, J. B. (1967). The peduncle lobe: a visuo-motor centre in Octopus. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 167(1008), 225-251.

Messenger, J. B. (1968). The visual attack of the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, 16(2-3), 342-357. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(68\)90020-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(68)90020-1)

Messenger, J. B. (1970). Optomotor responses and nystagmus in intact, blinded and statocystless cuttlefish (*Sepia officinalis* L.). *Journal of Experimental Biology*, 53, 789–796.

Messenger, J. B. (1977). Evidence that Octopus is colour blind. *Journal of Experimental Biology*, 70(1), 49-55.

Messenger, J. B. (1981). Comparative physiology of vision in Molluscs, in *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. VII/6C, *Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates* (ed. H. Autrum), pp. 93–200. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

Messenger, J. B. (1991). Photoreception and vision in molluscs, in *Evolution of the Eye and Visual System* (ed. J. R. Cronly-Dillon & R. L. Gregory), pp. 364–367. London: Macmillan Press.

Messenger, J. B. (2001). Cephalopod chromatophores: neurobiology and natural history. *Biological Reviews*, 76, 473–528.

Metcalfe, N. B., Valdimarsson, S. K., & Morgan, I. J. (2003). The relative roles of domestication, rearing environment, prior residence and body size in deciding territorial contests between hatchery and wild juvenile salmon. *Journal of Applied Ecology*, 40(3), 535-544.

Mezrai, N., Chiao, C. C., Dickel, L., & Darmaillacq, A. S. (2019). A difference in timing for the onset of visual and chemosensory systems during embryonic development in two closely related cuttlefish species. *Developmental psychobiology*, 61(7), 1014-1021.

Mezrai, N., Chiao, C., Dickel, L., & Darmaillacq, A. (2019). A difference in timing for the onset of visual and chemosensory systems during embryonic development in two closely related cuttlefish species. *Developmental Psychobiology*, 61(7), 1014-1021.
<https://doi.org/10.1002/dev.21868>

Mezrai, N., Arduini, L., Dickel, L., Chiao, C. C., & Darmaillacq, A. S. (2020). Awareness of danger inside the egg: Evidence of innate and learned predator recognition in cuttlefish embryos. *Learning & behavior*, 48(4), 401-410.

Milanesi, P., Giraudo, L., Morand, A., Viterbi, R., & Bogliani, G. (2016). Does habitat use and ecological niche shift over the lifespan of wild species? Patterns of the bearded vulture population in the Western Alps. *Ecological Research*, 31(2), 229-238.
<https://doi.org/10.1007/s11284-015-1329-4>

Miller-Sims, V. C., Atema, J., Gerlach, G., & Kingsford, M. J. (2011). How stable are the reef odor preferences of settling reef fish larvae? *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 44(3), 133-141. <https://doi.org/10.1080/10236244.2011.587239>

De Milliano, J., Di Stefano, J., Courtney, P., Temple-Smith, P., & Coulson, G. (2016). Soft-release versus hard-release for reintroduction of an endangered species: an experimental comparison using eastern barred bandicoots (*Perameles gunnii*). *Wildlife Research*, 43(1), 1-12.

Minello, T. J., Zimmerman, R. J., & Klima, E. F. (1987). Creation of fishery habitat in estuaries.

Miner, J. G., & Stein, R. A. (1993). Interactive influence of turbidity and light on larval bluegill (*Lepomis macrochirus*) foraging. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(4), 781-788.

Miner, J. G., & Stein, R. A. (1996). Detection of predators and habitat choice by small bluegills: effects of turbidity and alternative prey. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125(1), 97-103.

Mobley, A. S., Michel, W. C. & Lucero, M. T. (2008). Odorant responsiveness of squid olfactory receptor neurons. *Anatomical Record – Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 291, 763–774.

Moltschaniwskyj, N. A., Hall, K., Lipinski, M. R., Marian, J. E. A. R., Nishiguchi, M., Sakai, M., Shulman, D. J., Sinclair, B., Sinn, D. L., Staudinger, M., Van Gelderen, R., Villanueva, R., & Warnke, K. (2007). Ethical and welfare considerations when using cephalopods as experimental animals. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 17(2-3), 455-476. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9056-8>

Mormède, P., Boisseau-Sowinski, L., Chiron, J., Diederich, C., Eddison, J., Guichet, J. L., ... & Meunier-Salaün, M. C. (2018). Bien-être animal: contexte, définition, évaluation. *INRA Productions Animales*, 31(2), 145-162.

Morte, S., Redon, M. J., & Sanz-Brau, A. (1997). Feeding habits of juvenile *Mustelus mustelus* (Carcharhiniformes, Triakidae) in the western Mediterranean. *Cahiers de biologie marine*, 38(2), 103-108.

Morton, E. S., Lynch, J. F., Young, K., & Mehlhop, P. (1987). Do male Hooded Warblers exclude females from nonbreeding territories in tropical forest?. *The Auk*, 104(1), 133-135.

Muntz, W. R. A. (1977). Pupillary response of cephalopods. *Symposia of the Zoological Society of London*, 38, 277–285.

Neil, T. R., Shen, Z., Robert, D., Drinkwater, B. W., & Holderied, M. W. (2020). Moth wings are acoustic metamaterials. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(49), 31134-31141.

Neill, S. R. S. J. & Cullen, J. M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology (London)*, 172, 549–569.

Newman, A. S., Marshall, J. N., & Collin, S. P. (2013). Visual eyes: A quantitative analysis of the photoreceptor layer in deep-sea sharks. *Brain, behavior and evolution*, 82(4), 237-249.

Nieman, C. L., Oppliger, A. L., McElwain, C. C., & Gray, S. M. (2018). Visual detection thresholds in two trophically distinct fishes are compromised in algal compared to sedimentary turbidity. *Conservation physiology*, 6(1), coy044.

Nixon, M. (1985). Capture of prey, diet and feeding of *Sepia officinalis* and *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) from hatchling to adult. *Vie et Milieu/Life & Environment*, 255-261.

Nixon, M. & Young, J. Z. (2003). *The Brains and Lives of Cephalopods*. Oxford: Clarendon.

Northcote, T. G., Walters, C. J., & Hume, J. M. B. (1978). Initial impacts of experimental fish introductions on the macrozooplankton of small oligotrophic lakes: With 4 figures in the text. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 20(3), 2003-2012.

Brien, C. O. (2017). Effects of prenatal stress on *sepia officinalis* (Doctoral dissertation, Normandie Université).

OBrien, C. E., Bowie, M., Billard, P., Darmaillacq, A-S., Jozet-Alves, C. David Benhaïm, D., Basuyaux, O., Dickel, L. (2016). The Effect of an Artificial Incubation Environment on Hatchling Size and Behavior in the Cuttlefish, *Sepia Officinalis*. *Vie et Milieu*. 66. 1-9.

O'Brien, C. E., Bellanger, C., Jozet-Alves, C., Mezrai, N., Darmaillacq, A.-S., & Dickel, L. (2018). Stressful conditions affect reproducing cuttlefish (*Sepia officinalis*), reducing egg output and quality. *ICES Journal of Marine Science*, 75(6), 2060-2069. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy115>

O'Brien, C. E., Jozet-Alves, C., Mezrai, N., Bellanger, C., Darmaillacq, A.-S., & Dickel, L. (2017a). Maternal and Embryonic Stress Influence Offspring Behavior in the Cuttlefish *Sepia officinalis*. *Frontiers in Physiology*, 8, 981. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00981>

O'Brien, C. E., Mezrai, N., Darmaillacq, A.-S., & Dickel, L. (2017b). Behavioral development in embryonic and early juvenile cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Developmental Psychobiology*, 59(2), 145-160. <https://doi.org/10.1002/dev.21476>

Ohata, R., Masuda, R., Ueno, M., Fukunishi, Y., & Yamashita, Y. (2011). Effects of turbidity on survival of larval ayu and red sea bream exposed to predation by jack mackerel and moon jellyfish. *Fisheries Science*, 77(2), 207-215.

Okamoto, K., Yasumuro, H., Mori, A., & Ikeda, Y. (2017). Unique arm-flapping behavior of the pharaoh cuttlefish, *Sepia pharaonis*: putative mimicry of a hermit crab. *Journal of ethology*, 35(3), 307-311.

Oldham, R. C., Pintor, L. M., & Gray, S. M. (2019). Behavioral differences within and among populations of an African cichlid found in divergent and extreme environments. *Current zoology*, 65(1), 33-42.

Oosthuizen, M. K., Scheibler, A. G., Charles Bennett, N., & Amrein, I. (2013). Effects of laboratory housing on exploratory behaviour, novelty discrimination and spatial reference memory in a subterranean, solitary rodent, the Cape mole-rat (*Georchus capensis*). *PLoS One*, 8(9), e75863.

Ortega, J. C., Figueiredo, B. R., da Graça, W. J., Agostinho, A. A., & Bini, L. M. (2020). Negative effect of turbidity on prey capture for both visual and non-visual aquatic predators. *Journal of Animal Ecology*, 89(11), 2427-2439.

Otjacques, E., Repolho, T., Paula, J. R., Simão, S., Baptista, M., & Rosa, R. (2020). Cuttlefish Buoyancy in response to food availability and ocean acidification. *Biology*, 9(7), 147.

Packard, A. & Hochberg, F. G. (1977). Skin patterning in Octopus and other genera. Symposia of the Zoological Society of London, 38, 191–231.

Packard, A., & Trueman, E. R. (1974). Muscular activity of the mantle of Sepia and Loligo (Cephalopoda) during respiratory movements and jetting, and its physiological interpretation. Journal of Experimental Biology, 61(2), 411-419.

Packard, A. (1972). Cephalopods and fish: the limits of convergence. Biological Reviews, 47, 241–307.

Pakkasmaa, S., Ranta, E., & Piironen, J. (1998, January). A morphometric study on four land-locked salmonid species. In Annales Zoologici Fennici (pp. 131-140). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.

Palmegiano, G. B., & Sequi, R. (1981, September). On the possibility of the introduction of cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) in a management strategy for the coastal lagoons. In Symposium International sur les Lagunes Cotieres, France (pp. 1-9).

Palmegiano, G. B., & Sequi, R. (1984). The cuttlefish, a novelty for the mariculture production.[Italian]. Informatore Zootecnico.

Palmer, B. J., Valentine, L. E., Page, M., & Hobbs, R. J. (2020). Translocations of digging mammals and their potential for ecosystem restoration: A review of goals and monitoring programmes. Mammal Review, 50(4), 382-398.

Panetta, D., Buresch, K., & Hanlon, R. T. (2017). Dynamic masquerade with morphing three-dimensional skin in cuttlefish. Biology letters, 13(3), 20170070.

Parish-Morris, J., Liberman, M. Y., Cieri, C., Herrington, J. D., Yerys, B. E., Bateman, L., ... & Schultz, R. T. (2017). Linguistic camouflage in girls with autism spectrum disorder. Molecular autism, 8(1), 1-12.

Paulij, W. P., Bogaards, R. H., & Denuce, J. M. (1990). Influence of salinity on embryonic development and the distribution of *Sepia officinalis* in the Delta Area (South Western part of The Netherlands). Marine Biology, 107(1), 17-23.

Peng, R., Jiang, X. M., Jiang, M., & Chen, S. (2019). Effect of light intensity on embryonic development of the cuttlefish *Sepia lycidas*. Aquaculture International, 27(3), 807-816.

Perkins, K. (2017). Cuttlefish (*Sepia officinalis*) camouflage in varying environmental conditions (Doctoral dissertation, University of Sussex).

Perrins, C. M. (1996). Eggs, egg formation and the timing of breeding. *Ibis*, 138(1), 2-15.

Pierce, M. L., Lee, J. S. F., Dodd, E., & Poretsky, R. S. (2019). Algae and Clay Water Additives Differentially Impact Survival and Microbial Community Structure in Sablefish (*Anoplopoma fimbria*) Rearing Tanks. *Frontiers in Marine Science*, 6, 203. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00203>

Pilleri, G. (1979). The blind Indus dolphin, *Platanista indi*. *Endeavour*, 3(2), 48-56.

Poirier, R., Chichery, R., & Dickel, L. (2004). Effects of rearing conditions on sand digging efficiency in juvenile cuttlefish. *Behavioural Processes*, 67(2), 273-279. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2004.04.006>

Poirier, R., Chichery, R. & Dickel, L. (2005). Early experience and postembryonic maturation of body patterns in cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Journal of Comparative Psychology*, 119, 230–237.

Polimanti, O. (1913). Sui rapporti fra peso del corpo e ritmo respiratorio in *Octopus vulgaris* Lam. *Zeit. allg. Physiol.*, Bd, 15, 449-455.

Prota, G. J., Ortonne, P., Voulot, C. et al. (1981). Occurrence and properties of tyrosinase in the ejected ink of cephalopods. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 15, 453–466.

Radke, R. J., & Gaupisch, A. (2005). Effects of phytoplankton-induced turbidity on predation success of piscivorous Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): possible implications for fish community structure in lakes. *Naturwissenschaften*, 92(2), 91-94.

Raffa, K. F., Havill, N. P., & Nordheim, E. V. (2002). How many choices can your test animal compare effectively? Evaluating a critical assumption of behavioral preference tests. *Oecologia*, 133(3), 422-429. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1050-1>

Redfield, A. C., & Goodkind, R. (1929). The significance of the Bohr effect in the respiration and asphyxiation of the squid, *Loligo pealei*. *Journal of Experimental Biology*, 6(4), 340-349.

Rees, P. A. (2002). Asian elephants (*Elephas maximus*) dust bathe in response to an increase in environmental temperature. *Journal of Thermal Biology*, 27(5), 353-358.
[https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00100-0](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00100-0)

Reid, S. M., Fox, M. G., & Whillans, T. H. (1999). Influence of turbidity on piscivory in largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(8), 1362-1369.

Reiriz, L., Nicieza, A. G., & Braña, F. (1998). Prey selection by experienced and naive juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 53(1), 100-114.

Reiter, S., Hülndunk, P., Woo, T., Lauterbach, M. A., Eberle, J. S., Akay, L. A., ... & Laurent, G. (2018). Elucidating the control and development of skin patterning in cuttlefish. *Nature*, 562(7727), 361-366.

Rennison, D. J., Owens, G. L., Heckman, N., Schluter, D., & Veen, T. (2016). Rapid adaptive evolution of colour vision in the threespine stickleback radiation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1830), 20160242.

Resetarits Jr, W. J., & Binckley, C. A. (2013). Is the pirate really a ghost? Evidence for generalized chemical camouflage in an aquatic predator, pirate perch *Aphredoderus sayanus*. *The American Naturalist*, 181(5), 690-699.

Richards, S. D., Heathershaw, A. D., & Thorne, P. D. (1996). The effect of suspended particulate matter on sound attenuation in seawater. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 100(3), 1447-1450.

Rinner, O., Makhankov, Y. V., Biehlmaier, O., & Neuhauss, S. C. (2005). Knockdown of cone-specific kinase GRK7 in larval zebrafish leads to impaired cone response recovery and delayed dark adaptation. *Neuron*, 47(2), 231-242.

Rodríguez, M. A., & Lewis Jr, W. M. (1997). Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological monographs*, 67(1), 109-128.

Romagny, S., Darmaillacq, A.-S., Guibé, M., Bellanger, C., & Dickel, L. (2012). Feel, smell and see in an egg : Emergence of perception and learning in an immature invertebrate, the

cuttlefish embryo. *Journal of Experimental Biology*, 215(23), 4125-4130.
<https://doi.org/10.1242/jeb.078295>

Rooker, J. R., Wells, R. D., Addis, P., Arrizabalaga, H., Baptista, M., Bearzi, G., ... & Villanueva, R. (2020). Natural geochemical markers reveal environmental history and population connectivity of common cuttlefish in the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. *Journal of the Royal Society Interface*, 17(168), 20200309.

Roper, C. F. E., Sweeney, M. J. & Nauen, C. E. (1984). *FAO Species Catalogue. Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries.* FAO Fisheries Synopsis, 3, 1–277.

Rowe, D. K., & Dean, T. L. (1998). Effects of turbidity on the feeding ability of the juvenile migrant stage of six New Zealand freshwater fish species. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 32(1), 21-29.

Ruxton, G. D. (2009). Non-visual crypsis: a review of the empirical evidence for camouflage to senses other than vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1516), 549-557.

Ryberg, W. A., & Fitzgerald, L. A. (2015). Sand grain size composition influences subsurface oxygen diffusion and distribution of an endemic, psammophilic lizard. *Journal of Zoology*, 295(2), 116-121. <https://doi.org/10.1111/jzo.12184>

Sabbah, S., & Shashar, N. (2006). Underwater light polarization and radiance fluctuations induced by surface waves. *Applied optics*, 45(19), 4726-4739.

Sabbah, S., Lerner, A., Erlick, C., & Shashar, N. (2005). Under water polarization vision—a physical examination. *Recent Res. Dev. Exp. Theor. Biol*, 1, 123-176.

Salman, A., Bilecenoglu, M., & Güçlüsoy, H. (2001). Stomach contents of two Mediterranean monk seals (*Monachus monachus*) from the Aegean Sea, Turkey. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(4), 719-720.

Scardino, A., & de Nys, R. (2004). Fouling deterrence on the bivalve shell *Mytilus galloprovincialis*: a physical phenomenon?. *Biofouling*, 20(4-5), 249-257.

Scaros, A. T., Croll, R. P., & Baratte, S. (2018). Immunohistochemical Approach to Understanding the Organization of the Olfactory System in the Cuttlefish, *Sepia officinalis*. *ACS Chemical Neuroscience*, 9(8), 2074-2088. <https://doi.org/10.1021/acscchemneuro.8b00021>

Schaeffel, F., & Diether, S. (1999). The growing eye: an autofocus system that works on very poor images. *Vision Research*, 39(9), 1585-1589.

Schalk, C. M., & Fitzgerald, L. A. (2015). Ontogenetic shifts in ambush-site selection of a sit-and-wait predator, the Chacoan Horned Frog (*Ceratophrys cranwelli*). *Canadian Journal of Zoology*, 93(6), 461-467.

Schechner, Y. Y., & Karpel, N. (2005). Recovery of Underwater Visibility and Structure by Polarization Analysis. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, 30(3), 570-587. <https://doi.org/10.1109/JOE.2005.850871>

Schnell, A. K., Bellanger, C., Vallortigara, G., & Jozet-Alves, C. (2018). Visual asymmetries in cuttlefish during brightness matching for camouflage. *Current Biology*, 28(17), R925-R926. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.019>

Schnell, A. K., Hanlon, R. T., Benkada, A., & Jozet-Alves, C. (2016a). Lateralization of Eye Use in Cuttlefish : Opposite Direction for Anti-Predatory and Predatory Behaviors. *Frontiers in Physiology*, 7. <https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00620>

Schnell, A. K., Smith, C. L., Hanlon, R. T., Hall, K. C., & Harcourt, R. (2016b). Cuttlefish perform multiple agonistic displays to communicate a hierarchy of threats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(10), 1643-1655. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2170-7>

Schnell, A. K., Jozet-Alves, C., Hall, K. C., Radday, L., & Hanlon, R. T. (2019). Fighting and mating success in giant Australian cuttlefish is influenced by behavioural lateralization. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1898), 20182507.

Seddon, P. J., Griffiths, C. J., Soorae, P. S., & Armstrong, D. P. (2014). Reversing defaunation: restoring species in a changing world. *Science*, 345(6195), 406-412.

Selman, K., & Arnold, J. M. (1977). An ultrastructural and cytochemical analysis of oogenesis in the squid, *Loligo pealei*. *Journal of morphology*, 152(3), 381-400.

Serrano, X., Grosell, M., & Serafy, J. E. (2010). Salinity selection and preference of the grey snapper *Lutjanus griseus*: field and laboratory observations. *Journal of Fish Biology*, 76(7), 1592-1608.

Shashar, N. & Cronin, T. W. (1996). Polarization contrast vision in octopus. *Journal of Experimental Biology*, 199, 999–1004.

Shashar, N., Hanlon, R. T. & Petz, A. D. (1998). Polarization vision helps detect transparent prey. *Nature*, 393, 222–223.

Shashar, N., Hagan, R., Boal, J. G. & Hanlon, R. T. (2000). Cuttlefish use polarization sensitivity in predation on silvery fish. *Vision Research*, 40, 71–75.

Shashar, N., Milbury, C. A. & Hanlon, R. T. (2002). Polarization vision in cephalopods: neuroanatomical and behavioral features that illustrate aspects of form and function. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 35, 57–68.

Shashar, N., Johnsen, S., Lerner, A., Sabbah, S., Chiao, C.-C., Mäthger, L. M., & Hanlon, R. T. (2011). Underwater linear polarization: Physical limitations to biological functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1565), 649-654. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0190>

Shashar, N., Vaughan, K., Loew, E., Boal, J., Hanlon, R., & Grable, M. (2004). Behavioral evidence for intraspecific signaling with achromatic and polarized light by cuttlefish (Mollusca : Cephalopoda). *Behaviour*, 141(7), 837-861. <https://doi.org/10.1163/1568539042265662>

Shears, J. (1988). The use of a sand-coat in relation to feeding and diel activity in the sepiolid squid *Euprymna scolopes*. *Malacologia*, 29, 121–133.

Sheean, V. A., Manning, A. D., & Lindenmayer, D. B. (2012). An assessment of scientific approaches towards species relocations in Australia. *Austral Ecology*, 37(2), 204-215.

Shepherdson, D. J. (1998). Tracing the path of environmental enrichment in zoos. *Second nature: Environmental enrichment for captive animals*, 1-12.

Sherry, T. W., & Holmes, R. T. (1989). Age-specific social dominance affects habitat use by breeding American redstarts (*Setophaga ruticilla*): a removal experiment. *Behavioral ecology and sociobiology*, 25(5), 327-333.

Siegenthaler, A., Mastin, A., Dufaut, C., Mondal, D., & Benvenuto, C. (2018). Background matching in the brown shrimp *Crangon crangon*: adaptive camouflage and behavioural-plasticity. *Scientific Reports*, 8(1), 1-12.

Spady, B. L., Munday, P. L., & Watson, S. A. (2018). Predatory strategies and behaviours in cephalopods are altered by elevated CO₂. *Global change biology*, 24(6), 2585-2596.

Sinanoglou, V. J., & Miniadis-Meimaroglou, S. (2000). Phospholipids in Mediterranean cephalopods. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 55(3-4), 245-255.

Singley, C. T. (1982). Histochemistry and fine-structure of the ectodermal epithelium of the sepiolid squid *euprymna-scolopes*. *Malacologia*, 23(1), 177-192.

Singley, C. T. (1983). *Euprymna scolopes*. *Cephalopod Life Cycles, Vol. I: Species Accounts*, 69-74.

Sinn, D. L. & Moltschaniwskyj, N. A. (2005). Personality traits in dumpling squid (*Euprymna tasmanica*): context-specific traits and their correlation with biological characteristics. *Journal of Comparative Psychology*, 119, 99–110.

Sirois, P., & Dodson, J. J. (2000). Influence of turbidity, food density and parasites on the ingestion and growth of larval rainbow smelt *Osmerus mordax* in an estuarine turbidity maximum. *Marine Ecology Progress Series*, 193, 167-179.

Smereka, C. A., Frame, P. F., Edwards, M. A., Frame, D. D., Slater, O. M., & Derocher, A. E. (2020). Seasonal habitat selection of cougars *Puma concolor* by sex and reproductive state in west-central Alberta, Canada. *Wildlife Biology*, 2020(4).

Smith, C. P., Taylor, V., & Nicol, C. (1995). Environmental enrichment information resources for laboratory animals. The Dept.

Smith, V. H. (2003). Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems a global problem. *Environmental Science and Pollution Research*, 10(2), 126-139.

Bibliographie

Snickars, M., Sandström, A., & Mattila, J. (2004). Antipredator behaviour of 0+ year *Perca fluviatilis*: effect of vegetation density and turbidity. *Journal of Fish Biology*, 65(6), 1604-1613.

Sondhi, Y., Ellis, E. A., Bybee, S. M., Theobald, J. C., & Kawahara, A. Y. (2021). Light environment drives evolution of color vision genes in butterflies and moths. *Communications biology*, 4(1), 1-11.

Stark, H., Bischof, A., & Scheich, H. (1999). Increase of extracellular dopamine in prefrontal cortex of gerbils during acquisition of the avoidance strategy in the shuttle-box. *Neuroscience Letters*, 264(1-3), 77-80.

Stauffacher, M. (1992). Applied ethology of laboratory animals and welfare-a concept [Article in German]. *ALTEX-Alternatives to animal experimentation*, 9(2), 6-28.

Stevens, M., Lown, A. E., & Wood, L. E. (2014). Color change and camouflage in juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, 14.

Stevens, M. & Merilaita, S. (ed.) (2011a). *Animal Camouflage: Mechanisms and Function*. Cambridge: Cambridge University Press.

Stevens, M. (2016). Color change, phenotypic plasticity, and camouflage. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 51.

Strod, T., Izhaki, I., Arad, Z., & Katzir, G. (2008). Prey detection by great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in clear and in turbid water. *Journal of Experimental Biology*, 211(6), 866-872.

Stuart-Fox, D., & Moussalli, A. (2011). Chapter 13 Camouflage in colour-changing animals. *Animal camouflage: Mechanisms and function*, 237.

Stuart, K., Rotman, F., & Drawbridge, M. (2016). Methods of microbial control in marine fish larval rearing : Clay-based turbidity and passive larval transfer. *Aquaculture Research*, 47(8), 2470-2480. <https://doi.org/10.1111/are.12696>

Stubbs, A. L., & Stubbs, C. W. (2016). Spectral discrimination in color blind animals via chromatic aberration and pupil shape. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(29), 8206-8211.

Stuermer, I. W., & Wetzel, W. (2006). Early experience and domestication affect auditory discrimination learning, open field behaviour and brain size in wild Mongolian gerbils and domesticated laboratory gerbils (*Meriones unguiculatus forma domestica*). *Behavioural brain research*, 173(1), 11-21.

Stuermer, I. W., Tittmann, C., Schilling, C., & Blottner, S. (2006). Reproduction of wild Mongolian gerbils bred in the laboratory with respect to generation and season 1. Morphological changes and fertility lifespan. *Animal Science*, 82(3), 377-387.

Sugawara, K., Katagiri, Y. & Tomita, T. (1971). Polarized light responses from octopus single reticula cells. *Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University*, 17, 581–586.

Suriyampola, P. S., Cacéres, J., & Martins, E. P. (2018). Effects of short-term turbidity on sensory preference and behaviour of adult fish. *Animal Behaviour*, 146, 105-111.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.10.014>

Sutherland, W. J., Armstrong-Brown, S., Armsworth, P. R., Tom, B., Brickland, J., Campbell, C. D., ... & Watkinson, A. R. (2006). The identification of 100 ecological questions of high policy relevance in the UK. *Journal of applied ecology*, 43(4), 617-627.

Suzuki, J., Imamura, M., Nakano, D., Yamamoto, R., & Fujita, M. (2018). Effects of water turbidity and different temperatures on oxidative stress in caddisfly (*Stenopsyche marmorata*) larvae. *Science of the total environment*, 630, 1078-1085.

Sweka, J. A., & Hartman, K. J. (2001). Effects of turbidity on prey consumption and growth in brook trout and implications for bioenergetics modeling. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(2), 386-393.

Sykes, A. V., Domingues, P. M., Loyd, M., Sommerfield, A., & Andrade, J. P. (2003). The influence of culture density and enriched environments on the first stage culture of young cuttlefish, *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758). *Aquaculture international*, 11(6), 531-544.

Sykes, A., Domingues, P., Correia, M., & Andrade, J. (2006a). Cuttlefish culture-state of the art and future trends. *Vie et Milieu/Life & Environment*, 129-137.

Sykes, A. V., Domingues, P. M., & Andrade, J. P. (2006b). Effects of using live grass shrimp (*Palaemonetes varians*) as the only source of food for the culture of cuttlefish, *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758). *Aquaculture International*, 14(6), 551-568.

Sykes, A. V., Domingues, P. M., Márquez, L., & Andrade, J. P. (2011). The effects of tank colours on the growth and survival of cuttlefish (*Sepia officinalis*, Linnaeus 1758) hatchlings and juveniles. *Aquaculture Research*, 42(3), 441-449.

Sykes, A. V., Pereira, D., Rodriguez, C., Lorenzo, A. & Andrade, J. P. (2013). Effects of increased tank bottom areas on cuttlefish (*Sepia officinalis*, L.) reproduction performance. *Aquaculture Research*, 44, 1017–1028.

Sykes, A. V., Domingues, P., & Andrade, J. P. (2014a). *Sepia officinalis*. *Cephalopod culture*, 175-204.

Sykes, A. V., Quintana, D., & Andrade, J. P. (2014b). The effects of light intensity on growth and survival of cuttlefish (*Sepia officinalis*) hatchlings and juveniles. *Aquaculture Research*, 45(12), 2032-2040.

Talbot, C. M., & Marshall, J. (2010). Polarization sensitivity in two species of cuttlefish – *Sepia plangon* (Gray 1849) and *Sepia mestus* (Gray 1849) – demonstrated with polarized optomotor stimuli. *Journal of Experimental Biology*, 213(19), 3364-3370.
<https://doi.org/10.1242/jeb.042937>

Tanner, J. E., & Deakin, S. (2001). Active habitat selection for sand by juvenile western king prawns, *Melicertus latisulcatus* (Kishinouye). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 261(2), 199-209.

Tansley, K. (1965). *Vision in vertebrates*. Vision in vertebrates.

Taylor, E. J. (1996). An evaluation of the importance of insoluble versus soluble grit in the diet of canaries. *Journal of Avian Medicine and Surgery*, 248-251.

Teixeira, C. P., De Azevedo, C. S., Mendl, M., Cipreste, C. F., & Young, R. J. (2007). Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. *Animal behaviour*, 73(1), 1-13.

Tinbergen, L. (1939). Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L. Archives Néerlandaises de Zoologie, 3,323–364.

Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. Zeitschrift für Tierpsychologie, 20, 410–433.

Temple, S. E., Pignatelli, V., Cook, T., How, M. J., Chiou, T.-H., Roberts, N. W., & Marshall, N. J. (2012). High-resolution polarisation vision in a cuttlefish. Current Biology, 22(4), R121-R122.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.01.010>

Tompsett, D. H. (1939). *Sepia*. University press.

Toomey, M. B., & McGraw, K. J. (2011). The effects of dietary carotenoid supplementation and retinal carotenoid accumulation on vision-mediated foraging in the house finch. PLoS One, 6(6), e21653.

Truett, J. C., Dullum, J. A. L., Matchett, M. R., Owens, E., & Seery, D. (2001). Translocating prairie dogs: a review. Wildlife Society Bulletin, 863-872.

Trut, L. N. (1999). Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment: Foxes bred for tamability in a 40-year experiment exhibit remarkable transformations that suggest an interplay between behavioral genetics and development. American Scientist, 87(2), 160-169.

Tsuruda, J. M., & Page Jr, R. E. (2009). The effects of foraging role and genotype on light and sucrose responsiveness in honey bees (*Apis mellifera* L.). Behavioural brain research, 205(1), 132-137.

Tuberville, T. D., Clark, E. E., Buhlmann, K. A., & Gibbons, J. W. (2005, November). Translocation as a conservation tool: site fidelity and movement of repatriated gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). In Animal Conservation Forum (Vol. 8, No. 4, pp. 349-358). Cambridge University Press.

Umbers, K. D., Fabricant, S. A., Gawryszewski, F. M., Seago, A. E., & Herberstein, M. E. (2014). Reversible colour change in Arthropoda. Biological Reviews, 89(4), 820-848.

Utne-Palm, A. C. (1999). The effect of prey mobility, prey contrast, turbidity and spectral composition on the reaction distance of *Gobiusculus flavescens* to its planktonic prey. Journal of Fish Biology, 54(6), 1244-1258.

- Valliyappan, M., Madhappan, M. C., Wang, G., Chen, J., & Parthasarathy, T. N. (2021). Multimodal cues facilitate ripe-fruit localization and extraction in free-ranging pteropodid bats. *Behavioural Processes*, 104426.
- Van de Meutter, F., De Meester, L., & Stoks, R. (2005). Water turbidity affects predator–prey interactions in a fish–damselfly system. *Oecologia*, 144(2), 327-336.
- Van Elden, S., & Meeuwig, J. J. (2020). Wild observation of putative dynamic decapod mimicry by a cuttlefish (*Sepia cf. smithi*). *Marine Biodiversity*, 50(6), 1-6.
- Vermeij, G. J. (2017). Shell features associated with the sand-burying habit in gastropods. *Journal of Molluscan Studies*, 83(2), 153-160. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyx001>
- Vestergaard, K. S., Kruijt, J. P., & Hogan, J. A. (1993). Feather pecking and chronic fear in groups of red junglefowl: their relations to dustbathing, rearing environment and social status. *Animal behaviour*, 45(6), 1127-1140.
- Vestergaard, K., Skadhauge, E., & Lawson, L. (1997). The Stress of Not Being Able to Perform Dustbathing in Laying Hens. *Physiology & Behavior*, 62(2), 413-419. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(97\)00041-3](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(97)00041-3)
- Vidal, E. A., Villanueva, R., Andrade, J. P., Gleadall, I. G., Iglesias, J., Koueta, N., ... & Wood, J. (2014). Cephalopod culture: current status of main biological models and research priorities. *Advances in marine biology*, 67, 1-98.
- Villanueva, R., Perricone, V., & Fiorito, G. (2017). Cephalopods as predators: a short journey among behavioral flexibilities, adaptations, and feeding habits. *Frontiers in Physiology*, 8, 598.
- Vinyard, G. L., & O'Brien, W. J. (1976). Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 33(12), 2845-2849.
- Vokoun, J. C., & Noltie, D. B. (2002). Evidence for the inheritance of alarm substance recognition in Johnny Darter (*Etheostoma nigrum*). *The American midland naturalist*, 147(2), 400-403.
- Von der Emde, G., & Bleckmann, H. (1998). Finding food: senses involved in foraging for insect larvae in the electric fish *Gnathonemus petersii*. *The Journal of experimental biology*, 201(7), 969-980.

Von Uexkull, J. (1934). Streifzuge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Wellen.

Walderon, M. D., Nolt, K. J., Haas, R. E. et al. (2011). Distance chemoreception and the detection of conspecifics in *Octopus bimaculoides*. *Journal of Molluscan Studies*, 77, 309–311.

Walker, M., Díez-León, M., & Mason, G. (2014). Animal Welfare Science : Recent Publication Trends and Future Research Priorities. *International Journal of Comparative Psychology*, 27(1).
<https://doi.org/10.46867/ijcp.2014.27.01.03>

Walsh, L. S., Turk, P. E., Forsythe, J. W., & Lee, P. G. (2002). Mariculture of the loliginid squid *Sepioteuthis lessoniana* through seven successive generations. *Aquaculture*, 212(1-4), 245-262.

Walsh, M. L., Masuda, R., & Yamashita, Y. (2014). The influence of cage conditioning on the performance and behavior of Japanese flounder reared for stock enhancement : Burying, feeding, and threat response. *Journal of Sea Research*, 85, 447-455.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.07.019>

Wang, J., Pierce, G. J., Boyle, P. R., Denis, V., Robin, J. P., & Bellido, J. M. (2003). Spatial and temporal patterns of cuttlefish (*Sepia officinalis*) abundance and environmental influences—a case study using trawl fishery data in French Atlantic coastal, English Channel, and adjacent waters. *ICES Journal of Marine Science*, 60(5), 1149-1158.

Wanless, R. M., Cunningham, J., Hockey, P. A., Wanless, J., White, R. W., & Wiseman, R. (2002). The success of a soft-release reintroduction of the flightless Aldabra rail (*Dryolimnas [cuvieri] aldabranus*) on Aldabra Atoll, Seychelles. *Biological Conservation*, 107(2), 203-210.

Watanabe, H. (2012) Evolution of Eyes and Image Sensors.

Watkins, G. E., Willers, N., Raudino, H., Kinloch, J., & van Dongen, R. (2018). Success criteria not met, but valuable information gained: monitoring a reintroduction of the tammar wallaby. *Wildlife Research*, 45(5), 421-435.

Wanzenböck, J., Mikheev, V. N., & Pasternak, A. F. (2006). Modification of 0+ perch foraging behaviour by indirect cues of predation risk. *Ecology of Freshwater Fish*, 15(2), 118-124.

Bibliographie

Wcislo, W. T., & Tierney, S. M. (2009). Behavioural environments and niche construction: the evolution of dim-light foraging in bees. *Biological Reviews*, 84(1), 19-37.

Weiffen, M., Möller, B., Mauck, B., & Dehnhardt, G. (2006). Effect of water turbidity on the visual acuity of harbor seals (*Phoca vitulina*). *Vision research*, 46(11), 1777-1783.

Wells, M. J. (1958). Factors affecting reactions to Mysis by newly hatched Sepia. *Behaviour*, 13(1-2), 96-111.

Wells, M. J. (1963). Taste by touch: some experiments with Octopus. *Journal of Experimental Biology*, 40, 187-193.

Wells, M. J., & Wells, J. (1982). Ventilatory currents in the mantle of cephalopods. *Journal of Experimental Biology*, 99(1), 315-330.

Winlow, W., & Di Cosmo, A. (2019). Sentience, Pain, and Anesthesia in Advanced Invertebrates. *Frontiers in physiology*, 10, 1141.

Wojtas, K., Pokorný, P., & Mucha, A. (2015). Effect of water turbidity on zebrafish behaviour. Retrieved June, 1, 2018.

Wolf, C. M., Griffith, B., Reed, C., & Temple, S. A. (1996). Avian and mammalian translocations: update and reanalysis of 1987 survey data. *Conservation biology*, 10(4), 1142-1154.

Wolf, C. M., Garland Jr, T., & Griffith, B. (1998). Predictors of avian and mammalian translocation success: reanalysis with phylogenetically independent contrasts. *Biological conservation*, 86(2), 243-255.

Woodworth, L. M., Montgomery, M. E., Briscoe, D. A., & Frankham, R. (2002). Rapid genetic deterioration in captive populations: causes and conservation implications. *Conservation Genetics*, 3(3), 277-288.

Yang, T.-I., & Chiao, C.-C. (2016). Number sense and state-dependent valuation in cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1837), 20161379. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1379>

York, C. A., & Bartol, I. K. (2016). Anti-predator behavior of squid throughout ontogeny. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 480, 26-35.

Bibliographie

Young, J. Z. (1963). Light- and dark-adaptation in the eyes of some cephalopods. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 140, 255–272.

Young, J. Z. (1971). *The Anatomy of the Nervous System of Octopus vulgaris*. Oxford: Clarendon Press.

Zammit, V. A. (1978). Possible relationship between energy metabolism of muscle and oxygen binding characteristics of haemocyanin of cephalopods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 58(2), 421-424.

Zatylny, C., Gagnon, J., Boucaud-Camou, E. & Henry, J. (2000). ILME: A waterborne pheromonal peptide released by the eggs of *Sepia officinalis*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 275, 217–222.

Zatylny-Gaudin, C., & Henry, J. (2018). Egg-laying in the cuttlefish *Sepia officinalis*. *Biological Resources of Water*, 1.

Zecchini, A. (2002). les animaux sauvages captifs peuvent-ils rester «naturels»? *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, (46), 21-37.

Zoratto, F., Cordeschi, G., Grignani, G., Bonanni, R., Alleva, E., Nascetti, G., Mather, J. A., & Carere, C. (2018). Variability in the “stereotyped” prey capture sequence of male cuttlefish (*Sepia officinalis*) could relate to personality differences. *Animal Cognition*, 21(6), 773-785.
<https://doi.org/10.1007/s10071-018-1209-8>

Sites web :

<https://www.somlit.fr/> (Mesure de la turbidité en milieu naturel)

<https://www.smel.fr> (Les rapports du SMEL et le suivi des pontes de seiches communes en Normandie)

Annexes

Annexes

I. Article



BRIEF RESEARCH REPORT
published: 10 February 2021
doi: 10.3389/fphys.2021.622126



Early Exposure to Water Turbidity Affects Visual Capacities in Cuttlefish (*Sepia officinalis*)

Alice Goerger¹, Anne-Sophie Darmaillacq¹, Nadav Shashar² and Ludovic Dickel^{1*}

¹ Normandie Univ., UNICAEN, Ethos (Ethologie Animale et Humaine) UMR 6552, Caen, France, ² Department of Life Sciences, Ben Gurion University of the Negev, Eilat, Israel

OPEN ACCESS

Edited by:

Daniel Osorio,
University of Sussex, United Kingdom

Reviewed by:

Angelique Christine Paulk,
Massachusetts General Hospital,
Harvard Medical School,
United States
Michael Kuba,
Okinawa International University,
Japan

*Correspondence:

Ludovic Dickel
ludovic.dickel@unicaen.fr

Specialty section:

This article was submitted to
Invertebrate Physiology,
a section of the journal
Frontiers in Physiology

Received: 27 October 2020

Accepted: 18 January 2021

Published: 10 February 2021

Citation:

Goerger A, Darmaillacq A-S,
Shashar N and Dickel L (2021) Early
Exposure to Water Turbidity Affects
Visual Capacities in Cuttlefish (*Sepia
officinalis*). Front. Physiol. 12:622126.
doi: 10.3389/fphys.2021.622126

In La Manche (English Channel) the level of turbidity changes, not only seasonally and daily in seawater but also along the coast. As a consequence, vision in marine species is limited when based only on contrast-intensity. It is hypothesized that polarization sensitivity (PS) may help individuals detect preys and predators in turbid environments. In the cuttlefish, *Sepia officinalis*, to date, all behavioral studies have been conducted on animals reared in clear water. But the cuttlefish sensory system is adapted to a range of turbid environments. Our hypothesis was that rearing cuttlefish in clear water may affect the development of their visual system, and potentially affect their visually guided behaviors. To test this, newly-hatched cuttlefish, from eggs laid by females brought in from the wild, were reared for 1 month under three different conditions: clear water (C group), low turbidity (0.1 g / l of clay, 50–80 NTU, LT group) and high turbidity (0.5 g / l of clay, 300–400 NTU, HT group). The visual capacities of cuttlefish were tested with an optomotor apparatus at 7 days and at 1 month post-hatching. Optomotor responses of juveniles were measured by using three screen patterns (black and white stripes, linearly polarized stripes set at different orientations, and a uniform gray screen). Optomotor responses of juveniles suggest that exposure to turbid water improves the development of their PS when tested in clear water (especially in LT group) but not when tested in turbid water. We suggest that the use of slightly turbid water in rearing systems may improve the development of vision in young cuttlefish with no detrimental effect to their survival rate. Future research will consider water turbidity as a possible factor for the improvement of cuttlefish well-being in artificial rearing systems.

Keywords: optomotor response, linear polarization, vision, cephalopods, development

INTRODUCTION

Water turbidity is caused by various mixtures of suspended particles such as sediments, sand/clay (mineral), zooplankton (animal) or algae (plant). These particles absorb and/or scatter the incoming light from the sun. They are also crucial for light and color attenuation in the water column. Light is partially linearly polarized under water. Many factors, such as scattering and the absorption properties of the medium, directionality of the incoming light and the presence of waves on the water surface, can change the orientation of light polarization and induce or reduce polarization [reviewed in Sabbah et al. (2005)]. For example, a little scattering induces polarization

but too much scattering reduces the polarization signal (Shashar et al., 2011; Lerner et al., 2012). Turbidity alone and/or combined with other factors may impair the availability and reliability of visual cues for aquatic animals, and thus potentially alter some of their visually guided behaviors.

Visual information is widely used for predator avoidance and/or prey detection in aquatic animals (Luczkovich, 1988; Fuiman and Magurran, 1994; Gall and Fernandez-Juricic, 2010). As a consequence, water turbidity is probably a strong evolutionary constraint for aquatic organisms. In their natural environments, numerous species living in turbid water quite simply reduce their use of vision. For example, the river dolphin living in turbid rivers has eyes of a reduced size (used only as light sensors) as compared to sea dolphins. Some species of river dolphins are blind (Herald et al., 1969; Pilleri, 1979) and rely only on their biosonar to find prey. In other species, the lack of visual information may be balanced by the use of other senses: this is "sensory compensation" (Hartman and Abrahams, 2000). For example, zebrafish reared in clear water rely on visual information in foraging behavior but the ones reared for 2 weeks in turbid water mainly rely on odor information (Suriyampola et al., 2018). In some species, turbidity differences, which are often coupled with spectral changes, affect the developmental plasticity of the visual system. For example, Ehlman et al. (2015) demonstrated a shift from mid-wave-sensitive opsins to long wave-sensitive opsins in guppies (*Poecilia reticulata*) previously reared in turbid water. The visual system has different roles, including but not limited to: detecting brightness, colors, shapes, and motion (Gegenfurtner and Hawken, 1996; Derrington, 2000). In guppies, the change of opsin may increase motion-detecting abilities in this species to balance the loss of color and brightness cues in turbid water. It follows that in order to investigate the effects of turbidity on the development of the visual system, it is appropriate to work with animal models that live in a variety of natural water turbidity conditions and mainly relying on visual information in their basic behaviors.

Cephalopods have keen vision and many of their behaviors are guided by visual information. There is a great plasticity of their visual capacities and subsequent behaviors depend on experience during the early life stages (Huffard, 2013; Darmaillacq et al., 2017; Marini et al., 2017; Mather and Dickel, 2017; Villanueva et al., 2017). Cephalopods are colorblind (Marshall and Messenger, 1996; Mäthger et al., 2006) but most species have polarization sensitivity (PS), i.e., they can detect the *e*-vector orientation and the degree (percent) of linear polarization of the incoming light. Since no cephalopod is known to be sensitive to the circular polarization component of light, we refer here only to linear polarization without specifying this further. Cuttlefish probably show the finest *e*-vector angle discrimination of all cephalopods (Temple et al., 2012) and are consequently a particularly valuable model for the study of PS. In cuttlefish, PS is potentially involved in various functions such as communication (Shashar et al., 1996; Boal et al., 2004), orientation (Cartron et al., 2012), prey detection (Shashar et al., 1998, 2000) and predator detection (Cartron et al., 2013b,c). Cartron et al. (2013c)

demonstrated that PS increases visual capacities in a turbid environment in cuttlefish (*S. officinalis*, *S. pharaonis*, and *S. prashadi*).

A powerful and simple way to study the visual capacities of animals is to measure their optomotor response (OMR) to different visual stimuli (mostly a screen with contrasted patterns rotating around the animal, McCann and MacGinitie, 1965; Goerger et al., 2005; Rinner et al., 2005). When presented with a moving stimulus an individual exhibits unconditioned movements of its eyes, head or whole body following the direction of the moving stimulus (Darmaillacq and Shashar, 2008). OMR can be used to examine sensitivity to contrasts, spectral sensitivity or PS (Darmaillacq and Shashar, 2008). Cartron et al. (2013a) used OMR to show differences of visual capacities based on intensity and polarization contrasts in young cuttlefish previously reared in clear water (from hatching to 30 days of age). Sensitivity to contrast was high from the time of hatching. By contrast, only 20% of individuals responded to polarized stripes patterns at the hatching stage but all responded to the polarized signal at 1 month. This can be linked, at least partially, to the delay between hatching and first prey catching (Dickel et al., 1997).

Sepia officinalis, a common species, breeds, hatches, and develops in the turbid water of La Manche (English Channel). Up to now, developmental studies on cuttlefish vision (including our own) have always been conducted on animals previously reared in clear water. The present study will investigate the development of visual capacities in young cuttlefish previously reared in different water turbidities. We hypothesize that (1) In turbid water, information based on intensity contrast will be less well perceived than that based on PS. (2) Cuttlefish reared in turbid water will develop PS faster and will consequently display better vision in turbid water than those reared in clear water. These results could provide valuable information about the water quality standards to be used in cuttlefish rearing systems under laboratory conditions according to current European regulations (Directive 2010/63/EU).

METHODS

Animals

Eggs from the wild were collected from several egg batches in Luc-sur-Mer/Villers-sur-Mer and Arcachon vicinities in France (Normandy and Gironde, respectively). They were separated and put randomly in baskets in shallow tanks at the Centre de Recherches en Environnement Côtier (CREC, Luc sur Mer, France). The system is an open system with a flow rate of about one liter/min to avoid any recycling of turbidity. All tanks were then supplied with running oxygenated clear sea water at $19 \pm 1^\circ\text{C}$. After hatching, cuttlefish were reared for 1 month under three conditions: clear water (C), slightly turbid water (LT), and highly turbid water (HT) in tanks (40 cm × 60 cm × 32 cm) providing an enriched habitat (artificial plants, stones, and shells). Each tank contained a maximum of 30 animals at the same time. All tanks were cleaned daily to avoid the proliferation of bacteria and waste

matter. Cleaning was done when the water was clear to avoid damaging the animals. The procedure was the same for all groups. Then, one liter of seawater, without clay (C) or with clay (LT and HT), was added each day. The amount of clay was calculated to obtain a turbidity of 0.1 g/l (50–80 NTU) in the LT and 0.5 g/l (300–400 NTU) in the HT. Turbidity of the water of each tank was measured using a turbidimeter (Turbidimeter 2016LM). Animals were fed daily *ad libitum* with live shrimps (*Crangon crangon*) just after the daily turbidity measurement. Sixty-two cuttlefish were tested at 7 days post hatching ($n = 20$ for C and HT group and $n = 22$ for LT group) and 30 other cuttlefish at 30 days of age post hatching ($n = 10$ in each group). These ages were chosen in accordance with Cartron et al. (2013a) that showed that the visual system critically develops during the month of life. Animal maintenance and experimentation were in compliance with the Directive 2010/63/EU on the protection of animals used for scientific purposes, and following the recommendations of the 3Rs (Fiorito et al., 2014).

Optomotor Apparatus and Behavioral Tests

The optomotor system was described in detail in Darmaillacq and Shashar (2008). In short, the method is based on evoking conditioned OMR (eye or body movements) of cuttlefish with the rotation of contrasting stripes. When rotated stripes are perceived, the cuttlefish will follow the direction of the pattern movements with its eyes or its whole body in order to stabilize the moving visual field. Briefly, the optomotor apparatus consists of a cylinder (40 cm diameter) rotated by a controllable, reversible motor. The patterned screen was placed on the interior wall of the cylinder and a light diffuser was put on the exterior wall. In the center of the apparatus two glass cylinders (one holding the animal, 12 cm diameter and the other containing either clear or turbid water, 24 cm diameter) were placed on a stationary platform. Adding another compartment to the Darmaillacq and Shashar (2008) OMR device allowed us to test the visual ability of young cuttlefish in both clear and turbid water. To avoid any experimenter disturbance, the entire apparatus was covered with an opaque curtain with a single hole for a video camera just above the glass cylinder containing the animal. A LED band placed around the tank with light diffusers provided uniform and stable lighting of the pattern during the experiment. We tested two patterns with 10 mm wide stripes: black and white alternating stripes (BW) and polarized stripes (Pol). The latter consisted of alternating stripes with different orientations of linear polarization (see methods in Cartron et al., 2013a): 0°, 45°, 90°, and 135° (sheet #318, Frank Woolley & Co.). As a control, cuttlefish were tested with a uniform sheet of gray paper (G) (Figure 1). Preliminary tests showed the same OMR for cuttlefish when using black and white alternating stripes or black, white and two shades of gray alternating stripes used in Cartron et al. (2013a). Thus it seems that the complexity of the pattern did not interfere with the visual ability of cuttlefish. To check whether the use of two glass cylinders in the apparatus could interfere with stripe detection a video camera was put inside

the apparatus instead of the cuttlefish. The contrast between the stripes was measured using ImageJ software and Michelson formula for both stripes (BW and Pol). In clear water there was no difference between contrasts measured through a single or double cylinder (respectively, 43 and 37% contrast difference between the polarized stripes).

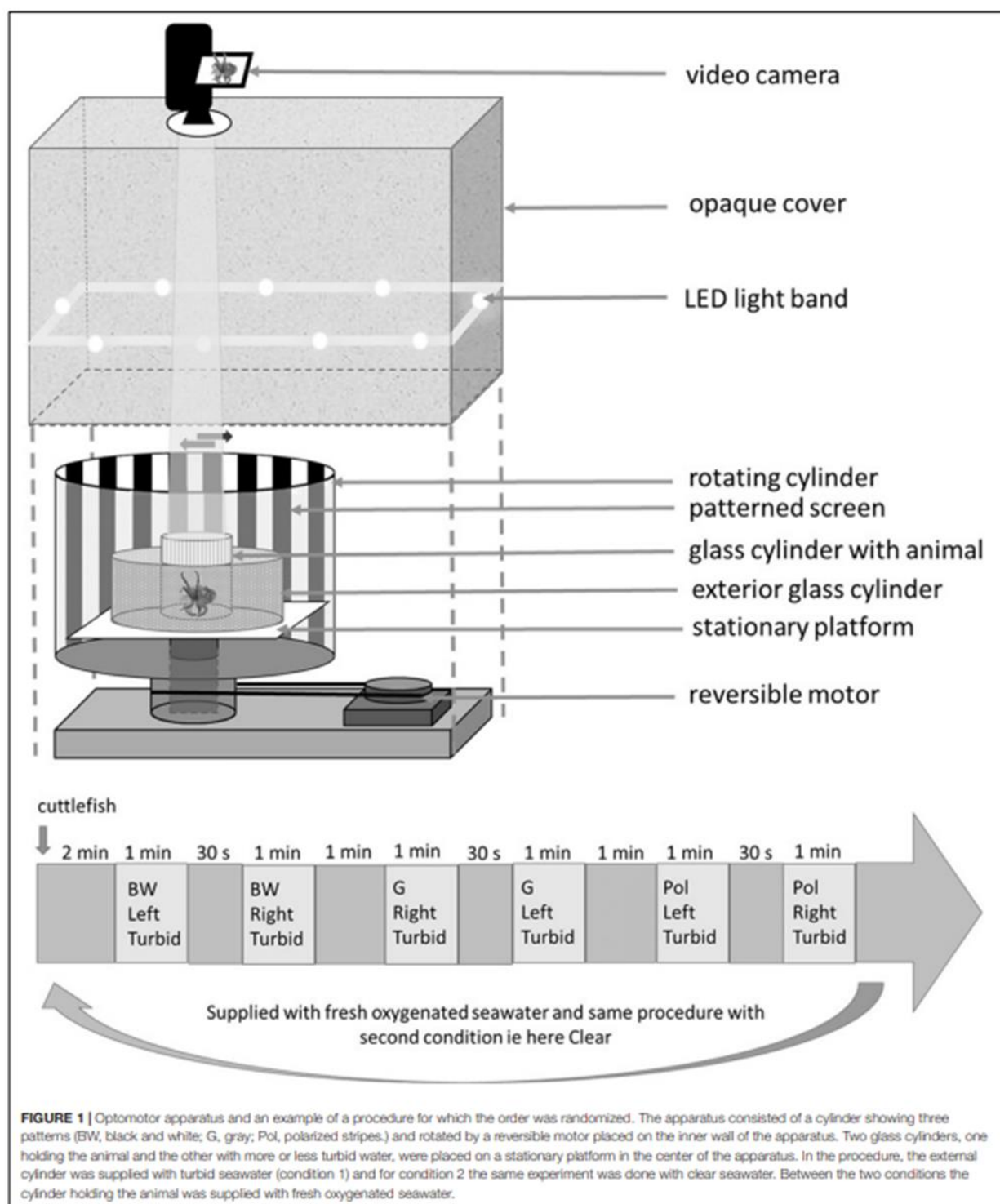
Following Cartron et al. (2013a), each cuttlefish was gently moved from its home tank to the experimental cylinder. It was allowed 2 min to calm down before the beginning of the experiment. Following preliminary tests, one speed 30°/s was used for each pattern turning in two directions (clockwise and counter-clockwise). Each cuttlefish was tested twice: first surrounded by clear water and then by turbid water (0.1 g/l of clay mixed with water i.e., low turbidity), in a random order. For both conditions the cuttlefish was submitted to six trials (three patterns \times two directions \times one speed) for a maximum duration of 15 min each. Between tests in clear and turbid water, the cuttlefish was supplied with new, oxygenated water from its home tank (this water was taken before the turbid event in order to keep the water in the experimental cylinder clear for all groups). Patterns (BW, Pol, and G), directions (clockwise and counter-clockwise) and conditions (turbid or not) were chosen for each session (see the Figure 1 for a combination example). The interval between two directions was 30 s. There were 1-min intervals between two patterns and 2-min intervals between two conditions. Responses were considered as positive when a cuttlefish followed the patterns over at least 180° in both directions and did not show any response to the control sheet (G) i.e., as in Cartron et al. (2013a) (Figure 1). It must be specified that we were stricter in scoring than in previous studies. A response was only considered to be positive with at least a 180° rotation of the tested animal instead of the 90° cutoff in Groeger et al. (2005) and Darmaillacq and Shashar (2008). Furthermore, in the present study a response was only considered to be positive when the animal responded to both rotational directions, single responses being ignored (for an example of a positive response see the video in Supplementary Material).

Statistical Analyses

Data were analyzed using R version 3.5.2. Non-parametric McNemar test for paired data with continuity correction was used to compare responses between the two experimental conditions (turbid or not) as well as the responses for the two patterns. For comparison between the three groups a Fisher-Freeman-Halton test (Fisher's exact test for count data with simulated p-value based on 10^5 replicates) was used in addition to a *post-hoc* pairwise Fisher's test with Bonferroni corrections. Comparisons between ages were determined with Fisher's test. Cutoff for significance was decided as $p < 0.05$.

Ethics Statement

This research followed the guidance by Directive 2010/63/EU, and French regulations regarding the use of animals for experimental procedures, and was approved by the Regional Ethical Committee Cénomexa [Project agreement number: APAFIS 2019100316587299_V2 (#20662)]. The experiment



was designed to decrease animal distress by minimizing the number of animal.

RESULTS

The OMR was recorded in three groups of cuttlefish: a control group reared in constantly clear seawater (C group) and two groups reared in turbid sea water; one group with low turbidity (LT group) and one with high turbidity (HT group). All animals were tested at two ages: 7 days and 1 month post hatching. To assess the effect of turbidity on the development of luminance and PS, we used two patterns, respectively, a BW pattern (black and white stripes) and a Pol pattern (polarized stripes). A uniform gray sheet served as a control pattern (no response expected). Each pattern was tested in two experimental conditions: clear water and turbid water.

At 1 month, the LT group had a somewhat higher survival rate (C group survival = 87.5%; LT group survival = 95%; HT group survival = 85%). Mean cuttlefish size (Dorsal Mantle Length, DML) was slightly greater in the C group at both ages (at 7 days C DML = 10.9 ± 1.1 mm, $n_{C7} = 20$; LT DML = 10.8 ± 1.0 mm, $n_{LT7} = 22$; HT DML = 10.6 ± 1.4 mm, $n_{HT7} = 20$; at 1 month C DML = 18.4 ± 1.5 mm, $n_{C30} = 10$; LT DML = 17.6 ± 1.9 mm, $n_{LT30} = 10$; HT DML = 17.9 ± 2.2 mm, $n_{HT30} = 10$).

In clear water all animals (both ages) showed sensitivity to light intensity (BW) (Fisher-Freeman-Halton test, 7 days-clear water, $P = 1.00$, $n_C = n_{HT} = 20$, and $n_{LT} = 22$; 1 month-clear water, $P = 1.00$, $n_C = n_{LT} = n_{HT} = 10$) (Figure 2).

However, in clear water PS improved with development, especially in group C (Fisher test; $P = 0.019$, $n_{C7} = 20$, and $n_{C30} = 10$) (data not shown). At 7 days in clear water the response rate was higher (70–80%) in HT and LT groups (70 and 80%, respectively) with significant PS difference between the group LT (80%) and the group C (30%) ($P = 0.0044$, $n_{LT} = 22$, and $n_C = 20$) (Figure 2).

At 7 days and in clear water, the groups C and HT had a higher response rate for the intensity pattern than for the polarized pattern (McNemar test; C, $\chi^2 = 12.07$, $df = 1$, $P < 0.001$; HT, $\chi^2 = 5.14$, $df = 1$, $P = 0.023$, $n_C = n_{HT} = 20$) (data not shown). At 1 month, this difference disappeared (McNemar test; C, $\chi^2 = 0.5$, $df = 1$, $P = 0.48$; HT, $\chi^2 = 1.33$, $df = 1$, $P = 0.25$, $n_C = n_{HT} = 10$) (Figure 2).

In turbid conditions sensitivity to intensity (BW) increased with development (McNemar test; C, $\chi^2 = \text{NaN}$, $df = 1$, $P = 1.00$, $n_{C7} = 20$, and $n_{C30} = 10$; LT, $\chi^2 = \text{NaN}$, $df = 1$, $P = 1.00$, $n_{LT7} = 22$, and $n_{LT30} = 10$; HT, $\chi^2 = \text{NaN}$, $df = 1$, $P = 1.00$, $n_{HT7} = 20$, and $n_{HT30} = 10$) (Figure 2). Indeed, under turbid conditions only 70% (group C) to 85% (group HT) of the 1-week old cuttlefish showed a response. The groups C and LT had lower response rate in these experimental conditions than in clear water conditions (McNemar test; C, $\chi^2 = 4.17$, $df = 1$, $P = 0.041$, $n_C = 20$; LT, $\chi^2 = 4.17$, $df = 1$, $P = 0.041$, $n_{LT} = 22$) (Figure 2).

Polarization sensitivity in turbid water was significantly lower than in clear water (McNemar test; C-7 days, $\chi^2 = 4.17$, $df = 1$, $P = 0.042$, $n_{C7} = 20$; LT-7 days, $\chi^2 = 16.06$, $df = 1$, $P < 0.001$, $n_{LT7} = 22$; HT-7 days, $\chi^2 = 8.64$, $df = 1$, $P = 0.0033$, $n_{HT7} = 20$;

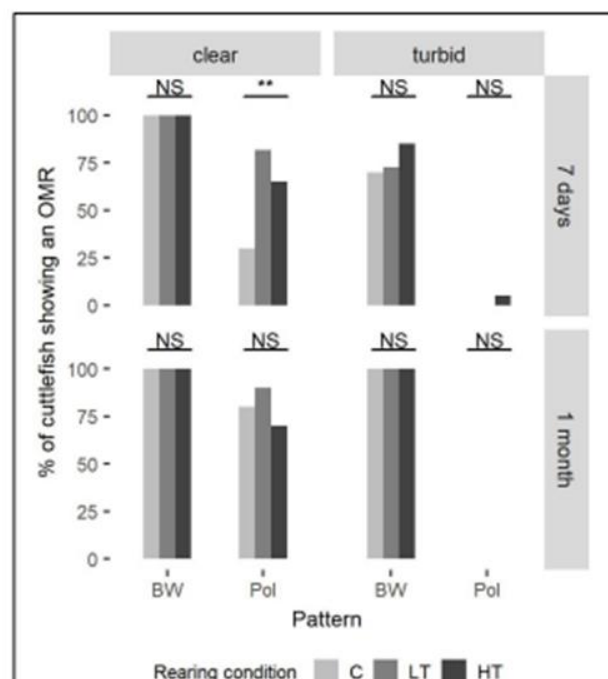


FIGURE 2 | The percentage of cuttlefish showing an optomotor response under three rearing conditions. At 7 days post hatching, 20 cuttlefish were tested in groups C and HT and 22 cuttlefish in group LT. At 1 month post hatching, 10 cuttlefish were tested in each group. Fisher-Freeman-Halton test (Fisher's exact test for count data with simulated p-value based on 10^5 replicates) was used to compare the three groups, with the addition of a post-hoc pairwise Fisher's test with Bonferroni corrections. At 7 days in clear water there is significant polarization sensitivity (PS) difference between the groups LT (80%) and C (30%) ($P = 0.0044$).

C-1 month, $\chi^2 = 6.13$, $df = 1$, $P = 0.013$, $n_{C30} = 10$; LT-1 month, $\chi^2 = 7.11$, $df = 1$, $P = 0.0077$, $n_{LT30} = 10$; HT-1 month, $\chi^2 = 5.14$, $df = 1$, $P = 0.023$, $n_{HT30} = 10$) (Figure 2). In fact, in turbid water, at 7 days, no animal showed any OMR, with the exception of one cuttlefish from HT group.

On the other hand, in turbid water the response rate for the intensity pattern was always higher than for the polarized pattern for all groups and both ages (McNemar test; C-7 days, $\chi^2 = 12.07$, $df = 1$, $P < 0.001$, $n_{C7} = 20$; LT-7 days, $\chi^2 = 14.06$, $df = 1$, $P < 0.001$, $n_{LT7} = 22$; HT-7 days, $\chi^2 = 12.5$, $df = 1$, $P < 0.001$, $n_{HT7} = 20$; C-1 month, $\chi^2 = 8.1$, $df = 1$, $P = 0.0044$, $n_{C30} = 10$; LT-1 month, $\chi^2 = 8.1$, $df = 1$, $P = 0.0044$, $n_{LT30} = 10$; HT-1 month, $\chi^2 = 8.1$, $df = 1$, $P = 0.0044$, $n_{HT30} = 10$) (Figure 2).

DISCUSSION

The aim of this study was to investigate effects on their visual capacities when rearing young cuttlefish in turbid or clear water. Whatever the water turbidity in the rearing system, no abnormal behavior (abnormal swimming, difficulty to catch prey, skin discoloration or damage) was observed in any animal.

However, the survival rate of juveniles was somewhat better in cuttlefish reared with low turbidity than that of animals kept in clear water.

When tested in clear water, PS improved with development. This is in accordance with the results of Cartron et al. (2013a). However, PS was significantly higher at 7 days in LT group (Figure 2). One can hypothesize that exposure to turbid water during early development can improve the development of PS in cuttlefish. Since young cuttlefish mainly prey upon mysids, which are transparent, the earlier their PS development, the higher their predation success. Domingues et al. (2004) showed that when fed transparent shrimps, rather than fish, young cuttlefish show higher growth and survival rates under laboratory conditions. As a consequence, constant use of clear water in a cuttlefish-rearing system may reduce the need of PS improvement to catch preys and may thus negatively impact PS development of juveniles, and hence their fitness. In addition, low turbidity may provide optimized conditions for reducing incoming light from the rearing system, thus reducing individual stress. Low turbidity may also facilitate concealment and mutual avoidance between individuals.

When tested in turbid water, sensitivity to light intensity (BW stripes) improved with development in all groups. However, the higher the turbidity in the rearing system the better the light-intensity sensitivity at 7 days. These results confirm for the first time the link between turbid-water rearing conditions and visual capacity improvement in young cuttlefish. However, in nearly all cases, there was no response to the polarized signal when tested in turbid waters. PS, more than light-intensity sensitivity, seems to be specifically limited by the turbidity of the water in juvenile cuttlefish. This is in contradiction with a paper by Cartron et al. (2013b,c), according to which PS improves vision in turbid water in 5-month old cuttlefish. However, in the case in question turbid water was obtained by mixing fine sand (Cartron et al., 2013a,b) whereas we used clay in the present study. In water, partially polarized light is subjected to scattering and absorption by content in suspension (Lerner, 2014). These effects on PS were size- and concentration-specific but not shape-specific [model with spherical particles hypothesis from Lerner et al. (2012) succeeded in explaining measured data in the field in Lerner et al. (2011)]. Fine sand particles and clay particles vary in size (above 50 and 20 μm , respectively). Mie particles (spherical particles with a size between 2 and 20 microns) depolarize the light (and reduce the polarization contrast) whereas geometric particles (size above 100 microns) increase partial polarization (Lerner, 2014). Therefore, different types of sediment creating turbidity may have a strong impact on the transmission of polarized signals. Indeed, Bainbridge and Waterman (1958) showed that mysid crustacean orientation with polarized stimuli improved with water turbidity, and suggested that turbidity created an additional intensity signal related to the polarization of the incoming light. They further speculated that this intensity signal may have overridden the original polarization signal and influenced the shrimps' behavior.

Our results are unexpected, suggesting that future studies could examine their relevance to the real-life situation of

cuttlefish. On the other hand, turbid water may offer an attractive environment for an ambush-predator like cuttlefish. It is interesting to note that fishermen usually collect mysids (cuttlefish preys) in turbid areas (Dickel personal observations from different locations in Luc sur Mer and Galveston, TX vicinities). In the present work, the conditions of turbidity (episodic events) in the rearing tank were maybe less frequent (once a day) than those experienced by wild juveniles in the field. As a consequence, more animals may develop PS in their natural environment. Turbid water in the field comprises a mixture of different particles such as fine sand, clay, other minerals and plankton and may well allow the cuttlefish to use PS to visually discriminate between transparent prey, its surroundings (Sabbah and Shashar, 2006; Johnsen et al., 2011) and predators (Cartron et al., 2013b,c). Future studies should explore the effect of water turbidity on PS when created with two components (algae and clay for example) as well as the single effect of each component. As an example, Nieman et al. (2018) showed that visual detection thresholds of two fishes (*Notropis atherinoides* and *Sander vitreus*) were more altered by algal turbidity compared to sedimentary turbidity. This study also demonstrated that the effect of combination treatment (algal and sedimentary turbidity) not only slightly decreased the amount of light (11%) when compared to the separate component (algal turbidity reduced it by 42% and sedimentary turbidity by 35%) but also green-shifted the light as with the algae treatment. As a result it would be difficult to predict the water turbidity effect on vision based only on the water turbidity concentration. However, direct measurements of stripe contrasts in variegated turbidities (using algae, sand, clay or combined ingredients) would provide valuable information. To state the obvious, cuttlefish possess a range of senses such as hearing (Komak et al., 2005) and smell (Boal and Golden, 1999) which may be used in parallel or alternately when one of the other senses is less efficient.

Multiple studies show that the environmental enrichment of a home tank improves the visual abilities (Cartron, 2012) or cognitive and memory skills (Dickel et al., 2000) of the cuttlefish. Environmental enrichment consists of adding stones, sand, shelters, and artificial plants but there is no study on how water turbidity could have an effect on cuttlefish welfare and fitness. The present study demonstrated that rearing cuttlefish in clear water could alter PS development when compared to low turbidity conditions. In addition low turbidity may reduce incoming light from the rearing system, thus reducing individual stress. Low turbidity may also facilitate concealment and mutual avoidance. It should be noted that a study by O'Brien et al. (2016) showed no difference in either predation or camouflage behaviors between cuttlefish reared in the wild (until 2 weeks before hatching) and those reared in clear water in laboratory conditions. However, there was an exception with a uniform pattern, when laboratory-reared cuttlefish produced better camouflage on a uniform background than those from the field). But in the latter study, the wild cuttlefish spent only the first part of their embryonic development in their natural environment, which may not have been sufficient to elicit behavior plasticity. The present study suggests that creating slight turbidity, possibly as a temporary change of the visual context, may improve rearing conditions for

young cuttlefish. Further study is necessary to assess the long-term effects of rearing-system water turbidity on the sensory skills and behaviors of juvenile and adult cuttlefish. Such a study would first also help to determine the maximum turbidity level the cuttlefish can tolerate (to maximize survival). Second, it has to be checked that the turbidity of the water brings an actual increase of cuttlefish survival (assessed by daily measurement of cuttlefish size, food consumption, survival rate at each age), which would counterbalance the cost for extra maintenance (more cleaning due to the sediment in the pipes, tanks, etc.).

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

AG and LD: conception and design of the experiment. AG: data acquisition and data analysis. All authors have taken active part in data interpretation, discussions, and preparation of the manuscript.

REFERENCES

- Bainbridge, R., and Waterman, T. H. (1958). Turbidity and the polarized light orientation of the crustacean mysidium. *J. Exp. Biol.* 35, 487–493.
- Boal, J., and Golden, D. (1999). Distance chemoreception in the common cuttlefish, *Sepia officinalis* (Mollusca, Cephalopoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 235, 307–317. doi: 10.1016/S0022-0981(98)00187-7
- Boal, J. G., Shashar, N., Grable, M., Vaughan, K., Loew, E., and Hanlon, R. T. (2004). Behavioural evidence for intraspecific signaling with achromatic and polarized light by cuttlefish (Mollusca: Cephalopoda). *Behaviour* 141, 837–861. doi: 10.1163/1568539042265662
- Cartron, L. (2012). *Perception de la Polarisation de la Lumière Chez la Seiche Sepia officinalis : Développement, Fonction et Approche Comparative*, University of Caen-Normandie, Caen. [thesis].
- Cartron, L., Darmaillacq, A.-S., Jozet-Alves, C., Shashar, N., and Dickel, L. (2012). Cuttlefish rely on both polarized light and landmarks for orientation. *Anim. Cogn.* 15, 591–596. doi: 10.1007/s10071-012-0487-9
- Cartron, L., Dickel, L., Shashar, N., and Darmaillacq, A.-S. (2013a). Maturation of polarization and luminance contrast sensitivities in cuttlefish (*Sepia officinalis*). *J. Exp. Biol.* 216, 2039–2045. doi: 10.1242/jeb.08039
- Cartron, L., Dickel, L., Shashar, N., and Darmaillacq, A.-S. (2013b). Effects of stimuli shape and polarization in evoking deimatic patterns in the European cuttlefish, *Sepia officinalis*, under varying turbidity conditions. *Invert. Neurosci.* 13, 19–26. doi: 10.1007/s10158-013-0148-y
- Cartron, L., Josef, N., Lerner, A., McCusker, S. D., Darmaillacq, A.-S., Dickel, L., et al. (2013c). Polarization vision can improve object detection in turbid waters by cuttlefish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 447, 80–85. doi: 10.1016/j.jembe.2013.02.013
- Darmaillacq, A.-S., Mezrai, N., O'Brien, C. E., and Dickel, L. (2017). Visual ecology and the development of visually guided behavior in the cuttlefish. *Front. Physiol.* 8:402. doi: 10.3389/fphys.2017.00402
- Darmaillacq, A.-S., and Shashar, N. (2008). Lack of polarization optomotor response in the cuttlefish *Sepia elongata* (d'Orbigny, 1845). *Physiol. Behav.* 94, 616–620. doi: 10.1016/j.physbeh.2008.01.018
- Derrington, A. (2000). Vision: can colour contribute to motion? *Curr. Biol.* 10, R268–R270. doi: 10.1016/S0960-9822(00)00403-6

FUNDING

This work was supported by grant number PRC 18763-17 by the French CNRS and Israeli MOST and by a grant to AG from la Région Normandie and MANCHE "Plateformes d'exploitation de ressources marines" cofinanced by European Union and la Région Normandie (FEDER/FSE 2014–2020).

ACKNOWLEDGMENTS

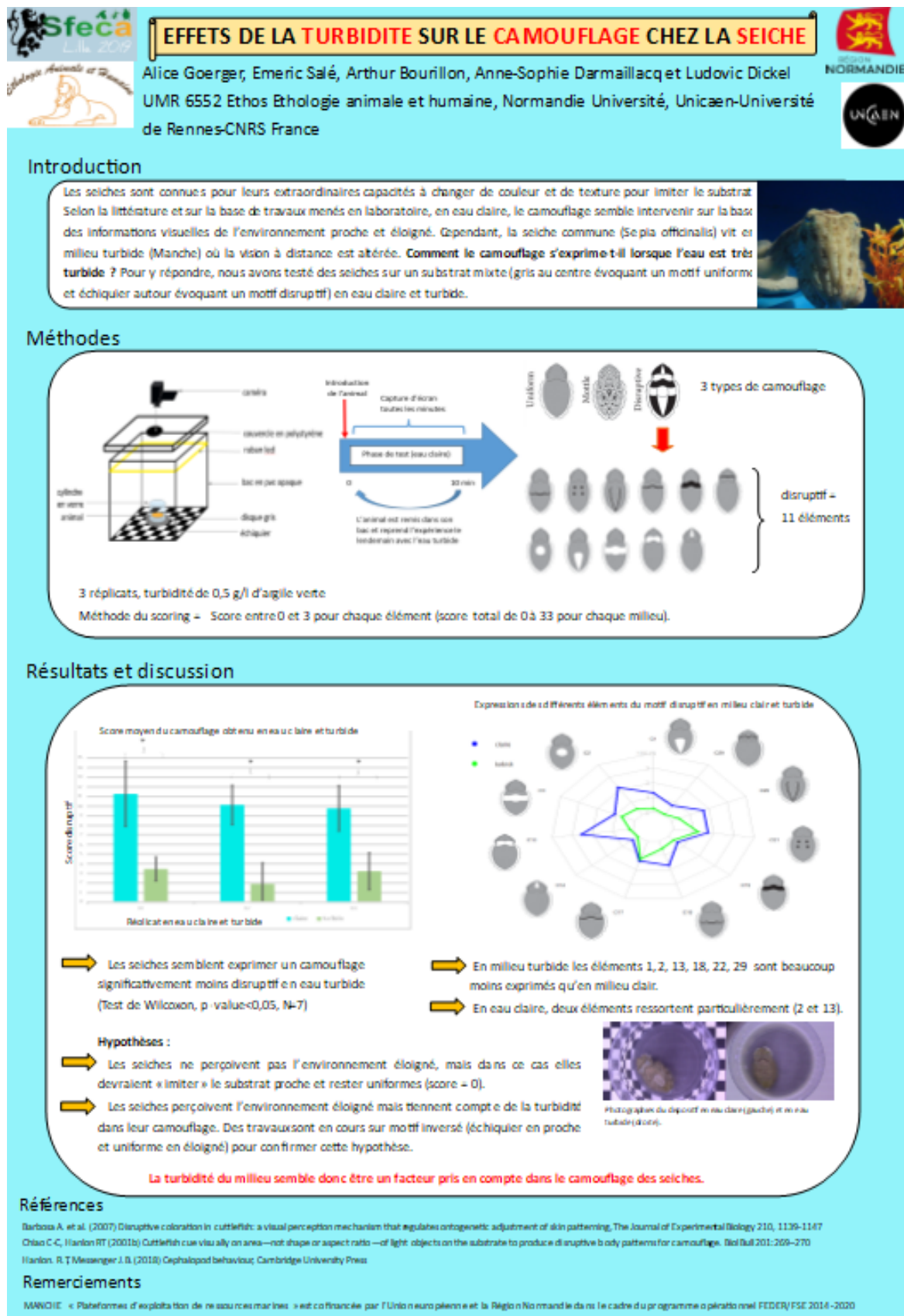
We acknowledge and thank Errol Zarfati, decd., who built the optomotor device, Jane Martin for the correction of English. The experiments performed in this study complied with the French National Legislation for animal experiments and with EU directive 2010/63 on the protection of animals used for scientific purposes.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

The Supplementary Material for this article can be found online at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphys.2021.622126/full#supplementary-material>

- Dickel, L., Boal, J. G., and Budelmann, B. U. (2000). The effect of early experience on learning and memory in cuttlefish. *Dev. Psychobiol.* 36, 101–110. doi: 10.1002/(SICI)1098-2302(200003)36:2<101::AID-DEV2<3.0.CO;2-L
- Dickel, L., Chichery, M. P., and Chichery, R. (1997). Postembryonic maturation of the vertical lobe complex and early development of predatory behavior in the cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Neurobiol. Learn. Mem.* 67, 150–160. doi: 10.1006/nlme.1996.3754
- Domingues, P., Sykes, A., Sommerfield, A., Almansa, E., Lorenzo, A., and Andrade, J. P. (2004). Growth and survival of cuttlefish (*Sepia officinalis*) of different ages fed crustaceans and fish. Effects of frozen and live prey. *Aquaculture* 229, 239–254. doi: 10.1016/S0044-8486(03)00351-X
- Ehlman, S. M., Sandkam, B. A., Breden, F., and Sih, A. (2015). Developmental plasticity in vision and behavior may help guppies overcome increased turbidity. *J. Comp. Physiol. A. Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.* 201, 1125–1135. doi: 10.1007/s00359-015-1041-4
- Fiorito, G., Affuso, A., Anderson, D. B., Basil, J., Bonnaud, L., Botta, G., et al. (2014). Cephalopods in neuroscience: regulations, research and the 3Rs. *Invert. Neurosci.* 14, 13–36. doi: 10.1007/s10158-013-0165-x
- Fuiman, L. A., and Magurran, A. E. (1994). Development of predator defences in fishes. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 4, 145–183. doi: 10.1007/BF00044127
- Gall, M., and Fernandez-Juricic, E. (2010). Visual fields, eye movements, and scanning behavior of a sit-and-wait predator, the black phoebe (*Sayornis nigricans*). *J. Comp. Physiol. A* 196, 15–22. doi: 10.1007/s00359-009-0488-6
- Gegenfurtner, K. R., and Hawken, M. J. (1996). Interaction of motion and color in the visual pathways. *Trends Neurosci.* 19, 394–401. doi: 10.1016/S0166-2236(96)10036-9
- Groeger, G., Cotton, P. A., and Williamson, R. (2005). Ontogenetic changes in the visual acuity of *Sepia officinalis* measured using the optomotor response. *Can. J. Zool.* 83, 274–279. doi: 10.1139/Z05-011
- Hartman, E. J., and Abrahams, M. V. (2000). Sensory compensation and the detection of predators: the interaction between chemical and visual information. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 571–575. doi: 10.1098/rspb.2000.1039
- Herald, E. S., Brownell, R. L. Jr., Frye, F. L., Morris, E. J., Evans, W. E., and Scott, A. B. (1969). Blind river dolphin: first side-swimming cetacean. *Science* 166, 1408–1410. doi: 10.1126/science.166.3911.1408

II – Poster SFECA 2019 :



III-Article dans la revue de l'université de Caen (Prisme)

PRISME

WWW.UNICAEN.FR / RECHERCHE



La seiche est le plus étudié des céphalopodes. Et pour cause, ses capacités cognitives sont à la fois étonnantes et complexes. Avec sa thèse¹, Alice Goerger, doctorante de l'équipe Neuro-éthologie cognitive des céphalopodes - NECC de l'unité Ethos, cherche à comprendre les effets de la turbidité de l'eau sur le comportement de cet animal plein de ressources.

La seiche doit, selon les recommandations pour le bien-être animal, être élevée dans des eaux propres et claires. Est-ce que l'élevage dans des eaux troubles, plus proche du milieu naturel, améliorerait les conditions de vie des seiches en laboratoire ? Quel serait l'impact sur ses comportements (camouflage, ensablement, prédation, capacités visuelles) ? Ces questions font l'objet de la thèse de doctorat d'Alice Goerger.

UNICAEN | UNIVERSITÉ DE CAEN NORMANDIE

DANS QUEL CONTEXTE RÉALISEZ-VOUS VOTRE THÈSE ?

La seiche commune constitue l'une des espèces les plus pêchées, notamment en Normandie. Depuis des années, le long de nos côtes, la population globale de seiches connaît de fortes fluctuations. La seiche ne vit qu'un ou deux ans et elle se développe et se reproduit près des côtes où la turbidité de l'eau varie pendant la journée. Elle s'est donc adaptée à vivre sans visibilité ou presque. Néanmoins, l'urbanisation récente du littoral peut conduire à des apports terrigènes supplémentaires augmentant la turbidité de l'eau de façon incontrôlée.

Est-ce que la turbidité de l'eau modifie les comportements dépendant de la vision des seiches juvéniles ? Est-ce que l'élevage dans une eau proche du milieu naturel ne permet pas d'optimiser leur bien-être et leur développement ? Autant de questions auxquelles je tente de répondre avec ma thèse.

QUE CHERCHEZ-VOUS À DÉMONTRER ?

Mon projet doit évaluer l'impact potentiel de l'augmentation de la turbidité de l'eau en milieu naturel sur les comportements de la seiche (camouflage, ensablement et prédation) afin de voir si son augmentation peut expliquer la chute de la population de seiches sur nos côtes.

Ensuite, il s'agira de déterminer si les juvéniles élevés en milieu turbide vont développer des compétences visuelles pour compenser la faible visibilité dans ce milieu. L'idée est de voir si la seiche est réellement adaptée à une vie en eau turbide. En d'autres termes, est-ce qu'un élevage en eau claire est adapté pour le bien-être et le développement de la seiche commune ?

QUELS SONT LES ENJEUX & LES RETOMBÉES POSSIBLES DE VOS TRAVAUX ?

L'enjeu majeur est d'étudier si la seiche a un développement optimisé en eau turbide et si elle peut s'adapter à ce paramètre présent dans son environnement naturel. Mes conclusions pourraient avoir un intérêt sur la pertinence ou non de la mise en conformité réglementaire des conditions d'élevage des seiches dans le respect de la directive 2010/63/UE relative à la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques.

Selon mes conclusions, la turbidité de l'eau pourrait être prise en compte dans les politiques de conservation de l'espèce. À plus long terme, des applications pourraient être envisagées pour le développement de matériaux permettant la vision en eau turbide.

¹ *Écologie visuelle de la seiche : effets de la turbidité sur la survie, le développement et la reproduction. Équipe NECC - Neuro-éthologie cognitive des céphalopodes - ETHOS UMR 6552.*



INSTAGRAM | @UNICAEN.RECHERCHE

ALICE GOERGER

ETHOS - UMR 6552 UNIVERSITÉ DE RENNES 1

UNIVERSITÉ DE CAEN NORMANDIE - CNRS

Éthologie animale & humaine

Écologie visuelle chez la seiche : effets de la turbidité sur la survie, le développement et la reproduction

Résumé :

En France la seiche commune *Sepia officinalis* est élevée en eau claire alors qu'elle a évolué dans un environnement naturel où la turbidité de l'eau varie saisonnièrement et quotidiennement. Cette thèse tente de voir si l'élevage dans des conditions proches du milieu naturel (i.e turbides) ne permet pas d'améliorer les conditions de vie des seiches en laboratoire. Nous avons démontré que la préférence pour le milieu turbide est âge dépendante : les jeunes seiches préfèrent l'eau claire et les plus âgées l'eau turbide. Le comportement prédateur des seiches n'est pas modifié en milieu turbide sauf pour le groupe élevé en turbidité forte où le comportement prédateur est moins performant en eau turbide. Les seiches adaptent leur camouflage à la turbidité de l'eau de leur environnement. L'environnement d'élevage joue probablement sur la façon dont les seiches perçoivent la turbidité. La turbidité impacte également l'ensablement, un comportement défensif pourtant peu dépendant des stimuli visuels. Nous avons également montré un effet de l'expérience individuelle et du milieu d'élevage sur l'adaptation à la turbidité. A l'âge de 7 jours les seiches élevées dans une eau turbide développent des capacités visuelles supérieures en eau claire (sensibilité à la polarisation) et en eau turbide (contraste d'intensité). Nos résultats préliminaires semblent suggérer que la seiche utilise préférentiellement la modalité olfactive en eau turbide. La couleur de l'œuf, le site de ponte et le milieu d'élevage influencent les capacités visuelles de seiches juvéniles et conditionnent leur sensibilité et leur adaptation à la turbidité. Chez une espèce d'eau claire, *Sepia pharaonis* la turbidité influence les capacités visuelles mais les individus semblent limités dans les réponses adaptatives qu'ils peuvent produire pour se camoufler dans un milieu turbide. L'ensemble de nos résultats montrent que la turbidité du milieu, lorsqu'elle est modérée, est un élément d'enrichissement qui pourrait être utilisée afin d'améliorer les conditions d'élevage de la seiche commune.

Mots clés : *Sepia officinalis*, seiche, céphalopode, turbidité, capacités visuelles, polarisation, test de choix, camouflage, ensablement, prédation, modalités sensorielles, écologie embryonnaire

Visual ecology in cuttlefish : effects of water turbidity on survival, development and reproduction

Abstract :

In France, the common cuttlefish *Sepia officinalis* is reared in clear water whereas it evolved in a natural environment where water turbidity varies seasonally and daily. This thesis therefore attempts to see if rearing in conditions close to the natural environment (i.e. turbid) would not improve the living conditions of cuttlefish in the laboratory. We have shown that the preference for turbid environment is age dependent: young cuttlefish prefer clear water and old cuttlefish prefer turbid water. The predatory behavior of cuttlefish is not modified in turbid water except for the group reared in high turbidity: in this group the predatory behavior is less efficient in turbid water. Cuttlefish adapt their camouflage to water turbidity in their environment. The rearing environment probably modify the way cuttlefish perceive water turbidity. Water turbidity also impacts sand-digging behavior, a defensive behavior that is not very dependent on visual stimuli. We also showed an effect of individual experience and rearing environment on adaptation to water turbidity. At the age of 7 days, cuttlefish reared in turbid water develop better visual abilities in clear water (sensitivity to polarization) and in turbid water (intensity contrast). Our preliminary results suggest that cuttlefish preferentially use the olfactory modality in turbid water. Egg color, spawning site and rearing environment influence the visual abilities of juvenile cuttlefish and condition their sensitivity and adaptation to water turbidity. In a clear water species, *Sepia pharaonis*, water turbidity influences visual abilities but individuals seem limited in the adaptive responses they can produce to camouflage themselves in a turbid environment. All our results show that water turbidity of the environment, when it is moderate, is an enrichment element that could be used to improve the rearing conditions of the common cuttlefish.

Key words : *Sepia officinalis*, cuttlefish, cephalopod, water turbidity, visual abilities, polarization, choice test, camouflage, sand-digging behavior, predation, sensory modalities, embryo ecology