



HAL
open science

Au sujet des couleurs de céphalopodes - rencontre de points de vue sémiotique et éthologique

Marie Renoue, Pascal Carlier

► **To cite this version:**

Marie Renoue, Pascal Carlier. Au sujet des couleurs de céphalopodes - rencontre de points de vue sémiotique et éthologique. *Semiotica*, 2015, 2006, 10.1515/sem.2006.042 . hal-03850198

HAL Id: hal-03850198

<https://hal.science/hal-03850198v1>

Submitted on 12 Nov 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

See discussions, stats, and author profiles for this publication at:
<https://www.researchgate.net/publication/249934006>

Au sujet des couleurs de céphalopodes — rencontre de points de vue sémiotique et éthologique

Article *in* Semiotica · August 2006

DOI: 10.1515/SEM.2006.042

CITATIONS

3

READS

34

2 authors, including:



Pascal Carlier

Aix-Marseille Université

13 PUBLICATIONS 93 CITATIONS

SEE PROFILE

Au sujet des couleurs de céphalopodes — rencontre de points de vue sémiotique et éthologique

MARIE RENOUE et PASCAL CARLIER

Résumé

Traitant de la coloration des céphalopodes, les auteurs procèdent à un examen critique des explications physiologique et physico-chimique du phénomène et de ses interprétations en termes de communication de message, d'utilité pour la survie de l'espèce (fitness darwiniste), de représentation 'plasmatique' (modèle formaliste de Portmann signifiant un type de rapport au monde), de manifestation de 'changements d'humeur' et du monde subjectif de l'animal (Umwelt de von Uexküll et mouvements d'expression de Buytendijk). Conciliant une approche située de la cognition animale et le modèle tensif de la sémiotique, les auteurs proposent un modèle original de corrélation entre niveaux de tension et de réactivité cognitives et apparence plus ou moins contrastée de l'animal interagissant avec son environnement.

Traiter de la couleur des céphalopodes d'un point de vue qui soit pertinent pour la sémiotique et pour l'éthologie : l'originalité de ce projet semble résider davantage dans le choix de l'objet d'étude que dans une rencontre interdisciplinaire qui a déjà eu lieu dans le cadre de la zoosémiotique inaugurée par T. A. Sebeok depuis une quarantaine d'années.

Cependant s'il convient de préciser la valeur des termes de couleur et de céphalopodes du titre, revenir sur les modalités d'un rapprochement entre les études de la signification et du comportement ne semble pas inutile, surtout quand il s'agit comme ici d'une sémiotique de tradition européenne particulièrement peu prolifique à ce sujet.¹ Les chercheurs de l'École parisienne ont en effet négligé le monde animal, même si leur intérêt pour la signification en général rejoint celui des éthologues attentifs aux sens de patterns comportementaux, même si des travaux récents, enrichis par des références interdisciplinaires, ont visé à une naturalisation du sens et à un examen de la perception, du corps et des modalités intentionnelles. Nous ne trouvons pas davantage d'analyses sémiotiques centrées sur les

discours éthologiques qui répondraient à la question : qu'est-ce qui fait sens pour un éthologue confronté à un comportement animal ? comment ça fait sens pour l'observateur humain spécialisé en éthologie ?

Notre projet n'est pas de combler ce vide, mais plus modestement de croiser deux approches sémiotique et éthologique de la signification et de l'interprétation. C'est autour des discours interprétatifs tenables et des significations assignables à des apparences observables que nous proposons donc, en tant que sémioticienne et qu'éthologue, d'élaborer un discours commun qui puisse profiter des apports de chaque discipline.

Plurielles, les questions que nous poserons sont les suivantes : Qu'en est-il des couleurs dont nous savons les approches et les définitions extrêmement variées qu'offrent la physique, la psychologie ou la philosophie ? Convient-il de parler de couleurs, en tant que phénomènes observables, ou de coloration, en tant que processus ? Qu'en est-il de la manifestation-perception de la couleur ou coloration ou, plus trivialement, que voit l'humain de la couleur du céphalopode, que voit le céphalopode ? A ces interrogations qui visent le sens des objets visés s'ajoute une réflexion sur le point de vue qui doit s'adapter au point d'ancrage choisi. Les questions visées de manière récurrente sont donc les suivantes : Quel(s) sens donner aux couleurs variées et variables des céphalopodes ? Comment les sémioticiens et éthologues envisagent-ils la question du sens ?

1. Complexité des points de vue et 'perspective naturaliste' sur la couleur — coloration

Traiter de la couleur, c'est d'emblée se confronter à un domaine fertile en débats et en définitions ; et ce, même si l'on envisage seulement du point de vue de l'humain. Introduisant un numéro d'*Ethnologie française*, M. C. Pouchelle souligne que la couleur constitue « un terrain de choix aux partisans ou adversaires des universaux » — les travaux maintes fois cités de Berlin et Kay parus en 1972 et les critiques dont ils furent l'objet en témoignent — et « un point névralgique entre le biologique et le culturel » (1990 : 365). Mais ces divergences ne semblent pas nuire au caractère exemplaire de la couleur maintes fois appelée à illustrer le bien fondé d'approches disciplinaires ou théoriques. La sémiotique, à la suite du linguiste et glossématicien L. Hjelmslev,² convoque en effet la couleur pour justifier son approche formelle et autonome — une autonomie aujourd'hui relativisée, Cl. Zilberberg évoquant au sujet d'une sémiotique de la couleur un « passage en douceur d'une forme scientifique' unique et naturelle des constituants élémentaires à une 'forme sémiotique' plurielle et culturelle d'ensembles constitués » (sous presse). Et en sciences cognitives,

F. Varela utilise la couleur pour exemplifier sa théorie intégrative de l'« énaction » et rendre ainsi compte de l'émergence de la signification à partir de l'histoire d'un couplage structurel biologique, historique et culturel qui lierait le sujet au monde (1992:212–248) : une manière de concilier le biologique et le culturel reprise par la sémiotique de la perception (Fontanille 1999 ; Renoue 1996 et 2001).

Qu'est-ce donc que la couleur et comment en traiter ? Les définitions et les approches varient parfois avec les disciplines. Ainsi, l'historien M. Pastoureau insiste sur la valeur toute relative, historique et culturelle des couleurs : car « pour l'historien, comme pour l'anthropologue, la couleur ne se définirait pas tant par ses considérations optiques, physiques ou chimiques que par ses considérations sociales ... et la couleur, ce serait d'abord et surtout ce que l'homme en fait en société » (1990 : 368). Mais, dans une même discipline ou sous une même perspective, les points de vue évoluent ou se croisent, comme le soulignent le philosophe J. Gayon ou encore le biologiste A. Portmann.

Examinant les théories et questionnements sur la couleur qui ont marqué la « perspective naturaliste », J. Gayon propose une définition relative — « la couleur, c'est la lumière considérée sous l'angle de son appropriation par des êtres organisés » (1992:275) — et un exposé historique des approches classées en fonction de leur justesse ou pertinence par rapport au point de vue 'naturaliste' adopté. Il s'agit pour l'auteur de dépasser les deux attitudes spéculatives inhérentes au paradigme psycho-physique d'une couleur « résorbée dans l'analyse physicienne de la lumière » et/ou réduite à « une qualité perçue ». Pour défaire ce paradigme dominant, quatre auteurs sont convoqués : Descartes vaudrait comme promoteur du paradigme psycho-physique, Berkeley et Kant proposeraient une naturalisation de la couleur en mettant l'accent sur son *utilité vitale* et, terme du parcours, Darwin serait l'instigateur d'une interprétation biologique qui, interactive, verrait la couleur comme « dotée d'une signification dans l'économie naturelle des rapports entre espèces » (1992:288)³. Et suivant la perspective darwinienne, la couleur vaudrait comme « dispositif de survie et de reproduction », comme l'illustreraient le mimétisme biologique des papillons à l'apparence d'abeilles étudié par H. Bates, les couleurs chatoyantes des fleurs à la fécondation entomogame de Darwin ou la compétitivité sexuelle de mâles richement colorés (1992:287–289). J. Gayon conclut alors sur la dimension ontologique de la couleur ainsi conçue « comme système de relations entre des êtres colorés et des êtres qui perçoivent la couleur », comme un « système de relations qui a son histoire », donc « comme un phénomène organique » capable de subsumer et d'assurer la convergence des théories physique de la lumière et psychologique de la vision (1992:291).

Dans sa recherche de « lois pour comprendre la forme animale » (1961 : 23), A. Portmann⁴ adopte également un point de vue relationnel lorsqu'il présente son étude minutieuse des apparences formelles érigées au rang d'organes visuels dotés de fonctions particulières. Traitant de chenilles et de chrysalides cryptiques ayant l'apparence eidétique, colorée et positionnelle de petites branches, il écrit : « Dans tous les cas, il s'agit de structures visuelles qui ont un seul but : produire un certain effet sur l'œil ami ou ennemi qui les examine. Les organes visuels sont uniquement des émetteurs dont l'effet est strictement limité à un appareil récepteur bien déterminé » (1961 : 109–110). Mais, il relativise : l'interprétation dominante d'une adaptation des formes au milieu ambiant, comme moyen de protection, aurait été favorisée par l'attention particulière accordée par les biologistes à des cas d'espèce, formes cryptiques ou 'parures' animales censées avertir, terroriser ou exciter. Portmann propose alors de 'mettre de l'ordre' en dissociant les formes animales et l'apparence visible qui peut être cryptique, signalétique ou encore « 'indifférente' pour la vie de l'animal » — par exemple dans le cas des nautilus (céphalopodes) ornés de rayures colorées qui leur sont invisibles et n'ont « aucune signification optique pour leur existence » (1961 : 110–121). Pour comprendre le sens de ces couleurs et de ces dessins, il faut donc envisager d'autres perspectives que celle de leur utilité dans la *fitness* (la valeur de survie) de l'espèce et interroger la valeur plus générale de leur expression.

Quel est le sens des couleurs et que nous apprennent-elles ? Pour Portmann, « les caractères morphologiques ont une valeur structurale particulière qui ne peut être comprise ni comme une fonction de conservation ni comme une expression de changements d'humeur. Cette valeur structurale ferait apparaître l'originalité de cette création plasmatique ». Il s'agit donc d'une « 'valeur représentative' » ou auto-représentative, que Portmann rapproche de « la 'valeur démonstrative de l'être' » envisagée par Buytendjik en 1928 (1961 : 208–209). Des observations précises des formes animales considérées dans leur devenir, des relevés de similitudes (associées à une parenté ontogénétique ou à une convergence évolutive), de régularités et de corrélations morphologiques, permettent au biologiste de formuler des hypothèses sur les lois régissant les formes animales et de dresser une systématique qu'il hiérarchise en vertu des possibilités de rapport au monde extérieur que la forme, en tant que « reflet de la vie intérieure », manifesterait (1961 : 178).

Outre le refus de la réduction fonctionnaliste, ajoutons que Portmann revient sur la limitation des recherches, par ailleurs indispensables, de la génétique et de la physiologie seules reconnues dans la biologie actuelle. Or, la microanalyse ne peut rendre compte de la morphologie. Aussi juxtapose-t-il les analyses chimiques, génétiques et morphologiques dans

ses études des couleurs pigments ou structurales, de l'influence colorante de l'environnement, des changements adaptatifs, des rythmes de coloration ou de leur rôle de signal, de camouflage ou de présentation de l'organisme même (1959 : 77–102 ; 1974 : 476–491).

Les travaux des biologistes sur les céphalopodes auxquels nous nous référerons par la suite multiplient également les points de vue. Les paradigmes physiques et physiologiques dominent néanmoins, orientés par la question : qu'est-ce qui produit de la couleur dans l'animal ? Nous le verrons, la réponse donnée convoque les notions de réflexion, diffraction et absorption de la lumière, également la physiologie de la peau avec les pigments des élastiques chromatophores. En fait, plus que la question de la définition des couleurs perçues et nommables, il s'agit de repérer des différences colorées et des variations. Et en la matière, il y a de quoi satisfaire l'amateur de couleurs, puisque non seulement dans la famille des céphalopodes le spectre des couleurs possibles des espèces diffère, mais qu'un même individu peut changer avec une rapidité étonnante d'apparence colorée. C'est donc de coloration en tant que processus dont il s'agit surtout de rendre compte. L'interrogation posée par les biologistes et les éthologues se complexifie ; à la question posée sur les causes — actants et opérations — qui produisent les couleurs s'ajoute celle sur les motifs ou motivations intentionnelles des changements de couleurs.

Quel sens donner à ces changements de couleur ? Les darwinistes répondent, nous venons de le voir, en faveur d'une valeur de survie d'autant plus évidente que l'homochromie 'cryptique' est ici de la partie — cf. son rôle dans la prédation : la capture des proies et l'évitement des prédateurs — et Portmann retient, outre l'expression plasmatique, les rôles de conservation et la manifestation de changement d'humeur. Plus influencés par les théories de la communication, des biologistes comme L. Bonnaud et R. Boucher-Rodoni (2002) évoquent une transmission d'information et même la transmission de deux informations lorsque le corps d'une pieuvre est divisé en deux couleurs nettement différenciées et séparées. Ce qui pose évidemment plusieurs questions : celle de l'intentionnalité animale que l'approche darwinienne attentive aux lois biologiques élude et la question tout aussi épineuse de la définition d'une information ou pour le moins de sa quantification.

2. Information, différence, homochromie et cryptique en sémiotique

Traiter d'information pose des problèmes de définition indéniables. Il ne s'agit pas seulement de revenir sur la simplification de la notion d'information telle qu'employée par L. Bonnaud et R. Boucher-Rodoni (2002)

— une information indéfinie sinon comme corrélat d'une couleur, mais délimitée et quantifiable. J. Hoffmeyer et C. Emmeche (1991) s'y sont employés en montrant les limites d'une approche purement statistique de l'information considérée dans un ensemble clos, l'oubli de sa dimension mentale et subjective et la perte afférente du contenu sémantique. Dans leur présentation des thèses de l'École de Palo Alto, J. J. Wittezeale et T. Garcia soulignent également que « cette notion d'information, qui devient la base, la 'particule élémentaire' à partir de laquelle tout le raisonnement, tout le processus explicatif du comportement pourra s'élaborer », est, suivant l'expression d'H. von Foerster, « le plus vicieux des caméléons conceptuels » (1992 : 74). Après un examen des contextes épistémologiques de l'utilisation de cette notion — les lois de la thermodynamique, l'entropie, la transmission statistique de Shannon ... — ces auteurs en viennent finalement à citer G. Bateson et sa définition minimaliste : « en fait, ce que nous désignons par information — l'unité élémentaire de l'information —, c'est une 'différence qui fait la différence' » (Bateson 1972 : 210).

La valorisation de la différence, en tant qu'elle serait distinctive, abstraite et interne à un système, et les exemples de perception visuelle de Bateson (1972 : 135, 209, 240) ont de quoi satisfaire le sémioticien qui a fait de la différence la condition minimale de la signification. Greimas et Courtés ont écrit : « nous réservons le terme de signification à ce qui nous paraît essentiel, c'est-à-dire à la 'différence' — à la production et à la saisie des écarts » (1979–1986 : 335) et, dessinant l'émergence de la signification, le père de la sémiotique européenne envisage également une positivité de la différence en ces termes : « La perception, c'est être placé devant un monde bariolé. Quand l'enfant ouvre les yeux devant le monde pendant les premières semaines de sa vie, il perçoit un mélange de couleurs et de formes indéterminées : c'est sous cette forme que le monde se présente à lui. C'est là qu'apparaît ce que j'appelle le sens négatif, c'est-à-dire les ombres de différences et de ressemblances, les plaques ou les taches qui, situées sur des lieux isotopes (pour qu'il y ait un domaine de comparabilité), affirment une sorte de différence ... affirment que 'ce n'est pas la même chose' ... Pour moi, le geste fondateur, le jugement fondateur, c'est la négation de ces termes différentiels, négateurs eux-mêmes. On a là une sorte d'être qui n'est rien, en formation. L'acte de jugement, c'est la négation du négatif, qui fait apparaître la positivité » (Greimas in Arrivé et Coquet 1987 : 313).

Quand on traite de la couleur et de sa définition, insister sur l'importance de la différence ou sur celle de son équivalent perceptif, le contraste, va de soi. Insister sur la positivité de la différence, sur celle qui fait sens n'est pas non plus dénué d'intérêt quand on considère, outre

l'homochromie, le 'cryptique' ou le camouflage. Dans son ouvrage sur le camouflage, Portmann insiste sur la différence : contrairement à l'homochromie qui est ressemblance entre un animal et son environnement, le camouflage comprend l'étude d'activités particulières, des patterns comportementaux complexes et des structures étrangères associées avec l'homochromie (1959 : 80). Autre distinction cette fois exclusive sur laquelle les naturalistes et les zoosémioticiens se sont penchés : le mimétisme et le cryptique. Du premier cas il semble que ressortissent les exemples des papillons étudiés par Bates, les formes animales des plantes à pollen évoqués auparavant ; il s'agirait alors d'une relation d'analogie entre des êtres non homologues — sans relation de parenté biologique —, d'une relation fixe si l'on se réfère aux exemples donnés. Du second cas ressortiraient les caméléons, les céphalopodes, dont les apparences colorées se modifient localement et parfois très rapidement en fonction de leur environnement. En fait, ces définitions sont sujettes à des discussions et à des controverses, en particulier dans le monde des zoosémioticiens qui n'abordent pas la question sous l'angle du processus, mais sous celui plus intentionnel de l'émission et de la réception.

Reprenant les travaux de R. Vane-Wright exposés dans *le Biological Journal of the Linnean Society* 13 de 1980, le zoosémioticien T. Maran évoque ainsi sa distinction entre « mimicry » et « crypsis » — « whenever the mimic resembles an organism that belongs to a general 'cognitive model' of the signal receiver, there is mimicry ; in crypsis, by contrast, the animal tries to avoid producing signals that might be detected by the signal receiver » — et sa définition du cryptique comme un *nonsignal*, un non-signal théoriquement situé entre « the actual communication of signals » et « situations in which animals avoid producing any signal at all, e.g., by trying to hide » (2001 : 331). Face à cette distinction complexe reposant sur des oppositions d'activation et de modélisation cognitive, à l'hypothèse d'un 'non-signal' — une notion théoriquement peu économique et qui présente l'inconvénient, nous semble-t-il, de déplacer la négation de l'action (*avoid*) sur un objet (*nonsignal*) alors peu concevable —, Maran reprend le concept d'Umwelt de J. von Uexküll et définit le *crypsis* comme message sans signification : « when the model of resemblance plays an important part in the receiver's Umwelt, there is mimicry, but when the mimic tries to dislocate its perceivable properties to a world outside of the receiver's Umwelt, thus making its message meaningless to a signal receiver, there is crypsis » (2001 : 331). Pour le sémioticien D. Martinelli, il s'agit de différencier le mimétisme décrit par Bates — 'un don de la nature et non un choix intentionnel' — du *cryptic mimicry* ; mais il conteste la dimension sémiotique de celui-ci en vertu du désir de l'animal d'établir ou non une communication avec son poursuivant,

soient deux attitudes qui seraient traduisibles par les propositions : « Look at me — I'm not your prey ! » et « Let's hope the predator doesn't see me » (2004 : 3). 'Non-signal,' 'message sans signification,' 'non intention de communiquer' : si la négation du *crypsis* ne fait pas de doute, la question posée par ces lectures est celle du lieu de la négation.

Les interprétations avancées ressortissent évidemment toutes d'une théorie de la communication dont la pertinence est toujours présupposée et qui induit les termes de message, de récepteur, d'intention ou d'intentionnalité d'animaux essayant ou désirant. La question de l'intentionnalité animale apparaît cependant des plus controversées dans le monde des sciences du comportement. Citons seulement l'étude du philosophe D. Beisecker (1999) qui évoque les arguments des deux camps opposés des 'amis des bêtes' et de leurs opposants, leurs travaux pour affirmer ou infirmer l'existence de capacités linguistiques chez certains animaux ; ces capacités linguistiques étant posées comme (seules ?) expressions d'une intentionnalité (incontestable ?). Plus précis, il présente ensuite les supports de différents types d'intentionnalité — celle biologiquement déterminée que considérerait R. Millikan et celle hiérarchisée de D. Dennett en fonction des capacités d'adaptation de l'animal — et sa conception d'une intentionnalité non-biologiquement déterminée ou finalisée qui, née d'un apprentissage, s'appuierait sur l'intentionnalité d'autrui en vue par exemple de le tromper ; ce que les interprétations des zoosémioticiens du 'cryptique' semblent induire.

3. Communication ou observable : définitions d'*Umwelten* et de significations pour l'animal

'On ne peut pas ne pas communiquer' : faut-il limiter la portée de la célèbre formule de Watzlawick à un contexte social et culturel proche de celui que connaissent les humains ou doit-elle être généralisée pour rendre compte du comportement de tous les animaux, calmars et poulpes grégaires ou solitaires ?

Inaugurant une approche conciliant une éthologie, définie à partir de N. Tinbergen comme 'étude biologique du comportement' et une sémiotique, définie comme 'science' ou 'théorie générale des signes',⁵ la zoosémiotique développée par et à partir de Sebeok s'est souvent centrée sur l'étude des modalités de la communication animale (1972 : 64, 122). Dans ces analyses premières et fondatrices, naturalistes, éthologues, théoriciens de la communication et linguistes étaient convoqués et le schéma fonctionnel de la communication examiné à partir des six facteurs retenus : les canaux sensoriels de communication ; le destinataire et le destinataire, encodeur

et décodeur du message ; le code et le message ; le rôle du contexte (1972 : 63–83). L'intérêt des réflexions menées dans le sillage de Sebeok pour préciser les contenus et les fonctions de la communication ou pour décrire ses manifestations ou expressions est indéniable. Néanmoins, le point de départ que nous avons choisi ici n'est pas celui de la communication, soit l'interprétation d'un type de comportement, mais un observable, la couleur et la coloration. Raisonner en termes de communication ou de transmission d'une information, c'est en effet orienter la perspective par l'interprétation implicite de comportements, envisager une intentionnalité et une transmission plus ou moins réussie entre des actants, et en l'occurrence entre les animaux observés — l'analyste observateur étant généralement considéré comme exclu du schéma communicationnel — ; or des phénomènes sont apparus à Portmann comme 'sans adresse,' non dirigés vers les yeux d'un partenaire sexuel ou d'un ennemi. C'est également ne retenir que ce qui participerait d'une interaction communicationnelle ; et compte tenu du projet que nous avons défini, ce point de vue peut apparaître comme restrictif. Notre objet étant la couleur, nous proposons de partir d'observables pour en préciser les formes — les modèles ou *patterns* et les variations — et pour tenter de les interpréter.

Partir d'un observable et non de l'interprétation fonctionnelle minimale que serait la communication, certes ; mais l'approche n'en pose pas moins des problèmes de définition de l'observable. Poser la question de l'observable, c'est évidemment interroger la portée généralisatrice de l'observé et le point de vue de l'observateur. Sebeok a justement insisté sur l'importance de la notion d'*Umwelt* théorisée par von Uexküll (Sebeok 1986 : 1131–1131). Qu'est-ce que l'*Umwelt* ? c'est l'environnement de l'animal, celui qu'en vertu de sa constitution biologique propre, il sent et dans lequel il agit, celui qui l'invite à un type de comportement et qui le modalise. Autant dire que l'animal et son environnement sont inter-définis ou dans des rapports réciproques de dépendance fonctionnelle. Pour illustrer la spécificité de ces *Umwelten* propres à chaque espèce, J. Deely évoque la perception des couleurs (2001 : 126), comme F. Varela qui, après avoir noté la dimension culturelle de la perception des couleurs, précise les particularités biologiques des espèces dotées d'un nombre varié de types de photorécepteurs : les hommes sont trichromates, les lapins dichromates, les poissons rouges tétrachromates, les oiseaux diurnes pentachromates (Varela, Thompson, et Rosch 1992 : 245). Même s'il convient de distinguer organes perceptifs et vision, ces exemples montrent à quel point les appareils physiologiques et les environnements colorés des uns et des autres sont différents et difficilement concevables. L'homochromie et le cryptique évoqués auparavant nous invitent néanmoins à pousser plus loin la réflexion. En effet, si le camouflage implique un œil voyant

dont se cacher, comme le souligne Portmann (1959:9), il appert que le camouflage peut duper des animaux d'espèces et même d'ordres différents tels que les poissons ou les hommes. De ceci, il semble qu'il faille conclure que les différences ou contrastes sont des effets de surface également perçus par ces animaux et qu'il y a une certaine permanence ou identité des contrastes visibles. Peu importe alors qu'on les perçoive ou les nomme comme contrastes de telles teintes, de tonalité ou de luminosité. Ce qui importe c'est la différence et la définition relationnelle des valeurs colorées dans le système perceptif propre aux espèces voyantes concernées.

En évoquant le camouflage pour approcher des *Umwelten* invisibles à quiconque sinon à leur propre sujet, nous avons retrouvé Sebeok qui conseille de faire « an exact analysis of the other being's sensory organs (receptors) in order to enumerate the sign-carriers which the living being under observation is capable of receiving and to observe the behavioral responses to the received carriers » (1986:1131). C'est en effet à partir d'observations fines du comportement animal que l'observateur humain peut tenter de re-construire ce qui peut être une 'différence pertinente' pour l'animal. Peut-on tenter de définir plus précisément non seulement ce qui ferait sens pour l'animal mais aussi ce que seraient ces sens ? Sebeok trouve chez von Uexküll la structure triadique du signe peircien : il y aurait le support biologiquement pertinent pour l'animal, la signification que l'animal lui imposerait et l'interprétation déterminée par le cercle fonctionnel reliant l'animal à son environnement, soit la nourriture, le sexe, l'ennemi ou le *medium* (1986:1131). Commentant également la notion d'*Umwelt*, F. J. J. Buytendijk illustre pour sa part ce que serait une signification rudimentaire grâce à l'exemple d'une seiche aveugle se promenant les bras tendus sur le sol de l'aquarium : « si on touche l'extrémité d'un bras antérieur avec une baguette de verre, le bras se retire ; si l'animal touche la baguette au cours de son mouvement propre, le bras ne se retire pas, l'animal lance un ou plusieurs bras pour tâter l'obstacle » (1958:59). L'exemple de l'être touché et du toucher n'est évidemment pas fortuit dans un contexte phénoménologique, et la valeur expressive des mouvements rétensif ou protensif est reconnue par la sémiotique tensive de J. Fontanille et Cl. Ziberberg (1998).

L'activité animale étant considérée comme une relation significative au monde extérieur, Buytendijk en différencie plus précisément deux formes sensori-motrices : les mouvements expressifs et l'action. Alors que celle-ci relèverait davantage de l'événement et du but, « le mouvement expressif relèverait de l'état, ressortirait de la situation, état-situation pourvu d'un sens, d'une portée, de par la modalité propre à l'activité même » (Buytendijk 1952:118). L'explication qui suit fait davantage encore écho, pour le sémioticien greimassien, aux écrits de Cl. Zilberberg sur ce qu'il appelle la

‘forme-affect’ : « Activité la plus primitive, le mouvement serait en effet attitude, précédant l’action et représenterait la mise en branle suscitée par le contact avec la situation, non seulement comme ébranlement, comme affect, conçu comme émotion chez le sujet passif en l’occurrence, mais comme la motion faisant suite à cette émotion, comme la ‘réponse’ à cet ébranlement, c’est-à-dire cette mise en branle, en vertu de laquelle l’acte qui doit être accompli — et qui doit ‘éventuellement’ développer la situation — se trouve ‘anticipé’ ... Et l’émotion est alors définie comme la conscience de l’objet — de la situation — tel qu’il se présente au sujet, tel qu’il est posé ‘par’ le sujet par le truchement de son état corporel » (1952 : 119–120). L’exemple donné est le suivant : « L’expression de peur qui répond à une menace est l’image à la fois d’un monde apeurant et d’une sensibilité apeurée » (1952 : 120).

4. Des céphalopodes et des couleurs

Qu’est ce qu’un céphalopode ? Du point de vue de la systématique, la classe des céphalopodes appartient à l’embranchement des mollusques, comme les lamellibranches et les gastéropodes. Mais, les différences entre ces trois classes principales sont énormes. Cherchant les signes révélateurs de leur niveau d’organisation et de leurs rapports avec leur environnement, Portmann compare le système nerveux, le degré de différenciation des organes sensoriels et la morphologie de ces animaux dotés, pour certains, de coquilles aux aspects les plus diversifiés et les plus esthétiques. Les corrélations finalement établies sont les suivantes : « le mode de formation d’un mollusque inférieur peut être considéré comme ‘extensif’, c’est-à-dire visant surtout au développement extérieur de la structure, celui d’un mollusque supérieur comme ‘intensif’, c’est-à-dire qu’à la simplicité externe correspondent une plus grande complexité interne et une augmentation des possibilités de rapport avec le monde extérieur » (Portmann 1961 : 104–105). Plus précisément, les céphalopodes sont présentés comme les moins rudimentaires avec leur organisation nerveuse perfectionnée sous forme d’un cerveau qui reçoit des informations provenant des différents organes sensoriels, quand les autres classes présentent uniquement des centres nerveux éparpillés ou des centres nerveux interconnectés. Comme les vertébrés les plus évolués, ils sont dotés d’yeux, alors que les formes inférieures de mollusques dépendraient de leur olfaction (1961 : 94). Dans la classe des céphalopodes, nouvelles corrélations : plus les centres nerveux se perfectionnent, plus la coquille diminue par rapport au corps ; ce qui place en bas de l’échelle l’espèce nautilus, puis les seiches à la coquille ‘internalisée’ et enfin les poulpes nus.

Précisant ce qu'il en est de la perception des mollusques, Portmann souligne le caractère exceptionnel des céphalopodes qui « peuvent certainement se voir, leur sens optique étant l'un des plus développés de tous les animaux » ; et il conclut sur « l'intensité vitale » conditionnant « le genre de vie » que de telles capacités laisseraient entendre (1961 : 106). D'autres études de biologie, évoquées par Bonnaud et Boucher-Rodoni (2002), mettent également l'accent sur la spécialisation sensorielle des céphalopodes. Ceux-ci utiliseraient peu les signaux chimiques, ils possèderaient une ouïe manifestement rudimentaire, mais un sens tactile extrêmement développé avec en particulier des bras dotés de ventouses très innervées. Au sujet de la vision, on note une analogie ou convergence évolutive entre notre œil et celui des céphalopodes. Leurs yeux comprennent un cristallin, une rétine bien développée et un iris ; mais petite différence : ils font la mise au point en faisant bouger le cristallin d'avant en arrière, quand nous jouons de déformation. Néanmoins les analyses physiologiques de leur rétine et diverses expériences n'ont pas permis de démontrer qu'ils voyaient les couleurs. S'il est difficile de concevoir ce qu'ils perçoivent vraiment, précisons que les cellules rhabdomériques de leur rétine sont sensibles à la lumière polarisée, que chaque coloris semble traduit en une vibration spécifique de la lumière captée par la rétine ; ce qui leur confère un rendu parfait des motifs.

Ces animaux, qui ne voient vraisemblablement pas les teintes colorées mais les plus subtiles contrastes de luminosité, nous apparaissent en tout cas comme extrêmement colorés et variables aussi bien en teinte, luminosité qu'en saturation et clarté. Quelles sont donc les couleurs des céphalopodes ou des espèces poulpes, calmars et seiches qui composent la classe ? Les biologistes se sont évertués à décrire et localiser sur le corps d'espèces précises les couleurs et leurs formes rayées, tachées, striées, cerclées ... avec plus ou moins de précision selon qu'il s'agissait de dresser une taxinomie ou de poser des corrélations entre coloration et comportement de prédation ou de communication (Warren et al. 1974 ; Moynihan et Rodaniche 1982 ; Hanlon et Messenger 1986 ; Hanlon 1988 ; Hanlon et al. 1994 ; Shashar et al. 1996). A ces relevés spécifiques, Portmann (1959 : 83–84 ; 1961 : 187) et Packard et Hochberg (1977) préfèrent une explication de la coloration.

Pour répondre à la question : qu'est-ce qui produit la couleur variable des céphalopodes ?, les explications avancées sont physiologiques et physico-chimiques. La physiologie rend compte du support modalisateur des couleurs : les organes de la couleur appelés chromatophores et, au besoin, ceux de la lumière, les photophores. La physique et la chimie sont essentiellement convoquées pour rendre compte du traitement de la lumière, sans laquelle il n'est pas possible d'envisager des couleurs, et de la bioluminescence.

Au sujet de la lumière, on peut tout d'abord situer sa source : soit elle est d'origine solaire et extérieure à l'animal qui la reçoit et la transforme, soit elle est émise et modulée de l'intérieur de l'animal — ce qui évidemment s'avère des plus utiles pour les animaux essentiellement nocturnes ou vivant dans de grandes profondeurs. Pour l'émission, deux cas sont distingués. Soit la lumière est produite par une réaction chimique qui consiste en la libération de photons lors de l'oxydation de la luciférine par une enzyme, la luciférase, dans des photophores. Les photophores sont des amas de cellules situés près des yeux ou de la queue, auxquels s'ajoute parfois un réflecteur ou une lentille permettant de moduler la lumière à volonté. Précisons encore que certains calmars ont un contrôle nerveux direct sur ces organes lumineux, que d'autres vont varier l'apport en hémolymphe (le liquide qui transporte l'oxygène) et que d'autres modulent la lumière avec les chromatophores. Le deuxième système pour l'émission de lumière est symbiotique : il consiste à héberger dans son organisme des bactéries lumineuses. Les organes lumineux se situent alors généralement dans la cavité palléale, à proximité de l'intestin où les bactéries trouvent à s'alimenter, et la quantité de lumière est régulée par les lobes de la poche à encre.

Supports et modalisateurs de la couleur, les chromatophores des céphalopodes leur seraient spécifiques avec un bagage musculaire et textural qui en modifie la forme, d'après Portmann (1959 : 83). Plus précisément, leur peau est composée de cinq couches : un épiderme transparent et un derme contenant, entre deux couches fibreuses, des cellules actives dans la coloration. Ces organes de la couleur sont différenciés en fonction de leurs formes et de leur localisation à différentes profondeurs dans le derme. Dans le sens dans la profondeur, il y a : 1. les chromatophores avec les mélanophores ; 2. les iridocytes ou iridophores avec les leucophores. Ces distinctions peuvent être affinées par la prise en compte des pigments particuliers qu'ils contiennent — le noir des mélanophores, le brun, rouge, orange et jaune des chromatophores colorés, le vert et bleu des iridocytes et le blanc des leucophores —, comme le proposent Packard et Hochberg qui notent par ailleurs la distribution uniforme des différentes sortes de chromatophores dans les couches (1977 : 193).

Un organe chromatophore comprend une cellule chromatophore simple et de nombreux muscles radiaux. Les granules pigmentés se trouvent à l'intérieur de la cellule chromatophore dans un saccule cytoélastique. La contraction des muscles étire les saccules en un fin disque plat aux bords en dent de scie et provoque une extension de leur diamètre qui peut ainsi être multipliée par sept. La contraction des muscles produit par conséquent l'extension de la zone pigmentée et leur expansion maximale sa disparition. Le contrôle de ces fibres musculaires, donc de la couleur, est

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

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

directement et indépendamment assuré par le cerveau ; ce qui permet une rapidité dans la variation. Ajoutons que la lumière extérieure reçue et transmise peut atteindre le chromatophore soit directement du dessus, soit du dessous après réflexion sur la couche profonde composée de muscles et d'iridocytes ; dans ce cas, la couleur apparaîtrait par transparence. Lorsque les chromatophores noirs, les mélanophores, ne laissent rien passer, l'opacité est maximale et l'animal paraît noir.

Plus profonds, les iridocytes ont des structures pédonculées en assiette qui reflètent les couleurs correspondant à certaines longueurs d'onde. Leur aspect évoquerait des cristaux, d'où l'effet de chatoyement dans les tons bleus et verts. En dernière couche, les leucophores donneraient la composante blanche et détermineraient l'éclat de la couleur réfléchi. En théorie, on peut penser que, lorsqu'un animal est parfaitement blanc, les chromatophores sont rétractés au maximum et les leucophores réfléchissent la lumière de façon optimale.

Chromatophores ou iridocytes, ces organes exerceraient donc un rôle de filtrage et de tri de la lumière qui provoquerait de manière variée et variable des couleurs. Evoquant le tempo très diversifié de ces changements colorés, Portmann note non seulement le contrôle du cerveau mais aussi le rôle que joueraient les yeux et le senti (1959: 83). Récepteurs et émetteurs d'information, les yeux ou des capteurs situés tout près seraient déterminants pour l'homochromie et cette adaptation colorée au milieu environnant semble d'autant plus spontanée et efficace qu'elle semble également associée à un état de repos de l'animal (1961: 187).

5. Organisation, catégorisations, et fonctions des patterns chromatiques et comportementaux

Devant la diversité et l'interaction des formes ou patterns observables chez l'espèce des *octopus*, Packard et Sanders (1971) proposent une organisation hiérarchisée dont nous reproduisons les axes principaux et le déploiement. Le point de départ minimal retenu est l'élément, par exemple un chromatophore et son contexte. Plusieurs de ces éléments assemblés forment des unités donnant l'apparence de taches, soit une bande de chromatophores dilatés. Un ensemble d'unités détermine un composant chromatique. L'association de composants chromatiques, texturaux, posturaux et locomoteurs va déterminer un pattern corporel général qui peut être associé à un comportement global signifiant, dans l'exemple donné : les parades.

Le nombre de ces différents composants pour une espèce donnée peut donner une idée de la variété et complexité des combinaisons formelles possibles. Ainsi, chez le poulpe de Méditerranée *Octopus vulgaris*, Packard et Sanders (1971) ont distingué 19 composants chromatiques, 6 composants texturaux, 17 composants posturaux et locomoteurs et un total de 41 patterns corporels. Hanlon et al. (1994) ont, chez le calmar *Loligo vulgaris reynaudii*, distingué 23 composants chromatiques, 4 composants posturaux et 9 composants locomoteurs et aucun pattern textural.

Ces patterns corporels extrêmement divers, des auteurs ont proposé de les regrouper à partir de critères de catégorisation différents.

Comme nous l'avons évoqué au sujet de la coloration, il est possible de prendre en compte l'expression aspectuelle de ces patterns. Hanlon (1988) a ainsi différencié deux modalités principales d'expression : 1. les patterns corporels chroniques (*chronic body patterns*) qui pourraient durer des heures voire des jours et qui seraient principalement associés à l'état cryptique ; 2. les patterns corporels aigus (*acute body patterns*) qui dureraient de quelques secondes à quelques minutes et qui seraient principalement des réponses aux proies, aux prédateurs ou congénères.

Influencés par la logique et la linguistique dont ils reproduisent le questionnement sur la vérité, l'approche en terme d'information-communication et les comparaisons avec la syntaxe linguistique,⁶ Moynihan et Rodaniche (1982) ont établi un système de classification basée sur une interprétation comportementale de type communicationnel. A partir de l'étude d'une espèce de calmar grégaire des récifs des Caraïbes *Sepio-teuthis sepioidea*, ils distinguent ainsi :

1. les mouvements non ritualisés et mouvements d'intention, qui concerneraient la majorité des signaux les plus fréquemment utilisés dans les

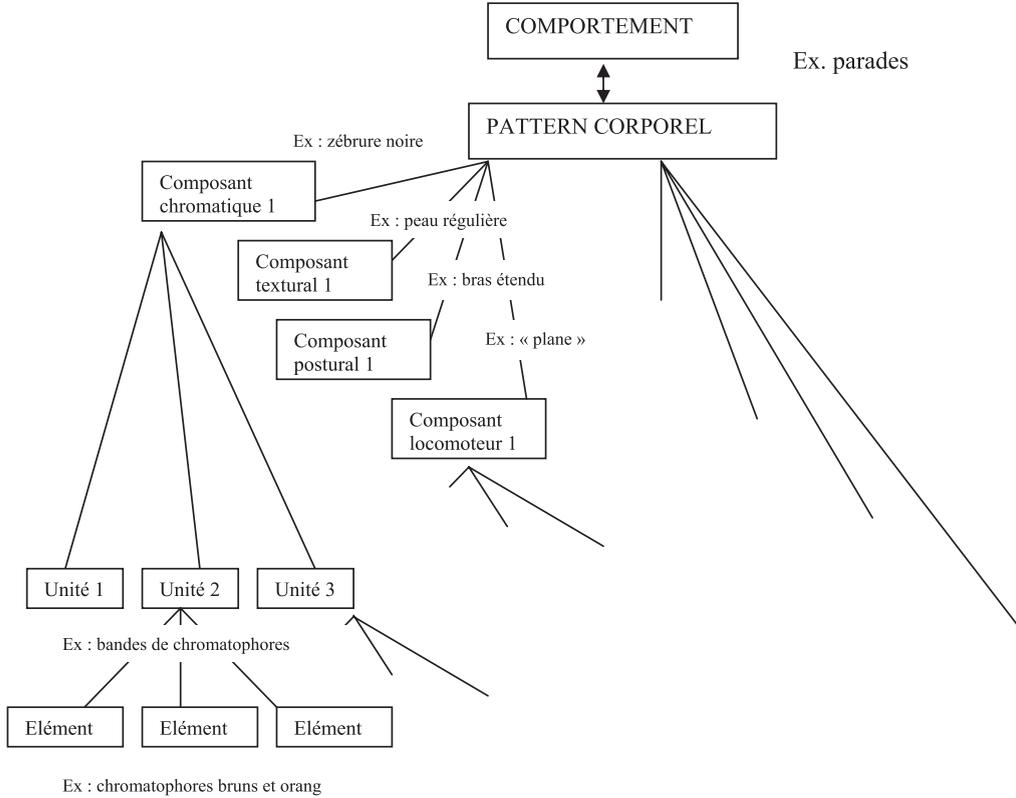


Figure 1. *Catégorisation et organisation hiérarchisée des patterns, d'après Packard et Sanders (1971)*

groupes non perturbés. Associés à la simple locomotion, au nourrissage ou à la sélection de l'habitat, ces mouvements seraient à interpréter en relation avec le contexte éclairant sur leur objectif ;

2. les patterns ritualisés. La ritualisation peut être définie comme un processus dans lequel des patterns comportementaux spécifiques sont transformés pour des objectifs de communication. Exagérés en forme et en fréquence, ces patterns s'accompagneraient de stéréotypie accentuée et pourraient ainsi se passer du contexte pour être interprétés. Ils signifieraient trois grandes catégories de motivation : fuite, attaque, sexe. Lorsque la communication est l'objectif premier, les auteurs parlent de *displays* qui peuvent être compris comme des manifestations ostentatoires ou des signaux voyants. Ces *displays* peuvent être hostiles ou sexuels ; ils pourraient être faux ou vrais et/ou modérément faux. Des *antidisplays* — des patterns de dissimulation qui rappellent les non-signaux de Vane-Wright (1980) cités par Maran (2001) — auraient au contraire pour fonction de ne pas transmettre d'information. Deux grandes catégories de patterns ritualisés sont alors distinguées en fonction de la nature du destinataire visé :
 - a. les patterns ritualisés créés pour la communication intraspécifique : le congénère voit et interprète le *display*. L'inconvénient de ces comportements est leur aspect souvent spectaculaire (résultant du processus de sélection sexuelle 'runaway') : ils peuvent être perçus aussi par des proies et prédateurs potentiels ;
 - b. les patterns ritualisés créés pour les rencontres avec les prédateurs. En *displays* 'ostentatoires', leur fonction est d'abord d'influencer ou de contrôler le comportement d'autres espèces dangereuses : ils expriment hostilité ou potentiel agonistique. En *antidisplay* 'dissimulant,' la fonction est de ne pas exister pour un prédateur potentiel (cf. l'homochromie et sa valeur cryptique).

La classification de Moynihan et Rodaniche présente un intérêt certain. Néanmoins, si les questions posées plus haut au sujet de la théorie de Vane-Wright et de ses non-signaux semblent encore pouvoir être posées par le sémioticien, du point de vue de l'éthologue c'est la pertinence pour l'animal de la ligne de partage entre mouvements d'intention et patterns ritualisés qui peut être remise en question. Certains patterns colorés classés par les auteurs comme patterns ritualisés relèvent en effet des mouvements d'intention dans la mesure où, orientés par exemple vers la capture des proies, ils semblent dépendre avant tout de la motricité et ils changent en fonction des différentes phases de ce comportement (Mauris 1989 ; Warren et al. 1974). Si l'on s'attache à considérer la psychologie de ces animaux, il n'est pas non plus certain que l'opposition introduite par la dialectique entre *dis-*

play et *antidisplay* soit fondée. Par ailleurs, cette classification ne distingue pas parmi les comportements rituels ceux qui relèveraient d'une réaction (même s'ils peuvent communiquer quelque chose) de ceux qui seraient sous contrôle de l'individu avec une intention communicative.

La classification des patterns corporels n'est évidemment pas neutre. Elle est guidée par une lecture du comportement, d'une 'ponctuation' au sens de Bateson (1970) déterminée par les hypothèses sous-jacentes à la description. Et ces hypothèses concernent le sens ou les fonctions fondamentales prêtées aux patterns d'expression. Il peut s'agir d'une présupposition de communication, comme pour Moynihan et Rodaniche, ou de celle d'une fonction adaptative visant à la survie de l'espèce, ainsi que le discours darwinien dominant le laisse entendre et comme nous l'évoquerons plus bas à partir d'un ensemble type. Un autre discours peut proposer une interprétation des causes proximales du comportement animal, soit un niveau d'analyse du comportement parmi les quatre cités par Tinbergen avec l'ontogenèse, la fonction adaptative et l'histoire évolutive (1963). L'importance attachée à cette dimension proximale du comportement s'inscrit dans une approche 'située' du comportement (Buytendijk 1952 ; Nardi 1996 ; Dubois et Carlier 2005) suivant laquelle l'interprétation d'un comportement doit passer par la compréhension de ses causes immédiates (Carlier et Gallo 1995 ; Lenoble et Carlier 1996) à travers l'appréhension de la nature du couplage structurel entre l'individu et son environnement physique et social (Varela 1989 ; Varela, Thompson, et Rosch 1992).

Dans une interprétation faisant prévaloir la finalité vitale des changements de couleur, on peut avancer que : 1. l'animal est homochrome afin de passer inaperçu dans une stratégie anti-prédateur ou une stratégie prédatrice ; 2. qu'il peut ensuite adopter une apparence voyante et effrayante afin d'impressionner un prédateur potentiel. Hanlon et Messenger (1986) parleraient ici de défense primaire suivie d'une défense secondaire — dans cette logique interprétative, on peut imaginer une défense tertiaire : fuite + libération d'un jet d'encre par l'animal. Mettant en valeur la fonction adaptative des patterns corporels, ces auteurs proposent de considérer les relations entre les modes de vie, l'habitat, la densité des chromatophores, les composants et les patterns de dissimulation ou d'ostentation d'espèces différentes. De ces exemples, il ressort entre autres une corrélation entre un mode de vie solitaire et le développement des patterns de dissimulation au détriment de ceux ostentatoires intraspécifiques.

Dans une lecture qui ferait prévaloir la 'causalité immédiate,' la démarche peut apparaître comme moins finalisée et les corrélations entre patterns corporels, contextes et interprétations sont évidemment autres. Ainsi, du céphalopode en état de repos évoqué par Portmann

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

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

(1961 : 188), on peut dire simplement que sa vision détermine son homochromie. La peur d'un prédateur potentiel, donc une émotion, déterminerait sa coloration. L'observable est ainsi corrélé à ce qu'on peut supposer de l'état subjectif de l'individu considéré et elle pourrait être précisée par la prise en compte d'aspects physiologiques. Reprenant les mêmes exemples, nous retrouvons ainsi un peu du discours de Portmann voyant dans la forme un reflet de la vie intérieure de l'animal ou même la démarche de von Uexküll plus attentif à la signification des comportements animaux qu'à leur fonction de survie.

Ajoutons encore que cette explication prenant en compte la dimension subjective de l'animal peut aider à rendre compte de patterns exprimant l'ambivalence. Plutôt que d'envisager la transmission de deux informations distinctes par une pieuvre bicolore, on pourrait alors faire des hypothèses sur des motivations contradictoires, par exemple se cacher et/ou attaquer. Autre exemple venant corroborer l'intérêt d'une approche psychologique et, ajoutons-le, tensive du comportement : ce que les éthologues appellent le *dymantic display* de la pieuvre, lorsque l'animal, laissant son homochromie face à une menace potentielle, présente soudain un

manteau blanc qui contraste avec un cercle noir autour de son œil noir. Expression de la peur ou d'une menace ou les deux ? La proposition de Buytendijk se complique : « l'expression de peur ... est l'image à la fois d'un monde apeurant et d'une sensibilité apeurée » (1952 : 120) et aussi l'image d'une tentative de faire peur.

A partir de l'exemple des patterns chromatiques, il semble donc qu'on puisse proposer l'ébauche d'un modèle descriptif davantage focalisé sur la cognition de l'animal qui mettrait en relation la tension cognitive de l'animal, côté contenu, et la fusion-différenciation par rapport à l'environnement, côté expression.

6. Conclusion

Nous avons proposé d'élaborer un discours commun entre sémiotique et éthologie, un discours qui convienne aux deux approches sans subordonner l'une au regard critique et méthodologique de l'autre. La rencontre a finalement été possible grâce à la tradition philosophique et épistémologique partagée par l'une et l'autre. Evoquons seulement la dette de la sémiotique envers la phénoménologie déclarée par Greimas dans *Sémiotique structurale* (1966) et réaffirmée dans et après *Sémiotique des passions* (1991) avec l'importance grandissante accordée à l'esthésie, au corps d'un sujet sensible et cognitif modalisé par l'objet de sa perception. Au postulat d'une interdéfinition multimodale des instances répond la conception relative et systémique de von Uexküll et de Buytendijk, leur intérêt pour une interaction qui définit et redéfinit constamment les instances en présence. Lieux de compétences et de performances — l'animal désirant, essayant, ... —, ces instances ont été heureusement définies par Portmann également comme des espaces figuratifs ou formels, dont on pouvait étudier les lois morphologiques mais aussi les corrélations avec des modes de relation au 'monde.' Autant dire que dans ces approches corrélatives et formelles, le sémioticien et le naturaliste qu'est Portmann se rejoignent.

Pour décrire cette relation au monde ou le mode cognitif de l'animal, choisir le terme de 'tension' n'est évidemment pas neutre pour un sémioticien formé à la sémiotique tensive développée, entre autres, par Cl. Zilberberg. Il s'agit certes ici d'un modèle encore simple, graduel entre un 'plus' et un 'moins' de 'tension'. Mais ce terme minimal utilisé pour décrire l'état général de l'animal peut assurément être réorienté dans le sens de la rétention et de la protention chers à Husserl, ou encore de l'adduction et de l'abduction, de l'attirance et de la répulsion qui trouvent place dans l'approche de la dynamique du vivant et du vécu, dans l'analyse des motions et des émotions humaines.

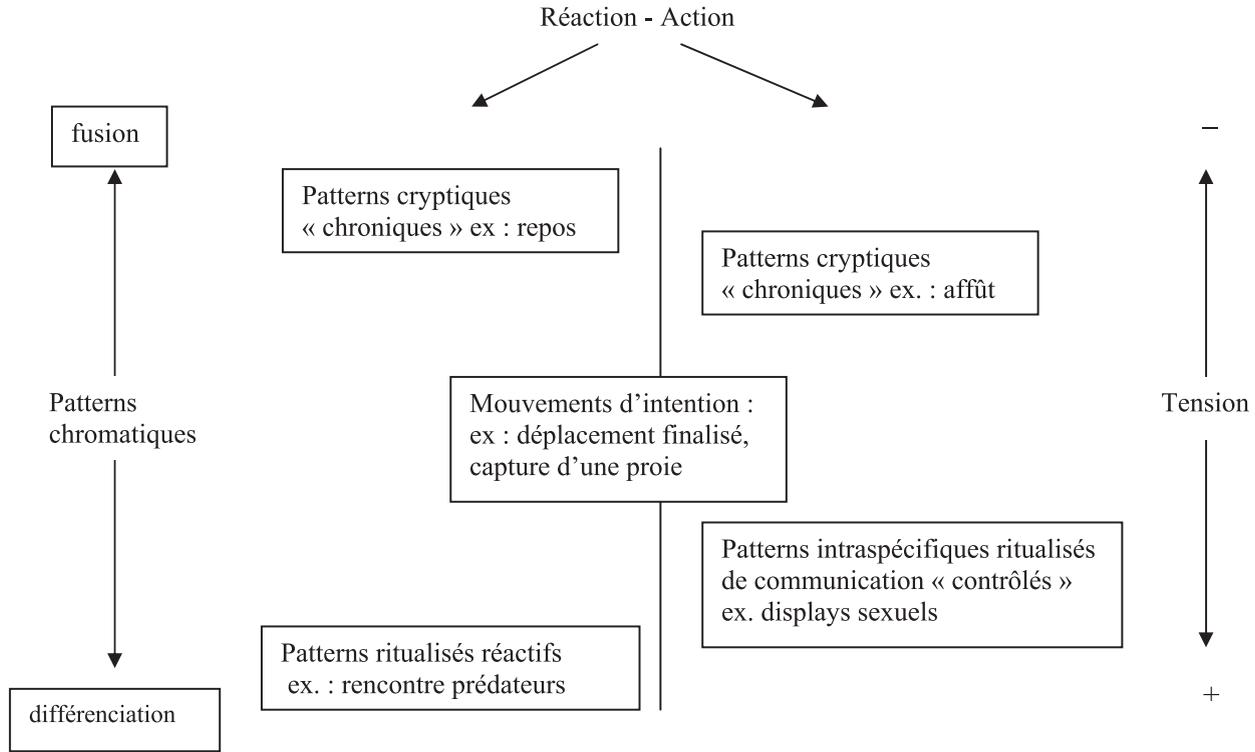


Figure 2. *Modèle étho-sémiotique du comportement chromatique des céphalopodes : des corrélations entre patterns chromatiques et tensions cognitives*

Notes

1. Est-ce là l'impact de l'affirmation de Benveniste coupant court à la définition comme langage de la 'danse des abeilles' étudiée par K. von Frisch (cf. Benveniste 1966 [1952] ; 1966 [1963], où il écrit « On ne saurait trouver au langage un commencement ou une approximation dans les moyens d'expression utilisés chez les animaux. Entre la fonction sensori-motrice et la fonction représentative, il y a un seuil que l'humanité seule a franchi », p. 27) ? S'il convient de noter le refus implicite d'une intentionnalité animale dans la formulation benvenistienne et sa définition représentative — et non communicationnelle — du langage, sa probable influence sur l'absence de zoosémiotique française doit être nuancée, puisque Greimas a tenu le modèle linguistique pour réducteur en sémiotique. En tout cas, le jugement benvenistien ne justifie pas l'absence d'analyse du discours éthologique, quand les discours physiques, artistiques ou psychanalytiques ont souvent été sémiotisés.
2. Dans un chapitre consacré aux plans de l'expression et du contenu, L. Hjelmslev propose de comparer les termes utilisés dans les langues européennes et galloise pour désigner le spectre coloré, soit la suite des intervalles bleu, vert, gris, brun et celle galloise : gwyrd, glas, llwyd. Il remarque ainsi la différence du nombre de termes et la non concordance des distinctions dénominatives entre les langues pour 'une même zone de sens.' Il en déduit que l'exemple de la couleur nommée illustrerait la diversité et la relativité des paradigmes formels couvrant une même zone de sens, donc l'autonomie des formes par rapport à ce sens qu'elles transformeraient en substance du contenu (1943 : 71–72).
3. Les théories de ces philosophes seraient motivées, d'après J. Gayon, par des questionnements différents ; soit pour Descartes : « QUE percevons-nous quand nous percevons des couleurs ? » La réponse serait « que nous percevons des signes arbitraires des couleurs physiques réelles ; pour la physico-théologie de Berkeley et l'esthétique kantienne, la question serait : POURQUOI percevons-nous des couleurs ? Cette question orientera les philosophes vers une interprétation vitaliste et utilitariste de la couleur — nous percevons des signes utiles à notre survie et à notre bien-être » ; enfin la troisième question possible serait : « pourquoi les êtres naturels SONT-ILS colorés ? ou, plus rigoureusement : parmi les êtres naturels, n'en est-il pas qui seraient colorés, parce que la perception possible de leur couleur a une signification cruciale pour leur existence propre ? » (Gayon 1992 : 285).
4. Pour un exposé de l'approche d'A. Portmann : son adhésion à 'l'esprit de la science de Goethe,' sa relativisation des perspectives darwiniennes, sa distinction de niveaux d'analyse et le caractère téléologique — et non causal — prêté à la manifestation de la forme, cf. H. Hegge (1996).
5. Une autre définition de la sémiotique a été proposée par Greimas et Courtés. Regrettant le caractère imprécis et fermé du signe et une conception trop mécaniste ou restrictive de la communication, ils ont défini la sémiotique comme l'étude de la signification, son projet comme l'explicitation, « sous forme de construction conceptuelle, des conditions de la saisie et de la production du sens » et son objet comme un « ensemble signifiant que l'on soupçonne, à titre d'hypothèse, de posséder une organisation, une articulation interne » (Greimas et Courtés 1979–1986 : 47, 345, 339).
6. Moynihan et Rodaniche (1982) ont proposé une « syntaxe » de l'expression des patterns corporels en distinguant *signifiers*, *modifiers* et *positionnals*. Les *signifiers*, comparables aux noms et/ou aux verbes, correspondraient à des patterns ritualisés ou non ritualisés transmettant à eux seuls une large base informationnelle à un observateur. Les *modifiers*, comparables aux adjectifs et aux adverbes, apparaîtraient dans tellement de situations et de combinaisons que ce qu'ils spécifient pourrait être applicable à une grande variété de

signaux : ils seraient les « *modifieurs des signifiants* ». Ils renforceraient, préciseraient ou atténueraient les autres signaux qui leur sont associés. La troisième catégorie, les *positionnels* serviraient de tremplin pour une bonne mise en oeuvre des autres catégories : leur fonction serait donc de présenter.

Références

- Arrivé, Michel et Coquet, Jean-Claude (éds.) (1987). *Sémiotique en jeu*. Paris : Hadès-Benjamins.
- Bateson, Gregory (1970–1972). *Vers une écologie de l'esprit*, vols. 1 et 2, F. Drosso et L. Lot (trads.). Paris : Seuil.
- Beisecker, David (1999). The importance of being erroneous: Prospects for animal intentionality. *Philosophical Topics* 27 (1), 281–308. Available online at <http://www.scsv.nevada.edu/~beiseckd/Erroneous.html>.
- Benveniste, Emile (1966 [1952]). Communication animale et langage humain. Dans *Cours de linguistique générale*, vol. 1, 56–62. Paris : Gallimard.
- (1966 [1963]). Coup d'œil sur le développement de la linguistique. Dans *Cours de linguistique générale*, vol. 1, 18–31. Paris : Gallimard.
- Bonnaud, Laure et Boucher-Rodoni, Renata (2002). Une communication aux motifs changeants. *Pour la science* 34, 18–25.
- Buytendijk, Frederik J. J. (1952). *Traité de psychologie animale*, A. Frank-Duquesne (trad.). Paris : PUF.
- (1958). *L'homme et l'animal. Essai de psychologie comparée*, R. Laureillard (trad.). Paris : Gallimard.
- Carlier, Pascal et Gallo, Alain (1995). What motivates the food bringing behaviour of the peregrine falcon throughout breeding ? *Behavioural Processes* 33, 247–256.
- Courtés, Joseph (1991). *Analyse sémiotique du discours*. Paris : Hachette.
- Deely, John (2001). Umwelt. *Semiotica* 134 (1/4), 125–135.
- Dubois, Michel-Jean et Carlier, Pascal (2005). Cognition située chez le singe capucin. *Revue d'Intelligence Artificielle* 19, 253–264.
- Fontanille, Jacques (1999). Modes du sensible et syntaxe figurative. *Nouveaux Actes Sémiotiques*, 61–63.
- Fontanille, Jacques et Zilberberg, Claude (1998). *Tension et signification*. Hayen : Mardaga.
- Gayon, Jean (1992). *Darwin et l'après-Darwin : une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*. Paris : Editions Kimé.
- Greimas, Algirdas-Julien et Courtés, Joseph (1979–1986). *Sémiotique, dictionnaire raisonné de la théorie du langage*. Paris : Hachette.
- Hanlon, Roger T. (1988). Behavioral and body patterning characters useful in taxonomy and field identification of cephalopods. *Malacologia* 29 (1), 247–264.
- Hanlon, Roger T. et Messenger, J. B. (1986). Adaptive coloration in young cuttlefish (*sepia officinalis* L.): The morphology and development of body patterns and their relation to behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 320 (1200), 437–487.
- Hanlon, Roger T., Smale, Malcolm J., et Sauer, Warwick H. H. (1994). An ethogram of body patterning behavior in the squid *Loligo vulgaris reynaudii* on spawning grounds in South Africa. *Biological Bulletin* 187, 363–372.
- Hege, Hjalmar (1996). Transcending Darwinism in spirit of Goethe's science: A philosophical perspective on the works of Adolf Portmann. *Newsletter of Society for the Evolution of Science* 12 (2), 1–26.

- Hjelmslev, Louis (1943). *Prologomènes à une théorie du langage*, U. Canger et A. Wewer (trads.). Paris : Minuit.
- Hoffmeyer, Jesper et Emmeche, Claus (1991). Code-duality and the semiotics of nature. Dans *On Semiotic Modeling*, M. Anderson et F. merrell (éds.), 117–166. Berlin : Mouton de Gruyter.
- Lenoble, Fabienne et Carlier, Pascal (1996). A possible contribution of phenomenology to ethology: Application to a behaviour pattern in the mouse. *Acta Biotheoretica* 44, 75–83.
- Maran, Tino (2001). Mimicry: Towards a semiotic understanding of nature. *Sign Systems Studies* 29 (1), 325–339.
- Martinelli, Dario (2004). Liars, players and artists: A triadic zoosemiotic relation. *Semiotica* 150 (1/4), 77–118.
- Mauris, Elisabeth (1989). Colour patterns and body postures related to prey capture in *sepiola affinis* (mollusca: cephalopoda). *Marine Behaviour and Physiology* 14, 189–200.
- Moynihan, Martin et Rodaniche, Arcadio F. (1982). *The Behavior and Natural History of the Caribbean Reef Squid*. Berlin: Verlag Paul Parey.
- Nardi, B. (1996). *Context and Consciousness: Activity Theory and Human-Computer Interaction*. Cambridge: MIT Press.
- Packard, Andrew et Hochberg, F. G. (1977). Skin patterning in octopus and other genera. *Symposium Zoological Society London* 38, 191–231.
- Packard, Andrew et Sanders, Geoffroy D. (1971). Body patterns of octopus vulgaris and maturation of the response to disturbance. *Animal Behaviour* 19, 780–790.
- Pastoureau, Michel (1990). Une histoire des couleurs est-elle possible ? *Ethnologie française* 20 (4), 368–377.
- Portmann, Adolf (1959). *Animal camouflage*, A. J. Pomerans (trans.). Ann Arbor : University of Michigan Press.
- (1961). *La forme animale*, G. Remy (trad.). Paris : Payot.
- (1974). Farbensinn und Bedeutung der Farben. In *Le monde des couleurs*, Adolf Portmann et Rudolf Ritsema (éds.), 465–492. Leiden : J. J. Brill.
- Pouchelle, Marie-Christine (1990). Paradoxes de la couleur. *Ethnologie française* 20 (4), 365–367.
- Renoue, Marie (1996). *Analyse sémiotique de la perception d'un objet naturel* (= Nouveaux Actes Sémiotiques 48). Limoges : PULIM.
- (2001). *Sémiotique et perception esthétique*. Limoges : PULIM.
- Sebeok, Thomas A. (1972). *Perspectives in Zoosemiotics*. The Hague/Paris : Mouton.
- (1986). *Encyclopedic Dictionary of Semiotics*. New York: Mouton de Gruyter.
- Shashar, Nadav, Rutledge Phillip S., et Cronin Thomas W. (1996). Polarization vision in cuttlefish — a concealed communication channel? *Journal of Experimental Biology* 199, 2077–2084.
- Tinbergen, Niko (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20, 410–433.
- Vane-Wright, R. I. (1980). On the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society (London)* 13, 1–6.
- Varela, Francisco (1989). *Connaître, les sciences cognitives tendances et perspectives*, P. Lavoie (trad.). Paris : Seuil.
- Varela, Francisco, Thompson, Evan, et Rosch, Eleonor (1992). *L'inscription corporelle de l'esprit*, V. Havelange (trad.). Paris : Seuil.
- Warren, Linda R., Scheier, Michael F. et Riley, Donald A. (1974). Colour changes of *octopus rubescens* during attacks on unconditioned and conditioned stimuli. *Animal Behaviour* 22, 211–219.

Wittezaele, Jean-Jacques et Garcia, Teresa (1992). *A la recherche de l'Ecole de Palo Alto*. Paris : Seuil.

Zilberberg, Claude (sous presse). Tensivité et chromatisme. *Visible* 1. Limoges : PULIM.

Marie Renoue (née en 1964) est chargée de cours à l'Université Paul Valéry de Montpellier <marie.renoue@wanadoo.fr>. Ses intérêts principaux sont les sémiotiques de la perception, du sensible, des modalités de réception et de signification du rythme, de la densité, et de la lumière, et l'étude du sujet discursif et la détermination de la référence. Ses publications principales comprennent 'Une description et sa référence' (2003) ; 'Lumière en noir et lumière tangible. Le goût du paradoxe' (2003) ; 'Dynamiques et densités du voir et du vu : le numéro 14 de Mark Rothko' (2004) ; et 'Devenir des sujets parlants : apparitions, variations et distinctions' (2004).

Pascal Carlier (né en 1961) est Maître de conférences en sciences du comportement à l'Université de la Méditerranée de Marseille <carlier@dpm.cnrs-mrs.fr>. Ses intérêts principaux sont l'éthologie, l'éthologie cognitive, l'approche phénoménologique des comportements animal et humain, apprentissage individuel et social : oiseaux, mammifères, et céphalopodes. Ses publications principales comprennent 'Ce que cache le miroir : la reconnaissance de soi chez l'animal' (avec F. Delfour, 2004) ; 'Expérience corporelle et reconnaissance de soi. L'exemple des mammifères marins' (avec F. Delfour, 2005) ; 'Cognition située chez le singe capucin' (avec M. J. Dubois, 2005) ; et 'Imprévisibilité dans la relation proie-prédateur application à la situation de compétition chez l'homme' (2005).

