

# STAL

---

**Sciences et  
Techniques de  
l'Animal de  
Laboratoire**

**NUMÉRO SPÉCIAL**

**ÉTHIQUE ET INVERTÉBRÉS**

**Actes du Colloque organisé le 11 mars 2000**

**à la Faculté de Médecine Pitié-Salpêtrière  
par Georges CHAPOUTHIER et Jean-Claude NOUËT**

**Volume XXVII - HORS SÉRIE**

*Revue publiée par :*

**A.F.S.T.A.L.**

*Association Française des Sciences  
et Techniques de l'Animal de Laboratoire*



SCIENCES ET TECHNIQUES  
DE L'ANIMAL DE LABORATOIRE

Revue publiée par  
**ASSOCIATION FRANÇAISE  
DES SCIENCES ET TECHNIQUES  
DE L'ANIMAL DE LABORATOIRE  
A.F.S.T.A.L.**

Pour tout ce qui concerne :

**LA RÉDACTION DE LA REVUE**

S'adresser au Rédacteur en Chef :  
M. A. DORIER  
I.U.T. 1 - LYON 1  
Centre de Bioexpérimentation VALBEX  
43, bd du 11-Novembre-1918  
69622 Villeurbanne Cedex  
Tél./Fax 04 72 69 20 41

**RUBRIQUE DES INFORMATIONS**

S'adresser à M. A. PERROT  
Grange-Chapelle,  
69210 Savigny

**LES ABONNEMENTS**

S'adresser à A.F.S.T.A.L.  
28, rue Saint-Dominique  
75007 Paris  
Tél./Fax : 01 45 56 91 16  
E-mail : afstal@free.fr

France : **77 €** - Etranger : **92 €**  
Le numéro : **30 €**

**LA PUBLICITÉ DE LA REVUE  
ET CHANGEMENT D'ADRESSE**

S'adresser à M. J.-F. HERMANT  
Laboratoire L. LAFON  
19, av. du Pr-Cadiot  
94701 Maisons-Alfort  
Tél. 01 49 81 81 00

**SERVICE DE LA REVUE  
GÉRANT**

S'adresser à J.P. CHAMPIER  
IFFA CREDO  
B.P. 0109  
69592 L'Arbresle Cedex  
Tél. 04 74 01 65 28  
Fax 04 74 01 69 97  
E-mail : jchampier@iffa-credo.fr

Les textes publicitaires insérés  
dans la revue n'engagent  
que la responsabilité des annonceurs

**IMPRIMERIE REY**

Boulevard des Droits de l'Homme  
Z.A.C. du Chêne  
69500 BRON  
Tél. 04 72 81 02 79

# sommaire

Réglementation française et réglementation européenne relatives à l'expérimentation sur les animaux Suzanne ANTOINE, Président de Chambre honoraire à la Cour d'Appel de Paris.....	5
Les systèmes nerveux des invertébrés ; comparaisons anatomiques et considérations évolutives Jean GÉNERMONT, Professeur émérite de l'Université Paris-Sud.....	13
Système nerveux, comportements, apprentissage et nociception chez les céphalopodes Raymond CHICHERY, Professeur à l'Université de Caen.....	32
Douleur, souffrance et stress chez les arthropodes Georges PÉTAVY, Maître de conférences à l'Université Paris-Sud, Orsay.....	37
Considérations éthiques sur la mémoire des invertébrés Georges CHAPOUTHIER, Directeur de Recherche au CNRS .....	43
Conclusions pratiques : de la science à la loi Jean-Claude NOUET, Professeur émérite de l'Université Pierre et Marie Curie, Vice -Doyen honoraire de la Faculté de Médecine Pitié-Salpêtrière .....	48

Sommaire répertorié dans « Current Contents », « Biological Abstracts », « Veterinary Bulletin », « Index Veterinarius » et « Revue analytique de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S. ».

# contents

<i>French regulations and european regulations on animal experimentation</i> Suzanne ANTOINE .....	3
<i>Nervous systems of invertebrates : comparative anatomy, from an evolutionary perspective</i> Jean GÉNERMONT .....	13
<i>Neervous system, behaviour patterns, learning and nociception of cephalopods</i> Raymond CHICHERY.....	32
<i>Pain, suffering and stress in arthropods</i> Georges PÉTAVY .....	37
<i>The memory of invertebrates and ethical considerations</i> Georges CHAPOUTHIER .....	37
<i>Pratical conclusions : from science to law</i> Jean-Claude NOUET.....	37

Contents indexed in « Current Contents », « Biological Abstracts », « Veterinary Bulletin », « Index Veterinarius » and « Analytical review of the U.S.S.R. Academy of Sciences ».

# Recommandations aux auteurs

- 1) Les manuscrits devront être écrits en français ou en anglais.  
 2) Les manuscrits seront dactylographiés, en double interligne, recto seulement, avec une marge de 50 mm. Toutes les pages seront numérotées.  
 3) **Organisations du manuscrit**

**a) La première page** comportera le titre de l'article en français, le prénom suivi du nom de(s) l'Auteur(s), le nom et l'adresse complète du Laboratoire ou de l'Établissement où a été effectué le travail et le cas échéant, si elle est différente, l'adresse où devra être envoyée toute correspondance, la liste des abréviations employées et leur signification, et si nécessaire, la dénomination, la date et le lieu de la réunion scientifique où a été présentée la communication.

**b) La seconde page** comportera un bref résumé (10 à 15 lignes) en français, suivi de 3 à 5 mots-clés.

**c) La troisième page** comportera le titre de l'article en anglais, le prénom suivi du nom de(s) l'Auteur(s), un bref résumé (10 à 15 lignes) en anglais suivi de 3 à 5 mots-clés en anglais.

A l'exception des revues générales, le manuscrit devra contenir les sections suivantes :

**d) Introduction** : elle devra poser le problème de façon claire et concise.

**e) Matériels et méthodes** : cette section comprendra successivement l'identification des animaux de laboratoire en respectant les règles internationales (race, souche, etc.) et en utilisant pour les espèces les moins courantes, le nom français suivi de la dénomination zoologique Linnéenne (ex : le poisson combattant "Betta splendens"), l'appareillage lorsqu'il est particulier, le protocole, les méthodes particulières de dosage, les méthodes statistiques et les produits utilisés (en utilisant le nom générique, et si le produit est dans le commerce, le nom du fabricant ou du fournisseur, la ville et le pays). La forme du produit, base ou sel devra être précisée.

**f) Résultats** : l'utilisation des figures et des tableaux est encouragée, en évitant les redondances. L'utilisation des tests statistiques devra permettre l'évaluation et l'interprétation des résultats.

**g) Discussion** : Elle devra s'appuyer essentiellement sur les résultats présentés et faire référence aux résultats de même nature déjà publiés.

**h) Conclusion**

**i) Bibliographie**

## 4) Tableaux et figures

**a) Chaque tableau** sera présenté sur une page séparée. Au dos sur une étiquette, devront être mentionnés le nom de l'Auteur et le numéro du tableau (en chiffres romains). Dans le tableau, les renvois seront référencés par les lettres a, b, c, etc. et leur signification devra apparaître sous le tableau. Chaque tableau sera accompagné, sur une page séparée, d'une légende qui explicitera brièvement son contenu et les abréviations utilisées. La légende apparaîtra lors de la publication en haut du tableau.

**b) Chaque figure** devra être présentée sous forme de photographie tirée sur papier blanc brillant ; au dos de chaque figure, sur une étiquette, devront être mentionnés, le nom de l'Auteur, le numéro (en chiffres arabes) et le haut de la figure. La clarté du dessin et l'épaisseur des traits et des lettres devront être suffisamment marquées pour permettre une réduction au 1/3. La légende de la figure apparaîtra sur une page séparée et explicitera brièvement le contenu de la figure, et si nécessaire, l'essentiel des résultats et les abréviations utilisées.

Dans le cas d'un trop grand nombre de tableaux et de figures ou de la reproduction de photographies en couleur, la Rédaction se réserve le droit de facturer les frais supplémentaires aux Auteurs.

## 5) Références

**a) Dans le texte**, les références à des travaux publiés devront être citées suivant le système d'Harvard (noms et date). S'il y a plus de 2 Auteurs dans

une même référence, la citation dans le texte devra comprendre le nom du premier Auteur suivi par "et al.". Les références citées simultanément devront être classées chronologiquement.

*Exemple : (Langer 1981 ; Chamove et Anderson 1989 ; Gérard et al. 1990).*

Les citations se référant à des communications personnelles ou à des observations non publiées devront être strictement limitées et apparaître dans le texte entre parenthèses, mais non dans la liste des références.

**b) La Bibliographie** sera présentée sur une (des) feuille(s) séparée(s). Les références seront classées par ordre alphabétique des Auteurs et pour chaque Auteur par ordre chronologique. Tous les Auteurs d'une même référence devront être mentionnés. Plusieurs références d'un même Auteur, apparaissant une même année, devront être différenciées en ajoutant un suffixe (a, b, c, etc.) à l'année.

Chaque référence devra comprendre la séquence suivante : le nom de(s) l'Auteur(s), l'initiale de leur prénom, l'année de publication entre parenthèses, le titre complet de l'article, le titre du journal dans lequel l'article est paru (abrégé selon les normes), le volume de la revue et la pagination de l'article (première et dernière page).

*Exemple : Zerial A, Lemaître M (1990) Recherche de médicaments anti-SIDA et évaluation de leur efficacité dans des modèles animaux. Sci Tech Anim Lab 15, 115-122*

Les références aux articles parus dans les livres devront comprendre la séquence suivante : le nom de(s) l'Auteur(s), l'initiale de son prénom, l'année de publication entre parenthèses, le titre complet de l'article, In : suivi du titre complet du livre, le nom et l'initiale du prénom de(s) l'Auteur(s) du livre entre parenthèses, l'éditeur, la ville et la pagination de l'article (première et dernière page).

*Exemple : Chamove A, Anderson J (1989) Examining environmental enrichment. In : Housing, care and psychological wellbeing of captive and laboratory primates (Segal E, ed), Noyes publications, Park Ridge, 183-202*

Un article ne pourra être cité "sous presse" que s'il a été accepté pour publication et si le nom du journal est donné.

## 6) Remise des manuscrits

Les manuscrits, accompagnés de leur disquette, devront être envoyés en triple exemplaire (l'original plus 2 copies) au Secrétaire de Rédaction (M. A. DORIER, I.U.T. A-LYON 1, Centre de Bioexpérimentation VALBEX, 43, bd du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne Cedex. Tél./Fax 04 72 69 20 41).

Les logiciels compatibles chez l'imprimeur sont : QuarkXpress (texte), Word 6 (texte, format PC ou Mac), Illustrator 6 (images), Photoshop (dessins). Si autre logiciel, convertir les textes en Word 6.

L'exemplaire original au minimum devra être accompagné des photographies des figures et de l'original des tableaux. L'auteur principal devra mentionner son numéro de téléphone et son adresse. Les Auteurs s'engagent à ne pas proposer leur manuscrit à une autre revue avant d'avoir reçu la décision du Comité de Rédaction. Le Comité de Rédaction soumettra le manuscrit à l'approbation du Comité de Lecture.

## 7) Corrections des épreuves

Les Auteurs devront retourner les épreuves corrigées dans un délai de 5 jours au Secrétaire de Rédaction (M. A. DORIER, I.U.T. A-LYON 1, Centre de Bioexpérimentation VALBEX, 43, bd du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne Cedex).

Les additions et les corrections autres que celles des erreurs typographiques imputables à l'imprimeur seront facturées aux Auteurs.

## 8) Tirés à part

Les Auteurs recevront 25 tirés à part gratuits. Ils pourront obtenir des exemplaires supplémentaires (voir tarifs ci-dessous), en joignant un bon de commande aux épreuves corrigées.

TARIF (HORS TAXES) DES TIRÉS A PART en € à partir du n° 1/2002	Nombre d'exemplaires	Exemplaires sans couverture				Supplément pour couverture (papier couché)
		4 à 8 pages	12 pages	16 pages	20 pages	
Il est rappelé aux auteurs des communications paraissant dans "Sciences et Techniques de l'Animal de Laboratoire" qu'il leur est offert gratuitement vingt-cinq tirés à part sans couverture.  Pour ceux qui désirent un nombre de tirés à part supérieur à ces vingt-cinq exemplaires, ils leur seront facturés aux conditions indiquées dans le tableau ci-contre :	100	60	80	95	105	120
	200	110	140	160	180	140
	300	160	200	225	250	155
	400	210	260	290	320	170
	500 (au-dessus nous consulter)	260	320	355	390	185

# Ethique et invertébrés

*Ce numéro spécial de STAL présente les actes d'un colloque intitulé « ÉTIQUE ET INVERTÉBRÉS » qui s'est tenu le 11 mars 2000 à la Faculté de Médecine Pitié-Salpêtrière à l'initiative de Georges CHAPOUTHIER et Jean-Claude NOUËT, en collaboration avec la Ligue Française des Droits de l'Animal.*

*Le sujet traité peut apparaître comme éloigné de nos préoccupations classiques ; les animaux invertébrés ne sont pas, habituellement, inclus dans les animaux de laboratoires. Néanmoins, ils sont utilisés en recherche biologique ou médicale. De très nombreux exemples peuvent en être donnés allant de l'utilisation de la drosophile en génétique à celle des fibres nerveuses de calamar en physiologie.*

*Il est donc légitime de se poser des questions quant à la réalité d'éventuelles souffrances chez ces animaux. C'est pourquoi nous avons répondu positivement à la demande des organisateurs de ce colloque qui souhaitaient publier les textes qui en étaient issus. Nous les proposons à votre réflexion.*

**Le Comité de Lecture de STAL**

# Introduction : pourquoi les invertébrés ?

Georges CHAPOUTHIER<sup>(1)</sup> et Jean-Claude NOUËT<sup>(2)</sup>

---

(1) Directeur de Recherche au CNRS, UMR CNRS 7593, Hôpital Pitié-Salpêtrière, Université Paris VI, et, UMR CNRS 8590, Université Paris I.

(2) Professeur Émérite de l'Université Pierre et Marie Curie, Vice Doyen honoraire de la Faculté de Médecine Pitié-Salpêtrière.

La loi française protège, dans une certaine mesure, les vertébrés, notamment en ce qui concerne les limites de l'expérimentation animale (décret n° 87-848 du 19 octobre 1987). De même, si beaucoup de nos contemporains ont renoncé aux positions cartésiennes qui voyaient dans les animaux des machines, leurs conceptions spontanées assimilent généralement l'animal aux vertébrés. Les invertébrés sont les grands oubliés de la morale même si certains d'entre eux, comme les pieuvres, font preuve de capacités intellectuelles remarquables, supérieures à celles de beaucoup de vertébrés. On peut, dans l'état actuel des choses, leur faire subir les pires sévices sans tomber sous les coups de la loi ou risquer en général la moindre réprobation des moralistes. Cette remarque générale vaut aussi pour l'expérimentation animale.

C'est la raison pour laquelle, avec l'aide de la Ligue française des Droits de l'Animal, nous nous sommes proposés de rassembler le 11 mars 2000 à la Pitié-Salpêtrière, un certain nombre de spécialistes de la biologie et du droit pour faire un « état des lieux », pour cerner tous les aspects de cette difficile question. Ce sont les actes de ce colloque qui sont présentés ici et cette remarque explique le ton « parlé » de plusieurs articles.

Parallèlement à ce colloque, nous avons, avec Suzanne ANTOINE, sollicité à propos du

statut des invertébrés dans l'expérimentation, un avis du Comité Consultatif National d'Éthique (CCNE) pour les sciences de la Vie et de la Santé. La réponse de son président, Didier SICARD, à notre lettre, a été formulée le 13 mars, soit à peu près au même moment que le colloque. L'avis du Comité souligne que « la récente loi du 6 janvier 1999 mentionne... comme une infraction... le fait d'exercer des sévices graves... envers un animal domestique ou apprivoisé, ou tenu en captivité. Il semble bien là que soient visées toutes les espèces animales tenues en captivité, ce qui est par définition le cas des animaux d'expérience ». La réponse du CCNE évoque aussi un prochain « toilettage des arrêtés... en particulier pour les mettre en cohérence avec la loi de 1999 ». Malgré cet avis du CCNE, très favorable à ce qu'il appelle notre « souhait légitime » concernant les invertébrés, les pouvoirs publics, malgré plusieurs demandes de notre part, n'ont pas pris pour l'instant l'initiative de mettre en cohérence les arrêtés avec la loi.

Nous pensons donc que la présente publication des actes du colloque pourra amener à des progrès dans la compréhension de ce que sont les invertébrés et aider à une amélioration de leur statut dans les textes. Nous voudrions adresser ici nos remerciements à tous les intervenants et auteurs de ce numéro.

# Réglementation française et réglementation européenne relatives à l'expérimentation sur les animaux

Suzanne ANTOINE \*

---

\* Président de Chambre honoraire à la Cour d'Appel de Paris.  
LFDA, 39 rue Claude Bernard, 75005 PARIS

## RÉSUMÉ

Après avoir brièvement rappelé les données historiques de l'expérimentation animale et notamment l'existence de mouvements antivivisectionnistes, l'article rapporte l'évolution chronologique de la législation depuis 1963. Le décret du 19 octobre 1987 est analysé dans ses grandes lignes, ainsi que les sanctions pénales prévues pour les infractions à ce texte. La Commission nationale de l'expérimentation animale ne remplit pas son rôle avec efficacité. En matière de législation européenne, le texte essentiel est la Directive 86/609/CEE du 24 novembre 1986. La Commission européenne a créé, en 1993, le Centre européen pour la validation des méthodes alternatives. La législation française exclut les invertébrés de toute protection quant aux conditions dans lesquelles des expérimentations peuvent être pratiquées sur eux. La Charte des invertébrés, publiée sous l'égide du Conseil de l'Europe, n'a apporté aucun élément utile sur ce problème. Une comparaison entre la législation française et des législations étrangères montre que certains États (telle la Norvège) fixent des conditions légales pour permettre l'expérimentation sur certaines espèces d'invertébrés. Des réflexions sur la législation actuelle amènent à souhaiter la mise en place de comités d'éthique chargés de missions de contrôle.

**Mots-clés :** Expérimentation animale - Législation française - Législation européenne - Invertébrés - Comité d'éthique.

## HISTORIQUE

Il paraît intéressant de rappeler brièvement, sur le plan historique, le développement progressif des pratiques expérimentales sur l'animal vivant.

C'est surtout au cours du 19<sup>e</sup> siècle que l'expérimentation animale a connu un développement important.

François MAGENDIE (1783-1855), professeur au Collège de France impose l'expérimentation

animale. Il aurait, dit-on sacrifié 8.000 chiens pour étudier les nerfs sortant de la moelle épinière. Son insensibilité est telle qu'un mouvement de protestation se fait entendre dans les milieux scientifiques, surtout chez les chercheurs anglais. Une bataille s'instaure entre MAGENDIE et BELL, Professeur à l'Université de Londres et d'Edimbourg, opposé à la souffrance animale.

Malgré de vives polémiques, MAGENDIE et sa théorie de la physiologie font des adeptes, le plus célèbre de ses disciples étant Claude

BERNARD pour lequel aucun problème d'éthique ne se pose.

Ce dernier publie, en 1865, l'introduction à la médecine expérimentale.

« A-t-on le droit de faire des expériences et des vivisections sur les animaux demande-t-il ? Quant à moi, je pense qu'on a ce droit d'une manière entière et absolue. Le physiologiste n'est pas un homme du monde...c'est un savant, il n'entend plus les cris des animaux, il ne voit plus le sang qui coule, il ne voit que son idée et n'aperçoit que des organismes qui lui cachent des problèmes qu'il doit découvrir ».

Il invente et perfectionne des instruments de contention pour opérer les animaux sans anesthésie. Il suscite les premiers mouvements de lutte contre l'expérimentation animale.

Un mouvement antivivisectionniste naît en Angleterre et, dès 1824, gagne l'Europe.

Des assistants de Claude BERNARD rapportent sa cruauté et l'inutilité de beaucoup d'expériences. La première société de défense des animaux est créée à Londres en 1824 et intervient en 1862 auprès de Napoléon III au sujet de l'expérimentation animale. Une Commission de l'Académie des sciences, chargée d'examiner la question, se prononce en définitive pour la nécessité de cette pratique. En Angleterre, en 1876, la loi impose aux chercheurs l'obtention d'un permis. Des mouvements similaires apparaissent en Autriche, au Danemark, en Allemagne, en Suède, en Russie, puis en France. Victor HUGO préside en France, en 1884, la Société française contre la vivisection.

Dans chaque pays de violentes batailles opposent partisans et opposants à l'expérimentation animale. Mais la liberté de la recherche reste entière et n'importe qui peut expérimenter à sa guise.

C'est en 1963 qu'une réglementation de l'expérimentation est apparue en France. La loi du 19 novembre 1963 a puni des peines prévues pour les actes de cruauté « quiconque aura pratiqué des expériences ou recherches scientifiques ou expérimentales sur les animaux sans se conformer aux prescriptions qui seront fixées par un décret en Conseil d'Etat ». Il a fallu attendre 1968 pour que paraisse ce premier texte, le décret 68/139 du 9 février 1968. Il défi-

nissait les conditions de réalisation des expériences et recherches sur les animaux vivants, leurs conditions d'hébergement et d'entretien ainsi que les moyens de contrôle devant être mis en place.

La question de la légitimité des expériences sur les animaux a été véritablement abordée après que la loi du 10 juillet 1976 ait reconnu à l'animal la qualité d'être sensible.

La même année un mouvement de « Libération animale » s'est dessiné sous l'influence du livre portant ce titre du philosophe australien Peter SINGER. Des attaques qualifiées de « terroristes » ont été menées contre des laboratoires et les chercheurs français ont commencé à s'inquiéter.

En 1980 l'opinion a été alertée par des mouvements anglais et américains de défense des animaux qui font circuler des films avec des images insoutenables.

L'émoi a conduit la Suisse à organiser un référendum en décembre 1985. Le résultat fut le rejet à 70 % du projet visant à l'interdiction de l'expérimentation animale.

La nécessité de cette expérimentation est également reconnue en France lors d'un symposium tenu à Strasbourg en 1988. Il conclut à l'importance de déterminer les conditions précises dans lesquelles il peut y être procédé. Les instances européennes se consacrent à une étude du problème. Il en résulte une Convention du Conseil de l'Europe du 18 mars 1986 et une directive du 24 novembre 1986 de la Communauté européenne. Ce sont ces textes européens qui ont amené la France à élaborer le décret du 19 octobre 1987.

## **LE DÉCRET 87-848 DU 19 OCTOBRE 1987**

Il constitue le texte de base, repris dans l'article 276 du Code rural, qui interdit d'exercer des mauvais traitements envers les animaux domestiques ainsi qu'envers les animaux sauvages apprivoisés ou tenus en captivité, ce texte prévoyant que «les expériences biologiques, médicales et scientifiques doivent être limitées aux cas de stricte nécessité.»

Ce texte a été pris pour mettre le droit français en conformité avec la législation européenne.

## **LES GRANDES LIGNES DU DECRET :**

La licéité des expériences est reconnue dans la mesure où elles revêtent un caractère de nécessité. Il faut qu'il soit impossible de recourir à d'autres méthodes. Il faut que les expériences correspondent à l'un des buts suivants:

- a) diagnostic, prévention, traitement des maladies.
- b) essais sur l'efficacité et la toxicité des médicaments.
- c) contrôle et évaluation des paramètres physiologiques chez l'homme et les animaux.
- d) contrôle et qualité des denrées alimentaires.
- e) recherche fondamentale et recherche appliquée.
- f) enseignement supérieur et technique.
- g) protection de l'environnement.

Le décret précise que ses dispositions ne visent que les expériences sur les vertébrés et non sur les invertébrés.

Des arrêtés d'application du 19 avril 1988 indiquent quels sont les diplômes et formations spéciales requises des expérimentateurs. Ils doivent, outre les diplômes, être titulaires d'une autorisation nominative délivrée par le Ministère de l'Agriculture (autorisation valable 10 ans) ou, à défaut ne pratiquer que sous la direction d'une personne titulaire de cette autorisation.

## **LES CONDITIONS DE REALISATION DES EXPERIENCES**

Celles qui peuvent entraîner des souffrances doivent être pratiquées sous anesthésie générale ou locale. Lorsque les expériences sont incompatibles avec l'emploi d'anesthésiques ou d'analgésiques leur nombre doit être réduit au strict minimum. Sauf exception justifiée, il ne peut être procédé, sans anesthésie à plus d'une intervention douloureuse sur un même animal. Un animal ne doit pas être gardé en vie s'il risque de souffrir de façon prolongée ou permanente ou s'il doit subir l'effet de dommages irréversibles ou durables. Il doit alors être sacrifié avant la fin de l'anesthésie ou le plus rapidement possible si l'expérience a été faite sans anesthésie.

Les animaux de toutes espèces peuvent être utilisés pour des expériences. La plupart du temps les laboratoires procèdent eux-mêmes à l'élevage des animaux dont ils ont besoin. Ils peuvent aussi se les procurer dans des établissements d'élevage déclarés, ou auprès d'un fournisseur occasionnel, sous réserve d'autorisation.

La cession par un particulier ne peut avoir lieu qu'à titre gratuit.

Les établissements d'expérimentation et les établissements d'élevage sont soumis à des autorisations et à des agréments administratifs.

Les conditions de détention des animaux doivent répondre aux exigences du décret du 1<sup>er</sup> octobre 1980. Ils doivent être normalement nourris et abreuvés, soignés en cas de maladies ou de blessures. Il est interdit de les maintenir dans un habitat trop exigu ou mal tempéré. Il est interdit d'utiliser sauf nécessité absolue des dispositifs d'attache. Le mode de détention doit être adapté à l'espèce considérée.

## **LA COMMISSION NATIONALE DE L'EXPERIMENTATION ANIMALE**

Instituée par le décret, cette Commission est placée sous la tutelle des ministères de la Recherche et de l'Agriculture. Elle est chargée de définir une politique nationale de l'expérimentation animale. Elle donne son avis sur tout projet de modification de la législation concernant l'expérimentation animale. Elle peut aussi donner son avis et faire toute proposition utile concernant la mise en place de méthodes expérimentales permettant d'éviter l'utilisation d'animaux vivants, l'élevage des animaux de laboratoire, les méthodes permettant d'améliorer les conditions de transport, d'hébergement et d'utilisation des animaux de laboratoire ainsi que la formation des personnes appelées à les utiliser.

Il semble qu'actuellement cette commission ait une activité réduite et demeure sans réelle efficacité.

D'autres Comités se sont constitués: en France le GIRCOR, créé en 1991 (Groupe Interprofessionnel de Réflexion et de Communication sur la Recherche) s'est donné pour mission de promouvoir et de défendre



l'utilisation de l'animal, de rationaliser le débat et d'informer le public. Il encourage les chercheurs à se responsabiliser et les invite à réfléchir sur les conditions de vie des animaux. Il vise à éviter la répétition d'expériences similaires, et à améliorer la transparence sur le fonctionnement des laboratoires.

**Depuis la tenue du Colloque en mars 2000, un nouveau texte réglementaire a été publié. Par souci de mise à jour, nous en rapportons les principales dispositions ci dessous :**

### **LE DÉCRET 2001-464 DU 29 MAI 2001**

*Afin de se conformer pleinement à la Directive 86/609, le gouvernement a publié le 29 mai 2001 un décret modifiant et complétant le décret de 1987... Les principales modifications concernent :*

*– Le titre du décret, qui devient : « Décret relatif aux expériences pratiquées sur les animaux vertébrés ».*

*– L'origine des animaux, qui doivent provenir d'établissements déclarés ou spécialisés ; ils ne peuvent être importés en France qu'en provenance de pays où les règlements sont aux moins équivalents aux nôtres ; l'expérimentation sur des animaux capturés dans la nature est restreinte.*

*– L'autorisation d'expérimenter qui est désormais accordée par le préfet ; le dossier de demande doit démontrer qu'il n'existe pas de méthode de remplacement, mentionner les espèces envisagées, justifier les protocoles ; cette autorisation est limitée à 5 ans (au lieu de 10), et peut être suspendue ou annulée sur décision du préfet.*

*– La Commission nationale de l'expérimentation animale : elle a désormais l'obligation d'être réunie au moins deux fois par an.*

*– Les sanctions pénales : elles sont précisées et notablement aggravées. Tout manquement à la réglementation entraîne une contravention de 4<sup>e</sup> classe pour le responsable d'un établissement d'expérimentation (amende de 5.000 F), et une contravention de 3<sup>e</sup> classe pour le responsable d'un établissement d'élevage ou de fourniture d'animaux (3.000 F).*

*– Surtout, le nouveau décret impose la nécessité de prévenir ou à défaut de limiter la souffrance animale.*

*Le nombre des expériences exposant l'animal à des douleurs doit être réduit au minimum ; ces expériences doivent être expressément déclarées à l'avance au préfet et leur nécessité justifiée auprès de lui ; un animal ne peut subir qu'une seule intervention douloureuse, et s'il n'est pas immédiatement euthanasié, il doit recevoir ensuite tous les soins nécessaires.*

*En résumé, le nouveau décret s'attache à responsabiliser les expérimentateurs, à éliminer les « fournisseurs » plus ou moins clandestins, à diminuer le nombre des animaux encore sacrifiés à la recherche, à améliorer les conditions de leur utilisation en évitant leur souffrance. A la suite de ce nouveau décret, les arrêtés de 1988 devront, eux aussi, être modifiés.*

### **LES TEXTES PARTICULIERS RELATIFS A L'ENSEIGNEMENT**

L'expérimentation, ou plus exactement la dissection des animaux telle qu'elle a été pratiquée dans les établissements d'enseignement était contraire aux dispositions du Code rural qui réserve les expérimentations sur les animaux vivants aux cas de stricte nécessité. Le décret de 1987 a précisé que seules sont licites les expériences pratiquées dans l'enseignement supérieur, l'enseignement technique et la formation professionnelle.

Déjà, une Circulaire ministérielle du 6 février 1967 interdisait de faire pratiquer par des élèves ou de pratiquer devant eux des travaux de vivisection.

Une circulaire ministérielle du 8 avril 1973 n'autorise l'utilisation de l'animal que lorsqu'aucun autre moyen ne peut être employé

Il est intéressant de savoir que l'Italie a voté le 12 décembre 1993 une loi « sur l'objection de conscience » permettant à tout citoyen de déclarer son objection de conscience à tout acte connexe à l'expérimentation animale. Les universités sont obligées de reconnaître aux étudiants le droit d'invoquer la clause de conscience.

## LES SANCTIONS PÉNALES

Le nouveau Code pénal entré en vigueur le 1er mars 1994 sanctionne la violation des prescriptions du décret de 1987 dans l'article 511-2 (devenu article 521-2). La violation des prescriptions légales en matière d'expérimentation était initialement punie, comme les actes de cruauté, d'un emprisonnement de 6 mois et de 50.000 F d'amende. La loi du 6 janvier 1999 a augmenté ces peines. La sanction est maintenant de 2 ans d'emprisonnement et de 200.000 F d'amende.

On peut cependant déplorer que l'article 26 du décret du 19 octobre 1987, modifié par le décret 94-167 du 25 février 1994, ne prévoit pour certaines infractions que des peines d'amende d'un montant maximum de 5.000 F. Il s'agit :

- des infractions aux conditions dans lesquelles un établissement d'expérimentation peut se procurer des animaux,
- du défaut d'agrément des établissements d'expérimentation,
- des infractions aux conditions d'ouverture d'un établissement d'élevage ou de fourniture d'animaux destinés à l'expérimentation,
- des infractions relatives aux autorisations d'expérimenter,
- des infractions à la tenue du registre portant l'origine des animaux.

Car il s'agit d'infractions graves qui devraient être plus sévèrement sanctionnées.

## LA LÉGISLATION EUROPÉENNE

Le décret du 19 octobre 1987 a été pris pour mettre le droit français en conformité avec les textes européens. C'est l'action des instances européennes qui a été déterminante.

La Directive du Conseil 86/609/CEE du 24 novembre 1986 concerne la protection des animaux utilisés à des fins expérimentales et scientifiques. Elle prévoit :

- une formation et une expérience adéquates pour toutes les personnes prenant part à l'expérimentation ou donnant des soins aux animaux utilisés,
- la collecte et la publication d'informations statistiques sur le nombre et les espèces d'ani-

maux utilisés et les buts poursuivis par les expériences,

- l'interdiction de l'expérimentation sur les animaux capturés à l'état sauvage « sauf s'il est impossible d'utiliser d'autres animaux pour atteindre les objectifs visés ». Ne doivent pas non plus être utilisés ceux figurant sur la liste des espèces protégées, « sauf si la recherche a leur préservation pour objectif »,

- un encouragement à rechercher des méthodes substitutives impliquant moins d'animaux et moins de procédés douloureux. La directive préconise de mettre au point et d'éprouver d'autres techniques susceptibles de fournir le même niveau d'information que celui obtenu par des expériences effectuées sur des animaux.

La Commission européenne a créé, en 1993, « un centre européen pour la validation des méthodes alternatives » dit ECVAM, basé au Centre de Recherches d'Ispra en Italie. Les méthodes développées utilisent des cultures de cellules, des prélèvements sur des cadavres et, grâce à des programmes informatiques, limitent le nombre des animaux vivants nécessaires à la recherche. Elles sont reconnues comme valables par la communauté scientifique, notamment pour les tests concernant les produits cosmétiques.

Afin d'assister la Commission pour la transposition de la directive dans les législations nationales un Comité consultatif a été mis en place, comportant deux délégués de chaque Etat membre.

Cette directive avait été préparée par la Convention européenne pour la protection des animaux vertébrés utilisés à des fins expérimentales élaborée par le Conseil de l'Europe dès le 27 juillet 1986, mais qui n'est entrée en vigueur qu'en 1990.

Les clauses de cette convention sont similaires à celles de la directive européenne mais elles ont l'avantage de concerner tous les animaux utilisés pour l'expérimentation.

Elle contient des indications sur la mise en cage des animaux de laboratoire et aux soins qui doivent leur être donnés (problèmes de limitation des espaces, du comportement naturel et social des animaux concernés).

Il faut noter que dès 1976 la Communauté européenne a étudié le problème de l'utilisation des tests animaux en matière de produits cosmétiques (directive du 27 juillet 1976) objet de nombreux amendements. Le principe est désormais posé de l'interdiction des tests sur animaux pour les produits cosmétiques, cette interdiction devrait être réalisée prochainement. Mais dès à présent les tests sur animaux en matière de cosmétiques sont en régression.

L'utilisation des primates pour la recherche y compris pour les contrôles de sécurité des médicaments et des vaccins se pratique couramment et concerne notamment les chimpanzés. La Communauté européenne envisage d'interdire totalement l'utilisation des primates sauvages capturés. Des primates sont capturés dans les pays d'Asie, d'Afrique, d'Amérique du Sud par des méthodes de piégeage souvent cruelles, beaucoup de spécimens trop âgés ou malades sont tués et on estime à 80 % le taux de mortalité des primates capturés avant qu'ils n'atteignent les laboratoires. Les conditions d'hébergement et de manipulation de ces animaux sauvages sont déplorable.

#### **Mise à jour :**

*Le 5 juin 2000, la France a ratifié la Convention européenne sur la protection des animaux vertébrés utilisés à des fins expérimentales.*

*Adoptée par le Comité des Ministres du Conseil de l'Europe le 31 mai 1985, ouverte à la signature le 18 mars 1986, la Convention avait été signée par la France le 2 septembre 1987.*

En résumé les objectifs de la législation actuelle tendent :

- à n'utiliser l'animal vertébré qu'en cas de réelle nécessité et à supprimer les très nombreuses expérimentations faites dans le passé qui s'avéraient souvent inutiles (par exemple dans les établissements d'enseignement secondaire),

- à ne pratiquer celles-ci que dans des conditions évitant aux animaux des souffrances inutiles, en généralisant autant qu'il est possible l'usage d'anesthésiants ou d'analgésiques,

- à multiplier les autorisations et agréments tant pour les chercheurs que pour les conditions de détention des animaux de laboratoire,

- à privilégier l'utilisation de méthodes substitutives.

## **LA LÉGISLATION CONCERNANT LES INVERTÉBRÉS**

Les invertébrés étant des animaux sauvages, ils ne bénéficient d'aucune protection relative à leurs souffrances sur le plan individuel, contrairement aux animaux domestiques. Ils ne sont protégés qu'en tant qu'espèces dans un but de conservation. La législation dont nous venons de parler ne les concerne pas.

Leur sensibilité n'est pas reconnue légalement.

En matière d'expérimentation les textes sont dépourvus de toute ambiguïté.

L'article 2 du décret du 19 Octobre 1987 indique « que ne sont pas considérées comme des expériences au sens du présent décret, celles qui sont faites sur des animaux invertébrés et sur les formes embryonnaires des vertébrés ovipares ».

La Directive européenne du 24 novembre 1986 précise dans son article 2 qu'on entend par animal « tout vertébré vivant non humain y compris les formes larvaires autonomes ».

Quant à la Convention européenne du 18 mars 1986, son intitulé exclut d'emblée les invertébrés puisqu'elle concerne « la protection des animaux vertébrés ».

Or, les invertébrés sont de plus en plus fréquemment objets d'expérimentations. Celles-ci se déroulent sans précautions contre la douleur.

En 1986, le Conseil de l'Europe a élaboré une Charte des Invertébrés, conscient des mesures de protection qui s'imposaient à l'égard de ces animaux. On aurait pu espérer qu'il aurait été fait allusion à leur sensibilité et à la prise en compte de celle-ci.

Or ce texte fait valoir que les invertébrés constituent la base vivante indispensable pour le maintien de la richesse de la vie sous toutes ses formes. Il décrit toutes utilisations qui peuvent en être faites: alimentation des hommes et des animaux, aides à la défense des forêts, cultures etc.

La Charte des Invertébrés est un document résumant toutes les possibilités « d'exploitation » de ces êtres vivants sans oublier, bien sûr, qu'ils peuvent présenter « le point de départ de produits médicamenteux ». Ils constituent, précise la Charte, une ressource encore peu connue et « insuffisamment exploitée ». Ce qui revient à légitimer, sans autre scrupule, toutes les expériences sur ces animaux (dont on rappelle qu'ils sont souvent pris comme symboles de la beauté) sans aucune préoccupation d'éthique, alors que leurs capacités de souffrance sont parfaitement connues.

Quelques invertébrés appartiennent à la catégorie des espèces protégées, certains insectes tels que libellules et papillons, mollusques bivalves devenus très rares et une seule sorte de Gastéropode.

Mais, le fait d'appartenir à une espèce protégée ne met pas obstacle à l'utilisation des animaux pour des expériences. L'article 7 du décret précise que tous les animaux peuvent être utilisés « sous réserve des restrictions édictées au titre de la législation et de la réglementation applicable aux espèces protégées ». L'arrêté du 11 septembre 1979 relatif à des autorisations exceptionnelles de captures ou de prélèvement à des fins scientifiques d'espèces protégées prévoit la délivrance d'autorisations délivrées par le Ministre chargé de la protection de la nature après avis du Conseil national de la Protection de la Nature.

En juin 2000, la Commission Nationale de l'Expérimentation Animale a examiné le projet du décret modificatif qui sera publié en mai 2001. Il est regrettable qu'elle n'ait pas, à l'époque, retenu la demande qui lui avait été faite d'inclure, dans ce nouveau texte, une disposition en faveur des invertébrés.

Ainsi, les invertébrés sont totalement oubliés dans la loi française sur l'expérimentation. Comment serait-il possible d'inclure dans les textes français une protection de certains invertébrés ? Cela ne constituerait pas une modification importante sur le terrain des principes et il convient de ce référer aux pratiques issues des pays étrangers.

En Grande-Bretagne, une loi concernant les procédures scientifiques, est entrée en vigueur le 1<sup>er</sup> octobre 1993. Elle précise qu'il faut inclure,

dans les animaux protégés, les invertébrés de l'espèce *Octopus vulgaris* à partir de la phase de développement où l'animal devient capable de ressentir des sensations indépendantes. Cette espèce mise à part, la plupart des recherches faites en neurophysiologie sur des invertébrés sont conduites selon le bon vouloir de l'expérimentateur puisqu'il n'est pas nécessaire d'avoir un permis.

En Norvège, la loi de protection des animaux du 20 décembre 1974 concerne les mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens, poissons et les crustacés. Ainsi les expérimentations sur les crustacés ne peuvent être pratiquées que dans les conditions légales prévues pour les autres animaux cités : on ne doit donc pas leur infliger de souffrances non indispensables.

C'est la loi fédérale Suisse sur la protection des animaux du 9 mars 1978 qui contient les dispositions les plus intéressantes pour la protection des invertébrés. Elle précise qu'elle s'applique aux vertébrés mais que le Conseil fédéral détermine à quels invertébrés elle est applicable et dans quelle mesure.

Une ordonnance du 27 mai 1981 indique que les prescriptions concernant les expériences sur les animaux s'appliquent, en plus des vertébrés, aux décapodes et aux céphalopodes.

## CONCLUSION

En ce qui concerne l'utilisation des invertébrés, il serait facile et opportun de modifier les textes du droit français, en les incluant dans les animaux auxquels les textes sur l'expérimentation sont applicables. C'est ainsi que l'article 2 du décret du 19 Octobre 1987 qui indique que « ne sont pas considérées comme des expériences celles qui sont faites sur des animaux invertébrés » pourrait être complété par une disposition telle que « à l'exception de... », avec mention des sections taxinomiques choisies.

Pour conclure, quelques réflexions sur la législation actuelle s'imposent. La législation française sur l'expérimentation est assez précise, mais il faudrait que des contrôles sur son application puissent être réalisés plus fréquemment. La mise en place de Comités d'éthique plus nombreux au sein des organismes de recherche est une solution vers laquelle il semble

que l'on s'oriente actuellement. Encore faudrait-il que ces Comités soient composés de membres à la fois compétents sur les plans scientifique et juridique, et soucieux du respect de l'éthique, pour qu'ils puissent porter un avis raisonnable sur la réelle nécessité des actes pratiqués et sur leur conformité légale. Une formation particulière pourrait être envisagée.

Mais, au-delà de ces considérations juridiques ce qui importe essentiellement c'est que l'expérimentateur se sente responsable de ses choix

et de ses actes. En 1976, des principes éthiques en matière d'expérimentation avaient été publiés par le Conseil des organisations internationales des sciences médicales. Il contenait un article ainsi conçu: « Toute personne pratiquant l'expérimentation biologique doit prendre conscience que l'animal est doué de sensibilité, de mémoire et qu'il est capable de souffrir sans pouvoir échapper à la douleur ».

Les textes de lois sont indispensables mais ils ne peuvent remplacer la réflexion personnelle

## **SUMMARY**

### **FRENCH REGULATIONS & EUROPEAN REGULATIONS ON ANIMAL EXPERIMENTATION.**

Suzanne ANTOINE

Sci Tech Anim Lab, 27 (2002), 5-12.

**After a brief review of background facts on animal experimentation and in particular the existence of anti-vivisectionist movements, the article reports on developments in legislation since 1963, presented in chronological order. The key arguments contained in the decree of October 19, 1987 are analysed, as are the penalties for infringing the provisions of the law. The [French] national commission on animal experimentation has not fulfilled its role with any efficiency.**

**On the question of European legislation, the key ruling is Directive 86/609/EEC, dated November 24, 1986. In 1993, the European Commission established the European centre for the validation of alternative methods. French legislation provides no protection for invertebrates concerning conditions under which they may be used for experimental purposes. The Charter for Invertebrates, published under the aegis of the Council of Europe, has not provided any useful input to the question. A comparison between French legislation and legislation applying in other countries shows that a number of nations (e.g. Norway) have set legal requirements for the conditions under which experimentation on certain species of invertebrates is authorised.**

**Studies of the laws currently applying have raised hopes that ethics committees responsible for running supervisory missions may be set up.**

**Key words :** Animal experimentation - French legislation - European legislation - Invertebrates - Ethics committee.

# Les systèmes nerveux des invertébrés : comparaisons anatomiques et considérations évolutives

Jean GENERMONT<sup>(\*)</sup>

---

(\*) Professeur émérite de l'Université Paris-Sud, UPRES-A n° 8079 « Écologie, Systématique et Évolution », Institut de biologie animale intégrative et cellulaire, Bâtiment 446, Université de Paris-Sud - 91405 Orsay Cedex.

## RÉSUMÉ

Le système nerveux des cnidaires est constitué d'un simple réseau de neurones. Au contraire, dans la lignée évolutive des bilateria (animaux dotés d'une symétrie bilatérale), il existe des organes nerveux bien individualisés. Cette lignée semble s'être scindée précocement en deux rameaux. Dans celui des deutérostomiens, les cordés (vertébrés et apparentés) ont un système nerveux organisé autour d'un tube formé à partir de l'épiderme dorsal de l'embryon, alors que celui, plus diffus, des échinodermes peut être interprété comme résultant d'une évolution régressive. Chez les protostomiens, principalement représentés par les annélides, mollusques et arthropodes, le système nerveux, fondamentalement constitué de ganglions unis par des cordons de connexion, comporte des éléments antérodorsaux constituant un cerveau plus ou moins complexe, et des éléments ventraux en arrière de la bouche. Malgré les différences anatomiques, les territoires embryonnaires desquels dérivent les systèmes nerveux dans les deux rameaux ont probablement un fort degré d'homologie. L'interprétation évolutive des systèmes nerveux des plathelminthes et des némathelminthes est très incertaine dans l'état actuel des connaissances.

**Mots-clés :** Anatomie comparée - Céphalisation - Métazoaires - Ontogenèse - Phylogénie.

En vertu d'une longue tradition, on oppose couramment, au sein des animaux, vertébrés et invertébrés. Cette classification simpliste est en outre fréquemment associée, implicitement ou explicitement, à la reconnaissance des premiers, ceux auxquels appartient notre propre espèce, comme supérieurs, et par là-même des seconds comme inférieurs. Ceci conduit à sous-estimer grandement la diversité des invertébrés et à méconnaître la complexité d'au moins certains d'entre eux, tant du point de vue de leur anatomie que de celui de leur physiologie et de leur comportement. J'ajoute que l'opposition entre organismes supérieurs et inférieurs est *a priori*

subjective et fortement teintée d'anthropocentrisme, et que la connotation « supérieur = évolué, inférieur = primitif » est encore plus subjective, car les êtres actuels résultent tous d'une histoire évolutive de même durée, et chacun d'eux est en fait une mosaïque de caractères primitifs et de caractères évolués. Je tenterai d'illustrer ici la diversité de l'ensemble des animaux pluricellulaires, ou *métazoaires*, en concentrant mon attention sur le système nerveux et en ne donnant sur les vertébrés que quelques brèves indications, qui doivent être comprises comme des rappels destinés à faciliter la comparaison entre les différents plans d'organisation.

## A. – LES GRANDES LIGNES DE LA PHYLOGÉNIE DES MÉTAZOAIRES

Les zoologistes reconnaissent parmi les métazoaires actuels plus de quarante groupes, appelés *embranchements*, ou encore *phylums*, caractérisés par autant de « plans d'organisation » profondément différents. La seconde appellation (du grec *phylon* = race, tribu) laisse entendre qu'il s'agit d'unités évolutives, constituées chacune de la totalité de la descendance d'une espèce ancestrale unique. Tous les membres d'un tel groupe, dit *monophylétique*, sont évidemment plus fortement apparentés entre eux qu'ils ne le sont à ceux d'un quelconque autre groupe. Tous les groupes dont il sera question ici sont probablement monophylétiques, bien que quelques doutes aient été émis sur certains d'entre eux. L'ensemble des métazoaires est quant à lui très certainement monophylétique.

Si différents qu'ils puissent paraître, tous ces phylums peuvent donner lieu à des comparaisons portant sur les plans d'organisation eux-

mêmes ou sur les étapes de leur mise en place au cours du développement à partir de la cellule-œuf ou zygote, ainsi que sur des caractères moléculaires, comme les séquences nucléotidiques de certains segments du matériel génétique, par exemple les gènes dont la transcription fournit les acides ribonucléiques constitutifs des ribosomes. L'analyse des ressemblances entre les embranchements permet de dégager leurs liens de parenté, ce qu'on appelle leur *phylogénie*. Celle-ci est souvent présentée sous forme de figures en forme d'arbres, les *clado-grammes* (du grec *clados* = rameau). Selon le corps de données pris en compte et selon la méthode d'analyse utilisée, des phylogénies notablement différentes peuvent être proposées pour un ensemble donné de phylums. Il en résulte qu'il n'y a pas actuellement de consensus sur la phylogénie globale des métazoaires. Le cladogramme de la Fig. 1 ne traduit donc pas une réalité incontournable, mais une hypothèse parmi d'autres, à mes yeux la mieux argumentée dans l'état actuel des connaissances. N'y figurent que 12 phylums. J'ai en effet éliminé à dessein des phylums qui ne sont connus que

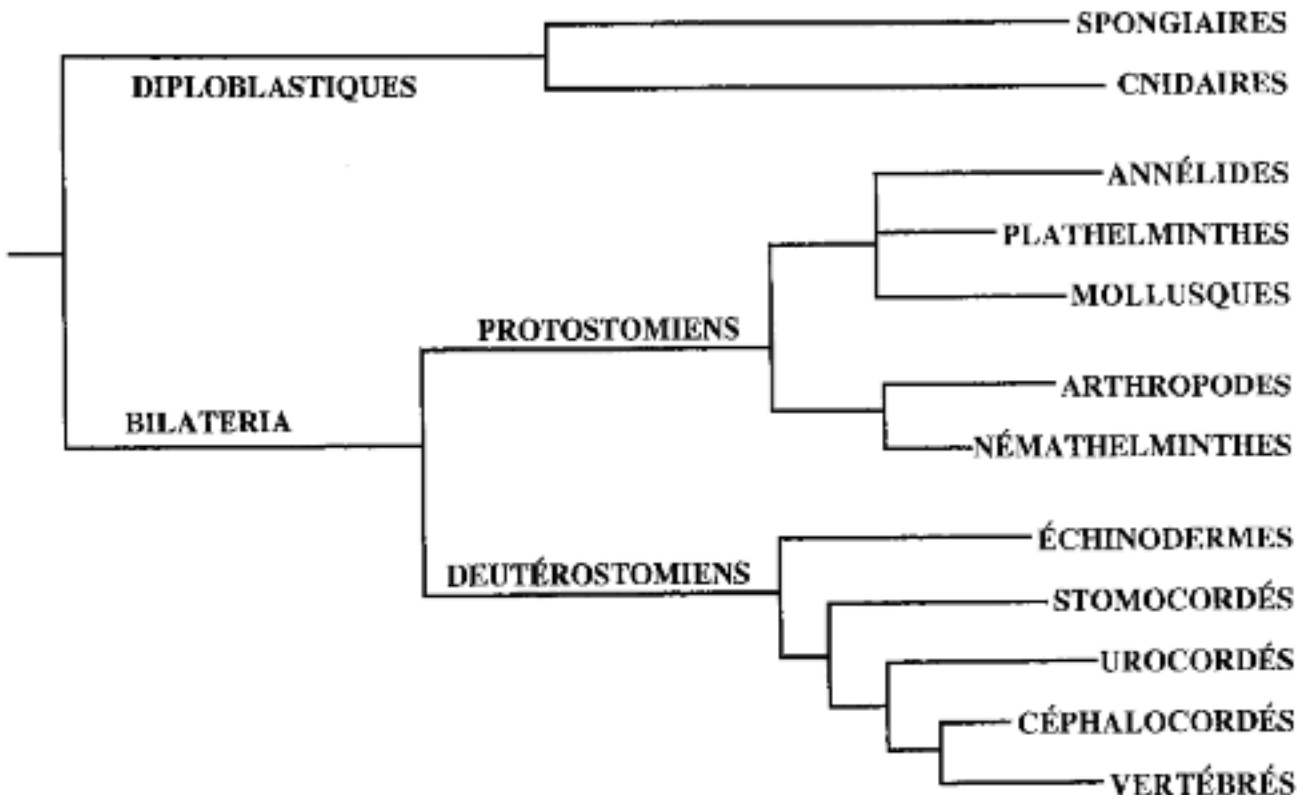


Fig. 1.

Relations phylogénétiques entre les principaux phylums de métazoaires, selon une hypothèse jugée actuellement vraisemblable.

par un très petit nombre d'espèces, ou pour lesquels peu de données sont disponibles ou encore dont la position phylogénétique est très incertaine. Il illustre bien, me semble-t-il, l'idée précédemment exprimée selon laquelle il n'y a pas d'opposition entre vertébrés et invertébrés, mais que les vertébrés constituent un phylum parmi de nombreux autres. Je dois préciser que j'utilise ici le terme « vertébrés » dans son acception traditionnelle. On tend actuellement à l'utiliser dans une acception plus restrictive, ce qui revient à en exclure un groupe qui n'est représenté dans la nature actuelle que par quelques espèces, les myxines, dont le plan d'organisation est bien celui des vertébrés, à ceci près qu'elles n'ont pas de vertèbres ! L'ensemble réunissant myxines et vertébrés *s. str.* est alors désigné sous le nom de crâniates.

Selon ce cladogramme, l'histoire des méazoaires comporte la séparation précoce de deux lignées, celle des *diploblastiques* et celle des *bilateria*. Les *diploblastiques*, tous aquatiques, sont organisés autour de deux couches de cellules, une couche externe constituant la paroi du corps et une couche interne délimitant une cavité digestive, éventuellement fragmentée en un système de nombreuses cavités. Les *bilateria* présentent un avant (défini par la position de la bouche et, pour les animaux mobiles, par le sens usuel de déplacement) et un arrière, une face ventrale (portant la bouche) et une face dorsale, une moitié droite et une moitié gauche approximativement symétriques par rapport à un plan : ce dernier caractère permet de dire que, contrairement aux diploblastiques, ils ont une *symétrie bilatérale*, d'où le terme de *bilateria* utilisé actuellement de préférence à l'ancienne dénomination de *triploblastiques* (ou *triblastiques*) qui, elle, traduit la différenciation à un stade précoce du développement, d'ébauches situées dans l'espace compris entre celles de la paroi externe du corps et de la cavité digestive. Celle-ci présente en outre, en général, deux orifices distincts, bouche et anus, méritant ainsi l'appellation de *tube* digestif.

## B. – LES DIPLOBLASTIQUES

Parmi les diploblastiques, les **spongiaires** tirent leur nom de l'éponge de toilette (en latin, *spongia*), qui n'est autre que le squelette corné d'une espèce particulière du phylum. Leurs

formes sont le plus souvent irrégulières. Il est inutile de s'y attarder, car ils n'ont pas de neurones et par conséquent pas de système nerveux.

Plus intéressants pour notre propos sont les **cnidaires** (du grec *cnidé* = ortie : ils possèdent des cellules très particulières, capables d'injecter un venin plus ou moins irritant à un animal venu à leur contact). Les deux couches de cellules caractéristiques de l'état diploblastique constituent une sorte de *sac à double paroi*, ouvert sur le milieu extérieur par un orifice communément appelé la bouche, ce qui traduit le fait que c'est par lui que les aliments pénètrent dans la cavité digestive, mais qui est aussi un anus, puisqu'il assure l'évacuation des résidus de la digestion. La forme du sac est compliquée par la présence d'étroits diverticules mobiles, de section approximativement circulaire, les *tentacules*, ainsi que, éventuellement, par des replis qui réalisent une compartimentation partielle de la cavité digestive. L'espace compris entre les deux couches de cellules renferme une sorte de gelée qui confère à l'ensemble une certaine rigidité. A ce plan d'organisation très simple correspondent deux types d'aspects bien différents (Fig. 2). Dans le type « polype », réalisé par exemple chez les anémones de mer, ou encore chez l'hydre d'eau douce (animal très commun, mais peu connu du grand public en raison de sa petite taille, de l'ordre du millimètre), l'organisme, qui ne se déplace pas, ou très peu, est fixé à un substrat par la région du corps opposée à la bouche, laquelle est entourée d'une couronne de tentacules. La « méduse » est au contraire un organisme nageur, dont la forme générale est celle d'une cloche ouverte vers le bas, munie de tentacules périphériques et pourvue en guise de battant d'une éminence portant la bouche, remarquable en outre par le volume considérable de l'espace occupé par la gelée, espace dans la profondeur duquel se trouve la cavité digestive proprement dite, laquelle se prolonge par un système de canaux à disposition rayonnante reliés à un canal circulaire.

Les cnidaires possèdent un *système neurosensoriel*. Celui-ci comporte des *cellules sensorielles*, intercalées entre les autres cellules des couches externe et interne, dont chacune est munie d'un prolongement axonique situé dans la gelée sous-jacente. Il comporte aussi des *neurones*, bipolaires ou tripolaires, dont les



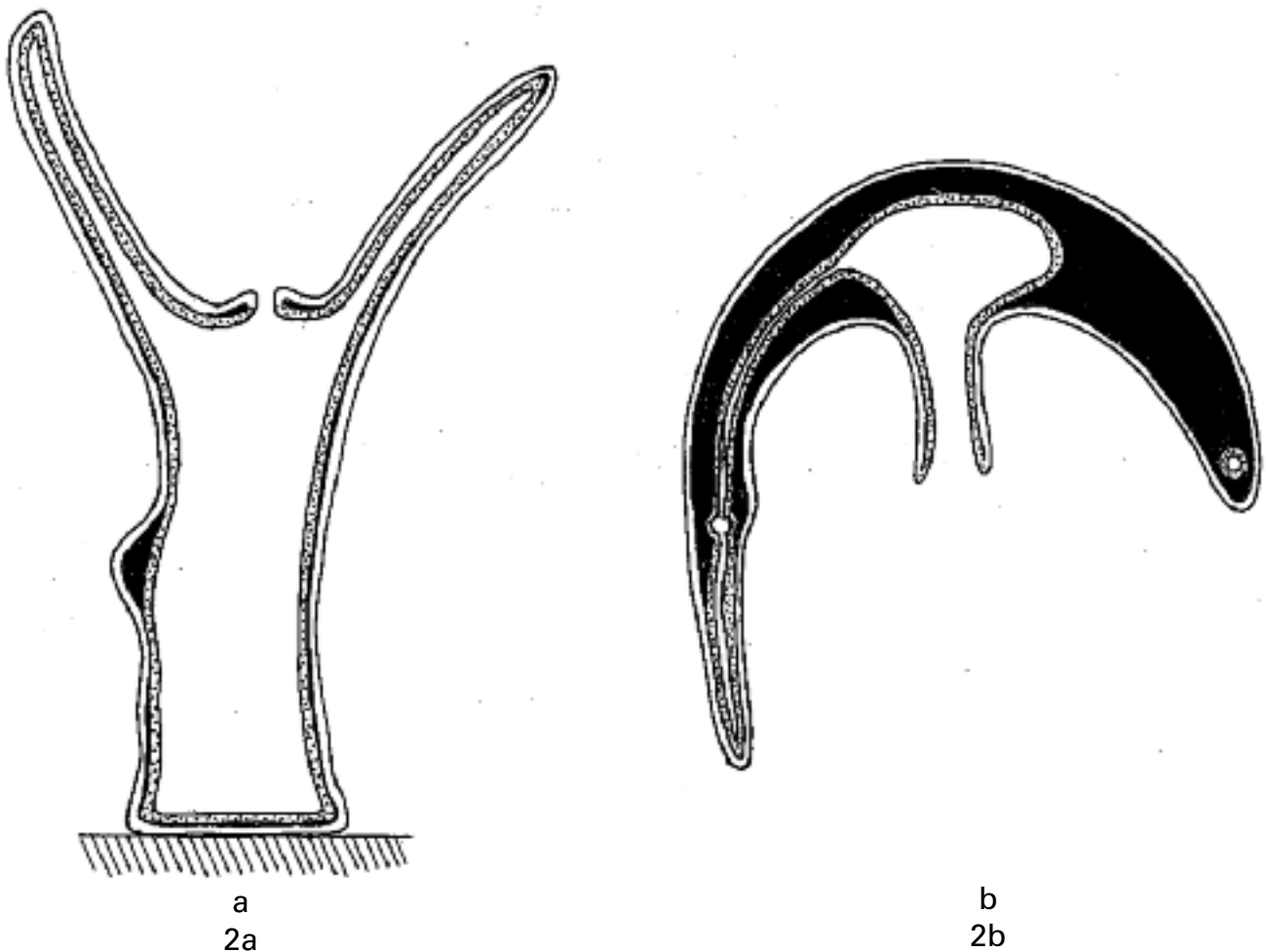


Fig. 2.

Les deux types morphologiques des cnidaires, polype (a) et méduse (b). L'organisme présente une symétrie rayonnée, c'est-à-dire qu'il se superpose approximativement à lui-même s'il subit une rotation d'une fraction simple de  $360^\circ$  ( $1/4$ ,  $1/6$  ou  $1/8$ ) autour d'un axe passant par la bouche. Les figures présentées ici sont des coupes passant par cet axe. Toutefois, dans le cas de la méduse, on a réuni deux demi-coupes, celle de gauche passant par un tentacule, celle de droite passant entre deux tentacules. La paroi de la cavité digestive est représentée en pointillé, l'espace entre cette paroi et la paroi externe du corps est représenté en noir. Sur le polype a été figuré un élargissement local de cet espace, comme il en existe chez l'hydre d'eau douce, où a lieu la maturation des cellules reproductrices.

corps cellulaires sont situés à la limite de la gelée et d'une des deux couches. Les relations des neurones entre eux ou avec les axones des cellules sensorielles sont réalisées par des synapses appartenant à trois catégories. La première, probablement la moins répandue, est la *synapse chimique classique*, entre une fibre présynaptique et une fibre postsynaptique, la première étant seule apte à libérer dans l'espace intersynaptique un neurotransmetteur en sorte d'engendrer un potentiel d'action chez la seconde : une telle synapse est *unidirectionnelle*. La seconde, qui semble spécifique des cnidaires, est la *synapse chimique bidirectionnelle* dans laquelle les deux fibres sont également

aptes à libérer un neurotransmetteur et à être stimulées par celui-ci. La troisième est la *synapse électrique*, elle aussi bidirectionnelle, consistant en une surface d'accolement entre les membranes des deux fibres, qui sont en continuité électrique par des jonctions communicantes. Il faut noter que des synapses électriques existent dans bien d'autres groupes que les cnidaires, y compris les vertébrés, mais qu'elles y sont souvent unidirectionnelles du fait que les potentiels d'action transmis à l'une des fibres ne se propagent que sur une très courte distance, par un mécanisme qui ne me semble pas élucidé, tandis que ceux qui sont transmis à l'autre fibre se propagent normale-

ment. Autre originalité des cnidaires, l'acétylcholine n'y est pas connue comme neurotransmetteur. Son rôle est joué par le FMRF-amide (le FMRF est un tétrapeptide comportant, de l'extrémité amine à l'extrémité acide, les résidus phénylalanine, méthionine, arginine et phénylalanine). Cette substance est connue comme neurotransmetteur chez d'autres invertébrés, mais n'a jamais été mise en évidence, autant que je sache, chez les vertébrés, bien qu'elle provoque des réponses *in vitro* des muscles lisses des mammifères.

Il n'y a pas de concentrations de cellules ou de fibres nerveuses comparables à des centres nerveux ou à des nerfs, mais un vaste *réseau* de neurones présentant simplement des différences de densité d'une partie du corps à l'autre : chez les polypes, le réseau est particulièrement dense au voisinage de la bouche et dans les tentacules. Ce dispositif permet en particulier à l'organisme de réagir à des stimulations locales chimiques, tactiles ou plus rarement visuelles par des mouvements coordonnés : comportements d'attente de la nourriture ou de capture d'une proie, mouvements orientés, contraction de l'animal le rendant moins vulnérable à une éventuelle attaque. Cette variété montre que, malgré une très faible complexité anatomique, en particulier en l'absence de tout organe central « intégrateur », le système neurosensoriel des cnidaires réalise une discrimination efficace entre divers types de perceptions sensorielles, certaines se révélant, d'après les réactions qu'elles provoquent, comme relevant incontestablement de la nociception.

### C. – PROTOSTOMIENS ET DEUTÉROSTOMIENS : DEUX GRANDS TYPES DE DÉVELOPPEMENT AU SEIN DES BILATERIA

Revenons au cladogramme de la Fig. 1. Il suggère une scission précoce de la lignée des bilateria en deux rameaux inégalement représentés dans la nature actuelle en ce qui concerne le nombre de phylums. Ceux que j'ai écartés dans un but de simplification appartiennent en effet pour la plupart, et peut-être même tous, au rameau des *protostomiens* qui renferme donc probablement plus de trente phylums, alors que celui des *deutérostomiens* semble n'en comporter que cinq. Ce sont des caractères du développement qui ont permis d'opposer protosto-

miens et deutérostomiens, opposition qui se trouve confirmée par les données moléculaires. Je ne présenterai que quelques-uns de ces caractères, ceux qui justifient la nomenclature d'une part, ceux qui touchent à la mise en place du système nerveux d'autre part. Je dois pour cela faire une incursion dans le domaine de *l'embryologie comparée*, le terme embryologie étant pris dans une acception assez large, car certains des phénomènes que je présenterai se déroulent, selon les organismes, soit chez un embryon, soit chez une larve (par définition, l'organisme cesse d'être un embryon lorsqu'il s'est libéré des membranes qui entouraient le zygote : on parle de jeune ou de larve selon que son organisation est proche ou très différente de celle de l'adulte).

Avant même la fécondation, le gamète femelle présente une certaine *polarité*, le plus souvent liée à la présence de substances de réserve dans le cytoplasme et à une position non centrale du noyau : la droite joignant le centre de la cellule au centre du noyau traverse la membrane cellulaire en deux points dont le plus proche du noyau est le *pôle animal* et l'autre le *pôle végétatif*. Cette polarité est importante pour la suite du développement : au pôle animal correspond en effet l'avant du futur organisme.

Le développement du zygote commence toujours par une série de divisions cellulaires sans déplacements notables de territoires cytoplasmiques : tout au plus les cellules s'écartent-elles quelque peu les unes des autres, ménageant ainsi une *cavité centrale*. Puis d'importants mouvements conduisent certains ensembles de cellules, initialement situées dans la région du pôle végétatif, à passer dans la profondeur de l'embryon. On atteint le stade *gastrula* (Fig. 3) dans lequel on peut distinguer au moins deux ébauches, celle de la paroi externe ou *ectoderme* et celle de la paroi de la cavité digestive ou *endoderme*, en continuité l'une avec l'autre par le biais d'une ouverture de la future cavité digestive sur l'extérieur, le *blastopore*, situé à l'emplacement du pôle végétatif. Chez les protostomiens, une autre ébauche, constituant le *mésoderme*, est à ce stade déjà individualisée dans l'espace compris entre les deux parois : l'état triploblastique est donc réalisé dès le stade gastrula. Au contraire, la gastrula des deutérostomiens a une organisation diploblastique : plus tard seulement une partie de la paroi inter-

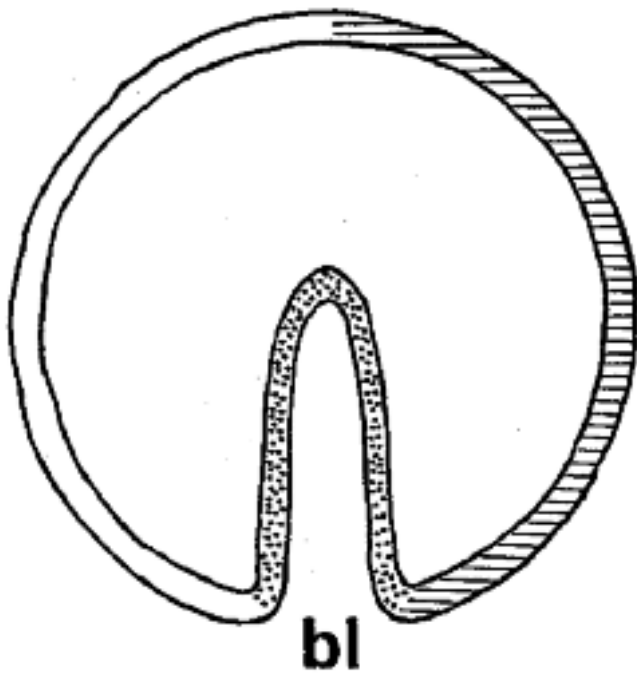


Fig. 3.

Une gastrula. Coupe passant par le plan de symétrie. Endoderme en pointillé, ectoderme dorsal hachuré ; bl, blastopore.

ne s'isolera pour constituer un mésoderme distinct de l'endoderme définitif. Dans tous les cas, le mésoderme apparaît vite fragmenté en deux ébauches ou deux séries d'ébauches, ce qui traduit la symétrie bilatérale qui, de même que la différenciation dorso-ventrale, n'était pas forcément apparente aux stades précédents.

Chez les *deutérostomiens*, l'ectoderme de la gastrula est le siège d'une prolifération cellulaire qui affecte à peu près également toute la surface de l'embryon (ou de la larve). Tout au plus est-elle un peu plus marquée sur la face dorsale qui tend à s'allonger davantage que la face ventrale. Cet allongement différentiel donne au blastopore une localisation ventrale, mais néanmoins très proche de l'extrémité postérieure. L'ébauche digestive, liée postérieurement au blastopore par une de ses extrémités, entre en contact par son extrémité opposée, donc dans la région antérieure du corps, avec l'ectoderme ventral, et acquiert là un débouché sur l'extérieur qui devient la *bouche*. Celle-ci est donc chronologiquement le *second orifice du tube digestif*, tandis que le premier, le blastopore, devient l'anus (Fig. 4). C'est ce caractère qui a été retenu pour former le terme « deutérostomien »

(en grec, *deuteron* = deuxième, *stoma* = bouche).

Chez les annélides, bien représentatifs des *protostomiens*, l'accroissement de surface de l'ectoderme est au contraire pratiquement limité à la région dorsale. Il en résulte un débordement postérieur de l'ectoderme dorsal qui repousse le blastopore jusqu'à une position finale ventrale très antérieure. L'ébauche digestive, ancrée par une de ses extrémités à cette position, se recourbe vers l'arrière et c'est son autre extrémité qui va venir s'ouvrir sur l'extérieur au voisinage du pôle postérieur de l'organisme (Fig. 5). Il en résulte que le blastopore, *premier orifice du*

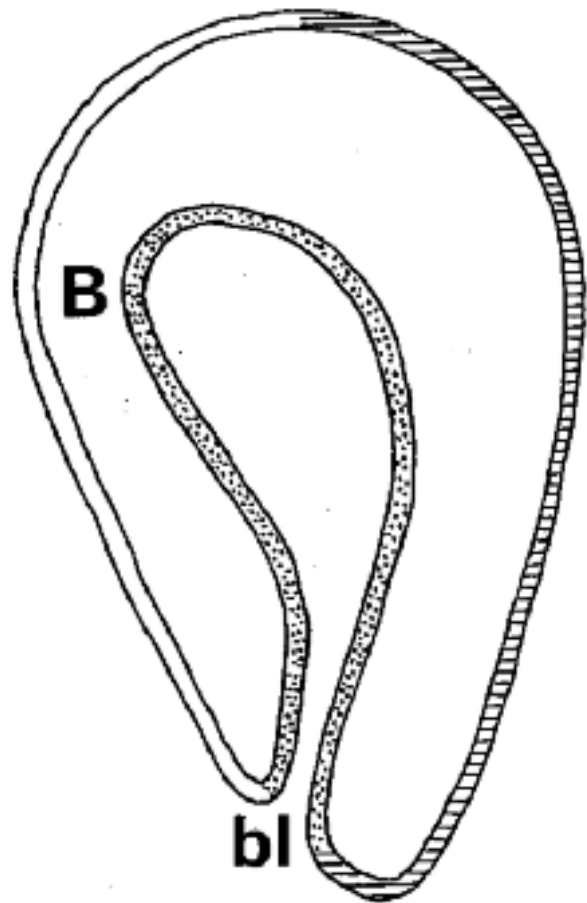


Fig. 4.

Résultat de la croissance survenant après le stade gastrula chez un deutérostomien. Coupe très schématique passant par le plan de symétrie de l'embryon ou de la larve. Le blastopore (bl) est devenu ventral, mais est resté très proche de l'extrémité postérieure. La zone où se percera la bouche après accolement de l'endoderme et de l'ectoderme est repérée par le symbole B. En pointillé, l'endoderme. En hachures horizontales, la partie de l'ectoderme, issue de la croissance de l'ectoderme dorsal de la gastrula, destinée à donner naissance au tube nerveux chez les cordés.

*tube digestif* (*proton* = premier), devient la *bouche*, le second devenant l'anus.

Ces descriptions conduisent à considérer comme homologues l'anus des deutérostomiens et la bouche des protostomiens, car tous deux dérivent du blastopore, et il n'y a guère de raison de mettre en doute l'homologie des blastopores des deux lignées, puisque dans les deux cas ils apparaissent au pôle végétatif de la gastrula. En revanche, il n'y a pas d'homologue deutérostomien de l'anus des protostomiens, ni d'homologue protostomien de la bouche des deutérostomiens. En ce qui concerne l'ectoderme, la portion ventrale située en arrière du blastopore est d'origine dorsale. Cela ne représente

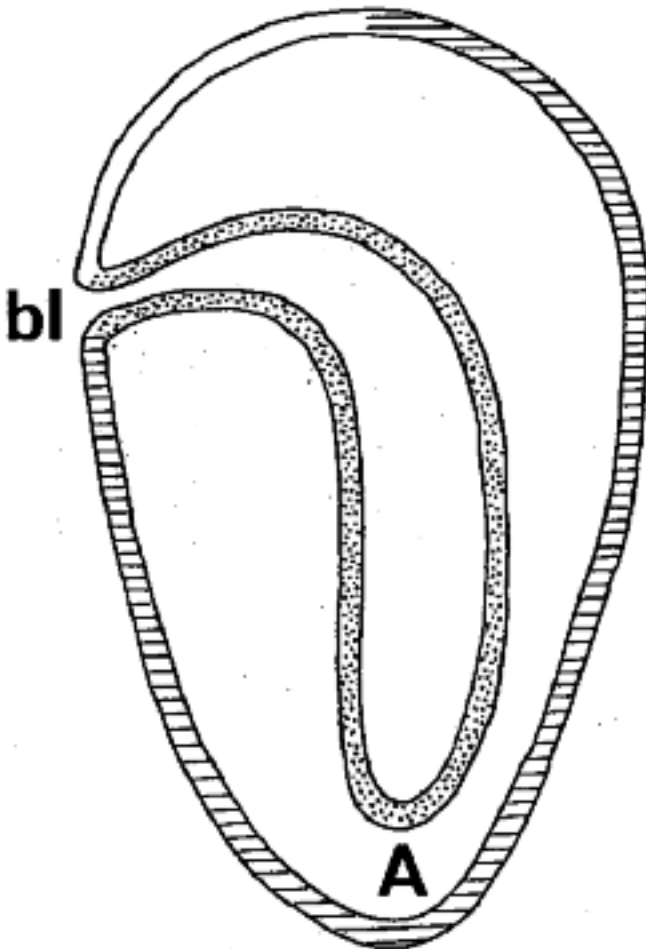


Fig. 5.

Résultat de la croissance survenant après le stade gastrula chez un protostomien. Le blastopore (bl) est devenu antéro-ventral. La zone où se percera l'anus après accollement de l'endoderme et de l'ectoderme est repérée par le symbole A. En pointillé, l'endoderme. En hachures horizontales, la partie de l'ectoderme qui est issue de la croissance de l'ectoderme dorsal de la gastrula.

chez les deutérostomiens que la partie comprise entre l'anus et l'extrémité postérieure, alors que chez les protostomiens c'est tout ce qui est postérieur à la bouche, soit la quasi-totalité de la face ventrale. C'est très important pour ce qui concerne le système nerveux, d'origine toujours ectodermique. Chez les deutérostomiens typiques son ébauche s'étend de l'avant à l'arrière de la face dorsale de l'embryon, contourne l'extrémité postérieure et se prolonge ventralement jusqu'à l'anus qui marque la « vraie » limite de la face dorsale. Les protostomiens, eux, ont deux catégories d'ébauches, des éléments dorsaux qui se forment en avant de la bouche, donc sur un territoire homologue de celui où prend naissance la partie la plus antérieure de l'ébauche des deutérostomiens, et des éléments ventraux s'étendant du voisinage immédiat de la bouche à l'arrière du corps, formés sur un territoire homologue de celui où apparaît la partie la plus postérieure de l'ébauche des deutérostomiens. Contrairement à ce que pourraient laisser croire les localisations anatomiques finales, il n'y a donc pas de différence fondamentale entre les territoires d'origine du système nerveux dans les deux lignées deutérostomienne et protostomienne.

#### D. – LES DEUTÉROSTOMIENS

Pour commenter la diversité des systèmes nerveux des deutérostomiens, il est commode de se référer à ce qu'on observe chez les **vertébrés**. Je me contenterai en fait de rappeler quelques points essentiels concernant le *système nerveux central*, constitué par l'encéphale et la moelle épinière. J'ai déjà fait allusion à la localisation dorsale de son ébauche. Plus précisément, celle-ci se présente tout d'abord comme un épaississement longitudinal de l'ectoderme dorsal. Le bord antérieur de la bande épaissie se soulève en une crête, puis les bords latéraux se soulèvent à leur tour, d'abord à l'avant, puis progressivement, sur toute la longueur de l'embryon. Ainsi apparaît une *gouttière nerveuse* qui se creuse tandis que ses bords latéraux viennent se souder dans le plan de symétrie. La gouttière se transforme ainsi en un *tube nerveux* qui s'enfonce à quelque profondeur en laissant en surface des assises cellulaires qui constituent la paroi dorsale de l'embryon, en continuité avec le reste de l'ectoderme. Le tube nerveux reste approximativement

cylindrique sur la majeure partie de sa longueur, constituant l'ébauche de la moelle épinière, à l'exception de la région céphalique, qui se renfle en l'ébauche de l'encéphale.

Le plan d'organisation « vertébré » comporte donc un *tube nerveux dorsal*. Celui-ci est situé immédiatement au-dessus d'une baguette longitudinale rigide, dite *corde dorsale*, d'origine mésodermique. Contrairement à ce que j'ai pu lire dans de nombreux articles, cette corde n'est pas l'ébauche de la colonne vertébrale : c'est *autour d'elle* que s'organiseront ultérieurement des éléments qui, du moins chez les vertébrés *s. str.*, évolueront en vertèbres. La corde est elle-même dorsale par rapport à l'ébauche du tube digestif (Fig. 6). Elle n'atteint pas tout à fait l'extrémité antérieure du corps : une partie de la tête, à l'avant, est donc dépourvue de corde.

Les **céphalocordés** ne comprennent que quelques espèces actuelles, dont l'aspect évoque un petit poisson transparent, de quelques centimètres de longueur. Leur plan d'organisation (Fig. 7) est proche de celui des vertébrés, comportant en particulier la superposition qui vient d'être décrite du système nerveux central, de la corde et du tube digestif. Comme la *corde* s'étend de l'avant à l'arrière de l'animal, la partie du corps qui mérite le nom de tête est pourvue de corde sur toute sa longueur, d'où le nom donné au phylum (*képhalê* = tête). Le *système nerveux central* est constitué d'un *tube*,

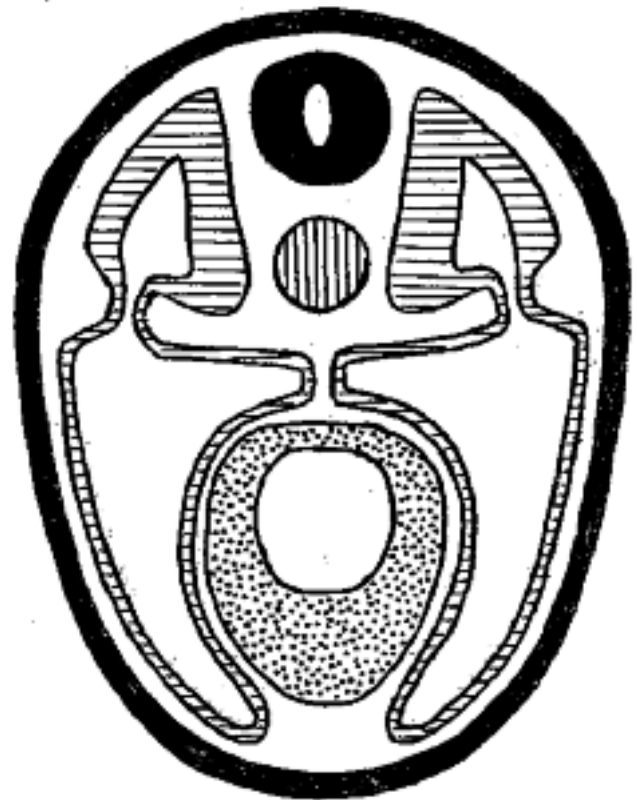


Fig. 6.

Le plan d'organisation « vertébrés ». Coupe transversale d'un embryon dans la région du tronc (en arrière de la tête, en avant de l'anus). Ectoderme, y compris paroi du tube nerveux, en noir. Corde dorsale en hachures verticales.

En hachures horizontales, le mésoderme au sens strict, délimitant un système de cavités ou coelome (au sens large). Endoderme en pointillé.

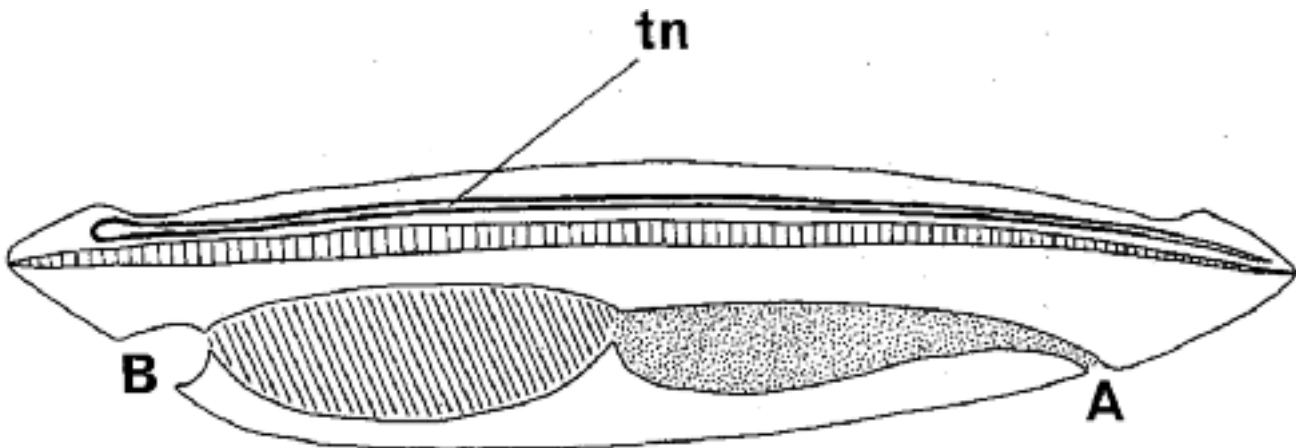


Fig. 7.

Schéma extrêmement simplifié de l'organisation d'un céphalocordé. Coupe passant par le plan de symétrie. A, anus ;

B, bouche ; tn, tube nerveux. Outre la cavité buccale, le tube digestif comprend deux parties : la plus antérieure, dite pharyngienne, porte de nombreuses fentes à fonction respiratoire, symbolisées ici par les hachures obliques, qui la mettent en communication avec l'extérieur, par l'intermédiaire d'une cavité péripharyngienne d'origine ectodermique qui n'est pas représentée ; la partie postérieure ou intestin est figurée en pointillé, la corde dorsale est figurée en hachures verticales.

dérivant d'une gouttière nerveuse, comme chez les vertébrés. Sa partie antérieure, faiblement renflée, est désignée sous le nom de cerveau, mais sa complexité est bien inférieure à celle d'un encéphale de vertébré. Le reste se présente sous la forme d'un cylindre évoquant une moelle épinière, d'où émergent des nerfs selon une géométrie comparable à celle de l'émergence des nerfs rachidiens des vertébrés.

Fortement apparentés aux deux phylums précédents sont les **urocordés**, principalement représentés dans la nature actuelle par les *ascidies*, organismes dont l'aspect à l'état adulte est pourtant bien différent de celui d'un vertébré. Les personnes qui consomment des violets, ascidies estimées comme fruits de mer en Provence, ne se doutent pour la plupart pas qu'il s'agit d'animaux plus fortement apparentés à notre propre espèce qu'aux moules ou aux huîtres. Une ascidie adulte est fixée. Son corps mou est enfermé dans une sorte de sac dont la consistance rappelle celle du cuir, muni de deux orifices qui permettent l'un l'entrée, l'autre la sortie d'eau. Elle se nourrit de particules microscopiques apportées par l'eau, qui apporte aussi l'oxygène nécessaire à la respiration. Son système nerveux est très simple : un *ganglion*, situé non loin de l'orifice d'arrivée d'eau, d'où rayonnent *quelques cordons nerveux*. Cela suffit à assurer à l'ascidie un comportement parfaitement adapté à son mode de vie. Par exemple, si une particule volumineuse ou un animal vient heurter le bord de l'orifice d'entrée, une contraction expulse brutalement de l'eau dans

le sens opposé au sens ordinaire, chassant l'élément étranger éventuellement dangereux.

Le *développement* des ascidies comporte souvent une *phase larvaire*. La larve (Fig. 8) est dite *têtard*, car elle comporte, comme un têtard de grenouille, une partie antérieure globuleuse (qui n'est pas une tête à proprement parler, puisqu'elle renferme, entre autre, la totalité du tube digestif !) et une partie postérieure plus étroite ou queue. A ce stade, il existe un *système nerveux tubulaire dorsal* issu, comme chez les vertébrés et céphalocordés, du creusement d'une gouttière nerveuse. La portion située dans la queue est grossièrement cylindrique, tandis que la portion antérieure est renflée. La queue, riche en muscles, renferme en outre une *corde sous-jacente* au tube nerveux. La présence et les modes de formation du tube nerveux et de la corde traduisent la parenté entre les ascidies d'une part, les vertébrés et céphalocordés d'autre part. La dénomination « urocordés » fait allusion à la localisation exclusivement caudale de la corde (en grec, *oura* = queue). Après avoir nagé quelque temps, la larve se fixe par sa partie antérieure et subit une métamorphose qui comporte notamment la destruction complète de la queue, ce qui entraîne la perte de la corde et de la partie postérieure du tube nerveux. La vésicule nerveuse antérieure est elle-même détruite en quasi-totalité : il n'en subsiste qu'un très petit fragment qui devient le ganglion de l'adulte. On assiste donc au cours du développement à une régression considérable du système nerveux. Les ascidies dérivent vrai-

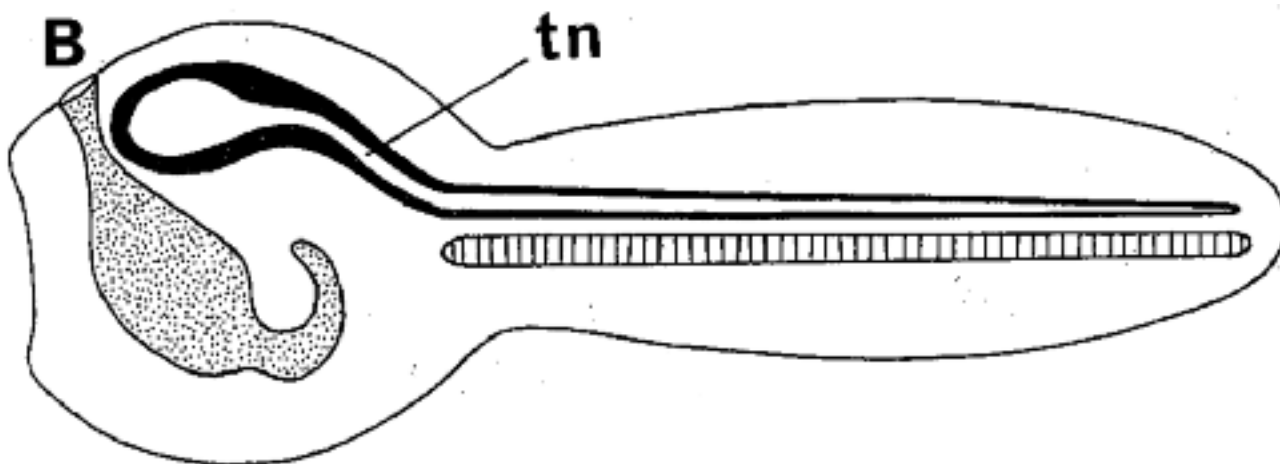


Fig. 8.

La larve « têtard » d'ascidie. Vue latérale gauche. B, bouche ; tn, tube nerveux. La corde dorsale est figurée en hachures verticales. Le tube digestif se termine par un anus, non visible sur ce schéma car il s'ouvre dans une cavité, dite péripharyngienne, d'origine ectodermique, qui n'est pas représentée.

semblablement de formes ancestrales pourvues durant toute leur vie d'un système nerveux tubulaire dorsal et d'une corde. L'absence de ces organes et la relative simplicité corrélative de l'anatomie des ascidies adultes ne constituent donc nullement des caractères primitifs, mais bien au contraire des caractères évolués, liés à l'acquisition de la vie fixée, laquelle s'accommode fort bien de performances modestes du système nerveux.

Les trois embranchements que je viens de présenter succinctement, constituent probablement un ensemble monophylétique, qui s'oppose à tous les autres animaux par la possession, au moins transitoire, d'une corde, axe squelettique dérivé de la partie dorsale du mésoderme. Cet ensemble peut être désigné sous le nom de *cordés*.

Contrairement à ce que pourrait laisser croire leur nom, les **stomocordés** ne sont pas des cordés. Ils partagent néanmoins avec eux un certain nombre de caractères témoignant d'une proche parenté. C'est sans doute par excès de zèle que des zoologistes, voulant insister sur cette parenté, ont, très certainement à tort, interprété comme corde un diverticule de la cavité buccale auquel a été donné le nom de stomocorde. Les stomocordés les plus typiques sont les *balanoglosses*, dont une espèce française particulièrement grande, pouvant atteindre plusieurs dizaines de centimètres, vit dans les sables de certaines plages bretonnes. Sa forme est celle d'un ver, globalement à peu près cylindrique. Le corps (Fig. 9) est divisé d'avant en arrière en trois parties très inégales. La première, de forme ellipsoïdale, est enchâssée dans un repli formé par la seconde. Cette dispo-

sition évoque le fruit du chêne, d'où le nom de *gland* donné à la partie antérieure, d'où aussi le nom de l'animal, littéralement langue en forme de gland (des mots grecs *balanos* = gland, *glôssa* = langue). La seconde partie est le *collier*. Le reste du corps, soit plus des neuf dixièmes de la longueur totale, constitue le *tronc*. Celui-ci est parcouru sur toute sa longueur par le tube digestif dont des diverticules, dans sa partie antérieure, viennent déboucher à l'extérieur par des *fentes pharyngiennes* régulièrement disposées sur les flancs de l'animal. Un balanoglosse s'alimente en avalant du sable imprégné d'eau, renfermant aussi des particules digestibles. L'eau est en majeure partie expulsée par les fentes pharyngiennes. Les parois des conduits menant du tube digestif à ces fentes sont le siège des échanges d'oxygène et de dioxyde de carbone entre l'eau et le milieu intérieur. Les fentes pharyngiennes ont donc un rôle respiratoire et méritent d'être nommées *fentes branchiales*. La présence de fentes pharyngiennes est un caractère commun aux stomocordés et cordés. Leur fonction, primitivement respiratoire, est altérée chez les vertébrés à respiration pulmonaire.

Les stomocordés ont un système neurosensoriel formé de cellules sensorielles incluses dans l'épiderme et de neurones pour la plupart placés juste sous l'épiderme. Ces neurones dérivent de cellules ectodermiques qui ont migré jusqu'à la face inférieure de l'épiderme sans toutefois s'en séparer. Ils sont particulièrement abondants dans la région dorsale du tronc où ils constituent le *cordon dorsal*. Celui-ci se prolonge dans le collier par une formation qui, elle, s'est complètement détachée de l'ectoderme, et qui de plus est creusée d'un canal axial : on

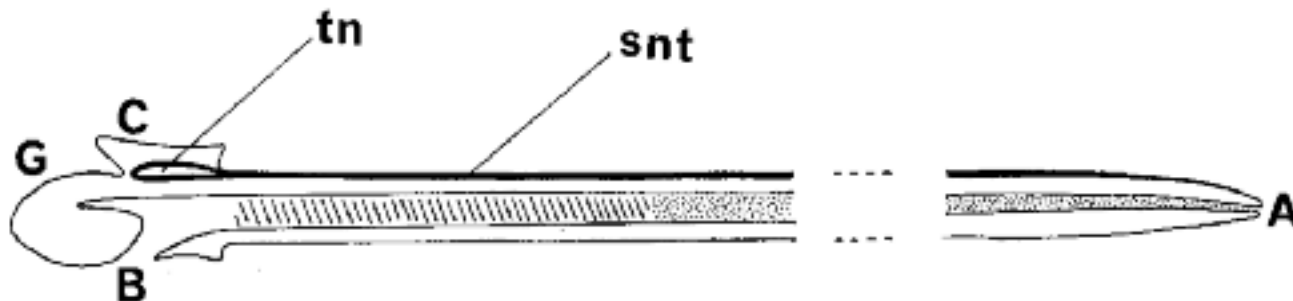


Fig. 9.

Schéma très simplifié de l'organisation du balanoglosse. Coupe passant par le plan de symétrie. Partie pharyngienne du tube digestif, portant les fentes branchiales, figurée en hachures, partie postérieure strictement digestive en pointillé. A, anus ; B, bouche ; C, collier ; G, gland ; snt, portion troncale du système nerveux dorsal, constituée d'un cordon en continuité avec l'épiderme ; tn, partie tubulaire du système nerveux dorsal.

peut donc parler à son propos de *tube nerveux dorsal*. Il y a donc une ressemblance, qu'il est tentant de traduire en terme d'homologie, entre ce système nerveux et celui des cordés, mais la plus grande circonspection est de rigueur !

Chez les **échinodermes**, parmi lesquels les formes les plus connues sont les étoiles de mer et les oursins, il se constitue chez la larve, à l'emplacement du pôle animal, un petit complexe neurosensoriel antéro-dorsal par rapport à la bouche et au tube digestif. Ce qui se passe par la suite est très original, car la larve subit une métamorphose des plus complexes au cours de laquelle se constitue un nouvel organisme dont la symétrie bilatérale originelle est masquée par une symétrie rayonnée de type 5 (l'organisme se superpose approximativement à lui-même si on lui fait subir une rotation d'un cinquième de tour autour de l'axe bouche-anus) et dont les organes ne résultent pas d'une transformation simple des organes larvaires correspondants. Cette originalité rend extrêmement difficile toute comparaison entre le plan d'organisation adulte des échinodermes et les autres plans d'organisation. On notera toutefois que le système nerveux est constitué de cordons accolés à la face interne de l'épiderme, comme chez les stomocordés, au fond de gouttières qui peuvent évoquer la forme de l'ébauche nerveuse des cordés. Toute interprétation en terme d'homologie est cependant tout à fait sujette à caution. La symétrie rayonnée et le faible degré de différenciation du système nerveux sont probablement à mettre en relation avec une adaptation à une vie fixée ou du moins extrêmement sédentaire.

## E. – ANNÉLIDES, MOLLUSQUES ET PLATHELMINTHES

La biologie moléculaire a récemment fourni un faisceau impressionnant d'arguments en faveur de l'idée selon laquelle la lignée des prostomiens s'est précocement scindée en deux rameaux renfermant respectivement, si l'on s'en tient aux phylums figurés sur le cladogramme de la Fig. 1, annélides, mollusques et plathelminthes d'une part, arthropodes et némathelminthes d'autre part, bouleversant des convictions antérieures fondées sur l'anatomie comparée, par exemple celle d'une très forte parenté entre annélides et arthropodes. Cette scission

me semble devoir être considérée dans l'état actuel des connaissances comme une hypothèse de travail plutôt que comme une conclusion vraiment fiable. Quoi qu'il en soit, les systèmes nerveux de la plupart des prostomiens ont un air de famille, et il est commode de les présenter à partir de l'exemple des annélides.

Les **annélides**, ou vers annelés, sont connus du grand public principalement par les lombrics (ou vers de terre) et les sangsues, qui appartiennent à des lignées marquées par la perte secondaire de caractères ancestraux pour le phylum dans son ensemble. C'est plutôt dans l'ensemble, du reste phylogénétiquement hétérogène, des *polychètes*, qu'il faut chercher les formes actuelles présentant des caractères anatomiques proches de ceux du plan d'organisation primitif que je vais tenter d'approcher.

L'organisme est subdivisé, d'avant en arrière, en trois parties très inégales. La plus longue, et de loin, est la partie moyenne ou tronc, constitué par la *succession* d'un certain nombre d'*unités identiques*, dites *anneaux* (d'où le nom donné au phylum), ou encore *segments*. Chaque segment, séparé de ses voisins par des sillons transversaux, porte une paire de replis latéraux de tégument, perpendiculaires à l'axe du corps, renfermant des muscles et portant de nombreuses soies, d'où le terme polychètes (des mots grecs *polys* = nombreux, et *chaitê* = soie). Ces replis jouent un rôle dans la locomotion, en prenant appui, grâce aux soies, sur le substrat. Je les désignerai sous le nom d'organes locomoteurs, bien qu'ils aient d'autres fonctions, notamment respiratoires, et que les forces permettant le déplacement soient le fait d'ondulations du corps résultant de l'activité de muscles situés dans les segments eux-mêmes. La bouche, ventrale, s'ouvre entre le premier segment du tronc et la partie antérieure du corps, ou *lobe préoral*, qui, constituée d'une seule unité dépourvue d'organes locomoteurs, porte des organes sensoriels tels que des yeux. A l'extrémité postérieure du corps, l'anus est porté par une courte unité, elle aussi dépourvue d'organes locomoteurs, le *lobe anal*.

Le système nerveux (Fig. 10) comporte deux catégories d'organes. En avant de la bouche, donc dans le lobe préoral, se trouve une formation dorsale riche en corps cellulaires de neurones, désignée sous le nom de *cerveau*, formé



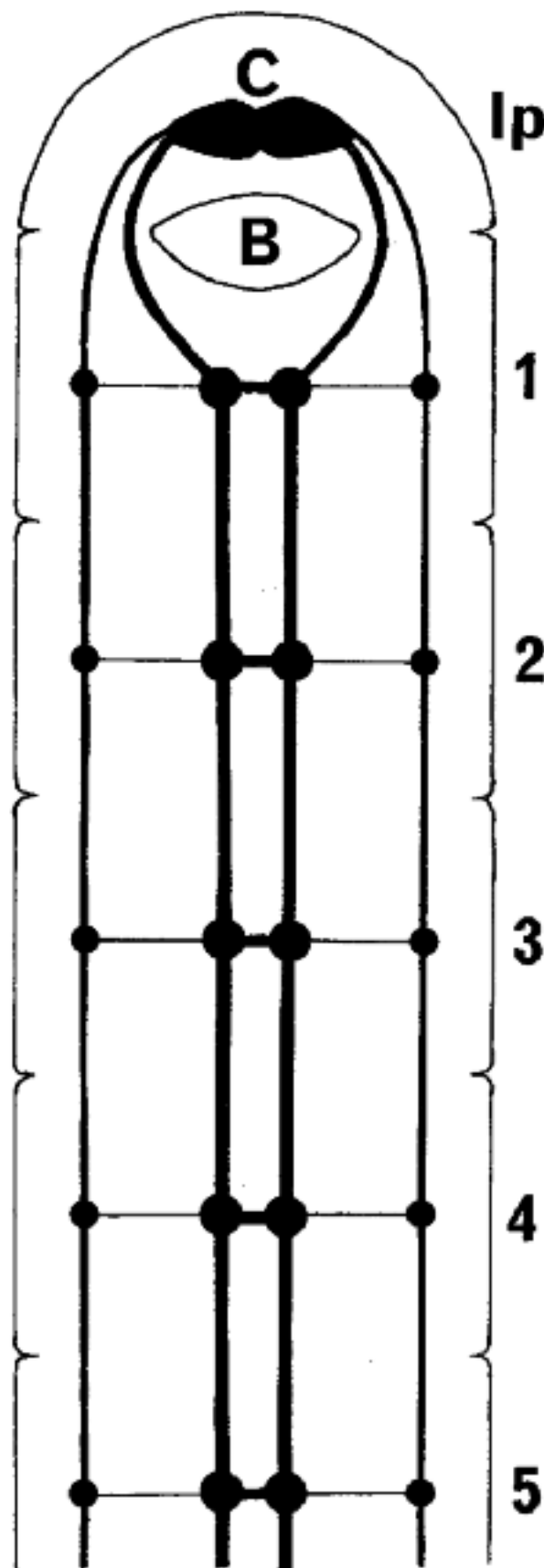
en fait de deux masses symétriques réunies par un isthme. La première ébauche de cet organe apparaît très tôt lors du développement embryonnaire, sous forme d'un complexe neuro-sensoriel qui, localisé au pôle animal, n'est pas sans rappeler celui de la larve d'échinoderme. Il s'y ajoute par la suite, éventuellement après l'éclosion, d'autres éléments plus postérieurs, issus de la migration en profondeur de cellules de l'ectoderme dorsal du lobe préoral.

Les autres organes importants du système nerveux sont situés dans le tronc. Ils sont issus d'ébauches formées à partir de l'ectoderme ventral et latéro-ventral, mais je rappelle que celui-ci résulte du débordement d'une formation initialement dorsale. On trouve *dans chaque segment* deux masses globuleuses proches du plan de symétrie bilatérale, les *ganglions ventraux*, ainsi que deux masses plus petites, en position plus externe, que j'appellerai *ganglions latéraux*. Ces ganglions renferment les corps cellulaires de neurones dont les axones forment d'une part des *nerfs*, assurant l'innervation des organes du même segment, d'autre part des *cordons de connexion* entre ganglions, les uns transversaux, entre ganglions du même segment, les autres longitudinaux, entre ganglions de segments consécutifs. A l'avant, des cordons longitudinaux connectent les masses latérales du cerveau aux ganglions ventraux et latéraux du premier segment du tronc en contournant la partie antérieure du tube digestif par deux *colliers périœsophagiens*. On peut avec une excellente approximation négliger les organes nerveux du lobe anal.

Le schéma complet comporte donc dans la tête le cerveau, et dans le tronc quatre chaînes de ganglions. Il n'est le plus souvent réalisé qu'incomplètement du fait de la disparition des connexions longitudinales entre ganglions latéraux. C'est pourquoi on ne présente généralement dans les exposés élémentaires que la « double chaîne ventrale », ce qui à mon sens interdit de comparer utilement le système nerveux des mollusques à celui des annélides.

Fig . 10.

Schéma de base de l'organisation du système nerveux des annélides polychètes.  
Partie antérieure d'un animal supposé vu par la face ventrale.  
B, bouche ; C, cerveau ; lp, lobe préoral.  
Les premiers segments du tronc sont numérotés.



Chaque segment du tronc a ainsi son propre équipement de centres nerveux. Il a aussi un équipement très complet en organes non nerveux : s'ajoutent en effet à la paire déjà mentionnée d'organes locomoteurs une paire d'organes excréteurs, une paire d'organes reproducteurs et un « module » d'appareil circulatoire. Ceci confère aux segments un *large degré d'autonomie*. Il y a néanmoins entre les organes de tous les segments *une coordination fonctionnelle* dans laquelle un rôle éminent est joué par le cerveau, non seulement par voie strictement nerveuse grâce aux connexions longitudinales, mais aussi par voie hormonale grâce aux nombreuses cellules neuro-sécrétrices qu'il renferme. Toutefois, la structure modulaire quasi unidimensionnelle du système nerveux limite considérablement le nombre de synapses susceptibles de relier des neurones de centres nerveux différents.

Les **mollusques** sont très comparables aux annélides par les premiers stades de leur développement. De fait, zoologistes et molécularistes sont d'accord pour penser que les deux phylums sont fortement apparentés, bien que les plans d'organisation des adultes soient à première vue très différents. A quelques exceptions près, dont la signification n'est pas encore parfaitement comprise, les mollusques ne présentent pas la répétitivité observée dans le tronc des annélides. On peut admettre, au moins en ce qui concerne le système nerveux, que leur corps est composé, comme celui des annélides, de trois régions, lobe préoral, tronc et lobe anal, avec un tronc réduit à une seule unité. Par ailleurs, leur épiderme dorsal sécrète une coquille riche en carbonate de calcium, formée d'une ou plusieurs pièces (une seule chez l'escargot, deux chez la moule ou l'huître). Dans le tronc, des replis longitudinaux de l'épiderme constituent un *manteau* (ou *pallium*) délimitant une cavité plus ou moins largement ouverte sur l'extérieur, la *cavité palléale*, entourant la « masse viscérale ». Enfin, dans la partie ventrale du tronc se différencie une région musculuse à rôle locomoteur, le *pied*. Un diagramme de la disposition relative de ces éléments est présenté Fig. 11. Le système nerveux est organisé autour d'éléments que je crois pouvoir considérer comme homologues de ceux qui sont présents dans le lobe préoral et dans le premier segment du tronc des annélides. Au cerveau de ceux-ci correspond en effet une paire de gan-

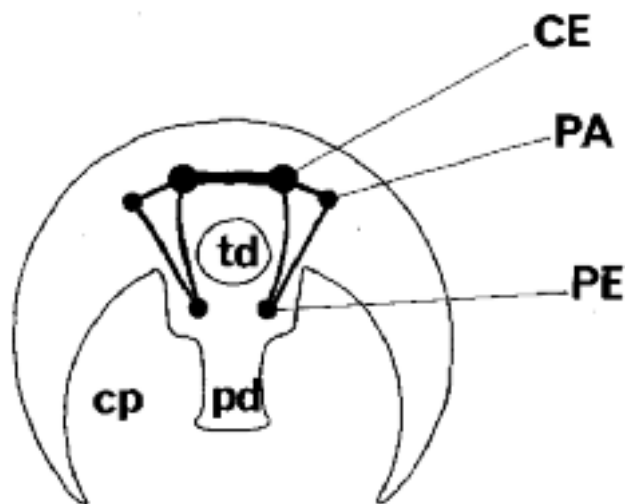


Fig. 11.

Représentation diagrammatique du système nerveux d'un mollusque et de sa place dans l'organisation générale de l'animal. Coupe oblique, perpendiculaire au plan de symétrie, passant par les ganglions cérébroïdes (CE) antérodorsaux, les ganglions palléaux (PA) et les ganglions pédieux (PE) postéroventraux. cp, cavité palléale ; pd, pied ; td, tube digestif.

glions dorsaux réunis par une courte connexion transversale, les *ganglions cérébroïdes*, à la paire de ganglions ventraux correspond une paire de *ganglions pédieux* ainsi nommés parce qu'ils innervent notamment le pied, et à la paire de ganglions latéraux correspond une paire de *ganglions palléaux*. De chaque côté du corps, les cordons de connexion entre le ganglion cérébroïde, le ganglion pédieux et le ganglion palléal dessinent un triangle. Dans nombre d'ouvrages élémentaires, ce *triangle latéral* est présenté comme caractéristique des mollusques, mais il est parfaitement visible chez les annélides si l'on n'omet pas de prendre en compte les ganglions latéraux, ses sommets étant constitués par une masse latérale du cerveau, le ganglion ventral et le ganglion latéral situés du même côté. Ces ganglions étaient probablement bien séparés les uns des autres chez les mollusques primitifs, mais l'évolution les a rapprochés dans certaines lignées. C'est ainsi que chez les *céphalopodes* (seiches, calmars, poulpes) les trois paires de ganglions sont rassemblés en une masse volumineuse, entourant la partie antérieure du tube digestif, dont les très nombreux neurones sont liés par une multitude de synapses, ce qui lui confère des propriétés fonctionnelles, notamment des capacités d'intégration, à bien des égards compa-

rables à celles d'un encéphale de vertébré. On connaît du reste chez les pieuvres et les seiches des comportements extrêmement complexes.

Les **plathelminthes** ou vers plats sont surtout connus par des espèces parasites telles que les douves et les ténias, mais il existe des formes libres. Leur position phylogénétique est très discutée. Leur organisation est en effet par certains aspects plus simple que celle des annélides et des mollusques. En particulier, leur mésoderme ne comporte pas de *cœlome*, système de cavités dont chacune est délimitée par une couche de cellules jointives, alors qu'il en existe un chez les annélides et, au moins de façon transitoire, chez les mollusques. Les zoologistes sont enclins à les considérer comme appartenant à une lignée séparée du tronc commun des triploblastiques avant l'acquisition du cœlome, la présence de ce dernier étant supposée être un caractère évolué. Toutefois, des données moléculaires, relatives à une famille de gènes qui déterminent lors des phases précoces du développement la mise en place des grands traits du plan d'organisation, conduisent à remettre en cause cette idée et à suggérer, sans toutefois le démontrer, que leur évolution aurait au contraire comporté la perte du cœlome. Je ne crois pas possible, dans l'état actuel des connaissances, de prendre parti. Je soulignerai la grande similitude du développement des plathelminthes, dans ses toutes premières phases (jusqu'au stade gastrula), avec celui des annélides et des mollusques.

En ce qui concerne leur *système nerveux*, du moins celui des espèces libres, dont le plan d'organisation ne devrait pas avoir été altéré par une adaptation plus ou moins régressive à la vie parasite, il comporte un *cerveau*, comparable par sa position antéro-dorsale à celui des annélides, prolongé vers l'arrière par une paire de *cordons ventraux* réunis l'un à l'autre par des *cordons transversaux* à disposition le plus souvent irrégulière. J'entends ici par cordons des structures qui, renfermant aussi bien des corps cellulaires neuronaux que des axones et dendrites, ne sont pas de simples éléments de connexion. Les cordons ventraux semblent homologues de la double chaîne ventrale des annélides. A cela s'ajoutent, chez certaines espèces, des cordons latéraux qui pourraient être homologues des deux chaînes latérales des annélides. Comme un cordon ne présente pas

de différenciation entre ganglions et éléments de connexion, on ne peut pas savoir s'il est homologue à une suite de ganglions, avec une répétitivité longitudinale comparable à celle des annélides, ou à un seul ganglion selon un schéma non répétitif plus proche de celui des mollusques. L'absence de différenciation entre ganglions et éléments de connexion est souvent interprétée comme primitive par les zoologistes, mais cela repose plus sur la pétition de principe « peu différencié = primitif » que sur une réelle argumentation scientifique. La parenté entre plathelminthes, annélides et mollusques ne peut guère être contestée, mais leurs relations phylogénétiques précises restent énigmatiques, et la comparaison des système nerveux ne contribue guère à leur compréhension.

#### E – LE SYSTÈME NERVEUX DES ARTHROPODES, INTERPRÉTÉ PAR COMPARAISON À CELUI DES ANNÉLIDES

L'embranchement des arthropodes renferme à lui seul plus des trois-quarts des espèces animales actuelles répertoriées, le groupe des insectes étant en son sein le plus riche, et de loin, en espèces. Des variations autour du plan d'organisation primitif ont permis des adaptations à des milieux et à des modes de vie extrêmement variés. Ce plan d'organisation apparaît donc *a posteriori*, objectivement, comme un incontestable succès évolutif. Pour le comprendre, et en particulier pour comprendre l'organisation du système nerveux, je vais revenir aux annélides, pour mettre en évidence, sur un exemple, le phénomène connu sous le nom de **céphalisation**.

L'exemple choisi est celui de la *néreis*, annélide polychète très courante sur nos côtes. Je m'intéresse tout particulièrement à une portion antérieure de l'animal, schématisée, de profil, sur la Fig. 12. On y observe, à gauche, un petit lobe préoral, dont il faut savoir qu'il porte des organes des sens, que je n'ai pas dessinés dans un souci de simplification, qui fournissent à l'animal des informations utilisées notamment pour l'orientation et pour la recherche et la prise de nourriture. J'ai en revanche représenté le cerveau, supposé vu par transparence. La bouche s'ouvre ventralement juste en arrière du lobe préoral, donnant accès à un tube digestif, figuré en pointillé de façon tout à fait simpliste. Vers la

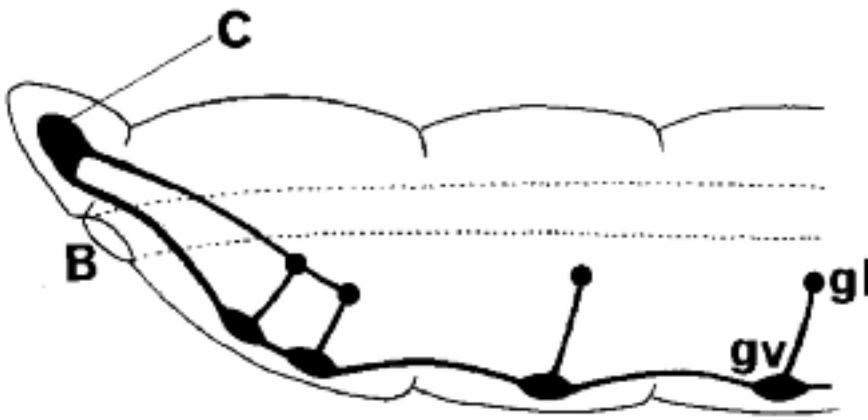


Fig. 12.

Le système nerveux dans la région antérieure de la néréis.  
 Vue latérale gauche. B, bouche ; C, cerveau ; gl, gv, ganglions latéral et ventral, respectivement, d'un segment ordinaire.

droite du dessin sont esquissés des segments successifs, avec les éléments du système nerveux qu'ils renferment : je n'ai représenté que ceux qui appartiennent à la moitié gauche, soit, par segment, un ganglion ventral et un ganglion latéral reliés par un cordon de connexion transversal. J'ai représenté aussi les cordons de connexion longitudinaux qui unissent les ganglions ventraux gauches des segments successifs. On ne voit pas de cordons de connexion longitudinaux entre ganglions latéraux des segments successifs car de tels cordons n'existent pas chez la néréis, ce qui est interprété comme le résultat d'une perte évolutive.

Un segment particulier est celui qui, immédiatement derrière le lobe préoral, porte la bouche. A la différence de ceux qui le suivent, ce segment ne porte pas d'organes locomoteurs. Il porte en revanche des organes sensoriels : de chaque côté, quatre tentacules, insérés sur des éminences, à raison de deux par éminence. En ce qui concerne le système nerveux, il est représenté dans ce segment, non par une paire de ganglions ventraux, mais par *deux* paires de ganglions, l'une légèrement antérieure par rapport à l'autre. J'ai représenté sur le dessin les deux ganglions gauches, ainsi que les cordons de connexion longitudinaux qui relient le cerveau au premier d'entre eux, puis au second, puis au premier ganglion ventral gauche du segment suivant. On voit aussi sur la figure que chacun de ces ganglions est relié par un cordon de connexion transversal à un ganglion situé en position latérale. Chacun de ces ganglions laté-

raux du premier segment innerve deux tentacules sensoriels portés par une même éminence.

L'interprétation de ceci, par rapport au plan d'organisation que j'avais décrit plus haut, est que le segment qui fait suite au lobe préoral a en fait valeur de deux segments fusionnés, dont les organes locomoteurs sont transformés en organes sensoriels, complétant ainsi l'équipement sensoriel du lobe préoral. Il y a du reste une incontestable ressemblance anatomique entre l'ensemble constitué par

une éminence et les deux tentacules qu'elle porte d'une part, un organe locomoteur d'autre part. Autrement dit, les deux premiers segments du corps ont au cours de l'évolution non seulement fusionné, mais encore perdu leur qualité de segments du tronc pour acquérir des qualités liées à leur présence à l'avant de l'animal. Ce qu'on considère comme tête de la néréis, c'est l'ensemble du lobe préoral et du segment double qui lui fait suite, alors qu'il a dû exister un ancêtre de la néréis chez lequel les deux premiers segments étaient banalement troncaux, chez lequel en somme la tête se réduisait au lobe préoral.

De façon quelque peu marginale, je fais remarquer que, de chaque côté, les ganglions latéraux du segment double sont réunis l'un à l'autre par un cordon de connexion longitudinal, le plus antérieur des deux étant en outre relié au cerveau : c'est tout ce qui reste chez la néréis des cordons de connexion des chaînes latérales de ses lointains ancêtres. Le triangle latéral est parfaitement visible, chez un organisme qui n'est pas un mollusque !

Le processus évolutif par lequel, chez un organisme dont le tronc a une structure ancestrale strictement répétitive, les premiers segments sont modifiés et annexés par la tête a reçu le nom de *céphalisation* (du grec *kephalê* = tête). Il comporte évidemment des changements de fonction des éléments du système nerveux présents dans ces segments. Relativement peu poussé chez la néréis, il l'est bien davantage

chez les arthropodes auxquels je vais enfin pouvoir m'intéresser maintenant.

Les **arthropodes** peuvent être considérés comme dérivant d'une espèce ancestrale dont le plan d'organisation aurait beaucoup de points communs avec celui des annélides : corps constitué d'un lobe préoral, d'un tronc consistant en une succession de segments identiques les uns aux autres portant chacun une paire d'organes locomoteurs et d'un lobe anal, système nerveux formé pour l'essentiel d'un cerveau dans le lobe préoral et d'une double chaîne, reliée au cerveau par un collier périœsophagien, comportant un paire de ganglions ventraux par segment. On peut même se demander si cette espèce ne pourrait pas être un ancêtre commun aux annélides et aux arthropodes. C'est bien ce que pensaient il y a quelques années la plupart des zoologistes, mais cela paraît peu compatible avec le cladogramme de la Fig. 1 : si ce cladogramme est exact, l'ancêtre commun aux annélides et aux arthropodes serait aussi un ancêtre des mollusques, plathelminthes et némathelminthes (ainsi que de quelques groupes dont je n'ai pas cru devoir faire état), ce qui impliquerait beaucoup de phénomènes évolutifs de type régressif (perte du cœlome, perte de la répétitivité du tronc, etc.). La question reste donc posée.

Le plan d'organisation des arthropodes diffère du schéma ci-dessus par deux caractères essentiels. Premièrement, ils possèdent un revêtement rigide sécrété par l'ectoderme et le recouvrant en totalité, la *cuticule*, qui constitue une véritable carapace. Celle-ci présente des *articulations*, assez comparables, en toute première approximation, aux articulations des cuirasses des guerriers du moyen-âge, qui autorisent des mouvements : en particulier, les organes locomoteurs ou *appendices* sont articulés par rapport au corps proprement dit, et c'est ce caractère qui a donné son nom au groupe (en grec, *arthron* = articulation, *pous* = pied). Par ailleurs l'accroissement de volume du corps n'a lieu que pendant de courtes périodes, quand l'animal s'est débarrassé de sa cuticule, avant qu'une nouvelle cuticule, déjà en grande partie synthétisée, n'acquière sa rigidité définitive (*croissance par mues*). Deuxièmement, la *répétitivité de la structure du tronc* est plus ou moins profondément *altérée*, en particulier, comme je l'ai

déjà mentionné, par une importante *céphalisation*.

Au sein des arthropodes, un groupe important est celui des *crustacés*. Ceux-ci sont pour la plupart aquatiques (langoustes, crabes, homards, crevettes, par exemple) mais il existe aussi des espèces terrestres (cloportes). Je vais décrire la céphalisation des crustacés en me fondant principalement sur le développement, d'après une mise au point de CHAUDONNERET (1978). La Fig. 13 schématise les premières ébauches nerveuses dans la région antérieure. J'ai supposé pour construire cette figure que le crustacé en cours de développement avait une forme parallélipédique, ce qui est assez éloigné de la réalité mais rend compte du fait que la cuticule d'un segment est en principe constituée de quatre plaques principales, une dorsale, une ventrale et deux latérales. La partie antérieure du corps est représentée en perspective cavalière. J'ai indiqué la position de l'orifice buccal sur la face ventrale. Les premières ébauches nerveuses sont des ganglions, toujours formés par internalisation de groupes de cellules ectodermiques. J'ai fait comme s'ils apparaissaient tous simultanément, ce qui est inexact, mais commode pour raisonner.

Certains ganglions naissent en *position dorsale*. C'est notamment le cas d'un ganglion situé dans la plan de symétrie, nettement en avant de la bouche, le *ganglion apical*. Cette localisation conduit à le considérer comme homologue de la toute première ébauche du cerveau des annélides. Les autres ébauches, situées en dehors du plan de symétrie, apparaissent par paires. Vers l'avant s'ébauche une paire de ganglions qui seront par la suite connectés d'une part aux yeux, d'autre part au ganglion apical, les *ganglions optiques*, dont je ne chercherai pas à discuter des homologies possibles avec des organes annéliens, mais qu'il m'a semblé utile de mentionner, car les yeux sont des organes sensoriels importants pour la plupart des crustacés et pour bien d'autres arthropodes. Un peu en arrière du ganglion apical se forme une paire de *ganglions procérébroïdes* dont la destinée est de venir s'accoler au ganglion apical pour former un ensemble interprétable comme homologue de la totalité du cerveau des annélides.

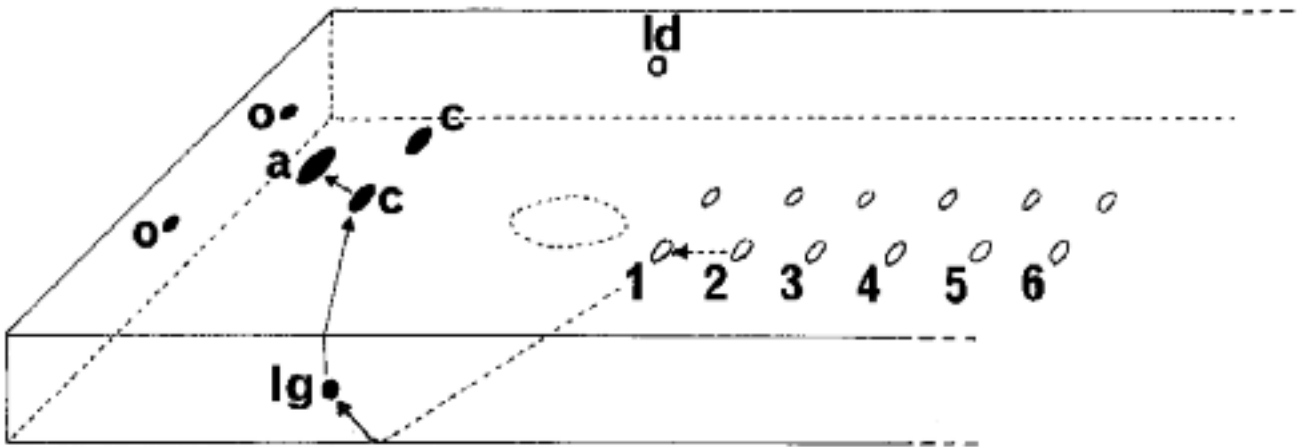


Fig. 13.

La céphalisation chez les crustacés. Sur ce diagramme sont indiqués les emplacements des ébauches des ganglions constituant la partie antérieure du système nerveux. Celles qui apparaissent sur les faces dorsale et latérale gauche sont représentées par des symboles pleins, celles des faces ventrale et latérale droite par des symboles évidés. Contour de l'orifice buccal, sur la face ventrale, en traits interrompus. a, c, lg, ld, o, ganglions apical, procérébroïde, latéral gauche, latéral droit et optique, respectivement ; ganglions de la face ventrale, postérieurs à la bouche, numérotés d'avant en arrière. Les flèches matérialisent, dans la moitié gauche de l'animal, les déplacements des ébauches des ganglions procérébroïde, latéral et ventraux n° 1 et 2, aboutissant à la constitution du cerveau.

En *position latérale*, une paire de ganglions se différencie de part et d'autre de la bouche. Cette position conduit à les désigner sous le nom de *ganglions latéraux*, mais ceci ne doit pas faire croire à une quelconque homologie avec les ganglions des chaînes latérales des annélides. Les autres ébauches sont *ventrales* et postérieures à la bouche. Il s'agit d'une double file de ganglions : d'avant en arrière, paires n° 1, n° 2, n° 3, etc.

Beaucoup de ces ébauches sont appelées à migrer. C'est ainsi que les ganglions procérébroïdes viennent, comme je l'ai déjà signalé, s'accoler au ganglion apical. Les ganglions latéraux migrent vers le haut et vers l'avant puis, sur la face dorsale, en direction des procérébroïdes, à proximité desquels ils s'arrêtent. Les ganglions ventraux de la paire n° 1 se dirigent tout d'abord vers l'avant et vers l'extérieur, atteignent ainsi les parois latérales, puis suivent le trajet des ganglions latéraux derrière lesquels ils s'immobilisent. Ceux de la paire n° 2 subissent une migration tout à fait similaire.

Les ganglions des paires ventrales n°s 3, 4 et 5 migrent vers l'avant parallèlement au plan de symétrie jusqu'à des positions finales très voisines, ventrales, juste en arrière de la bouche.

Des cordons de connexion relient par la suite ces ébauches. En particulier, des *cordons trans-*

*versaux* unissent les deux ganglions latéraux, ainsi que les deux ganglions de chaque paire « ventrale ». Pour les ganglions latéraux et la paire n° 1, ces cordons se forment alors qu'ils ont déjà atteint la face dorsale. En revanche, pour la paire n° 2, certaines fibres se développent alors que la paire de ganglions est encore en arrière de la bouche, mais d'autres, plus nombreuses, se développent plus tard, de telle sorte que le cordon est divisé en deux parties, l'une strictement transversale, l'autre formant une sorte de collier autour de l'œsophage. En outre des *cordons longitudinaux* unissent de chaque côté le ganglion procérébroïde au ganglion latéral, celui-ci au ganglion n° 1, puis d'une façon générale tout ganglion n° k au ganglion n° k+1. Tous les ganglions latéraux et ventraux sont ainsi liés en une double chaîne. Comme la partie postérieure de celle-ci est très semblable à la double chaîne ventrale des annélides, il est naturel de considérer comme homologues la totalité de la double chaîne des crustacés à la double chaîne ventrale des annélides, en remarquant que les ganglions les plus antérieurs ont été complètement annexés par le cerveau pour former une masse nerveuse complexe, située en totalité en avant de la bouche. Les ganglions latéraux sont peu développés et n'ont qu'un rôle restreint, mais les ganglions d'origine ventrale n°s 1 et 2 ont des fonctions importantes. En particulier ils innervent deux

paires d'appendices à rôle très souvent sensoriel, les antennes, alors que les appendices « standard » sont locomoteurs. Quant aux paires de ganglions ventraux n<sup>os</sup> 3, 4 et 5 elles innervent des appendices qui ont eux aussi perdu leur fonction primitive locomotrice pour acquérir une fonction dans l'alimentation : ils sont désignés sous les noms de mandibules (une paire) et de mâchoires (deux paires).

Tous les organes dont il vient d'être question appartiennent à la partie du corps communément désignée sous le nom de tête, dans laquelle on ne voit aucune division en segments. Il s'agit pourtant d'un ensemble constitué, du fait d'une céphalisation très poussée, du lobe préoral et de six segments. Quant à ce qu'on appelle cerveau chez les crustacés, c'est toute la masse nerveuse dorsale préorale : ce n'est pas l'homologue du cerveau des annélides, mais du cerveau et de trois paires de ganglions primitivement ventraux. Cette fusion de plusieurs ganglions en une masse unique est évidemment favorable à l'établissement de réseaux neuronaux complexes et donc à un mode de fonctionnement très élaboré des éléments intégrateurs du système nerveux.

Tous les arthropodes présentent une céphalisation comportant notamment l'annexion de paires de ganglions troncaux par le cerveau primitif. Il est classique de distinguer chez tous les arthropodes trois parties principales, dites cerveau antérieur, cerveau moyen et cerveau postérieur, mais il n'est pas certain, bien loin de là, que les parties désignées sous le même nom soient homologues chez des groupes d'arthropodes aussi différents que crustacés, insectes, myriapodes (mille-pattes) ou arachnides (araignées, scorpions). Ce qu'on peut retenir, c'est l'existence générale, conséquence de la céphalisation, d'un cerveau complexe à haut pouvoir d'intégration, ce qui n'est sans doute pas étranger au succès évolutif que j'ai mentionné plus haut.

#### G. – NÉMATHELMINTHES

Connus aussi sous le nom de « vers ronds », les némathelminthes renferment des dizaines et peut-être des centaines de milliers d'espèces. Les plus connues du grand public sont des parasites des animaux ou de l'homme, comme les ascaris ou encore les trichines, mais il en existe dans tous les milieux (libres dans les

eaux douces ou marines ainsi que dans les sols, parasites de végétaux, etc.). Les données moléculaires suggèrent qu'ils sont fortement apparentés aux arthropodes. Eux aussi présentent du reste une cuticule, à vrai dire de composition différente, et suffisamment souple pour que le corps, en première approximation cylindrique, soit malgré l'absence d'articulations capable de se déformer en sorte d'assurer des déplacements. Leur organisation présente néanmoins des caractères que les zoologistes avaient tendance à considérer comme primitifs : à la différence des arthropodes, ils n'ont pas de coelome, et leur système nerveux ne comporte pas de double chaîne ganglionnaire ventrale, mais des cordons longitudinaux reliés à un anneau antérieur, évoquant une symétrie rayonnée. Ces caractères sont-ils réellement primitifs ou ont-ils au contraire été acquis secondairement ? Il n'y a pas encore de réponse claire à cette question. La situation des némathelminthes vis-à-vis des arthropodes est à peu près aussi énigmatique que celle des plathelminthes vis-à-vis des annélides et des mollusques.

#### H. – COMMENTAIRES GÉNÉRAUX ET CONCLUSIONS

J'espère que l'exposé ci-dessus est de nature à convaincre de la grande diversité des invertébrés, diversité dont la mise en place évolutive a été, semble-t-il, extrêmement rapide. Si l'on en croit les archives paléontologiques, c'est-à-dire si l'on admet qu'elles ne comportent pas de lacunes graves, ce qui reste toutefois à prouver, les métazoaires auraient fait leur apparition il y a quelque 600 millions d'années. Ces mêmes archives démontrent que les principaux des phylums, à condition de considérer les cordés comme un phylum unique, étaient présents il y a 540 millions d'années. Il s'agit donc d'une diversification explosive, qui s'est effectuée en une période dont la durée n'excède pas 2 p. cent de la durée totale de l'évolution de la vie sur terre.

Tous les plans d'organisation, à l'exception de celui des spongiaires, comportent un système nerveux. Celui des cnidaires est en apparence peu structuré. Il n'en est pas moins efficace, dans la mesure où leur comportement leur permet d'atteindre des sites favorables à leur vie, de trouver leur nourriture, de se défendre

# Système nerveux, comportements, apprentissage et nociception chez les céphalopodes

Raymond CHICHERY(\*)

---

(\*) Professeur à l'Université de Caen.

EA 3211 « Physiologie du Comportement des Céphalopodes », Laboratoire de Psychophysiologie, Esplanade de la Paix, Université de Caen - 14032 CAEN Cedex.

## RÉSUMÉ

Les céphalopodes, mollusques tous marins, possèdent probablement le système nerveux central le plus complexe de tous les invertébrés. Tous les lobes, délimités chacun par un cortex constitué des corps cellulaires entourant une zone fibrillaire ou neuropile, sont agglomérés autour de l'oesophage pour former les masses supra, péri et sous-oesophagiennes. La masse supra-oesophagienne comprend les structures les plus associatives du « cerveau » des céphalopodes. Les lobes du « complexe vertical » (lobes vertical, sous-vertical, frontal supérieur, précommissural et frontal inférieur) sont en effet impliqués dans l'intégration des processus mnésiques. Quelques arguments anatomiques plaident en faveur d'une nociception chez les céphalopodes : présence de nombreuses terminaisons libres dans la peau et surtout dans les ventouses mais des preuves indirectes sont surtout fournies par la capacité de ces animaux à maîtriser différents apprentissages instrumentaux. Ces animaux modifient rapidement leurs comportements afin d'éviter des stimuli nociceptifs associés. La capacité de maîtriser des apprentissages de type « learning set » suggère la possibilité pour ces animaux d'appréhender des règles logiques élémentaires. L'apprentissage par observation, récemment démontré chez le poulpe, fournit un autre argument d'émergences « cognitives » chez ces invertébrés.

**Mots-clés :** Céphalopodes - Nociception - Apprentissage - Mémoire

Les céphalopodes sont des mollusques tous marins, leur système nerveux central très développé et la richesse de leur répertoire comportemental ont fait l'objet de multiples travaux. A titre d'exemple, la seiche commune *Sepia officinalis* présente une tête bien différenciée qui présente deux yeux volumineux de type camérulairre comme ceux des vertébrés. Le corps de l'animal montre en position ventrale un muscle puissant (le blanc de seiche) dont les contractions permettent l'entrée et la sortie de l'eau de la cavité palléale assurant ainsi la fonction res-

piratoire. Ce muscle du manteau est prolongé sur les côtés par des muscles plus minces formant les nageoires. La tête de l'animal est prolongée par des bras, chez la seiche il y a 8 bras portant sur leur face ventrale de nombreuses ventouses et deux longs tentacules repliés dans des poches sous-oculaires au repos, ces tentacules seront projetés violemment lors de la capture des proies.

La peau de ces animaux contient de très nombreuses cellules pigmentaires que l'on appelle



des chromatophores, ceux-ci contiennent des pigments de nature variée. Ces chromatophores permettent à l'animal d'exhiber des « patterns » complexes de coloration assurant pour certains son camouflage et pour d'autres une communication visuelle avec ses congénères.

Les céphalopodes sont caractérisés probablement par le cerveau le plus complexe de tous les invertébrés. Par exemple, on estime chez le poulpe que le système nerveux central contient plus de 500 millions de neurones, un chiffre absolument considérable pour un invertébré. Le cerveau est organisé autour de l'oesophage, on définit ainsi des masses supra-oesophagienne et sous-oesophagienne, connectées par des structures périoesophagiennes. Ces masses centrales sont flanquées latéralement par deux gros lobes optiques. Ces derniers ainsi que la masse supra-oesophagienne correspondent en fait à l'énorme développement des ganglions cérébroïdes des autres mollusques. La masse sous-oesophagienne comprend elle-même trois gros ganglions : le lobe brachial, le lobe pédieux et le lobe palléoviscéral, schématiquement les deux premiers ganglions par rapport aux autres mollusques correspondent aux lobes pédieux, le troisième au ganglion viscéral.

La partie la plus associative du cerveau des céphalopodes est constituée par la masse supra-oesophagienne. Celle-ci est divisée en plusieurs « lobes » délimités par un « cortex » externe formé par les corps cellulaires des neurones et un neuropile central contenant les ramifications dendritiques et axonales. Les lobes les plus ventraux (lobes basaux) sont impliqués dans le contrôle supérieur des activités motrices, les lobes les plus dorsaux (le système vertical) dans l'intégration de l'apprentissage et de la mémoire.

Quelles connaissances avons-nous sur la perception douloureuse de ces invertébrés évolués ? Afin de répondre à cette question il me semble préalablement utile de rappeler les définitions les plus classiques de ce que l'on entend par douleur chez l'animal :

– « expérience sensorielle aversive, déclenchée par une atteinte réelle ou potentielle qui provoque des réactions motrices et végétatives protectrices, conduit à l'apprentissage d'un comportement d'évitement et peut modifier le

comportement spécifique y compris le comportement social ».

– définition basée sur les signes comportementaux de la douleur : vocalisations, la prise d'une certaine immobilité, la prise de positions anormales, le maintien de contractures, le sursaut, le retrait d'un membre.

D'emblée nous pouvons indiquer que les céphalopodes peuvent parfaitement apprendre à éviter un stimulus désagréable et que le poulpe par exemple manifeste un comportement de retrait d'un de ses bras lors d'une stimulation nociceptive.

Quelles sont les données bibliographiques disponibles concernant l'intégration périphérique d'éventuels messages douloureux ? Dans leur ouvrage de synthèse « Cephalopod Behaviour » (1996) HANLON et MESSENGER résument les connaissances actuelles « it is almost certain that cephalopods respond to what we might call pain, although no specific nociceptors have been identified unambiguously. There are many free nerve endings in the skin, however ». Nous pouvons souligner que ces terminaisons et différents récepteurs cutanés sont particulièrement abondants au niveau des ventouses de ces animaux. D'autres arguments indirects peuvent être également apportés en faveur d'une nociception chez les céphalopodes. Ces animaux peuvent être anesthésiés dans de l'eau de mer additionnée d'alcool éthylique ou de chlorure de magnésium ou seulement dans de l'eau de mer refroidie à 4°C. Sous anesthésie, les réactions motrices d'évitement à des stimuli nociceptifs sont supprimées.

Les céphalopodes ont fait l'objet de très nombreux travaux montrant leurs capacités d'apprentissages discriminatifs à point de départ visuel ou tactile. Une des cibles est renforcée positivement par la distribution de nourriture, l'autre cible renforcée négativement par l'application d'un petit choc électrique nociceptif. Ces nombreux travaux apportent à mon sens les preuves physiologiques et comportementales les plus convaincantes de l'existence d'une sensibilité nociceptive.

C'est le groupe de J.Z. YOUNG en Grande-Bretagne qui a apporté la contribution la plus significative dans les années 1950 à 1970 à l'étude de l'apprentissage et de la mémoire chez

les céphalopodes. Une première étude publiée par BOYCOTT et YOUNG en 1955 peut servir de premier exemple. On présente au poulpe des crabes dans son aquarium, l'un des crabes est associé par exemple à une figure géométrique (carré blanc), l'autre crabe est présenté seul. La capture du crabe associée à la présentation du carré blanc est suivie de l'application d'un petit choc électrique nociceptif (renforcement négatif), le crabe présenté seul peut être consommé par le poulpe. Dans ce protocole d'apprentissage discriminatif tout-à-fait classique, le poulpe apprend extrêmement rapidement à inhiber son comportement prédateur sur le crabe signalé par un carré blanc. Le groupe de YOUNG a ensuite réalisé des apprentissages discriminatifs visuels chez le poulpe : la manipulation d'une barre présentée horizontalement est récompensée par la distribution de nourriture, la manipulation de la même barre présentée verticalement est suivie par l'administration d'un renforcement négatif. Le poulpe apprend très rapidement à discriminer ces deux items, en revanche il est incapable de discriminer deux barres obliques présentées en miroir. Le deuxième exemple peut être emprunté à un travail de WELLS et WELLS (1956) concernant l'apprentissage discriminatif tactile chez le poulpe. Nous rappelons que les ventouses de ces animaux sont très richement innervées entre autres par des mécanorécepteurs. Le poulpe est un animal très curieux, si on plonge un objet dans son aquarium, le poulpe va s'approcher, saisir l'objet avec un bras, le manipuler avec les bras, le porter à sa bouche et dans le cas d'un item alimentaire le consommer, dans le cas contraire, il va le rejeter au bout d'un certain temps. Les auteurs ont utilisé cette réaction naturelle d'exploration, il présentait deux cylindres au poulpe, l'un rainuré, l'autre lisse. La prise d'un des cylindres était renforcée positivement au bout d'un temps donné par une récompense alimentaire, la prise de l'autre cylindre était renforcée négativement par l'application d'un petit choc électrique nociceptif. Le poulpe apprend très facilement cette discrimination, il discrimine également deux cylindres rainurés dont l'espacement des rainures est différent. En revanche, il est incapable d'apprendre à différencier deux cylindres également rainurés (la distance inter-rainures est rigoureusement identique), mais dont l'un est rainuré verticalement alors que l'autre est rainuré horizontalement. Pour WELLS (1978), le poulpe serait incapable

d'intégrer des informations de type haptiques, c'est-à-dire que son cerveau serait incapable de corréler les informations tactiles apportées par les ventouses avec les informations proprioceptives fournies par la musculature de ses bras.

A la suite de cette approche comportementale, le groupe de YOUNG a pratiqué toute une série de lésions dans le cerveau de ces animaux pour essayer de localiser les différents centres nerveux impliqués dans tel ou tel type d'apprentissage ou de mémoire. Ces auteurs ont pu montrer que la lésion des structures les plus dorsales de la masse supra-oesophagienne du poulpe (lobes vertical et frontal supérieur) entraîne des déficits importants dans l'acquisition et la rétention d'apprentissages discriminatifs visuels. La lésion privilégiée d'une autre structure, le lobe subfrontal, provoque des déficits dans l'acquisition et la rétention d'apprentissages discriminatifs tactiles.

Les céphalopodes semblent montrer des émergences cognitives étonnantes pour un invertébré. J'illustrerai ce point par trois exemples. Le premier concerne un travail de MACKINTOSH et MACKINTOSH publié en 1964. Le protocole utilisé est classique chez les vertébrés : on apprend au poulpe une première discrimination visuelle (forme a versus forme b). Une fois cette première discrimination acquise l'expérimentateur inverse les consignes de discrimination. La forme renforcée positivement devient renforcée négativement et vice-versa. Les auteurs, en utilisant cette procédure, ont pu montrer que le poulpe met de moins en moins d'essais pour acquérir la discrimination au fur et à mesure des inversions des consignes, résultat tout-à-fait classique chez les mammifères. L'animal apprend ici à maîtriser une règle logique élémentaire (« learning sets » des auteurs anglo-saxons). Dans le même registre J. BOAL (1991) a pu montrer plus récemment la maîtrise de tels « learning sets » chez le poulpe. L'auteur apprend au poulpe à discriminer des séries de coquilles de bivalves d'espèces différentes. L'auteur constate une amélioration rapide des performances sur la cinquième paire à discriminer.

Le deuxième exemple concerne les travaux de mon collègue FIORITO en Italie sur la possibilité pour le poulpe de maîtriser la solution de « boîte à problème ». Dans un des protocoles le

poulpe doit extirper un crabe qui est enfermé dans un bocal de verre fermé par un bouchon enfoncé. Il est intéressant de signaler que dans son comportement prédateur naturel le poulpe lorsqu'il consomme un gastéropode ou un bivalve essaie en premier lieu pour le consommer d'extirper le corps de l'animal par la force et seulement en cas d'échec de le paralyser par l'injection de salive toxique via de petits trous percés à travers la coquille par le prédateur. FIORITO et al. (1990) ont pu montrer que le poulpe met de moins en moins de temps au fur et à mesure des essais pour ouvrir le bocal avec ses bras et extirper le crabe convoité.

Le dernier exemple concernant les apprentissages complexes de ces animaux est représenté par la possibilité pour le poulpe de réaliser des apprentissages par observation (FIORITO et SCOTTO, 1992). Le protocole est facile à décrire : on apprend à un poulpe qui va être qualifié de démonstrateur, à maîtriser un apprentissage discriminatif relativement simple : le choix entre une boule rouge ou une boule blanche, la prise de la boule renforcée positivement est associée à une petite récompense alimentaire (un petit morceau de sardine), puis la prise de l'autre boule est associée à un tout petit choc électrique nociceptif. Une fois que le poulpe a parfaitement

maîtrisé la tâche (en général c'est assez facile pour lui, une vingtaine d'essais suffisent), on « va faire travailler » ce poulpe démonstrateur devant un animal naïf qualifié d'observateur. Le poulpe démonstrateur réalise devant l'observateur 5 essais. Il va donc choisir la boule préalablement renforcée par exemple la boule rouge. Les auteurs testent ensuite les poulpes observateurs à court terme (2 heures après l'observation du démonstrateur) et à long terme (24 heures après l'observation du démonstrateur). Dans les deux cas, les auteurs ont pu montrer que le poulpe observateur choisit dans environ 9 cas sur 10 la boule rouge, c'est-à-dire celle désignée par le poulpe démonstrateur.

En conclusion, les céphalopodes sont donc des invertébrés avec un cerveau extrêmement différencié et des comportements naturels exprimant une large plasticité. Les capacités d'apprentissage sont étonnantes, ces animaux sont capables d'éviter des stimuli nociceptifs et bien qu'il n'y ait pas de preuves directes sur l'existence de nocicepteurs, il me paraît évident que les céphalopodes sont capables d'intégrer des stimuli douloureux et que l'expérimentation sur ces animaux exige des contraintes similaires à celles employées pour l'expérimentation sur les vertébrés.

## SUMMARY

### NERVOUS SYSTEM, BEHAVIOUR PATTERNS, LEARNING AND NOCICEPTION OF CEPHALOPODS.

R. CHICHERY

Sci Tech Anim Lab, 27 (2002), 32-36.

**Cephalopods, which are all marine molluscs, probably have the most complex central nervous system of all invertebrates. All the lobes, each bounded by a cortex comprised of cellular bodies surrounding a neuropile area, are gathered in a ball-shape around the oesophagus, forming the supra-, peri- and sub-oesophageal masses. The supra-oesophageal mass includes structures associated with the « cognitive brain » of cephalopods. The lobes of the « vertical complex » (vertical, sub-vertical, superior frontal, pre-commissural and inferior frontal lobes) are involved in the integration of mnemonic processes. A number of anatomical arguments suggest that nociception does exist in cephalopods, e.g. the large number of free endings in the skin and in particular in the adhesive suckers, plus indirect proof shown by the animals' ability to master certain instrumental learning exercises. These animals quickly change their behaviour patterns so as to avoid nociceptive stimuli. The skill involved in mastering « learning set » type exercises suggests that the animals may be able to grasp basic rules of logic. Learning through observation has recently been observed in the octopus and provides another argument suggesting « cognitive » aspects in these invertebrates.**

**Key words :** Cephalopods - Nociception - Learning - Memory.

## BIBLIOGRAPHIE

- BOAL J. (1991) : Complex learning in *Octopus bimaculoides*. *Am. Malacol. Bull.*, **9**, 75-80.
- BOYCOTT B.B. & YOUNG J.Z. (1955) : A memory system in *Octopus vulgaris*. *Proc. Royal Soc. London B*, **143**, 449-479.
- FIORITO G., VON PLANTA C. & SCOTTO P. (1990) : Problem solving ability of *Octopus vulgaris*. *Behav. Neural Biol.*, **53**, 217-230.
- FIORITO G. & SCOTTO P. (1992) : Observational learning in *Octopus vulgaris*. *Science*, **256**, 545-547.
- HANLON R.T. & MESSENGER J.B. (1996) : Cephalopod behaviour. Cambridge University Press.
- MACKINTOSH N.J. & MACKINTOSH J. (1964) : Performance of *Octopus* over a series of reversals of a simultaneous discrimination. *Animal Behav.*, **12**, 321-324.
- WELLS M.J. & WELLS J. (1956) : Tactile discrimination and the behaviour of blind *Octopus*. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, **28**, 94-126.
- WELLS M.J. (1978) : *Octopus* : Physiology and Behaviour of an Advanced Invertebrate. London, Chapman & Hall ed.

# Douleur, souffrance et stress chez les arthropodes

Georges PETAVY (\*)

---

\* Maître de conférences à l'Université Paris-Sud, Orsay.  
Laboratoire Populations, Génétique et Evolution, CNRS - Bâtiment 13, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex.

## RÉSUMÉ

**Les arthropodes, ensemble zoologique le plus riche en espèces, vivent dans tous les milieux et ont une grande importance économique, tant négative que positive. L'utilisation expérimentale de plusieurs espèces a permis d'avancer nos connaissances sur leur physiologie mais leur sensibilité aux stimuli nociceptifs et leur réaction au stress restent méconnues. La législation actuelle s'applique, d'une part à la protection des abeilles en apiculture et d'espèces menacées (insectes surtout), d'autre part à la gestion des populations de crustacés comestibles. Ne sont pas considérés les problèmes liés aux conditions des élevages (réactions au stress), de l'expérimentation (efficacité de l'anesthésie) et de l'euthanasie.**

**Mots-clés :** Anesthésie - Euthanasie - Nociception - Réactions au stress.

Afin de circonscrire l'étendue du sujet, je commencerai par dire que cet embranchement du monde vivant est le plus riche en espèces : plus d'un million ont été décrites dans la faune actuelle, soit environ vingt fois le nombre d'espèces de vertébrés.

Les caractéristiques générales des arthropodes sont les suivantes : leur corps est segmenté, comme celui des vers annélides – leur épiderme est recouvert d'une cuticule chitino-protéique renouvelée périodiquement par mues – et ils sont généralement pourvus d'appendices articulés insérés latéro-ventralement (étymologie du terme « arthropode »). Deux ensembles distincts vous sont connus : ceux qui

n'ont pas d'antennes et dont la paire d'appendices encadrant la bouche sont des chélicères – ceux qui ont des antennes et dont les appendices buccaux sont des mandibules.

Dans le premier ensemble, riche de plus de 35 000 espèces dans la faune actuelle, vous connaissez surtout des espèces terrestres. Ce sont les scorpions dont les chélicères sont de petites pinces tout à l'avant du corps, les araignées aux chélicères en crochets venimeux, les acariens aux chélicères piqueuses en forme de lancettes ou de harpons. Les limules vous sont moins familières : marines, les quelques espèces qui subsistent d'une faune existant dès l'ère primaire sont limitées aux bordures occidentales

du Pacifique et de l'Atlantique. Le fait que ces animaux viennent s'accoupler sur le littoral où pondent les femelles peut leur être fatal car ils sont capturés et saignés afin d'extraire de leur sang des substances à intérêt pharmacologique.

Dans le second ensemble d'arthropodes, vous connaissez bien sûr, d'une part les crustacés, dont l'avant du corps porte en principe deux paires d'antennes, d'autre part les centipèdes, les millipèdes et les insectes, qui n'ont qu'une seule paire d'antennes. Les mandibules de ces animaux servent au broyage des aliments, plus rarement à leur léchage ou à leur piqûre. Les crustacés comprennent environ 35 000 espèces dans la faune actuelle, les centipèdes et les millipèdes trois fois moins. Les insectes sont les champions de la diversité avec plus de 800 000 espèces actuelles répertoriées. Ils sont particulièrement étudiés compte tenu de leur importance dans tous les écosystèmes terrestres et de leurs multiples interférences avec les intérêts humains. Quelques espèces sont utiles: ver à soie, abeille mellifique, cochenilles à laque. Mais de nombreuses autres sont ravageuses des cultures, des arbres fruitiers et des forêts ; d'autres enfin transmettent parasites ou germes pathogènes à l'homme et aux animaux domestiques.

Ce bref survol zoologique étant fait, abordons la manière dont ces animaux sont considérés par la plupart de nos semblables, zoologues non compris. Je ne vous apprendrai rien en vous affirmant que les arthropodes entraînent généralement la méfiance et ne suscitent guère la pitié ou la compassion. Les arthropodes du premier ensemble, ceux qui sont pourvus de chélicères, ont une réputation fortement négative. Pensez aux scorpions, aux araignées et aux tiques! Cette réaction de méfiance ou de répulsion est observée même chez le jeune enfant non encore soumis aux influences culturelles, et même chez les grands singes. Un tel comportement inné a probablement été sélectionné du fait que beaucoup de ces arthropodes sont des prédateurs qui mordent, pincent ou piquent, plusieurs étant pourvus d'appareils venimeux. Pourtant, quelques espèces d'acariens mises à part, ils sont souvent utiles à l'homme du fait qu'ils limitent les effectifs d'insectes nuisibles.

Les arthropodes pourvus d'antennes et de mandibules sont considérés de manière très diverse selon qu'ils sont comestibles – pensez

aux nombreuses espèces de crustacés que nous consommons –, ou qu'ils sont mordeurs ou piqueurs – pensez aux guêpes et aux abeilles, pourtant si utiles. Des insectes inoffensifs et se ressemblant beaucoup, comme deux chenilles d'espèces différentes, l'une à corps lisse, l'autre portant des tubercules poilus, peuvent d'ailleurs entraîner des réactions psychologiques bien différentes.

Indépendamment du danger potentiel que peut représenter un animal qui nous est inconnu, les différences par rapport à nous-mêmes et à nos animaux familiers rendent compte de notre méfiance vis-à-vis des arthropodes. Ils ont plus de deux paires de membres dont nous ne comprenons pas bien les mouvements, nous ne pouvons pas capter leur regard car leurs yeux sont fixes et d'une structure très différente de celle des yeux des vertébrés, ils sont enfin revêtus d'une cuticule conférant souvent à leur corps l'allure d'une cuirasse articulée. Autant il est facile d'observer les changements d'« humeur » d'un calmar, d'une seiche ou d'un poulpe – sans toutefois pouvoir les interpréter –, autant les réactions et manifestations d'un arthropode évoquent-elles un comportement sans émotion, quasiment mécanique.

La Fig. 1 illustre la gradation que nous établissons de manière bien anthropocentrique entre les espèces d'arthropodes qui sont comestibles, celles qui nous sont utiles, celles qui nous indiffèrent, celles qui ravagent nos cultures, nos vergers, nos forêts, celles enfin qui sont dangereuses. Alors que les espèces comestibles et utiles sont de ce fait « protégées », il serait maladroît de demander à nos semblables pitié, mansuétude et protection vis-à-vis des espèces ravageuses et dangereuses. Parmi ces dernières, j'évoquerai d'abord les espèces de moustiques dont les femelles peuvent transmettre de nombreux parasites ou germes pathogènes, surtout dans les régions tropicales: virus de la fièvre jaune, de diverses encéphalites, de la dengue, protozoaires comme ceux du paludisme (300 millions de personnes à risques, plus de 2 millions de morts chaque année). Je citerai ensuite les minuscules simuliés responsables de l'onchocercose en Afrique occidentale entre le Sahel et le golfe de Guinée, les mouches tsé-tsé qui transmettent le protozoaire de la maladie du sommeil en Afrique centrale, les punaises d'Amérique tropicale qui

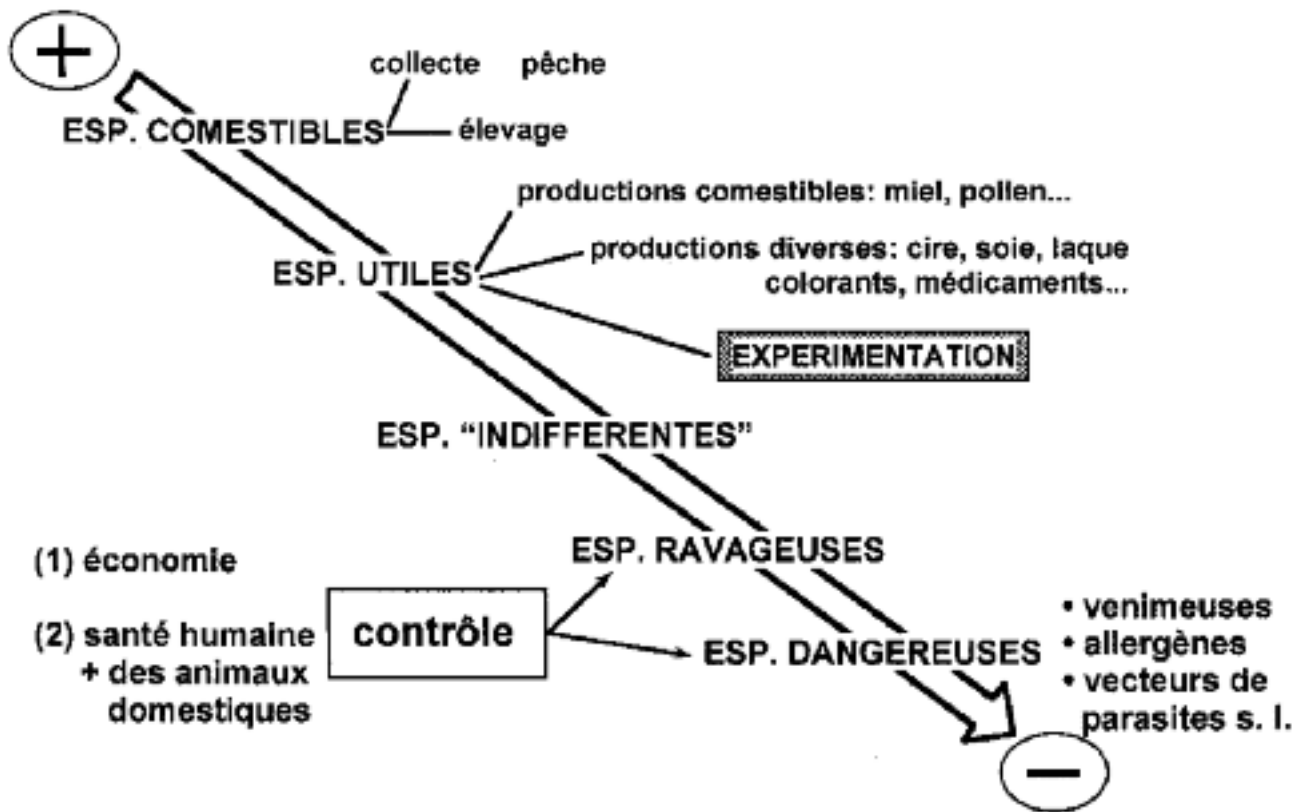


Fig. 1.

Un rangement bien anthropocentrique des arthropodes, depuis un pôle positif en haut à gauche jusqu'à un pôle négatif en bas à droite. Abréviations: esp.: espèces; s. l.: au sens large.

piquent les dormeurs des habitations les plus pauvres et leur transmettent la maladie de Chagas, enfin certains acariens qui rendent plusieurs vallées des Montagnes Rocheuses inhabitables et même inaccessibles à l'homme et aux animaux domestiques.

En fait, les arthropodes comestibles et utiles présentés en haut de la Fig. 1 sont souvent exploités dans des conditions comparables à celles qui prévalent dans nos élevages en batteries de volailles ou de cochons, conditions qui ne suscitent, dans ce cas, aucune compassion particulière. C'est le cas des grosses crevettes d'espèces proches de nos « gambas » pêchées en Méditerranée, mais qui, elles, sont élevées en forte densité de manière industrielle dans plusieurs pays du sud-est asiatique. C'est aussi le cas du ver à soie, espèce qui est autant inféodée à l'homme que le sont nos bovins domestiques du fait qu'elle n'est plus connue à l'état sauvage. On peut en dire autant des insectes produits de manière semi-industrielle à des fins lucratives, par exemple les mouches ou les cri-

quets qui permettent de tester les insecticides. Quant aux arthropodes soumis à la pêche, personne ne se soucie des conditions qui leur sont imposées avant la mort par asphyxie lente ou avant la mise à mort brutale par immersion dans un court-bouillon!

Que savons-nous de la perception de la douleur chez les arthropodes? Nous en sommes à peu près au même point que pour les mollusques, y compris les céphalopodes dont vous a parlé M. CHICHERY. Comme ces derniers, les arthropodes ont un système nerveux complexe, organisé selon un plan différent mais lui aussi constitué par des ganglions interconnectés et non différencié à partir d'un tube nerveux comme celui des vertébrés - reportez-vous à l'exposé de M. GÉNERMONT. Les deux ou trois premières paires de ganglions sont fusionnées en un cerveau dorsal auquel arrivent les afférences des organes sensoriels antérieurs, en particulier celles des yeux et des antennes pour les arthropodes qui en sont pourvus. Ce cerveau est également le principal centre de coordina-

tion de la mobilité. Les paires suivantes de ganglions, en position ventrale, forment une sorte de chaîne plus ou moins longue. A ce système nerveux central sont annexés de petits ganglions qui régulent la contraction des muscles viscéraux. Au sein des ganglions du système nerveux central, et surtout du cerveau, plusieurs groupes de gros neurones spécialisés sécrètent des neurohormones. Libérées dans le sang, elles agissent sur divers tissus et organes, en particulier des glandes endocrines. Les hormones des arthropodes régulent de nombreux processus, en particulier les mues, la métamorphose s'il y en a une, la reproduction, la diurèse, le métabolisme des sucres et des graisses, mais aussi la pigmentation chez certaines espèces.

Les neurotransmetteurs des arthropodes sont à peu près les mêmes que ceux des vertébrés: acétylcholine, dopamine, octopamine, acide gamma-amino-butérique, 5-hydroxytryptamine. Mais cela ne signifie rien de plus que ces molécules étaient déjà utilisées dans le système nerveux d'animaux antérieurs aux plus anciens vertébrés et aux plus archaïques arthropodes. Toutefois, comme le montre la Fig. 2, aucune hormone de stress dont les effets seraient com-

parables aux corticoïdes des vertébrés n'est connue chez les arthropodes et la présence d'endorphines y a rarement été décelée. Les réactions au stress ont été particulièrement bien étudiées chez les drosophiles soumises à des chocs thermiques. Mais les résultats ont été exploités afin de caractériser les réponses au niveau cellulaire et non à celui de l'organisme. D'autre part, les récepteurs sensoriels ont été l'objet de nombreuses recherches, mais, comme chez les céphalopodes, aucun récepteur nociceptif n'a été caractérisé. Il est d'ailleurs probable que toute stimulation intense d'un récepteur quelconque soit perçue comme nociceptive. Les études du comportement montrent que les arthropodes, comme tous les animaux, ont des réactions d'évitement et/ou de fuite vis-à-vis de tous les stimuli intenses, indistinctement. Du fait qu'ils sont pourvus de récepteurs sensoriels externes (extérocepteurs) et internes (propriocepteurs et récepteurs viscéraux), nous pouvons admettre comme hypothèse la plus plausible que les arthropodes sont sensibles aux douleurs, tant superficielles que profondes.

A ce jour, les biologistes qui travaillent sur ces animaux ne se sont intéressés qu'aux traite-

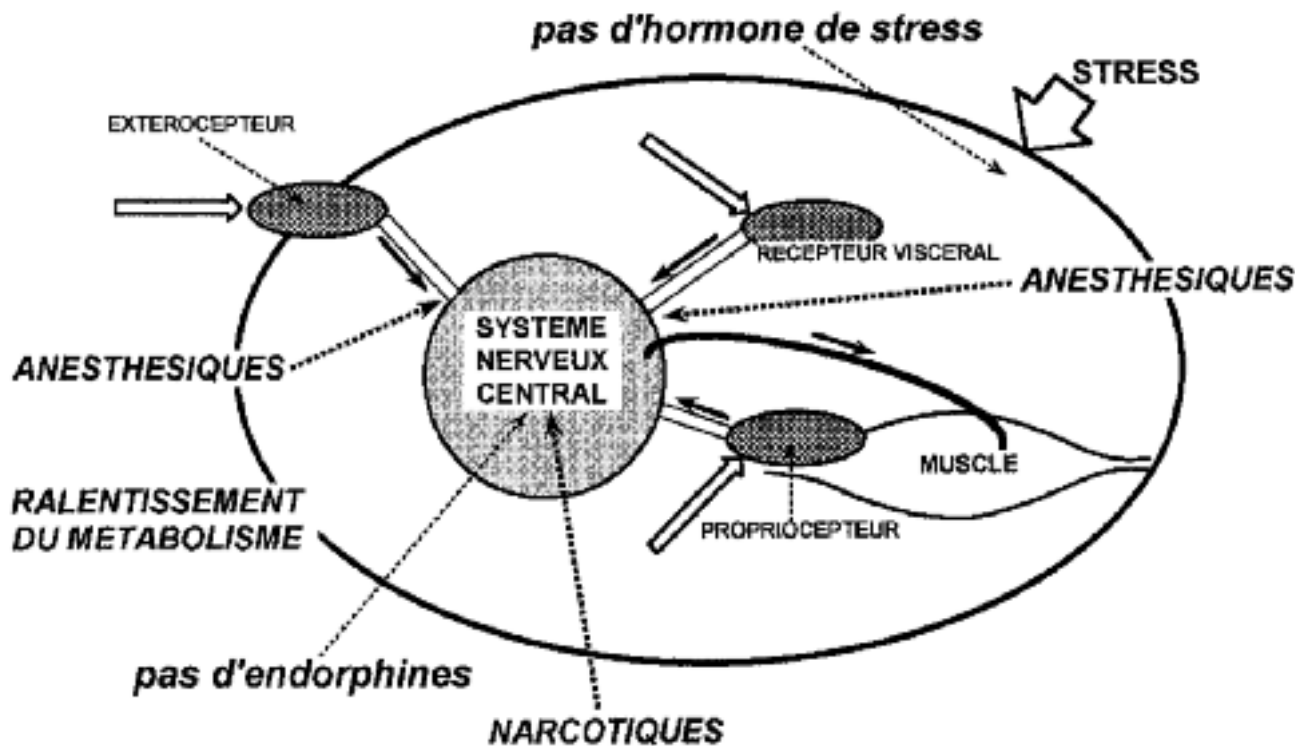


Fig. 2.

L'organisation sensorimotrice d'un arthropode et les possibilités d'intervention en vue d'inhiber douleur et souffrance.



ments qui leur permettent d'expérimenter sur un organisme immobile. Du fait qu'il ralentit le métabolisme, le froid est souvent utilisé à condition de disposer d'un support refroidissant. D'autres méthodes sont utilisées (Fig. 3) mais on ne connaît pratiquement pas leurs effets anesthésiants. Si les animaux opérés sont remis en élevage, les analgésiques ne leur sont pas administrés et l'on peut se poser des questions sur les conséquences de ce stress supplémentaire.

Que pourrait-on proposer comme base à une éventuelle législation concernant, d'une part la pêche et les élevages d'arthropodes, d'autre part l'expérimentation sur ces animaux ? Imposer de nouvelles règles aux pêcheurs de crustacés et aux mareyeurs serait très difficile : la lente asphyxie dans des casiers ou à l'étal n'émeut personne, et un crabe qui continue à

bouger ses pattes est considéré comme vivant, donc fraîchement pêché. Par contre, il est concevable de proposer des aménagements des conditions d'élevage et du mode de mise à mort (Fig. 4). L'exemple des langoustes et homards maintenus en survie dans des aquariums trop petits à des fins publicitaires avant d'être immergés vivants dans un court-bouillon n'est que trop connu. Pour l'exploitation des arthropodes à des fins expérimentales, qui est actuellement en expansion du fait des exigences de la législation concernant les vertébrés, les protocoles en usage devraient être soumis à critique et de nouveaux protocoles élaborés. Mais, compte tenu du faible coût de la production d'arthropodes à des fins d'expérimentation et du peu de compassion que ceux-ci suscitent en nous, ces vœux risquent d'être pieux pendant longtemps.

### Traitements "anesthésiques"

en milieu aquatique	FROID (4°C)		éthanol 10%	solution saturée en Mg Cl <sub>2</sub> (à diluer 2 fois)
			chlorétone 0,1 à 1 pour mille	
en milieu aérien		CO <sub>2</sub>	vapeurs d'éther éthylique	

Fig. 3.

Les quelques traitements qualifiés de «anesthésiques», qui permettent en fait d'inhiber les mouvements des arthropodes pendant l'expérimentation sur le vif.

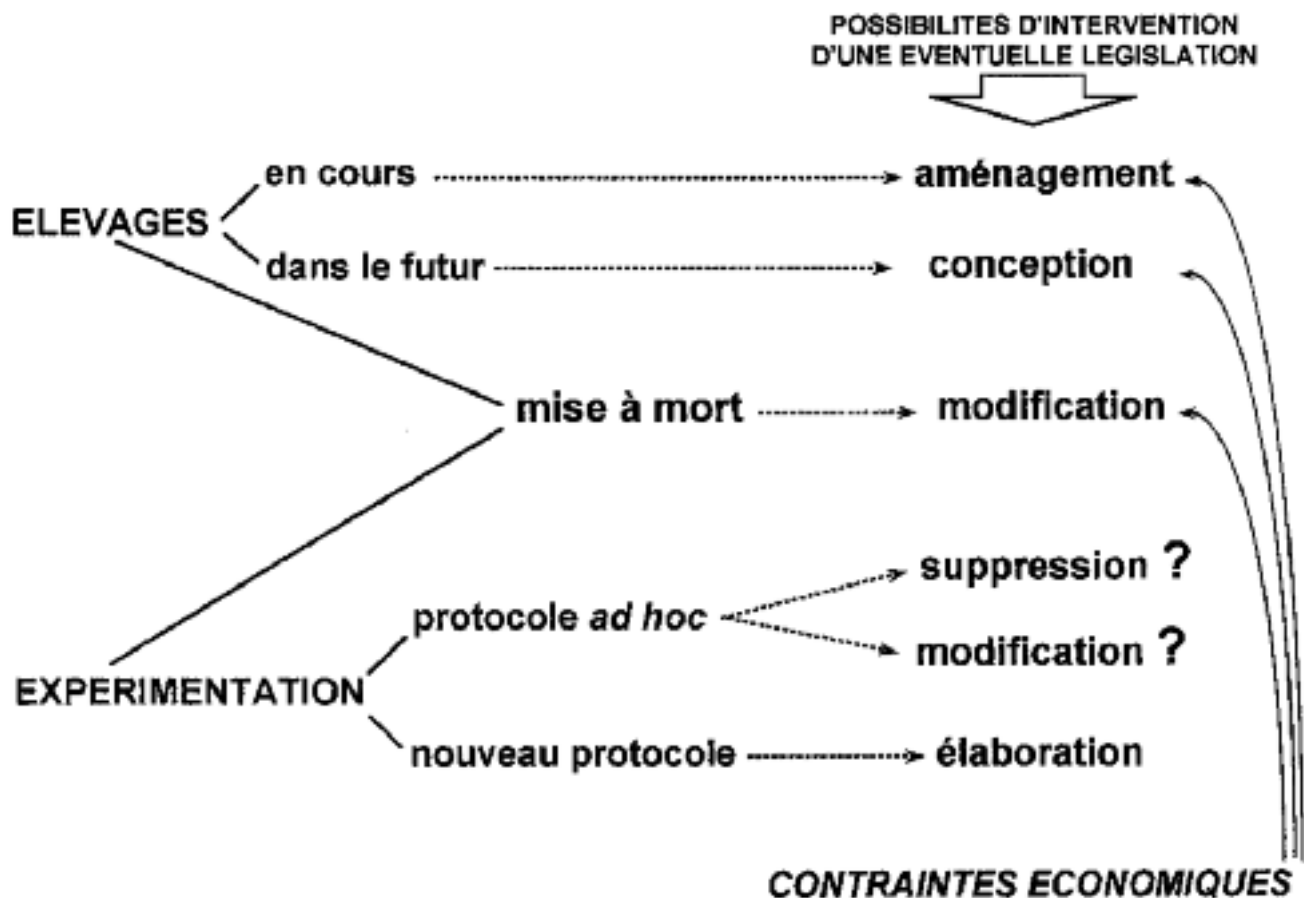


Fig. 4.

Les possibilités d'intervention d'une éventuelle future législation régissant les modalités d'élevage des arthropodes et les protocoles d'expérimentation.

## SUMMARY

### PAIN, SUFFERING AND STRESS IN ARTHROPODS

G. PETAVY

Sci Tech Anim Lab, 27 (2002), 37-42.

Arthropods, the largest animal taxon, are found in every environment and are of great economic importance, both positive and negative. Experiments on various species have increased knowledge of their physiology, but little is known on their sensitivity to nociceptive stimuli and stress. Current legislation covers bee-keeping and endangered species (mainly insects), plus the management of populations of edible crustaceans. No consideration has been given to problems related to the conditions for raising the animals (stress reactions), for experimentation (efficiency of the anaesthesia) and for euthanasia.

**Key words :** Anaesthesia - Euthanasia - Nociception - Stress reactions.

# Considérations éthiques sur la mémoire des invertébrés

Georges CHAPOUTHIER (\*)

---

\* Directeur de Recherche au CNRS  
UMR CNRS 7593, Hôpital Pitié-Salpêtrière, Université Paris VI, et, UMR CNRS 8590, Université Paris I.

## RÉSUMÉ

L'analyse des capacités de traitement de l'information (c'est-à-dire de mémoire) chez les invertébrés permet de distinguer des paliers de complexité. Sur le plan éthique, une telle tentative pourrait permettre de définir des groupes animaux aux besoins et aux prérogatives différents. Parmi ces groupes, les céphalopodes occupent une place très élevée, comparable à celle des vertébrés. Mais d'autres groupes d'invertébrés méritent aussi une protection accrue. Un tel découpage est certes arbitraire, mais il constituerait un progrès par rapport à l'attitude actuelle qui place tous les invertébrés dans un même groupe identique : celui des êtres qui n'ont aucun droit.

**Mots-clés :** Arbre généalogique des animaux - Ethique - Invertébré - Mémoire.

Je voudrais revenir sur un certain nombre de réflexions, repartir sur des données qui ont été produites par les orateurs précédents, en les simplifiant bien sûr, pour essayer d'étendre ces considérations scientifiques à des problèmes un peu plus éthiques, un peu plus moraux. Bien sûr c'est un essai, je ne pourrai pas répondre de façon absolue à tout. Dans toutes les formes d'éthiques appliquées, ce qui est le cas ici, il n'y a jamais de réponse en tout ou rien. Bien sûr, le thème que nous évoquons ici pour les animaux, n'a pas fait exception à la règle puisqu'on l'a dit tout à l'heure, le législateur a limité les problèmes éthiques aux animaux vertébrés. Alors pourquoi les vertébrés ? Pourquoi le législateur s'est limité à cela ? Il y a d'abord la taille qui a été évoquée. Ce sont des animaux qui sont dans notre domaine d'action. Peut-être aussi le fait qu'il s'agisse d'un groupe homogène facilite les choses, un groupe très proche sur le plan anat-

mique, et puis aussi bien entendu, c'est que c'est un groupe auquel nous appartenons, donc comme l'évoquait NOUËT au début, que cela fait partie des premiers relais concentriques dans lesquels on peut inclure l'espèce humaine.

Je voudrais ici, en m'appuyant sur tout ce qui a été dit, et sur d'autres choses, essayer de voir si l'on peut faire un découpage, certes toujours arbitraire (car dans la morale pratique on ne peut pas échapper à ce problème là), mais qui soit un peu moins arbitraire que celui qui a été proposé à partir des seuls vertébrés. Cela va recouper bien sûr un certain nombre de choses qui ont été dites notamment sur les mollusques et les arthropodes. Pour essayer de faire un découpage, on pourrait d'abord essayer de chiffrer la souffrance, la douleur plus exactement, la douleur en tant que nociception. C'est assez difficile pour les groupes que l'on a évoqués,

parce qu'il n'y a aucune donnée. La deuxième façon serait de voir si on peut arriver à estimer la façon dont la nociception aboutit à une certaine conscience, à une certaine intégration de cette nociception en quelque sorte. Ici encore c'est assez difficile, même chez les mammifères, même chez les vertébrés. Nous n'avons guère de notions très claires sur la façon dont est conscientisée la douleur. Ce que je voudrais développer ici, c'est un essai qui pourra évoluer bien sûr. Ce qu'a dit CHICHERY tout à l'heure me laisse une sensation de doute, sur la place que peuvent occuper les céphalopodes. Mais enfin un essai qui s'appuie cette fois-ci sur un autre biais, qui est celui des capacités psychiques. Puisqu'on ne peut pas estimer les capacités strictes de nociception, voire les capacités à l'intégration, peut être indirectement peut-on les connaître par, un peu ce qu'a fait CHICHERY chez les mollusques, la façon dont les animaux ont eu une évolution mentale. Bien sûr, cela a ses limites, je vais me limiter ici aux animaux « mobiles », on en reparlera à la fin. Il est bien évident que dans tous les groupes d'animaux, un certain nombre d'animaux vont être beaucoup moins évolués sur le plan psychique, soit parce qu'ils sont fixés ou presque fixés, les échinodermes, les tuniciers... Soit même encore parce qu'ils ont une régression

parasitaire. Par exemple les capacités mentales du ténia ne me paraissent pas être un sujet particulièrement important ! Donc je vais me limiter à des animaux qui ont une certaine mobilité, des animaux qui se déplacent, sur lesquels on peut étudier une certaine psychophysiologie.

Je vais essayer de m'appuyer pour évaluer leur gradation sur une base, qui a été un peu celle de CHICHERY aussi, qui sont les capacités d'apprentissage, de mémoire. Je vais essayer de les classer comme cela, et voir les conséquences que l'on peut en tirer après. Je vais quand même rappeler d'abord, d'une façon ultra simplifiée, ce qu'a dit GENERMONT tout à l'heure. Voilà les principaux groupes d'animaux mobiles (Fig. 1), j'en ai éliminé beaucoup, j'ai pris ceux dont la psychophysiologie est à étudier. Je n'ai pas présenté les échinodermes, les nématodes etc... Vous voyez que c'est un modèle ultra simplifié, par rapport à ceux que l'on vous a présentés tout à l'heure. On part des unicellulaires, on passe ensuite aux didermiques, et puis ensuite cette bifurcation en deux grands groupes qui a été évoquée, l'un à système nerveux ventral, l'autre à système nerveux dorsal. Je n'ai pas mis les différents groupes de cordés non plus, et puis les vertébrés au bout. Evidemment c'est un schéma qui est orienté par rapport à ce que je vais dire. Vous voyez que dans les mollusques, j'ai volontairement séparé déjà les mollusques céphalopodes, du fait de leur statut psychophysiologique particulier. La question va se poser, est-ce que les animaux apprennent ? La réponse est, bien sûr qu'il y a de l'apprentissage dans tous les groupes d'animaux, avec les réserves que j'évoquais tout à l'heure. Comment apprennent-ils ? Est-ce que l'on peut faire une espèce de grille, et d'évolution de la mémoire qui serait en quelque sorte un indice de l'évolution psychologique des animaux, et qui pourrait permettre de considérer certains animaux comme plus évolués que d'autres. De tels animaux auraient des besoins supérieurs aux autres. Pour ce faire, bien entendu, il faut pouvoir comparer les animaux entre eux, ce qui n'est pas simple. Je vais vous proposer une grille ici, qui a été élaborée par un certain nombre de psychophysiologistes. Six catégories principalement sont évoquées ici. Je vais décrire en deux mots en quoi cela consiste. Ce sont toutes des catégories d'apprentissage, mais évidemment progressivement de plus en plus compliquées. « L'habi-

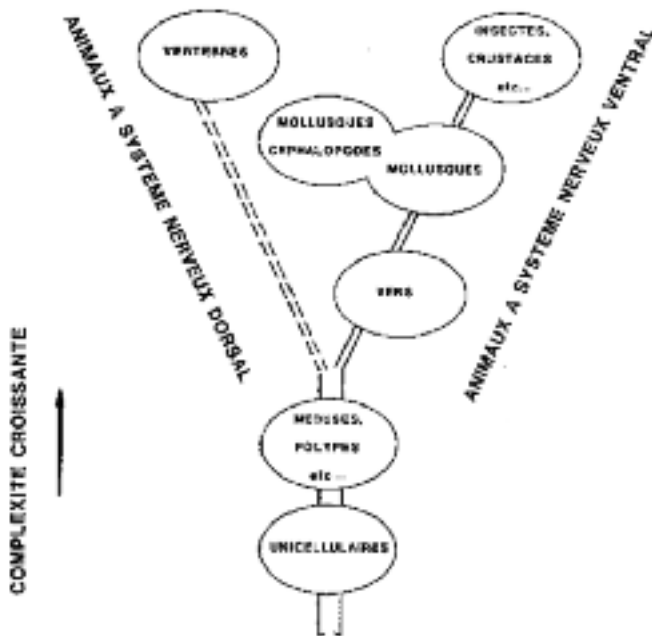


Fig. 1

Interprétation simplifiée de l'arbre généalogique du règne animal (Fig. tirée de G.Chapouthier, La biologie de la mémoire, Paris, P.U.F., Coll. « Que sais-je ? », 1994)

tuation », c'est un apprentissage qui fait qu'un stimulus répété un grand nombre de fois, finit par ne plus entraîner son effet, (exemple : le réveille-matin qui vous réveille : vous l'entendez 500 fois, et il ne vous réveille plus), vous allez me dire, où il est l'apprentissage là-dedans ? Il est dans le fait qu'un réveil de timbre différent, mais de même puissance va vous réveiller. En d'autres termes, il a fallu que votre système nerveux mémorise les caractéristiques du stimulus qui ne vous réveille plus. Bien entendu on peut l'appliquer à tous les groupes d'animaux, on peut habituer un homme à un réveil matin, mais aussi habituer un ver de terre à une vibration du sol, etc.... Deuxième catégorie, l'apprentissage d'alternance : c'est le fait que dans une situation qui présente une alternative, lorsqu'un sujet animal, forcé ou libre, peu importe, a choisi plusieurs fois le premier terme de l'alternative, il a plutôt tendance à choisir le second. Dans un labyrinthe en forme de T, si un ver de terre a tourné plusieurs fois à gauche par exemple, il aura statistiquement plutôt tendance à tourner à droite la fois d'après. Où est l'apprentissage ? Il faut qu'il ait d'une façon ou d'une autre, mémorisé le fait qu'il a tourné d'un côté pour tourner de l'autre. S'il n'y a pas souvenir du fait qu'il a tourné à gauche, il n'y a pas de raison qu'il tourne à droite. Bien sûr, on peut aussi, en modifiant les paramètres, appliquer cela à tous les groupes d'animaux mobiles. Si on présente par exemple à des universitaires, un buffet qui ne contient exclusivement que des parts de tartes aux pommes et des parts de tartes aux fraises, quelqu'un qui aura pris 5 ou 6 parts de tarte aux pommes aura plutôt tendance la fois d'après, statistiquement, à prendre une part de tarte aux fraises ! A la limite, cette catégorie est applicable, en modulant les paramètres, à toutes les espèces animales, homme compris.

Je n'insisterai pas outre mesure, sur les conditionnements pavloviens et skinnériens que vous connaissez. Je vous rappelle que le conditionnement pavlovien est la capacité pour un animal d'associer à un stimulus primitivement neutre (par exemple le son d'un violon), un stimulus inconditionnel qui provoque une réponse : par exemple présentation à un chien de la viande qui induit la salivation. Si on associe les deux, au bout d'un certain temps, le stimulus neutre (le son du violon) devient conditionnel et entraîne à son tour la salivation de l'animal. Le conditionnement skinnérien est la capacité, qu'on a

vue déjà à plusieurs reprises dans ces exposés, pour un animal, d'être capable d'apprendre quelque chose soit par un renforcement positif (une récompense) soit par un renforcement négatif (une punition). Ces deux types de conditionnement, on le verra, supposent déjà un système nerveux plus évolué.

On en a un exemple là, de conditionnement skinnérien, mais il y en a beaucoup. C'est la classique boîte de Skinner, où la souris doit appuyer sur une pédale pour obtenir une boulette de nourriture. Bien sûr cela paraît très simple, mais on peut compliquer la tâche à l'infini, en mettant des voyants lumineux de différentes intensités etc.... La 5<sup>e</sup> catégorie est ce que l'on appelle le détour. Cela suppose la capacité pour l'animal, d'apprendre à s'éloigner de son but pour y revenir après. Cela suppose donc ce que l'on appelle une carte spatiale, et on verra que seuls certains animaux sont capables d'un apprentissage compliqué comme celui là. La 6<sup>e</sup> catégorie, c'est ce que l'on appelle l'économie d'essai en réversion. C'est un terme barbare, mais vous allez voir que c'est assez simple. Pour l'explicitier, je vais d'abord vous parler du ver de terre dans son labyrinthe en T de tout à l'heure. Supposons que vous ayez un labyrinthe en forme de T avec un ver de terre; à gauche vous avez une chambre humide avec de la terre sympathique (renforcement positif) et à droite, un plancher un peu rugueux, genre papier de verre. Mettons que pour apprendre à aller à gauche, dans la chambre humide, il faille en gros 300 essais au ver de terre, ça c'est la tâche directe. La tâche de réversion, c'est lorsque l'animal a fait ses 300 essais, et que vous mettez la chambre humide à droite et le papier de verre à gauche. Le ver de terre qui a eu beaucoup de mal (300 essais) pour apprendre à aller à gauche, va avoir encore plus de mal pour aller à droite, donc il va mettre plus d'essais pour la tâche de réversion que pour la tâche directe, disons 700 essais. Supposons maintenant que nous avons une tâche que l'on soumet à un jeune enfant, dans un grenier où il y a des armoires, des chaises, des tables ; au centre du grenier, il y a une table ; sur la table, il y a deux tasses et sous la tasse de gauche il y a un bonbon. On dit à l'enfant, tu as des essais de 30 secondes pour trouver un bonbon dans le grenier. Supposons que l'enfant fasse 5 essais pour trouver le bonbon sous la tasse de gauche. Lorsqu'il a fait cela, on met le bonbon sous la

tasse de droite: dans la même condition on va inverser la consigne (tâche de réversion). L'enfant va mettre 1 ou 2 essais à trouver le bonbon sous la tasse de droite, et tout de suite, il va se dire « on ne me la fait pas ! : ce qui était à gauche est maintenant à droite ». En d'autres termes, lui, grâce au fait qu'il dispose d'un système de règles, que l'on appelle règles cognitives, est capable d'effectuer une économie d'essais en réversion. On peut se demander dans cet apprentissage qui est le plus complexe, qui touche à la cognition en quelque sorte, comment se comportent les animaux ? Se comportent-ils plutôt comme le ver de terre en faisant plus d'essais en réversion ? Ou plutôt comme l'enfant en en faisant moins ? Voilà en gros la question que l'on pose. Que constate-t-on ? Bien sûr, c'est un schéma très vague, on n'a pas analysé tous les animaux du monde, mais il y a quelques exemples dans les différents groupes qui permettent de se faire une idée. On constate que les premiers apprentissages, habituation/alternance, on les retrouve à peu près dans tous les groupes, y compris les groupes les plus élémentaires dans l'arbre généalogique. Les conditionnements n'apparaissent en gros qu'au niveau des vers, notamment cela a été beaucoup étudié chez les annélides. Ceci dit, lorsqu'apparaissent les conditionnements, ils ne viennent pas remplacer les apprentissages antérieurs, mais les compléter ; il y a encore de l'habituation, il y a encore de l'alternance. Ces conditionnements se développent beaucoup, se perfectionnent dans la branche à système nerveux ventral, mollusques puis arthropodes, qui font des choses très compliquées par conditionnement, sans entrer dans les détails. Par exemple l'abeille qui est un peu un sommet des arthropodes, à certains égards, au point de vue psychophysiologique, fait, par conditionnement, des choses remarquables. Le fameux langage des abeilles fait qu'une démonstratrice exécute une danse en forme de 8 et signale aux abeilles qui la suivent, un certain nombre d'éléments sur la distance et l'orientation des sources de nourriture : on peut montrer que ce code des abeilles, ce langage est, en une large part, un conditionnement. De même on peut apprendre aux abeilles à venir butiner à une certaine heure à certains endroits, à une autre heure à d'autres endroits. Il y a des conditionnements temporels très compliqués.

Le détour n'a été démontré jusqu'à présent que dans deux grands groupes d'animaux, qui sont les vertébrés et les mollusques céphalopodes. Les céphalopodes, comme on l'a montré tout à l'heure, et je vais reprendre très brièvement, ne font pas seulement des détours. Ils ont aussi de l'habituation, de l'alternance et bien sûr des conditionnements assez compliqués, que vous allez revoir tout de suite. Par conditionnement visuel, ils peuvent distinguer des figures géométriques deux à deux, et par conditionnement tactile (c'est l'expérience qui a été évoquée par CHICHERY), ils peuvent distinguer deux à deux des cylindres de rugosités différentes par palpation. Et enfin, si une pieuvre est mise ici en présence, à travers une vitre, d'un crabe appétissant de l'autre côté de la vitre, elle est capable d'apprendre ; ce n'est pas par hasard (la mouche le fait par hasard). La pieuvre peut apprendre – au fur et à mesure des essais, son temps de parcours diminue – à aller chercher le crabe qui est de l'autre côté de la vitre. Cela est un détour. Dans l'état actuel des choses, à ma connaissance, seuls les céphalopodes et les vertébrés sont capables d'un tel comportement. Quant à l'économie d'essais en réversion, la quasi totalité des animaux se comporte comme le ver de terre, c'est-à-dire qu'ils font plus d'essais dans la tâche de réversion. Seul un tout petit nombre d'espèces (enfin petit nombre relatif) fait une économie d'essais en réversion, ce sont essentiellement les vertébrés à sang chaud, oiseaux et mammifères avec une petite réserve pour certains reptiles. Je dis « dans l'état actuel des choses ». Je ne sais pas si cela a été très étudié à fond, chez les céphalopodes, et si, en cherchant bien, on ne pourrait pas trouver un apprentissage de règles chez les céphalopodes.

Que peut-on tirer de ces données actuelles qui peuvent évoluer ? On peut en tirer plusieurs choses. D'abord, si on se préoccupe de problèmes d'éthique vis-à-vis des invertébrés, il est souhaitable que tous les invertébrés qui sentent quelque chose, soient traités avec anesthésie quand on le peut. Ce que nous propose cette grille et les considérations que j'ai faites auparavant, c'est que l'on peut imaginer sur un plan pratique, une gradation, non pas dans les capacités de douleur d'animal (la nociception existe dès qu'il y a système nerveux), mais dans les besoins de l'animal à un mode de vie un petit peu plus intégré. En d'autres termes, on peut

« ne pas se soucier » du mode de vie d'un animal extrêmement élémentaire, mais il est clair qu'une pieuvre a des besoins autres que des besoins d'élimination de la nociception, des besoins plus intégrés, qui sont des besoins propres à son espèce. Si on suit ce raisonnement, on a en gros 5 catégories, très arbitraires encore une fois, mais moins arbitraires que les seuls vertébrés du législateur. Il y aurait d'abord les vertébrés à sang chaud, avec peut être les céphalopodes (si on suit le raisonnement concernant la classification des règles). Ensuite les invertébrés à sang froid (avec les céphalopodes si on ne les met pas dans la première catégorie). Ensuite 3<sup>e</sup> catégorie, ce serait tous les animaux qui ont une bonne mobilité, alors les grands crustacés décapodes, les insectes etc... tous ces animaux là qui se déplacent facilement et donc qui ont une nociception

adaptée à cette mobilité, je serais tenté de dire. La 4<sup>e</sup> catégorie, ce serait les animaux de ces mêmes groupes, mais qui ont subi une régression, soit par fixation soit par parasitisme, et qui n'ont peut-être plus les mêmes intégrations au niveau nociceptif. Je prends des précautions, j'ai dit peut-être, ça comprend des animaux, comme la moule, l'huître etc... qui, étant fixés, subissent de fait une régression. Et puis la 5<sup>e</sup> catégorie, les animaux qui n'ont pas de système nerveux, auquel cas la question ne se pose plus.

Voilà donc en gros ce que l'on peut proposer, je suis conscient du fait que c'est quelque chose de tout à fait arbitraire, mais encore une fois un arbitraire qui est peut-être moins arbitraire que la séparation en vertébrés et non-vertébrés qui a été proposée jusqu'à aujourd'hui.

## **SUMMARY**

### **THE MEMORY OF INVERTEBRATES AND ETHICAL CONSIDERATIONS**

Georges CHAPOUTHIER

Sci Tech Anim Lab, 27 (2002), 43-47.

**Analysis of information processing skills (i.e. memory) in invertebrates reveals distinct levels of complexity. From an ethical point of view, such studies could help determine animal groups with distinct needs and prerogatives. Of the different animal groups, cephalopods are ranked very high and could be considered as equivalent to vertebrates. Other groups of invertebrates also deserve greater protection. Such demarcation is clearly arbitrary, but would be an improvement on the present situation which places all invertebrates within an identical group, i.e. of animals with no rights at all.**

**Key words :** Genealogical tree for animals - Ethics - Invertebrates - Memory.

# Conclusions pratiques : de la science à la loi

Jean-Claude NOUËT (\*)

---

\* Professeur émérite de l'Université Pierre et Marie Curie.  
Vice-Doyen honoraire de la Faculté de Médecine Pitié-Salpêtrière, LFDA, 39 rue Claude Bernard, 75005 Paris.

## RÉSUMÉ

**Bien qu'étant les plus nombreux des animaux, les invertébrés sont les moins connus. Considérés comme objets plus que comme êtres sensibles, ils ne bénéficient d'aucune mesure de protection. Pourtant la sensation de la douleur, indissolublement liée au maintien de l'intégrité vitale, doit leur être reconnue, surtout lorsque sont présents des organes nerveux différenciés et des organes sensoriels. Les textes législatifs relatifs à la protection des animaux utilisés en expérimentation doivent inclure les vertébrés, et au minimum ceux qui sont dotés d'un système nerveux central.**

**Mots-clés :** Expérimentation - expériences sur animaux vivants - animaux invertébrés - douleur de l'animal

Rares sont les hommes qui confondent un oiseau avec un poisson, ou un serpent avec un mammifère ; mais il est à peu près certain que la grande majorité d'entre eux ignore ce qui distingue un insecte d'un arachnide, d'un myriapode, ou d'un crustacé, et ne connaît rien des gastéropodes, des lamellibranches ou des céphalopodes. Pour ne parler que de ceux-là. Les invertébrés sont dans l'étrange situation d'être à la fois les moins connus des animaux, et de très loin les plus nombreux sur la planète.

La cause en est simple : l'homme porte attention aux animaux qui l'entourent sur les critères subjectifs des relations affectives, de la ressemblance morphologique, ou d'un intérêt personnel, selon une distribution qui me paraît organisée en cercles concentriques. L'intérêt accordé à l'animal par l'homme diffère évidemment selon les continents, les pays, les civilisations. La nôtre donne généralement la priorité au chien et au chat, qui occupent le premier cercle, puis

au cheval, voire aux grands singes. Viennent ensuite les animaux domestiques avant les sauvages, ou les mammifères avant les oiseaux. En s'éloignant du centre, les cercles d'attention se transforment en cercles de désintérêt, puis de répulsion : suivent ainsi les poissons, puis les reptiles, et pour finir nos invertébrés, seulement connus comme aliment, ou comme nuisance.

Cette succession de cercles est le témoin imagé d'un gradient centrifuge dégressif, à la fois anthropocentrique et anthropomorphique, qui fait passer du statut de l'homme à celui de l'animal être vivant sensible, puis à celui d'animal objet. On retrouve d'ailleurs le même anthropocentrisme dans la distinction arbitrairement établie entre animaux « supérieurs » et animaux « inférieurs ».

Cette attitude hiérarchisante réduit donc les animaux les plus différents de nous à l'état de chose et entraîne de notre part une ignorance



profonde de ce qu'ils sont, de ce qu'ils font, et une conduite gravement négligente à leur égard.

C'est en réaction à cette attitude que nous avons invité nos éminents collègues à nous faire partager leur savoir.

Leurs exposés montrent combien l'organisation du monde des invertébrés est complexe, mais tout autant digne d'intérêt que celles des vertébrés. A l'évidence ils ne sont pas chose négligeable. Et pourtant ils sont encore considérés comme telle, notamment dans le domaine de l'expérimentation. Bien que la question ait été posée, ils ont été éliminés de la Convention européenne de 1985, puis de la Directive du Conseil du 24 novembre 1986, qui visaient à éviter les souffrances des animaux et à respecter leur bien-être. Moi-même, invité à assister à l'audition parlementaire à Strasbourg en décembre 1985, j'avais exhorté les députés européens à ne pas oublier les invertébrés. J'avais développé une argumentation neurophysiologique et éthologique ; de plus, je m'étais appuyé sur l'examen des textes successifs, européens puis nationaux, pour montrer d'une part un dérapage progressif qui tend à raboter le champ d'application initial, et d'autre part une incohérence au sein même de certains textes. En effet, la Recommandation 621 de l'Assemblée consultative du Conseil de l'Europe du 20 janvier 1971, relative aux problèmes posés par l'utilisation d'animaux vivants à des fins expérimentales ou industrielles concernait les animaux dans leur ensemble. Mais la Convention a restreint son objet aux « animaux vertébrés utilisés à des fins expérimentales ou à d'autres fins scientifiques » : ce champ d'application a été repris sinon dans le titre, du moins dans le texte de la Directive. Les bonnes intentions de la Recommandation avaient rétréci au lavage. Quant à l'incohérence, elle est flagrante dans la Convention. Tout en écartant les invertébrés, parce que, dit le rapport explicatif, il n'y a pas de raison pour l'instant de les protéger, la Convention dans son article 2 indique que les « *procédures ne peuvent être pratiquées sur les animaux (il s'agit des seuls vertébrés) que pour l'un ou plusieurs des buts suivants (...): la prévention des maladies ou autres anomalies ou de leurs effets sur l'homme, les animaux vertébrés ET INVERTÉBRÉS ou les plantes* » ! Ainsi, la nécessité de prendre en compte les inverté-

brés et le maintien de leur bonne santé est reconnue dans l'article 2, alors que qu'elle est niée dans l'article 1, qui limite les « animaux » aux seuls vertébrés. Ces arguments n'ont pas convaincu, et la Directive a repris les termes de la Convention.

On peut se demander pourquoi une telle discrimination a été établie. Est-ce parce que les invertébrés venaient compliquer les choses, et que la facilité a entraîné de ne s'occuper que des vertébrés? C'est possible. Mais de mon point de vue, cette élimination est nourrie d'anthropocentrisme, et se fonde sur deux *a priori*, pour ne pas dire deux préjugés erronés, celui de l'absence générale chez eux de tout comportement acquis ou raisonné, et celui de l'absence de sensation douloureuse, ou au moins de l'absence de preuves de l'existence de sensation douloureuse.

Le raisonnement est spécieux. Il conduit à démontrer que la douleur existe afin de justifier les mesures protectrices propres à l'éviter. Alors qu'il faudrait au contraire démontrer que la douleur n'existe pas pour justifier de ne pas en prendre. Faute de démonstration probante, pourquoi n'avoir pas accordé que l'invertébré soit épargné, au moins au bénéfice du doute?

Mais en réalité, y a-t-il doute? Et d'ailleurs, qu'est-ce que la douleur?

Les organismes vivants animaux (et probablement aussi végétaux) échangent des messages avec leur « environnement » ; les messages que les animaux en reçoivent sont perçus et traduits en sensations. C'est ainsi qu'il existe des sensations visuelles, auditives, tactiles, olfactives et gustatives, perçues par les organes des sens spécialisés que possèdent notamment tous les vertébrés, et beaucoup d'invertébrés.

Nous savons bien que la liste des cinq sens est incomplète : il y manque au moins celui de l'équilibration. Il y manque aussi la perception de la douleur, qui ne fait pas partie de cette liste de sensations fondamentales, et qui est considérée seulement comme une subdivision de la somesthésie. Ce serait pourtant un sixième sens plus réaliste que la capacité fumeuse et paranormale qui en porte le nom ! Car la douleur doit être comprise comme un signal d'alarme avertissant l'organisme d'un danger, lequel peut

provenir du monde extérieur, comme de l'organisme lui-même.

La capacité de ressentir la douleur est un facteur majeur de préservation de l'organisme, lequel peut alors réagir pour se protéger (geste, cri, fuite, etc.). Il y a donc tout lieu de penser qu'il existe une sensation universellement répandue, puisqu'elle est favorable et très probablement indispensable à la survie, donc liée à la vie animale elle-même. Chaque organisme la ressent suivant ses propres capacités, dans une forme et une intensité qu'il ne nous est pas possible de connaître : nous sommes déjà incapables d'imaginer avec exactitude la douleur que peut ressentir notre semblable. Mais fondamentalement, rien ne permet de penser que le homard coupé vivant en deux avant d'être grillé ne ressent rien. Peut-être ressent-il cette agression différemment du chevreuil qui fuit, une flèche plantée dans son arrière train, mais ses réactions musculaires démontrent à l'évidence l'existence d'une sensation, sensation que l'on connaît sous le nom de douleur.

Il est vrai que l'immense diversité des invertébrés, de leurs embranchements, sous-embranchements, classes, et sous-classes ne facilite pas les choses. Mais parmi les animaux invertébrés, on peut admettre que ceux qui possèdent un système nerveux central méritent une attention particulière : ce sont ceux-là même dont il est question ici, les arthropodes (tels les insectes, ou les crustacés) et les mollusques (tels les gastéropodes, ou les céphalopodes).

Le système nerveux central des vertébrés est en situation dorsale, et comporte un volumineux renflement céphalique, constitué de divers organes. Le système nerveux central des invertébrés se présente différemment, organisé en ganglions, disposés eux-mêmes en chaîne, ou en groupe. Mais les structures histologiques et cytologiques et leur physiologie sont identiques. Filets nerveux, réseaux, cellules, groupements de cellules assemblées en ganglions ou organisées en couches superposées, synapses, neuromédiateurs, sont identiques : les deux types de systèmes fonctionnent de la même façon. Les organes des sens et les organes nerveux, aptes à traduire des informations en sensations, douleur comprise, sont présents dans les deux cas, même sous des morphologies différentes. Pourquoi la sensation douloureuse existerait chez les uns, et pas

chez les autres, alors que les organes et les réseaux adaptés sont présents, et qu'elle est une nécessité indispensable à la survie ?

Du fait que les systèmes des invertébrés sont différents de ceux des vertébrés, on ne peut pas conclure que les fonctions existent dans un cas et sont absentes dans l'autre. Chaque organisme dispose des moyens d'information et de défense qui lui sont nécessaires. Ces moyens sont différents des nôtres, mais par définition, ils doivent être efficaces.

Prenons un autre exemple, celui des défenses immunitaires. Les anticorps n'existent pas chez les invertébrés. Mais les recherches se multiplient, et l'on découvre chez eux des systèmes immunitaires tout aussi efficaces que ceux des vertébrés. Chez certains, ce sont des protéines qui ressemblent aux anticorps et qui ont les mêmes fonctions ; ou encore on constate l'existence de peptides antimicrobiens chez les insectes. La drosophile résiste aux infections bactériennes et fongiques grâce à un système de défense inné, rapide, ciblé, efficace, auquel ressemble étonnamment le système inné de l'homme. Les lymphocytes n'existent pas chez les invertébrés, mais la phagocytose est effectuée par des cellules spécialisées, comme l'avait déjà constaté METCHNIKOFF après avoir piqué une étoile de mer avec une épine de rosier.

Sans qu'il y ait identité, on constate des équivalences, équivalents de cytokines, équivalents de macrophages. Même les systèmes les plus anciennement différenciés dans le phylum animal distinguent le soi du non-soi. Il y a différence d'organisation, mais présence de fonctions comparables sinon identiques. Il en est de même des systèmes nerveux.

Je veux insister sur le fait que lorsqu'une fonction est indispensable à la vie, elle ne peut pas être absente, quelle que soit la forme qu'elle revêt, parce que son absence est incompatible avec le maintien de la vie. Dans le cas de la sensation douloureuse, et quelle que soit la forme sous laquelle la douleur puisse être perçue, cette sensation d'alerte, ce message de danger, ne peuvent pas ne pas exister, puisque c'est une information nécessaire au maintien de l'intégrité de l'organisme et à sa survie.

Le fait est observé en pratique médicale. Certaines pathologies neurologiques centrales ou

périphériques affectent la sensibilité, et entraînent une hypoesthésie ou une anesthésie, avec en conséquence la disparition des réflexes protecteurs de retrait ; les malades présentent alors au niveau de la peau des lésions trophiques importantes et symptomatiques, des coupures, des brûlures, des ulcérations, parfois étendues ou profondes, et indolores. La crise convulsive de l'épilepsie généralisée est suivie d'une période de sommeil profond : dans les peuplades qui utilisent un feu non protégé, il arrive que la crise comitiale projette le malade dans le foyer, et l'insensibilité de ce sommeil est responsable de brûlures gravissimes, voire de carbonisation.

Il a fallu un peu de bon sens, mais beaucoup d'années et d'efforts pour repousser les préjugés de DESCARTES, et admettre enfin que l'animal n'est pas une machine, mais un être sensible qui ressent la douleur. Et encore aujourd'hui pas chez tous les animaux, et pas dans toutes les circonstances. Voyez dans quelles conditions sont élevées les poules pondeuses, ou gavés les canards, ou engraisés les cochons.

Les invertébrés sont encore plus loin du compte. Leur cas n'est pas simple, en raison de leur immense diversité. Mais la difficulté ne doit pas empêcher de raisonner, tout en étant raisonnable. Qui dit métazoaire ne dit pas système nerveux, et qui dit système nerveux ne dit pas système nerveux central. Si les cas des spongiaires, des méduses, des lamellibranches peuvent être discutés, il n'est plus ni scientifiquement ni éthiquement admissible que le calmar, la seiche, la crevette, la langoustine, la blatte, le hanneton, l'araignée soient découpés vivants au mépris de leur douleur.

La discrimination actuelle entre vertébrés et invertébrés n'a pas de base scientifique. Ce n'est pas parce qu'il a été « oublié » que l'invertébré doit indéfiniment servir d'objet d'expérience au titre d'un « matériel » de substitution, ainsi que le mentionne explicitement, hélas, le Rapport sur les possibilités de modifier la législation communautaire (c'est-à-dire la Directive de 1986), rapport présenté par la Commission européenne en avril 1988 :

*Il existe des méthodes qui permettent de remplacer les animaux par des organismes vivants d'ordres inférieurs.*

Je relève ici le vocabulaire « inférieur »... à mettre dans le même sac que « nuisible »...

Et le Rapport cite parmi ces méthodes :

*L'utilisation d'organismes moins développés tels que coelentérés, échinodermes, insectes, mollusques.*

Ce Rapport a déjà fait l'objet de réclamations, et des demandes de modification de la réglementation ont été répétées. J'ai reçu en date du 8 juin 1989 une réponse du Service vétérinaire de la santé et de la protection animales du ministère de l'agriculture :

*« Vous m'avez fait part de votre souhait de voir prendre en compte par la réglementation relative aux expériences pratiquées sur les animaux vivants les animaux invertébrés et plus particulièrement ceux qui sont dotés d'un système nerveux centralisé (...).*

*« La commission nationale de l'expérimentation animale, instituée par ces textes (il s'agit du décret de 1987 et des arrêtés de 1988) étant sur le point d'être constituée, nous disposerons très bientôt d'un organe ayant toute compétence pour réfléchir aux problèmes tels que celui que vous posez et proposer tout aménagement législatif ou réglementaire qui lui apparaîtrait justifié.*

*« Le sujet de réflexion que vous présentez pourrait donc figurer parmi les futures préoccupations de la commission précitée ».*

Plus de dix années ont passé sans que rien n'ait été fait. La Commission nationale, qui pourtant avait la capacité d'étudier la question, a montré un désintérêt constant. Aujourd'hui, il doit être mis fin à cette situation injustifiable.

En conclusion pratique de ce Colloque, il nous paraît raisonnable et justifié de demander, au titre de la protection des animaux d'expérience, l'inscription complémentaire, au côté des vertébrés, des **animaux invertébrés munis d'un système nerveux central**, et notamment les mollusques céphalopodes, les mollusques gastéropodes, les crustacés, les insectes, les myriapodes, les araignées, les scorpions et les limules. Je remarque, au passage, que le titre de la Directive, comme le titre du décret engageant à formuler cette demande, puisque l'un

comme l'autre mentionnent les « animaux » sans autre précision.

L'inclusion de ces invertébrés pourrait être formulée de deux façons.

Soit comme une disposition dérogatoire complétant l'article 2 du décret du 19 octobre 1987 : « ne sont pas considérées comme des expériences celles qui sont faites sur des animaux invertébrés, à l'exception de... », avec mention des sections taxinomiques choisies.

Soit, et je donne ma préférence à cette solution, en remplaçant la formulation actuelle par une nouvelle rédaction, et cela dans la Directive du Conseil comme dans la réglementation nationale.

Dans la Directive, le paragraphe a) de l'article 2 deviendrait :

*« animal : tout vertébré vivant non humain, et tout invertébré doté d'un système nerveux central, y compris les formes larvaires autonomes et/ou capables de reproduction, mais à l'exclusion des autres formes fœtales ou embryonnaires ».*

Dans le décret, la modification porterait sur l'article 2, qui serait formulé comme suit :

*« Ne sont pas considérées comme des expériences au sens du présent décret :*

*a) Celles qui sont pratiquées sur les formes embryonnaires des vertébrés ovipares, ainsi que sur des animaux invertébrés non dotés d'un système nerveux central et leurs formes embryonnaires non autonomes ».*

Ces nouvelles dispositions, qui constitueront une modification de la Directive du Conseil, viseront d'une part à imposer des techniques évitant de provoquer la douleur, et d'autre part à prescrire des conditions de détention conformes aux besoins physiologiques et comportementaux des espèces.

L'utilisation expérimentale de ces invertébrés doit être exclue de l'enseignement, comme il en est des vertébrés. Il n'est pas acceptable que les dissections de souris ou de grenouilles vivantes étant interdites, le crabe ou la blatte soient tenus écartelés par des épingles sur un liège, pour être découpés tout vivants par des écoliers ou des lycéens, lors de travaux pratiques de biologie. C'est là d'ailleurs ce qui a relancé notre initiative en faveur des invertébrés oubliés, en organisant ce colloque. Je remercie vivement mes collègues d'avoir bien voulu y participer.

Je remercie également la Fondation Ligue Française des Droits de l'Animal, qui a pris en charge son organisation matérielle, et la Faculté de Médecine Pitié-Salpêtrière, qui a mis ses locaux à notre disposition.

## SUMMARY

### PRACTICAL CONCLUSIONS : FROM SCIENCE TO LAW

Jean-Claude NOUET

Sci Tech Anim Lab, 27 (2002), 48-52.

**There are more invertebrates than other types of animal, yet they are not as well known. Indeed they are dismissed as objects rather than being considered sentient beings and are therefore covered by no protective measures. However, the ability to feel pain, which plays an essential role in maintaining the integrity of a living being, must be recognised in invertebrates, particularly as they have distinct nerve elements and sensory organs. Laws on animal welfare applying to experimentation must include all vertebrates and, at the very least, all animals with a central nervous system.**

**Key words :** Experimentation - Experiments on live animals - Invertebrate animals - Animal pain.

# A.F.S.T.A.L.

Association Française  
des Sciences et Techniques  
de l'Animal de Laboratoire

## Siège Social :

28, rue Saint-Dominique, 75007 Paris. Tél./Fax : 01 45 56 91 16.  
E-mail : afstal@free.fr

### Cette Société a pour buts :

- d'une manière générale, de rationaliser et d'améliorer l'usage des animaux de laboratoire au service de la santé de l'homme et de l'animal ;
- en particulier, de codifier l'éthique de leur utilisation et d'en faire mieux connaître les principes ;
- d'encourager la recherche et de promouvoir les connaissances concernant la biologie et la pathologie des animaux de laboratoire ;
- de mettre en œuvre les moyens destinés à permettre de limiter quantitativement leur emploi ;
- de développer les relations interdisciplinaires centrées sur l'animal de laboratoire ;
- d'échanger régulièrement au moyen de colloques, de groupes de travail et de communication toutes les informations scientifiques et techniques relatives aux animaux de laboratoire ;
- d'entreprendre toutes les activités scientifiques qui s'y rapportent ;
- d'entreprendre, le cas échéant, toute action jugée utile à la défense des expérimentateurs respectant les règles d'éthique et la réglementation en vigueur.

## Conseil d'administration :

<i>Président :</i>	Alain DORIER
<i>Vice-Président :</i>	Bruno BACON
<i>Secrétaire :</i>	Catherine MEGARD
<i>Secrétaire adjointe :</i>	Françoise RAYNAUD
<i>Trésorière :</i>	Hélène COMBRISSE
<i>Trésorier adjoint :</i>	Thierry DECELLE
<i>Membres du Conseil :</i>	Michel DALLE, E. GILBERT, Jean-François HERMANT, Thomas LILIN, M. PRESSAC, Philippe PRÉVOST, A. REBER
<i>Secrétaire administrative :</i>	Françoise DEBAECKER

## Service de la Revue "STAL"

<i>Rédacteur en Chef :</i>	A. DORIER
<i>Comité de Rédaction :</i>	C. BAUDOUIN, M. HUARD, E. MONNOT Ch. GOSSE, G. MAHOY, R. MOTTA J.-F. HERMANT, C. MILHAUD, R. MOUTIER
<i>Publicité :</i>	J.-F. HERMANT
<i>Rubrique Informations :</i>	A. PERROT
<i>Gérant de la Revue :</i>	J.-P. CHAMPIER

