

Les tentacules de la mer

La classe des Céphalopodes

Embranchement des Mollusques

François DEMNARD – Mai 2024

Cette fiche est une présentation synthétique et simplifiée de la classe de Céphalopodes qui est particulièrement riche et complexe. Nous allons parcourir la totalité de cette classe avec ses grands groupes, tant fossiles qu'actuels.

Les Céphalopodes sont l'une des 7 classes de l'embranchement des Mollusques. Son organisation est la plus évoluée. Je décris les principaux critères anatomiques distinctifs afin de permettre d'appréhender la position des animaux dans l'arbre phylogénétique. Vous pourrez ainsi placer vos découvertes dans cette classification.

On compte environ 800 espèces actuelles et 17 000 espèces fossiles connues de Céphalopodes. On y trouve les plus grands invertébrés vivants : les calmars géants.

Au cours des temps géologiques, les Céphalopodes étaient très répandus dans toutes les mers du globe sous des formes pour beaucoup complètement disparues :

- ils apparaissent et se diversifient au Paléozoïque (ère Primaire, 500 Millions d'années - MA),
- ils connaissent un développement extraordinaire au Mésozoïque (ère Secondaire, 250-65 Ma),
- puis régressent au Cénozoïque (ère Tertiaire, 65-2 Ma),
- pour subsister actuellement sous de nouvelles formes.

Ils sont très répandus dans toutes les mers, mais sous des formes différentes des formes fossiles.

Les céphalopodes sont des animaux **exclusivement marins** (seules quelques espèces peuvent vivre dans des eaux à faible teneur en sel) et essentiellement **prédateurs**.

Les groupes entièrement disparus :

- Bélemnites
- Ammonites
- Béloptères

Un groupe presque entièrement disparu :

- les Nautilés, représentés par quelques espèces survivantes

Les groupes actuels et fossiles :

- Décapodes : seiches, calmars, spirules
- Octopodes : poulpes, élédones, argonautes, cirrates, vampires

Je remercie pour leurs contributions :

Claudine ROBICHON (musée BRIGOUDOU,
Plounéour-Brignogan, Finistère).

Jean-Pierre GUEGAN (club Cristal Ammonite)



Oliver, 4 ans, nous transmet depuis Hawaï ce sympathique poulpe, que nous pouvons classer parmi les élédones car il n'a qu'une rangée de ventouses sur ses 8 tentacules !

SOMMAIRE

L'embranchement des Mollusques	2
La classe des Céphalopodes	
1. Phylogénie.....	3
2. Caractéristiques principales.....	4
3. Chronologie simplifiée.....	6
Les Décapodes	7
1. Bélemnites.....	8
2. Seiches.....	9
3. Béloptères et bélosépia.....	10
4. Spirules	11
5. Calmars.....	12
Les Octopodes	13
1. Poulpes.....	14
2. Elédones.....	14
3. Argonautes.....	15
4. Les octopodes des abysses :	
cirrates, vampires	16
Les Nautilés	17
Les Ammonites	18
Sources.....	20

L'embranchement des Mollusques

Les Céphalopodes sont une des 7 classes de l'embranchement des Mollusques. Parmi ces 7 classes, 5 sont plus représentatives et 2 peu représentées et archaïques. 120 000 espèces de mollusques sont référencées, depuis le Cambrien inférieur (540 Ma) à la période actuelle.

5 classes principales

Bivalves ou Lamellibranches

Coquille à deux valves égales ou inégales. Milieux aquatiques



Gastéropodes

Coquille à une valve, parfois absente, généralement enroulée. Milieux aquatiques et terrestres.



Céphalopodes

Coquille à une valve, externe, interne ou absente. Milieux marins.



Dentales ou scaphopodes

Une valve. Tube cylindrique creux. Milieux marins.



Chitons ou Polyplacophores

Coquille composée de 8 plaques dorsales imbriquées ou non. Milieux marins intertidaux.



2 classes primitives

Monoplacophores

Coquille à une valve conique. Milieux marins benthiques.
















Aplacophores ou Solénogastres

Coquille absente. Ressemblent à des vers. Milieux marins.



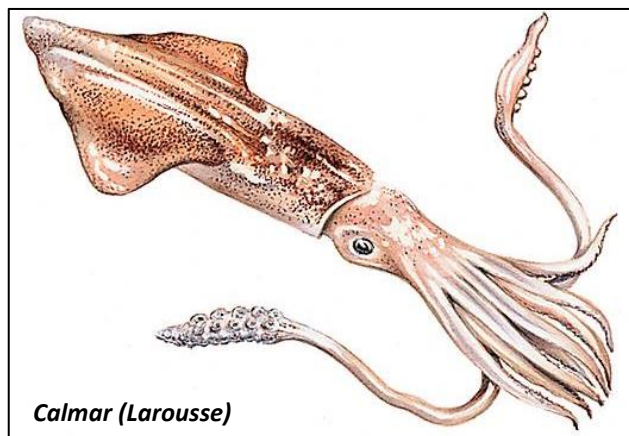
1 - La classe des Céphalopodes : phylogénie

3 sous-classes	Ordres Familles	Groupes : sous-ordres / genres / espèces
<p>Dibranchiaux ou Coléoïdés</p> <p>Une paire de branchies</p>	<p>Décapodes</p> <p>Coquille interne Dix tentacules</p>	<p>Bélemnoidés <i>Bélemnites</i> Eteints </p> <p>Sépioïdés <i>Seiches</i>  Béloptères  Bélosépia  Spirules </p> <p>Teuthoidés <i>Calmars</i> </p>
	<p>Octopodes</p> <p>Sans coquille Huit tentacules</p>	<p>Octopus (poulpe)  Elédones </p> <p>Argonautes  Cirrates Et Vampires </p>
<p>Nautiloidés ou Tétrabranchiens</p> <p>Deux paires de branchies Coquille externe</p>	<p>Nautilidés</p> <p>~20 ordres éteints</p>	<p>Nautilus </p>
<p>Ammonoïdés</p> <p>Coquille externe</p>	<p>Ammonites</p> <p>Nombreux super-ordres, ordres et sous-ordres éteints</p>	 

2 - La classe des Céphalopodes

Caractéristiques principales

- **Le corps** est mou, à symétrie bilatérale, constitué :
 - d'un manteau fortement musclé,
 - qui entoure la cavité viscérale où sont abrités les organes vitaux. Il utilise le manteau pour contracter cette cavité ainsi que pour respirer.
- La **coquille** (voir ci-après) peut-être :
 - **présente externe** : nautilus et ammonites ;
 - **présente interne** : bélemnites, béloptères, seiches, calmars, spirules ;
 - **absente** : poulpes, élédones, argonautes (voir plus loin le cas de la nacelle nidamentaire), cirrates ;
- L'absence de coquille protectrice est pour partie compensée chez les Décapodes et Octopodes par la présence d'une glande contenant un liquide colorant : l'encre.



Calmar (Larousse)

- À l'exception des nautilus, les Céphalopodes se caractérisent par la présence de cellules appelées "**chromatophores**", qui leur permettent de changer, en l'espace de quelques secondes à peine, de couleurs et de motifs ou de texture de peau dans des situations de stress. Cette habilité permet non seulement à certains individus de se camoufler, mais aussi d'imiter d'autres espèces animales.
- Respiration par 2 (Dibranchiaux) ou 4 branchies (Tétrabran- chiaux).

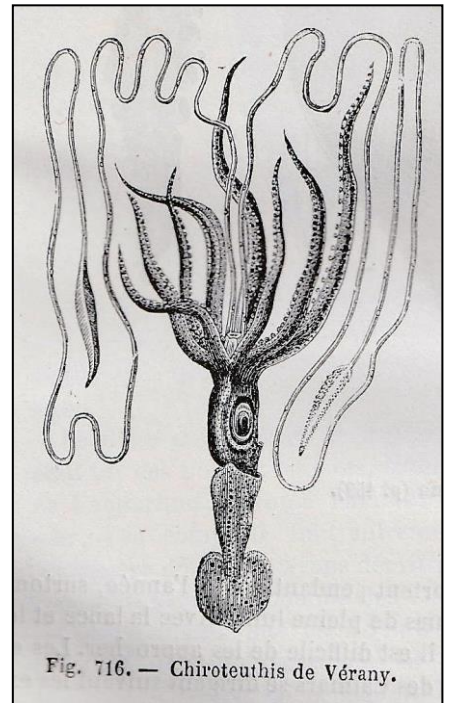
- **La tête** volumineuse présente :
 - une bouche avec mâchoire cornée à plusieurs dents en bec de perroquet et une langue formée d'une radula rappeuse,
 - de grands yeux complexes qui rappellent ceux des vertébrés avec présence d'un iris, d'une pupille, d'un cristallin et parfois d'une cornée,
 - un système nerveux très évolué avec un cerveau centralisé. C'est le plus volumineux et le plus performant de tous les animaux non vertébrés, leur conférant des capacités cognitives et d'apprentissage remarquables.



Nautilus, Nouvelle Calédonie (photo Nicolas Perrin, doris.ffessm).

- **Les tentacules** : ce qui forme le pied chez les mollusques est divisé chez les Céphalopodes en tentacules (ou bras), souvent munis de ventouses préhensiles. Ils sont placés sur la tête et entourent la bouche. C'est pourquoi on les nomme : Céphalopodes = « tête sur pieds ». Le nombre de tentacules est variable, allant de 8 chez les Octopodes, 10 chez les Décapodes, jusqu'à 90 chez les Nautilus. Chez les calmars, deux des tentacules sont plus longs que les autres et munis d'une extrémité élargie en forme de massue ; ils servent à la capture de proies.
- Les sexes sont toujours séparés.
- Très bons nageurs. Ils se déplacent grâce à leurs nageoires (seiches et calmars) et à l'expulsion violente de l'eau du manteau par une structure appelée entonnoir ou syphon qui sert à chasser l'eau afin de permettre un déplacement propulsif unique dans la nature. Certains nagent librement, d'autres rampent sur les fonds rocheux, coralliens ou sableux.
- On observe une faculté de régénération de différentes parties du corps très développée chez de nombreux Céphalopodes : tentacules, ventouses, coquille, nageoires peuvent se reformer lorsque l'animal a été blessé.
- La longévité va de une à plusieurs années.

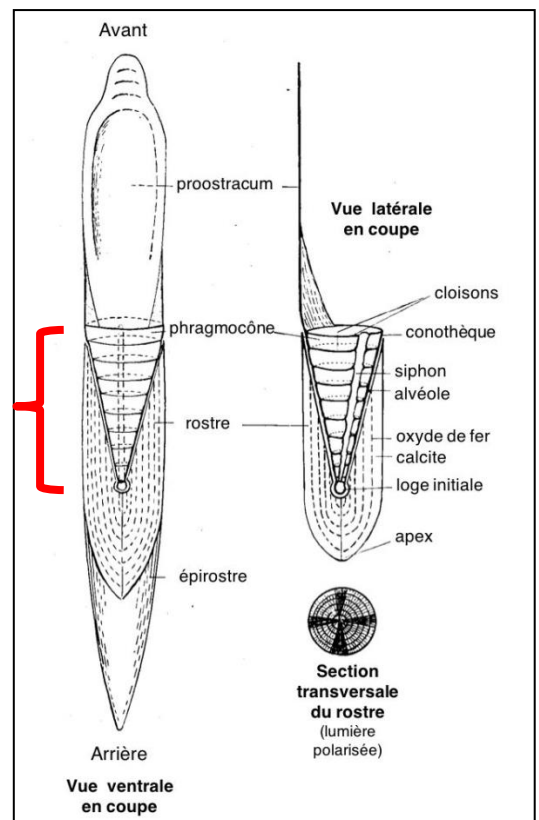
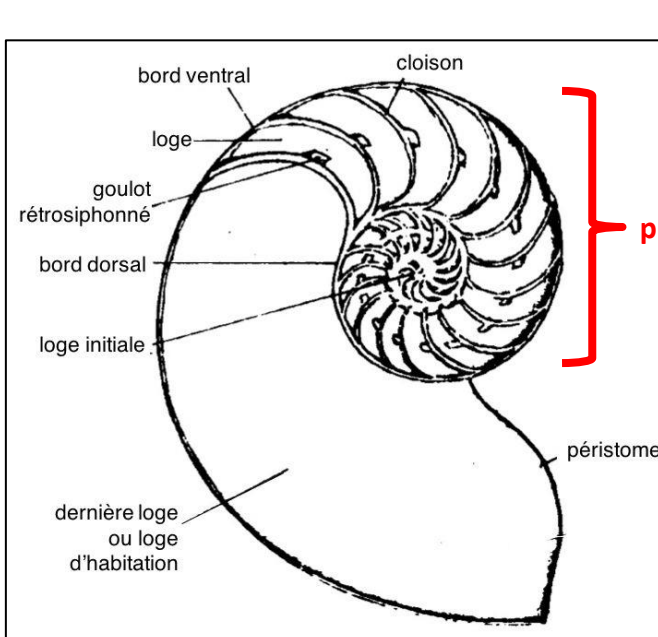
- **Les céphalopodes sont des prédateurs** : selon les espèces, ils se nourrissent de plancton, poissons, gastéropodes, bivalves, crustacés, vers, charognes. On estime même que les calmars géants peuvent chasser et se nourrir de mammifères aussi gros que les baleines.
- Selon les espèces, les céphalopodes sont présents dans tous les océans du monde mais leur diversité et leur nombre tendent à augmenter vers l'équateur et à diminuer près des zones polaires.
- Ils sont répartis depuis les eaux de surface jusqu'aux abysses de 5 000 mètres.
- Les Céphalopodes sont présents du Cambrien (500 Ma) à nos jours. Ils ont peuplé les mers et océans de la Terre entière et leurs fossiles sont abondants et servent de fossiles directeurs.
- Leurs ennemis sont : cachalots, requins, raies, phoques, pétrels, manchots... et l'homme !



La longueur d'un céphalopode est souvent imprécise : longueur du corps avec ou sans les huit tentacules ? Avec ou sans les deux tentacules allongés ? Par exemple chez le calmar *chiroteuthis* de Vérany, la longueur de l'animal est de : 30 cm jusqu'à l'extrémité des huit plus longs tentacules et de 1,30 m avec les deux tentacules allongés ! (Brehm & Rochebrune 1884). La longueur totale chez les Céphalopodes, tous tentacules compris, va de 1 cm à 22 m.

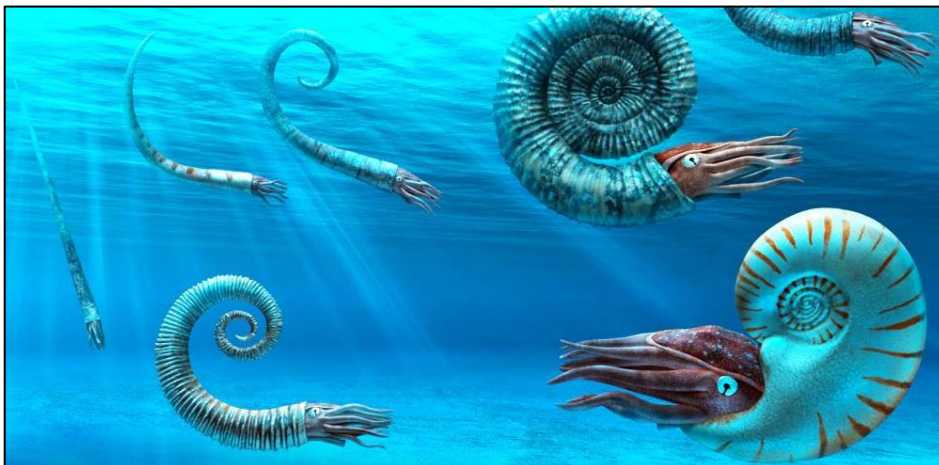
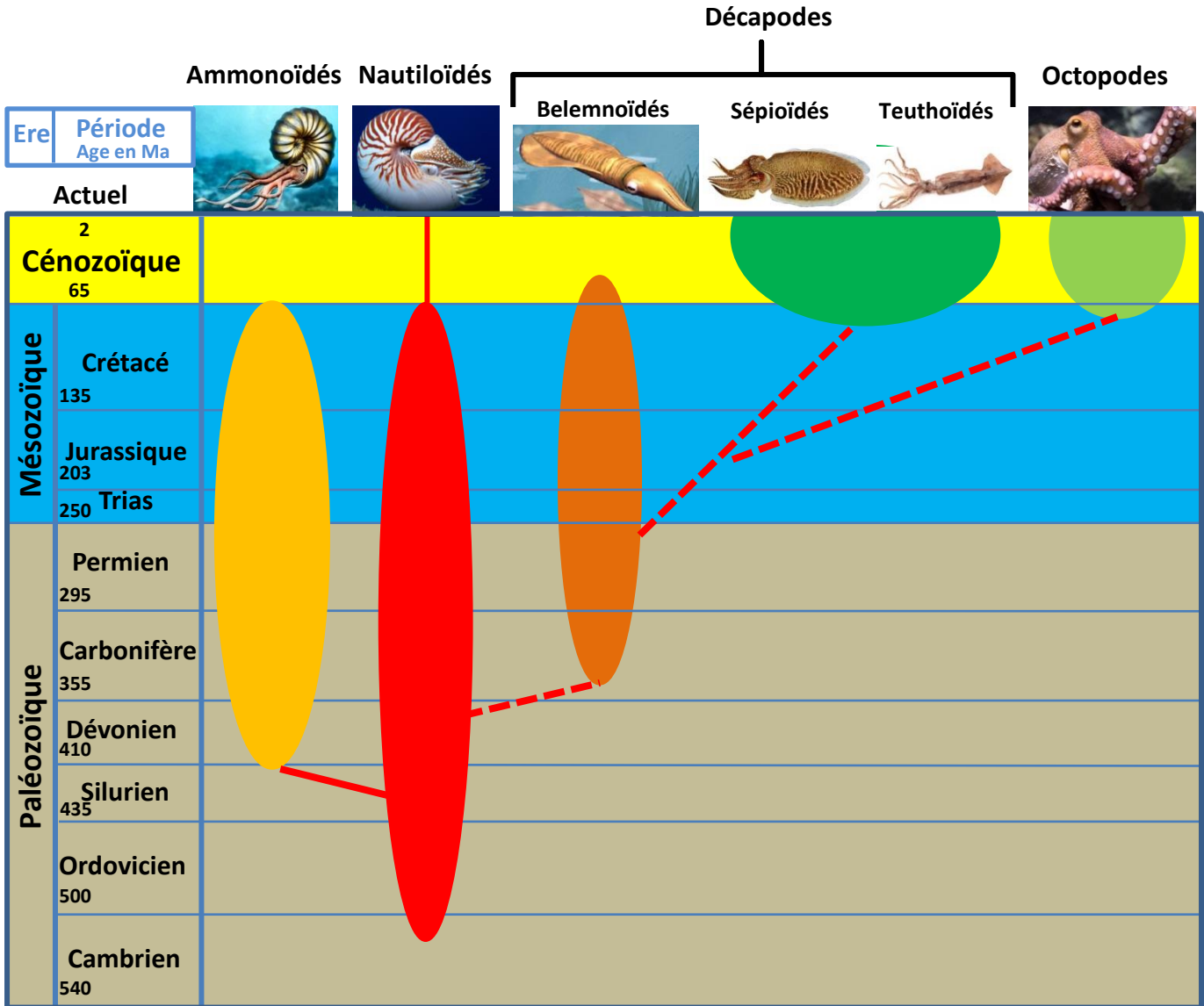
La coquille est toujours univalve, généralement cloisonnée. Elle peut être externe, interne ou absente

- **Coquille externe** : ammonites, nautilus. Elle est constituée d'un tube conique, généralement enroulé sur un plan, divisé en loges par des cloisons : les septes. En grandissant, le corps abandonne les loges séparées par les septes et demeure dans la **loge d'habitation**. La partie cloisonnée non occupée s'appelle le **phragmocône**. Il est traversé par un **siphon** parcourant les cloisons et les loges, permettant à l'animal de régler la pression des gaz afin d'ajuster sa flottaison.
- **Coquille interne** :
 - **Bélemnites** : rostre prolongé par le phragmocône et le proostracum ou plume.
 - **Seiches** : appelée communément « os ».
 - **Béloptères** : rostre et phragmocône réduits
 - **Spirules** : coquille en spirale.
 - **Calmars** : appelée communément « plume ».
- **Coquille disparue** : poulpes, élédones, argonautes, cirrates.



3 - La classe des Céphalopodes

Chronologie simplifiée



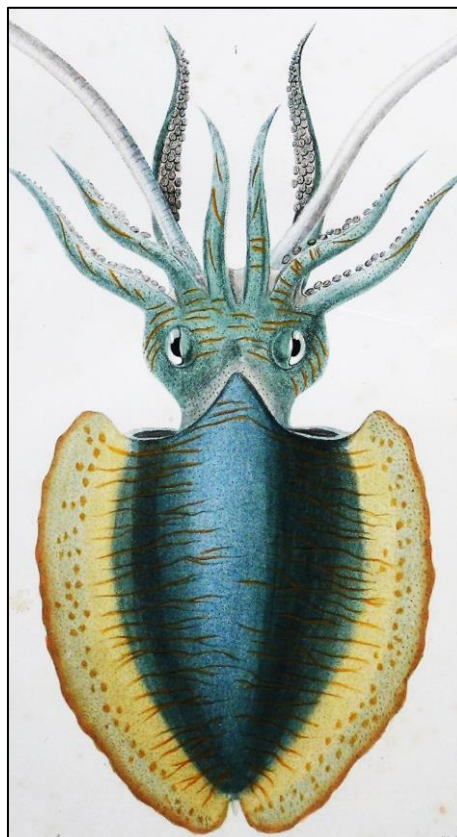
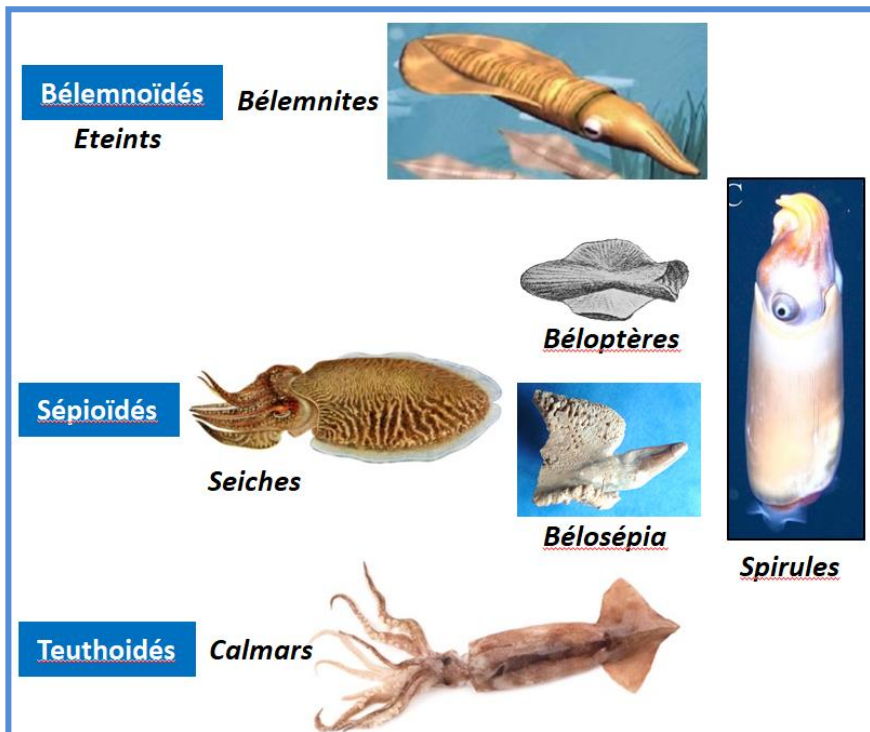
La mer préhistorique avec différentes formes d'ammonites et un nautilite au premier plan à droite (hakaimagazine.com/news/where-have-all-the-ammonites-gone/).

Sous-classe des Dibranchiaux ou Coléoïdés

Les Décapodes : bélemnites, seiches, spirules, béloptères, calmars

Caractéristiques principales

- Présence de dix tentacules pourvus de ventouses :
 - deux longs prolongés par un élément élargi en forme de massue portant les ventouses,
 - huit plus petits.
- Corps étiré avec des nageoires latérales.
- Coquille interne, servant généralement de flotteur chez plusieurs groupes, recouverte par le manteau :
 - rostre chez les bélemnites et béloptères
 - plume du calmar
 - os de la seiche
 - coquille de la spirule.
- Nagent pour la plupart librement.
- Du Cambrien (540 Ma) à aujourd'hui.



Pontes échouées sur les plages de Bretagne (photos Brigoudou) :

- en haut : seiche, sur une ascidie,
- en bas : calmar.

A gauche : Sépiole linéolée, Nouvelle-Zélande
A droite : Seiche vermiculée, cap de Bonne-Espérance

(Quoy et Gaimard, Voyage de découvertes de l'Astrolabe, Zoologie, 1830-1834).

1 - Bélemnites

- Animal très proche du calmar ou de la seiche. La tête devait ressembler à celle d'une seiche.
- Dix tentacules munis de crochets pour saisir les proies.
- Bouche équipée d'une mâchoire avec deux petites dents (voir en fin d'article).
- Présence d'une poche à encre.
- Taille très variable : la plupart des espèces mesuraient entre 30 et 50 cm. Cependant, certaines espèces, comme *Megateuthis* pouvaient mesurer 2 à 4 m de long.
- Les bélemnites étaient des chasseurs actifs se nourrissant d'animaux planctoniques, poissons ou crustacés.
- Du Carbonifère au Crétacé. Les rostrés fossiles sont parfois très abondants dans les sédiments géologiques.
- La classification des bélemnites est basée uniquement sur la morphologie du rostre. Elle est très complexe avec de nombreux genres et espèces.

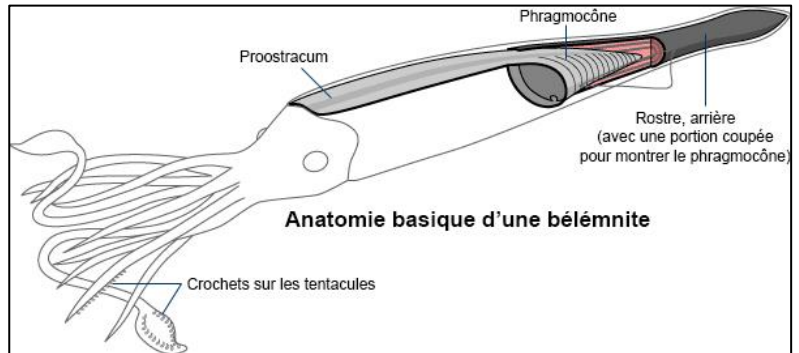


Reconstitution d'une Bélemnite
(geocaching.com/geocache/GC69MED)

La coquille calcaire d'une bélemnite comprend 3 parties, d'avant en arrière :

- le **proostracum** ou **plume**, ovale allongé, plat, prolongé par le **phragmocône**, pièce conique cloisonnée traversée par le siphon,
- il s'emboîte dans l'alvéole du **rostre** allongé, cylindrique, en calcite. C'est ce rostre que l'on retrouve en grandes quantités fossilisés.
- Le corps repose dans la dernière chambre du phragmocône et la plume se prolonge dans le manteau qu'elle soutient.

(geocaching.com/geocache/GC69MED ;
COLOMB G. & HOULBERT H. 1904)



Anatomie basique d'une bélemnite
(geocaching.com/geocache/GC69MED)

Rostre de bélemnite *Architeuthys*, Jurassique moyen (170 Ma), Ottange (51).



Le sillon est visible à gauche.



Rostre avec l'alvéole dans laquelle s'insère le phragmocône.



Phragmocône inséré dans le rostre.

2 - Seiches

- Le corps est ovale allongé, aplati, avec des nageoires latérales bordant entièrement les côtés du corps.
- Les seiches vivent dans les eaux côtières du plateau continental, de 0 à 100 m de profondeur, dissimulées dans le sable.
- La coquille interne, appelée « os de seiche » est poreuse, calcaire, remplie de gaz. Elle sert d'organe hydrostatique.
- Les stries de croissances sont bien visibles sur les os. La vitesse de croissance pourrait être d'une strie par jour.



Seiche (photo Sylvain Rosset,

plongee-mayotte.over-blog.com/article-des-seiches-en-bretagne-87893539).



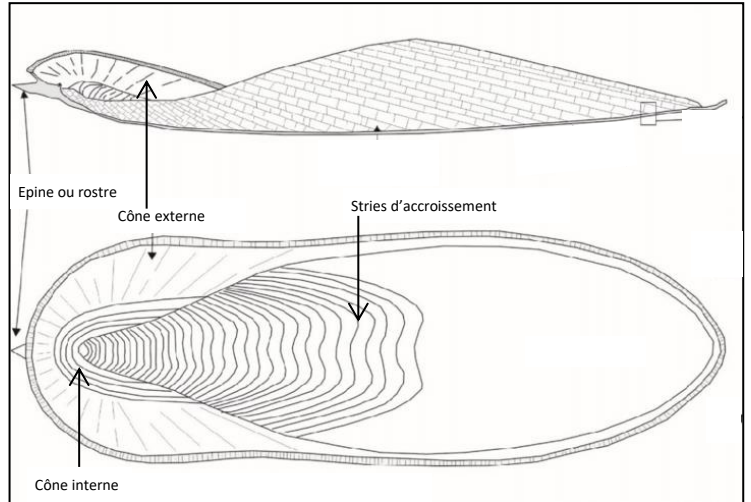
Coupe d'os de seiche (forum.mikroskopia.com/topic/13565-seiche-os-structure/)



Os de seiche au microscope. Microstructure en strates, en colonnes et en ondulations, qui lui confère des propriétés remarquables : rigidité importante malgré une densité très faible - près de 93% de porosité. Constitué d'aragonite, un minéral de carbonate de calcium. Les strates font 0,1 à 1 mm d'épaisseur environ (Louise Le Barbenchon).



Sépiole : petite seiche au corps arrondi. Pas d'os mais une petite plume chitineuse. Les chromatophore lui permettent de changer de couleur et de motifs à volonté. Présente dans la baie de Brignogan (29) (photo Brigoudou).



Os de seiche. Nombre de stries de croissance en fonction de la longueur de l'os : 10 cm = 70 stries ; 18,5 cm = 105 stries.

(dessin : researchgate.net/figure/Sketch-of-the-anatomy-of-the-belemnite-up-and-Sepia-down-endoskeleton-Red-line_fig2_343621963)



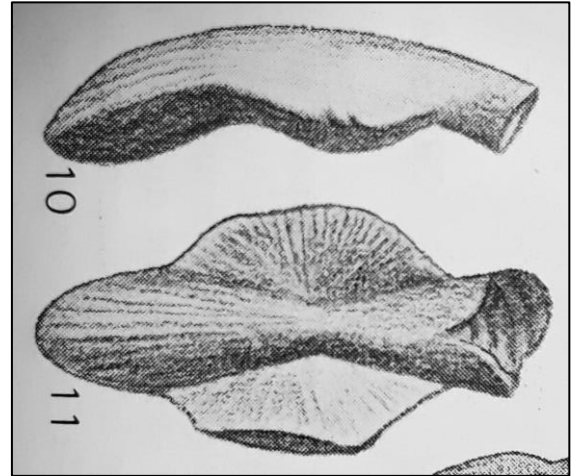
Il est fréquent de trouver des os de seiches montrant des stries de croissance noires. Cette coloration est superficielle, comme le montre la photo de la coupe. Quelle est l'origine de ces stries noires ?

3 – Béloptères et bélosépia

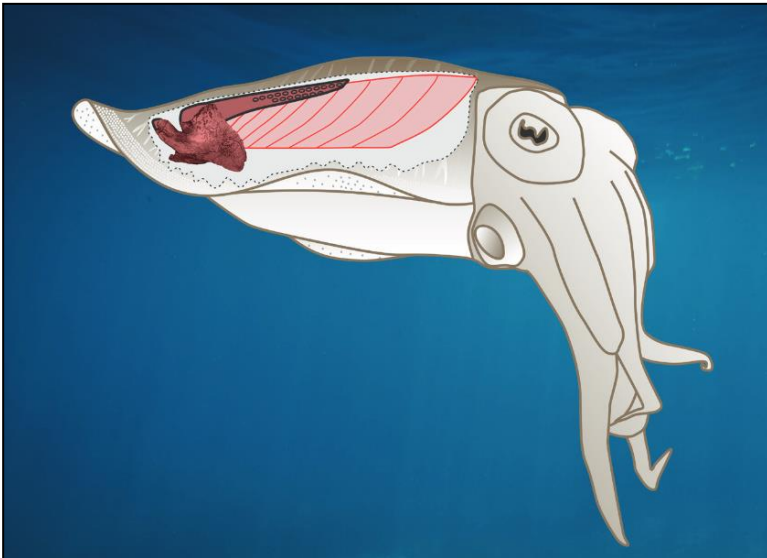
- Ces Céphalopodes, uniquement fossiles, font partie du groupe des Sépioïdés. Comme les bélemnites, ils ne sont connus que par le rostre et le phragmocône qui sont réduits.
- Ces formes de Céphalopodes fossiles font la transition entre les bélemnites et les seiches. Leur morphologie doit donc ressembler à ces deux animaux avec un corps allongé.
- Espèces largement répandues en Europe occidentale au Lutétien (48-41 Ma).



Béloptères, Lutétien (48-41 Ma), Mont-de-Magny, Bassin parisien (coll. Jean-Pierre GUEGAN).



Belopectera belemnitoidea (48-41 Ma), Bassin parisien (dessin Fossiles de France, MASSON 1980).



Reconstitution hypothétique de bélosépia *Belosaepia tricarinata* animal (Stijn GOOLAERTS, Yoeri CHRISTIAENS, Frederik H. MOLLENS, Bernard MOTTEQUIN, Etienne STEURBAUT 2022).



Bélosépia (28 mm), Lutétien (48-41 Ma), Maulette, Bassin parisien (coll. Jean-Pierre GUEGAN).



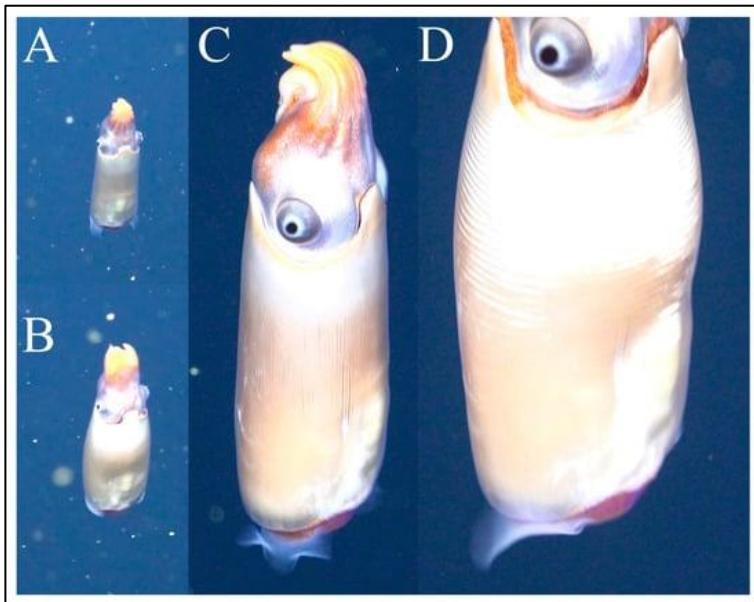
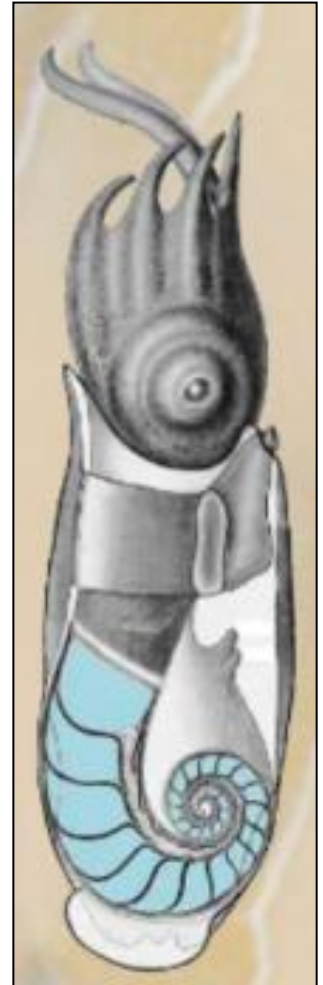
4 - Spirules

- On ne connaît qu'une seule espèce de spirule, placée dans une famille particulière en raison de la structure de sa coquille interne, en spirale comme celle du nautilus mais présentant une nette séparation des enroulements.
- Cette coquille, de 4 à 6 cm, comporte une trentaine de loges remplies de gaz et séparées par des cloisons que traverse un siphon ; l'ensemble sert d'appareil hydrostatique contrôlant sa flottaison et permettant à l'animal de se tenir à des profondeurs différentes.
- La tête occupe environ un tiers de la longueur du corps.
- Les tentacules sont très courts.
- La locomotion est assurée par deux petites nageoires à l'extrémité du corps et surtout par l'entonnoir par lequel la spirule projette des jets d'eau qui la font avancer.
- Animaux pélagiques vivant dans des profondeurs de 200 à 1 000 m le jour, 100 m la nuit.
- Répartition mondiale dans les mers tropicales et subtropicales, partout où la température à 400 m de fond est supérieure à 10 °C.



Coquille interne de spirule actuelle, Caraïbes. 25 mm.

Coupe simplifiée de spirule
(jgs.nexgate.ch/conchyliologie_4
56.php#p_cephalo).



Première observation
d'une spirule *Spirula
spirula* dans son
environnement, publiée
en 2020 : l'animal nage
tête vers le haut et
coquille vers le bas, alors
qu'on pensait jusque là
que la coquille servait de
flotteur et qu'elle vivait
soit horizontalement,
soit les tentacules
pendant vers le bas
(LINDSAY et alii 2020).

5 - Calmars ou calamars ou encornets

- Il existe de nombreux genres et familles de calmars, et on compte plus de 300 espèces.
- Le corps est fusiforme avec deux nageoires latérales triangulaires bien développées.
- Il présente un vestige de coquille interne, sorte de lame cornée en forme de plume.
- Selon les espèces; ils mesurent de 40 cm à 90 cm de long, sauf les espèces géantes qui peuvent mesurer jusqu'à 20 m.
- La tête est pourvue de deux yeux bien développés.
- La bouche est constituée de deux mandibules à base de chitine qui forment un bec.
- Le pied est composé de huit courts tentacules et deux longs tentacules rétractiles spécialisés pour la chasse. Les tentacules sont tous munis de ventouses qui peuvent être pourvues de couronnes de crochets chitineux tranchants.
- Les calmars changent leur couleur de façon très rapide.
- Il vivent à proximité de la côte et jusqu'à 500 m de profondeur. Mais la zone d'abondance se situe entre 0 et 50 m de fond.



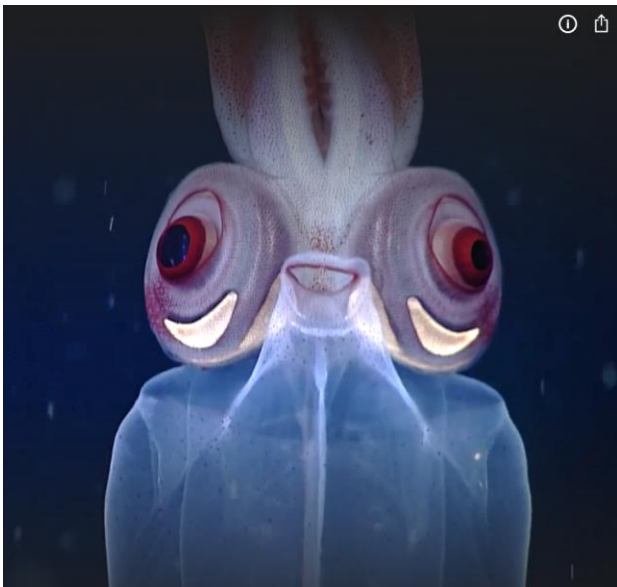
Calmar, Méditerranée (photo Gilles CAVIGNAUX, doris.ffessm.fr/Especies/Loligo-spp.-Calmar-850).



Calmar actuel, coquille interne chitineuse appelée « plume ».



Femelle calmar aux yeux noirs, Californie, maintenant pendant 9 mois sa ponte de 2 000 œufs dans un substrat gélatineux (LOYER 2020).



Les gros yeux d'un calmar des grands fonds, Californie (LOYER 2020).



Un ancêtres de calmar : Rhomboteuthis lehmani, Jurassique moyen (166-163 Ma), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche (photo Didier Descouens).



Calmar géant pêché dans les années 1970 (National Geographic). Des calmars de 20 m de long ont été signalés. Ce sont les plus grands invertébrés connus.

Sous-classe des Dibranchiaux ou Coléoïdés

Les Octodes : poulpes, élédones, argonautes, cirrates et vampyres

Caractéristiques principales

- Huit tentacules disposés autour de la bouche.
- Corps mou : la coquille a complètement disparue, même s'il reste parfois des résidus coquillers en forme de bâtonnets chez certaines espèces comme le poulpe.
- 2 branchies.
- Du Cambrien (540 Ma) à aujourd'hui.

Octopus (poulpe)



Elédones



Argonautes



**Cirrates
Et
Vampires**



Cet ordre est divisé en deux principaux groupes :

Incirrata

Le représentant le plus connu est le poulpe commun, présent dans le monde entier sous forme de différentes sous-espèces. Ils sont tous benthiques, vivant sur les fonds sableux ou rocheux.

- A la différence des Cirrates, ci-dessous, ils sont dépourvus de papilles, ou cirres, d'où leur nom.
- Les 8 tentacules sont nettement séparés, sans former d'ombrelle.
- Le manteau est dépourvu de nageoire.
- Ils possèdent des glandes à encre.

6 familles avec environ 170 espèces.

Cirrates

Ils sont plutôt mal connus car vivant dans les grandes profondeurs. Ce sont des animaux nageurs des abysses.

- Le nom du groupe leur vient des papilles, ou cirres, disposées en deux rangées sur les ventouses. Leurs tentacules forment toujours une ombrelle.
- Ils n'ont pas de tentacule copulateur.
- Ils possèdent deux nageoires sur le manteau
- Ils ne possèdent pas de glandes à encre.



Ponte de poulpe commun, Méditerranée. Les femelles veillent sur leur ponte faite de petits œufs suspendus en grappes dans des grottes.



Poulpe actuel, les 2 dents cornées de la mâchoire formant le « bec de perroquet ».

1 – Poulpes, octopus

- Tête globulaire portant de chaque côté des yeux caractérisés par leur pupille horizontale fixe.
- Huit tentacules avec deux rangées de ventouses.
- Bouche avec 2 dents cornées en « bec de perroquet ».
- Vit en milieu benthique, des rivages jusqu'à la limite supérieure du plateau continental (environ 150 m), sur fonds rocheux, sableux ou vaseux au milieu des herbiers.
- Les facultés mimétiques du poulpe lui permettent de se confondre avec n'importe quel milieu.
- Carnivore, il se nourrit essentiellement de crustacés, de mollusques céphalopodes et bivalves et très rarement de poissons.
- Il se rencontre dans les eaux tempérées et tropicales du monde entier. Il abonde en Méditerranée et en Atlantique Nord-Est.
- On connaît un de ses ancêtres depuis le Jurassique moyen (155 Ma).



Poulpe commun avec deux rangées de ventouse sur chaque tentacule (photo Morten Brekkevold).



Poulpe commun, Méditerranée. Posé sur le sable, hérissé pour se camoufler.



Poulpe à sept tentacules, abysses, 75 kg, 3,5 m de long, un des plus grands céphalopodes (LOYER 2020).



Le plus ancien ancêtre du poulpe connu au monde :
Proteroctopus ribeti, Jurassique moyen (166-163 Ma), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche (photo Bernard Riou, Minéraux & Fossiles).

2 - Elédones

- Les élédones (*Eledone cirrhosa*, poulpe blanc ; *Eledone moschata*, pieuvre musquée) sont des petits poulpes dont les huit tentacules ne portent qu'une seule rangée de ventouses, contrairement aux *Octopus* qui en ont deux. Lorsque les élédones sont au repos, les extrémités de leurs tentacules s'enroulent sur eux-mêmes.
- Selon les espèces, ils vivent généralement entre 10 et 150 m de profondeur, mais descendent parfois jusqu'à près de 800 m, en Atlantique, Manche, Mer du Nord et Méditerranée.



Eledone cirrhosa : les tentacules n'ont qu'une rangée de ventouses (photo N. Sloth, Biopix).

3 - Argonaute

- Céphalopode caractérisé par un dimorphisme sexuel très marqué : le mâle adulte mesure environ 2 cm et la femelle, 20 à 30 cm.
- Il ne possède pas de coquille mais la femelle sécrète une fine pseudo-coquille, ou nacelle, servant d'incubateur dans laquelle elle dépose et abrite ses œufs. Appelée nacelle nidamentaire, elle est légère, très fragile, non compartimentée, mesure 10 à 15 cm.
- Eaux superficielles chaudes



Argonaute femelle avec sa nacelle nidamentaire (photo Julian Finn, Museums Victoria, Australia).



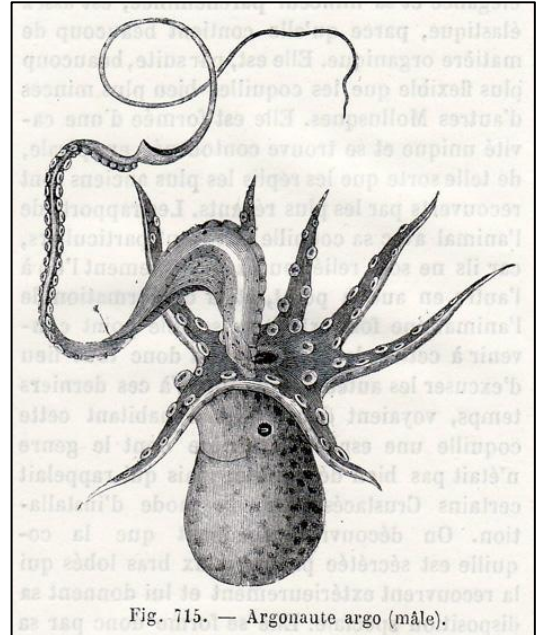
Nacelle nidamentaire d'argonaute (photo Hélène Castillo, doris.ffessm).



Nacelle nidamentaire fossile d'argonauta sp., 8 cm, Miocène (23 – 5 Ma), Rimini, Italie (photo Fritz Wendler, Solar).



Argonaute femelle sans sa nacelle nidamentaire, 20 cm, Algérie, ressemblant à un poulpe (Laure Bonnaud, MNHN ; Adlane Ferchouli, doris.ffessm).



Argonaute mâle : le tentacule reproducteur est montré déployé. Les tentacules sont effilés sans membranes (Brehm & Rochebrune, Merveilles de la nature, les vers, les mollusques, les échinodermes, les zoophytes, les protozoaires et les animaux des grandes profondeurs, Ed Baillère, 1884).

4 – Les octopodes des abysses : cirrates, vampires

Quelques groupes d'octopodes cousins des poulpes sont des nageurs vivant dans les grands fonds, jusqu'à 5 000 m, et sont de ce fait mal connus. Leurs principales caractéristiques :

- Ils disposent de membranes reliant les 8 tentacules et formant une ombrelle.
- Ils sont équipés de deux rangées de papilles (cirres) sur les ventouses.
- 2 nageoires sur le manteau.
- Ils n'ont pas de glande à encre.
- Ils n'ont pas de tentacule copulateur.

Le groupe des Cirrates

Plusieurs famille avec avec quelques dizaines d'espèces.

Le groupe des Vampires, représenté par une seule espèce : le vampire des abysses ou vampire de l'Enfer.



Un cirrate : poulpe cirroteuthide (photo NOAA E/V 2019).



Un ancêtre du vampire : *Vampyronassa rhodanica*, Jurassique moyen (166-163 Ma), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche (photo Bernard Riou, Minéraux & Fossiles).



Vampire des abysses ou vampire de l'enfer, *Vampyroteuthis infernalis*.

Ses tentacules sont dotés de nombreuses épines. Lorsqu'il se sent menacé, il adopte une position défensive appelée "posture de l'ananas" : ses tentacules, et la membrane qui les relie, entourent sa tête et ses nageoires, révélant alors au grand jour ses épines.

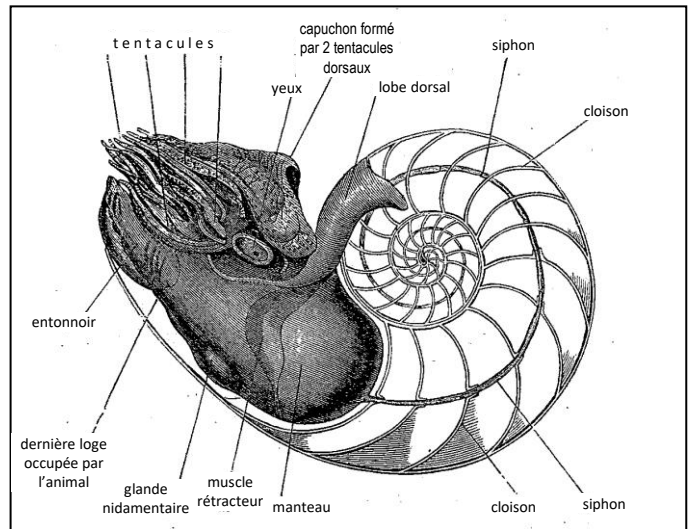
(LOYER 2020 ; gurumed.org/2012/09/27/ce-vampire-des-abysses-est-finalement-un-colporteur-de-neige-marine-vido/).

Sous-classe des Nautiloïdés ou Tétrabranchiaux

Les Nautilidés

Caractéristiques principales

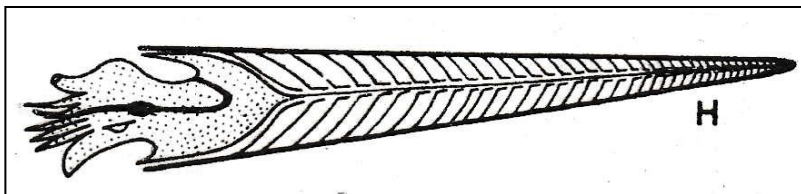
- Ce sont les plus primitifs des Céphalopodes et les premiers apparus, dès la fin du Cambrien (500 Ma). Ils ont peu évolué et, à la fin du Crétacé (65 Ma), la plupart de la vingtaine d'ordres se sont éteints, sauf le Nautilite. C'est le seul représentant vivant des céphalopodes pélagiques à coquille externe. C'est l'animal le plus comparable aux formes passées, notamment les ammonites.
- La classification des Nautiloïdés fossiles est très compliquée avec un nombre considérable de familles, de genres et d'espèces. Les nautilites actuels sont représentés par plusieurs espèces.
- La coquille des nautilites actuels mesure jusqu'à 30 cm de diamètre. Elle est divisée en loges séparées par des cloisons que traverse un siphon. On connaît tous les stades d'enroulement, depuis la forme rectiligne jusqu'à l'enroulement complet dans un seul plan.
- Le corps du nautilite occupe la dernière loge, qui est la plus grande. Les loges que n'occupe pas l'animal contiennent un mélange de gaz et de liquide.
- Il se distingue des autres céphalopodes par ses tentacules au nombre de 60 à 90 dépourvus de ventouses.
- Il possède 4 branchies.
- En faisant varier la proportion gaz-liquide dans les loges de la coquille, le nautilite peut s'enfoncer ou s'élever dans l'eau. Il se déplace par réaction en projetant de l'eau via un entonnoir. Il peut également ramper lorsqu'il se trouve sur un sol solide.
- Le Nautilite actuel vit dans les mers chaudes du Pacifique et de l'océan Indien, au-dessous de 200 m. Il ne supporte pas les températures supérieures à 24°C et fuit la lumière. Sa longévité ne semble pas dépasser 6 ans.



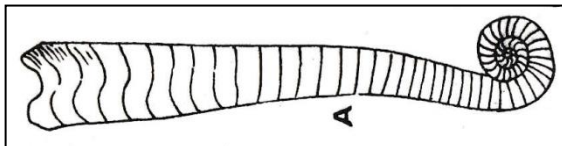
Anatomie simplifiée d'un nautilite
(d'après Owen, in Brehm & Rochebrune 1884).



Nautilite actuel, coquille externe découpée.



Coquille rectiligne d'orthocéras reconstitué, Paléozoïque (500-250 Ma).



Lituites avec premiers tours enroulés, Ordovicien (500-435 Ma) (MORET 1958).

Nautilite fossile poli : cénocéras, Madagascar.



Sous-classe des Ammonoïdés

Les ammonites

Caractéristiques principales

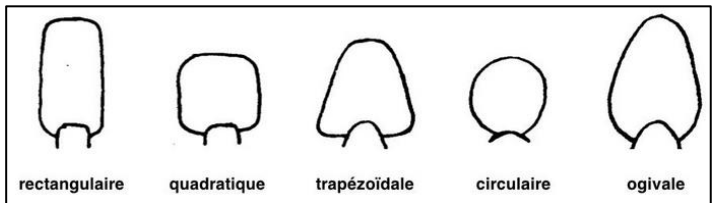
- Coquille externe, généralement enroulée en spirale, presque toujours plane, mesurant de quelques mm à 2,50 m de diamètre.
- **La forme de la coquille** est très variable et prend plusieurs critères en compte :
 - Type d'enroulement
 - Profil de la section
 - Profil du bord ventral
 - Forme des côtes
 - Ornementation des côtes
 - Forme des sutures
- Les loges sont reliées par un siphon.
- On ne sait pas combien de branchies possédaient les Ammonites : deux ou quatre.
- Nageurs et mobiles. Les ammonites à coquilles fines et les moins ornées devaient vivre dans les lieux pélagiques (pleine mer). Les ammonites à coquilles épaisses et vigoureusement ornées (tubercules,...) devaient habiter les lieux benthiques (près des rivages).
- Régime alimentaire carnivore proche de celui des céphalopodes pélagiques actuels (calmars, nautilus, argonautes), à base de crustacés, autres céphalopodes, poissons.
- Nombreux super-ordres, ordres, familles, genres tous éteints. Plusieurs milliers d'espèces.
- Du Silurien supérieur (415 Ma) à la fin du Crétacé (65 Ma).



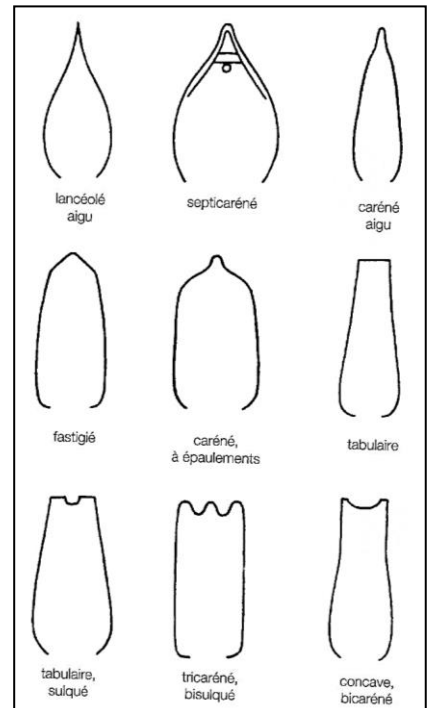
Ammonite Romaniceras deverioides, Crétacé (145 - 66 Ma) (Laurent BESSOL, MNHN).



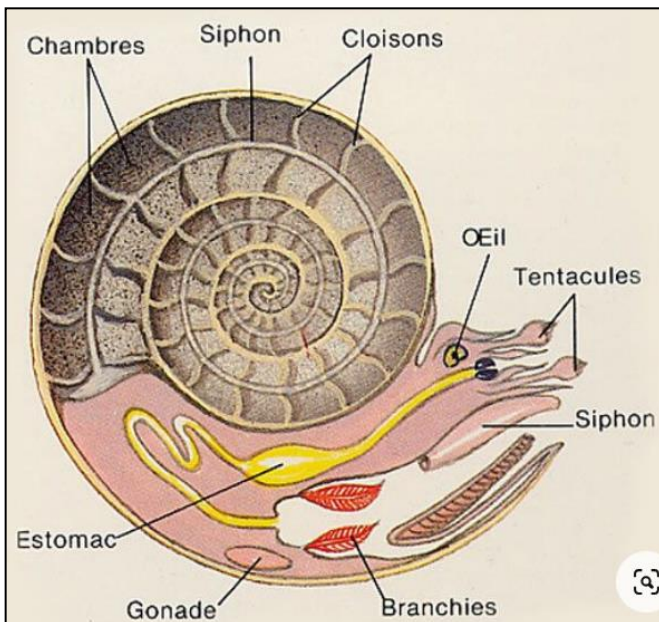
Ammonite Dactyloceras, Fresnay-le-Puceux (14), Jurassique inférieur (182 - 174 Ma).



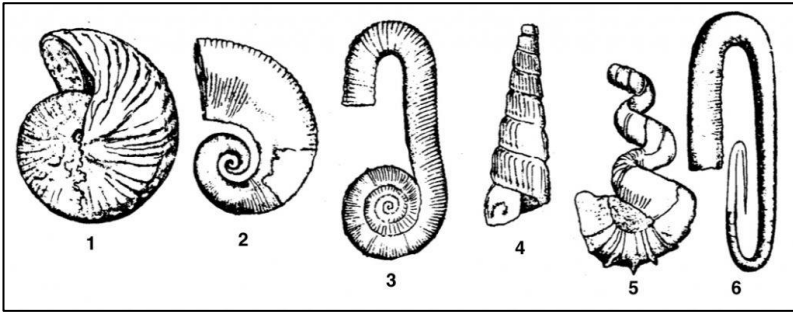
Différentes formes de la section de la coquille.



Différentes formes de la section ventrale de la coquille (d'après Arkell 1957).

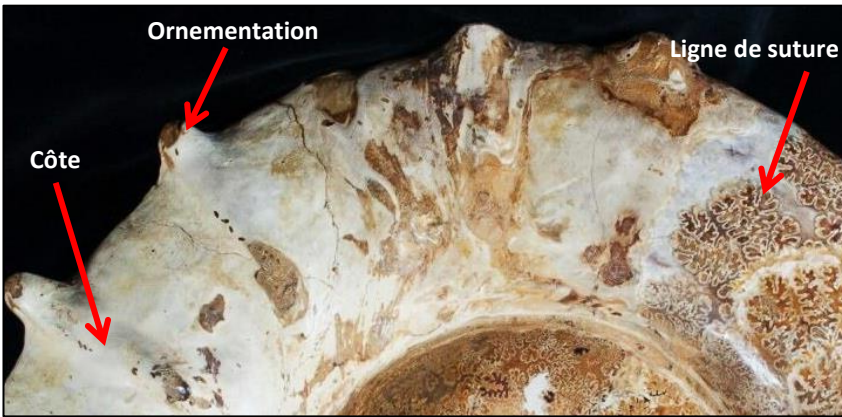


Anatomie simplifié d'une ammonite (pinterest.fr).

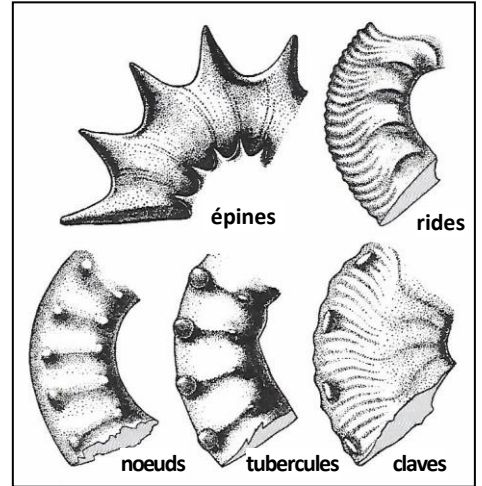


Différents types d'enroulement chez les Ammonites (geolorraine).

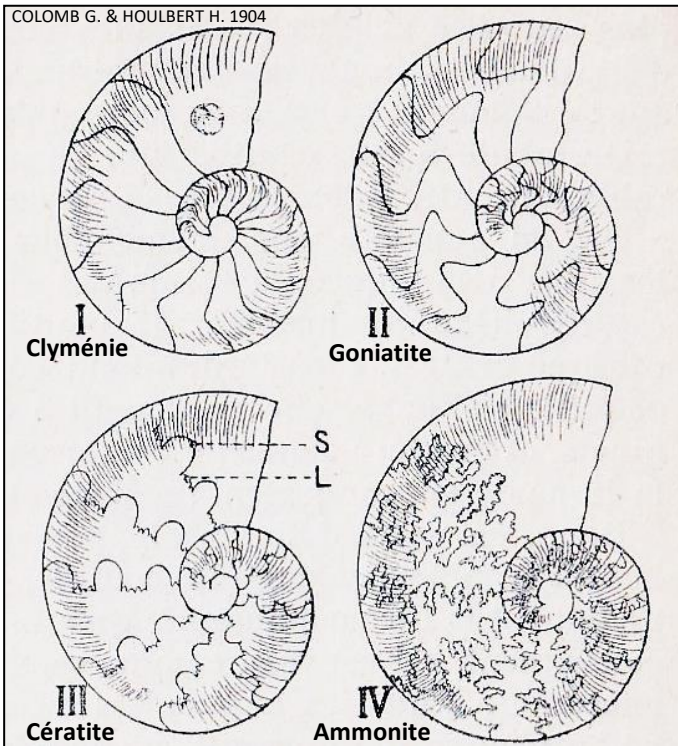
Côtes, ornements, lignes de sutures



Attention de ne pas confondre côtes, ornements et lignes de sutures !

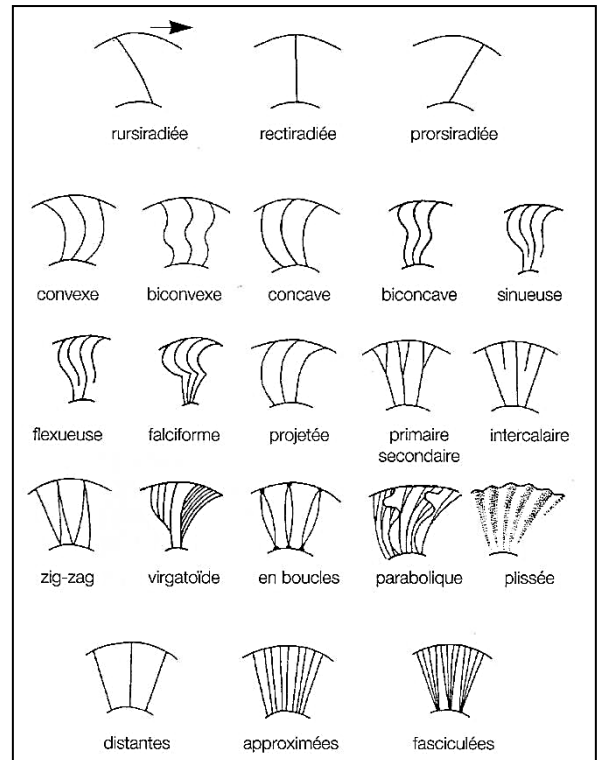


Divers types d'ornementation (modifié d'après Arkell 1957).



4 stades évolutifs avec complication progressive de la ligne de suture :

- I - Clymémie** : lignes de sutures simples. Dévonien (410-355 Ma).
- II - Goniatite** : groupe d'Ammonites primitif issu des Nautiloïdes. La ligne de suture simple formée par une selle et deux lobes latéraux permet de les identifier facilement.
- III - Cératite** : ligne de suture à selles simples et lobes denticulés. Selles et lobes larges et arrondis.
- IV - Ammonite** : lignes de suture compliquées : structure dite persillée.



Principaux types de formes de côtes (modifié d'après Arkell 1957).

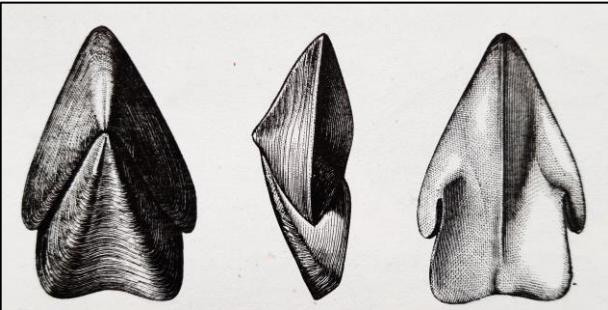
Les mâchoires en forme de bec de perroquet des Céphalopodes

Les rhyncholites sont les mâchoires fossiles de certains céphalopodes comme les nautilus, les ammonites ou les bélemnites. Assemblées par deux, elles forment le bec, appelée communément « bec de perroquet ».



A gauche : ammonites ou nautilus du Jurassique (Oxfordien 161-155 Ma), col de Soubeyran, Drôme (coll. Jean-Pierre GUEGAN).

A droite : un élément du bec d'un nautilus, en vue supérieure, latérale et inférieure. Pas de confusion possible avec une ammonite car elles avaient disparue au Lutétien (48-40 Ma), Autheverne, Eure (coll. Jean-Pierre GUEGAN).



Rhyncholite de *Rhynchoteuthis Astieriana*, Crétacé (145 – 65 Ma) (FIGUIER Louis, La Terre avant le Déluge, 1863).



Céphalopodes actuels : les 2 dents cornées de la mâchoire forment le « bec de perroquet ». A droite : poulpe. A gauche : seiche de 2,5 kg (coll. Jean-Pierre GUEGAN).



Principales sources :

- BABIN Claude : Principes de paléontologie. Armand Colin, 452 pages, 1991.
- BREZHM A. E. & ROCHEBRUNE Dr A. T. de : **Merveilles de la nature, les vers, les mollusques, les échinodermes, les zoophytes, les protozoaires et les animaux des grandes profondeurs.** Librairie J.-B. Baillière et Fils, Paris, 780 pages, 1884.
- BROCHET Valentin : **Un langage à fleur de peau : la communication intraspécifique chez les Céphalopodes.** In Espèces N°47, pages 16-23, 2023.
- COLOMB G. & HOULBERT H. : Paléontologie animale. Armand Colin, 150 pages, 1904.
- ENAY Raymond : Paléontologie des invertébrés. Géosciences Dunod, 234 pages, 1990.
- GOOLMAERTS Stijn, CHRISTIANS Yoeri, MOLLEN Frederik, MOTTEQUIN Bernard & STEURBAUTE Etienne - **Applying micro-Ct imaging in the study of historically and newly collected specimens of Belosaepia (Sepiida, Coleoidea, Cephalopoda) from the early eocene (Ypresian) of Belgium.** Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia (Research in Paleontology and Stratigraphy), vol. 128(3), pages 585-606 - riviste.unimi.it/index.php/RIPS/article/view/16617/16374 -2022.
- HAYWARD Peter, NELSON-SMITH Tony, SHIELDS Chris : **Guide des bords de mer, mer du Nord, Manche, Atlantique, Méditerranée.** Delachaux et Niestlé, 352 pages, 1998.
- LINDSAY Dhugal, HUNT James, McNEIL Mardi, BEAMAN Robin, VECCHIOINE Michael : **The First In Situ Observation of the Ram's Horn Squid *Spirula spirula* Turns "Common Knowledge" Upside Down.** 6 pages, Diversity 2020.
- LOYER Bertrand : **Céphalopodes : le règne des ventouses.** ARTE G.E.I.E. et Saint Thomas Production, 52 minutes. www.arte.tv/fr/videos/087495-000-F/cephalopodes-le-regne-des-ventouses/. 2020.
- MORET Léon : **Manuel de paléontologie animale.** Masson & Cie, 772 pages, 1958.

Internet :

- **Bonne présentation synthétique :** cosmovisions.com/cephalopodes.htm
- **Bonne synthèse paléontologique :** geolorraine.free.fr/fossiles/fossiles/page.php?idp=194&mode=descrip
- **Bref aperçu des céphalopodes actuels en France :** peche.ifremer.fr/Le-monde-de-la-peche/Les-ressources/Lesquelles/Cephalopodes
- **Belles photos des céphalopodes actuels, Côte d'Armor :** nature22.com/estran22/mollusques/cephalopodes/cephalopodes.html
- **Magnifiques photos de céphalopodes actuels à vendre :** underwater-landscape.com/-/galleries/photo-sous-marine/cephalopode
- <https://animaldiversity.org/accounts/Cephalopoda/>
- **Bonne présentation simplifiée :** planeteanimal.com/cephalopodes-exemples-et-caracteristiques-4355.html
- **Assez bonne présentation générale :** aquaportail.com/especes/taxonomie/classe/43/cephalopoda
- **Détails sur les poulpes, seiches et calmars actuels en France :** flashmer.com/blog/wp/429/connaissance-des-cephalopodes/
- **La vie marine de l'Europe de l'ouest, site association Mer et Littoral, poulpes, sépioles, seiches, calmars :** mer-littoral.org/flore-faune-marine.php
- **Présentation simple des mollusques :** jgs.nexgate.ch/conchyliologie_456.php#p_cephalo
- **Beaucoup d'informations et nombreuses belles photos :** doris-ffesm.fr