

# Principales phases de la macroévolution des céphalopodes.

Les céphalopodes correspondent à une classe qui appartient à l'embranchement des mollusques. Ils sont caractérisés par un mode de vie marin et un régime carnivore : ce sont des prédateurs.

Il existe quatre sous-classes :

- Nautiloïdés (tétrabranchiaux). Ils ont une coquille externe et sont les derniers représentants actuels de ce cas (coquille externe).
- Coléoïde (dibranchiaux). On trouve dans ce groupe la seiche à coquille interne.
- Ammonoïdés (fossiles). Ils étaient à coquille externe.
- Bactritoïdés (fossiles). Ils étaient à coquille externe.

## I\ Les premiers céphalopodes : les nautiloïde.

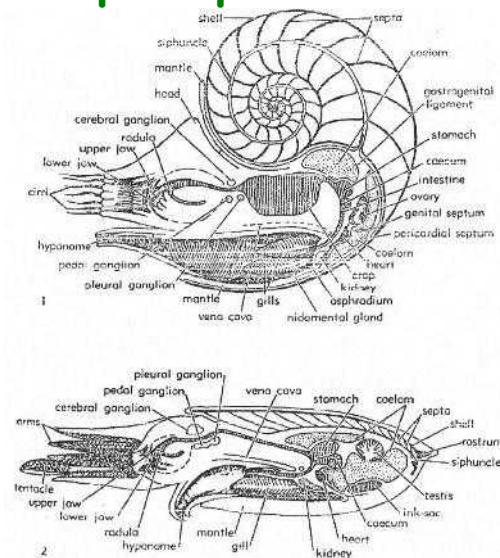


FIG. 1.—Median longitudinal section of (1) *Nautilus* and (2) *Sepia*, showing anatomy of typical representative of the two major groups of living cephalopods (Lester Mann, 1928, p. 83).

## A\ Caractères généraux.

Leur position de vie est avec l'ouverture en bas.

Ils sont connus depuis le cambrien. Leur coquille est externe et ils vivent dans la dernière loge ou chambre d'habitation.

La coquille est divisée par des cloisons concaves vers l'avant, traversées par un siphon (liaison à la loge initiale) qui est soit marginal, soit central et il traverse la cloison par un goulot siphonnal tourné vers l'arrière ou rétrosiphonné.

L'intersection entre la cloison et la coquille entraîne la formation de la « ligne de suture », rectiligne ou légèrement sinueuse.

## B\ Les formes souches : ellesmocerida.

Ces formes sont caractérisées par une coquille droite et légèrement courbe. La suture est rectiligne. Il y a une absence d'ornementation sur la coquille. Cette dernière est de petite taille (1 à 2 cm de long).

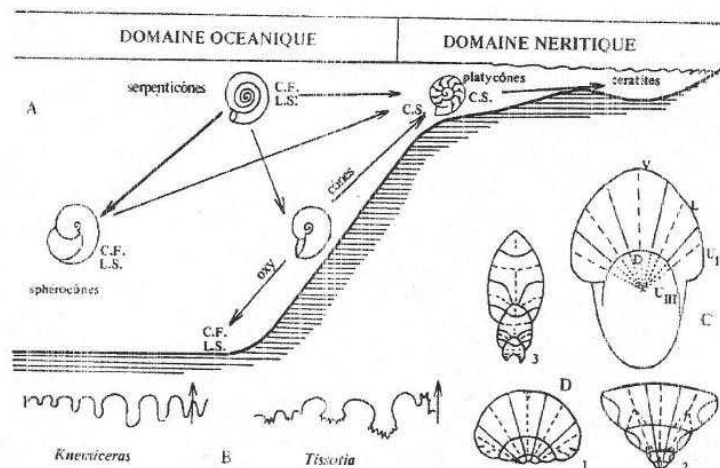
## C\ La diversification au paléozoïque.

Dès l'ordovicien, les ellesmocerida donnent naissance à différentes lignées : diversification, épanouissement et dispersion géographique. On peut observer cinq tendances évolutives qui apparaissent.

### 1\ L'augmentation de la taille par allongement d'une coquille droite (jusqu'à 2 mètres de long).

Les orthocerida.

### 2\ L'augmentation de taille par enroulement de la coquille : les Nautilida.



5.27. Signification morpho-fonctionnelle des cloisons. A. Modèle interprétatif des caractères de la coquille des Ammonoides (forme générale, ornementation, espacement, force et complexité des cloisons) et de leur mode de vie. B. Sutures pseudogoniatitique de *Kueniceras* (*Engonoceratidae*, Albien) et pseudocératitique de *Tissotia* (*Tissotidae*, Coniacien-Santonien). C. Vue frontale de la cloison de *Macrocephalites* à support central (axe des lobes en tireté, des selles en trait plein). D. Différentes formes à support central ; les axes des lobes et des selles reposent : 1. sur des éléments homologues des cloisons du tour précédent ; 2. sur des éléments homologues ou différents ; 3. seulement sur des éléments non homologues (D'après Wright (B), in Moore, 1957 ; Westermann, 1958 (C, D) ; Tintant *et al.*, 1982 ; Ward et Westermann, 1985 (A)). CF = cloisonnement fort (cloisons serrées, très plissées), CS = cloisonnement faible (cloisons espacées et simplifiées). (ENAY, 1990)

La coquille qui était initialement protectrice devient un organe de suspension et maintient le centre de gravité près du corps.

### 3\ La complexification de la ligne de suture.

Elle devient sinueuse, avec un enroulement de la coquille. Les replis des cloisons entraînent un renforcement de l'architecture de la coquille (augmentation de la surface d'attachement).

#### 4\ Développement de l'ornementation avec l'apparition de cotes et de tubercules.

Ces développements permettent un renforcement de la coquille et de « camoufler » l'animal.

#### 5\ L'apparition de remplissage internes de calcite.

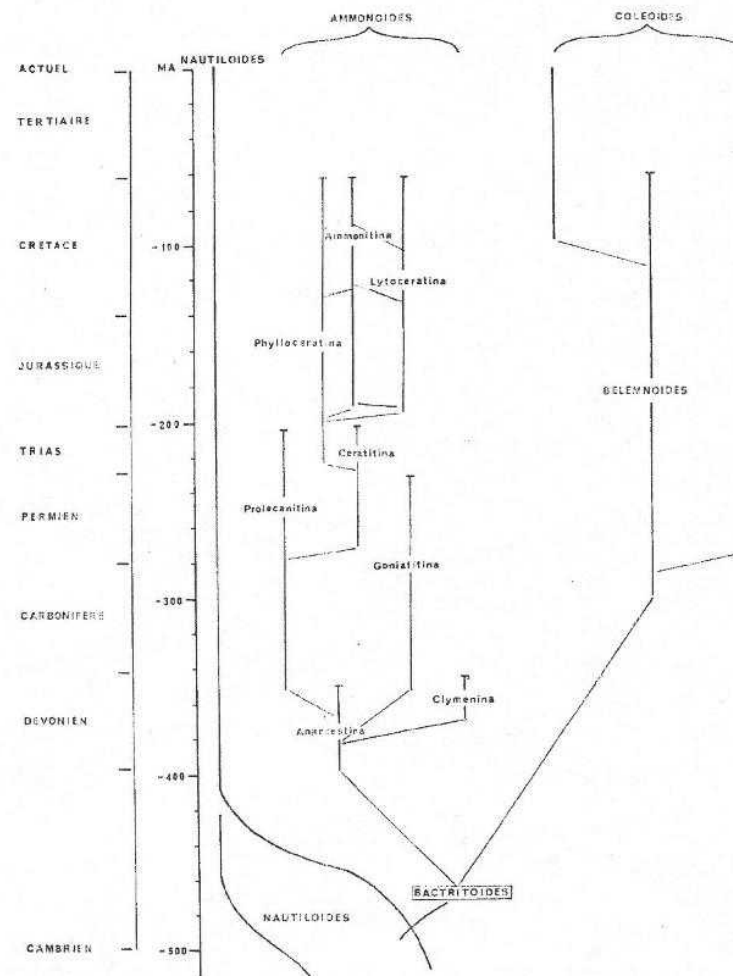
Ces remplissages apparaissent autour du siphon et dans les loges. On trouve ce cas chez Endocerida et Actinocerida. Le remplissage a pour rôle de lester la coquille, pour que la position soit plus horizontale.

#### D\ La persistance des Nautilida.

La majorité de nautiloïdés ne dépassent pas le trias. Seuls les nautilida franchissent les crises majeures de la fin du permien, de la fin du trias et de la fin du crétacé : ce sont les formes les mieux adaptées à la nage (coquille légère, enroulée en spirale).

Ils sont maintenant en pleine régression : plus qu'un genre et deux espèces (Nautilus) → ce sont des exemples de fossiles vivants.

### II\ Un groupe charnière : les bactritoïdea.



Les bactritoïdea sont au carrefour de tous les céphalopodes. Ils apparaissent à l'ordovicien et sont surtout représentés au paléozoïque supérieur avec des caractères des « formes-souches » :

- Petites tailles : 2 à 5cm.
- Une structure simple, droite ou légèrement courbe, sans dépôt interne, à ornementation faible.
- Ils possèdent à la fois des caractères :
  - De nautiloïdés (cloisons concaves vers l'avant à goulot rétrosiphonné).
  - De coléoïdés : siphon ventral et surtout, certaines espèces possèdent une coquille avec une couche externe faite de calcite rayonnante.
  - D'ammonoïdés : suture peu plissée possédant un lobe ventral.

On estime que les bactritoïdés dérivent de Nautiloïdés à siphon marginal, avec une innovation → Apparition du lobe ventral. Ils sont ensuite divisés en deux lignées :

- Bactritidae : apogée au dévonien et qui auraient donné naissance aux ammonoïdés par un enroulement de la coquille et la modification de la forme des cloisons (convexes vers l'avant).
- Probactritidae : apogée au carbonifère et au permien. Ils auraient donné les bélemnites par : une migration du manteau à l'extérieur de la coquille, une adjonction de pièces complémentaires (rostre) et d'importantes modifications du corps mou (on passe de quatre branchies à deux branchies et de quatre reins à deux reins). Toutefois, aucun intermédiaire n'est connu entre les bactritoïdés et les bélemnites.

Les bactritoïdés s'éteignent à la fin du permien mais après avoir donné naissance à tous les céphalopodes évolués.

## III\ Céphalopodes dominants au paléozoïque supérieur et mésozoïque : les ammonoïdea.

### A\ Caractères généraux.

#### 1\ Les cloisons.

Les cloisons sont convexes vers l'avant.

#### 2\ La ligne de suture.

La suture devient complexe et débute toujours par un lobe ventral.

#### 3\ Le siphon.

Le siphon devient marginal et, la plupart du temps, est ventral (=externe).

## B\ Les formes souches : les anarcestida.

Ces anarcestida descendent des bactritoïdea. Ils sont caractérisés par un enroulement planispiralé, une petite taille, une ornementation faible et une suture simple et peu découpée (en général, ils ont trois lobes).

## C\ Les ammonoïdés du paléozoïque supérieur.

Dès le dévonien moyen, les anarcestida donnent trois lignées :

- Les clyméniida : le siphon est dorsal (interne). C'est un dispositif original qui n'aura pas de suite.
- Les goniatitida : leur taille est moyenne (≈40cm), leur ornementation est plus forte (persillée) mais ont plus de 3 lobes, le goulot siphonnal est tourné vers l'avant (ou prosiphonné).
- Les prolecanitida : leur coquille est de taille moyenne, avec un mélange de caractères évolués (ligne de suture avec de nombreux replis). Chez certaines espèces, des lobes sont denticulés (ou persillés). Par contre, ils présentent des caractères archaïques comme un goulot rétrosiphonné.

→ C'est une évolution mosaïque.

## D\ Epanouissement au permo-trias : les ceratitida.

Les ceratitida descendent des prolecanitida (analogie de la ligne de suture). Ils en diffèrent par un goulot siphonnal prosiphonné.

Les ceratitida achèveront l'évolution des ammonoïdés du paléozoïque avec une grande diversité :

- Diversité de forme : à côté des coquilles en spirale, on voit apparaître des coquilles dé»roulées ou en spires hélicoïdales : des coquilles hétéromorphes. Ce sont des adaptations à des modes de vie particuliers.
- Diversité d'ornementation : très peu ornementée ou très ornementée → Adaptation aux différentes profondeurs d'eau.
- Diversité de taille : les ammonoïdés peuvent faire jusqu'à un mètre de diamètre. Les plus petits, les nanites, font moins de un centimètre de diamètre.
- Diversité de lignes de suture : les trois types de ligne de suture sont présents (goniatites, cératites, ammonites).

→ A la fin du trias, toutes les cératites disparaissent.

## E\ Les ammonoïdés du jurassique-crétacé : ammonites évoluées.

La suture est complexe, le goulot est prosiphonné et leur taille varie de moyenne à grande (jusqu'à deux mètres de diamètre). Ces ammonites forment trois ensembles.

## 1\ Les phyllocératitidae.

Les phyllocératitidae descendent des cératitidae. Cela se voit par le dessin de la ligne de suture qui présente une réticulation en forme de spatule.

Leur coquille est mince, à section ogivale : coquilles platycônes. L'ornementation est faible. Ce sont des adaptations à la vie sur les plateaux continentaux.

## 2\ Les lytocératida.

La coquille a une section circulaire, ornée de fines côtes transversales : coquille serpenticône. La suture est composée d'éléments peu nombreux. Ce sont des adaptations à la vie au large.

Au crétacé, elles vont donner naissance aux ammonites hétéromorphes.

→ Adaptation à une vie en suspension dans l'eau et passive.

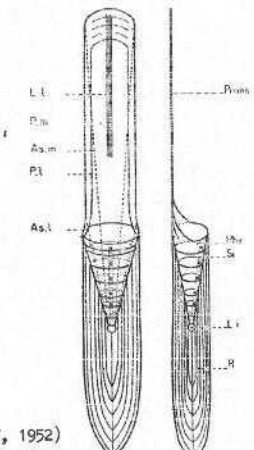
## 3\ Les ammonotida.

Les coquilles sont épaisses, très ornées, avec une suture complexe : coquilles sphérocoûnes. Les coquilles sont résistantes à de hautes pressions, pour une vie en milieu profond.

Au crétacé supérieur, elles ont donné naissance à des ammonites aplaties, peu ornées, avec une ligne de suture de type cératite.

→ La fin du crétacé marque la disparition de tous les ammonoïdés.

## IV\ Les coleoïdea : bélemnites et céphalopodes modernes.



(d'après PIVETEAU, 1952)

FIG. 6. — Schéma d'une coquille complète de Bélemnites.  
 aa, a, asymptote latérale; As. m., m, septum médiane; L. l., ligne médiane; L. l., ligne latérale; P. l., pli ou pliure latérale; P. m., pli ou pliure médiane; P. r., pli ou pliure rostrale; R., rostre; S. siphon (imité de Naff).

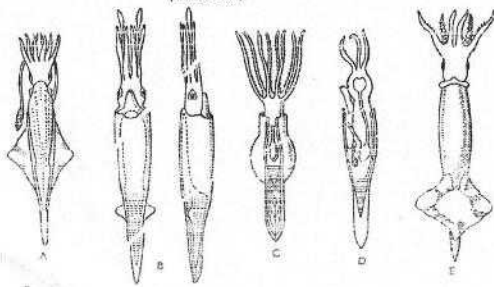
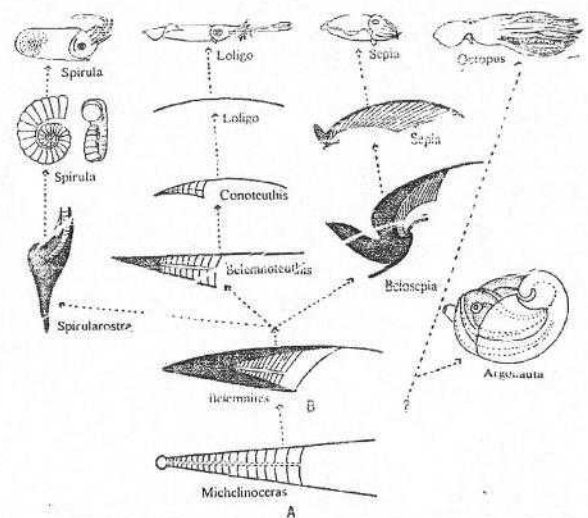


FIG. 12. — Reconstitution d'un Bélemnite.  
 (A) d'après G. DeLong; (B) d'après G. DeLong; (C) d'après G. DeLong; (D) d'après G. DeLong; (E) d'après G. DeLong.



10.49. Évolution hypothétique des types modernes de Coléocides à partir des types fossiles. Vraisemblablement, une forme ancestrale à coquille droite enfermait la coquille dans le manteau (A), ce qui entraîna la différenciation du rostre, du phragmocône et du proostracum, comme chez *Belemniteuthis* (B). La réduction complète de la coquille conduit aux Ociopodes; toutefois *Argonauta* a acquis pour protéger ses œufs une enveloppe calcaree qui ressemble fort à une coquille. Les différents modes de réduction de la coquille conduisent aux *Spirula* modernes, ayant conservé le phragmocône; à *Loligo*, avec gladius mais sans phragmocône; et à *Sepia*, conservant les vestiges à la fois du rostre et du phragmocône (d'après Schräck et Twenhöfel).

(d'après NEGLITSCH, 1974)

## A\ Les bélemnites.

Leur coquille est interne, en trois parties.

### 1\ Le phragmocône.

Ce phragmocône correspond à la coquille des nautiloïdés et des bactritidés. Les cloisons sont concaves vers l'avant, rétrosiphonnées.

### 2\ Le pro-ostracum.

Ce pro-ostracum est une pièce dorsale, cornée (l'os de seiche) qui est rarement fossilisé.

### 3\ Le rostre.

Le rostre est une pièce de calcite située à l'arrière et dans laquelle s'emboîte le phragmocône. Le rostre a un rôle important contre le poids et peut servir d'éperon.

### 4\ Evolution.

Les premières bélemnites sont caractérisées par un grand phragmocône et un rostre de petite taille.

Au cours de l'évolution, le phragmocône devient de plus en plus petit alors que le rostre est le pro-ostracum se développent.

A la fin du crétacé, les bélemnites disparaissent.

## B\ Les céphalopodes modernes.

Tous les céphalopodes modernes descendent des bélemnites et sont caractérisés par la réduction ou la disparition du squelette (c'est surtout le pro-ostracum qui peut rester).

La seiche a un pro-ostracum et un résidu de rostre.

Le calamar n'a que le pro-ostracum.

Le poulpe n'a plus de coquille interne.

La spirule perd le pro-ostracum et le rostre mais le phragmocône reste et s'enroule en spirale à l'intérieur.

## V\ Conclusion.

L'évolution passe toujours par deux étapes :

- Des formes souches, de petite taille à structure simple.
- Une diversification et un épanouissement : adaptation à des milieux (modes) de vie variés : c'est la « radiation adaptative ».

Les formes souches (qui relancent l'évolution) permettent de mettre en place de nouveaux dispositifs. Ces formes succèdent à des crises biologiques qui rythment l'évolution.

On trouve deux modèles d'adaptation à la vie carnassière et à la nage qui sont successivement essayés :

- 1<sup>er</sup> modèle : complexification de la coquille externe.
- 2<sup>ème</sup> modèle : allègement d'une coquille interne.

Il existe des groupes intermédiaires qui maintiennent une continuité dans l'évolution.