

Systematique

BRÈVE MISE AU POINT SUR LA CLASSIFICATION DES CEPHALOPODES ACTUELS

par

Sigurd v. BOLETZKY

La dernière révision de la classification des Céphalopodes actuels (SWEENEY & ROPER, 1998) est discutée. Certains groupements sont à redéfinir. Au sein du super-ordre des DECABRACHIA BOETTGER, 1952 pars (infra-classe des DECABRACHIA Young, 1989), le maintien des ordres Spirulida Stolley, 1919, Sepiolida Grimpe, 1921 et Idiosepiida Grimpe, 1921 (ces deux derniers étant redéfinis dans le présent travail) nécessite de limiter l'ordre des Sepiida à la seule famille des Sepiidae Keferstein, 1866. Le maintien des sous-ordres des Cirrata et des Incirrata (comme Cirrina Grimpe, 1916 et Incirrina Grimpe, 1916, au sein d'un ordre nommé Octopodida Leach, 1818) est déconseillé ; ces deux taxons méritent le rang d'ordres (Cirroctopoda Young, 1989, Octopoda Leach, 1818) qui composent le super-ordre des OCTOBRACHIA Fioroni, 1981 (=infra-classe des OCTOBRACHIA Young, 1989). Il est rappelé que ce taxon ne contient pas l'ordre des Vampyromorpha Pickford, 1939 (super-ordre des PSEUDOCTOBRACHIA Guerra, 1992, infra-classe des VAMPYROMORPHA Young, 1989).

A brief outline of the classification of recent cephalopods

The latest revision of the classification of recent cephalopods (SWEENEY & ROPER, 1998) is discussed. Certain taxonomic groups have to be redefined. Within a Superorder DECABRACHIA Boettger, 1952 pars (Infraclass DECABRACHIA Young, 1989), accepting the Orders Spirulida Stolley, 1919, Sepiolida Grimpe, 1921 and Idiosepiida Grimpe, 1921 (the latter two being redefined in the present paper) implies a limitation of the Order Sepiida to the Family Sepiidae Keferstein, 1866. Conservation of the Suborders Cirrata and Incirrata (as Cirrina Grimpe, 1916 and Incirrina Grimpe, 1916) is not advisable. These two taxa deserve ordinal rank as Cirroctopoda Young, 1989 and Octopoda Leach, 1818; together they form the Superorder OCTOBRACHIA Fioroni, 1981 (Infraclass OCTOBRACHIA Young, 1989). This taxon does not contain the Order Vampyromorpha Pickford, 1939 (Superorder PSEUDOCTOBRACHIA Guerra, 1992, Infraclass VAMPYROMORPHA Young, 1989).

Bulletin de la Société zoologique de France 124 (3)

Introduction

Dans une révision de la classification des Céphalopodes actuels, SWEENEY & ROPER (1998) retiennent deux sous-classes pour la classe des Cephalopoda Cuvier, 1797 : les NAUTILOIDEA Agassiz, 1848 (comprenant le seul ordre des Nautilida Agassiz, 1848) et les COLEOIDEA Bather, 1888 ; cette deuxième sous-classe comprend tous les Céphalopodes actuels à coquille interne (aussi appelés Endocochleata ou Dibranchiata) classés dans 6 ordres : les Spirulida Stolley, 1919 ; les Sepiida Zittel, 1895 ; les Sepiolida Fioroni, 1981 ; les Teuthida Naef, 1916 ; les Octopodida Leach, 1818 ; les Vampyromorphida Pickford, 1939.

Par rapport à la classification de VOSS (1977), dont l'essentiel correspond à celle de NAEF (1923), on constate que les familles des Spirulidae Owen, 1836, des Sepiolidae Leach, 1817 et des Idiosepiidae Appellöf, 1898 sont retirées de l'ordre des Sepioidea Naef, 1916 ; la première est élevée au rang d'un ordre (Spirulida), les deux autres sont groupées dans un nouvel ordre (Sepiolida). Notons, par ailleurs, la modification de la terminaison des noms. En effet, SWEENEY & ROPER (1998) recommandent l'utilisation générale des terminaisons « -ida » et « -ina » pour les ordres et les sous-ordres. Nous verrons que l'adoption de cette règle peut amener à des confusions qui sont à éviter.

Au sujet de la création de l'ordre des Cirroctopoda (YOUNG, 1989) et du super-ordre des PSEUDOCTOBRACHIA (GUERRA, 1992), SWEENEY & ROPER (1998) ne se prononcent pas clairement : « These newly established taxa are not included at this time because their functional utility remains undebated ». Quant aux Cirroctopoda, ces propos sont contredits par des prises de position déjà publiées (BOLETZKY, 1992, 1994a, b ; BOLETZKY *et al.*, 1992 ; BUDELMANN *et al.*, 1997 ; YOUNG, 1997).

Dans cette mise au point, je discute les groupements proposés par SWEENEY & ROPER (1998), en tenant compte des aspects phylogénétiques qu'une classification moderne devrait refléter (DARLU & TASSY, 1993). Cependant, je n'entre pas dans une discussion sur les taxons monophylétiques comprenant des groupes fossiles (par ex. les Bélemnites, cf. BOLETZKY, 1992, DOYLE *et al.*, 1994).

Remarques relatives aux ordres cités par SWEENEY & ROPER (1998)

Nautilida Agassiz, 1848.- Cet ordre est représenté par une seule famille avec un seul genre actuel : *Nautilus* (le nouveau genre *Allonautilus* Ward & Saunders, 1997 n'est pas encore mentionné par SWEENEY & ROPER).

Spirulida Stolley, 1919.- Cet ordre monotypique, autrefois intégré dans l'ordre des Sepioidea Naef, 1916, est justifié par le grand nombre de caractères originaux du genre *Spirula* (voir GRIMPE, 1921, 1922). Il correspond au sous-ordre des Spirulina adopté par NESIS (1987).

Sepiida Zittel, 1895.- Cet ordre comprend (encore) les familles des Sepiidae et des Sepiadariidae, ce qui indiquerait un rapport étroit entre (1) les Sepiidés, caractérisés par la présence d'une coquille calcifiée et cloisonnée (l'os de seiche), et (2) les Sepiadariidés qui en sont dépourvus. Or, mise à part la position du bras copulateur du

Classification des Céphalopodes

mâle, les Sepiadariidés ressemblent davantage aux Sepiolidés (STEENSTRUP, 1881 ; JOUBIN, 1902). Notons que cet ordre « tronqué » ne correspond pas au sous-ordre des Sepiina envisagé par NESIS (1987).

Sepiolida Fioroni, 1981.- Tel qu'il est identifié par SWEENEY & ROPER (1998), l'ordre des Sepiolida ne correspond à aucun groupement connu. FIORONI (1981) a élevé au rang d'un ordre la famille des Sepiolidae accompagnée *provisoirement* des Sepiadariidae et des Sepiolidae (loc. cit., p. 181) ; cet ordre est appelé Sepioloidea. C'est CLARKE (1988 ; voir aussi CLARKE & TRUEMAN, 1988) qui a créé l'ordre des Sepiolida, mais celui-ci comprend uniquement les familles des Sepiolidae et des Idiosepiidae (la famille des Sepiadariidae étant classée, avec les Sepiidae et les Spirulidae, dans l'ordre des Sepiida). Il faudrait donc opter entre les Sepioloidea Fioroni, 1981 et les Sepiolida Clarke, 1988. Rappelons, par ailleurs, que ces auteurs ne tiennent pas compte de la morphologie très particulière de *Idiosepius* (BOLETZKY, 1995, 1996a, b). En effet, l'originalité des Idiosepiidae avait amené GRIMPE (1922) à créer un groupe indépendant, les Idiosepiomorphae (=Idiosepioidea Grimpe, 1921) et à réunir les familles des Sepiolidae et des Sepiadariidae en un groupe appelé les Sepiolaemorphae (=Sepioloidea Grimpe, 1921). Puisque le nom Sepiolida est déjà couramment employé dans la littérature récente, il peut être conservé comme Sepiolida Grimpe, 1921 (en remplacement de Sepioloidea, qui est d'ailleurs un nom de genre de Sepiadariidé, comme Grimpe l'avait déjà remarqué !).

Teuthida Naef, 1916.- Cet ordre rassemble tous les autres « Décapodes » (voir plus loin sous Vampyromorphida). Le sous-ordre des Myopsina d'Orbigny, 1841 ne contient que deux familles, alors que le sous-ordre des Oegopsina d'Orbigny, 1845 comprend 26 familles (24 selon NESIS, 1987).

Octopodida Leach, 1818.- Cet ordre contient les sous-ordres des Cirrina Grimpe, 1916 et des Incirrina Grimpe 1916 (originellement Cirrata et Incirrata !). Or, YOUNG (1989, 1997) a élevé ces sous-ordres au rang d'ordres, appelés respectivement Cirroctopoda et Octopoda. Cette dénomination tient compte du fait que LEACH (1818) ne connaissait pas encore les « Octopodes cirrates ». De plus, le nom Cirroctopoda traduit bien les caractéristiques essentielles d'un Céphalopode à huit bras dotés de cirres (associés aux ventouses des bras) ; il exclut donc toute forme ayant plus de huit bras (les Vampyromorphes, en l'occurrence !). Le nom d'ordre Octopodida ne peut être recommandé pour les raisons évoquées dans la discussion.

Vampyromorphida Pickford, 1939.- Cet ordre est monotypique (voir la discussion pour le nom Vampyromorphida). Les espèces reconnues comme synonymes de *Vampyroteuthis infernalis* Chun, 1903 ont été longtemps classées parmi les Octopodes cirrates (ou cirromorphes) *sensu* GRIMPE (1917). PICKFORD (1939) a constaté que les « filaments rétractiles » situés entre les bras dorsaux et dorso-latéraux sont bien des bras rudimentaires (deuxième paire de bras), la couronne brachiale étant donc composée de dix bras. Ce fait a amené FIORONI (1981) à placer les Vampyromorphes, avec les véritables Décapodes (quatrième paire de bras différenciée en deux tentacules longs), dans son super-ordre des DECABRACHIA (voir la suite).

Le regroupement des ordres en super-ordres

SWEENEY & ROPER (1998) regroupent leurs ordres Spirulida, Sepiida, Sepiolida et Teuthida en un premier super-ordre, les DECABRACHIA Boettger, 1952 ; leurs ordres Octopodida et Vampyromorphida en un second super-ordre, les OCTOBRACHIA Fioroni, 1981. BOETTGER (1952) avait divisé la sous-classe des Coléoidés, alors appelée DIBRANCHIATA, en deux ordres : les Decabrachia (comprenant les sous-ordres Sepioidea, Loliginacea, Architeuthacea, ainsi que les Belemnoidea fossiles) et les Octobrachia (comprenant 3 sous-ordres : les Cirrata [y compris les Vampyroteuthidae !] et les Incirrata, ainsi que les Palaeoctobrachia fossiles). Dans sa note explicative 22, BOETTGER (1952, p. 290) précise : « Decapoda, le nom habituellement utilisé pour désigner un ordre de Céphalopodes dibranchiaux, est inacceptable parce qu'il a été créé à l'origine pour un sous-ordre de Crustacés au sein des Malacostraca. Je propose le nouveau nom Decabrachia pour remplacer le nom Decapoda chez les Céphalopodes. Par voie de conséquence, le nom Octopoda sera remplacé par Octobrachia, Palaeoctopoda par Palaeoctobrachia ».

FIORONI (1981) utilise les noms OCTOBRACHIA et DECABRACHIA pour les deux super-ordres qu'il envisage, mais il ne se réfère pas aux groupes proposés par BOETTGER (1952). En effet, son super-ordre des OCTOBRACHIA contient uniquement l'ordre des Octopoda (comprenant les cirrates et les incirrates), puisque l'ordre des Vampyromorpha est placé, avec les ordres des Sepioidea, des Sepioliidea et des Teuthoidea, dans son super-ordre des DECABRACHIA. Le super-ordre des OCTOBRACHIA Fioroni, 1981 n'est donc pas ce que SWEENEY & ROPER (1998) envisagent dans leur classification. Puisque BOETTGER (1952) n'avait pas encore séparé les Vampyromorphes des Octopodes « cirrates », c'est un ordre « Octobrachia Boettger, 1952 *pars* » (donc, moins le sous-ordre des Palaeoctobrachia) qui correspondrait au mieux au groupement évoqué par SWEENEY & ROPER (1998).

Du fait de l'inclusion des Vampyromorphes et des Palaeoctopodes, l'ordre des Octobrachia Boettger, 1952 se distingue donc aussi bien de l'infraclasse des OCTOBRACHIA Young, 1989 que du super-ordre des OCTOBRACHIA Fioroni, 1981.

Discussion et conclusion

À première vue, le changement des terminaisons (en « -ida » et « -ina ») pour les noms d'ordres et de sous-ordres ne semble pas poser trop de problèmes. Mais dans certains cas, ce changement devient une source de confusion, notamment au niveau des noms courants. Ainsi les « Octopodes cirrates » deviendraient des « Octopodides cirrines » (« cirrine octopodids » pour les anglophones). Sachant que les poulpes et élédones de la famille des Octopodidae (appartenant aux « Octopodes incirrates » !) sont couramment appelés « Octopodidés » (« octopodids » en anglais), la version « Octopodides cirrines » (« cirrine octopodids ») s'avère plutôt malheureuse ! Il est préférable de conserver les Octopodes *sensu* LEACH (1818), en ajoutant les Cirroctopodes *sensu* YOUNG (1989), les deux formant le super-ordre des OCTOBRACHIA Fioroni, 1981 (=OCTOBRACHIA Young, 1989).

Classification des Céphalopodes

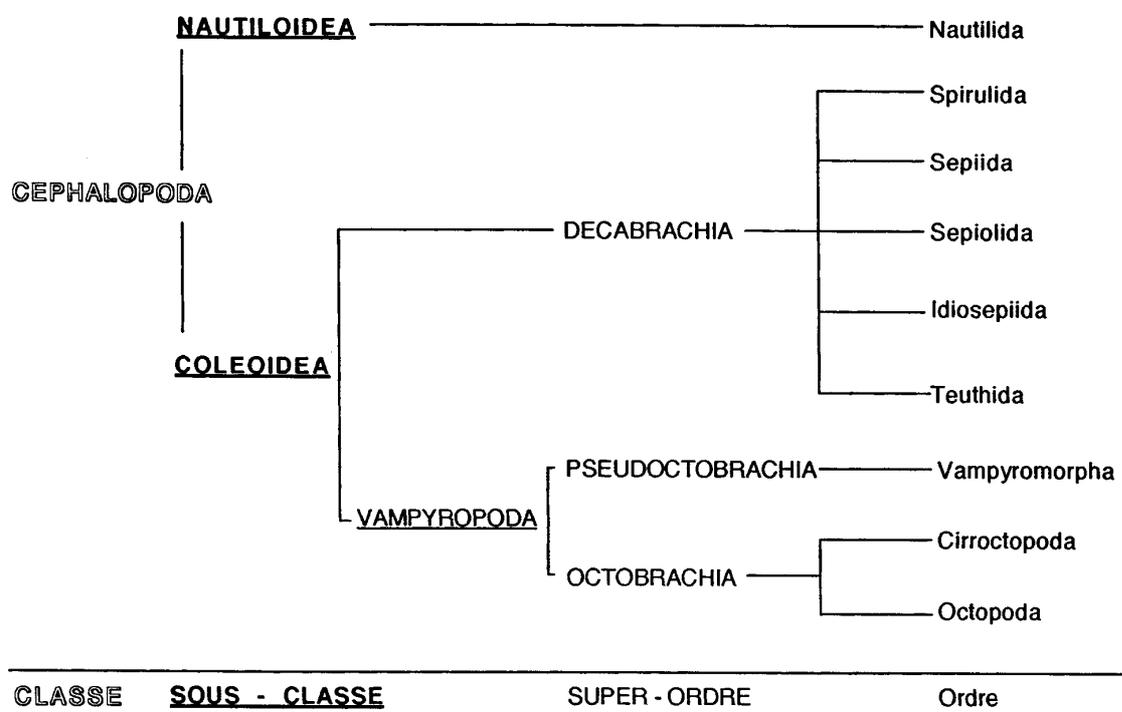


Figure 1

Classification des Céphalopodes actuels, ne comprenant que des taxons qui peuvent être considérés comme monophylétiques. Les ordres contiennent les familles suivantes : les Nautilidae (ordre des Nautilida Agassiz, 1848), les Spirulidae (ordre des Spirulida Stolley, 1919), les Sepiidae (ordre des Sepiida Keferstein, 1866), les Sepiadariidae et les Sepiolidae (ordre des Sepiolida Grimpe, 1921), les Idiosepiidae (ordre des Idiosepiida Grimpe, 1921), les familles « myopsides » des Loliginidae et des Pickfordiateuthidae, et 24 à 26 familles « oegopsides » (ordre des Teuthida Naef, 1916), les Vampyroteuthidae (ordre des Vampyromorpha Pickford, 1939), les Cirroteuthidae, les Stauroteuthidae et les Opisthoteuthidae (ordre des Cirroctopoda Young, 1989), les Octopodidae et 7 ou 8 familles pélagiques (ordre des Octopoda Leach, 1818).

Le même problème se poserait pour l'ordre des Sepiida s'il contenait encore la famille des Sepiadariidae. Or, on a vu que cette dernière famille doit être associée aux Sepiolidae (dans l'ordre des Sepiolida Grimpe, 1921), de sorte que l'ordre des Sepiida ne contient que la seule famille des Sepiidae Keferstein, 1866 (fig. 1). Il n'y a donc plus de confusion possible, les « Sépiides » et les « Sépiidés » désignant le même groupe aux niveaux respectifs de l'ordre et de la famille.

De même, l'ordre des Vampyromorpha Pickford, 1939 étant monotypique (famille des Vampyroteuthidae, seule espèce : *Vampyroteuthis infernalis*), le nom Vampyromorphida n'introduit aucun risque de confusion. Mais d'un point de vue linguistique, « -morphide » est un pléonasme, donc à rejeter. Si l'on tient à la terminaison « -ida », on devrait adopter le nom Vampyroteuthida.

Contrairement à la conception de FIORONI (1981), les Vampyromorphes semblent bien être proches des OCTOBRACHIA (voir BOLETZKY, 1978-79, au sujet de la morphologie de la couronne brachiale). Le nom « combiné », désignant l'ensemble appelé VAMPYROPODA (BOLETZKY, 1992), fait allusion aux Vampyromorphes

Bulletin de la Société zoologique de France 124 (3)

d'un côté, aux Cirroctopodes et Octopodes de l'autre. Puisque GUERRA (1992) a créé le super-ordre des PSEUDOCTOBRACHIA (comprenant le seul ordre des Vampyromorpha), qui se situe entre les super-ordres des DECABRACHIA (non *sensu* Fioroni, 1981) et des OCTOBRACHIA Fioroni, 1981, le taxon VAMPYROPODA Boletzky, 1992 représente donc un niveau intermédiaire entre super-ordre et sous-classe.

Selon GUERRA (1992), le super-ordre des DECABRACHIA regroupe quatre ordres : les Sepiida (comprenant les familles des Spirulidae et des Sepiidae), les Sepiolida (Sepiadariidae + Sepiolidae), les Idiosepioidea (Idiosepiidae), les Teuthoidea (toutes les familles de Calmars myopsides et oegopsides). En séparant les Spirulidae et les Sepiidae en deux ordres (cf. SWEENEY & ROPER, 1998), on arrive à un total de cinq ordres pour le super-ordre des DECABRACHIA. Quant à l'adoption de l'ordre des Idiosepioidea Grimpe, 1921 (dont le nom peut être simplifié en Idiosepiida), elle s'impose du fait que le rattachement de cette famille aux Sepiolida se justifie aussi difficilement (BOLETZKY, 1995) que son rattachement à un des autres ordres. En ce qui concerne les Teuthida et ses deux sous-ordres, la morphologie des Idiosepiidae ne correspond que partiellement aux Myopsina et aux Oegopsina, car *Idiosepius* est « myopside » par la structure de l'œil pourvu d'une cornée (celle-ci manque chez les Calmars oegopsides), tandis que la présence de deux oviductes (parties distales) chez la femelle correspond à l'anatomie des Calmars oegopsides. Certaines données de phylogénie moléculaire (BONNAUD *et al.*, 1997) semblent effectivement indiquer une relation étroite entre les Idiosepiidae et certains Calmars oegopsides (soit les Ommastrephidae, soit les Enoploteuthidae).

En conclusion, les Céphalopodes actuels peuvent être classés, d'abord selon la présence d'une coquille externe (NAUTILOIDEA) ou l'absence d'une telle coquille (COLEOIDEA). Parmi les COLEOIDEA (voir aussi YOUNG & VECCHIONE, 1996), on distingue les DECABRACHIA (couronne brachiale composée de cinq paires de bras dont la quatrième [= bras ventro-latéraux] est différenciée en une paire de tentacules longs) de l'ensemble des VAMPYROPODA (couronne brachiale à cinq ou quatre paires de bras, la deuxième paire [= bras dorso-latéraux] étant différenciée en « filaments rétractiles » [PSEUDOCTOBRACHIA : Vampyromorpha] ou définitivement supprimée [OCTOBRACHIA]). Les OCTOBRACHIA sont soit pourvus de nageoires et de cirres brachiaux (Cirroctopoda), soit dépourvus de nageoires et de cirres brachiaux (Octopoda).

Si l'emploi des noms d'ordre se terminant par « -ida » est acceptable pour l'identification des Nautilida et des ordres des DECABRACHIA, il est à déconseiller pour ce qui est des Vampyromorphes, des Cirroctopodes et des Octopodes (voir fig. 1).

Classification des Céphalopodes

RÉFÉRENCES

- BOETTGER, C.R. (1952).- Die Stämme des Tierreichs in ihrer systematischen Gliederung. *Abh. Braunschw. Wiss. Ges.*, **4**, 238-300.
- BOLETZKY, S. v. (1978-79).- Nos connaissances actuelles sur le développement des Octopodes. *Vie Milieu*, **28-29** (1AB), 85-120.
- BOLETZKY, S. v. (1992).- Evolutionary aspects of development, life style, and reproductive mode in incirrate octopods (Mollusca, Cephalopoda). *Rev. suisse Zool.*, **99**, 755-770.
- BOLETZKY, S. v. (1994a).- Embryonic development of cephalopods at low temperatures. *Antarctic Sci.*, **6**, 139-142.
- BOLETZKY, S. v. (1994b).- Cephalopoda. *McGraw-Hill Yearbook of Science & Technology 1995* (McGraw-Hill Book Co., New York), 73-76.
- BOLETZKY, S. v. (1995).- The systematic position of the Sepiolidae (Mollusca: Cephalopoda). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° spécial **16**, 99-104.
- BOLETZKY, S. v. (1996a).- Développement retardé des tentacules chez *Idiosepius* : une hétérochronie originale dans la morphogenèse brachiale d'un Céphalopode nain. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **121**, 135-136.
- BOLETZKY, S. v. (1996b).- Developmental halts and switches: evolutionary lessons from *Idiosepius* (Mollusca: Cephalopoda). *Abstracts ICSEB V* (Budapest), 191.
- BOLETZKY, S. v., RIO, M. & ROUX, M. (1992).- Octopod « ballooning » response. *Nature*, **356**, 199.
- BONNAUD, L., BOUCHER-RODONI, R. & MONNEROT, M. (1997).- Phylogeny of Cephalopods Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. *Mol. Phylogen. Evol.*, **7**, 44-54.
- BUDELMANN, B.U., SCHIPP, R. & BOLETZKY, S. v. (1997).- Cephalopoda. In F.W. Harrison & A.J. Kohn, eds. *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, vol. 6A: Mollusca II (Wiley-Liss, New York), 119-414.
- CLARKE, M.R. (1988).- Evolution of Recent Cephalopods – A Brief Review. In K.M. Wilbur ed. *The Mollusca*, vol. 12: Paleontology and Neontology of Cephalopods (Academic Press, San Diego), 331-340.
- CLARKE, M.R. & TRUEMAN, E.R. (1988).- Introduction. In K.M. Wilbur ed. *The Mollusca*, vol. 12: Paleontology and Neontology of Cephalopods (Academic Press, San Diego), 1-10.
- DARLU, P. & TASSY, P. (1993).- *Reconstruction phylogénétique - Concepts et méthodes*. Masson, Paris, 245 pp.
- DOYLE, P., DONOVAN, D.T. & NIXON, M. (1994).- Phylogeny and systematics of the Coleoidea. *Univ. Kansas Paleontol. Contr.*, **5**, 1-15.
- FIORONI, P. (1981).- Die Sonderstellung der Sepioliden, ein Vergleich der Ordnungen der rezenten Cephalopoden. *Zool. Jb. Syst.*, **108**, 178-228.
- GRIMPE, G. (1917).- Zur Systematik der achtarmigen Cephalopoden. *Zool. Anz.*, **48**, 320-329.
- GRIMPE, G. (1921).- Systematische Übersicht der Nordseecephalopoden. *Zool. Anz.*, **52**, 296-304.
- GRIMPE, G. (1922).- Systematische Übersicht der europäischen Cephalopoden. *Sitzungsber. Naturf. Ges. Leipzig*, **Jg. 45-48**, 36-52.
- GUERRA, A. (1992).- Mollusca, Cephalopoda. In M.A. Ramos *et al.* eds. *Fauna Ibérica*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 327 pp.
- JOUBIN, L. (1902).- Révision des Sepiolidae. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **15**, 80-145.
- LEACH, W.E. (1818).- Sur plusieurs espèces nouvelles de la classe des Céphalopodes et sur une nouvelle distribution systématique des ordres, familles et genres de cette classe. *Journ. Phys. Chim. Hist. Nat.*, **86**, 393-396.
- NAEF, A. (1923).- Die Cephalopoden (Systematik). *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35** (I-1), 1-863.
- NESIS, K.N. (1987).- *Cephalopods of the World*. T.F.H. Publications, Neptune City NJ, 351 pp.

Bulletin de la Société zoologique de France 124 (3)

- PICKFORD, G.E. (1939).- The Vampyromorpha. A new Order of Dibranchiate Cephalopoda. *Vestnik Cs. Zool. Spol. Praze*, **6-7**, 346-358.
- STEENSTRUP, J. (1881).- *Sepiadarium* og *Idiosepius* to nye Slaegter af Sepiernes Familie. Med Bemaerkninger om de to beslaegtede Former *Sepioloidea* d'Orb. og *Spirula* Lmk. *K. danske Vidensk. Selsk. Skrifter*, **6**, 83-106.
- SWEENEY, M.J. & ROPER, C.F.E. (1998).- Classification, Type Localities, and Type Repositories of Recent Cephalopoda. In N.A. Voss, M. Vecchione, R.B. Toll & M.J. Sweeney eds. *Systematics and Biogeography of Cephalopods*, vol. II, *Smiths. Contr. Zool.*, **586**, 561-599.
- VOSS, G.L. (1977).- Classification of Recent Cephalopods. In M. Nixon & J.B. Messenger eds. *The Biology of Cephalopods. Symp. Zool. Soc. Lond.*, **38**, 575-579.
- WARD, P.D. & SAUNDERS, W.B. (1997).- *Allonautilus*: a new genus of living nautiloid cephalopod and its bearing on phylogeny of the Nautilida. *J. Paleont.*, **71** (6), 1054-1064.
- YOUNG, J.Z. (1989).- The angular acceleration receptor system of diverse cephalopods. *Phil. Trans. R. Lond.*, **B 325**, 189-237.
- YOUNG, J.Z. (1997).- The classification of octopods. *Vie Milieu*, **47**, 177.
- YOUNG, R.E. & VECCHIONE, M. (1996).- Analysis of morphology to determine primary sister-taxon relationships within coleoid cephalopods. *Amer. Malacol. Bull.*, **12** (1/2), 91-112.

(reçu le 01/04/99 ; accepté le 10/08/99)