

# LE NAUTILE, FOSSILE VIVANT OU FORME CRYPTOGENÈ ? ESSAI SUR L'ÉVOLUTION ET LA CLASSIFICATION DES NAUTILACÉS.

PAR

**Henri TINTANT et Mpumbu KABAMBA.**

Souvent considéré comme un fossile vivant en raison de ses caractères morphologiques archaïques (possession d'une coquille externe spiralee) et de l'ancienneté du groupe auquel il appartient, le Nautilus représente pourtant un genre uniquement actuel. Les données paléontologiques montrent qu'il est le dernier représentant d'un groupe (super-famille des Nautilacés) apparu à la fin du Trias, et qui connaît dès le Jurassique, puis à la fin du Crétacé, d'importantes radiations adaptatives donnant naissance à près d'un millier d'espèces regroupées en une trentaine de genres et 4 familles. Une nouvelle classification, basée sur les données de la phylogénèse, est proposée.

Les principales variations observées, portant sur les cloisons, l'ornementation, la position du siphon, paraissent essentiellement adaptatives et se répètent de façon itérative pendant toute l'histoire du groupe, donnant naissance aussi bien à des spéciations fréquentes qu'à des évolutions phylétiques. Mais ces modifications n'affectent pas la stabilité de l'ensemble, d'où ne se dégage aucune tendance évolutive permanente. A cette immobilité du type fondamental s'oppose le pululement des espèces, dont la plupart ont une durée de vie très courte et qui ne montrent aucun phénomène de stase.

## **The Nautilus, living fossil or cryptogenic form ? The evolution and classification of Nautilacea.**

Although often regarded as a living fossil because of its archaic morphological characteristics (spirally coiled external shell) and of the antiquity of the group to which it belongs, the Nautilus never the less represents a genus which is living today. Paleontological data show that it is the last representative of the super-family Nautilacea. This super-family appeared at the end of the Triassic. First during the Jurassic and then at the end of the Cretaceous, it underwent important adaptive radiations, giving rise to nearly a thousand species grouped in about thirty genera and four families. A new classification founded on phylogenetic data is proposed in this paper.

The main variations observed concern septa, ornamentation and the siphuncle position. They appear to be essentially adaptive and iterative throughout the history of the group, thus leading to frequent speciations as well as phyletic evolutions. Such variations however do not affect the general stability of the group in which no permanent evolutionary trend can be seen. It is therefore possible to compare the immobility of the fundamental type with the pullulation of the species, most having a very short life and displaying no stasis.

Lorsqu'on cherche un exemple de fossile vivant, le nom du Nautilé est un de ceux qui viennent à l'esprit des zoologistes. Il est certain que ce céphalopode, auquel sa coquille externe confère un aspect archaïque, représente un type morphologique ancien, apparu dès le Carbonifère et fixé depuis le Trias. Pourtant beaucoup seront surpris d'apprendre que le genre *Nautilus* est exclusivement actuel, et que son origine exacte reste problématique. A la suite de travaux poursuivis depuis plus de 10 ans sur les Nautiloïdés, il nous paraît opportun de préciser ici quelques points de l'histoire paléontologique de ce groupe trop souvent négligé et qui permet une utile critique de la notion de fossile vivant.

1 — L'ordre des Nautiloïda, caractérisé par une coquille externe enroulée en spire plus ou moins serrée, apparaît au Dévonien inférieur, sans doute à partir des *Oncocerida*. Il est alors représenté par quatre superfamilles évoluant en parallèle jusqu'à la fin du Trias (FLOWER et KUMMEL, 1950 ; KUMMEL, 1964) en montrant une tendance à un enroulement de plus en plus serré. Les premières formes sont souvent gyrocônes ou plus ou moins évolutés. Le type nautilicône (involute), réalisé sporadiquement dès le Carbonifère inférieur (Lirocératidés), ne se généralise qu'au Trias. Dix neuf familles, plus de 140 genres, se différencient par l'enroulement de la coquille, son ornementation, la position du siphon et la structure de la ligne de suture.

2 — La fin du Trias voit la disparition de toutes ces formes primitives. Un seul genre, *Cenoceras*, issu de la famille des Syringonautilidés, passe la limite Trias-Jurassique et donne naissance à la totalité des formes postérieures, qui constituent un ensemble très varié mais homogène, où l'enroulement nautilicône est la règle, et qui se prolonge jusqu'à l'actuel sans coupure notable à la fin du Crétacé (TINTANT, 1982).

3 — Cet ensemble monophylétique forme une unité taxinomique dont le rang varie considérablement suivant les auteurs. Les russes, à la suite de SHIMANSKY (1957) en font un sous-ordre des Nautilina. A l'opposé, KUMMEL (1956) et WIEDMANN (1960) le considèrent comme une simple famille. La plupart des spécialistes, à la suite de KUMMEL (1964), en font une super-famille des Nautilacea, comprenant 4 à 6 familles distinctes.

Ce problème de niveau taxinomique est secondaire et très subjectif, l'important étant de délimiter des unités monophylétiques. L'homogénéité relative de l'ensemble pourrait parler en faveur d'un regroupement en une famille unique. Si nous lui conservons ici le rang de super-famille, c'est pour de simples raisons de commodité, et par souci d'homogénéité avec la classification généralement admise pour les Nautilida anté-triasiques, dont les autres super-familles n'ont pas un contenu plus grand que celui de l'ensemble post-triasique.

4 — A l'intérieur des Nautilacés, de nombreuses variations peuvent porter :

— soit sur l'enroulement plus ou moins involute, la forme de la section et l'allure de la région ventrale, arrondie, aplatie ou concave.

— soit sur l'ornementation du test, ordinairement lisse et muni de simples stries d'accroissement, parfois orné de côtes longitudinales ou transversales.

— soit sur la position du siphon, très variable mais jamais franchement dorsale ni ventrale.

— soit sur la ligne de suture, qui peut être droite ou très plissée, avec un nombre de lobes variant de 1 à 5 (TOBIEN, 1964).

Ces variations ont permis de distinguer une trentaine de genres, d'importance et de longévité très variables, sur lesquels l'accord des spécialistes est satisfaisant. Mais le regroupement de ces genres en taxons plus élevés (familles ou sous-familles) varie beaucoup suivant les auteurs et les critères qu'ils utilisent.

La première classification détaillée des Nautilacés est due à SPATH (1927) qui reconnaît 29 genres (dont 16 nouveaux) répartis en 5 familles basées sur des caractères purement morphologiques. Aux Nautilidés, limités aux formes à test lisse, à section épaisse avec une région ventrale arrondie et à ligne de suture peu plissée, il ajoute 3 familles nouvelles :

— les Cymatocératidés, regroupant toutes les formes à test orné de côtes ou de plis, quel que soit leur ligne de suture ;

— les Paracenocératidés, pour les genres à région ventrale déprimée et concave, avec un lobe ventral bien marqué ;

— les Hercoglossidés, pour les formes à ligne de suture fortement plissée, avec un lobe latéral profond.

Enfin, il conserve la famille des Aturiidés pour le seul genre *Aturia*.

Cette classification sera reprise dans ses grandes lignes par les auteurs ultérieurs. Cependant le caractère artificiel de la plupart de ces familles apparaîtra progressivement, entraînant le passage à une classification plus phylétique.

5 — En 1956. B. KUMMEL, dans une importante monographie des genres de Nautilidés post-triasiques, basée sur une révision critique de leurs types, mais malheureusement dépourvue d'un support phylétique solide, conserve les familles de Spath tout en les réduisant au rang de sous-familles. Mais parmi les formes à cloisons plissées, il sépare à juste titre les genres jurassiques, pour lesquels il propose une sous-famille des Pseudaganitines nov., des vrais Hercoglossidés du Crétacé terminal et du Paléogène, ces deux groupes d'origine très différente étant séparés par un large intervalle chronologique. En 1964, dans le Traité International de Paléontologie, KUMMEL leur rend le statut de famille et abandonne le nom de Pseudaganitidés devant celui, synonyme antérieur, de Pseudonautilidés SHIMANSKY et ERLANGER 1955.

6 — Le regroupement en une même famille des Cymatocératidés de tous les Nautilacés à côtes a été vivement critiqué par WIEDMANN (1960) qui montre, au Crétacé supérieur, l'apparition d'une ornamentation de côtes ou de plis dans des genres lisses aussi variés qu'*Eutrephoceras*, *Cimomia* ou *Pseudocenoceras*. De même l'un de nous (TINTANT, 1970) a prouvé que les divers genres ornés distingués par SPATH dans les Nautilés jurassiques, se rattachaient par des passages continus aux divers genres lisses contemporains. La famille des Cymatocératidés est donc un groupement arbitraire, basé sur la possession d'un unique caractère et sans

aucune unité phylétique. SHIMANSKY semble être arrivé à une conclusion identique, puisqu'après avoir admis cette famille dans ses premiers travaux (1957) il l'abandonne par la suite (par exemple 1975).

Enfin, la réunion en une famille des Paracénocératidés de tous les Nautilés post-triasiques à région ventrale concave est également artificielle, et conduit à mettre côte-à-côte des formes d'origine très différente comme *Paracnoceras*, *Aulaconautilus* ou *Heminautilus*.

7 — Le développement convergent de caractères identiques dans des groupes phylétiquement indépendants montre qu'une classification valable des Nautilacés doit être basée sur une connaissance précise de l'évolution de ce groupe. Beaucoup reste à faire dans ce domaine, mais les résultats déjà acquis permettent de dégager les grandes lignes de cette évolution et mettent en évidence un certain nombre d'ensembles homogènes et bien séparés, qui peuvent être considérés comme autant de familles (ou sous-familles) monophylétiques. Ceci nous conduit à proposer une nouvelle classification résumée dans la figure 1, qui appelle quelques commentaires.

#### A) Famille des Cenoceratidae nov.

Le genre *Cenoceras* HYATT (1884) issu des Syringonautilidés triasiques, doit être limité aux formes à enroulement relativement évolutive, à ligne de suture avec un lobe latéral bien marqué et à test réticulé. La forme de la section, primitivement trapézoïdiforme, peut varier beaucoup. A ces formes typiquement liasiques, on adjoint généralement des types variés dont le test tend à devenir lisse (1). SPATH y avait distingué plusieurs genres non admis par KUMMEL, mais dont la validité pourrait être confirmée par les études phylétiques en cours.

Dans le Jurassique moyen, beaucoup d'espèces montrent une tendance à l'aplatissement de la région ventrale, qui devient progressivement concave chez les formes de grande taille, et entraîne le développement du lobe ventral (genre *Paracnoceras* Spath 1927). L'évolution très graduelle et sans doute polyphylétique de ce caractère ne justifie pas le maintien d'une famille spéciale pour ce genre et les quelques formes satellites (*Somalinautilus* Spath 1927, *Tithonoceras* Retowski 1894) qui en divergent.

Au Crétacé, cette famille se prolonge sans doute par le genre *Pseudocnoceras* Spath 1927, dont les premiers représentants au Berriasien sont plus proches, par leur section et leur ligne de suture, de *Paracnoceras* que des *Eutrephoceras* contemporains. De ce groupe dérive au Crétacé inférieur la lignée des *Heminautilus*, dont la ligne de suture devient progressivement très sinueuse et la région ventrale concave (CONTE, 1980).

Enfin, de ces genres lisses dérivent, à divers niveaux, des formes ornées de côtes transversales pour lesquelles on peut conserver certains genres autrefois attribués aux Cymatocératidés (*Procyamatoceras* Spath pour les

(1) Cette ornementation réticulée persiste cependant sur le premier tour de tous les Nautilacés, jusqu'au Nautilé actuel, confirmant l'unité phylétique du groupe.



formes issues de *Cenoceras*, *Cymatonautilus* Spath pour celles dérivant de *Pseudocenoceras*, *Anglonautilus* Spath 1927 pour des formes à région ventrale ornée de gros plis, dérivant de *Pseudocenoceras*). Dans le genre *Heminautilus*, certaines espèces sont ornées et d'autres lisses.

### B) Famille des Pseudonautilidae Shimansky et Erlanger, 1955.

Elle regroupe les formes du Jurassique et du Crétacé inférieur à cloisons fortement plissées, avec un lobe latéral profond. Le genre principal correspond à *Pseudaganides* Spath 1927, représenté de l'Aalénien au Tithonique par une série d'espèces montrant une tendance au développement d'un lobe externe sur la région ventrale. Dans le Jurassique supérieur, cette évolution s'accroît et le lobe externe peut devenir profond et anguleux (genre *Xenocheilus* Shimansky et Erlanger 1955). Le maximum de complexité de la cloison est atteint dans *Pseudonautilus* Meek, 1876, du Tithonique.

L'origine de cette famille doit être recherchée dans le genre *Cenoceras* comme le montre la persistance de l'ornementation longitudinale chez certaines espèces primitives comme *Pseudaganides subsinuatus* d'Orb.

Peut-être faut-il la situer dès le Lias inférieur où a été décrite (PRINZ, 1905) une forme à cloison très sinueuse, « *Nautilus* » *kochi*. Mais cette espèce montre, dans sa section triangulaire et sa ligne de suture à lobe latéral étroit suivi d'une large et haute selle latérale, des caractères très originaux qui paraissent s'opposer à une telle dérivation. Peut-être faut-il y voir un descendant attardé de Clydonautilidés rhétiens comme *Proclydonyceras fastigatum* Schafh (MARCHAND et TINTANT, 1971). En ce cas, il conviendrait de reprendre pour cette forme le genre *Hercoglossoceras* Spath 1927.

Enfin, on peut regrouper dans le genre *Paracymatoceras* Spath 1927 des formes qui montrent, avec la ligne de suture caractéristique de la famille, une ornementation vigoureuse de côtes transversales. Ces types apparaissent de façon discontinue, dans le Callovien, l'Oxfordien sup. et le Tithonique, et se prolongent au Crétacé alors que les types lisses de la famille ont disparu. Le genre *Palelialia* proposé par SHIMANSKY (1955) pour ces derniers ne paraît pas s'imposer.

### C) Famille des Nautilidae de Blainville, 1825.

Nous la limitons aux formes involutes, nautilicônes à sphérocoûnes, à test lisse ou orné, présentant une ligne de suture droite ou peu sinueuse, dépourvue de lobe externe. Ce groupe est représenté d'abord par le genre *Eutrephoceras* Hyatt, 1894, qui débute dès le Toarcien avec des formes comme « *Nautilus* » *toarcensis* d'Orb., présente son acmé au Crétacé et se prolonge jusqu'au Miocène. L'enroulement est sphérocoûne, la ligne de suture presque droite avec, au plus, un large lobe latéral peu profond.

Certaines espèces présentent un lobe latéral mieux marqué suivi d'une selle latérale devenant plus saillante : on passe de façon très graduelle

et sans doute polyphylétique au genre *Cimomia* Conrad (1866), connu du Jurassique supérieur au Miocène (2).

Le genre *Nautilus*, avec sa suture nettement plus sinueuse (lobe latéral bien marqué suivi d'une selle latérale et de l'ébauche d'un lobe ombilical) est uniquement actuel. On admet généralement qu'il dérive d'*Eutrephoceras*, mais sa cloison plissée le rapproche plutôt de certains *Cimomia*. Pour cette raison, et contrairement à l'usage qui, depuis SPATH, le place dans les Hercoglossidés, nous maintenons le genre *Cimomia* dans les Nautilidés.

Cette attribution est renforcée par l'étude des formes ornées (genre *Cymatoceras* Hyatt, 1984) qui en dérivent au Crétacé. Si la plupart des espèces de ce genre se rapprochent d'*Eutrephoceras* par leur ligne de suture très simple, d'autres présentent une ligne de suture plus sinueuse et dérivent sans doute de *Cimomia*. Il serait absurde de placer ces formes dans deux familles différentes.

D'autres rameaux latéraux à ornements divers apparaissent plus sporadiquement, au Crétacé inférieur (*Eucymatoceras* Spath, 1927) ou à l'Oligocène (*Neocymatoceras* Kobayashi, 1954).

Pour souligner ses différences avec le Nautilé actuel, MILLER (1951) avait proposé une famille des Eutrephoceratidés pour le seul genre *Eutrephoceras*. Cette position ne saurait être acceptée.

#### D) Famille des Aturiidae Chapman, 1857.

Cette dernière famille regroupe un ensemble de formes à cloisons très plissées, avec un lobe latéral profond, souvent anguleux, mais dépourvues de lobe externe. A partir de *Cimomia* se différencie, à la base du Crétacé supérieur, un nouveau groupe de formes où la cloison se plisse progressivement. Une première lignée montre une section comprimée, triangulaire, avec une région ventrale étroite, souvent anguleuse. La suture est d'abord peu plissée de type *Cimomia* (genre *Angulithes* Montfort, 1808), puis devient de plus en plus sinueuse (genre *Deltoidonautilus* Spath, 1929). Le genre *Teichertia* Glenister, Miller et Furnish, 1956 a été proposé pour une espèce de *Deltoidonautilus* présentant un lobe ombilical supplémentaire, mais la cloison de ces formes doit être mieux connue avant d'en accepter la validité.

De ce groupe se séparent au Campanien des formes à section épaisse, à région ventrale arrondie et cloison très sinueuse à 5 lobes (genre *Hercoglossa* Conrad 1866). Un passage graduel conduit à des formes où le lobe latéral devient anguleux, avec un siphon plus dorsal (genre *Aturoidea* Vredenburg 1925), puis, au Paléogène, au genre très spécialisé *Aturia* Bronn, 1838, à cloisons très anguleuses et siphon dorsal logé dans une dépression de la cloison.

Chez toutes ces formes, la cloison dessine dans la région ventrale une large selle élevée. Le lobe ventral, si fréquent chez les Pseudonautilidés,

(2) Un essai de subdivision du genre *Eutrephoceras* en 3 sous-genres basés sur le degré d'évolution de la ligne de suture (SCHULTZ, 1976) paraît prématuré dans la mesure où il n'est basé sur aucune justification phylétique.

manque habituellement ici. Il ne s'observe, de façon très discrète, que dans deux espèces du Paléocène. Le genre *Woodringia* proposé par STENZEL (1940) pour ces formes ne paraît pas utile.

Il ne nous semble pas souhaitable de séparer *Aturia* des formes qui le précèdent et auxquelles il est étroitement lié. Tout au plus pourrait-on le placer, en raison de sa haute spécialisation, dans une sous-famille des *Aturiinae*, et laisser les formes moins évoluées dans une sous-famille des *Hercoglossinae*.

Dans cette famille le test reste généralement lisse, ce qui se comprend aisément si le plissement de la cloison correspond à une adaptation à un milieu profond, et l'ornementation au contraire à une vie en eau peu profonde. La seule exception concerne une forme du Crétacé terminale, proche d'*Angulithes*, pour laquelle a été proposé le genre *Deltocymatoceras* Kummel, 1956. La distribution stratigraphique des familles et des principaux genres de Nautilacés est indiquée sur la figure 1.

8 — A l'intérieur des familles et des genres ainsi définis, basés essentiellement sur la structure de la cloison et sur les caractères du test, de nombreuses variations peuvent porter sur l'enroulement, la forme de la section, l'espacement des cloisons, la position du siphon. Elles permettent la description de près d'un millier d'espèces, dont l'inventaire est loin d'être terminé. Beaucoup de celles-ci, dans le passé, ont été basées sur des individus isolés et l'absence de données sur la variabilité des Nautilidés rendait douteuse leur validité. Les premières études de variabilité auxquelles nous nous sommes livrés (MARCHAND et TINTANT, 1971 ; TINTANT, 1976) montrent dans la plupart des cas une variabilité intraspécifique très faible, notamment pour les caractères de la cloison et la position adulte du siphon, qui permet une spéciation abondante.

La plupart des espèces fossiles paraissent avoir une durée de vie relativement courte, inférieure à l'étage, et même souvent au sous-étage (environ 2 M.A.). Aucune stase de longue durée n'a été observée. Des taux d'évolution relativement élevés permettent une utilisation chronostratigraphique efficace du groupe.

Dans certains cas, des évolutions phylétiques permettent de suivre en continuité l'histoire de certaines lignées. Tel est le cas pour le genre *Paracenoceras* dans lequel 8 « espèces » se succèdent entre le Bathonien et le Kimméridgien, et pour le genre *Pseudaganides*, où une succession ininterrompue de formes s'étagent de l'Aalénien au Tithonique. Parfois au contraire, l'apparition brusque de formes nouvelles, souvent éphémères, paraît correspondre à des cladogenèses liées à l'occupation de niches écologiques nouvelles.

9 — Toutes ces variations, tant génériques que spécifiques, paraissent résulter d'adaptations à des conditions de milieu bien définies. Le plissement progressif de la ligne de suture semble correspondre, comme chez les ammonites (TINTANT *et al.*, 1982) à une adaptation à une vie en milieu océanique relativement profond. Il est intéressant de souligner, de ce point de vue la distribution très différente, dans les sédiments jurassiques, du genre *Paracenoceras*, lié à des milieux de plate-formes internes, et du genre *Pseudaganides* localisé dans des sédiments pélagiques profonds.

De même, le développement de l'ornementation nous semble correspondre à une adaptation à une vie en eau peu profonde et agitée, où le développement des côtes permet une consolidation de la coquille.

Enfin, la position du siphon, plus ou moins haut dans la cloison, pourrait avoir également une valeur adaptative liée aux problèmes de flottaison et de déplacement vertical de l'animal.

Dans ces conditions, il n'est pas étonnant que de telles adaptations puissent se répéter indépendamment, dans des lignées différentes et à des moments divers.

### Conclusion.

L'histoire des Nautilidés post-triasiques montre clairement qu'à l'intérieur d'un type d'organisation bien défini, correspondant à une certaine solution apportée au problème de la flottaison qui domine toute l'évolution des céphalopodes, de nombreuses variations peuvent se produire en réponse aux nécessités de l'adaptation à des milieux divers, et conduire de façon itérative à la production de nombreuses espèces, de genres, voire de familles étroitement liées aux facteurs de l'environnement.

Mais ces variations n'affectent pas la stabilité du type fondamental qui se perpétue sans tendance évolutive notable depuis plus de 200 MA. A la permanence du groupe, s'oppose l'incessante broderie des adaptations temporaires et locales qui se répètent, de façon parfois étroitement convergente, au gré des variations du milieu.

La notion de fossile vivant est ambiguë dans la mesure où l'on y confond souvent deux phénomènes bien distincts ; la persistance d'un type structural défini, n'évoluant pas pendant toute la durée de vie d'un groupe, et la longévité d'une espèce demeurant inchangée morphologiquement durant des durées géologiques importantes (c'est-à-dire la *stase* au sens d'ELDREDGE et GOULD, 1972, et GOULD et ELDREDGE, 1977).

Contrairement à ce qu'affirme STANLEY (1979), ces deux notions ne sont pas nécessairement liées, et les Nautilacés montrent clairement qu'il n'y a pas toujours corrélation entre la stabilité d'un groupe et une faible diversité spécifique. Si le Nautilé ne présente aujourd'hui qu'un petit nombre d'espèces, ceci n'est qu'un caractère accidentel, lié sans doute à l'apparition très récente de ce genre. Dans le passé, les taux de spéciation chez les Nautilacés ont été souvent très élevés (notamment au Lias et au Crétacé supérieur), et la diversification des taxons toujours abondante ; aucun phénomène de stase, au contraire, n'a pu être relevé au niveau des espèces, même dans des genres de très longue durée de vie comme *Eutrephoceras*.

Sans doute vaut-il mieux parler ici de groupe panchronique que de fossile vivant.

(Institut des Sciences de la Terre et L.A. au CNRS n° 157,  
Université de Dijon, 6, boulevard Gabriel, 21100 Dijon).

## BIBLIOGRAPHIE.

- On trouvera une bibliographie très complète des Nautilacés post-triasiques dans KUMMEL, 1956. Nous indiquons seulement ici les articles récents cités dans cette note.
- CONTE, G. (1980). — *Heminautilus sanctaerucis*, nouvelle espèce de Nautiloïde crétacé. *Geobios*, vol. 13, fasc. 1, p. 137-141, 1 pl.
- ELDRIGE, N. et GOULD, S. J. (1972). — Punctuated Equilibria, an alternative to phyletic gradualism, in *Models in Paleobiology*, T. J. M. Schopf edit., Freeman, Cooper and C<sup>o</sup>, San Francisco, p. 82-115.
- FLOWER, R. J. et KUMMEL, B. (1950). — A classification of the Nautiloidea. *Journ. Pal.*, vol. 24, n<sup>o</sup> 5, p. 604-616, 1 fig.
- GLENISTER, B. F., MILLER, A. K. et FURNISH, W. M. (1956). — Upper Cretaceous and Early Tertiary Nautilids from Western Australia. *Journ. Pal.*, vol. 30, n<sup>o</sup> 3, p. 492-503, pl. 53-56.
- GOULD, S. J. et ELDRIGE, N. (1977). — Punctuated equilibria : the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, vol. 3, n<sup>o</sup> 2, p. 115-151.
- KOBAYASHI, T. (1954). — A new Cymatoceratid from the Paléogène of Northern Kyushu in Japan. *Jap. Journ. Geol. Geog. Trans.*, vol. 24, pl. 15-21, pl. 4-5.
- KUMMEL, B. (1953). — The ancestry of the family Nautilidae. *Breviora*, n<sup>o</sup> 21, p. 1-7.
- KUMMEL, B. (1956). — Post triassic Nautiloid Genera. *Bull. Comp. Zool. Harvard*, vol. 114, n<sup>o</sup> 7, p. 224-494, pl. 1-28, fig. 1-35.
- KUMMEL, B. (1964). — Nautilida, in *Treat. Invert. Pal.*, part K, Mollusca 3, p. 383-466, fig. 286-337.
- MARCHAND, D. et TINTANT, H. (1971). — Etudes statistiques sur *Pseudaganides aganiticus* (Schloth.) et diverses espèces voisines. *Bull. Scient. Bourgogne*, vol. XXVIII (1971), p. 111-169, 4 pl.
- MILLER, A. K. (1951). — Tertiary Nautiloids of west-coastal Africa. *Mus. Congo Belge*, sér. 8, sci. géol., vol. 8, 88 p., pl. 8-31.
- MILLER, A. K. (1947). — Tertiary Nautiloids of the Americas. *Mem. Geol. Soc. America*, vol. 23, p. 1-243, pl. 1-100.
- SCHULTZ, O. (1976). — Zur Systematik der Nautilidae. *Anzeig. öster. Akad. Wiss. Wien, Math. Natur. Kl.*, vol. 113, p. 43-51.
- SHIMANSKY, V. N. (1955). — Krevizii nekotorykh grypp golovonogik Molluskov. *Bull. Mosk. ob. ispytat. prirody, otd. geol.*, vol. 30, n<sup>o</sup> 1, p. 96-97.
- SHIMANSKY, V. N. (1951). — O Rasprostraneni melovykh Nautiloidei b SSSR. *Trudy Mosk. ob. Ispytat. Prirody, otd. geol.*, 1, p. 152-159, pl. 1-2.
- SHIMANSKY, V. N. (1957a). — Sistematika i Filogenia otyada Nautilida. *Mosk. Obshch. Ispyt. Prir., Bull.*, vol. 32, p. 105-120.
- SHIMANSKY, V. N. (1957b). — O cemeistve Pseudonautilidae Hyatt 1900. *Doklady Akad. SSSR*, t. 112, n<sup>o</sup> 1, p. 127-129, 1 pl.
- SHIMANSKY, V. N. (1975). — Melovye Nautiloidei. *Acad. Sci. URSS, Trans. Pal. Inst.*, vol. 150, p. 1-208, pl. L-XXXIV.
- SHIMANSKY, V. N. et ERLANGER, A. A. (1955). — O nakodkeh Triasovykh Nautiloidei v SSSR. *Bull. Mosk. ob. ispytat. prirody, otd. geol.*, vol. 30, n<sup>o</sup> 3, p. 95-96.
- SPATH, L. F. (1927). — Revision of the jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). *Mem. Geol. Surv. India, Pal. Indica N.S.*, vol. IX, mém. 2, part I, p. 1-71, pl. I-VII.
- STANLEY, S. M. (1979). — Macroevolution, Pattern and process. W. H. Freeman and C<sup>o</sup>, San Francisco, p. 1-332.
- STENZEL, H. B. (1940). — Tertiary Nautiloids from the Gulf coastal Plain. *Texas Univ. Publ.*, n<sup>o</sup> 3945, p. 731-794, pl. 35-42.
- TINTANT, H. (1970). — Les Nautilés à côtes du Jurassique. *Ann. Paléont., Invert.*, vol. LV, fasc. 1, p. 53-96, pl. A-E.

- TINTANT, H. (1976). — Description de quelques Nautilidés du Lias portugais. *Comm. Serv. Geol. Portugal*, vol. LVII, p. 245-260, pl. L-IV.
- TINTANT, H. (1982). — Pourquoi les Nautilus ont-ils survécu aux Ammonites. 9<sup>e</sup> R.A.S.T. Paris, p. 602.
- TINTANT, H., MARCHAND, D. et MOUTERDE, R. (1982). — Relations entre les milieux marins et l'évolution des ammonoidés au Jurassique : les radiations adaptatives du Lias. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7<sup>e</sup> sér., t. XXIV n° 5-6, p. 951-961.
- TOBIEN, H. (1964). — Ueber Suturen nautiliconer Nautiloidea (Cephalopoda). *Notizbl. Hess. Landsamt. Bodenforsch.*, t. 93, p. 47-60, 14 fig.
- WIEDMANN, J. (1960). — Zur Systematik jungmesozoischer Nautiloidea. *Palaeontographica*, Bd. 115, Abt. A, p. 144-206, 11 pl., 26 fig.
-