C.R. Acad. Sci. Paris,
t. 319, série II,
p. 1239 à 1245,
1994

Un exemple d'atavisme: la présence de tubercules dans le genre *Somalinautilus* (Nautiloidea, Jurassique moyen de Bourgogne)

Henri Tintant

Centre des Sciences de la Terre,
Université de Bourgogne, UA 157,
CNRS,
6, boulevard Gabriel, 21000 Dijon,
France.

Résumé Une espèce nouvelle de Nautile, *Somalinautilus clavifer* nov. sp. provenant du Bathonien inférieur de Bourgogne, est caractérisée par le développement, sur sa loge d'habitation, de côtes rétroverses terminées par un fort tubercule allongé longitudinalement. Cette ornementation se retrouve, atténuée dans une autre espèce d'âge oxfordien. L'intérêt de ces observations vient du fait que l'existence de tubercules, fréquente dans les Nautiles paléozoïques ou triasiques, semblait disparaître après la coupure profonde qui sépare ces formes de leurs successeurs post-triasiques. La réapparition de ce caractère au Jurassique moyen relève donc d'un phénomène d'atavisme.

Mots-clés : Evolution, Céphalopodes, Jurassique, Bourgogne (France).

Abstract **An example of atavism: the occurrence of tubercles in the genus *Somalinautilus* (Nautiloidea, Middle Jurassic of Burgundy)**

A new species of Nautilid, *Somalinautilus clavifer*, from the Lower Bathonian of Burgundy, is characterized by the development on the body chamber of retroverted ribs terminated by longitudinally elongated tubercles. Such ornamentation with a less prominent form is found in one other species of Oxfordian age. These observations are interesting in that tuberculate ornamentation, which was commonplace in Paleozoic and Triassic Nautilids, seemed to have vanished after the major break that separates these taxa from their post-Triassic descendants. The resurgence of this character in mid-Jurassic species is a good example of atavism.

Keywords : Evolution, Cephalopods, Jurassic, Burgundy (France).

Abridged English Version

POST-TRIASSIC Nautilids are separated from their ancestors by a major break (Kummel, 1956, 1964) that confer on them an unquestionable monophyletic character and they display no innovative characters compared to those earlier forms. Until now they seemed to be characterized by poorer ornamentation, because they lost the ability to produce tubercles. Although tubercles occurred in many earlier forms, they are not found after the Triassic. However, the discovery of a new species, *Somalinautilus clavifer*, in the mid-Jurassic of Burgundy, forces us to temper this assertion.

More than fifty specimens of the new species have been collected in the rich deposits of Saint-Benin-d'Azy (Nièvre, France) and are precisely dated as Lower Bathonian (Zigzag zone, Macrescens sub-zone). The species was long known for its inner whorls adorned with plain growth striae. Prominent retroverted ribs confined to the sides (**figure 2 a, b**) appear at the end of the phragmocone. The recent discovery of the adult stage shows that, on the body chamber, the ribs end on either side of the convex outer region by prominent longitudinally elongated tubercles (*clavi*), set at a slight angle relative to the ventral keel (**figure 1 a-c**).

All the other shell characters: – large flared umbilicus whose wall becomes concave in

Note
présentée par
Philippe Tacquet.
remise le 4 juillet 1994,
acceptée après révision le 6 octobre 1994.

adult, thick trapezoidal cross-section rounded at the base and becoming concave at the top, convex outer region bounded by two furrows lined with angular keels (**figure 3 a, b**) – allow us to ascribe this species to the genus *Somalinautilus* Spath (1927). However, the type species of this genus, *Nautilus antiquus* Dacqué (1910, nom. nov. for *Nautilus bisulcatus* Dacqué, 1905, not de Koninck), from the Kimmeridgian of Somalia, known from the internal mould of a single well preserved specimen, exhibits no trace of ornamentation.

Ornamentation has often been considered to have a great significance for taxonomy, and Nautilids with transverse ribs were grouped in the family of Cymatoceratids. However, recent work (Wiedmann, 1960; Tintant and Kabamba, 1985; Tintant, 1994) shows that this type of ornamentation may be reiterated in all lineages of post-Triassic Nautilids, initially as individual variation, before giving rise to distinct species and even genera. It seems to correspond to an adaptation to a turbulent environment.

The discovery of a second species, *S. marchandi* nov. sp. (**figures 5-7**) in the Callovian of Burgundy, with very faint traces of the same ornamentation on the external mould of the body chamber, partly fills the morphological and stratigraphical gap between the Bathonian species and the Kimmeridgian one.

The recurrence of tubercules in a mid-Jurassic species, after they had vanished in late Triassic *Nautilus*, is a typical instance of atavism, *i.e.* the sudden reappearance of a primitive character that was thought to have disappeared during the evolution of a group (Hall, 1983). Such phenomena are well known to experimental biologists, who have managed to reproduce the four primitive wings of Diptera, or the fibula in chickens, a bone which disappeared in birds after the Cretaceous. Palaeontology shows this process in action, notably in the evolution of Cephalopods. Atavism accounts for the reappearance in several Upper Cretaceous ammonite genera of a mode in the division of sutural lobes, characteristic of Goniatitina and lost at the end of the Permian, or the discovery of extended spines on either side of the opening in some Jurassic Nautilids (Tintant, 1989), although this character was previously known only in Carboniferous or Permian forms.

In such instances, it is as if the whole of the evolutionary genetic potential of groups with a stable ground plan were a software package capable of providing a limited set of programmes for the species to adapt itself to the environmental demand (Tintant, 1985). Although some of these programmes seem to disappear in the course of the group's history, outpaced by evolution, they remain always possible and may re-appear occasionally.

Comme leurs lointains parents les Ammonites, les Nautiles connaissent, à la fin du Trias, une crise profonde entraînant la disparition de la quasi-totalité de leurs représentants antérieurs. Seul le genre *Cenoceras* passe dans le Lias, où il donne une nouvelle radiation adaptative aboutissant au genre actuel *Nautilus* (Kummel, 1956, 1964). Mais, aussi bien chez les Ammonites que chez les Nautiles, ces coupures ne se traduisent par aucun effet notable dans leur structure : aucune révolution génétique, aucune apparition de caractères nouveaux ne s'y manifeste, aucune différence notable dans l'ornementation ou la ligne de suture ne peut être signalée entre formes anté ou post-triasiques.

Chez les Nautiles cependant, un trait important de l'ornementation semblait disparaître après le Trias, alors qu'antérieurement il existait souvent, et dans la plupart des familles, des tubercules plus ou moins développés, depuis le Lias aucun genre, aucune espèce, ne présente plus trace de ce type d'ornementation, qu'on pouvait donc considérer comme définitivement disparu. Tout récemment cependant, j'ai pu observer une exception à cette règle dans une espèce nouvelle de Nautile du Bathonien inférieur de Bourgogne, dont la loge d'habitation montre des côtes terminées, de part et d'autre de la région ventrale, par de forts tubercules allongés longitudinalement, du type appelé « *clavi* » chez les Ammonites. Cette espèce, décrite ici sous le nom de *Somalinautilus clavifer* nov. sp., attire l'attention sur l'importance du phénomène d'atavisme dans l'évolution.

Ce nautile est représenté dans le gisement très riche de Saint-Benin-d'Azy (Nièvre) par

une cinquantaine de spécimens parfaitement conservés, avec leur test intact. Les nombreuses ammonites l'accompagnant permettent de le dater très précisément du Bathonien inférieur (zone à Zigzag, sous-zone à Macrescens). Le développement ontogénique de l'espèce permet d'y distinguer trois stades.

Dans les tours internes ($D > 30$ mm), la section est rectangulaire, à peine plus épaisse que haute, les flancs plats convergent vers la région externe plano-convexe, limitée par des rebords anguleux. Le test ne montre que de fines stries d'accroissement, radiales à la base du tour, puis de plus en plus rétroverses et dessinant sur la région externe un large sinus peu profond, formant un V obtus.

Sur le dernier demi-tour du phragmocône, la section (**figure 3**) s'épaissit, les flancs se bombent dans leur moitié inférieure, tandis que leur partie supérieure devient concave. La région ventrale reste convexe et ses rebords très anguleux sont bordés intérieurement d'un léger sillon. Sur les flancs apparaissent des côtes transversales espacées, de plus en plus vigoureuses et parallèles aux stries qui persistent à leur surface. Elles se terminent aux rebords ventraux, sans passer sur le ventre (**figure 2 a, b**).

Enfin sur la loge d'habitation (**figure 1 a-c**) ces côtes s'épaississent progres-sivement pour se terminer par de forts *tubercules allongés* (*clavi*), légèrement obliques sur la carène anguleuse qui borde la région externe. Celle-ci ne présente que de fines stries d'accroissement, dont certaines se renforcent un peu, indépendamment des côtes latérales.

Bien marquée sur l'holotype, cette ornementation tuberculée s'observe également, bien que moins nettement, sur deux autres spécimens munis de leur loge d'habitation. Les cloisons (**figure 4**) et le siphon sont également visibles sur plusieurs spécimens venant de gisements voisins, où la fossilisation ne livre souvent que des moules internes (**figure 5**). Sur ceux-ci, l'ornementation est atténuée, mais généralement encore visible.

ATTRIBUTION GÉNÉRIQUE

Par son ornementation tuberculée, cette espèce, évidemment nouvelle, diffère de tous les Nautiles post-triasiques connus à ce jour. Même son attribution générique pose un problème délicat. La région ventrale aplatie et bien délimitée évoque la famille des Paracenoceratidae. Mais ce taxon, basé sur un caractère itératif susceptible d'apparaître dans des lignées différentes, est un groupement artificiel dépourvu de valeur naturelle (Tintant et Kabamba, 1983). Le genre *Paracenoceras* Spath (1927, p. 31), au sens strict, correspond à une lignée de formes de très grande taille (200 à 600 mm) où l'aplatissement du ventre, puis sa concavité, n'apparaissent qu'au début du dernier tour, à des diamètres supérieurs à 100 mm. Les rebords de la région externe ne sont anguleux que dans certaines espèces. Le genre *Cymatonautilus* Spath, dont le type est le *Nautilus julii* d'Orbigny, *voir* Tintant, 1969) ressemble à la présente espèce par son ombilic en entonnoir, cependant plus large, et par son ornementation de fortes côtes transversales. Mais ces côtes débutent beaucoup plus tôt et traversent la région ventrale précocément concave en y dessinant un fort sinus en angle aigu. On n'y observe aucune trace de tubercules.

C'est surtout avec le genre *Somalinautilus* Spath (1927, p. 32) que notre espèce montre les plus grandes ressemblances. Ce genre a été créé pour l'espèce *Nautilus antiquus* Dacqué (1910, nomen novum pour *N. bisulcatus* Dacqué, 1905, non de Koninck, 1878), représentée par un seul exemplaire, un moule interne adulte assez bien conservé, provenant du Kimméridgien de Somalie. Il montre de grandes ressemblances avec l'espèce bourguignonne : ombilic étroit, profond, en entonnoir à rebord anguleux ; section assez épaisse avec flancs bombés à la base, excavés au sommet, région externe convexe bordée de deux légers sillons précédant un rebord latéral anguleux. Les cloisons assez rapprochées sont peu plissées. L'espèce ne semble jamais avoir été retrouvée depuis sa description.

Le bref rappel des caractères essentiels du type africain montre la grande ressemblance qu'il offre avec l'espèce décrite ici. Il existe certes entre elles un grand hiatus, tant stratigraphique que géographique. Mais la découverte de formes voisines dans le Bathonien supérieur de Madagascar (non encore décri-

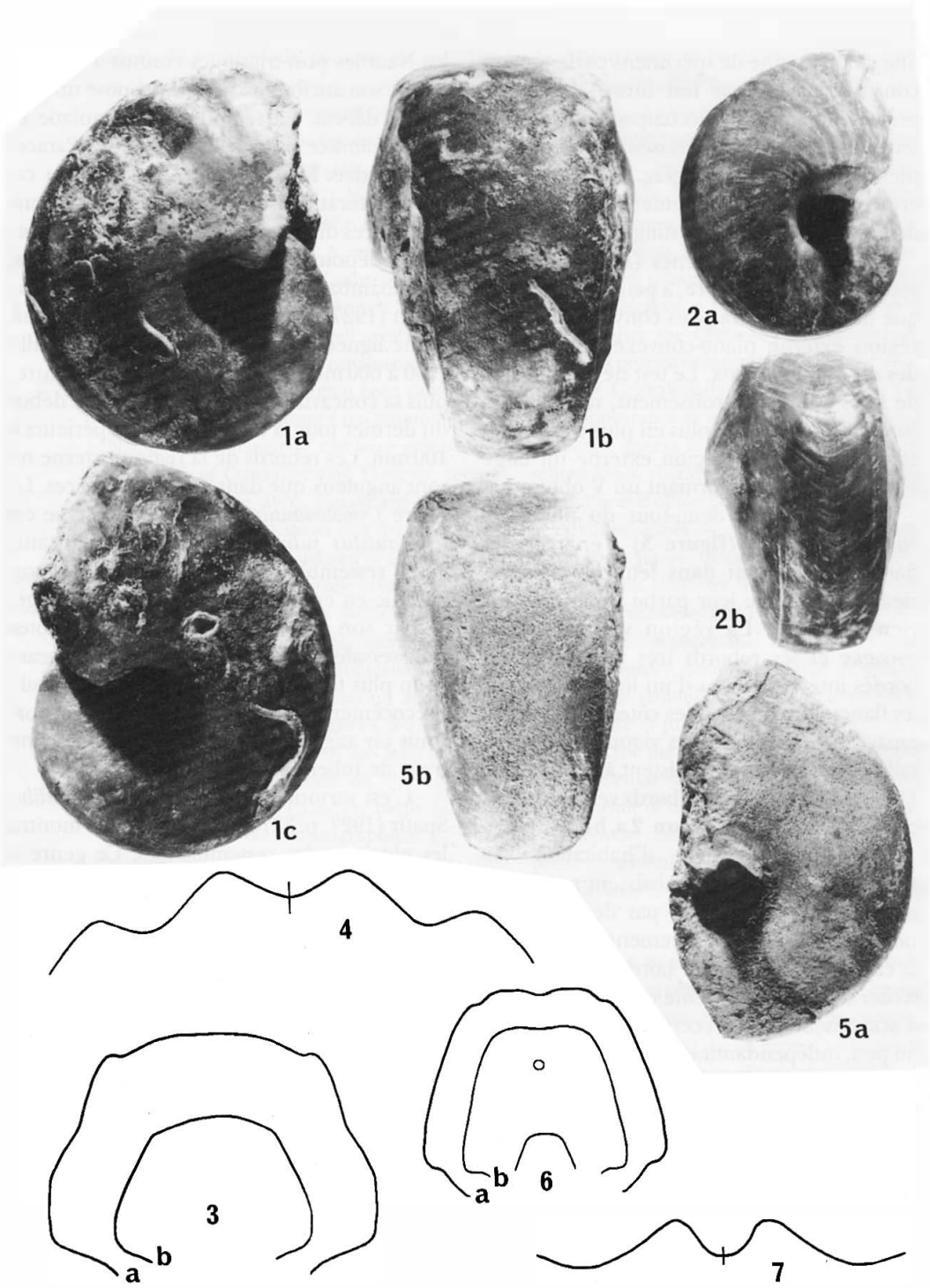

Figure 1-2 *Somalinautilus clavifer* nov. sp. 1 a-c : Holotype, Bathonien inférieur, Saint-Benin-d'Azy (Nièvre) ; Sp. 1, Coll. SPILMONT, Centre Sciences de la Terre, Université de Bourgogne, Dijon. 1 a et 1 c : vues latérales. 1 b : vue ventrale. 2 a, b : Paratype, Sp. 2, montrant l'apparition des côtes. Même provenance, même collection. 2 a : vue latérale. 2 b : vue ventrale.

1 a-c: Holotype, Lower Bathonian, Saint-Benin-d'Azy (Nièvre), n° Sp. 1, coll. SPILMONT, Earth Sci. Center, University of Burgundy, Dijon. 1 a and 1 c: lateral views. 1 b: ventral view. 2 a, b: Paratype, Sp. 2, showing the appearance of ribs. 2 a: lateral view. 2 b: ventral view.

Figure 3 a, b Sections transversales du dernier tour de l'holotype. 3 a : à l'extrémité adorale de la loge d'habitation. 3 b : à l'extrémité adorale du phragmocône.

3 a, b: Transverse cross-sections of the last whorl of holotype. 3 a: at the adoral end of the body chamber. 3 b: at the end of phragmocone.

Figure 4 Ligne de suture, relevée sur un moule interne adulte provenant de L'Aiguillon (Nièvre). Coll. Centre Sci. Terre, Dijon.

Suture line, taken on an adult mould from L'Aiguillon (Nièvre).

Figure 5-7 *Somalinautilus marchandi* nov. sp. 5 a, b : Holotype, Callovien supérieur, Curtil-Vergy (Côte d'Or). n° G.714a, Coll. Marchand, Centre Sci. Terre, Univ. de Bourgogne, Dijon. 5 a : vue latérale. 5 b : vue ventrale.

Holotype, Upper Callovian, Curtil-Vergy (Côte d'Or). n° G 714a, Coll. Marchand. Earth Sci. Center, Univ. of Burgundy, Dijon. 5 a: lateral view. 5 b: ventral view.

Figure 6 a, b Sections transversales du dernier tour. 6 a : à l'extrémité adorale de la loge d'habitation. 6 b : à l'extrémité du phragmocône.

Transversal cross-sections of the last whorl. 6 a: at the end of body chamber. 6 b: at the end of phragmocone.

Figure 7 Ligne de suture de l'holotype.

Suture line, taken from the holotype.

Toutes figures (90 %)

All figurations (90%).

tes), puis dans le Callovien de Bourgogne (*Somalinautilus marchandi* nov. sp. (**figures 6-7**, *voir* ci-dessus), vient combler en grande partie cet intervalle. Cependant, la découverte de la loge d'habitation avec son ornementation tuberculée pose problème, dans la mesure où le type somalien semble bien n'en pas présenter.

Kummel (1956, p. 411) attribue, en outre, au genre *Smalinautilus* deux espèces du Jurassique moyen d'Europe occidentale *Nautilus fuscus* Crick (199XX, p. 122) et *N. clausus*

(Foord et Crick, 1890, non d'Orb. Si la première, malgré une section et une ligne de suture très différente, peut se rapprocher des formes typiques de ce genre par la présence d'une carène latéro-ventrale, la seconde espèce, de grande taille, à ombilic clos et section arrondie, ne montre rien de commun avec les formes étudiées ici.

SIGNIFICATION DE L'ORNEMENTATION CHEZ LES NAUTILES

On lui attribue habituellement une grande valeur taxinomique. Chez les Nautilacés, la présence de côtes transversales sur le dernier tour a été considérée depuis le siècle dernier, comme un caractère générique (*Cymatoceras*, Hyatt, 1898), puis même comme caractéristique d'une famille homogène, les Cymatoceratidés que Kummel (1956) considère « comme une seule unité génétique basée sur un dénominateur commun, l'ornementation costée ». Cette unité présenterait une radiation adaptative conduisant à de nombreuses homéomorphies avec les formes lisses contemporaines. En réalité, des études plus précises montrent que le développement des côtes transversales, qui correspond à un simple renforcement des stries d'accroissement, fait partie des potentialités évolutives de toutes les espèces post-triasiques et que ce caractère est susceptible d'apparaître dans les lignées les plus diverses, soit comme simple variation individuelle, soit comme caractère spécifique, et même parfois comme caractéristique d'un groupe générique (Wiedmann, 1960; Tintant, 1970, 1993). La nature adaptative d'un tel caractère, renforçant la solidité de la coquille, explique le caractère itératif de ses apparitions.

Chez les Nautiles anté-jurassiques, la présence de tubercules est ordinairement considérée comme un caractère de rang générique. Mais une telle conception purement typologique ne tient aucun compte de la variabilité des caractères. Chez les Ammonites, il semble bien que présence ou absence de tubercules soit un caractère monofactoriel, de l'ordre d'une simple mutation génique. C'est ce que suggère la présence de « chimères », coquilles dont une face montre des tubercules absents sur l'autre (Tintant, 1977). Il semble imprudent de créer un nouveau genre basé sur la seule ornementation. Celle-ci, n'apparaissant que tardivement dans l'ontogenèse de l'espèce bathonienne, ne s'observe pas dans celle du Kimméridgien, soit par suite d'une hétérochronie de croissance, soit simplement en raison de la conservation insuffisante du moule interne. Ceci est d'autant plus probable que, dans l'espèce intermédiaire d'âge callovien décrite ci-dessous, connue elle aussi à l'état de moule interne, un examen attentif en lumière rasante laisse soupçonner la présence sur les flancs de larges côtes rétroverses, épaissies en tubercules au voisinage de la carène latéro-ventrale.

L'ornementation de *Somalinautilus clavifer*, si elle est unique dans tous les Nautiles post-triasiques, n'est pas, par contre, sans rappeler certaines formes paléozoïques, par exemple *Foordiceras* Hyatt, 1893. Des tubercules plus ou moins allongés sur le bord externe des flancs apparaissent fréquemment, dans des super-familles et familles diverses, du Carbonifère au Trias (Kummel, 1964).

EN CONCLUSION

La présence de tubercules, caractère assez fréquent dans les Nautiles anté-jurassiques, est devenue très rare après la profonde coupure qui sépare ceux-ci de leurs descendants post-triasiques. Mais elle n'est pas entièrement disparue, puisqu'elle se retrouve dans au moins un groupe de Nautiles du Jurassique moyen. Ainsi ce caractère, provisoirement mis en sommeil, reste toujours inscrit dans les possibilités évolutives du groupe et susceptible de réapparaître momentanément, soit à la faveur de circonstances favorables, soit par simple hasard.

Ceci correspond à un phénomène d'*atavisme*, c'est-à-dire la réapparition imprévue d'un caractère considéré comme disparu depuis longtemps. La génétique actuelle nous montre des exemples très caractéristiques de ce phénomène, avec la possibilité de faire réapparaître les quatre ailes originelles des Diptères dans des mouches actuel-

les, ou encore, chez le poulet, le péroné, disparu du squelette des Oiseaux depuis le Crétacé. La paléontologie montre ce phénomène en action dans de nombreux exemples. Pour rester chez les Céphalopodes, citons, chez certaines Ammonites du Crétacé supérieur, la réapparition du mode adventice de multiplication des éléments de la cloison, caractéristique des Goniatitina et disparu avec elles depuis la fin du Permien. Ou encore, chez les Nautiles, la réapparition, chez certaines espèces du Jurassique, des longues épines prolongeant l'ouverture de la coquille, précédemment connues uniquement dans quelques genres paléozoïques (Tintant, 1989). Ces exemples semblent indiquer que, dans l'évolution d'un groupe correspondant à un plan d'organisation bien défini, l'évolution adaptative (Tintant, 1985) peut mettre en sommeil des caractères provisoirement inutiles, mais qu'elle ne supprime sans doute jamais aucun caractère et que la « mémoire » génétique du groupe reste toujours intacte et disponible en cas de besoin.

ANNEXE SYSTÉMATIQUE

Genre *Somalinautilus* Spath (1937)

Somalinautilus clavifer nov. sp.

Holotype: l'individu Sp. 1, coll. Spilmont, Dijon, **figure 1a, b**).

Gisement et horizon typiques: Saint-Benin-d'Azy (Nièvre) Bathonien inférieur, zone à Zigzag, sous-zone à Macrescens.

Etymologie: du latin *clavus*, clou, en raison de la forme allongée des tubercules.

Diagnose: espèce de petite taille (diamètre maximal: 70 mm environ). Ombilic assez large, à paroi évasée et rebord anguleux. Section trapézoïdale plus épaisse que haute (E/H = 1,20), dont la plus grande épaisseur est située un peu au-dessus du rebord de l'ombilic. Flancs d'abord plats, puis renflés dans leur partie interne et concaves dans leur moitié externe. Ventre convexe, limité par deux légers sillons suivis de rebords latéro-ventraux très anguleux. Cloisons assez espacées (C = 40 %), avec lobes externe et latéral peu profonds. Siphon situé au tiers interne de la hauteur médiane de la cloison. Ornementation consistant en stries d'accroissement fines et denses, rétroverses sur les flancs et formant sur le ventre un sinus large et peu profond. Vers la fin du phragmocône apparaissent sur les flancs de fortes côtes espacées, rétroverses, et terminées par de gros tubercules allongés longitudinalement, un peu obliques sur la carène latéro-ventrale. Les côtes ne traversent pas la région ventrale.

Cette espèce est abondamment représentée dans le Bathonien inférieur (zone à Mascrescens) de la région de Nevers, et notamment dans le riche gisement de Saint-Benin-d'Azy, par des spécimens munis de leur test. Celui-ci manque dans d'autres gisements voisins (L'Aiguillon, Montigny-Saint-Jean,...) permettant l'étude de la ligne de suture et du siphon. Près de 50 spécimens connus, tous du même niveau et de la même région.

Pour les détails et les comparaisons, se rapporter au texte précédent.

Somalinautilus marchandi nov. sp.

Holotype: le spécimen G 714a, coll. D. Marchand (Centre Sci. terre Dijon), **figure XX**).

Gisement et horizon typiques: Curtil-Vergy (Côte d'Or); Callovien supérieur, zone à Athleta, sous-zone à Trezeense.

Etymologie: espèce dédiée à mon collaborateur, Didier Marchand, à qui je dois la communication du type de cette espèce.

Diagnose: espèce de petite taille (diamètre adulte: environ 60 mm) à ombilic large avec paroi évasée et rebord anguleux, section rectangulaire à carrée, un peu élargie à la base sur la loge d'habitation, avec flancs plats, un peu bombés sur la loge. Région ventrale convexe, limitée latéralement par un faible sillon suivi d'une carène ventrale anguleuse, creusée d'un léger sillon médian sur la loge. Cloisons fortement plissées, lobe externe profond, subanguleux, lobe latéral large mais assez profond. Siphon situé au quart externe de la hauteur médiane de la cloison. Moule interne lisse, sauf la loge d'habitation sur laquelle on distingue, en lumière rasante, quelques fortes côtes rétroverses épaissies à leur extrémité supérieure.

Remarque: un second spécimen, provenant du Callovien inférieur (zone à Koenigi)

de Sancé-lès-Mâcon (Saône-et-Loire) correspond à une loge d'habitation adulte dont le diamètre ne dépasse pas 40 mm. Sa petite taille explique sans doute la profondeur un peu plus faible des lobes, la situation moins élevée du siphon, au tiers externe de la cloison, et aussi l'absence de toute ornementation sur le moule interne.

Rapports et différences: par son ombilic évasé, sa section et la forme convexe de sa région ventrale limitée par deux carènes vives, cette espèce ne peut être attribuée qu'au genre *Somalinautilus*, tel qu'il est conçu ici. Elle se distingue nettement de l'espèce précédente par sa section moins trapézoïdale, par son ventre plus étroit montrant chez l'adulte une dépression médiane, et surtout par ses cloisons beaucoup plus plissées et son siphon beaucoup plus élevé. Le faible relief de l'ornementation tient en grande partie au mode de fossilisation, mais aussi sans doute à la taille plus faible de l'adulte.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DACQUE, F., 1905. Beiträge zur Geologie des Somalilandes, II Teil, Oberer Jura, *Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österr.-Ung. u. Orients*, 17, p. 119-159.

DACQUE, F., 1910. Dogger und Malm aus Ostafrika, *Beitr. Z. Paläont. u. geol. Österr.-Ung. u Orients*, 23, p. 1-13.

FOORD, A. H., et CRICK, G. C., 1898. Description of some new or imperfectly defined species of Jurassic Nautili contained in the British Museum (Nat. Hist.), *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 6, 5, p. 388-409.

HALL, B. K., 1983. Developmental mechanisms underlaying the formation of atavism, *Biol. Rew.*, 59, p. 89-124.

HYATT, A., 1883. Genera of fossil cephalopods, *Boston Soc. Nat. Hist. Proc.*, 22, p. 324-484.

KUMMEL, B., 1956. Post-triassic Nautiloid Genera, *Mus. Comp. Zool. Harvard. Bull.*, 114, p. 324-484.

KUMMEL, B., 1964. Nautiloidea, *in*: MOORE, C., *Treat. Invert. paleont. K, Mollusca III*, p. K383-K468.

TINTANT, H., 1960. Les « Nautiles à côtes » du Jurassique, *Ann. paléont. (Invert.)*, LV, p. 53-96.

TINTANT, H., 1985. Gradualisme ou ponctualisme ? L'évolution des Céphalopodes, *La vie des Sciences, C.R. Acad. Sci. Paris*, 2, p. 409-428.

TINTANT, H., 1989. Le problème de l'ouverture à cornes chez les Nautilidés : le cas de *Paracenoceras spinatum* nov. sp. (Oxfordien, Bassin de Paris), *Ann. Paléont.*, 75, p. 103-123.

TINTANT, H., 1993. L'évolution itérative des Nautiles post-triasiques, *Geobios*, MS, 15, p. 359-372.

TINTANT, H. et KABAMBA, M., 1983. Le Nautile, fossile vivant ou forme cryptogène ? Essai sur l'évolution et la classification des Nautilacés, *Bull. Soc. Zool. France*, 108, p. 569-578.

WIEDMANN, J., 1960. Zur Systematik jungmesozoischer Nautiloidea, *Palaeontog.*, 115, p. 144-206.