
SUR LE GENRE ALBIEN D'AMMONITE KNEMICERAS J. BÖHM

par I. Gamal E. MAHMOUD *

RÉSUMÉ. — *Le genre albien Knemiceras est une des plus anciennes de ces Ammonites à cloisons simplifiées célèbres sous le nom de « Pseudo-Cératites de la Craie ». L'auteur a eu l'occasion d'en récolter plusieurs centaines d'échantillons très bien conservés, à tous les stades de développement, dans le classique gisement du Sud du Gebel Manzour (Moghara, Egypte), dont la faune, décrite autrefois par H. DOUVILLÉ, fera l'objet d'une publication ultérieure détaillée. Ces matériaux exceptionnels lui ont fourni l'occasion : 1° de préciser les caractères et les affinités du genre Knemiceras et sa place dans la classification; 2° de faire une révision générale de toutes les citations de ce genre dans le monde entier; 3° d'appeler l'attention sur le « non-parallélisme » de l'évolution de la morphologie externe et de la cloison, et sur certaines particularités curieuses du développement de la cloison dans diverses espèces (dont plusieurs encore inédites).*

I. — La position systématique du genre *Knemiceras* J. Böhm.

*Knemiceras*¹ a été proposé comme genre nouveau par J. BÖHM, en 1898, pour le groupe de l'*Ammonites syriacus* v. Buch; cet auteur y a étudié le développement et le nombre des lobes adventifs; depuis, ce genre a été discuté et étudié du point de vue de l'évolution et de la classification (phylogénique et généalogique) par plusieurs paléontologistes.

(*) Ce travail a été effectué au Laboratoire de Géologie de l'Université de Grenoble, où j'ai pu profiter de l'aide particulièrement précieuse de MM. les Professeurs M. GIGNOUX et L. MONET, et de MM. COLLIGNON et M. BREISTROFFER, auxquels je tiens à témoigner ma reconnaissance; je dois aussi remercier M. L.F. SPATH qui, au cours d'une brève visite au British Museum, m'a donné de bienveillants et très utiles conseils.

‡ En toute rigueur, c'est *Cnemidoceras* J. Böhm corrig. E. Haug 1900 qu'il y aurait lieu d'adopter. On emploie le nom de *Knemiceras*, que l'usage a fait prévaloir.

Knemiceras, avec quatre autres genres, *Engonoceras* Neum. et Uhl., *Protengonoceras* Hyatt, *Metengonoceras* Hyatt et *Neolobites* Fischer, constituent la famille des *Engonoceratidae* Hyatt s. l., qui fut créée en 1900 pour ces divers « Pseudocératités » mésocrétacés. Cette famille, avec celles des Sphenodiscidés et des Placenticeratidés forment la super-famille des *Placenticeratida*.

Knemiceras est le seul genre d'Engonoceratidé qui soit un peu aberrant. Ses espèces sont pour la plupart épaisses et assez vigoureusement ornées. Elles montrent aussi des variations et des modifications considérables. Comme nous le verrons par la suite, les espèces provenant de mes récoltes dans le gisement du Moghara présentent, soit par leur morphologie externe, soit par leurs cloisons, un exemple frappant de ce polymorphisme.

Un autre exemple de cette extrême variabilité nous est montré par une espèce de l'Iran (*Knemiceras* du groupe de *Kn. attenuatum-Gabbi* Hyatt de l'Albien d'Hamiran, Sud-Perse) figurée avec quelques-unes de ses cloisons par SPATH; notons d'ailleurs que l'espèce du Texas : « *Sphenodiscus* » Roemeri Crag., a presque le même dessin de ligne cloisonnaire.

C'est probablement à cause de cette grande variabilité que HYATT, en 1903, a créé une famille séparée, celle des « Knemicératidés ». Dans sa classification, cette famille, avec six autres, parmi lesquelles se trouvent les Pulchelliidés, les Engonocératidés et les Placenticeratidés, constituait une des trois divisions de premier ordre des « Pseudocératités » crétacés : celle des *Mantelliceratida*, comprenant 26 genres. Les deux autres divisions étaient : les *Mammitida*, comprenant 7 familles et 22 genres, et les *Cosmoceratida*, avec 3 genres.

La famille des Engonocératidés a donné lieu, depuis sa création, à des interprétations très variées. STANTON, qui a critiqué le travail de HYATT, a bien montré ce qu'il y avait d'artificiel dans le groupement des trois familles : Knemicératidés, Engonocératidés et Placenticeratidés, dans une super-famille des *Mantelliceratida*. Celle des Engonocératidés a, depuis, été séparée avec raison des *Mantelliceratida* par ADKINS.

C. DIENER a extrait de la famille des Engonocératidés le genre *Knemiceras*, qu'il a placé au voisinage de *Buchiceras* Hyatt, de *Tissotia* H. Douv., de *Neolobites* Fisch. et de bien d'autres encore, dans la famille des Pulchelliidés H. Douv. En même temps et sans justification aucune, il introduit parmi les Engonocératidés les genres *Borrissiakoceras* Arkh. et *Flickia* Perv.

F. ROMAN a compris la famille des Engonocératidés dans un sens très large; il a signalé que celle-ci, dont les relations sont étroites

avec les Pulchelliidés, correspond en grande partie au groupe des *Hoplitoïdes* V. Koenen, *Thomasites* Perv. et *Leoniceras* H. Douv. En même temps, il a introduit une seconde série de formes dérivées, avec lobes adventifs : *Indóceras* Noetl., *Lybicoceras* Zitt., *Praelybicoceras*² H. Douv., *Knemiceras* Böhm, *Placenticeras* Neum. et *Engonoceras* Neum. Rappelons ce que E. BASSE a écrit à ce propos : « Pourrait-on admettre que la simplification ou les anomalies qui existent dans les cloisons de ces genres, incorporés par F. ROMAN dans la famille des Engonocératidés, peuvent être attribuées à la dégénérescence et aux liens de parenté ? Aussi la diversité morphologique, qui frappe tout d'abord, n'est peut-être pas totalement irréductible ? »

E. BASSE pense, comme SPATH, que la position du genre *Neolobites* est incertaine, mais contrairement à SPATH et H. DOUVILLÉ, elle n'accepte pas de le rapprocher du genre *Knemiceras*, sans d'ailleurs indiquer le groupe auquel ce genre doit être apparenté. Il est évident que, dans l'état actuel de la prospection paléontologique, les terrains jurassiques et éocétacés ne nous ont pas encore livré les formes typiquement ancestrales de ces Pseudocératites mésocétacés; donc, il semble plus prudent d'envisager des relations avec une souche chronologiquement moins éloignée. L'ontogénèse, les indications chronologiques et la dispersion géographique du genre cénomancien *Neolobites*, nous permettent de le considérer comme un descendant du genre albien *Knemiceras*, par l'intermédiaire des genres albiens et vraconiens *Engonoceras* et *Metengonoceras*. Cette nouvelle hypothèse peut être présentée de la manière suivante :

« *Hoplites* » → *Knemiceras* → *Engonoceras* →
Metengonoceras → *Neolobites*

Le genre *Knemiceras* n'ayant pas été trouvé en Amérique du Nord, J. REESIDE et A. WEYMOUTH considéraient la famille des Engonocératidés comme comprenant exclusivement les six genres : *Protengonoceras*, *Engonoceras*, *Hypengonoceras*³, *Parengonoceras*, *Metengonoceras* et *Epengonoceras*.

La création d'une famille séparée, celle des « Knemicératidés » par HYATT, pour le genre *Knemiceras*, est discutée pour les deux raisons suivantes :

² *Praelybicoceras* H. Douv. a été supprimé, en tant que genre autonome, par V. HOURCQ dans son dernier mémoire (p. 103).

³ SPATH, en 1931, contrairement à ADKINS qui place le genre *Hypengonoceras* parmi les Engonocératidés, range ce genre vraconien dans les Placenticératidés.

1° PERVINQUIÈRE a montré que *Knemiceras* et *Engonoceras* sont extrêmement proches et que les différences invoquées par BÖHM entre *Knemiceras*, *Engonoceras* et *Placenticeras* sont totalement insuffisantes et illusoires.

Cet auteur a signalé aussi que, dans les dessins des lignes de suture du genre *Engonoceras* données par BÖHM et HYATT, les deux branches du lobe ventral (siphonal) divergent beaucoup et sont dirigées vers les côtés (latéralement), tandis que dans les *Knemiceras*, elles sont plus ou moins parallèles et dirigées vers l'arrière. Cette différence constitue la base sur laquelle LISSON, SOMMERMEIER et autres ont caractérisé ces deux genres.

Par contre, l'étude des *Knemiceras* du Moghara m'a montré que les deux branches du lobe ventral ne jouent aucun rôle taxonomique, car ce lobe, avec ses deux branches, présente parfois des variations individuelles.

2° Une espèce inédite du Moghara, avec sa forme beaucoup moins renflée, son ornementation très atténuée (même presque lisse) et ses éléments cloisonnaires tout à fait entiers, peut être considérée comme une forme de transition vers les *Engonoceras*. En outre, les *Knemiceras compressum* Hyatt du Moghara, du Liban et de l'Iran (ces derniers possèdent des selles très simples, encore peu ou même non divisées), sont des formes qu'on peut également considérer comme intermédiaires entre *Knemiceras* et *Engonoceras*.

Comme il existe aussi des formes inédites de *Knemiceras* égyptiens, dont les lignes suturales sont aussi découpées que celles de *Parengonoceras Ebrayi* de Loriol sp., nous sommes presque certain que *Engonoceras* est un descendant de *Knemiceras*. Cette origine est encore prouvée par ce que nous savons de la stratigraphie, de la paléogéographie et surtout de l'ontogénèse de ces deux genres. Les *Engonoceras* sont considérés comme descendant des *Knemiceras* (moins évolués dans le sens « *Pseudocératite* ») par dégénérescence (simplification des découpures et multiplication compensatrice des éléments cloisonnaires).

SPATH a signalé les affinités qui existent, surtout du point de vue morphologique, entre les *Knemiceras* et certains « *Hoplitidés* » s.l., par exemple le genre albien *Gastroplites* Mc Learn ou même le genre aptien *Dufrenoyia* Burckh. in W. Kil. Pour cette raison, il lui semble préférable de retenir le genre *Knemiceras*, au moins dans une sous-famille distincte, celle des « *Knémicératinés* », comme L. MORET l'a fait à sa suite.

Mais, puisque la famille des Placenticératidés est de toute façon exclue des Sphenodiscidés (qui n'ont aucune relation directe avec les Engonocératidés) et se rattache bien par contre à *Knemiceras*

comme aux autres Engonocératidés, il nous semble préférable de ne pas séparer à priori le genre *Knemiceras* des Engonocératidés vrais.

Actuellement, on peut considérer que les Engonocératidés renferment les cinq genres suivants :

Knemiceras Böhm, *Parengonoceras* Spath, *Engonoceras* Neum. et Uhl. (Protengonoceras Hyatt), *Metengonoceras* Hyatt (incl. *Epen-gonoceras* Spath) et *Neolobites* Fisch. En plus, j'ajoute l'Engonocératidé albien *Engonhoplitoïdes* créé par E. BASSE en 1940.

II. — Sur les niveaux stratigraphiques du genre *Knemiceras* en Egypte et dans le reste du monde.

Le genre *Knemiceras* J. Böhm est représenté, dans les calcaires marneux jaunes à oolithes ferrugineuses de l'Albien inférieur et moyen du Moghara (Sinaï, Egypte), par sept espèces, en partie inédites.

Ces couches, dans lesquelles H. DOUVILLÉ avait décrit en 1916 l'espèce *K. « Uhligi »*, (non Choff.), étaient rattachées par lui au Vraconien inférieur, tandis qu'il attribuait au Vraconien supérieur celles de l'Albien supérieur de la même région⁴. Conférant un rôle presque exclusif à l'ordonnance de la cloison dans la classification phylogénique des Ammonites et prenant en considération le mode et la constitution de la dentelure des éléments cloisonnaires, cet auteur considérait que *Knemiceras syriacum* Buch sp. em. H. Douv. 1928 (provenant de gisements du Liban attribués par lui au Vraconien supérieur ou même au Cénomancien inférieur), ayant des découpures suturales plus simples (donc plus évoluées dans le sens « Pseudocératite »), descendait de *Kn. « Uhligi »* H. Douv. 1916 (non Choff.), auquel il attribuait par suite, comme nous l'avons vu, un niveau stratigraphique un peu moins élevé (Vraconien inférieur).

Constatons simplement qu'actuellement, aucune observation stratigraphique précise n'est venue confirmer cette opinion, mais au contraire, les couches libanaises à *Knemiceras* devaient être considérées plus tard par L. DUBERTRET et H. VAUTRIN comme représentant l'Albien vrai.

L'âge des couches égyptiennes à *Knemiceras* a heureusement pu être précisé, car elles ont fourni d'autres Ammonites caractéris-

⁴ I. FARAC dans son récent travail (Preliminary notes on the Geology of Risan Aneiza; *Bul. Fac. Sc.*, n° 26, Le Caire) a suivi H. DOUVILLÉ, en employant le terme « Vraconien » pour l'Albien de la région du Risan Aneiza au Nord-Est du Moghara.

tiques associées aux *Knemiceras* et que l'on retrouve dans tous les gisements classiques, décrits dans la littérature géologique internationale. Donc, l'emploi du terme Vraconien, qui rend au sujet du Crétacé moyen du Moghara, la discussion sur l'âge des couches à *Knemiceras* assez compliquée, est tout à fait injustifié.

Les couches à grosses oolithes ferrugineuses, sur le versant Ouest du Gebel Oum Rekeba et du Talat El-Fallahin (Massif du Moghara) ont fourni *Douvilleiceras* sp. juv. cf. *mammillatum* Schloth. sp. D'autre part, les deux Lamellibranches : *Trigonia undulata-costata* Blanck. et *Ostrea directa* Blanck., qui proviennent des assises à grains de quartz de l'Albien supérieur de notre région, se trouvent au Liban dans les couches à *Kn. syriacum*, rapportées à l'Albien moyen ou supérieur. De plus, le « Vraconien inférieur » de H. DOUVILLÉ aurait, d'après cet auteur, précédé les couches à *Kosmatella costata* H. Douv. (considéré par M. BREISTROFFER mss. comme apparenté à des espèces de l'Albien moyen ?), à *Metahamites* aff. *arrogans* Gieb. sp. (= ? *Hamites* « *elegans* » d'Orb., de l'Albien moyen) et à *Phyllopachyceras* aff. *baborense* Coq. in Heinz sp. (?), quoique H. DOUVILLÉ ait encore signalé des *Knemiceras*, en association et au-dessus de ces deux dernières espèces !

Donc, ce niveau, en Egypte, ne dépasse pas l'Albien inférieur ou tout au plus moyen.

Si l'on examine les gisements de *Knemiceras* dans le reste du monde, on s'aperçoit que ce genre, ainsi que la plupart des Engonocératidés s.l., appartient à l'Albien et en particulier aux niveaux moyen et supérieur et qu'il y joue le rôle de fossile de faciès; partout, il se rencontre dans des faciès littoraux de calcaires jaunes gréseux ou oolithiques, souvent associé à de riches faunes de Bivalves et de Gastropodes.

En Palestine : G.S. BLAKE et M.J. GOLDSCHMIDT ont signalé des couches à *Knemiceras* à l'Ouest de Ramallah et à Wadi Farià, dans une série de calcaires ferrugineux et d'argiles. Ils ont trouvé un gros *Kn.* sp. dans les calcaires argileux inférieurs (échantillon identique, d'après un renseignement oral de M. SPATH, à une espèce de Perse attribuée par lui à l'Albien). De plus, *Kn. syriacum* a été retrouvé dans les couches albiennes au Wadi Sallama au pied du Gebel Hazzur (Palestine du Nord), dans un complexe de calcaires gris et de marnes, où l'espèce est accompagnée d'*Epiaster Blanckenhorni* Mant. et de *Pholadomya Vignesi* Lart.

En Syrie et au Liban : Dans les Alaouites (Slennflée-Aïn-Tineh) et au tunnel de Sofar (Liban Central), où se trouvent des coupes classiques, et dans d'autres régions, les couches à *Knemiceras* ont

fourni les principales espèces suivantes : *Kn. Syriacum*, *Kn. « Uhligi »* auct., *Kn. attenuatum*, *Kn. compressum*, *Kn. Dubertreti* et *Kn. cf. pinax* (E. BASSE 1940). Malheureusement, ces espèces n'y semblent pas associées à d'autres fossiles caractéristiques, pour nous donner des indications chronologiques précises; mais ces couches sont rapportées à l'Albien par L. DUBERTRET.

En Algérie et en Tunisie : L'association de *Pervinquieria* aff. *Pricei* Spath [non *P. (Subschloenbachia) rostrata* Sow. sp., du Vraconien supérieur] avec *Kn. Uhligi* Choff. dans les couches de Bou-Thaleb (région au Sud de Sétif). signalée par PERON, nous permet d'attribuer ces couches à la base de l'Albien supérieur.

En outre, R. LAFFITTE a signalé que les couches marneuses situées à l'Ouest de la région d'Arris, dans l'Aurès, ont fourni *Kn. syriacum* et *Kn. « Uhligi »* auct.; au-dessous de ces couches, existent des calcaires marneux, caractérisés par la présence de très nombreux *Heteraster* (= *Enallaster*) *Tissoti* Coq. et rapportés à l'Aptien ou à la base de l'Albien. PERVINQUIÈRE (en 1907) a assimilé avec doute à *Kn. Uhligi* Choff. un fragment fruste, provenant du Cénomaniens du Semmama (Tunisie), tandis que trois autres fragments, provenant du Cénomaniens inférieur (Vraconien ?) du Djebel Mrhila et du Djebel Adira, étaient également rapprochés avec doute de *Kn. saadense* Thom. et Per. sp. En effet, jusqu'à présent, aucun autre *Knemiceras* n'avait été signalé avec certitude en Tunisie, mais Mme ARNOULD a bien voulu me communiquer des photographies de *Knemiceras*, qui viennent des couches albiennes de calcaires marneux en Tunisie.

Dans la Péninsule ibérique et en France : *Pervinquieria lampasensis* (Choff.) Spath est associé avec *Kn. Uhligi* et *Heteraster Delgadoi*, dans l'Albien du Portugal. Si l'on se réfère à la chronologie anglaise, mise au point par L.F. SPATH, ces couches doivent représenter la partie moyenne de l'Albien supérieur (?) Cette zone à *Kn. Uhligi* a d'ailleurs été rapportée à l'Albien supérieur par A. PERON.

En Espagne, la même espèce, recueillie dans les marnes grises noduleuses à Myacés de la Muella de Vicorp, a été au contraire attribuée à l'Albien inférieur ou moyen par L. MENGAUD.

En dehors de la péninsule ibérique, le genre *Knemiceras* n'a été signalé, en Europe, que dans le très riche gisement du Vraconien inférieur de Salazac (Gard) en France, où M. BREISTROFFER a récolté une douzaine de fragments du (?). « *Kn. aff. saadense* » Thom. et Per. sp.

En Iran : SPATH a cité des espèces du groupe de *Kn. attenuatum-Gabbi* Hyatt dans les couches d'Hamiran (Iran du Sud), qui renferment un *Lyelliceras* sp. et qu'il a rapportées à la base de l'Albien moyen. En effet, les couches correspondantes, aux Indes, ont fourni *L. Cotteri* Spath.

A Bornéo : Les couches à *Kn. pinax* Krause, de Temojoh (W. de Bornéo), ont fourni un « *Schloenbachia* » sp. et sont rapportées avec doute au Vraconien supérieur (?)

Au Pérou et en Colombie : Les couches à *Knemiceras*, d'après R. DOUVILLÉ, ont fourni au Pérou *Kn. attenuatum* Hyatt, associé avec *Pervinquieria* « (*Subschloenbachia*) *rostrata* » (espèce classique du Vraconien supérieur; détermination contestée par M. BREISTROFFER mss.) et *Douvilleiceras mammillatum* (Albien moyen). Récemment (en 1947), M. KNECHTEL a décrit, à la suite de SOMMERMEIER, quelques espèces des Andes péruviennes (ex. : *Kn. attenuatum* Hyatt et var. *spinosa* Somm., *Kn. semicostatum* Somm., *Kn. Raimondi* Liss.), associées avec les genres *Dipoloceroïdes*, *Mojsisoviczia*, *Oxytropidoceras*, *Brancoceras*, *Lyelliceras* et même *Douvilleiceras* : donc, leur âge ne dépasse pas l'Albien moyen.

M. BREISTROFFER, qui a bien voulu me communiquer des *Knemiceras* albiens inédits, provenant des Andes de Colombie, avait rappelé (1940) que c'est le Pérou qui doit être probablement considéré comme la patrie d'origine du genre albien *Knemiceras*, qui a, ainsi, une valeur paléogéographique caractéristique très nette. Les *Knemiceras* colombiens sont associés à la succession suivante de genres, ayant vécu depuis l'Albien inférieur jusqu'à la base de l'Albien supérieur : *Douvilleiceras*, *Lyelliceras*, *Brancoceras*, *Oxytropidoceras*, *Mojsisoviczia*, *Dipoloceroïdes*, *Venezoliceras*, etc. (det. BREISTR. mss.). Au Texas (voir page 93.).

De tout ceci, il résulte que, dans le monde entier, les *Knemiceras* ont vécu vers les limites de l'Albien moyen et des niveaux stratigraphiques qui l'encadrent.

III. — Les caractères du genre mésogéen *Knemiceras*.

(Morphologie externe et lignes de sutures.)

Le genre néritique *Knemiceras* est exceptionnellement abondant dans le Proche-Orient, alors que le Mexique et le Texas sont caractérisés par une faune très riche en *Engonoceras*.

En examinant la dispersion géographique et le faciès biologique des mers chaudes épicontinentales, qui offraient des conditions

très favorables à l'évolution rapide de ce genre, on s'aperçoit que les *Knemiceras*, qui ont une grande importance par leur position stratigraphique et géologique dans le monde, représentent une étape très remarquable dans l'évolution des Ammonites.

Si l'on s'en tient aux espèces classiques, représentées par un grand nombre d'individus (ex. : *Kn. syriacum* Buch. de Syrie et les *Knemiceras* en partie inédits d'Egypte), l'épaisseur de la coquille est assez variable, les tours sont plus ou moins embrassants, plus ou moins hauts. L'ornementation (côtes et tubercules), dont la simplification est un caractère progressif, est accusée à des degrés assez divers d'une espèce à l'autre.

Malheureusement, les *Knemiceras* sont essentiellement connus à l'état de moules internes et, comme chez les *Engonoceras*, leur ouverture est inconnue. Ainsi, les caractères extérieurs, montrant un certain polymorphisme spécifique, ne peuvent servir qu'entre certaines limites à la détermination des espèces. Il existe encore chez ce genre des discontinuités, esquissées surtout par ce que nous avons appelé le phénomène de « non-parallélisme » pendant le développement des caractères (ceux qui concernent la morphologie externe ou la cloison) et qui permettent de séparer les différentes espèces, sous-espèces et variétés.

Signalons quelques exemples typiques chez les *Knemiceras* égyptiens (ex. *Kn. Rittmanni* nov. sp., *Kn. Spathi* var. *orientalis* nov. sp., nov. var., et *Kn. Collignoni* nov. sp.)⁵, montrant ce « non-parallélisme » du développement des caractères, réalisé lorsqu'un caractère donné d'un groupe d'individus (par ex. : épaisseur ou cloison) subit une accélération, ou au contraire, un arrêt, de son développement normal par rapport aux autres caractères eux-mêmes en progression, alors que, chez les formes ancestrales et les formes voisines, tous ces caractères évoluaient parallèlement.

Dans l'espèce *Kn. Rittmanni* nov. sp., représentée par environ 200 échantillons, lorsqu'on suit le développement évolutif de la cloison, depuis l'âge le plus jeune jusqu'à l'âge adulte (pl. I, fig. 1, 2 et 3), on est frappé par la permanence des lobes et des selles, nettement entiers : aucune trace de denticulation, quelle qu'elle soit, ne peut être observée, ni même une tendance à en esquisser aux différents stades du développement. On voit donc que ce phénomène du « non-parallélisme » est manifesté cette fois-ci dans l'arrêt du développement de la cloison, de façon que l'adulte de cette espèce (inédite) présente une cloison tout à fait identique à celle du jeune.

⁵ Ces espèces inédites seront très prochainement décrites et figurées dans un travail ultérieur.

Au contraire, dans la variété « *orientalis* » nov. var. (représentée par une quarantaine d'exemplaires) de l'espèce inédite *Kn. Spathi* nov. sp., le « non-parallélisme » est manifesté par un développement rapide de la cloison, indépendant par rapport à celui des autres caractères. Les découpures des selles et celles des parties inférieures des lobes chez les exemplaires jeunes et adolescents (pl. I, fig. 4 et 5) montrent bien l'accélération du développement de la denticulation de la ligne cloisonnaire.

L'espèce nouvelle *Kn. Collignoni*, représentée par une cinquantaine d'exemplaires de toutes tailles, peut être également considérée comme un exemple typique du « non-parallélisme » du développement, manifesté cette fois-ci par la rapidité d'accroissement du méplat siphonal sur la moitié d'un tour de spire. La fig. 6a, b et c (pl. I) représente les sections pour trois exemplaires (choisis parmi ceux qui sont considérés comme les plus typiques), de même diamètre, pour : a - *Kn. Spathi* nov. sp.; b - sa variété « *orientalis* » nov. var.; c - *Kn. Collignoni* nov. sp. En mesurant les rapports entre l'épaisseur maximum de la région ventrale du dernier tour et celle correspondante, diamétralement opposée, dans chacune de ces sections, on trouve que l'espèce *Kn. Spathi* (fig. 6a) donne un rapport de 1,75, sa variété « *orientalis* » (fig. 6b) de 1,88 et l'espèce *Kn. Collignoni* de 2,50 (fig. 6c). Ces chiffres montrent combien la croissance en épaisseur par rapport à la hauteur du tour de la dernière espèce est accélérée, vis-à-vis de l'espèce *Kn. Spathi* (très voisine) et de sa variété « *orientalis* ».

D'autre part, il existe, dans le genre *Knemiceras*, une variabilité présentée presque inmanquablement par chacun des spécimens de ces groupes et qui peut être attribuée, biologiquement, à un manque de stabilité, ce qui est des plus intéressants du point de vue évolutif et phylogénétique. C'est à cause de cette variabilité (malléabilité) que la signification évolutive, tirée de l'emploi des méthodes graphiques et statistiques, ne serait pas toujours facile à interpréter.

La variabilité des différents caractères, dans chacun de ces groupes, doit avoir ses règles fixes et se borner en grande partie aux modifications qu'apportent l'âge et la croissance; de plus, chaque groupe parcourt d'une manière normale une série de modifications bien plus constantes. Or, on voit souvent, dans une même espèce, sous-espèce ou variété de *Knemiceras*, qu'il n'y a généralement pas de corrélation entre certaines variations des différents caractères.

En ce qui concerne la cloison, quelques exemples typiques vont nous montrer plusieurs de ces cas de variabilité :

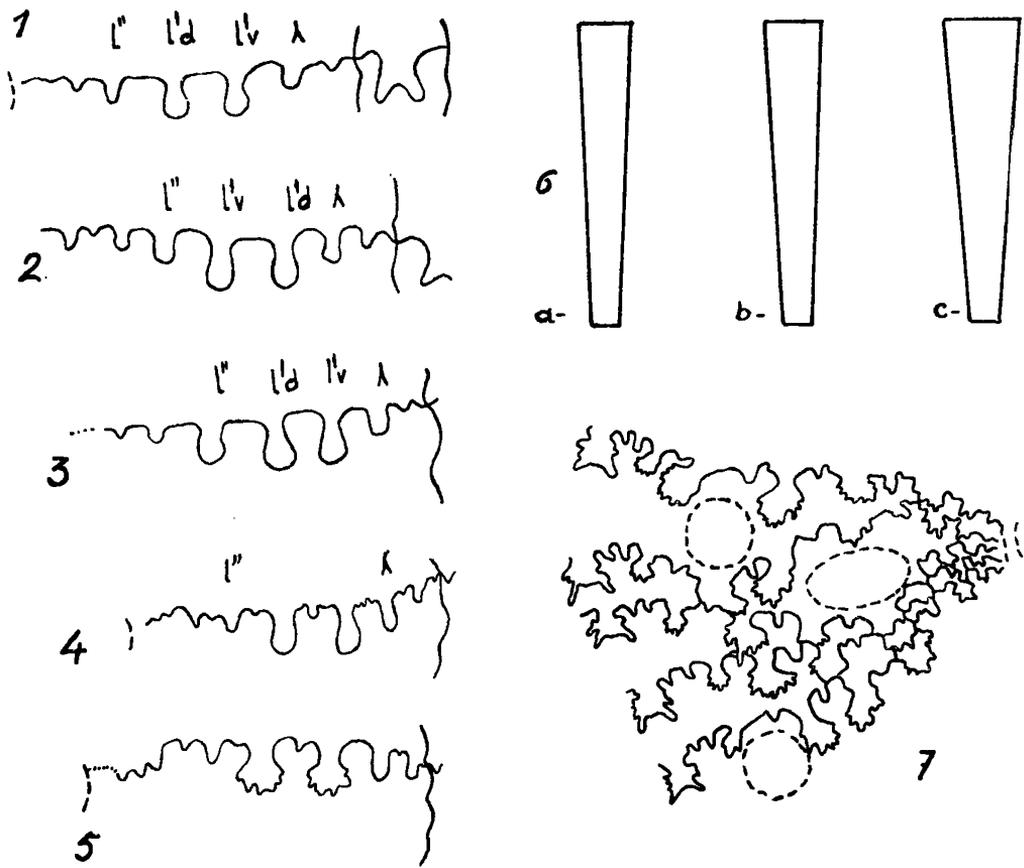


Planche I

- Fig. 1. — *Knemiceras Rittmanni* nov. sp.
Individu jeune. Côté gauche (gr. 4 fois).
- Fig. 2. — *Knemiceras Rittmanni* nov. sp.
Individu adolescent. Côté gauche (gr. 2,5 fois).
- Fig. 3. — *Knemiceras Rittmanni* nov. sp.
Individu adulte. Côté gauche (gr. 2 fois).
- Fig. 4. — *Knemiceras Spathi* var. *orientalis* nov. sp., nov. var.
Individu très jeune. Côté droit (gr. 3 fois).
- Fig. 5. — *Knemiceras Spathi* var. *orientalis* nov. sp., nov. var.
Individu adolescent. Côté gauche (gr. 3 fois).
- Fig. 6. — a) Section de *Knemiceras Spathi* nov. sp.
b) Section de *Knemiceras Spathi* var. *orientalis*, nov. sp., nov. var.
c) Section de *Knemiceras Collignoni* nov. sp.
- Fig. 7. — *Knemiceras attenuatum-Gabbi* Hyatt de l'Albien de l'Hamiran, Sud de l'Iran.
F.D.S. Richardson Coll. (Les cercles en pointillé représentent les tubercules) (d'après Spath).

1° La déformation, due à la présence des tubercules, peut être très marquée, en face des premiers éléments cloisonnaires, surtout dans les espèces où les tubercules sont particulièrement développés. Tels sont certains *Knemiceras* péruviens du groupe de *Kn. attenuatum* Hyatt et certaines espèces persanes, mentionnées par M. SPATH (pl. I, fig. 7).

2° Dans les *Knemiceras* égyptiens (inédits) :

A). L'irrégularité et le rapprochement des cloisons, devenant presque contiguës, qu'on rencontre fréquemment chez quelques individus (pl. II, fig. 1).

B). La variabilité d'allure générale d'une cloison à l'autre, dans le même spécimen (pl. II, fig. 2).

En plus de l'absence de stabilité, la signification évolutive de cette plasticité, dont l'importance est évidente, nous échappe malheureusement.

3° La position dissymétrique de la cloison par rapport à l'axe de symétrie de la coquille, qui se voit surtout dans la région siphonale, est banale (ex. *Engonoceras bravoense* Böse), comme est fréquente la dissymétrie des pointes du lobe siphonal (pl. II, fig. 3).

A). Un cas rare est celui d'un unique exemplaire syrien de *Kn. attenuatum* (BASSE 1940), où on observe, sur le côté droit seulement de la cloison, un dédoublement de la deuxième selle latérale (p. II, fig. 4).

Cette anomalie permet d'envisager, du point de vue phylétique, un mécanisme possible d'un passage du genre *Knemiceras* au genre *Engonoceras*.

B). Remarquons, dans la cloison précédente, que la selle σ , entre les deux lobes principaux *l'v* et *l'd* sur le côté droit, est nettement divisée en deux par un petit lobule médian, tandis que la selle correspondante, sur le côté gauche de la même cloison, est tout à fait entière.

De même, sur un échantillon de *Knemiceras Collignoni* nov. sp. (pl. II, fig. 5), la selle σ sur le côté droit est divisée en trois parties par deux lobules, tandis que la selle correspondante sur le flanc gauche n'est divisée qu'en deux parties par un seul lobule.

C). Enfin, il existe une dissymétrie unique et fort remarquable dans la cloison d'un très jeune individu de *Knemiceras* du Moghara (*Kn. Rittmanni* nov. sp.) dont les cloisons se réunissent sur les flancs et n'arrivent pas au bord interne du tour (pl. III, fig. 1 et 2).

Du point de vue biologique, ces anomalies peuvent faire penser que ces animaux ne nageaient pas beaucoup et qu'ils recueillaient

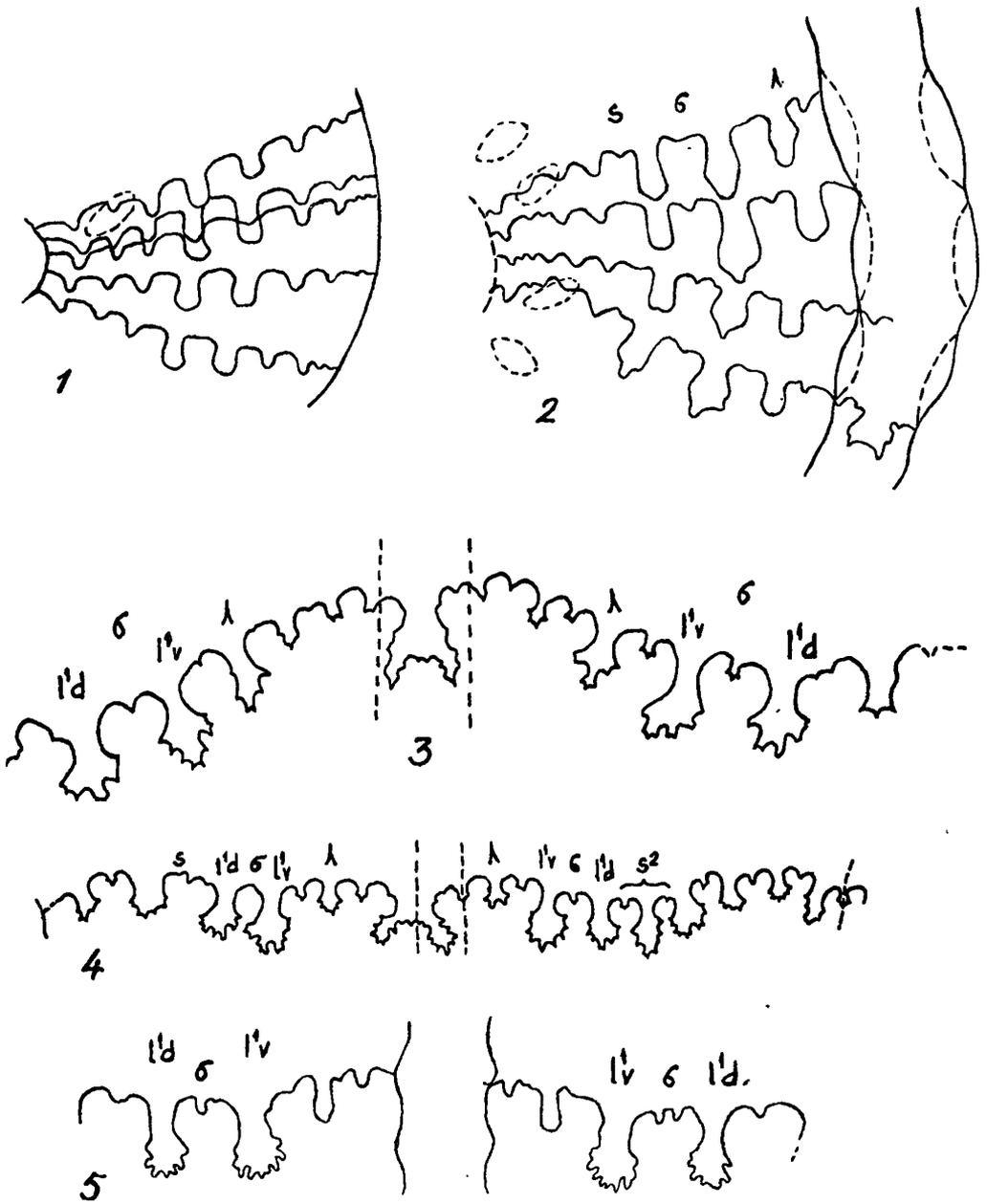


Planche II

- Fig. 1. — *Knemiceras Rittmanni* nov. sp.
Individu adolescent. Cloisons contiguës; certaines sont emboîtées les unes dans les autres. Côté gauche (gr. 3 fois).
- Fig. 2. — *Knemiceras Spathi* nov. sp.
Individu adolescent. Côté gauche (gr. 3 fois).
- Fig. 3. — *Knemiceras attenuatum* Hyatt. G.N. Jezzine; Coll. Zumoffen (d'après E. Basse).
- Fig. 4. — *Knemiceras attenuatum* Hyatt. G.N. Suture montrant une dissymétrie prononcée. Jezzine; Coll. Zumoffen (d'après E. Basse).
- Fig. 5. — *Knemiceras Collignoni* nov. sp. G.N.
Echantillon adulte montrant une dissymétrie de la cloison.

surtout leur nourriture sur les fonds marins (théorie admise par E. BASSE).

Aucune de ces particularités cloisonnaires ne saurait porter préjudice à la valeur taxonomique de la cloison.

Les lobes adventifs du genre *Knemiceras*.

Plusieurs auteurs ont montré que les particularités présentées par la selle externe de la cloison des espèces du genre *Knemiceras*, et surtout par le premier lobe latéral, jouent un rôle primordial et presque exclusif dans la distinction de ce genre et d'autres genres voisins. L. F. SPATH a signalé qu'on ne peut pas considérer la forme et le développement de la partie externe (selles et lobes) de la cloison comme un caractère taxonomique de premier ordre, en montrant les difficultés qui existent pour faire une séparation entre les groupes ayant leurs premiers lobes latéraux divisés en 2 ou 3 lobes secondaires. Par contre, l'étude de la cloison de tous les individus d'une espèce quelconque du genre *Knemiceras*, qu'elle soit étudiée dans ce travail ou publiée ailleurs, vient confirmer la présence de deux lobes principaux, semblables (*l'd* et *l'v*) et d'importance presque égale, considérés comme remplaçant le premier latéral : ces deux lobes secondaires résultent de la division du premier lobe latéral (pl. III, fig. 3).

Ce fait important, qu'on distingue clairement et sans exception, nous permet de le considérer comme un caractère statif et taxonomique capital, qui caractérise le genre. Dans la totalité des espèces du Moghara (dont je possède environ 400 échantillons de toutes tailles), les deux lobes secondaires, provenant de la division du premier latéral (théorie admise par H. DOUVILLÉ), se voient dans toutes les cloisons, à différents degrés de leur développement.

L'étude de la cloison du genre *Knemiceras* montre qu'on ne peut admettre comme un caractère taxonomique décisif le nombre précis des lobes adventifs, attribués à leurs espèces. Ces lobes résultent d'une tendance à l'élargissement de la portion de la cloison la plus rapprochée de la partie externe de la coquille. Les lobules s'individualisent progressivement, augmentent d'importance et deviennent de véritables lobes, distingués comme lobes adventifs. Sont considérés habituellement comme tels, ceux qui sont à l'extérieur d'un lobe principal, représentant le premier latéral, mais ce dernier, bien qu'il soit variable d'une espèce à l'autre, n'est pas toujours facile à distinguer lorsque, dans quelques cas, les lobes suivants se sont beaucoup développés; et, en outre, il peut y avoir incertitude sur les lobes accessoires résultant du développement des lobules de la

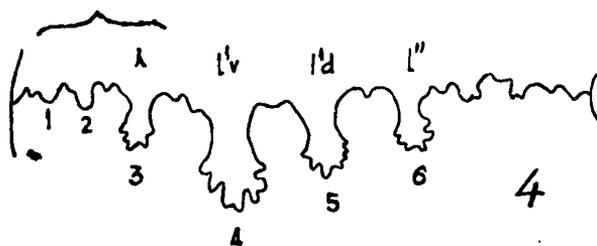
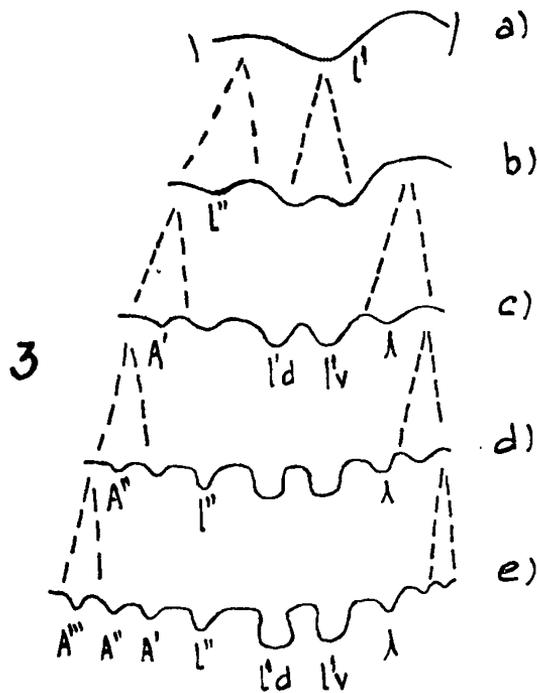
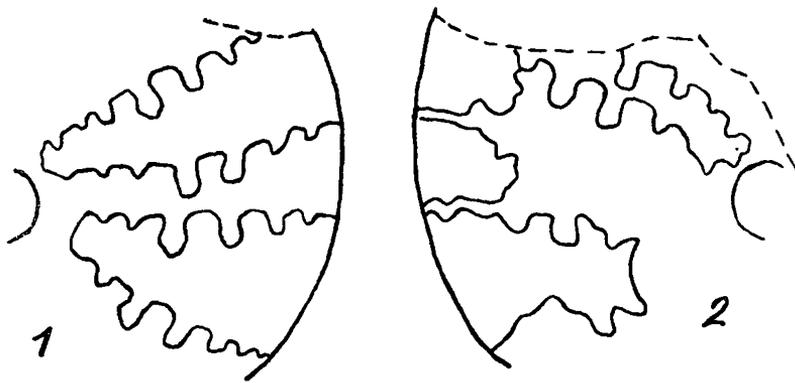


Planche III

- Fig. 1. — *Knemiceras Rittmanni* nov. sp.
Individu très jeune. Côté gauche (gr. 4 fois).
- Fig. 2. — Le même individu. Côté droit. (gr. 4 fois).
- Fig. 3. — Schémas hypothétiques du développement de la ligne suturale chez le genre *Knemiceras* montrant l'apparition des deux lobes secondaires principaux, des lobes adventifs et des lobes auxiliaires.
- Fig. 4. — *Knemiceras Spathi* var. *orientalis* nov. sp., nov. var.
Individu adulte. Côté droit (gr. 1 fois 1/2).

selle externe. C'est pourquoi, en ce qui concerne la cloison du genre *Knemiceras*, on ne peut accorder aucune importance taxonomique au nombre total de ces lobes, sans étudier au préalable l'origine de chacun, c'est-à-dire sans faire la distinction entre ceux qui proviennent de la division du premier lobe latéral et ceux qui résultent du développement des lobules de la selle externe.

J. BÖHM considérait le genre *Knemiceras* comme caractérisé par la présence de quatre lobes adventifs. Plus tard, il a accepté le nombre de trois, proposé par H. DOUVILLÉ, comme un caractère taxonomique décisif pour distinguer ce genre. Ultérieurement, ce dernier auteur a pensé que leur nombre devait être réduit à deux. Enfin, SOMMERMEIER et LISSON ont admis la présence d'un seul lobe adventif chez ce genre.

Prenons, comme exemple, la cloison d'un échantillon adulte de l'espèce *Kn. Spathi* var. *orientalis* nov. sp., nov. var., du Sud du Gebel Manzour (Moghara), dont les lobes sont plus ou moins développés (pl. III, fig. 4) et comptons le nombre des lobes adventifs. Tout d'abord, on distingue deux lobes (4 et 5), d'importance presque égale; en dehors, on distingue trois lobules accessoires (1, 2, 3); en comptant ces trois derniers et en considérant le lobe n° 5 comme le lobe principal de la cloison, cela ferait bien les quatre lobes adventifs, cités d'abord par BÖHM. Le lobe n° 4 étant plus développé que les autres, on doit le considérer comme le lobe principal, et dès lors, on retrouve bien les trois lobes adventifs signalés par H. DOUVILLÉ et BÖHM.

Or, lorsqu'on suit le développement des éléments cloisonnaires internes, on voit que le lobe n° 6 prend presque la même importance que les précédents; on peut donc admettre que c'est le lobe n° 3 qui se développe davantage, devient le lobe principal de la cloison et, dans ce troisième cas, on peut croire qu'il n'y a seulement que les deux lobes adventifs cités par H. DOUVILLÉ dans son dernier travail sur ce genre.

En effet, cette cloison présente le lobe secondaire externe *l'v* comme étant le lobe principal, remplaçant le premier lobe latéral. En dehors de ce lobe, il existe trois lobes adventifs (provenant de la division de la selle externe), dont le lobule le plus interne λ est, comme toujours, tout à fait individualisé, avec sa partie inférieure nettement denticulée. Ce dernier lobe prend à ce stade du développement presque la même importance que le deuxième lobe latéral *l''*. Les éléments les plus internes comprennent trois petits lobes auxiliaires, peu développés.

L'exemple précédent montre bien que, en ce qui concerne la cloison du genre *Knemiceras*, ce n'est pas tant le nombre total des

lobes adventifs qui compte, mais bien plutôt leur origine. La distinction des lobes qui proviennent de la division du premier lobe latéral et de ceux qui résultent du développement des lobules de la selle externe est très importante, ainsi que l'examen du développement de la cloison aux différents âges, dans chaque espèce ou variété; aussi le résultat de leur étude m'a amené à établir une définition améliorée, pour la cloison du genre *Knemiceras* Böhm.

D'une façon générale, les *Knemiceras* ont un nombre restreint d'éléments cloisonnaires⁶, comprenant deux lobes principaux, dominants et d'importance presque égale, provenant de la division du premier lobe latéral. En dehors d'un de ces derniers lobes, celui qui se développe davantage et qui devrait être considéré comme le lobe principal remplaçant le premier lobe latéral, il existe un nombre variable de lobules adventifs⁷ (1 à 3, rarement 4), dont au moins un, à l'âge adulte, le plus interne, est nettement individualisé, tandis que les autres sont bien plus petits ou même simplement en forme d'incisions. La partie interne de la cloison présente un deuxième lobe latéral, plus ou moins développé, mais moins important par rapport aux lobes principaux; puis, la partie la plus interne de la cloison renferme au moins trois lobes auxiliaires, beaucoup moins développés par rapport à ceux qui les précèdent.

NOTE AJOUTÉE EN COURS D'IMPRESSION :

Au Texas : CRAGIN a décrit l'espèce *kn. roemeri* dans la formation du « Glen Rose » du Texas Central.

D'après GAYLE SCOTT, on trouve au-dessus de sa zone à *Sonneratia trinitensis* :

- une zone à *Douvilleiceras mammillatum*; espèce classique de la partie inférieure de l'Albien moyen;
- une zone à *kn. roemeri*, Glen Rose formation;
- une zone à *kn. nodosum*, Paluxy formation.

Donc, le niveau des *Knemiceras*, au Texas, ne dépasse pas l'Albien moyen.

⁶ La denticulation de ceux-ci indique parfois une évolution très avancée, très parfaite, correspondant au type Ammonite vrai. Quelquefois, au contraire, les lobes et selles sont nettement entiers. Ces deux cas extrêmes sont réunis par tous les intermédiaires possibles.

⁷ Le nombre de ces lobes adventifs (comprenant, dans quelques espèces, le lobe secondaire *l'v*) est un caractère progressif, qui varie d'une espèce à l'autre et d'un individu à l'autre, selon le stade du développement. Cela vient confirmer le fait que le développement progressif et le mode de subdivision de la selle externe ne jouent, dans ce genre, aucun rôle taxonomique.

BIBLIOGRAPHIE

Principaux ouvrages consultés

- ADKINS, W.S. 1928. — Handbook of Texas Fossils (Univ. of Texas, Bull. n° 2838. Bureau of Economic Geol., Austin, Texas).
- BASSE, E. 1937-1940. — Les Céphalopodes crétacés des massifs côtiers syriens (Notes et Mémoires, Haut-Commiss. Répr. fr., Syrie, Liban, t. II, 1937, et t. III, 1940).
- BLAKE, G.S. 1935. — The Stratigraphy of Palestine (Jerusalem).
- BLAKE et GOLDSCHMIDT, 1947. — Geology and Water Resources of Palestine.
- BLANKENHORN, M. 1900. — Neues zur Geologie und Paläontologie Aegyptens (Zeitschr. d. deutschen geol. Ges., Band 52).
- BÖHM, J. 1898. — Ueber *Ammonites pedernalis* Buch (Zeitschr. d. deutschen geol. Ges., Band 50, pp. 183-208).
- BREISTROFFER, M. 1940. — Révision des Ammonites du Vraconien de Salazac (Gard) (Trav. Lab. Géol. Grenoble, t. 22).
- BREISTROFFER, M. 1947. — Sur les zones d'Ammonites dans l'Albien de France et d'Angleterre (Trav. Lab. Géol. Grenoble, t. 26).
- CHOFFAT, P. 1886-1902. — Espèces nouvelles ou peu connues (Recueil d'Etudes paléontologiques sur la Faune crétacique du Portugal, vol. I).
- COLLIGNON, M. 1949-1950. — Recherches sur les faunes albiennes de Madagascar. I. L'Albien d'Ambarimanga. — III. L'Albien de Komihevitra. — VI. L'Albien de Mokaraha (Ann. géol. Serv. Mines Madagascar, fasc. 15, 1949, fasc. 17, 1950).
- DIENER, C. 1925. — Ammonoidea neocretacea (Fossilium catalogus : I, Animalia, Pars 29).
- DOUVILLÉ, H. 1890. — Sur la classification des Cératites de la Craie. (Bull. Soc. Géol. Fr., 3^e s., t. 18).
- DOUVILLÉ, H. 1911. — Evolution et classification des Pulchelliidés. (Bull. Soc. Géol. Fr., 4^e s., t. 11).
- DOUVILLÉ et COUYAT-BARTOUX, 1914. — Le Massif de Moghara, à l'Est de l'isthme de Suez (C. R. Acad. Sc. Paris, t. 159, n° 15).
- DOUVILLÉ, H. 1916. — Les Terrains secondaires dans le Massif de Moghara à l'Est de l'isthme de Suez (Mém. Acad. Sc. Paris, 2^e s., t. 54).
- DOUVILLÉ, H. 1928. — Les Ammonites de la Craie supérieure en Egypte et au Sinaï (Mém. Acad. Sc. Paris, t. 60).
- DOUVILLÉ, R. 1906. — Sur des Ammonites du Crétacé Sud-Américain. (Ann. Soc. royale zool. et malacol. Belgique, t. 41).
- FARAG, I. 1945. — Preliminary notes on the Geology of Risan Aneiza (Bull. Fac. Sc., Le Caire, n° 26).
- FOURTAU, R. 1921. — Invertébrés fossiles de l'Egypte. — Terrains crétacés (Geol. Surv. of Egypt Pal., Ser. n° 5).

- GIGNOUX, M. 1920. — Les Phyllocératidés, Lytocératidés, Pulchelliidés du Paléocrétacé (Mém. Carte Géol. Fr.).
- GIGNOUX, M. 1950. — Géologie stratigraphique, 735 p., 155 fig., 4^e édit., Masson et Cie, Paris.
- HOURCOQ, H. 1949. — Ammonites du Sénonien supérieur de Madagascar (Ann. Paléont., 35).
- HUME, FOURTAU, MOON et SADEK, 1921. — The Jurassic and Lower Cretaceous Rocks of Northern Sinai (Geol. Magazine, vol. 63).
- HYATT, A. 1903. — Pseudoceratites of the Cretaceous (Monogr. U.S. Geol. Surv., 44).
- KNECHTEL, M.M. 1947. — Mesozoic Fossils of the Peruvian Andes. (The John Hopkins Univ. Studies in Geol., n° 15).
- LAFFITTE, R. 1939. — Etude géologique de l'Aurès. (Bull. Serv. Carte Géol. Algérie, 2^e s., n° 15, Alger).
- LISSON, C.I. 1908. — Contribucion al conocimiento sobre algunos Ammonites del Peru. (Congrès scient. Iatino-amer., Santiago de Chile, 4).
- MENGAUD, L. 1920. — Recherches géologiques dans la région Cantabrique. (Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, t. 48).
- MOON et SADEK, 1920. — The Lower Cretaceous of Moghara Area (Petr. Res. Bull. 10).
- MORET, L. 1938. — Contribution à la Paléontologie des couches crétacées et éocènes du versant Sud de l'Atlas de Marrakech. Notes et Mém. n° 49 (Prot. Rép. Fr. au Maroc, Mém. Pal. n° 11).
- MORET, L. 1948. — Manuel de Paléontologie animale, 745 p., 274 fig., 12 tabl., 2^e édit., Paris, Masson et Cie.
- PÉRON, A. 1898. — La zone à *Placenticeras Uhligi* et la zone à *Marsupites ornatus* dans le Crétacé de l'Algérie. (Bull. Soc. Géol. Fr., sér. 3, Vol. 26).
- PERVINQUIÈRE, L. 1907. — Etudes de Paléontologie tunisienne : I. Céphalopodes des terrains secondaires.
- ROMAN, F. 1938. — Les Ammonites jurassiques et crétacées (Essai de Genera).
- SEITZ, O. 1931. — Zur Morphologie der Ammoniten aus dem Albien; II. (Jahrb. d. Preuss. Geol. Landesanst., vol. 52).
- SOMMERMEIER, L. 1910, 1913. — Die Fauna des Aptien und Albien im nördlichen Peru, Part. I, Cephalopoden (Neues Jahrb. f. Min. Geol. u. Pal., Beilage Band 30, 1910, Band 36, 1913.)
- SPATH, L.F. 1919. — Notes on Ammonites (Geol. Mag., N.S., Decade VI, vol. 6).
- SPATH, L.F. 1921, 1943. — Monograph : The Gault Ammonoidea (Pal. Soc.).
- SPATH, L.F. 1924. — On some Post-Liassic Ammonites and a new sp. of *Bona-rellia* (Notes on Yorkshire Ammonites, part X).
- STANTON, T.W. 1895. — Contributions to the Cretaceous Paleontology of the Pacific Coast. The Fauna of the Knoxville Beds (Bull. U.S. Geol. Survey, n° 133).
- ZITTEL, K.A. 1883, 1887. — Traité de Paléontologie, Edit. française, t. 1, 1883, t. 2, 1887).
-