

***Hegaraites* nov. gen. (Ammonitina) : Himalayitidae nouveau du Tithonien supérieur de la coupe du Jebel Rhéouis (Axe nord-sud, Tunisie centrale).  
Précisions stratigraphiques, approche phylétique et signification biogéographique**

Mabrouk BOUGHDIRI<sup>1</sup>, Raymond ENAY<sup>2</sup>, Gérard LE HEGARAT<sup>2, +</sup> & Lucia MEMMI<sup>3</sup>

**Résumé**

Les auteurs décrivent un himalayitidé nouveau récolté dans le Tithonien supérieur (zone à Durangites, sous-zone A2 des calpionelles) du Jebel Rhéouis (Axe nord-sud, Tunisie centrale). *Hegaraites* nov. gen. renferme des espèces inédites, nettement réparties en microconques et macroconques. La position stratigraphique de ces faunes est repérée grâce aux calpionelles qui complètent ou relaient les ammonites associées permettant de préciser davantage la stratigraphie de leur localité type. Les caractères acquis par les *Hegaraites* au cours de l'ontogénèse les rapprochent des groupes *Durangites-Protacanthodiscus* du Tithonien terminal et *Dalmsiceras* du Berriasien basal. Les affinités sont très étroites et ne peuvent pas être expliquées par une simple convergence de formes. *Hegaraites* nov. gen. serait un rameau qui s'est détaché à partir de formes souches de *Durangites* venues épisodiquement de la Téthys occidentale pour s'installer en Tunisie et *Dalmsiceras* une descendance de *Hegaraites* nov. gen. dans le Berriasien basal.

**Mots-clés**

Tithonien supérieur, Ammonites, Calpionnelles, Phylogénèse, Biogéographie, Tunisie.

**Abstract**

*Hegaraites* nov. gen. (Ammonitina) : a new Upper Tithonian Himalayitidae of Jebel Rhéouis section (North-South Range, Central Tunisia). Stratigraphic precisions, phylogenetical approach and biogeographic signification.- The authors describe a new Upper Tithonian Himalayitidae (Ammonite Durangites zone, Capionellid A2 subzone), collected from Jebel Rhéouis section (Central Tunisia). *Hegaraites* nov. gen. involves new species wisely separated into microconchs (m) and macroconchs (M). Stratigraphical level of these faunas is checked by Calpionellids that complete or relay associated ammonites, leading to a more precise datation of Jebel Rhéouis section. During ontogeny, acquired characters of *Hegaraites* nov. gen. evocate Upper Tithonian *Durangites-Protacanthodiscus* group and Lowermost Berriasian *Dalmsiceras* genera. Affinities are so tight that can not be explained by simple homeomorphies. *Hegaraites* nov. gen. is seemingly a branch of main *Durangites* faunas arrived episodically in Tunisia from typically Tethyan areas and *Dalmsiceras* is a *Hegaraites* nov. gen. descent in Lower Berriasian.

**Key Words**

Upper Tithonian, Ammonites, Calpionellids, Phylogeny, Biogeography, Tunisia.

**INTRODUCTION**

Jusqu'à ce qu'il soit signalé dans la Téthys européenne, en Turquie, puis dans le sud-est de la France et en Espagne (ENAY *et al.*, 1971; ENAY, 1972; ENAY & GEYSSANT, 1975), le genre d'ammonites *Durangites* BURCKHARDT était longtemps considéré comme un

groupe endémique de Cuba et du Mexique (ARKELL, 1956). En effet, c'est dans cette dernière localité qu'il a été découvert pour la première fois en 1912. Caractérisant la zone à Durangites du Tithonien supérieur (ENAY & GEYSSANT, 1975), les relations phylétiques de ce groupe avec les genres voisins du Tithonien supérieur-Berriasien basal demeurent impré-

<sup>1</sup> Département de Géologie, Faculté des Sciences de Bizerte, Jerzouna, 7021 Tunisie

<sup>2</sup> U.F.R. des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard Lyon 1, 27-43 bvd du 11 novembre, F 69622 Villeurbanne Cedex

<sup>3</sup> Ministère de l'Industrie. Direction Générale des Mines, avenue Kheireddine Pacha, Tunisie

+ G. LE HEGARAT est décédé en février 1997



à Durangites et Jacobi dans la zone A des calpionelles. Les sous-zones habituelles, normalement séparées sur la base d'un comptage précis aboutissant à la détermination des pourcentages relatifs des différentes espèces de calpionelles, n'apparaissent pas sur le découpage de ces auteurs. De ce fait, aucune discussion n'est possible d'autant que s'ajoutent des interprétations différentes de certains taxons parmi les ammonites.

## Oust

### 1.2. La coupe du Jebel Rhéouis : localisation et succession lithologique (Fig 2. A & B)

#### 1.2.1. Localisation

Le Jebel Rhéouis se situe au sud d'une série de massifs alignés selon une direction subméridionale, l'Axe nord-sud, dont les terminaisons septentrionale et méridionale correspondent respectivement aux Jebels Haouareb et Bouhedma. Sur la route de Maknassy, à une dizaine de kilomètres de la ville de Sidi Bouzid, cet affleurement se situe à 12 km d'un embranchement qui mène aux villages de Ksaira et Segdal. La coupe sujet de cet article a été levée 800 m environ à l'ESE de Aïn Rhéouis. L'accès le plus facile est de suivre l'oued qui contourne cette source par le sud. Cet itinéraire permet, en outre, de suivre l'extension latérale des niveaux étudiés.

#### 1.2.2. Aperçu historique sur la stratigraphie de la coupe

BUROLLET (1956) fut le premier à définir les principales unités lithostratigraphiques du Jurassique terminal-Crétacé inférieur. Dans cet intervalle stratigraphique, il distingue, de la base au sommet, les formations Nara, Sidi Kralif et Meloussi. Définie par ce même auteur au Jebel Sidi Kralif (Axe nord-sud; Tunisie centrale), la formation Sidi Kralif comporte, dans sa partie inférieure, des séquences marno-calcaires à ammonites et calpionelles et, dans sa partie supérieure, des marnes admettant localement des intercalations calcaires à bioclastes. Avant 1976, la stratigraphie de cette formation était imprécise. Les efforts conjugués d'une équipe franco-tunisienne, entre 1976 et 1981, ont beaucoup modifié la stratigraphie du passage Jurassique-Crétacé en Tunisie centrale et nord-orientale. Ainsi, il a été démontré que la formation Sidi Kralif est diachrone (BUSNARDO *et al.*, 1981) : ses niveaux inférieurs correspondent au Tithonien inférieur-base du Tithonien supérieur dans le sud-sud-ouest (Jebel Bouhedma et sondage de Souinia) et au Tithonien supérieur, plus au nord, à la latitude du Jebel Sidi Kralif (BUSNARDO *et al.*, 1976). D'après BUSNARDO *et al.* (1981), la base de la formation Sidi Kralif au Jebel Rhéouis est d'âge tithonien inférieur élevé et la série se poursuit jusque dans le Berriasien inférieur, au sommet de la formation.

#### 1.2.3. Description lithologique (Fig. 2C)

Au Jebel Rhéouis, les niveaux étudiés acquièrent un pendage subvertical par suite d'une intrusion du Trias évaporitique. Au-dessus de la formation dolomitique Nara (RHS 1) dont le sommet est marqué par une surface rubéfiée et ferruginisée apparaît la succession suivante (entre parenthèses est indiquée la numérotation de BUSNARDO *et al.*, 1981).

#### Tithonien supérieur, zone à Microcanthum-zone à Durangites (pars)

##### Membre inférieur de la formation Sidi Kralif (86,1 m)

**RHS 2** : 20,5 m; niveau tendre, formant retrait, de marnes gris verdâtre schisteuses à nombreux tours internes d'ammonites pyriteuses indéterminables.

**RHS 3** : 3,40 m; alternance de bancs dolomitiques à patine ocre jaune, gris en cassure fraîche et de marnes grises schisteuses mal visibles par endroits. L'épaisseur des bancs dolomitiques varie de 0,4 à 0,5 m sur les deux premiers mètres pour se réduire à 0,2 ou 0,3 m vers le sommet. L'extrême base de ces alternances est occupée par un banc dolomitique gréseux montrant la trace de deux fragments d'ammonites déterminables, rapprochés de *Pseudodiscosphinctes* cf. *densecostatus* TAVERA et *Danubisphinctes pseudoserpens* TAVERA (faune F1).

**RHS 4** : 4,10 m; marnes schisteuses gris verdâtre, teintées de jaune par endroits, livrant une faune d'ammonites pyriteuses F2 regroupant des formes particulières (ENAY *et al.*, 1998b) et des *Baeticoceras* cf. *nanum* GEYSSANT.

**RHS 5** : 1,9 m; banc de dolomie gréseuse brune.

**RHS 6** : 3,2 m; marnes gris verdâtre teintées de jaune.

**RHS 7** : 1,35 m; alternance de minces bancs calcaires dolomitiques et de lits marneux de 0,2 à 0,25 m chacun.

**RHS 8** : 6,5 m; bancs métriques de dolomie rousse en patine et ocre jaune en cassure fraîche.

**RHS 9** : 6,55 m; marnes grises feuilletées.

**RHS 10** : 10,85 m; vire formée par une alternance marno-dolomitique à dominante marneuse.

**RHS 11** : 8,15 m; corniche dolomitique ocre jaune.

**RHS 12** : 7,5 m; marnes gris verdâtre feuilletées.

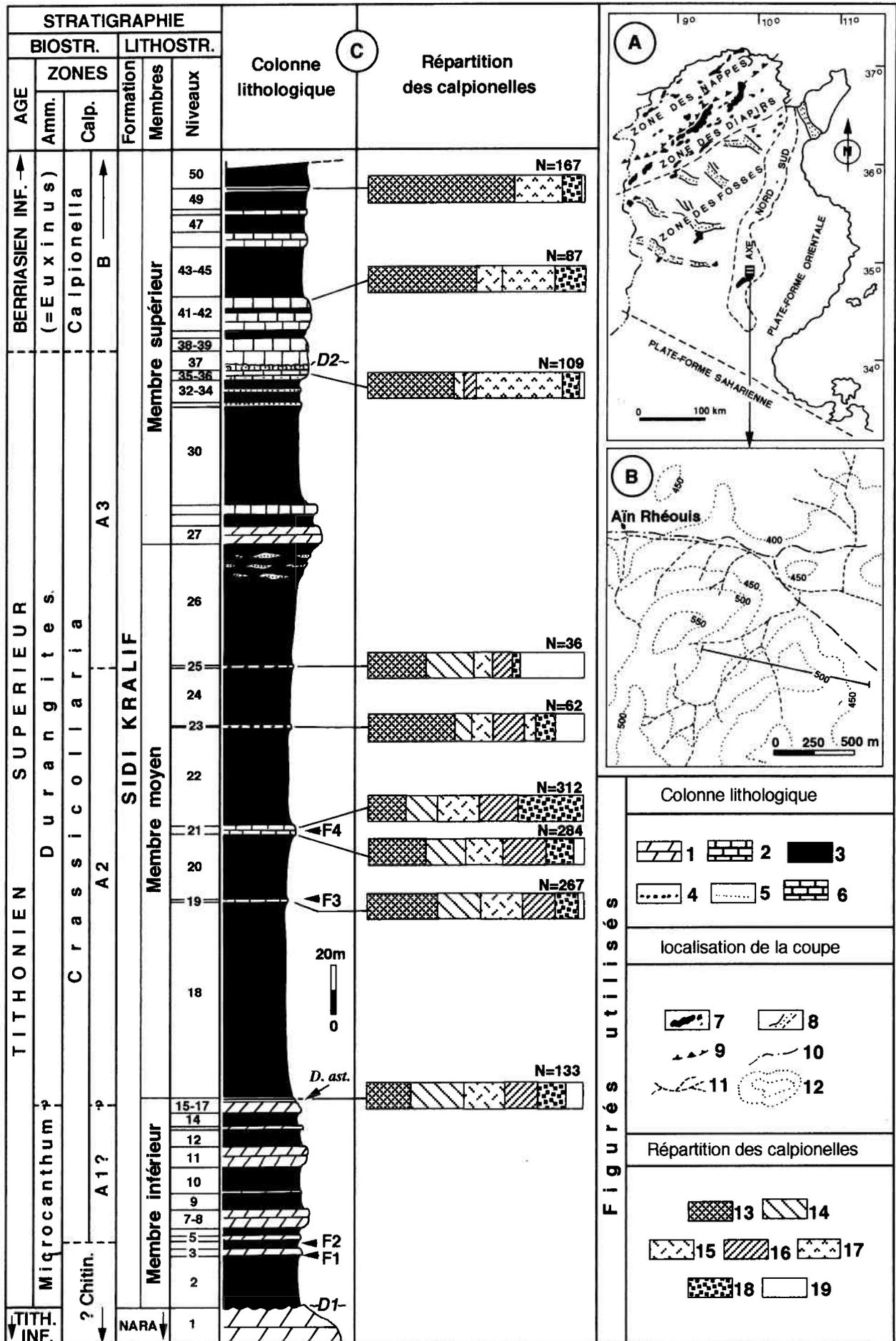
**RHS 13** : 1,5 m; trois bancs décimétriques de dolomie brune.

**RHS 14** : 5,3 m; vire marneuse formant retrait, au sein de laquelle est intercalé un banc dolomitique beige. La base du niveau marneux livre quelques tours internes d'ammonites pyriteuses indéterminables.

**RHS 15** : 1,9 m; cinq bancs de calcaire dolomitique brun clair livrant un individu de *Durangites astillerensis* IMLAY.

**RHS 16** : 0,8 m; niveau marneux gris verdâtre.

**RHS 17 (RH22)** : 2,60 m; bancs décimétriques de dolo-



mie calcaire alternant avec des lits marneux centimétriques.

Vers le sommet, la série se termine par un lit marneux de 0,8 m d'épaisseur suivi d'un banc calcaire marneux tendre de couleur gris verdâtre.

#### Membre moyen (225,5 m)

**RHS 18** : 80 m; niveau de grande étendue en surface structurale, formé par des marnes schisteuses bleu verdâtre.

**RHS 19** : 0,3 m; niveau calcaire marneux livrant une riche faune d'ammonites (F4) : *Hegarites burolleti* nov. sp.

**RHS 20** : 26,70 m; marnes schisteuses vertes à bleu-vert.

**RHS 21 (RH 33 à RH 35)** : 3,2 m; niveau fossilifère formé de quatre bancs calcaires bien stratifiés se délitant en fragments parallélépipédiques. Dans ce niveau a pu être récoltée la faune F5, composée de *Durangites vulgaris* BURCKHARDT, *Hegarites rheouisensis* nov. sp. et *H. sp.*

**RHS 22** : 40 m; marnes feuilletées bleu-vert.

**RHS 23 (RH38)** : 0,3 m; niveau bréchiq ue roux à brun, à petits éléments et à ciment calcaire. A la base de ce niveau ont été récoltés des himalayitidés probablement remaniés, très mal conservés pour pouvoir préciser leur taxinomie davantage.

**RHS 24** : 24,6 m; marnes feuilletées bleu-vert.

**RHS 25 (RH40)** : 0,4 m; un banc bréchiq ue ocre jaune à gros éléments et à matrice calcaire.

**RHS 26** : 50 m; marnes sableuses, traversées par l'oued, bleues teintées de roux avec quelques nodules bleu clair. Sur les trente derniers mètres, les marnes affleurent mal au-dessous des éboulis dolomitiques et gréseux. A 12 m du sommet de ce niveau, on distingue trois bancs gréseux épais de 0,5 à 0,7 m, difficiles à suivre latéralement.

#### Membre supérieur (153 m)

**RHS 27 (RH52)** : 7 m; corniche dolomitique ocre jaune à brune bien marquée.

**RHS 28** : 4 m; vire marneuse mal exposée sous les éboulis dolomitiques.

**RHS 29** : 4 m; huit bancs de calcaire massif brun clair, de 0,5 m chacun.

**RHS 30** : 42 m; vire marneuse assez épaisse mal observable.

**RHS 31** : 0,2 m; banc de calcaire jaune.

**RHS 32** : 5 m; marnes feuilletées gris verdâtre à passées jaunâtres.

**RHS 33 (RH 57)** : 1 m; niveau gréseux en minces feuillets plus ou moins tendres à la base, suivi d'un banc plus dur de 0,5 m d'épaisseur.

**RHS 34** : 3 m; niveau marneux mal exposé.

**RHS 35 (RH 59)** : 1,5 m; banc de calcaire légèrement gréseux dont la face supérieure présente une pellicule ferruginisée.

**RHS 36 (RH 60)** : 2 m; niveau calcaire brun en feuillets centimétriques.

**RHS 37** : 8,2 m; vire de calcaire tendre de 7 m d'épaisseur intercalée entre deux bancs plus durs de 0,8 et 0,4 m. Le premier niveau dur montre des oolithes dispersées, devenant plus abondantes sur le premier mètre de la vire. Au-dessus, le faciès devient riche en macrofaune néritique à lamellibranches et brachiopodes abondants.

#### zone B des calpionelles

(= zone à Euxinus, Berriasien basal)

**RHS 38** : 4 m; niveau tendre couvert.

**RHS 39** : 1 m; banc calcaire beige riche en lamellibranches et brachiopodes.

**RHS 40** : 3,5 m; marnes jaune verdâtre feuilletées.

**RHS 41** : 10 m; calcaire beige en bancs bien stratifiés.

**RHS 42** : 3,8 m; vire tendre laissant apparaître à son sommet un niveau calcaire à patine jaune et beige en cassure fraîche.

**RHS 43** : 7 m; niveau tendre couvert.

**RHS 44** : 7,7 m; alternance de bancs décimétriques de calcaire beige et de lits marneux bleu verdâtre feuilletés.

**RHS 45** : 3,5 m; niveau tendre couvert laissant apparaître à son milieu quatre bancs calcaires épais de 0,4 m chacun.

**RHS 46 (RH 65)** : 5 m; niveau calcaire ocre jaune bien stratifié en bancs décimétriques.

**RHS 47** : 7 m; zone tendre mal visible.

Fig. 2 : Coupe du Jebel Rhéouis (Axe Nord-Sud) : localisation, succession lithologique et répartition des faunes.

1. Dolomie 2. Calcaire, 3. Marnes 4. Niveau bréchiq ue 5. Récurrences gréseuses 6. Calcaire oolithique 7. Trias diapirique 8. Bassins subsidents 9. Accident chevauchant 10. Piste 11. Ravin 12. Courbes de niveau 13. *Calpionella alpina* 14. *Crassicollaria massutiniana* 15. *Crassicollaria brevis* 16. *Crassicollaria intermedia* 17. *Crassicollaria parvula* 18. *Tintinnopsella carpathica* 19. *Crassicollaria sp.*

Fig. 2 : Jebel Rhéouis Section (North-South Range) : location, lithological succession and faunas repartition.

1. Dolomite 2. Limestone 3. Marls 4. Resedimented level 5. Sandstone 6. Oolitic limestone 7. Diapiric Triassic 8. Subsident basins 9. Overlapping Fault 10. Track 11. Ravine 12. Level Curves 13. *Calpionella alpina* 14. *Crassicollaria massutiniana* 15. *Crassicollaria brevis* 16. *Crassicollaria intermedia* 17. *Crassicollaria parvula* 18. *Tintinnopsella carpathica* 19. *Crassicollaria sp.*

**RHS 48** : 2,6 m; vire calcaire tendre affleurant mal par endroits sous les éboulis des niveaux sus-jacents.

**RHS 49** : 9 m; couches tendres mal visibles encadrées par deux bancs de calcaire jaune. L'ensemble est suivi d'un niveau tendre de 1,6 m coiffé par deux bancs calcaires ocre jaune de 0,8 m chacun.

**RHS 50 (RH 70)** : 11 m; marnes gris verdâtre feuilletées.

La coupe est interrompue par une faille qui ne nous permet pas de suivre le reste de la succession lithologique.

### 1.3. Résultats stratigraphiques

Le découpage biostratigraphique de la coupe étudiée est établi sur la base des ammonites et des calpionelles. Les premières sont inégalement réparties et surtout localisées à quelques niveaux. Les secondes, mieux réparties, les complètent et les relaient, notamment dans la partie supérieure de la série où aucune ammonite n'a pu être récoltée.

**a. les ammonites** : le niveau RHS 4 a livré la faune F2 représentée par *Baeticoceras* cf. *nanum* GEYSSANT et par des formes particulières (ENAY *et al.*, 1998b). Dans le sud-est de l'Espagne, une population plus riche et plus variée très proche de F2 a été datée, grâce aux calpionelles et aux faunes associées, de la sous-zone à *Simplisphinctes* (=base de la zone à *Microcanthum* du Tithonien supérieur; OLORIZ & TAVERA, 1981 a-b). Dans la coupe du Jebel Rhéouis, cette datation est en outre confirmée par la récolte, dans RHS 3, de la faune F1 composée de *Pseudodiscosphinctes* cf. *densecostatus* TAVERA et *Danubisphinctes pseudoserpens* TAVERA, présents dans la même sous-zone à *Simplisphinctes*. Dans le niveau RHS 15, un seul exemplaire de *Durangites astillerensis* IMLAY indique la zone à *Durangites*. Les niveaux RHS 19 et RHS 21 ont livré les nouvelles formes sujet de cet article : *Hegaraites burolleti* nov. sp. dans le premier, *H. rhéouisensis* nov. sp. et *H.* sp. dans le second. Un individu incomplet, rapporté à *Durangites vulgaris* BURCKHARDT provient de RHS 21 et indique toujours la zone à *Durangites*.

**b. Les calpionelles** : Dans le cadre stratigraphique adopté (Fig. 1), la répartition et les pourcentages relatifs des différentes espèces de calpionelles du niveau RHS 17 (Fig. 2C) montre la présence de *Calpionella alpina* LORENZ, *Crassicollaria massutiniana* (COLOM), *Cr. brevis* REMANE, *Cr. intermedia* (DURAND-DELGA) et *Tintinnopsella carpathica* (MURGEANU & FILI-PESCU). Les proportions relatives de ces espèces sont assez proches et nous situent dans la sous-zone A2. Dans les niveaux RHS 19 et RHS 21 ayant livré les nouvelles faunes sujet de cet article, les mêmes associa-

tions ont été mises en évidence, en des proportions à peine différentes suggérant la même sous-zone A2. Dans la matrice des niveaux bréchiqes sus-jacents, l'apparition timide de *Cr. parvula* REMANE dans RHS 23 et la tendance à la diminution progressive de *Cr. intermedia* nous situeraient au passage A2/A3, bien que la limite soit difficile à tracer avec certitude d'autant que les calpionelles sont rares dans ces deux niveaux. En haut de la série, les associations du niveau RHS 36 montrent la présence de *C. alpina* et *Cr. parvula* en proportions relatives importantes avec absence de *Cr. massutiniana*, nous situant vers la limite A3/B. Enfin, dans les niveaux élevés de la coupe (RHS 42 et sommet de RHS 49), l'explosion nette de *C. alpina* par rapport au reste du spectre faunique (*Cr. parvula* et *T. carpathica*) indique la zone B (=zone à *Alpina* de la zonation standard).

**c. Conclusion** : les datations par ammonites des niveaux RHS 3 et RHS 4 permettent de nier la présence du Tithonien inférieur même à l'extrême base de la coupe, comme cela a été proposé par BUSNARDO *et al.* (1981). Nous placerons la limite Tithonien inférieur-Tithonien supérieur au sommet de la formation Nara. Cette limite coïncide avec la discontinuité lithologique D1 (Fig. 2C), actuellement bien connue dans d'autres localités de la Téthys occidentale. La limite entre les zones à *Microcanthum* et à *Durangites* demeure difficile à tracer en l'absence de faunes d'ammonites déterminables et de calpionelles dans les niveaux RHS 5 à RHS 16 du membre inférieur de la formation. Les niveaux ayant livré les nouvelles faunes sujets de cet article sont datés de la zone à *Durangites* (sous-zone A2 des calpionelles). La répartition des calpionelles permet de placer la limite Tithonien supérieur-Berriasien inférieur (= limite Jurassique/Crétacé) vers le niveau RHS 37, au niveau d'une discontinuité sédimentaire D2 (Fig. 2C). A ce niveau de la coupe, nos résultats s'accordent bien avec ceux de BUSNARDO *et al.* (1981) qui placent également la limite Jurassique-Crétacé vers le sommet de leur niveau RH 60 (= RHS 37 du présent travail). La seule divergence réside dans le fait que leur limite A3/B des calpionelles est placée plus bas dans la série sachant que ces auteurs ont adopté une limite Jurassique-Crétacé située au sommet de la zone à *Jacobi* (donc au sein de leur zone B des calpionelles).

## 2. PALEONTOLOGIE

### 2.1. Hiérarchie taxinomique et présentation

Embranchement : *Mollusca*

Classe : *Cephalopoda*

Ordre : *Ammonoidea* ZITTEL 1884

Sous-ordre : *Ammonitina* HYATT 1889

**Superfamille : Perisphinctaceae STEINMANN 1890**

**Famille : Himalayitidae SPATH 1925**

**Genre : Hegarites nov. gen.**

**Derivatio nominis** : le nom de ce genre est choisi à la mémoire du regretté Gérard LE HEGARAT, Maître de conférences au Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard Lyon I, décédé au mois de février 1997.

**Espèce-type** : *Hegarites rheouisensis* nov. sp. (Pl. I, fig.4).

**Contenu et niveau stratigraphique** : deux espèces nouvelles et une autre laissée en nomenclature ouverte sont provisoirement incluses dans ce genre. Elles ont été récoltées dans la zone à Durangites du Tithonien supérieur (sous-zone A2 des calpionelles).

**Locus typicus** : coupe du Jebel Rhéouis (Axe nord-sud, Tunisie centrale).

**Stratum typicum** : niveaux RHS 19 et RHS 21 de cette coupe.

#### **Diagnose**

Genre dimorphe regroupant des formes évoluées à ombilic large et peu profond et à section subrectangulaire. Microconques caractérisés par l'apparition de tubercules ombilicaux en fin de croissance et par une costulation simple ou bifurquant vers la moitié des flancs, proverse à rectiradiée, coudée à l'extrémité distale. Chez les macroconques, les tubercules ombilicaux sont renforcés avec apparition de tubercules médio-latéraux bien nets et de forts tubercules siphonaux sporadiques. Les côtes sont pour la plupart bifurquées ou trifurquées, côtes intercalaires régulières en fin de croissance.

#### **2.2. Discussion : statut taxinomique de Hegarites nov. gen. et comparaison avec les genres voisins**

Pour justifier la place de *Hegarites* nov. gen. parmi les faunes d'himalayitidés connues dans cette province, nous ne reviendrons pas sur tous les caractères communs aux genres de la famille, détaillés par UHLIG (1903-1910, p. 133-138) pour le genre *Himalayites*. Nous nous contenterons de le comparer avec les genres tithoniens et berriasiens les plus proches.

L'enroulement évolutive de *Hegarites* nov. gen., son ombilic large et peu profond, les rangées de tubercules latéraux et siphonaux et le sillon ventral qui s'élargit au cours de l'ontogenèse le rapprochent notamment des himalayitidés *Micracanthoceras* SPATH et le groupe *Durangites* BURCKHARDT-*Protacanthodiscus* SPATH. En effet, sur les tours internes, les *Hegarites* microconques montrent une section subarrondie, une costulation rectiradiée simple ou se divisant en deux branches divergentes au niveau d'un renflement tuberculiforme latéral situé vers le quart externe des flancs ou légèrement au-dessous. Ces traits ornementaux sont égale-

ment partagés par le genre *Micracanthoceras* et évoquent le stade ornemental initial chez *Durangites* (stade microcanthum *sensu* BURCKHARDT, 1912). Cependant, *Micracanthoceras* s'en éloigne par l'absence de tubercules ombilicaux, par sa section subarrondie et par son ornementation qui demeure stable au cours de l'ontogenèse. *Durangites*, pour sa part, s'en distingue par sa costulation nettement flexueuse projetée vers l'arrière au stade adulte et par l'absence de tubercules ombilicaux. Certains variants macroconques de *Hegarites* nov. gen. offrent des ressemblances frappantes avec *Protacanthodiscus*, notamment au niveau de l'apparition de tubercules latéraux renforcés et de tubercules siphonaux sporadiques. Toutefois, ce dernier s'en sépare par la forme hexagonale de sa section, par l'absence de tubercules ombilicaux et par ses côtes secondaires droites et divergentes.

Par ailleurs, des berriasellidés, notamment certaines formes attribuées au genre *Dalmasiceras* DJANELIDZE du Berriasien basal, présentent des détails ornementaux qui rappellent des variants peu évolués de *Hegarites* nov. gen. Les *Dalmasiceras* s'en séparent par leur section subovale allongée, par leur enroulement involute et leur ombilic étroit, par l'apparition précoce des tubercules ombilicaux et de côtes subdichotomes ou fasciculées et surtout par l'effacement distal ou total des côtes à la fin du développement (stade lisse secondaire *sensu* MAZENOT, 1939). Seule la trajectoire costale de *Berriasella* UHLIG pourrait rappeler *Hegarites* nov. gen. Les *Berriasella* se distinguent facilement par leur section subovale et leur face ventrale étroite et surtout par une ornementation faite de côtes bien calibrées, bifurquées pour la plupart, qui ne semblent varier que peu au cours de l'ontogenèse.

Les rapports et différences évoqués soulignent un cachet particulier acquis par *Hegarites* nov. gen. au cours de son ontogenèse qui permet de le placer plutôt parmi les himalayitidés, au voisinage de *Durangites* et *Protacanthodiscus* dont les affinités seront interprétées plus loin. La livrée caractéristique de ce groupe nous apparaît assez à part pour justifier la création d'un nouveau taxon qui entre difficilement dans les autres genres qui lui sont proches. A ces arguments, il faut ajouter que les espèces représentant ce nouveau genre proviennent seulement de deux bancs dans une seule localité de la Téthys méditerranéenne (Jebel Rhéouis). Dans cette même coupe, les *Hegarites* sont isolés d'une population sous-jacente moins riche et peu variée (ENAY *et al.*, 1998b) par la quasi-absence de faunes; dans les niveaux sus-jacents aucune faune d'ammonites n'a pu être récoltée.

#### **2.3. Description des espèces**

**Remarque** : chez la majorité des *Hegarites*, l'état de conservation des individus ne permet pas un découpage

précis des lignes de suture cloisonnaires. Toutefois, chez les exemplaires les mieux conservés, ces lignes de suture sont assez comparables (nombre et structure des lobes et des selles) et ne constituent pas, par conséquent, un caractère spécifique important.

***Hegaratites rheouisensis* nov. sp.**

(Pl. I, fFig. 1-7)

**Matériel étudié :** 54 exemplaires répartis comme suit.

- Microconques : 18 individus bien conservés et 25 fragmentaires; 16 de ces individus sont munis de leurs oreillettes latérales : F.S.L 338 716 à 338 724, 338 727, 338 778 à 338 787, 338 793 à 338 794 et 338 886 à 338 905.
- Macroconques : 11 individus assez bien conservés dont 6 fragments : F.S.L 338 788, 338 804 à 338 807 et 338 912 à 338 918.

Tous les spécimens sont déposés à la collection de l'U.F.R des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard Lyon I.

**Derivatio nominis :** espèce devant son nom au Jebel Rhéouis de Tunisie centrale où elle a été récoltée.

**Holotype :** individu F.S.L 338 793 (Pl. I, fig. 1).

**Locus typicus :** coupe du Jebel Rhéouis (Axe nord-sud, Tunisie centrale).

**Stratum typicum :** niveau RHS 21 de cette coupe.

**Diagnose :** Microconques de petite taille. Côtes fines, simples et proverses sur les tours jeunes, plus marquées et bifurquant vers la moitié des flancs sur le reste de la coquille. Branches externes peu divergentes, coudées, se terminant par des tubercules siphonaux lamelliformes. Macroconques de taille moyenne dont le dernier tour montre des tubercules siphonaux forts, sporadiques réunissant parfois des côtes géminées.

**Dimensions :** Fig. 3

**Description :**

**a. Formes microconques** (Pl. I, fig. 1, 3, et 6)

Coquille de petite taille (D entre 20 et 33 mm), évolue avec rapide croissance en hauteur en fin de croissance (H/D passe de 0,35 à 0,4 sur le dernier quart de tour), section subrectangulaire nettement plus haute que large. Sur les tours jeunes (D entre 7 et 18 mm), les côtes sont fines, proverses et essentiellement simples. A partir de D=20 mm, elles s'enrichissent progressivement en côtes se divisant vers la moitié des flancs en deux branches peu divergentes, espacées et prenant naissance au niveau de tubercules ombilicaux punctiformes de plus en plus marqués. A proximité de l'ouverture, ces tuber-

cules s'étirent radialement et prennent un aspect concave. Branches externes nettement coudées, apparition de côtes intercalaires externes. Tubercules siphonaux subfusiformes. La chambre d'habitation occupe la moitié du dernier tour.

**b. Formes macroconques** (Pl. I, fig. 2, 4, 5 et 7)

Coquille de taille moyenne (D entre 50 et 60 mm) formée par deux à trois tours se recouvrant à peine. Les tours jeunes (D < 20 mm) montrent des côtes se divisant, au niveau de tubercules fins et aigus, en deux branches droites, moyennement divergentes, se terminant par des tubercules siphonaux punctiformes. Sur le dernier tour s'installent des tubercules ombilicaux vigoureux, de plus en plus épais, d'où partent les côtes principales espacées. Les côtes secondaires sont moins divergentes et portent de forts tubercules siphonaux vigoureux et sporadiques. Des côtes intercalaires, plus nombreuses à proximité de l'ouverture, s'installent progressivement sur la chambre d'habitation qui occupe un demi-tour environ.

**Variabilité :** Les individus de toute petite taille, à costulation fine et essentiellement simple (F.S.L 338 716 à 338 723 dont ceux figurés sur Pl. I, fig. 3 et 6), sont interprétés ici comme des microconques juvéniles. Chez ces exemplaires, bien que les oreillettes latérales sont visibles, seul le stade ontogénique initial est installé et aucun caractère lié à l'état adulte n'est observable. Les lignes de suture visibles chez de rares individus ne montrent pas de resserrement à la fin du phragmocône. Le reste de la population constituent un éventail de variants entre un pôle à côtes fines, denses avec de rares côtes bifurquées et un second à côtes plus fortes, espacées et à côtes divisées plus nombreuses. Chez certains variants, le point de division des côtes peut descendre vers le tiers interne des flancs. L'apparition de rares côtes subpolyplocoïdes en fin de croissance chez des variants à côtes espacées n'est pas accompagnée d'un changement notable dans l'aspect ornemental et ne constitue pas un caractère distinctif à l'échelle de l'espèce.

**Affinités et comparaison :** Les microconques de *Hegaratites rheouisensis* nov. sp. se distinguent de ceux de *H. burolleti* nov. sp. par leur taille plus petite et par une costulation fine dense, essentiellement simple sur les tours jeunes. Ils s'en éloignent également par une précoce flexuosité des côtes et par l'apparition de côtes intercalaires régulières en fin de croissance. Les macroconques montrent une costulation moins épaisse avec des tubercules latéraux punctiformes et des tubercules ombilicaux concaves en fin de croissance.

Fig. 3 : Caractères dimensionnels (en mm) de *Hegaratites rheouisensis* nov. sp.

(m) : microconque, (M) : macroconque, D : diamètre de la coquille, Ph : diamètre du phragmocone, H : hauteur, E : épaisseur, Ni : nombre de côtes primaires.

Fig. 3 : Measurement Characters of *Hegaratites rheouisensis* nov. sp.

(m) : microconch, (M) : macroconch, D : diameter, Ph : phragmocone diameter, H : height, E : width, Ni : Primary ribs.

Référence individuelle	D	Ph	H	H/D	O	O/D	E	E/D	Ni
<b>F.S.L 338 716 (m)</b>	21,6		8,9	0,41	7	0,32	-	-	31
Coll. BOUGHDIRI	16,4		7,4	0,45	5,4	0,33	-	-	33
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale).</b>	13,2	15,4	5,2	0,39	4	0,3	-	-	33
	10,3		4	0,39	3	0,29	-	-	28
	8,9		3	0,34	-	-	-	-	-
<b>F.S.L 338 718 (m)</b>	23,3		8,7	0,37	8,5	0,36	-	-	35
Coll. BOUGHDIRI	18,3	14,7	6,9	0,38	6,2	0,34	-	-	36
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 3.</b>	14,8		5,8	0,39	4,9	0,33	-	-	34
	12,5		4,5	0,36	3,8	0,3	-	-	-
<b>F.S.L 338 719 (m)</b>	24		9,6	0,4	8	0,33	-	-	32
Coll. BOUGHDIRI	19,2		8	0,42	6,2	0,32	-	-	35
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 6.</b>	14,5	18	5,8	0,4	4,9	0,34	-	-	-
	11,8		4,1	0,35	4	0,34	-	-	-
<b>F.S.L 338 723 (m)</b>	20,4		8,5	0,42	5,4	0,26	-	-	35
Coll. BOUGHDIRI	14,3	14,7	7	0,49	4,5	0,31	-	-	31
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale).</b>	12,2		4,3	0,35	3,4	0,28	-	-	-
<b>F.S.L 338 793 (m)</b>	32		12,2	0,39	11,5	0,36	-	-	34
Coll. BOUGHDIRI	26,5		10,5	0,39	9,2	0,35	-	-	35
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 1.</b>	21,2	20	9	0,42	6,5	0,31	-	-	32
	15		7	0,47	5,1	0,34	-	-	-
	11,5		5,2	0,45	4	0,35	-	-	-
	9		3,8	0,42	3	0,33	-	-	-
<b>F.S.L 338 886 (m)</b>	33		12	0,36	12	0,36	-	-	29
Coll. BOUGHDIRI	27,5	23,8	10,1	0,37	10	0,36	-	-	29
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale).</b>	20,9		7,5	0,36	8	0,38	-	-	27
	17		6	0,35	5	0,3	-	-	26
<b>F.S.L 338 893 (m)</b>	31		11,5	0,37	10,5	0,34	-	-	31
Coll. BOUGHDIRI	25,5	19,5	10	0,39	8,9	0,35	-	-	31
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale).</b>	20		8	0,4	6	0,3	-	-	29
	16		6,5	0,4	-	-	-	-	28
<b>F.S.L 338 788 (M)</b>	44		15,5	0,35	15,5	0,35	-	-	31
Coll. BOUGHDIRI	38		14,5	0,38	12	0,32	-	-	-
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 2</b>	31	38	12	0,39	9,5	0,31	-	-	-
	24,5		9,5	0,39	7	0,29	-	-	-
	16,4		6,5	0,39	5	0,3	-	-	-
<b>F.S.L 338 804 (M)</b>	60		26	0,43	21	0,35	-	-	27
Coll. LE HEGARAT & MEMMI	41,5	39	20	0,48	14,5	0,35	-	-	27
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 4.</b>									
<b>F.S.L 338 806 (M)</b>	36,5		15	0,41	14	0,38	-	-	25
Coll. LE HEGARAT & MEMMI	30		11	0,37	12	0,4	-	-	-
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 5.</b>	24	20,5	9	0,38	-	-	-	-	-
	20,5		7,5	0,37	-	-	-	-	-
<b>F.S.L 338 807 (M)</b>	28		10	0,36	11	0,39	-	-	24
Coll. BOUGHDIRI	23	18	8	0,35	9	0,32	-	-	-
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 7.</b>									
<b>F.S.L 338 910 (M)</b>									
Coll. BOUGHDIRI	52,3		19,5	0,37	21,1	0,4	-	-	25
<b>RHS 21. Coupe du Jebel Rhéous (Tunisie centrale).</b>	43,4	37	15,1	0,35	16,2	0,38	-	-	26
	33,1		12,1	0,37	11,9	0,36	-	-	25

***Hegarites burolleti* nov. sp.**  
(Pl. I, fig. 8, 12 et 13)

**Matériel étudié** : 24 exemplaires répartis en microconques et macroconques.

- Microconques : Sept individus complets et bien conservés dont trois munis de leurs oreillettes latérales et sept autres incomplets ou fragmentaires : F.S.L 338 659 à 338 671 et 338 675.
- Macroconques : Un exemplaire complet et bien conservé et neuf incomplets : F.S.L 338 672 à 338 674, 338 677 à 338 680 et 338 684 à 338 686.

**Derivatio nominis** : espèce dédiée à P.F. BUROLLET, géologue français connu, entre autres, par ses nombreux travaux stratigraphiques et cartographiques en Tunisie, notamment dans son secteur central où la coupe sujet de cet article a été levée.

**Holotype** : individu F.S.L 338 659 (Pl. I, Fig. 8).

**Locus typicus** : coupe du Jebel Rhéouis (Axe nord-sud, Tunisie centrale).

**Stratum typicum** : niveau RHS 19 de cette coupe.

**Diagnose** : Microconques de taille moyenne, assez évoluées. Tours internes à côtes rectiradiées simples et bifurquées en proportions variables. Fin de croissance marquée par l'apparition de tubercules ombilicaux étirés radialement et par des côtes secondaires qui ne se coudent qu'à proximité de l'ouverture. Macroconques de grande taille à côtes proverses nettement coudées. Fin de croissance marquée par une tendance à l'effacement des côtes sur les flancs et par l'apparition de côtes fasciculées.

**Dimensions** : Fig. 4

**Description** :

**a. Formes microconques** (Pl. I, fig. 8)

Coquille de taille moyenne (D entre 45 et 60 mm), assez évoluée, ombilic large (O/D entre 0,3 et 0,46) et section subrectangulaire nettement plus haute que large. Sur les tours internes (D < 25 mm) s'observent une alternance de côtes simples et bifurquées rectiradiées et fines. A un diamètre situé entre 25 et 45 mm, les côtes sont plus marquées et prennent naissance au niveau de tubercules ombilicaux étirés radialement. Les tubercules siphonaux sont fusiformes; certains d'entre eux, plus gros et proéminents, apparaissent à intervalles réguliers. Sur le dernier quart de tour, les côtes, pour la plupart bifurquées, sont flexueuses et nettement coudées à leur extrémité distale. La chambre d'habitation occupe la moitié du dernier tour.

**b. Formes macroconques** (Pl. I, fig. 12-13)

Coquille de grande taille, pouvant atteindre plus de 100 mm de diamètre, évoluée, à section aplatie plus haute

que large. Au stade adulte apparaissent des côtes proverses vigoureuses, espacées, prenant naissance au niveau de forts tubercules ombilicaux pyramidaux. Elles se divisent vers le tiers supérieur des flancs, au niveau de tubercules latéraux également proéminents, en deux branches nettement coudées. Sur le dernier demi-tour, le relief des côtes s'atténue avec une tendance à l'effacement sur les flancs; seuls les tubercules siphonaux, forts et lamelliformes subsistent et marquent le bord latéro-ventral. A proximité de l'ouverture, s'installe un stade terminal court au cours duquel des côtes fasciculées flexueuses, fines et serrées apparaissent. La chambre d'habitation occupe la moitié du dernier tour.

**Affinités et comparaisons** : Les microconques de *Hegarites burolleti* nov. sp. se distinguent de ceux de *H. rheouisensis* nov. sp. par leur taille plus grande, par leurs côtes rectiradiées, essentiellement bifurquées, n'étant flexueuses qu'à un stade tardif de l'ontogénèse. Ils s'en éloignent également par l'apparition des tubercules siphonaux arrondis et sporadiques du stade moyen. Les macroconques sont distinguables par leurs côtes proverses et nettement coudées sur le dernier tour et par le stade terminal à côtes fasciculées qui s'installe à proximité de l'ouverture. Les trois rangées de tubercules sont plus vigoureuses et mieux marquées.

***Hegarites* sp.**

**Pl. I, fig. 9-11**

**Discussion** : Parmi les faunes récoltées dans le niveau RHS 21 de la coupe étudiée, figurent des *Hegarites* de taille moyenne à grande, pour la plupart incomplets ou fragmentaires. Si les macroconques sont facilement reconnaissables par leur taille nettement grande, par leur costulation vigoureuse et surtout par l'apparition de tubercules latéraux et siphonaux bien marqués, la distinction des microconques demeure incertaine en l'absence d'oreillettes latérales chez les individus de taille plus petite, bien que l'absence des tubercules latéraux puisse être distinctive. Certains traits ornementaux de ces microconques probables évoquent également des macroconques juvéniles de *Hegarites rheouisensis* nov. sp. ou *H. burolleti* nov. sp. Faut-il donc les considérer comme des microconques de grande taille d'une espèce nouvelle dont les affinités avec ces dernières traduisent un lien phylétique ou comme des macroconques juvéniles dont les microconques sont à retrouver à l'occasion de futures recherches ? L'absence des oreillettes latérales et les lignes de suture mal conservées ou invisibles ne permettent pas de trancher à partir du matériel disponible. Le groupe de formes en question

Référence individuelle	D	Ph	H	H / D	O	O / D	E	E / D	Ni
	55,5		17,3	0,31	23,3	0,42	-	-	36
	47,4		16,5	0,35	18,7	0,39	-	-	35
<b>F.S.L 338 659 (m)</b>	40,2		14,6	0,36	15,5	0,39	-	-	33
Coll. BOUGHDIRI	30,5		10,8	0,35	12,7	0,42	-	-	32
<b>RHS 19. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 8.</b>	25,6		9,3	0,36	10,2	0,4	-	-	29
	21,3	43,5	6,7	0,31	8,5	0,4	-	-	29
	17,8		5,7	0,32	6,3	0,35	-	-	31
	14,4		4,3	0,30	5,4	0,38	-	-	30
	12,6		3,6	0,29	3,8	0,3	-	-	29
	9,9		3	0,3	3,4	0,34	-	-	26
<b>F.S.L 338 660 (m)</b>	53,2		20	0,38	22,3	0,42	-	-	34
Coll. BOUGHDIRI	45		-	-	19,3	0,42	-	-	31
<b>RHS 19. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale).</b>	38,5		15	0,39	14	0,36	-	-	30
	31,4	35,5	11,5	0,37	11,2	0,36	-	-	28
	24,5		8,7	0,36	8,2	0,33	-	-	28
	21		7	0,33	7,7	0,36	-	-	28
	15,6		5	0,32	6,5	0,41	-	-	27
<b>F.S.L 338 664 (m)</b>	57,1		18,2	0,32	26,6	0,46	-	-	-
Coll. BOUGHDIRI	47,5		15,7	0,33	21,7	0,46	-	-	-
<b>RHS 19. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale).</b>	41,2		14,4	0,35	14,9	0,36	-	-	-
	33	45	10,5	0,32	-	-	-	-	-
	28,1		-	-	-	-	-	-	-
	24,3		7,7	0,32	-	-	-	-	-
<b>F.S.L 338 665 (m)</b>	54,5		18,8	0,34	20,7	0,38	-	-	-
Coll. BOUGHDIRI	46,9		18,1	0,38	17,4	0,37	-	-	-
<b>RHS 19. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale).</b>	36		15,3	0,4	13,9	0,39	-	-	32
	30,5	39,3	10,3	0,34	12,6	0,41	-	-	30
	22,4		7	0,31	10,4	0,46	-	-	29
	18,7		5,5	0,29	6,7	0,35	-	-	30
	15		4	0,27	5,2	0,35	-	-	-
<b>F.S.L 338 668 (m)</b>	51,3		18,1	0,35	20,3	0,4	-	-	32
Coll. BOUGHDIRI	42,7		16,3	0,38	16	0,37	-	-	34
<b>RHS 19. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale).</b>	34,6		12,4	0,36	13	0,38	-	-	35
	28,4		10,2	0,36	10,3	0,36	-	-	33
	22,6	36,4	8,9	0,39	8	0,35	-	-	31
	19		6,7	0,35	6,7	0,35	-	-	30
	14		5,6	0,4	5	0,36	-	-	29
	11,2		3,5	0,32	-	-	-	-	28
	9		3	0,33	-	-	-	-	-
<b>F.S.L 338 670 (m)</b>	55,7		18,8	0,33	21,6	0,39	-	-	32
Coll. BOUGHDIRI	46,5		17,4	0,37	16,4	0,35	-	-	34
<b>RHS 19. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale).</b>	39		15	0,38	13	0,33	-	-	35
	30,5	40,5	12,5	0,4	10	0,33	-	-	34
	23,7		9,2	0,39	8	0,34	-	-	34
	19,6		6,6	0,34	5,4	0,28	-	-	32
	15,4		5,6	0,36	4	0,26	-	-	-
<b>F.S.L 338 685 (m)</b>	43		15,6	0,36	14,2	0,33	-	-	31
Coll. BOUGHDIRI	35		14	0,4	12,5	0,35	-	-	-
<b>RHS 19. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale).</b>	28,3	32	12,9	0,45	8,5	0,3	-	-	-
	22,5		-	-	-	-	-	-	-
	18,3		8	0,43	-	-	-	-	-
<b>F.S.L 338 675 (M)</b>	75		27	0,36	27,5	0,37	-	-	24
Coll. BOUGHDIRI	61		23,5	0,39	21	0,34	-	-	27
<b>RHS 19. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 12.</b>	49,5		19	0,38	18	0,36	-	-	29
	36,5	46,5	14	0,38	14,5	0,4	-	-	26
	28,5		10,5	0,37	12,5	0,44	-	-	23
	21,2		6,5	0,31	9,2	0,43	-	-	26
	19		5,5	0,29	7	0,37	-	-	26
	13,1		5	0,38	5	0,38	-	-	22

est décrit ici en nomenclature ouverte d'autant que le nombre d'exemplaires et leur état de conservation ne permettent pas de définir une espèce nouvelle.

**Matériel étudié** : une vingtaine d'exemplaires pouvant être répartis comme suit.

- Macroconques : une empreinte presque complète et quatre fragments : F.S.L 338 918 à 338 922.
- Microconques (?) : Seize individus fragmentaires et deux autres incomplets : 338 708 à 338 715, 338 796 à 338 798, 338 802, 338 912 à 338 917.

**Dimensions** : Fig. 5.

**Description** : Coquille de taille moyenne à grande pour les microconques probables (D entre 38 et 67 mm), pouvant dépasser 120 mm pour les macroconques. Sur les tours jeunes, visibles chez certains individus de petite taille, les côtes, denses et légèrement proverses, sont pour la plupart bifurquées. Rares sont les côtes simples qui s'intercalent. Vers la moitié des flancs, elles se projettent vers l'arrière puis se coudent sur le bord ventral pour acquérir un aspect biconcave. A la fin de la croissance, des côtes intercalaires externes apparaissent régulièrement et l'on observe, à proximité de l'ouverture, une atténuation du relief des côtes avec une tendance à l'effacement. Les macroconques sont surtout caractérisés par des côtes larges et espacées bifurquées à trifurquées avec apparition régulière de côtes intercalaires externes en fin du développement. A un stade avancé de l'ontogenèse, le fragment F.S.L 338 922 montre des branches externes qui, à un grand diamètre, traversent la région ventrale sans interruption.

### 3. SYNTHÈSE : APPROCHES PHYLETIQUE ET BIOGEOGRAPHIQUE

#### 3.1. Origine phylétique de *Hegaratites* nov. gen.

*Hegaratites* nov. gen. regroupe seulement trois espèces

dont une décrite en nomenclature ouverte qui provient des uniques bancs RHS 19 et RHS 21 de la coupe du Jebel Rhéouis. Dans cette coupe, la succession faunique est discontinue; ce nouveau genre est isolé de la population peu variée et assez à part du niveau RHS 4 (ENAY *et al.*, 1998b) par la quasi-absence de faunes (un seul exemplaire de *Durangites astillerensis* provient du banc RH 15). Il nous est donc difficile de proposer un schéma phylétique, appuyé par des récoltes sur place, qui nous permet de préciser l'origine de *Hegaratites* nov. gen.

Toutefois, dans le Tithonien supérieur de la Téthys occidentale (SE Espagne, Kabylie), le groupe d'ammonites *Durangites* et *Protacanthodiscus* apparaît dans la sous-zone A2 des calpionelles (ENAY & GEYSSANT, 1975; CECCA *et al.*, 1989), au-dessous des *Hegaratites* décrits ici (BOUGHDIRI, 1994). A partir d'un matériel abondant, de position stratigraphique bien repérée grâce aux calpionelles, ENAY *et al.* (1998a) affirment que les premiers forment un couple en partie dimorphe [*Durangites* (m)-*Protacanthodiscus* (M)]. Dans ce même article, ces auteurs discutent l'idée de genres également dimorphes [*Durangites* (m) & (M), *Protacanthodiscus* (m) & (M)] admise par VERMA & WESTERMAN (1973) et par TAVERA (1985).

Sur les tours internes, le stade ontogénique "microcanthum" (*sensu* BURCKHARDT, 1912) de *Durangites*, se développe également chez *Hegaratites*. A la suite de l'ontogenèse, la croissance en hauteur est aussi rapide chez ces deux formes voisines avec un sillon siphonal qui s'élargit et diminue de profondeur et une tendance à l'effacement des tubercules latéraux. A la fin de la croissance, apparaissent les acquisitions propres : des côtes flexueuses et projetées vers l'arrière chez *Durangites* (stade typique de BURCKHARDT, 1912) et des côtes également flexueuses mais coudées à leur extrémité distale chez *Hegaratites*. Les affinités sont encore plus étroites chez les formes macroconques. En

Fig. 5 : Caractères dimensionnels de *Hegaratites* sp.

Fig. 5 : Measurement characters of *Hegaratites* sp.

Référence individuelle	D	Ph	H	H/D	O	O/D	E	E/D	Ni
F.S.L 338 713 (m ?)	38,5		16	0,41	11	0,29	-	-	26
Coll. BOUGHDIRI	32		13,5	0,42	9,2	0,29	-	-	27
RHS 21. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 10.	23		10,5	0,46	7	0,3	-	-	30
	18,5	-	8	0,43	5,8	0,31	-	-	31
	12,5		5,5	0,44	4,7	0,38	-	-	-
	8,5		4	0,47	3,8	0,45	-	-	-
	7		2,5	0,38	3,2	0,46	-	-	-
F.S.L 338 802 (m ?)	67		23,5	0,35	26	0,39	-	-	33
Coll. BOUGHDIRI	57	41	20	0,35	21	0,37	-	-	30
RHS 21. Coupe du Jebel Rhéouis (Tunisie centrale). Pl. I, fig. 9.	45		18	0,4	18	0,4	-	-	-
	37		13	0,35	13	0,35	-	-	-

effet, sur le dernier tour des *Hegarites* macroconques et de *Protacanthodiscus*, les tubercules latéraux se renforcent nettement, les tubercules siphonaux portés par l'extrémité des côtes distales souvent trifurquées sont bien nets, sporadiques pour certains d'entre eux. L'apparition des côtes intercalaires externes en fin de croissance est également partagée par les deux formes qui ne s'éloignent que par les tubercules ombilicaux, les côtes secondaires coudées et une tendance à l'effacement distal ou total des côtes, caractéristiques de *Hegarites*. A notre sens, les affinités étroites entre les *Hegarites* microconques et *Durangites*, d'une part, et entre les macroconques de ce nouveau genre et *Protacanthodiscus*, de l'autre, sont à interpréter par un lien phylétique. Il existe en faveur de cette hypothèse un nombre important de caractères communs qu'ils ne peuvent ressortir tous de la simple convergence de formes. Accordant peu d'importance aux tubercules ombilicaux, l'un de nous (BOUGHDIRI, 1994) a en effet regroupé *Hegarites* au sein de *Durangites* et ce dans une conception plus large de ce dernier.

L'arrivée en Tunisie du seul exemplaire du banc RHS 15 rapporté à *Durangites* à partir des territoires où ces formes sont les plus développées, vraisemblablement la Téthys occidentale (SE Espagne, Kabylie, Apennins, Sicile) où la famille *Himalayitidae* est particulièrement développée et où les faunes à *Durangites* sont les plus variées, pourrait être *a priori* considéré comme un apport occasionnel de coquille flottée et donc d'une dispersion *post-mortem*. Seulement, des individus isolés ne sont pas moins en faveur d'une implantation d'individus, juvéniles ou adultes, viables pouvant s'installer dans des territoires où ils ne sont pas habituellement présents (ENAY, 1993).

Ce nouveau genre peut être considéré comme un rameau qui se détache de *Durangites* pour évoluer dans une voie parallèle et pourrait résulter d'une différenciation sur place à partir de formes ancestrales venues épisodiquement en Tunisie, donnant naissance aux espèces successives de *Hegarites* nov. gen. : *H. burolleti*, *H. rheouisensis* et *H. sp.*

### 3.2. Descendance de *Hegarites* nov. gen. dans le Berriasien basal

Le nouveau genre *Hegarites* offre également des ressemblances avec le genre *Dalmsiceras* DJANELIDZE qui apparaît dans la sous-zone à Jacobi de la zone à Euxinus (Berriasien basal) et dont l'origine est encore discutée actuellement. En effet, fortement influencé par l'idée de la différence d'âge entre les gisements d'Aizy et de Chomérac, le schéma phylétique proposé par Mazenot (1939, p. 146) avance l'hypothèse de l'origine de *Dalmsiceras* à partir de *Berriasella* du groupe *privasensis* (PICTET)-*callisto* (D'ORBIGNY). De son

côté, LE HEGARAT (1973, p. 273) souligne : "*Dalmsiceras*, pour sa part, semble devoir être considéré comme un genre d'origine énigmatique, mais à coup sûr indépendant de *Berriasella*". Ce même auteur ajoute (*ibid.*, p.206) : "ses caractères tranchés par rapport à ceux du reste de la faune suggère plutôt une origine à partir des formes encore inconnues de la zone à *Crassicollaria* des calpionelles". TAVERA (1985, p. 330) envisage que *Dalmsiceras* gr. *progenitor* (OPPEL) soit un descendant de *Paraulacosphinctes* SCHINDEWOLF et *Dalmsiceras* gr. *gigas* (DJANELIDZE) un descendant de *Moravisphinctes* TAVERA. Les détails ornementaux qui rapprochent *Hegarites* de *Dalmsiceras* sont essentiellement les tubercules ombilicaux, les flancs aplatis nettement plus haut que larges et la tendance à l'effacement costal en fin de croissance. Cependant, l'analyse des stades ontogéniques chez les deux genres ne permet pas de faire de *Hegarites* nov. gen. des *Dalmsiceras* primitifs car, à notre sens, la limite apparaît nette. Le stade "mésotuberculé ou à bifurcation distale" de DJANELIDZE (1922 a) manque totalement chez toutes les espèces de *Dalmsiceras* (MAZENOT, 1939; p. 143) mais il est toujours observable chez *Hegarites* nov. gen. avec des tubercules latéraux nettement plus renforcés chez les macroconques. En outre, MAZENOT (*op. cit.*) remarque que l'apparition des tubercules ombilicaux chez *Dalmsiceras* (plus tardive chez *Hegarites*) est accompagnée d'un changement radical dans la costulation; les côtes forment des faisceaux ombilicaux, se ramifient sur les flancs ou même s'enrichissent en côtes intercalaires (stade à fasciculation proximale des côtes du même auteur). Enfin, à l'approche de la chambre d'habitation des *Dalmsiceras* s'installe le stade "lisse secondaire ou final" (*ibid.*, p. 144), à peine observable ou peu exprimé chez certains variants de *Hegarites* nov. gen., où l'on observe un effacement des côtes plus ou moins accentué ne laissant parfois subsister que les tubercules siphonaux.

Les ressemblances entre *Hegarites* nov. gen. et *Dalmsiceras* sont, à notre avis, à interpréter comme des caractères d'origine phylétique et non une simple convergence de formes. L'absence de faunes à *Dalmsiceras* dans les niveaux supérieurs de la coupe du Jebel Rhéouis résulte sans doute de conditions écologiques défavorables à l'épanouissement de ce genre (diminution nette et progressive de la profondeur traduite par le passage progressif à des faciès de plate-forme externe du sommet de la coupe). Des *Dalmsiceras* pyriteux ont été signalés par ARNOULD-SAGET (1951) dans des coupes à proximité du Jebel Rhéouis, celles des Jebels Nara et du Sidi Kralif (Axe nord-sud, Tunisie centrale), dans des niveaux datés du Berriasien basal (BUSNARDO *et al.*, 1981).

## CONCLUSION

*Hegaratites* nov. gen., himalayitidé nouveau de Tunisie centrale, renferme provisoirement deux espèces, représentées chacune par des formes microconques et macroconques, et une troisième décrite en nomenclature ouverte. Sans doute à compléter à l'occasion de futures recherches, le contenu de ce nouveau genre est également limité stratigraphiquement : uniquement trois espèces, dont une de délimitation incertaine, ont été récoltées dans deux bancs de la zone à Durangites, sous-zone A2 des calpionelles. Ces niveaux fossilifères font partie d'une épaisse série peu riche en ammonites. Cette découverte offre néanmoins des enseignements importants qui nous permettent de repenser l'enchaînement phylétique de la famille des himalayitidés au cours du Tithonien supérieur, notamment le devenir de *Durangites* et l'origine phylétique de *Dalmsiceras*. Dans l'attente de futures découvertes de ce nouveau genre dans d'autres localités de la Téthys méditerranéenne, dans des coupes offrant une succession plus complète et permettant de mieux cerner les relations phylétiques et leur cadre biogéographique, *Hegaratites* est traité comme un descendant de *Durangites* implanté en Tunisie et évoluant sur place. *Dalmsiceras* est un rameau qui se détache de *Hegaratites* et constitue sa descendance dans le Berriasien basal. Dans le but de mieux cerner la dynamique des populations et leur cadre biogéographique, les futures recherches s'orienteraient vers la découverte probable de *Hegaratites* dans la Téthys occidentale, notamment dans le sud-est de la France où les premiers *Dalmsiceras* ont été décrits et où des *Durangites* ont été découverts lors de campagnes de terrain effectuées par LE HEGARAT & ENAY en 1971 (travaux en cours).

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARKELL, W.J. (1956) - *Jurassic Geology of the World*, Oliver & Boyd édit., Edinburgh, London, 806 p., 102 text. Fig., 28 tabl., 46 pl.
- ARNOULD-SAGET, S. (1951) - Les ammonites pyriteuses du Tithonique supérieur et du Berriasien de Tunisie centrale. *Publ. Serv. géol. Tunisie, Ann. Mines Géol.*, Tunis, Mém. 10 : 132 p., 61 text. Fig., 11 pl.
- BOUGHDIRI, M. (1994) - Les genres d'ammonites *Durangites* et *Protacanthodiscus* (Tithonien supérieur) dans la Téthys occidentale (SE Espagne, SE France, Algérie et Tunisie). Stratigraphie, Paléontologie et Biogéographie. *Thèse Doct. Univ. Cl. Bernard-Lyon I* : 351-94, 268 p., 58 Fig., 8 pl.
- BURCKHARDT, C. (1912) - Faunes jurassiques et crétaciques de San Pedro del Gallo. *Boll. Inst. Geol. Mexico*, Mexico 29 : 264 p., 46 pl., 3 tabl.
- BUROLLET, P.F. (1956) - Contribution à l'étude stratigraphique de la Tunisie centrale. *Ann. Mines Géol. Tunisie*, Tunis 18 : 350 p., 22 pl., 93 text. Fig.
- BUSNARDO, R., P. DONZE, L. MEMMI & A. M'RABET (1976) - Précisions stratigraphiques nouvelles sur le Berriasien des Jebels Nara et Sidi Kralif (Tunisie centrale). *Geobios*, Lyon, 9 (3) : 231-250.
- BUSNARDO, R., P. DONZE, M. KHESSIBI, G. LE HEGARAT & L. MEMMI & A. M'RABET (1981) - La formation Sidi Kralif (Tithonique - Berriasien) en Tunisie centrale : synthèse stratigraphique et sédimentologique. *Actes 1er Cong. Nat. Sci. Terre Tunisie*, Tunis 1 : 115-126.
- CECCA, F., R. ENAY & G. LE HEGARAT (1989) - L'Ardescien (Tithonique supérieur) de la région stratotypique : séries de références et faunes (Ammonites, Calpionelles) de la bordure ardéchoise. *Doc. Lab. géol. Lyon 107* : 115 p., 25 Fig., 6 pl.
- DJANELIDZE A. (1922 a) - *Dalmsiceras*, un sous-genre nouveau du genre *Hoplites*. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 4, t. 21 (1921) : 256-274, pl. XII-XIV, 7 text. Fig.
- ENAY, R. (1972) - Paléobiogéographie des Ammonites du Jurassique terminal (Tithonique/Volgien/Portlandien l.s.) et mobilité continentale. *Geobios*, Lyon, 5/4 : 355-407.
- ENAY, R. (1993) - Les apports sud-téthysiens parmi les faunes jurassiques nord-ouest européennes : interprétation paléobiogéographique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 317, sér. II : 115-121.
- ENAY, R., M. BOUGHDIRI & G. LE HEGARAT (1998a) - *Durangites*, *Protacanthodiscus* et formes voisines du Tithonien supérieur-Berriasien dans la Téthys méditerranéenne (SE France, Espagne, Algérie et Tunisie). *C. R. Acad. Sci.*, Paris 327 : 425-430.
- ENAY, R., M. BOUGHDIRI & G. LE HEGARAT (1998b) - *Toucasiaella* gen. nov. : Himalayitidae nouveau du Tithonien supérieur de la Téthys occidentale (SE Espagne, Tunisie). Origine de *Durangites*. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 327 (7) : 471-477.
- ENAY, R. & J.R. GEYSSANT (1975) - Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). *Coll. Limite Jurassique-Crétacé*, Lyon-Neuchâtel, 1973. *Mém. BRGM*, Paris 86 : 39-55, 4 Fig.
- ENAY, R., C. MARTIN, O. MONOD & J.-P. THIEULOY (1971) - Jurassique supérieur à Ammonites (Kimméridgien-Tithonique dans l'atochtone du Taurus de Beysehir, Turquie méridionale). *Coll. Jurass. Méditer.*, Budapest 1969, *Ann. Inst. Geol. Publ. Hungar.*, Budapest, LIV. 2 : 397-422, 2 text-Fig., 1 tabl.
- ENAY, R. & C. MANGOLD (1982) - Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'ammonites au Jurassique. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, sér. 7, t. 24, 5-6 : 1025-1046, 11 text. Fig.
- LE HEGARAT, G. (1973) - Le Berriasien du Sud-Est de la France. *Doc. Lab. géol. Lyon 43* (1971), fasc. 1-2, 576 p., 70 text. Fig., 55 pl., 32 tabl.
- MAZENOT, G. (1939) - Les Palaehoplitidae tithoniques et berriasiens du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. Géol. France*, Paris, N.S., t. XVII, Mém. 41, 303 p., pl. I-XL.
- OLORIZ, F. & J.M. TAVERA (1981a) - El Tithonico en la zona subbética. *Cuad. Geol. Madrid* 10 : 489-508, 4 Fig.
- OLORIZ, F. & J.M. TAVERA (1981b) - El Jurassico superior en el Sector Central de la zona subbética. Introducción al conocimiento de las facies. Indices et correlaciones. *R. Acad. Cienc. Exact. Fis. Nat.*, Madrid, *Curso de Conferencias sobre el P.I.G.C. 2* : 207-239.

- REMANE, J. (1963) - Les calpionelles dans les couches de passage Jurassique-Crétacé de la fosse vocontienne. *Trav. Lab. Geol. Grenoble* 39 : 25-82.
- REMANE, J. (1991) - The Jurassic-Cretaceous boundary : problems of definition and procedure. *Cretaceous Research* 12 : 447-453.
- REMANE J. (1997) - Les zones de calpionelles du passage Jurassique-Crétacé. In : Groupe d'Etude Français du Jurassique. Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. CARIOU E. & HANTZ-PERGUE P. (coord.). *Bull. Centre Rech. Elf Expl.-Prod.* 17 : 243-247.
- REMANE, J., D. BAKALOVA-IVANOVA, K. BORZA, J. KNAUER, I. NAGY, G. POP & E. TARDI-FILACZ (1986) - Agreement on the subdivision of the standard Calpionellid zones defined at the II planktonic Conference, Roma 1970. *Acta Geol. Hung.*, Budapest, 29 (1-2) : 5-13.
- TAVERA, J.M. (1985) - Los ammonites del Tithonico superior- Berriasense de la zona Subbética (Cordellieras Béticas). *Tesis Doctorales Univ. Granada*, 381 p. dactyl., 44 text. Fig., 49 pl., 2 tabl.
- TAVERA, J.M., R. AGUADO, M. COMPANY & F. OLO-RIZ (1994) - Integrated biostratigraphy of the Durangites and Jacobi zones (J/K. boundary) at the Puerto Escano section in southern Spain (Province of Cordoba). *Geobios*, M.S. 17 : 469-476.
- UHLIG, V. (1903-1910) - The fauna of Spiti shales. *Mem. Geol. Surv. India, Paleont. Indica*, Calcutta, sér. 15, vol. IV, fasc. 1 (1903) : 1-132, pl. 1-18; fasc. 2 (1910) : 133-306, pl. 19-48A, 77-91; fasc. 3 (1910) : 307-395, pl. 49-76, 92-93A.
- VERMA, H.M. & G. EG. WESTERMANN (1973) - The Tithonian (Jurassic) ammonite fauna of Sierra Catorce, San Luis Potosi, Mexico. *Bull. Amer. Paleont.*, New York, 63 (277) : 107-320.

Accepté mars 1999

## Planche I

Tous les exemplaires sont figurés en grandeur nature. Les flèches indiquent le début de la chambre d'habitation. Les photographies ont été réalisées par N. PODEVIGNE, U. F. R. des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard Lyon I, France.

- Fig. 1 - 7 : *Hegaratites rheouisensis* nov. sp.  
 1, 3, 6: Formes microconques provenant toutes du même banc RHS 21 de la coupe du J. Rhéouis (Axe Nord-Sud, Tunisie centrale); zone à Durangites, sous-zone A2 des calpionelles.  
 1. Vue latérale d'un individu complet : F.S.L 338 793, coll. BOUGHDIRI. 3. Vue latérale d'un individu juvénile montrant les oreillettes latérales : F.S.L 338 718, coll. BOUGHDIRI. 6. Vue latérale d'un individu juvénile incomplet montrant de rares côtes géminées : F.S.L 338 719, coll. LE HEGARAT & MEMMI.  
 2, 4, 5, 7: Formes macroconques provenant tous du même banc RHS 21 de la coupe du J. Rhéouis (Axe Nord-Sud, Tunisie centrale); zone à Durangites : sous-zone A2 des calpionelles. 2. Vue latérale d'un individu incomplet montrant le début de la chambre d'habitation : F.S.L 338 788, coll. BOUGHDIRI. 4, 5, 7. Vues latérales d'individus incomplets : F.S.L 338 804, F.S.L 338 806, F.S.L 338 807; coll. LE HEGARAT & MEMMI.
- Fig. 8, 12-13 : *Hegaratites burolleti* nov. sp.  
 8: Vue latérale d'un microconque complet muni de ses apophyses jugales : F.S.L 338 659, coll. BOUGHDIRI. Banc RHS 19; zone à Durangites, sous-zone A2 des calpionelles.  
 12, 13: Formes macroconques provenant toutes du même banc RHS 19; zone à Durangites, sous-zone A2 des calpionelles. 12. Vue latérale d'un individu incomplet : F.S.L 338 675, coll. BOUGHDIRI. 13. Vue latérale d'un fragment d'individu de grande taille : F.S.L 338 672, coll. BOUGHDIRI.
- Fig. 9 - 11 : *Hegaratites* sp.  
 9: Vue latérale d'un individu complet (microconque probable) : F.S.L 338 802, coll. BOUGHDIRI. Banc RHS 21; zone à Durangites, sous-zone A2 des calpionelles.  
 10: Vue latérale d'un tour interne de microconque probable : F.S.L 338 713, coll. BOUGHDIRI. Même âge et même provenance que l'individu conspécifique précédent.  
 11: Vue latérale d'un fragment représentant la chambre d'habitation d'un microconque (?) : F.S.L 338796, coll. BOUGHDIRI. Même âge et même provenance que les individus conspécifiques précédents.

## Plate I

All specimens are figured in natural size. Arrows indicate the beginning of the Living Chamber. Photographies were realized by N. PODEVIGNE, U.F.R. of Earth Sciences, Claude Bernard University - Lyon I, France.

- Fig. 1 - 7 : *Hegaratites rheouisensis* nov. sp.  
 1, 3, 6: Microconchs all collected from the same bed RHS 21 of J. Rhéouis section (North-South Range, Central Tunisia); Durangites zone, A2 Subzone of Calpionellids. 1. Lateral view of a complete specimen : F.S.L 338 793, coll. BOUGHDIRI. 3. Lateral view of a juvenile individual showing lateral lappets : F.S.L 338 718, coll. BOUGHDIRI. 6. Lateral view of an incomplete juvenile individual showing rare geminated ribs : F.S.L 338 719, coll. LE HEGARAT & MEMMI.  
 2, 4, 5, 7: Macroconchs all collected from the same bed RHS 21 of J. Rhéouis section (North-South Range, Central Tunisia); Durangites zone, A2 Subzone of Calpionellids. 2. Lateral view of an incomplete individual showing the beginning of the Living Chamber : F.S.L 338 788, coll. BOUGHDIRI. 4, 5, 7. Lateral views of incomplete individuals : F.S.L 338 804, F.S.L 338 806, F.S.L 338 807; coll. LE HEGARAT & MEMMI.
- Fig. 8, 12-13 : *Hegaratites burolleti* nov. sp.  
 8: Lateral view of a complete microconch with lateral lappets : F.S.L 338 659, coll. BOUGHDIRI. Bed RHS 19; Durangites zone; A2 Subzone of Calpionellids.  
 12, 13: Macroconchs all yielded by the same bed RHS 21; Durangites zone, A2 Subzone of Calpionellids. 12. Lateral view of an incomplete individual : F.S.L 338 675, coll. BOUGHDIRI. 13. Lateral view of a large-sized individual fragment : F.S.L 338 672, coll. BOUGHDIRI.
- Fig. 9, 10-11 : *Hegaratites* sp.  
 9: Lateral view of a complete individual (a probable microconch) : F.S.L 338 802, coll. BOUGHDIRI. Bed RHS 21; Durangites zone; A2 Subzone of Calpionellids.  
 10: Lateral view of a probable microconch inner whorl : F.S.L 338 713, coll. BOUGHDIRI. Same age and same origin than the preceding conspecific individual.  
 11: Lateral view of a fragment (= Living Chamber of a probable microconch) : F.S.L 338 796, coll. BOUGHDIRI. Same age and same origin than the preceding conspecific individuals.

