

Classificació paleoecològica de les formes dels rudistes - una eina per a l'anàlisi paleoambiental

Eulàlia Gili* & Peter W. Skelton**

Resum

Els rudistes com a suspensívors epibentònics sèssils sols podien adaptar-se a les pressions ambientals per mitjà del creixement de la closca. Per això, les closques dels rudistes mostren una sèrie de formes, les característiques bàsiques de les quals estan en estreta relació amb el caràcter de l'hàbitat que ocupaven. SKELTON & GILI (en premsa) classifiquen les closques dels rudistes en tres morfotipus ecològics generals, basats en els paradigmes definitis per SKELTON (1979a). En aquest treball exposem els trets principals d'aquesta classificació, fent ressaltar les seves implicacions paleoecològiques.

Elevadors (*elevators*): tot el marge de creixement de la valva fixa estava involucrat en el creixement cap amunt. L'índex d'elevació, E, que comprèn la mitjana entre la màxima (α) i la mínima (β) inclinació de la paret externa del marge de creixement de la valva fixa, s'aproximava a 90° . E podia variar, però el límit inferior per al creixement normal és per definició $E=45^\circ$. Aconseguen l'estabilització per la implantació passiva de la valva fixa en el sediment, eventualment reforçada per la fixació lateral en els veïns. Ocupaven substrats tous, generalment fangosos, amb acumulació neta positiva. Els rudistes elevadors estaven, doncs, restringits a ambients d'energia baixa a moderada, rarament subjectes a corrents tractius.

Adherents (*clingers*): una part del marge de crei-

Abstract

Palaeoecological classification of rudist morphotypes - a valuable tool for palaeo-environmental analysis.

As sessile epibenthic suspension feeders, the rudists were only capable of adjusting to their situation in a habitat by shell growth. They therefore show a range of shell forms, the basic features of which can be closely linked with the nature of the habitat occupied. SKELTON & GILI (in press) recognize three broad ecological morphotypes, on the basis of comparison with paradigms originally defined by SKELTON (1979a).

Elevators: the entire growth margin of the attached valve was involved in upward growth. The elevation index, E, comprising the mean of the highest (α) and lowest (β) declination of the outer wall of the attached valve's growth margin therefore tended in life towards 90° . E could vary, but a lower limit for normal growth is defined at $E = 45^\circ$. Stabilization was achieved by passive implantation of the attached valve due to the accumulation of surrounding sediment, sometimes assisted by lateral attachment to neighbours. The morphotype was particularly associated with originally soft, usually muddy substrata, with positive net accumulation and only sporadic episodes of sediment removal during the animal's life. Rudists of this morphotype were therefore largely restricted to low to moderate current energy regimes, with or without spasmodic (usually storm-induced) traction removal of sediment. **Clingers** (originally termed encrusters in SKELTON (1979, a): part of the growth margin of the attached valve directly overgrew the substratum, either cementing to it

* Departament de Geologia. Facultat de Ciències. Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra.

** Department of Earth Sciences. The Open University. Walton Hall. Milton Keynes, MK7 6AA. Gran Bretanya.

xement de la valva fixa creixia directament sobre el substrat, cimentant-se, si era dur, (**adherents fixos**) o adaptant-se a la seva superfície (**adherents friccional**). Com que β tendia així a 0° , E havia de ser per definició $< 45^\circ$. L'estabilitat era assolida pel contacte directe de la base de la closca amb el substrat. Els rudistes adherents extremaven l'àrea de la superfície de contacte basal (A) aproximant-la a l'àrea del polígon convex dibuixat pel perímetre basal de la closca sobre la superfície del substrat (A', o àrea virtual de suport). Així A/A' tendia a aproximar-se a 1, i per definició havia de ser > 0.75 . Ocupaven substrats des de relativament estables a durs amb sedimentació neta de negligible a positiva, però amb fluxos de sediment solament ocasionals. La majoria dels rudistes adherents podien afrontar entrades de sediment intermitents fent créixer cap amunt, escalonadament, la superfície de creixement basal. Les condicions de corrent associades podien implicar la inhibició freqüent o regular de deposició, però els corrents tractius eren rars. **Ajaçats** (*recumbents*): la clau d'aquest morfotipus era també l'estabilització, generant amb els marges lliures de les valves sobre el substrat una base ampla per a la closca. E era així, una altra vegada $< 45^\circ$. Però a diferència de l'adherent, l'àrea de contacte amb el substrat (inestable), A, tenia poca importància per a l'estabilització. Els rudistes ajaçats extremaven els diàmetres efectius del contorn de la base de la closca (és a dir A') de manera que aquesta adquiria una forma arquejada o estrellada que resistia la boleiada i soccavació dels corrents. En conseqüència, A/A' era menor que 1, i per definició havia de ser < 0.75 . Ocupaven sorres calcàries mòbils, amb moviments de sediment freqüents i sedimentació positiva neta negligible.

MOTS CLAU: Bivalves, rudistes, morfologia, paleoecologia.

Introducció

Els rudistes són una superfamília (Hippuritacea) extingida de bivalves epibentònics sèssils de morfologia estranya que prosperaren als mars somers del Tethys i re-

where it was hard (**attached clingers**) or growing closely over its surface (**frictional clingers**). Since β therefore tended to be about 0° , E is defined as having been $< 45^\circ$ in shells in life position. Stabilization was achieved by the direct contact of the base of shell with the substratum. This basal contact surface area (A) tended therefore to be maximized, so approximating to the area of the convex polygon mapped onto the substratal surface from the peripheral outline of the shell (A', or virtual area of support). Thus A/A' tended to approach 1, and is defined as having been > 0.75 . The morphotype was associated with a range of substrata where net sedimentation was negligible to positive, though with only occasional influxes of sediment, during the animal's life. Sediment accumulation could be matched by upward stepping of the basal growth surface. Substratal surfaces range from being relatively stable to hard. Associate current conditions might involve frequent or regular inhibition of settling, and even winnowing, of fine-grade sediment though with only rare traction removal of sand and coarse-grade sediment. **Recumbents**: stabilization was again the key to this morphotype, with a zone of the (unattached) valve margins lying flush against the substratum, so as to produce a broad basal form to the entire shell. E was thus again $< 45^\circ$. Unlike the clinger, however, the area of contact with the (unstable) substratum, A, was of little importance for stabilization. Rather, the shell form resisted being flipped over by currents, or undermined and buried in a scour hollow, by having a widely dispersed arcuate or stellate basal form, with large effective diameters and, hence, maximized A'. Consequently A/A' was much less than 1, and is defined as having been < 0.75 . This morphotype was associated with mobile lime sand to shell rubble substrata, where deflation by traction currents was frequent and net positive sedimentation negligible.

KEYWORDS: Bivalves, rudists, morphology, palaeoecology.

gions contigües al Juràssic superior i Cretaci.

Els primers rudistes (família Diceratidae) tenien un sistema lligamental paravicular extern que obligava la closca a créixer en espiral (SKELTON, 1978). La cimentació inicial

al substrat d'un dels àpexs o la implantació passiva en el sediment estable els proporcionava una plataforma de fixació a partir de la qual creixien cap amunt espiralment, mantenint la zona de nutrició per sobre la superfície dura o el sediment estable. Els rudistes posteriors que conservaren el lligament extern (família monofilètica Requieniidae, es fixava per la valva esquerra) estaven també restringits a aquest hàbit de creixement.

Va ser d'entre els diceràtids que es fixaven per la valva dreta que va tenir lloc la innovació morfo-genètica més important. Aquesta va consistir en l'escurçament i la consegüent invaginació del lligament. L'efecte va ser l'alliberament de les valves del constrenyiment construccional d'haver de créixer en espiral (SKELTON, 1978). El creixement inicial fix i el desenrotllament de la closca els va permetre diversificar-se en una àmplia gamma d'hàbitats (SKELTON, 1985).

L'interès paleoecològic per la relació entre diversitat morfològica i diversitat d'hàbitats, va suscitar la necessitat de classificar les formes dels rudistes. El problema, amb la majoria dels esquemes proposats, és que barregen trets de la forma de la closca que estan vinculats a l'ambient amb trets que són simplement estructures característiques del seu grup taxonòmic (e.g. PHILIP, 1972, p. 213; MASSE, 1976, p. 346; KAUFFMAN & SOHL, 1979, p. 726) Amb aquests tipus d'esquemes resulta difícil comparar rudistes que no tinguin un parentiu estret. SKELTON (1974a) elaborà un encertat esquema de classificació sense «interferències» taxonòmiques, definint uns paradigmes basats en les pressuposades respostes de les closques a determinades variables ambientals. Això no obstant, aquestes definicions eren sols qualitatives i, per tant, no es podien utilitzar de manera coherent per falta de precisió. SKELTON & GILI (en premsa) han revisat i redefinit aquests paradigmes en termes de paràmetres mesura-

bles, objectius i fàcils d'utilitzar en anàlisis paleoambientals. Aquesta classificació basada en els paradigmes originàriament definits per Skelton és la que s'explica aquí.

Classificació paleoecològica de les formes dels rudistes

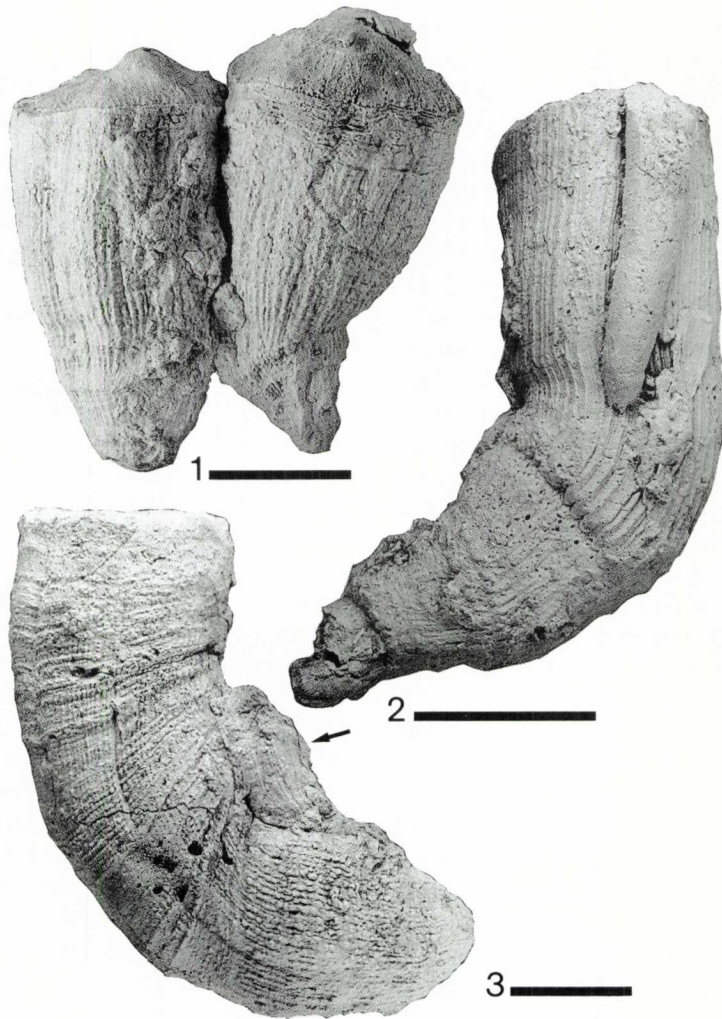
Identificació dels requeriments funcionals dels rudistes

Revisarem breument l'evidència relacionada amb els dos factors que varen revelar-se fonamentalment importants en la construcció dels paradigmes de Skelton: (1) el mode d'alimentar-se, i (2) la manera d'aconseguir un equilibri estable en diferents substrats i en diferents règims de corrents ambientals.

És evident que tots els rudistes eren essencialment organismes epifaunals sèssils. Tots varen créixer, de joves, enganxats a algun objecte dur (potser només a un bocí de closca). L'adhesió tenia lloc per la cara anteroventral de l'àpex espirogirat d'una valva i podia estendre's durant l'estadi adult (DOUVILLÉ, 1910). La preservació de closques de rudistes, en posició de vida, enganxades a un substrat dur és un fet corrent, i en molts exemplars (principalment d'Hippuritidae i Radiolitidae) hom pot observar una adhesió lateral entre individus adults (PHILIP, 1972; vegeu làmines I i II, 2,3).

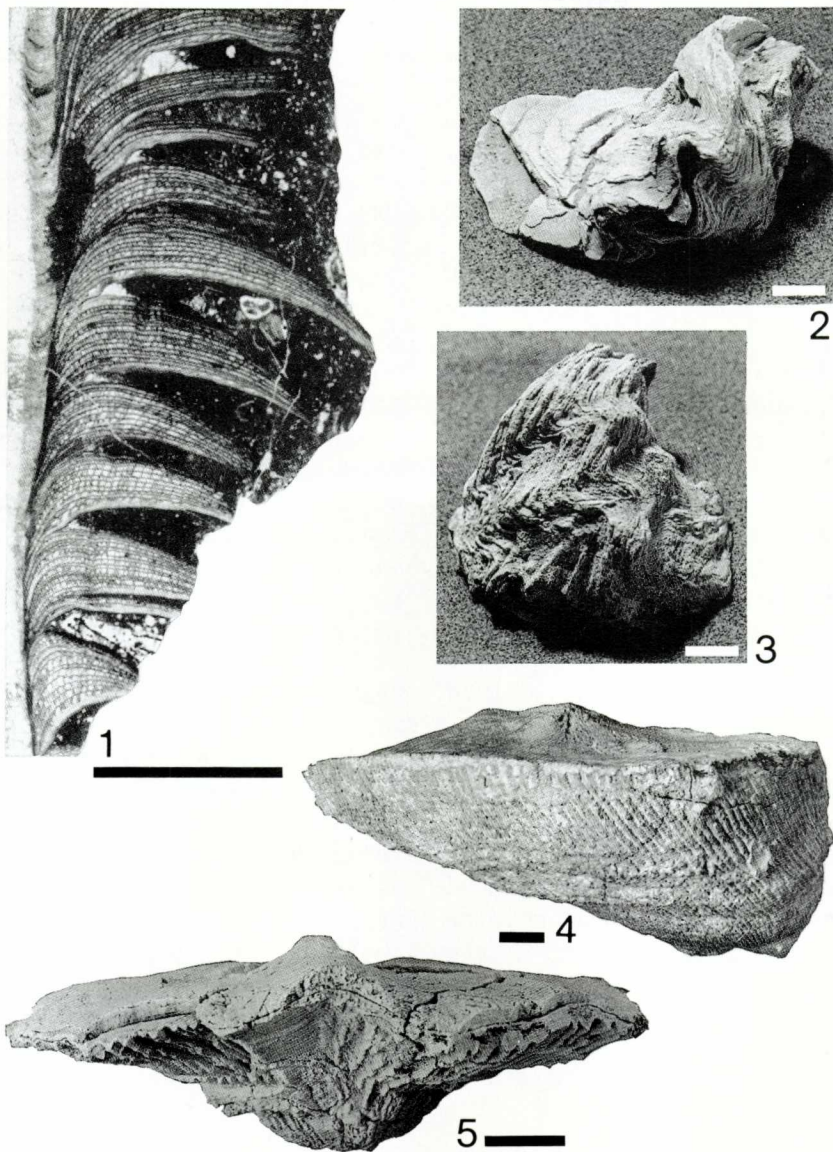
A aquesta evidència directa del creixement epibentònic sèssil, podria afegir-s'hi la probabilitat que els rudistes no tinguessin peu, si més no, en l'estadi adult. Aquesta suposició és basada en l'absència d'impressions clares de músculs retractors d'un peu (SKELTON, 1978). El creixement plàstic de la closca era així l'únic mitjà que tenien per adaptar-se a les pressions ambientals.

Les dades sedimentològiques mostren que tot i que els rudistes creixien en una sè-



LAM. I. 1) Dues closques adultes de *Pironaea milovanovici* Kühn del Campanià del barranc de la Casella (València) enganxats lateralment (col·lecció del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 29.906). Escala 5 cm. 2) Exemplar geniculat de *Vaccinites galloprovincialis* Matherón amb un *Hippurites praecessor* Douvillé enganxat a la paret de la closca, del Santonià de les Collades de Basturs (Pallars Jussà) (col·lecció del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 58.140). Escala 5 cm. 3) Exemplar multigeniculat d'*Hippurites radiosus* des Moulins amb un individu més jove (fletxa) enganxat a la paret de la closca, del Maastrichtià inferior de Vallcebre (Berguedà) (col·lecció del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 46.243). Escala 5 cm.

Lateral attachment of two clustered adults, *Pironaea milovanovici* Kühn, from the Campanian of barranc de la Casella (València) (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, specimen n° 29.906) 2) Geniculate specimen of *Vaccinites galloprovincialis* Matherón from the Santonian of les Collades de Basturs (Pallars Jussà) (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, specimen n° 58.140). Note a smaller rudist elevator, *Hippurites praecessor* Douvillé, attached to the shell wall. Scale bar is 5 cm. 3) Multigeniculate specimen of *Hippurites radiosus* des Moulins from the Lower Maastrichtian of Vallcebre (Berguedà) (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, specimen n° 46.243). Arrow indicates young specimen attached to the shell wall. Scale bar is 5 cm.



LAM. II. 1) Agregat de *Hippurites socialis* Douvillé en el Santonià de les Collades de Basturs (Pallars Jussà). 2) Detall d'un agregat de *Hippurites resectus* Defrance de l'Espà (Berguedà), probablement del Turonià superior (col·lecció del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 49.609). Escala 5 cm. 3) Pom d'*Hippurites socialis* Douvillé del Santonià de les Collades de Basturs (Pallars Jussà) (col·lecció del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 27.836). Escala 5 cm.

1) Congregation of *Hippurites socialis* Douvillé in the Upper Santonian of les Collades de Basturs (Pallars Jussà). 2) Detail of cluster of *Hippurites resectus* Defrance from l'Espà (Berguedà), probably of Upper Turonian age (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, specimen nº 49.609). Scale bar is 5 cm. 3) Bouquet of *Hippurites socialis* Douvillé from the Santonian of les Collades de Basturs (Pallars Jussà) (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, specimen nº 27.836). Scale bar is 5 cm.

rie d'hàbitats, aquests eren majoritàriament carbonatats i, en gran part, situats en ambients marins relativament somers (CARBONE *et al.*, 1971; PHILIP, 1972; KAUFFMAN & SOHL, 1974; CIVITELLI & MARIOTTI, 1975; WILSON, 1975; HUMBERT, 1975; MASSE, 1979; IANNONE & LAVIANO, 1980; MASSE & PHILIP, 1981; POLŠAK, 1981; SCOTT, 1981; GILI, 1984; SKELTON, *et al.*, 1990, entre molts altres). Els substrats variaven de durs a tous, els corrents de predominantment tranquils a freqüentment tractius, i la velocitat d'acumulació de sediment/matriu de zero a moderada (potser 1 cm per any) i de contínua a intermitent.

Com molts altres bivalves, els rudistes eren evidentment suspensívors, tot i que les anàlisis de morfologia funcional indiquen que, en els rudistes desenrotllats avançats, els marges estesos del mantell havien usurpat a les brànquies la funció de captura de partícules alimentàries (SKELTON, 1976, 1978, 1979b).

De les consideracions que acabem de fer poden deduir-se dos requeriments funcionals claus en el creixement de la closca. Primer, havia d'afavorir l'exposició òptima de l'aparell de nutrició a l'abastament d'aigües portadores de partícules nutritives. Segon, havia d'exaltar la implantació estable de l'animal al substrat que colonitzava, de tal manera que pogués mantenir la postura per alimentar-se. Seguidament, considerarem les respostes del creixement a aquests requeriments.

La nutrició

Teòricament, és d'esperar que el creixement cap amunt d'aquella part de la closca que té accés a l'aigua portadora de nodriments faciliti l'alimentació òptima. Pels organismes sèssils, és molt important procurar evitar que el sediment els importuni: a la vo-

ra de la interfície sediment-aigua, la zona de nutrició corre un risc més gran de ser soterrada per la càrrega de fons en moviment, o que els núvols baixos d'aigua tèrbola (amb fang en suspensió) hi tinguin accés i embussin així l'aparell de nutrició (JØRGENSEN, 1966, p. 191). Aquestes contingències exigeixen un desplegament d'energia en neteges freqüents.

Un altre avantatge que el creixement cap amunt ofereix a una forma sèssil és que, a nivells més alts, l'aigua de la qual l'animal es nodreix es renova més de pressa.

Aquests arguments teòrics dels avantatges d'elevat la zona de nutrició semblen estar justificats per la gran tendència a créixer cap amunt, quan les condicions ho permeten, de molts altres suspensívors epibentònics sèssils (e.g. crinoïdeus, gasteròpodes vermètids, ostres, coralls, alguns briozous).

Com es pot quantificar el creixement vertical en els rudistes? Com en altres bivalves, la nutrició tenia lloc via comissura. La posició de la comissura durant el creixement estava determinada per l'acreciment del marge de la valva fixa. Com que les línies de creixement de la superfície externa de les valves són l'expressió de l'increment progressiu del marge, hom pot agafar com a direcció de creixement, de qualsevol part del marge, la recta perpendicular a aquestes, (fig. 1a). La mitjana entre la màxima (α) i la mínima (β) inclinació, respecte a l'horitzontal, del marge extern de la valva fixa dóna una estimació del grau de projecció vertical de la comissura durant el creixement. α i β estan generalment en bandes oposades de la comissura. Poden ser més o menys iguals (fig. 1 b i d), o α pot ser força més gran que β (fig. 1c). En tots els casos sols es mesura l'angle agut ($<90^\circ$) de la inclinació.

Sols s'ha de calcular el valor mitjà dels pendents màxim i mínim del marge de la valva fixa, no el vector mitjà d'aquests. A la figura 1d, per exemple, el marge s'aixeca poc

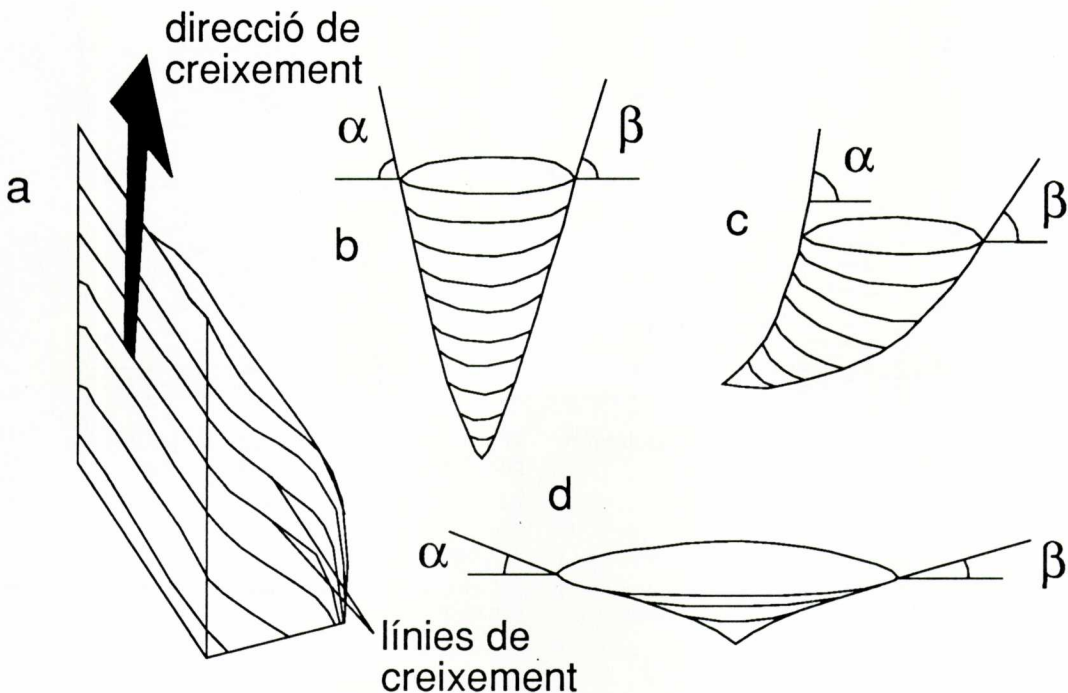


FIG. 1. Mesurament de l'orientació del marge de la valva fixa: (a) Bloc diagrama del marge de la valva fixa. Es pren com a direcció de creixement de qualsevol part del marge la recta perpendicular a les línies de creixement externes, tal com indica la fletxa; a (b, c i d), α és la màxima, i β la mínima inclinació, respecte a l'horitzontal, de les direccions de creixement del marge de la valva fixa. Modificat de SKELTON & GILI (en premsa).

Measurement of attached valve rim orientation: (a) facing orientation of any part of the attached valve rim (shown here in block-diagrammatic section) is taken to be normal to the external growth lines, as indicated by the arrow; in (b, c and d), α is the maximum, and β the minimum inclination, from the horizontal, of the facing orientations of the attached valve rim. Modified from SKELTON & GILI (in press).

amb el creixement, al contrari, més aviat s'estén cap a fora, radialment. Així, la mitjana de α i β ens dona un valor, intuïtivament correcte, pròxim a 0° (a diferència del vector mitjà de α i β que seria quasi vertical). Amb aquests senzills mesuraments Skelton & Gili han definit un «Índex d'Elevació» (E) tal que:

$$E = \frac{\alpha + \beta}{2}$$

on $90^\circ > E > 0^\circ$.

És important remarcar que E, per qualsevol part de la valva fixa ha de mesurar-se d'a-

cord amb l'orientació del marge de la valva fixa en el moment del creixement d'aquesta part de la closca. Mesurar E de l'estadi final del creixement, és fàcil si els exemplars es troben en posició de vida o si aquesta es dedueix a partir d'altres dades paleoecològiques i/o sedimentològiques. Però aquests mateixos exemplars podrien haver caigut durant estadis de creixement anteriors i, per tant, els valors de E de les parts de la closca formades abans de la caiguda serien falsos (fig. 2). Les formes de creixement geniculades podrien ser-ne una bona mostra (làmina II, 2,3).

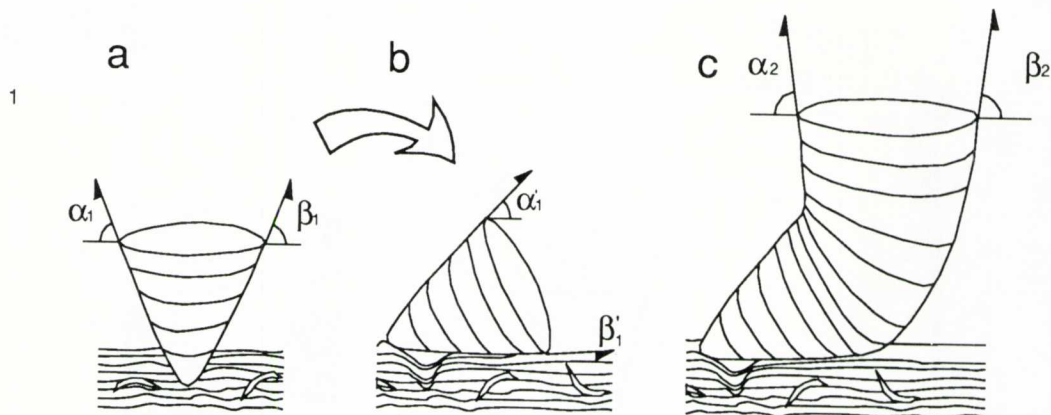


FIG. 2. Caiguda i creixement geniculat: (a) creixement inicial cap amunt amb

$$E_1 = \frac{\alpha_1 + \beta_1}{2}$$

(b) la caiguda de la closca dóna inclinacions falses (desplaçades) del marge, α'_1 , i β'_1 ; (c) el creixement geniculat posterior restableix l'elevació amb

$$E_2 = \frac{\alpha_2 + \beta_2}{2}$$

Encara que la closca a c està en «posició de vida», sols els últims estadis ontogenètics conserven valors reals de E. Modificat de SKELTON & GILI (en premsa).

Toppling and geniculate growth: (a) initial upright growth, with

$$E_1 = \frac{\alpha_1 + \beta_1}{2}$$

(b) toppling of the shell gives displaced (false) rim inclinations, α'_1 , and β'_1 ; (c) subsequent geniculate growth reestablishes elevation, with

$$E_2 = \frac{\alpha_2 + \beta_2}{2}$$

Although the shell in c is in «life position», only later ontogenetic stages preserve true values of E. Modified from SKELTON & GILI (in press).

L'estabilitat

Suposant que el paradigma animal (amb la seva closca) sigui, tal com devien haver estat els rudistes, més dens que l'aigua, requereix **estabilitat estàtica** per prevenir la caiguda gravitacional. D'altra banda, on hi ha corrents que col·lisionen contra la closca, el paradigma animal necessita, a més, **estabilitat dinàmica** per contrarestar l'acció dels corrents i evitar que el tombin.

Si el centre de gravetat de la closca és situat sobre l'àrea dibuixada pel perímetre basal de la closca, l'estabilitat estàtica és garantida. D'altra banda, si s'acumula sediment al voltant de la part inferior de la closca, que queda així clavada, la closca té suficient su-

port per superar la potencial inestabilitat gravitacional. En aquest últim cas l'animal «confia» passivament la seva estabilitat al sediment circumdant.

L'estabilitat dinàmica pot aconseguir-se de tres maneres, segons quina sigui la velocitat de sedimentació. Si l'acumulació neta de sediment és positiva i l'energia erosiva baixa (això és, en un règim de corrents relativament suaus), la implantació passiva de la base de la closca (com hem discutit més amunt) li conferirà, també, estabilitat dinàmica.

Si l'acumulació neta de sediment és petita o no n'hi ha, es requereix una de les altres dues formes d'estabilització. Aquestes dues formes noves utilitzen estratègies oposades,

però ambdues comporten la generació d'una àmplia base per a la closca.

En la discussió següent hem de distingir entre dues àrees altrament definides en la superfície del substrat: l'àrea, vista en planta, de contacte directe entre la closca i el seu substrat, A ; i l'àrea virtual de suport, definida com la forma poligonal (convexa) traçada pel perfil de la closca en el substrat, A' (fig. 3). Definim A i A' com simples superfícies paral·leles a la superfície del substrat perquè generalment són bastant fàcils de calcular.

Si la base de la closca té un perfil convex, $A = A'$. Però si el perfil basal de la closca té entrants perifèrics, $A < A'$ (fig. 3). Naturalment, per definició, és impossible que $A > A'$.

Si és un substrat generalment estable, ja sia una superfície dura (una closca, un sòl subaquàtic endurit o una roca), o una superfície de sediment cohesiva on el moviment de sediment sigui petit o no n'hi hagi, una bona estratègia per assolir l'estabilitat dinàmica és extreure l'àrea de contacte directe entre la closca i el substrat. Aquest contacte pot comportar el desenvolupament d'una adhesió (fixació), on el marge en creixement de la valva fixa s'emmotlla íntimament amb la superfície del substrat, o simplement una àmplia fricció externa, on un ample marge basal de creixement s'adapta toscament a les irregularitats del substrat. En ambdós casos la closca s'«adhereix» (*clings*) a la superfície del substrat. S'extrema A , però A' no té cap significància especial més enllà de A . D'aquesta manera, la closca tendeix a tenir una superfície inferior plana i ampla amb un perfil convex i, per tant, $A/A' = 1$ (fig. 3, a).

D'altra banda, si la superfície del substrat és inestable –formada per sediment solt susceptible de ser mogut freqüentment per corrents de tracció– l'estratègia d'«adherir-se» (*clinging*) pot fallar: la closca pot ser arrencada del substrat i bandejada amb una batxada o pot esdevenir soscavada i enterrada (procés ben il·lustrat per ABBOTT, 1974). Una

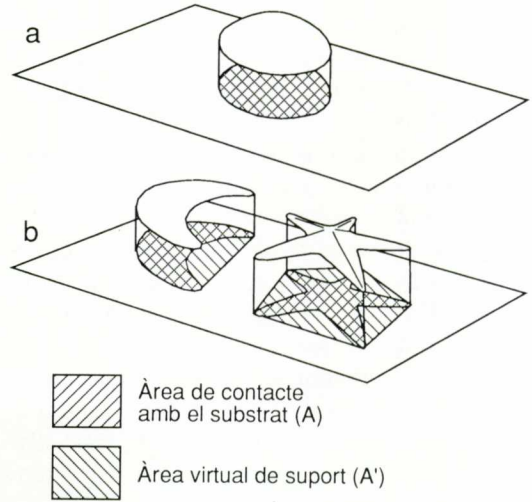


FIG. 3. Estabilització i forma de la base de la closca: (a) la closca assoleix l'estabilització «adherent-se» al substrat, extreure A , a fi que $A/A' = 1$; (b) la closca assoleix l'estabilització «ajçant-se» damunt el substrat. L'expansió de A' (àrea delimitada per la forma poligonal convexa del perímetre basal de la closca), extrema els diàmetres efectius de la closca en totes direccions, inhibint, d'aquesta manera, la bolcada o soscavació. Així $A/A' \ll 1$. Modificat de SKELTON & GILI (en premsa).

Stabilization and basal form of the shell: (a) stabilization achieved by «clinging» to the substratum, with A maximised, so that $A/A' = 1$; (b) stabilization achieved by a «recumbent» strategy. Expansion of A' (the area enclosed by the convex polygonal form of the basal perimeter of the shell), maximises the effective diameters of the shell in all directions, so inhibiting overturning or scour-burial. Thus $A/A' \ll 1$. Modified from SKELTON & GILI (in press).

estratègia més efectiva en aquestes circumstàncies és extreure els diàmetres efectius del contorn de la base de la closca de manera que resisteixi tant la boleuada com la soscavació.

El procediment que utilitza la closca per augmentar els seus diàmetres basals efectius en totes direccions és extreure A' . Però atès que la fricció externa amb la superfície del substrat juga un paper menor en aquesta estratègia d'«ajçar-se» (*recumbent*) (a di-

ferència de l'estratègia d'adherir-se), A pot ser molt més petita que A'. La closca tendirà a tenir una forma arquejada o estrellada (com a la fig. 3, b), amb $A/A' \ll 1$.

Pel fet que el creixement incremental a la comissura és el responsable de la generació de la forma de la closca en els rudistes, la base de la closca és també un producte estructural del creixement marginal de la closca. En les dues estratègies per l'estabilització dinàmica discutides més amunt, s'extrema, respectivament, A (a les formes adherents) i A' (a les formes ajaçades). La comissura (o, si més no, una part d'ella) està d'aquesta manera «compromesa» a expandir la forma basal de la closca durant tot el creixement. Això vol dir que la comissura no pot mai escapar completament del substrat i aconseguir un creixement elevat complet. En termes d'índex d'elevació (E), β romandrà, per tant, aproximadament a 0° i per això $E < 45^\circ$. Aquesta condició sols es pot superar si es modifica (i complica) molt la forma de la comissura –la qual cosa va esdevenir en molts pocs rudistes, dels quals parlarem més endavant (p. 109).

Els morfotipus

Elevador

En els rudistes elevadors (*elevators*) tot el marge de creixement de la valva fixa estava involucrat en el creixement cap amunt. L'índex d'elevació, E, s'aproximava a 90° (fig. 4, esquerra). Les variacions en E poden haver estat relacionades amb l'orientació no vertical de l'individu juvenil, la caiguda secundària de la closca o l'obstrucció del creixement cap amunt, però el límit inferior per al creixement normal és per definició $E = 45^\circ$. Aconsegueixen l'estabilització d'una mane-

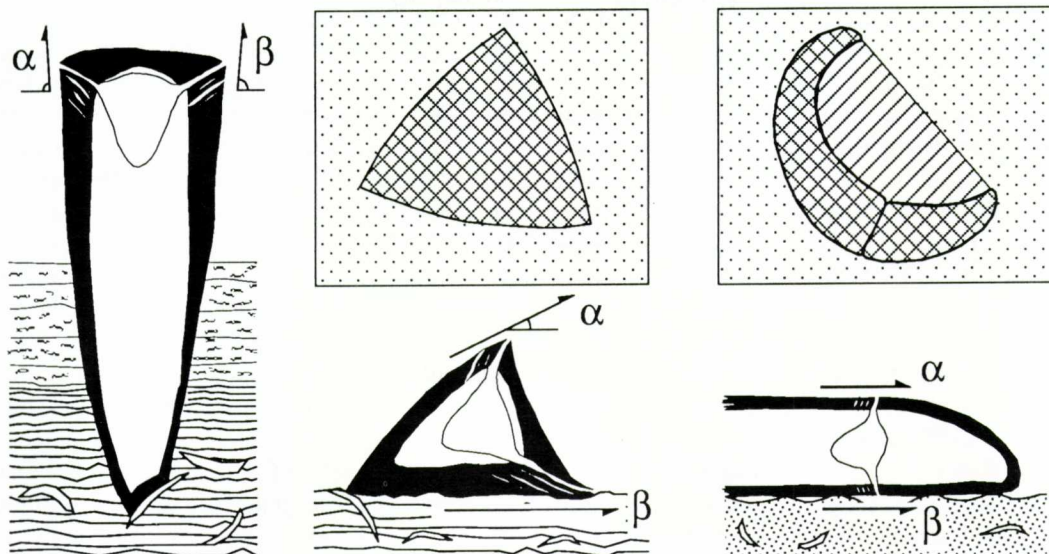
ra passiva per l'acumulació neta de sediment al voltant de la base de la valva fixa, eventualment reforçada, en els agregats de dos o més individus, per una més o menys extensa fixació lateral mútua (làmines I i II, 2,3).

Característicament, els rudistes elevadors tenen la valva fixa cònic-llarga, cilíndric-allargada o cilíndric-gran (làmines I i II). La majoria tenen la valva lliure plana o lleugerament còncava o convexa, i a Hippuritidae, que són els rudistes elevadors més especialitzats, aquesta valva esdevé molt elaborada per permetre l'accés dels corrents d'alimentació per tota la seva superfície externa. Això no obstant, algunes espècies de rudistes elevadors (principalment de Caprinidae i Caprotinidae) tenen la valva lliure enrotllada més o menys prominentment.

De vegades, la pèrdua de la posició vertical anava seguida del creixement geniculat de la valva fixa (làmina I, 2), que tornava així a aconseguir l'elevació. La pèrdua de la posició vertical progressiva i contínua, junt amb geniculacions menors (multigeniculació), generava una closca en forma de banya (làmina I, 3 i SKELTON *et al.*, 1990).

Mentre que una geniculació simple era generalment una resposta a un desplaçament ocasional provocat pels corrents, el creixement en forma de banya, multigeniculat, era generalment una resposta a una inestabilitat estàtica crònica lligada sovint a un creixement cap amunt inicialment inclinat.

La determinació de la contribució relativa de la pèrdua de la posició vertical (caiguda) i el creixement inclinat original, en l'orientació final d'exemplars inclinats, pot fer-se observant detalladament les seves estructures internes i externes. Per exemple, l'estudi dels angles entre les tàbules i la superfície interna de la closca en rudistes tabulats, permet determinar la posició de creixement original de la closca, atès que sembla que les tàbules creixen en general més o menys horitzontalment.



ELEVADOR

E s'aproxima a 90°

(implantació passiva)

ADHERENT

- $E \leq 45^\circ$ -

$A/A' \simeq 1$

AJAÇAT

$A/A' \ll 1$

FIG. 4. Paradigmes per les formes de les closques dels rudistes, modificat de SKELTON & GILI (en premsa), en secció vertical i, l'adherent i l'ajaçat també en planta (a sobre). En els elevadors, E s'aproxima a 90° , en els adherents i ajaçats, $E < 45^\circ$, perquè $\beta = 0^\circ$; els adherents tenen $A/A' = 1$, mentre que els ajaçats tenen $A/A' \ll 1$ (fig. 3). Vegeu el text per a la discussió.

Paradigms for rudist shell morphotypes, modified from SKELTON & GILI (in press), shown in vertical section and, for clinger and recumbent, in plan view (above). In elevators, E approaches 90° , and in clingers and recumbents, $E < 45^\circ$, because $\beta = 0^\circ$; clingers have $A/A' = 1$, while recumbents have $A/A' \ll 1$ (see Figure 3).

Hàbitat. El morfotipus estava particularment associat amb substrats originàriament tous, generalment fangosos, amb acumulació neta positiva i sols esporàdics episodis de removiment de sediment per corrents de tracció durant la vida de l'animal. Els rudistes d'aquest morfotipus estaven, doncs, força restringits a règims d'energia baixa a moderada (induides generalment per tempestes), amb perturbacions periòdiques o ocasionals, o sense.

Adherent

En els rudistes adherents (*clingers*, originàriament denominats *encrusters*, SKELTON, 1979a), una part del marge de creixement de la valva fixa creixia directament sobre el substrat, cimentant-se si era dur (**adherents fixos**) o emmotllant-se a la seva superfície (**adherents friccional**). Com que β tendia així a 0° , E havia de ser per definició $< 45^\circ$. No obstant això, en el creixe-

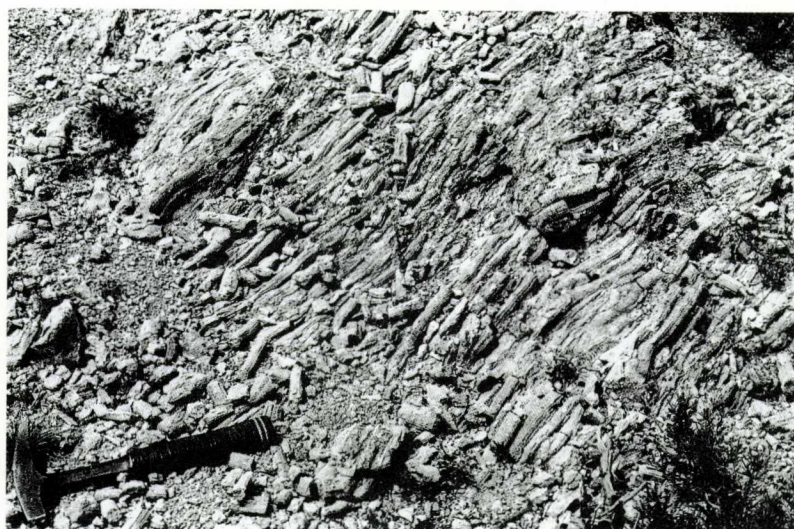
ment d'algunes closques podien haver-hi episodis en els quals s'acumulés sediment al voltant de la valva fixa, i necessitessin, per tant, créixer cap amunt per conservar la commissura al nivell del sediment. Algunes parts de la valva fixa poden, així, tenir valors de E superiors a 45°, però no es pot classificar el rudista com a elevador si hi ha evidència que la closca va reprendre el creixement horitzontal sobre el substrat en els estadis de creixement posteriors, amb E baixant una altra vegada per sota de 45° (làmina III, 1). L'estabilitat era assolida pel contacte directe de la base de closca, ja fos generada per la valva fixa o per ambdues valves juntes, amb el substrat (fig. 4, centre). Els rudistes adherents extremaven l'àrea de la superfície de contacte basal (A) aproximant-la a l'àrea del polígon convex dibuixat pel perímetre basal de la closca sobre la superfície del substrat (A', o àrea virtual de suport). Així A/A' tendia a aproximar-se a 1, i per definició havia de ser >0.75. Les formes de creixement del rudistes adherents són bastant diverses, reflectint els diversos camins morfogènics que segueixen els diferents tàxons per generar, a la closca, una superfície basal ampla. Diceratidae i Requiieniidae, que estaven forçats per la possessió d'un lligament extern a desenvolupar closques espirogirades relativament compactes, eren rudistes adherents gairebé obligats (SKELTON, 1985). En aquests, l'àmplia cara anterior de la valva fixa, que creixia en espiral, els proporcionava una eficient superfície basal –ja fos fixa, com en molts exemplars de *Toucasia* o merament friccional, com a *Requienia* (MASSE, 1976, p. 347). En molts Requiieniidae, la valva lliure era petita i operculiforme. Però, aquesta valva, a *Bayleia* –en els quals s'havia engrandit secundàriament– i a molts Diceratidae –en els quals ja era gran primitivament– podia formar part de la base friccional operativa de la closca (ASTRE & BAUDELLOT, fig. 1). Tots aquests rudistes podien

afrontar fluxos intermitents de sediment mitjançant un notable creixement ascendent de la valva fixa. El creixement en superfícies dures estava restringit als rudistes adherents fixos més petits, i en aquests, la valva lliure era generalment petita (e. g. *Toucasia*, MASSE, 1976, p. 347). A alguns d'aquests rudistes, la fixació de la valva fixa en una superfície dura els proporcionava l'estabilitat suficient per a elevar tímidament la commissura durant l'estadi adult.

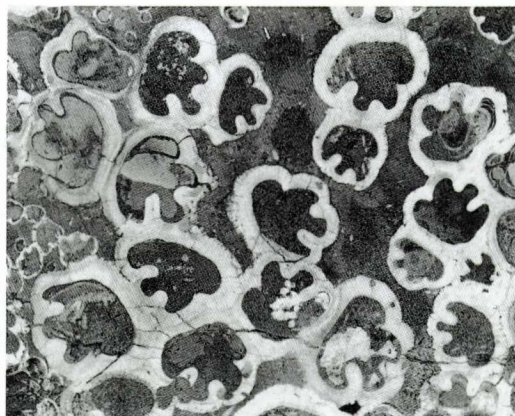
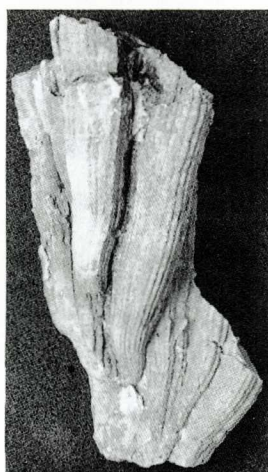
En els rudistes desenrotllats, la valva fixa sola o una altra vegada ambdues valves, podien estar involucrades en l'estabilització. A certs Caprotinidae i Caprinidae, la valva fixa els servia d'àncora, a mesura que el sediment s'acumulava al seu voltant, i la valva lliure enrotllada i gran jeia en el sediment, estenent-se i formant la base friccional de la closca (e.g. *Retha* i *Praecaprina*, MASSE, 1976, p. 348). Alguns Caprinidae, per bé que posseïssim un lligament invaginat, tornaren a un mode de creixement espiral incrustant a la valva fixa i, així, esdevingueren adherents fixos en superfícies dures (e.g. molts *Gyropleura* i *Caprotina*; observacions personals de PWS). Alguns Radiolitidae, tals com certes espècies de *Biradiolites* i *Praeradiolites*, desenvoluparen per adherir-se una valva fixa cònica amb la regió anterior plana (làmina III, 2,3). Una estratègia alternativa, emprada també per Radiolitidae, fou la generació d'una valva fixa cònica ampla, amb tot el marge creixent radialment per sobre el substrat (làmina III, 5). La valva lliure de totes aquestes formes era generalment plana o cupuloide.

L'estratègia d'adherir-se també era utilitzada per alguns rudistes elevadors (principalment per formes cilíndriques grans, tals com *Vaccinites*) en els primers estadis de creixement (làmina III, 4).

Hàbitat. El morfotipus estava associat a una sèrie de substrats on la sedimentació neta era de nul·la a positiva, amb fluxos de se-



1



2

3

LAM. III. 1) Secció radial d'un fragment de closca de *Praeradiolites subtoucasi* Toucas del Campanià de l'estació de Rasos de Peguera (Berguedà) (col·lecció del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 26.310). Observeu els reiterats sobrecreixements del marge de la valva fixa, adaptant-se a les irregularitats del sediment envoltant. Això mostra que l'exemplar era un individu adherent, amb un valor de E baix, malgrat l'elevació total de la commissura associada amb l'acumulació de sediment. Escala 0.5 cm. 2) *Praeradiolites subtoucasi* Toucas del Campanià de l'estació de Rasos de Peguera (Berguedà) (col·lecció del Departament de Geologia de la

1) Radial section across attached valve rim of fragment of *Praeradiolites subtoucasi* Toucas from the Campanian of Rasos de Peguera (Berguedà) (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, specimen nº 26.310). Note the repeated overgrowths of the attached valve margin, overgrowing irregularities in the surrounding sediment. These show the specimen to be a clinger, with a low value of E, despite the overall raising of the commissure associated with sediment accumulation. Scale bar is 0.5 cm. 2) *Praeradiolites subtoucasi* Toucas from the Campanian of Rasos de Peguera (Berguedà) (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, spe-

Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 33.376). Observeu l'àmplia base de la closca, formada per la cara antero-dorsal plana de la valva fixa. Escala 1 cm. 3) *Praeradiolites subtoucasi* Toucas del Campanià de l'estació de Rasos de Peguera (Berguedà) (col·lecció del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 25.818). Observeu l'àmplia base de la closca, formada per la cara antero-dorsal plana de la valva fixa. Escala 1 cm. 4) Exemplar jove de *Vaccinites giganteus major* Toucas del Santonià de les Collades de Basturs (Pallars Jussà) (col·lecció del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 28.189). Escala 1 cm. 5) *Radiolites vallispetrosae* Astre del Santonià de les Collades de Basturs (Pallars Jussà) (col·lecció del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, exemplar núm. 3.959). Escala 1 cm.

cimen nº 33.376). Note the broad base to the sell, formed by the flattened antero-dorsal face of the attached valve. Scale bar is 1 cm. 3) *Praeradiolites subtoucasi* Toucas from the Campanian of Rasos de Peguera (Berguedà) (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, specimen nº 25.818). Note the broad base to the sell, formed by the flattened antero-dorsal face of the attached valve. Scale bar is 1 cm. 4) Young individual of *Vaccinites giganteus major* Toucas from the Santonian of les Collades de Basturs (Pallars Jussà) (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, specimen nº 28.189). Scale bar is 1 cm. 5) *Radiolites vallispetrosae* Astre from the Santonian of les Collades de Basturs (Pallars Jussà) (Universitat Autònoma de Barcelona, Geology Dpt. collection, specimen nº 3.959). Scale bar is 1 cm.

diment ocasionals, durant la vida de l'animal. Les superfícies dels substrats eren des de relativament estables a dures (incloent-hi altres closques). Les condicions de corrent associades podien implicar la inhibició de deposició freqüent o regular, fins i tot el garbellament de sediment fi, però el removiement de sorra i sediment més groller per corrents de tracció era rar. Això no obstant, la fixació a closques i altres superfícies dures tingué lloc en un ampli espectre d'energies erosives.

Ajaçat

La clau d'aquest morfotipus era també l'estabilització. Els rudistes ajaçats generaven amb els marges lliures de les valves sobre el substrat una forma basal ampla per a tota closca. E era, així, una altra vegada $< 45^\circ$. Però a diferència de l'adherent, l'àrea de contacte amb el substrat (inestable), A, tenia poca importància per a l'estabilització. Els rudistes ajaçats extremaven els diàmetres efectius del contorn de la base de la closca (és a dir A') de manera que aquesta adquiria una forma arquejada o esgaiada que resistia a la boleuada i soscavació dels corrents (fig.

4, dreta). En conseqüència, A/A' era menor que 1, i per definició havia de ser < 0.75 .

Atès que la fixació de la closca estava limitada al jove, ambdues valves podien estar implicades en la generació de la forma basal de la closca adulta. La forma de creixement més comuna dels rudistes ajaçats era la d'un arc obert, amb les dues valves esteses (fig. 5). Aquesta forma evolucionà en diversos llinatges diferents de rudistes, la majoria dels quals també posseïen canals pal·lials que s'originaren independentment (MASSE & PHILIP, 1986): tals com Caprinidae (*sensu stricto*), Ichthyosarcolitidae, Antilocaprinidae i diverses espècies del gènere polifilètic *Sabinia*. Els canals pal·lials possibilitaren el creixement econòmic d'una closca tubular robusta, ben adaptada per resistir impactes sense trencar-se.

Exemples d'aquesta mena de rudistes ajaçats de formes arquejades es poden trobar a PHILIP (1980, *Caprina*), IANNONE & LAVIANO (1980, *Caprinula*), HUFFLINGTON (1981, *Immanites*) i COLLINS (1988, *Caprinuloidea*), per Caprinidae (*sensu stricto*); BEIN (1976, *Ichthyosarcolites*) per *Ichthyosarcolitidae*; KAUFFMAN & SOHL (1974, *Titanosarcolites*) per Antilocapri-



FIG.5. *Titanosarcolites* del Cretaci superior de Jamaica (col·lecció del Museu Nacional d'Història Natural d'E.U.A.). Escala 10 cm.

Titanosarcolites from the Upper Cretaceous of Jamaica (U.S.A. National Museum of Natural History collection). Scale bar is 10 cm.

nidae; i PLENČAR & BUSER (1967), CAMOIN *et al.* (1988) i SKELTON *et al.* (1990) per diverses espècies de *Sabinia*.

Un altre mode de creixement ajaçat, que presentaven alguns gèneres de rudistes, implicava el creixement radial (estrellat) de la valva fixa que s'estenia per sobre el sediment envoltant. La valva lliure d'aquests era plana o suaument bombada. Aquest mode de creixement sols s'observa en certs Radiolitidae modificats estrambòticament; tals com *Pseudopolyconites*, i algunes espècies de *Biradiolites* del Maastrichtià. El primer, en concret, superava el constrenyiment de tenir una part de la comissura «compromesa» a mantenir el contacte amb el substrat limitant aquest contacte a les característiques excrescències tubulars de la valva fixa (SLADIC-

TRIFUNOVIC, en premsa; SWINBURNE, en premsa), mentre que la resta del marge de la valva fixa esdevenia elevat.

Hàbitat. Aquest morfotipus estava associat amb sorres calcàries mòbils, amb freqüents moviments de sediment i sedimentació neta positiva nul·la. Els rudistes ajaçats eren els més ben adaptats per explotar àrees d'energies de corrent altes, tal com les superfícies superiors de banc exposats als corrents i de lòbuls deltaics mareals.

Caràcters generals de les associacions de rudistes

Els rudistes més agregatius (e.g. molts Hippuritidae i Radiolitidae) eren elevadors. Les seves formes regulars, allargades, còniques o cilíndriques de seccions transversals circulars semblen haver estat molt apropiades pel creixement agregatiu. Les formes cilíndriques grans (especialment els grans Hippuritidae), però, eren generalment formes solitàries o components minoritaris en els agregats de rudistes allargats (GILL, 1984, 1992). Els estudis sobre rudistes indiquen que l'hàbit agregatiu dels rudistes elevadors s'expressava en diferents graus: des de dos o tres individus units entre si formant un petit pom (*bouquet*), fins a centenars d'individus agrupats originant un gran agregat (e.g. PERKINS, 1974; MASSE, 1976; SCOTT, 1981; SARTORIO, 1986; i HARTSHORNE (1989) per Caprotinidae i Caprinidae; i PHILIP, 1970; FREYTET, 1973; KAUFFMAN & SOHL, 1974; BEIN, 1976; GILL, 1984, 1992; HÖFLING, 1985; i SCOTT, 1990 per Hippuritidae i Radiolitidae) (làmina II, 1,3).

La diversitat d'espècies, a les associacions de rudistes elevadors, és típicament baixa i molts agregats són de monospecífics a paucispecífics. La fauna acompanyant és generalment escassa, si exceptuem alguns organismes bioerosius, tals com alguns,

fongs i esponges, que poden ser molt abundants.

En els agregats de rudistes elevadors, les closques dels rudistes poden estar empaquetades densament i, fins a cert punt, sostenint-se mútuament, o poden formar una fàbrica laxa amb els rudistes rarament en contacte. Més comunament, però, els rudistes estan molt junts, bé que dèbilment sostinguts pels seus veïns amb no més de tres o quatre individus enganxats mútuament, i els espais intersticials omplerts d'una matriu fangosa amb fragments de closques angulosos i mal triats. En molts casos, la matriu és, en una gran part, producte de l'activitat biològica de microorganismes perforadors (GILL, 1992) i/o precipitació *in situ* de micrita relacionada amb activitat microbiana (bacterial i/o cyanobacterial) (CAMOIN *et al.*, 1988).

Característicament, els agregats de rudistes tenen forma lenticular o tabular, i no mostren cap evidència de relleu topogràfic positiu. Tal com PHILIP (1972, fig. 3) i PERKINS (1974) suggeriren per les associacions d'Hippuritidae i Radiolitidae de Provence i de Monopleura a Texas, respectivament, el sediment en molts casos arribaria just a la base de fixació de l'última generació d'individus. Així, la part vivent de l'agregat es limitaria a una fina capa d'organismes clavats en el sediment o enganxats a individus subjacents o veïns. L'agregat de rudistes aniria creixent a la mateixa velocitat que el sediment que es dipositava en ell i al voltant d'ell, i en cap moment no el superaria.

El substrat més adequat per a l'inici d'un agregat era aquell que proporcionava a les larves dels rudistes nombrosos llocs de fixació; les margues arenoses i els dipòsits bioclàstics eren els substrats preferits. A la base d'un agregat s'observen freqüentment individus trencats i desorientats, i fragments de rudistes molt poc classificats. És possible que els corrents i l'oneig bolquessin sovint

els rudistes que s'establien primer. Alguns morien, mentre que altres podien continuar creixent, corbant-se cap amunt fins a reprendre la posició vertical. Tant els uns com els altres, juntament amb tot l'altre material bioclàstic, proporcionaven a les larves dels rudistes els llocs de fixació necessaris per al desenvolupament prolífic d'un agregat (làmina II,1). En els agregats, són tan comuns els rudistes de formes rectilínies, com els rudistes de formes sinuoses i els individus geniculats. La freqüència d'aquestes modificacions del creixement per adaptar-se a la premsa a què els seus veïns els sometien o a les caigudes, subratlla la importància del creixement plàstic dels rudistes desenrotllats. En alguns agregats densament poblats, els individus poden mostrar un creixement primitiu inclinat que podria reflectir l'orientació del creixement dels individus cap als corrents (portadors d'aliment) predominants (HÖFLING, 1985), o en la direcció dels corrents predominants (GILL, 1992).

Diversos trets sedimentològics i tafonòmics indiquen que les àrees on es desenvoluparen els agregats de rudistes elevadors eren característicament zones somes, tranquil·les, exposades a pertorbacions periòdiques o ocasionals. Per exemple, els agregats grans mostren freqüentment una alternança de capes de rudistes en posició de vida i capes que contenen individus desorientats i fragmentats. L'habilitat d'eleva la comissura va permetre als rudistes ocupar àrees de sedimentació ràpida, però la seva dependència passiva de l'acumulació contínua de sediment per establir-se, va limitar aquest mode de creixement a ambients dominantment calms.

Els rudistes adherents i ajaçats, com a organismes de creixement horitzontal, es troben generalment sostinguts per sediment. Entre els rudistes adherents, algunes espècies de Requiiniidae, tals com *Toucasia*, solen aparèixer en agregats densos en els quals

les closques adultes no es toquen (PERKINS, 1974; SCOTT, 1981) o tenen alguns punts de contacte (MASSE, 1976), però sempre sostingudes per una matriu fangosa. Els rudistes ajaçats, sols han estat observats en agregats moderadament densos en els quals els rudistes presentaven pocs punts de contacte i estaven, per tant, «flotant» en el sediment (e.g. KAUFFMAN & SOHL, 1974; HUFFINGTON, 1981; COLLINS, 1988; HARTSHORNE, 1989; SKELTON *et al.*, 1990). A diferència dels agregats formats per rudistes elevadors és rar trobar associacions autòctones de rudistes ajaçats. Generalment, les acumulacions desgavellades de closques parautòctones a al·lòctones i fragments de closques, estan associades amb sediments de textura *packstone* a *grainstone* el que suggereix energies de corrent relativament altes. Jacents i adherents poden coaparèixer en bancs de sorres calcàries amb els primers ocupant les crestes i, els últims, els *foresets* progradants o (com adherents fixos) algunes de les closques dels ajaçats (observacions de camp de PWS).

La diversitat específica de les associacions autòctones dominades per rudistes adherents i/o ajaçats, depèn principalment de les condicions físiques de l'ambient de deposició. Així, la diversitat d'espècies de rudistes de les associacions de fàcies de plataforma calcària interna, és molt baixa i la fauna acompanyant és rara (e.g. PERKINS, 1974; MASSE, 1976; SCOTT, 1981). Mentre que, la diversitat de les associacions de fàcies de marge de plataforma calcària, pot ser relativament alta, amb quantitats variables de fauna acompanyant (e.g. BURCHETTE & BRITTON, 1985; LAVIANO & GUARNIERI, 1989; CESTARI & SIRNA, 1989).

Discussió

Encara que els morfotipus definits per SKELTON & GILI (en premsa), són teòrica-

ment molt diferents, existeixen termes mitjans a les formes adultes d'algunes espècies de rudistes. A més, malgrat que la majoria dels elevadors i ajaçats estaven obligats a ser-ho, alguns tàxons eren força oportunistes i podien créixer facultativament com a elevadors o ajaçats. També és important assenyalar que, tal com s'ha dit més amunt (p. 97), la closca juvenil de tots els rudistes creixia com un adherent fix (sobre un fragment de closca o una altra superfície dura); als altres morfotipus hi accedien durant el creixement, amb diferents graus d'especialització i via molts camins morfogenètics diferents.

La influència de les propietats físiques de l'ambient sobre la distribució dels rudistes ha estat assenyalada per diversos autors (e.g. KAUFFMAN & SOHL, 1974; PERKINS, 1974; BEIN, 1976; MASSE & PHILIP, 1989; SCOTT, 1981; LUPERTO SINNI & MASSE, 1982; GILI 1984, COLLINS, 1988). Encara que possiblement fossin molts els factors implicats, és probable que el substrat, l'energia dels corrents i la velocitat de sedimentació fossin els factors principals en el control de la distribució de les formes de creixement dels rudistes. De l'anàlisi dels morfotipus de Skelton & Gili sorgeixen alguns models generals.

En els ambients d'energia moderada, rarament subjectes a corrents erosius, hi tendien a viure els rudistes elevadors. Si l'acumulació de sediment era regular o contínua hi creixien formes solitàries –rudistes cilíndrics grans– i formes gregàries –rudistes cònics allargats, i cilíndrics de petita llargada– isolades o en petits poms. Si, al contrari, la sedimentació era discontinua brostaven els agregats ja que les interrupcions proporcionaven substrats idonis per a la seva iniciació múltiple. Allà on la sedimentació era condensada o sols intermitent (en diversos règims de corrents), s'establien els rudistes adherents, per bé que podia haver-hi un encaïscament considerable amb els poms i agre-

gats més grans de rudistes elevadors. La matriu, en tots aquests casos, tendia a ser una marga de sorrenca a carcullosa, o una calcària de textura *packstone* a *wackestone*, o més rarament, un *grainstone* fi.

Els rudistes ajaçats, al contrari, preferien ambients d'energia més alta amb més moviment de sediment, i es troben generalment associats amb *grainstones* més grollers o dipòsits de conques trencades (potser amb una certa quantitat de sediment intersticial de textura *grainstone* a *wackestone*).

Aquestes generalitzacions, però, no s'han de prendre com una prescripció, atès que les associacions de rudistes amb una certa freqüència donen algunes combinacions de formes de creixement sorprenents. Variacions molt localitzades o a curt termini en les condicions ambientals, poden afavorir el desenvolupament de formes de creixement oposades molt a prop en l'espai o en el temps (e.g. les interdigitacions de fàcies dominades per rudistes elevadors i ajaçats de COLLINS, 1988). Els corrents intermitents relacionats amb tempestes de vegades transportaven closques, amb pocs desperfectes o sense, a ambients diferents (e.g. rudistes ajaçats arrossegats cap a dins dels bancs del marge de la plataforma), on posteriorment servien de substrat a pobladors indígenes. Finalment, malgrat la seva relativa plasticitat en el creixement, molts rudistes estaven estructuralment especialitzats per adoptar formes de creixement determinades i, encara que la dispersió i l'establiment de les larves no era certament casual, és possible que alguna d'aquestes espècies s'establís i creixés en un hàbitat «impropi». En un cas així hom hauria d'esperar que hi hagués alguna variació ecofenotípica compensatòria.

No obstant això, tot i tenir present la nostra pròpia advertència de més amunt, conclouem que les formes de creixement dels rudistes estaven subjectes a uns controls de distribució importants, ja que la seva morfo-

logia externa estava adaptada a uns paràmetres sedimentològics particulars. I suggerim que la determinació de les estratègies de vida dels rudistes pot ser una eina molt útil per a l'anàlisi de paleoambients.

Agraïments

Desitgem donar les gràcies a J.P. Masse, J.M. Pons i E. Vicens per les profitoses discussions d'aquest treball, per bé que només nosaltres som responsables dels errors i defectes que pugui haver-hi. Aquest treball és una contribució al Projecte PS90-0171 de la DGICYT.

Bibliografia

- ABBOT, B. M. 1974. Flume studies on the stability of model corals as an aid to quantitative palaeoecology. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 15: 1-27.
- ASTRE, G. & BAUDELLOT, L. 1959. Sur l'organisation de *Bayleia*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 94: 429-451.
- BEIN, A. 1976. Rudistid fringing reefs of Cretaceous shallow carbonate platform of Israle. *Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, 60: 258-272.
- BURCHETTE, T. P. & BRITTON, S. R. 1985. Carbonate facies analysis in the exploration for hydrocarbons: a case study from the Cretaceous of Middle Est. In: *Sedimentology, recent developments and applied aspects* (P. G. Brenchley & B. P. G. Williams. Eds.). *Spec. Publ. of the Geological Society of London*, 18: 311-338.
- CAMOIN, G., BERNET-ROLLANDE, M. C. & PHILIP, J. 1988. Rudist-coral frameworks associated with submarine volcanism in the Maastrichtian of the Pachino area (Sicily). *Sedimentology*, 35: 123-138.
- CARBONE, F., PRATURLON, A. & SIRNA, G. 1971. The Cenomanian shelf-edge facies of Rocca di Cave (Preneštini Mts., Latium). *Geologica Romana*, 9: 131-198.
- CESTARI, R. & SIRNA, G. 1989. Rudist fauna in the Maastrichtian deposits of Southern Salento (Southern Italy). *Mem. Soc. Geo. Italiana*, 40: 133-147.
- CIVITELLI, G. & MARIOTTI, G. 1975. Paleontological and sedimentological characteristics of the Senonian of Pietrasecca (Carseolani Mountains, Central Apennines). *Geologica Romana*, 14: 87-124.
- COLLINS, L. S. 1988. The faunal structure of a mid-Cretaceous rudist reef core. *Lethaia*, 21: 271-280.

- DECHASEAUX, C., COOGAN, A. H., COX, L. R. & PERKINS, B. F. 1969. Hippuritacea: systematic descriptions. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. Moore, Ed.): N776-817, pt. N. Mollusca 6 (Bivalvia), 2. New York & Lawrence, Geol. Soc. A.
- DOUVILLÉ, H. 1910. Études sur les rudistes: Rudistes de Sicile, d'Algérie, d'Égypte, du Liban et de la Perse. *Mém. Soc. Géol. Fr. Paléont.*, 41.
- FREYET, P. 1973. Edificies récifaux développés dans un environnement detritique, exemple des biostromes à Hippurites (Rudistes) du Sénonien inférieur du sillon languedocien (région de Narbonne, sud de la France). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 13: 65-76.
- GILI, E. 1984. Interaccions sedimentològiques i biològiques a les formacions calcàries de rudistes (Bivalvia) de les Collades de Basturs (Cretaci Superior, Zona Sud-pirinenca Central). *Resum de Tesi doctoral*, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra.
- GILI, E. 1992. Palaeoecological significance of rudist constructions: a case study from les Collades de Basturs (Upper Cretaceous, south-central Pyrenees). *Geologica Romana*, 28: 319-325.
- HARTSHORNE, P. M. 1989. Facies architecture of a Lower Cretaceous coral-rudist patch reef, Arizona. *Cretaceous Research*, 10: 311-336.
- HÖFLING, R. 1985. Faziesverteilung und Fossilvergesellschaftungen im karbonatischen Flaszwasser-Milieu der Oberkreide (Gosau-Formation). *Münchner Geowiss. Abh.*, (A) 3.
- HUFFINGTON, T. L. 1981. *Faunal zonation and hydrothermal diagenesis of a Cenomanian (Middle Cretaceous) rudist reef. Paso del Río, Colima, México*. M. A. Thesis, University of Texas at Austin.
- HUMBERT, L. 1975. Dynamique biosédimentaire de la formation et de l'évolution d'une plate-forme carbonatée. *IXe Congr. Intern. Sédimentologie*, Nice, Thème 5 (2): 225-229.
- IANNONE, A. & LAVIANO, A. 1980. Studio stratigrafico e paleoambientale di una successione Cenomaniano-Turoniana (Calcarea di Bari) affiorante presso Ruvo di Puglia. *Geologica Romana*, 19: 209-230.
- JØRGENSEN, C. B. 1966. *Biology of suspension feeding*. Pergamon Press, Oxford.
- KAUFFMAN, E. G. & SOHL, N. F. 1974. Structure and evolution of Antillean Cretaceous rudist frameworks. *Verh. Naturf. Ges. Basel*, 84: 399-467.
- KAUFFMAN, E. G. & SOHL, N. F. 1979. Rudists. In: *Encyclopedia of Paleontology* (R. W. Fairbridge & D. Jablonski, Eds.): 723-737. Hutchinson Ross, Stroudsburg, Penn.
- LAVIANO, A. & GUARNIERI, G. 1989. Rudists as a tool for paleoenvironmental reconstruction in Apulia (Italy). *Atti Accademia Peloritana dei Pericolanti, Classe I di Scienze Fis. Mat. e Nat.*, 67 - Supplemento, 1: 45-75.
- LUPERTO SINNI, E. & MASSE, J.-P. 1982. Contributo della paleoecologia alla paleogeografia della parte meridionale della piattaforma Apula nel Cretaceo inferiore. *Geologica Romana*, 21: 859-877.
- MASSE, J.-P. 1976. *Les Calcaires Urgoniens de Provence. Valanginien-Aptien Inférieur. Stratigraphie, paléontologie, les paléoenvironnements et leur évolution*. Thèse, Université d'Aix-Marseille II, U.E.R. des Sciences de la Mer et l'environnement, No. C.N.R.S. A.O. 12390, Marseille.
- MASSE, J.-P. 1979. Les rudistes (Hippuritacea) du Crétacé Inférieur. Approche paléoécologique. In: *L'Urgonien des pays méditerranéens. Géobios. Mém. spéc.*, 3: 277-287.
- MASSE, J.-P. & PHILIP J. 1981. Cretaceous coral-rudist buildups of France. In: *European fossil reef models* (D. F. Toomey, Ed.): 399-426. *Spec. Publ. Soc. Econ. Paleont. Miner.*, 30, Tulsa.
- MASSE, J.-P. & PHILIP J. 1986. L'évolution des rudistes au regard des principaux événements géologiques du Crétacé. *Bull. Centres. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, 10 (2): 437-456.
- PERKINS, B. F. 1974. Paleocology of a rudist reef complex in the Comanche Cretaceous Glen Rose Limestone of Central Texas. *Geoscience and Man*, 8: 131-173.
- PHILIP, J. 1970. *Les formations calcaires à Rudist du Crétacé Supérieur provençal et rhodanien*. Thèse, Université d'Aix-Marseille, No. C.N.R.S. A.O. 4691, Marseille.
- PHILIP, J. 1972. Paléoécologie des formations à rudistes du Crétacé Supérieur - L'exemple du Sud-Est de la France *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 12: 205-222.
- PHILIP, J. 1980. Crétacé Supérieur du Provence. In: *Paléoenvironnements et bioconstructions d'Europe occidentale* (H. Méon, Ed.): 99-109, *Géobios Mém. spéc.*, 4.
- PLENČAR, M. & BUSER, S. 1967. Kredna makrofavna Trnovskega gozda. The Cretaceous Macrofauna in the western part of the Trnovski Gozd. *Geologiya-Razprave in Porocila*, 10: 147-159.
- POLŠAK, A. 1981. Upper Cretaceous biolithitic complexes in a subduction zone: examples from the Inner Dinarides, Yugoslavia. In: *European fossil reef models* (D. F. Toomey, Ed.): 447-472, *Spec. Publ. Soc. Econ. Paleont. Miner.*, 30, Tulsa.
- PONS, J. M. 1977. Estudio estratigráfico y paleontológico de los yacimientos de Rudistidos del Cretácico Superior del Pirineo de la Provincia de Lérida. *Publ. Geol. Univ. Autònoma Barcelona*, 3, Bellaterra.
- SANCHEZ, M. V. 1981. Hippuritidae y Radiolitidae (Bivalvia). Catálogo de especies. *Publ. Geol., Univ. Autònoma Barcelona*, 15, Bellaterra.
- SARTORIO, D. 1986. Caprinid patch reef in the Casiglio inner platform carbonate sequence (southern Alps): a record of the earliest Aptian marine transgression. *Riv. It. Paleont. Strat.*, 92(3): 383-400.
- SCOTT, R. W. 1981. Biotic relations in early Cretaceous coral-algal-rudist reefs, Arizona. *J. Paleont.*, 55(2): 463-478.
- SCOTT, R. W. 1990. *Models and stratigraphy of Mid-Cretaceous reef communities, Gulf of Mexico*. Concepts in Sedimentology and Paleontology, 2.
- SKELTON, P. W. 1976. Functional morphology of the Hippuritidae. *Lethaia*, 9: 83-100.

- SKELTON, P. W. 1978. The evolution of functional design in rudists (Hippuritacea) and its taxonomic implications. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B. 284: 305-318.
- SKELTON, P. W. 1979a. Gregariousness and proto-cooperation in rudists (Bivalvia). In: *Biology and systematics of colonial organisms* (G. Larwood & B. R. Rosen. Eds.): 257-279, Systematics Assoc. Spec. Vol. No. 11, Academic Press, London.
- SKELTON, P. W. 1979b. Preserved ligament in a radiolitid rudist bivalve and its implication of mantle marginal feeding in the group. *Paleobiology*, 5: 90-106.
- SKELTON, P. W. 1985. Preadaptation and evolutionary innovation in rudist bivalves. In: *Evolutionary Case Histories from the Fossil Record* (J. C. W. Cope & P. W. Skelton. Eds.): 159-173, *Spec. Pap. Palaeontol.*, 33.
- SKELTON, P. W. & GILL, E. (en premsa). Palaeoecological classification of rudist morphotypes. 1st International Conference of Rudists, Belgrade, *Serbian Geol. Soc.*
- SKELTON, P. W., NOLAN, S. C. & SCOTT, R. W. 1990. The Maastrichtian transgression onto the northwestern flank of the Proto-Oman Mountains: sequences of rudist-bearing beach to open shelf facies. In: *The Geology and Tectonics of the Oman region* (A.H.F. Robertson, J. D. Smewing & A. Ries. Eds.): 521-547, *Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.*, 49.
- SLADIC-TRIFUNOVIC, M. (en premsa). Morphologic-Taxonomic interpretations of *Pseudopolyconites* and some implications in classification of radiolites. 1st International Conference on Rudists, Belgrade, *Serbian Geol. Soc.*
- SWINBURNE, N. H. M. (en premsa). The «Maastrichtian» rudists of Friuli, N. Italy. 1st International Conference on Rudists, Belgrade, *Serbian Geol. Soc.*
- WILSON, J. L. 1975. *Carbonate facies in geologic history*. Springer Verlag, Berlin.