

GEA, FLORA ET FAUNA

Les associacions de coralls plans (Scleractinia) de la plataforma carbonatada de Sant Corneli, unitat sud-pirinenca central (Cretaci superior, Santonià)¹

F. Xavier Valldeperas*

Rebut: 26.07.99

Acceptat: 07.06.00

Resum

S'estudien les associacions de coralls plans del Santonià procedents dels Pirineus catalans. Les associacions formen litosomes lenticulars de reduïda potència caracteritzats per un empaquetament dens de coralls colonials autòctons d'hàbit coral·lí pla (laminar i tabulolenticular). La riquesa específica és alta (27 espècies), però la diversitat és relativament baixa, amb el domini del 73 % de l'espècie *Elasmofungia comoserioides* Alloiteau. Els coralls devien créixer en aigües tranquil·les i poc il·luminades, protegides de la sedimentació, i colonitzarien substrats tous, en fons horitzontals i relativament profunds. L'augment episòdic de la taxa de sedimentació provocaria una substitució més o menys progressiva dels coralls plans per rudistes (bivalves) i coralls domàtics, millor adaptats a les noves condicions. Aquests tipus de biofàcies poden ser considerades com a bons indicadors paleoambientals de medis caracteritzats per: (1) una baixa intensitat de la llum, (2) una reduïda taxa de

sedimentació, (3) un hidrodinamisme poc energètic, i (4) ser d'aigües relativament profundes.

MOTS CLAU: Scleractinia, coralls plans, Cretaci superior, Pirineus, paleoecologia, reconstrucció paleoambiental, mostreig sistemàtic, anàlisi quantitativa.

Abstract

Platy coral (Scleractinia) associations of the Sant Corneli carbonate platform, southern Central Pyrenees Unit (Upper Cretaceous, Santonian)

The Santonian platy coral associations of the Catalan Pyrenees are studied. The associations form lenticular lithosomes over one metre thick with a high packing density of autochthonous platy coral colonies (lamellar and tabulo-lenticular).

¹ Aquesta publicació correspon al resum d'un treball que ha estat guardonat amb un accésit al Premi per a Estudiants de la Institució Catalana d'Història Natural, 1999.

* Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra E-08193. fxvalldeperas@einstein.uab.es.

The specific richness is high (27 species), but the diversity is relatively low, with a clear dominance (73 %) of the coral *Elasmofungia comoserioides* Alloiteau. The corals must have been growing in calm water and low light intensity, protected from muddy sedimentation, on soft substrates on horizontal and relatively deep bottoms. The episodic increase of the sedimentation rate would have caused a more or less progressive substitution of platy corals by rudists (bivalves) and domal corals, better adapted to the new conditions. This type of facies can be considered a good palaeo-environmental indicator of biotopes characterised by: (1) low light intensity, (2) low background sedimentation rates, (3) low hydrodynamic energy levels and (4) relatively deep water.

KEYWORDS: Scleractinia, platy corals, Upper Cretaceous, Pyrenees, palaeoecology, palaeoenvironmental reconstruction, systematic sampling, quantitative analysis.

Resumen

Las asociaciones de corales planos (Scleractinia) de la plataforma carbonatada de Sant Corneli, unidad surpirenaica central (Cretácico Superior, Santoniense)

Se estudian las asociaciones de corales planos de edad Santoniense procedentes de los Pirineos catalanes. Las asociaciones forman litosomas lenticulares de reducida potencia caracterizados por un empaquetado denso de corales coloniales autóctonos de hábito plano (laminar y tábulo-lenticular). La riqueza específica es alta (27 especies), pero la diversidad es relativamente baja, con el dominio del 73 % de la especie *Elasmofungia comoserioides* Alloiteau. Los corales debían crecer en aguas tranquilas y poco iluminadas, protegidas de la sedimentación, y colonizarían substratos blandos, en fondos horizontales y relativamente profundos. El aumento episódico de la tasa de sedimentación provocaría una sustitución más o menos progresiva de los corales planos por rudistas (bivalvos) y corales domales, mejor adaptados a las nuevas condiciones. Este tipo de facies puede ser considerado como un buen indicador paleoambiental de medios caracterizados por: (1) una baja intensidad de la luz, (2) una reducida tasa de sedimentación, (3) un hidrodinamismo poco energético, y (4) ser de aguas relativamente profundas.

PALABRAS CLAVE: Scleractinia, corales planos, Cretácico Superior, Pirineos, paleoecología, reconstrucción paleoambiental, muestreo sistemático, análisis cuantitativo.

Introducció

La dràstica recessió dels esculls coral·lins a principis del Cretaci va portar alguns autors a considerar la pràctica extinció d'associacions dominades per coralls durant aquell període (Scott, 1988; James & Bourque, 1992). Nogensmenys, els coralls van persistir, formant comunitats biològiques no escluloses associades a zones de major profunditat. Les associacions de coralls plans en destaquen pel fet de formar unes fàcies particulars que s'han succeït en el temps des del Triàsic fins a l'actualitat en diferents àrees geogràfiques sense quasi experimentar canvis en les seves estructures i relacions ecològiques (Rosen *et al.*, en revisió): el present treball aporta clarament l'evidència que aquests tipus de comunitats continuaren tenint gran importància durant el Cretaci.

En aquest treball es caracteritzen sedimentològicament i paleontològicament les associacions de coralls plans de la plataforma carbonatada del Santonià (Cretaci superior) que aflora a la vall del riu Carreu al flanc nord de l'anticlinal de Sant Corneli (unitat sud-pirinenca central), al nord-est de Tremp (Pallars Jussà) (Fig. 1). Les associacions de coralls plans apareixen en aquesta secció en diversos punts del que ha estat anomenat «unitat de rudistes i coralls» (Gili *et al.*, 1996) (Fig. 2), constituïda, a la seva part superior, per quatre cicles estratocreixents formats en termes generals per un tram inferior de margues i calcàries margoses amb abundants coralls domàtics, i un tram superior constituït per un litosoma tabular de rudistes, recobert per sediments bioclàstics. El quart cicle difereix de

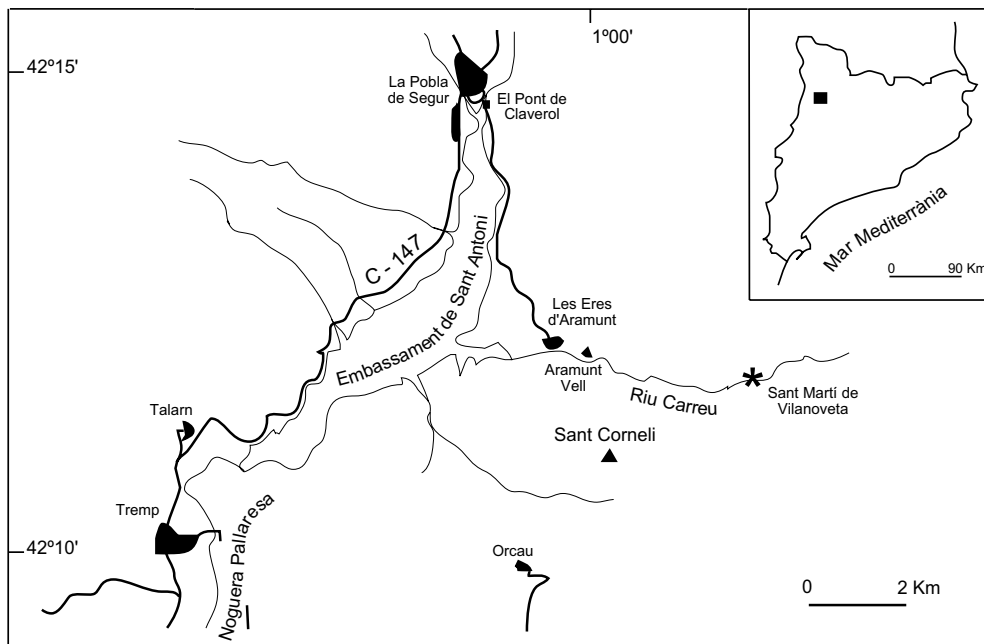


FIGURA 1. Situació geogràfica de l'àrea d'estudi (asteriscs), a la comarca catalana del Pallars Jussà.
Geographical situation of the area studied (asterisk), in the Catalan district of Pallars Jussà (north-eastern Iberian Peninsula)

la descripció anterior perquè està format essencialment per un tram calcari en el qual dominen les associacions mixtes de coralls domàtics i rudistes. Per sobre d'aquest quart cicle afloren, en el sector est de la secció, altres tres cicles menors més en els quals s'observa un gran desenvolupament de les fàcies de coralls plans. Aquests tres cicles menors constitueixen un petit promontori singular als peus del castell de Sant Martí de Vilanoveta que es caracteritza per estar format essencialment per calcàries constituïdes per associacions mixtes de coralls domàtics i rudistes, alternades per litosomes de coralls plans (Fig. 3).

Material i mètode

S'han cartografiat els diferents litosomes de coralls plans que afloren a la «unitat de rudistes i coralls» i s'han aixecat, en els materials del promontori del castell, onze sèries estratigràfiques detallades (escala centimètrica), d'onze metres de potència màxima i correlacionables lateralment en el camp.

S'ha recollit un total de 227 mostres (134 de les quals són mostres coral·lines) durant l'aixecament de les sèries i mitjançant mostres sistemàtics. La tècnica de mostreig sistemàtic que s'ha escollit és la de *transsecció contínua per longitud interceptada*, també

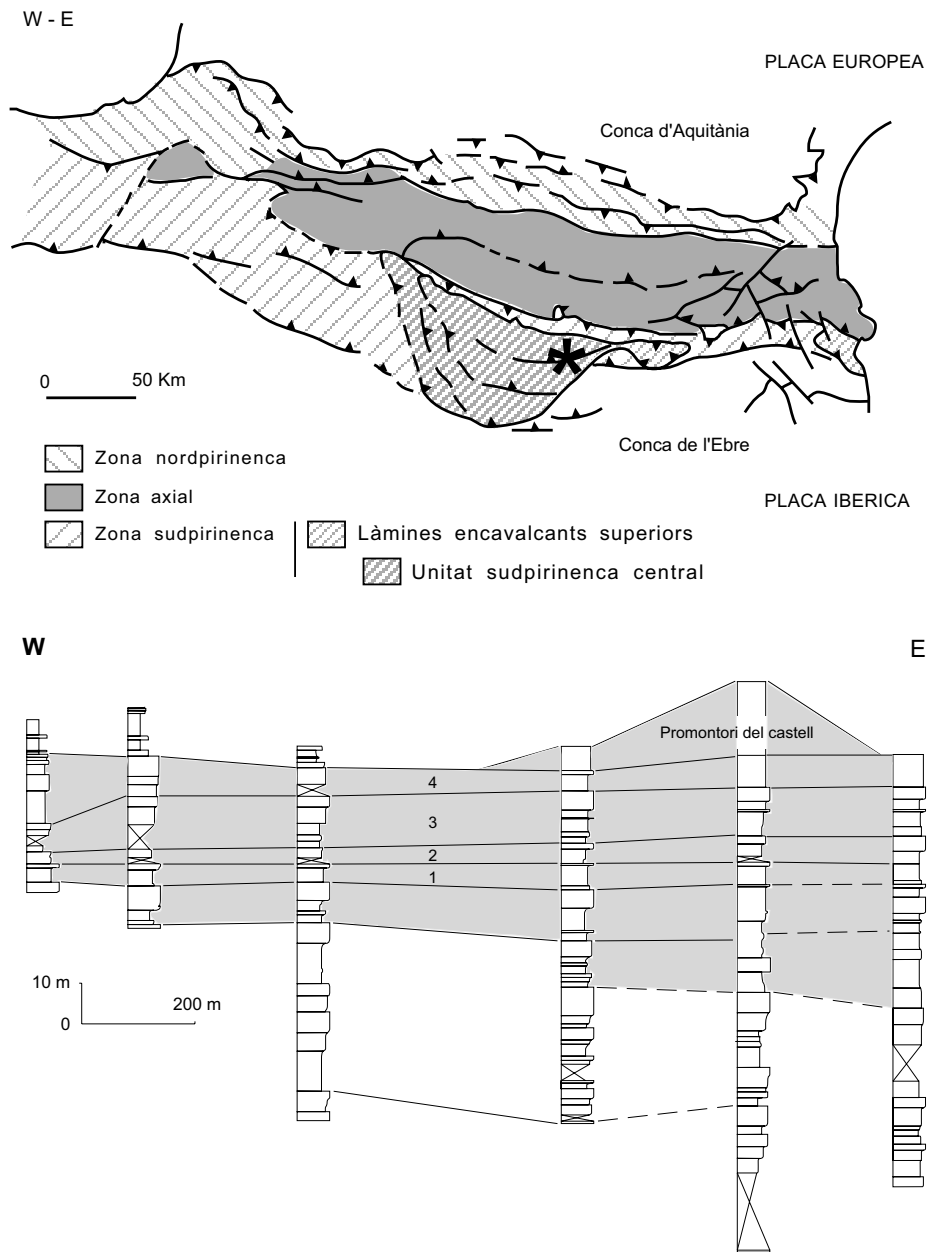


FIGURA 2. Situació geològica de la secció (asterisc) i situació del promontori del castell en la unitat de rudistes i coralls (modificat de diversos autors).

Geological situation of the section studied (asterisk) and situation of the castle promontory in the coral and rudists unit after various authors, modified).

TAULA 1. Relació d'espècies presents a les associacions de coralls plans expressada en percentatges (== = rara (pròxima a l'1 %), + = molt rara).

Checklist of the species from the platy coral associations expressed as percentages (== = rare (near 1 %), + = very rare).

Scleractinia		
5,3		<i>Actinacis reussi</i> Oppenheim, 1930
+		<i>Actinastraea piveteaui</i> Alloiteau, 1954
4,4		<i>Brachyseris tenerrima</i> (Oppenheim, 1930)
+		<i>Columastrea</i> sp
++		<i>Corbariastraea junctiseptata</i> (Oppenheim, 1930)
+		<i>Dimorphastraea</i> sp 1
+		<i>Dimorphastraea</i> sp 2
72,8		<i>Elasmofungia comoserioides</i> Alloiteau, 1957
3,5		<i>Fungiastraea</i> sp
+		<i>Heterocoenia reussi</i> Milne-Edwards, 1857
+		<i>Meandroria tenella</i> (Goldfuss, 1826)
+		<i>Mesomorpha mammillata</i> (Reuss, 1854)
+		<i>Neocaeniopsis excelsa</i> (de Fromentel, 1867)
+		<i>Neocaeniopsis fromenteli</i> Beauvais, 1982
+		<i>Placocoenia dumortieri</i> de Fromentel, 1879
+		<i>Thamnasteria</i> aff. <i>andranomarivensis</i> Alloiteau, 1958
+		<i>Valliculastraea montuosa</i> (Felix, 1903)
++		<i>Valliculastraea spinosa</i> (Oppenheim, 1930)
++		<i>Valliculastraea texta</i> (Oppenheim, 1930)
Bivalvia		
+		<i>Chlamys</i> sp
2,6		<i>Lopha</i> sp
+		<i>Plagioptychus paradoxus</i> Matheron
++		<i>Radiolites</i> sp
2,6		<i>Vaccinites</i> sp
Altres grups		
3,5		Algues coral·lines
++		Equínids
++		Esgones (<i>Blastochaetetes</i> sp i altres)

Riquesa específica (S) = 27 Diversitat (H') = 1,736 bits/ind. Regularitat (R) = 0,469

coneguda com a «mètode d'intercepció lineal» (Perrin *et al.*, 1995), que consisteix en el registre, sobre una dimensió lineal de longitud N , disposada aleatòriament sobre la superfície d'aflorament, de la longitud n_i d'intersecció de l'element i amb la línia-transsecte, de manera

que la suma de les longituds n_i de tots els elements i interceptats és igual a la longitud N . Aquesta tècnica ha estat considerada la més convenient per a les característiques d'aflorament així com pels objectius que s'han d'assolir.

En l'estudi de les microfàcies s'han quantificat paràmetres sedimentològics i paleontològics mitjançant gràfics d'estimació visual de percentatges de superfície. Les dades obtingudes mitjançant els mostrejos aleatoris i en l'anàlisi de les microfàcies han estat tractades informàticament.

La fauna coral·lina a la qual es fa referència en aquest article ha estat descrita i determinada a Valldeperas & Gili (1999).

Resultats

Geometria dels litosomes i context

Les associacions de coralls plans formen litosomes lenticulars generalment de pocs metres de longitud i potència decimètrica. En els trams margosos inferiors del tercer i quart cicle de la «unitat de rudistes i coralls» apareixen dos únics litosomes lenticulars ambdós de 10 metres de longitud, de 0,5 m de potència el del tercer cicle i 1,5 m el del quart cicle. Esporàdicament s'observen altres petites concentracions de coralls plans a la base d'aquests trams, entre les biofàcies de coralls domàtics o entre les associacions mixtes de coralls domàtics i rudistes, però es troben menys densament empaquetades i no arriben a tenir les característiques pròpies de les associacions de coralls plans. En el promontori del castell, els litosomes de coralls plans són molt més nombrosos (se n'han comptabilitzat dotze) i, en general, més continus. L'espessor varia des dels 0,25 m fins als 2 m (normalment 0,5-0,7 m de potència), i l'extensió lateral pot arribar fins als 76 metres, tot i que generalment no s'estenen més de 15-20 metres.

Els litosomes reposen sobre un substrat pla constituït bé per un dipòsit bioclàstic amb sediment *floatstone* de fragments grollers, subangulosos i pobrament seleccionats de rudistes i coralls, bé per les associacions mixtes de coralls domàtics i rudistes, la matriu de les

quals és també un *floatstone* de fragments de rudistes i coralls. El pas d'aquest substrat a les associacions de coralls plans és sempre net, cosa que confereix a la base dels litosomes una superfície d'estratificació ben definida. Els litosomes es troben normalment coberts per les associacions mixtes de coralls domàtics i rudistes, a les quals passen sovint de manera progressiva. La zona de transició es caracteritza per un augment de la proporció de sediment acompanyat d'un canvi en les característiques morfològiques i dimensionals de les colònies coral·lines (Fig. 4). En aquest tram transicional no hi ha coralls tabulolenticulars, i els coralls laminars presenten un menor desenvolupament en alçada, a la vegada que apareixen colònies formades per la interconnexió de làmines horitzontals. També apareixen ostreïdes del gènere *Lopha* i, a l'igual dels rudistes del gènere *Vaccinites*, es fan progressivament més abundants. El sediment, també molt més abundant, és una marga parcialment consolidada que adopta un caràcter cada vegada més bioclàstic (fragments de coralls i rudistes, especialment de radiolítids), la qual cosa es tradueix en una major compactació del tram. El rentat del sediment de la seva part més margosa revela, per ordre d'abundància, minúscules colònies coral·lines laminars del gènere *Actinacis*, incrustades per briozous, algues coral·lines i poliquets serpulíds; fragments de coralls, esponges (*Blastochaetetes* sp), ostreïdes, radiolítids i altres bivalves (pectínids, principalment); així com fragments d'equínids (plaques i radioles), petits braquiòpodes, ostracodes, briozous brancallosos, rotàlids i altres foraminífers bentònics, i espícules d'esponja. A la figura 5 s'il·lustra en detall la sèrie de sota el castell de Sant Martí de Vilanoveta, on es pot observar l'arquitectura interna de l'associació de coralls plans i del tram de transició a l'associació mixta de coralls i rudistes. El tram inferior, de 1,32 m de potència, correspon a l'associació de coralls

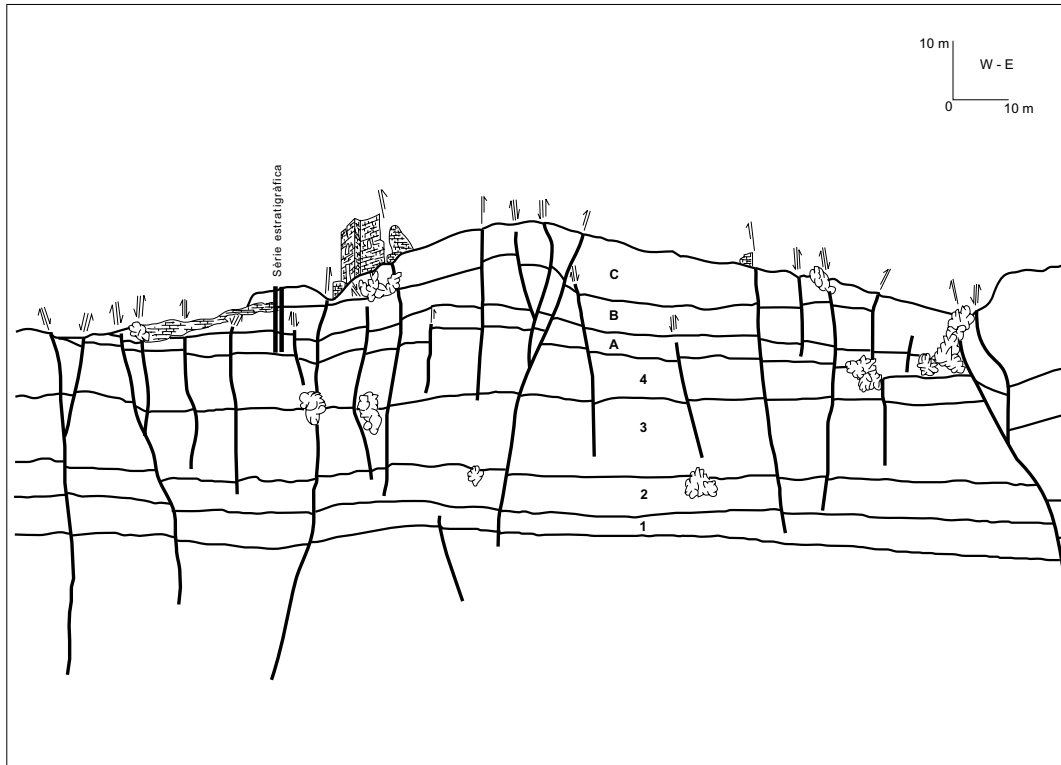


FIGURA 3. Secció del castell de Sant Martí de Vilanoveta i situació de la sèrie estratigràfica de la figura 4 (doble barra vertical). El promontori del castell (cicles menors A, B i C) descansa sobre els cicles 1, 2, 3 i 4 de la «unitat de rudistes i coralls».

Sant Martí de Vilanoveta castle section and position of the stratigraphical section of figure 4 (double vertical bar). The castle promontory (minor cycles A, B and C) rests on cycles 1, 2, 3 and 4 of the «rudists and corals unit».

plans, caracteritzada pel dens empaquetament de coralls laminars i tabulolenticulars. Aquest tram passa progressivament a un altre de molt més margós (part inferior de la zona de transició), de 0,12 m de potència, amb abundants ostreïdes del gènere *Lopha* i petits coralls laminars en matriu *mudstone*. Aquest tram és a la vegada cobert per un altre de menys recessiu, de 0,85 m de potència, format per dues capes calcàries bioclàstiques massisses de textura *floatstone* amb colònies coral·lines formades per la interconnexió de làmines ho-

ritzontals i rudistes, aquests últims tant en posició de vida com trencats.

Biota i organització interna de les associacions

Les associacions de coralls plans estan constituïdes quasi exclusivament per coralls colonials plans en posició de vida, densament empaquetats (Fig. 6). El 92,7 % d'aquests coralls presenta hàbit laminar, encara que n'hi ha també d'hàbit tabulolenticular (4,8 %) i

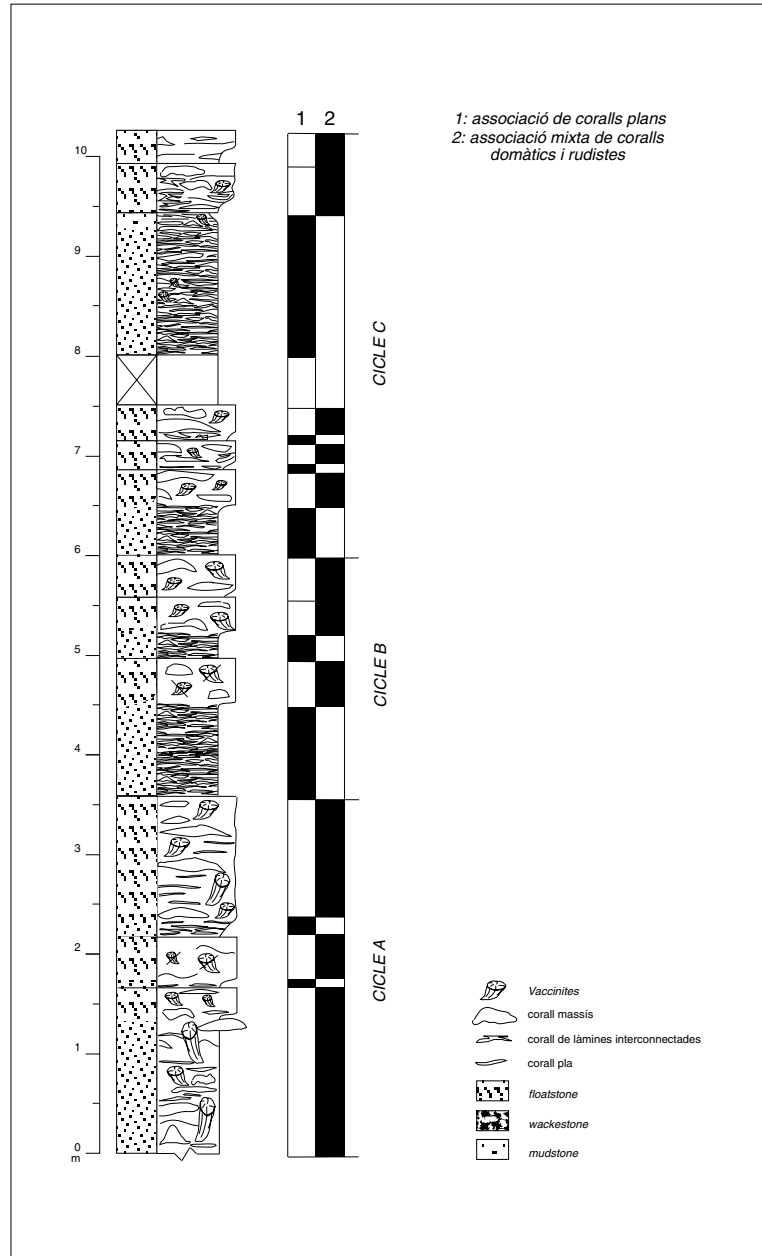


FIGURA 4. Sèrie estratigràfica del promontori del castell (vegeu figura 3 per situació). Les línies que barren alguns biocomponents indiquen que aquests es troben fragmentats.

Section of the castle promontory (see figure 3 for situation). The bars on some biocomponents show that these are broken.

domàtic (2,6 %) en proporcions molt inferiors. Els coralls laminars i tabulolenticulars presenten una morfologia externa deprimida i discoïdal, producte de la gemmació de nous poliporits quasi exclusivament a la perifèria, de manera que la colònia es desenvolupa perpendicularment a la direcció dels eixos dels poliporits. Els coralls tabulolenticulars es diferencien dels laminars perquè presenten una major alçada a la part central de la colònia com a conseqüència d'una major extensió dels poliporits en la direcció de llurs eixos i de la gemmació de nous poliporits. Els coralls domàtics, a diferència dels coralls plans, es caracteritzen per tenir una forma globular produïda per la gemmació de nous poliporits a tota la superfície calicinal. En els litosomes estudiats, la majoria de les colònies laminars presenta unes dimensions de 7 a 23 cm de longitud i de 0,2 a 0,5 cm d'alçada, encara que n'hi ha també de dimensions molt inferiors que difícilment poden ser reconegudes si no és en làmina prima. Les colònies tabulolenticulars presenten dimensions majors, normalment de 15 a 60 cm de longitud i de 2 a 6 cm d'alçada, encara que alguna arriba als 84 cm de longitud i 11 cm d'alçada. Finalment, els escassos exemplars coral·lins amb hàbit domàtic trobats a l'associació presenten dimensions força reduïdes, amb una longitud i una alçada similars, pròximes als 8 cm (Fig. 7). D'altra part, la majoria dels coralls són de disposició calicinal thamnasterioide, amb els calzes alineats en sèries (92,1 %), essent molt menys comuns els coralls plocoides (7,3 %) i els cerioides (0,6 %). La disposició calicinal d'un corall reflecteix el grau d'individualització dels seus pòlips, i ve determinada principalment pel tipus de gemmació. En els coralls thamnasterioides, que acostumen a presentar una gemmació intracalicular, els poliporits no arriben a individualitzar-se uns dels altres, compartint bona part de les estructures esquelètiques. En els coralls plocoides i cerioides,

en els quals el tipus de gemmació més comú és l'intercalicular, els poliporits creixen individualitzats mitjançant una muralla; en els cerioides, els poliporits es troben units directament per llurs muralles, mentre que en els plocoides, els poliporits es troben separats per un teixit esquelètic intermedi anomenat *exoteca*. La gran abundància de coralls thamnasterioides a l'associació s'explica pel fet que el 96 % de les colònies de coralls amb hàbit pla presents a l'associació tenen aquesta disposició calicinal. D'altra part, cal destacar que els coralls cerioides adopten únicament hàbit laminar, mentre que els coralls plocoides presenten majoritàriament hàbit domàtic.

La riquesa específica a les associacions de coralls plans és alta (s'hi han identificat 27 espècies), però un corall, *Elasmofungia comoserioides* Alloiteau, domina en un 72,8 % del conjunt de la macrobiota, de manera que en resulta una diversitat relativament baixa (segons l'índex de Shannon-Weaver, $H' = 1,736$ bits/individu) (Taula 1). *E. comoserioides* és un corall thamnasterioide de calzes alineats en sèries caracteritzat per presentar un esquelet porós amb estructura pennular en els septes, la qual ha estat relacionada amb la presència d'algues fotosintètiques simbiòtiques (Insalaco, 1996). L'hàbit predominant adoptat per aquesta espècie és el laminar (94,9 %), encara que també pot presentar hàbit tabulolenticular (3,8 %) i domàtic (1,2 %). És un corall quasi exclusiu de l'associació de coralls plans, que es troba sols en un 0,6 % a les margues amb coralls domàtics, on presenta hàbit domàtic, i en un 1,3 % a l'associació mixta de coralls domàtics i rudistes, on presenta hàbit laminar. En la seva forma més comuna, la superfície calicinal és normalment plana, però la superfície basal acostuma a ser lleugerament i irregularment ondulada, a l'estil d'una capsula d'ous, bé que en la majoria dels casos no hi ha constància de cap forma pedunculada. El corall *Actinacis reussi* Oppenheim és la següent

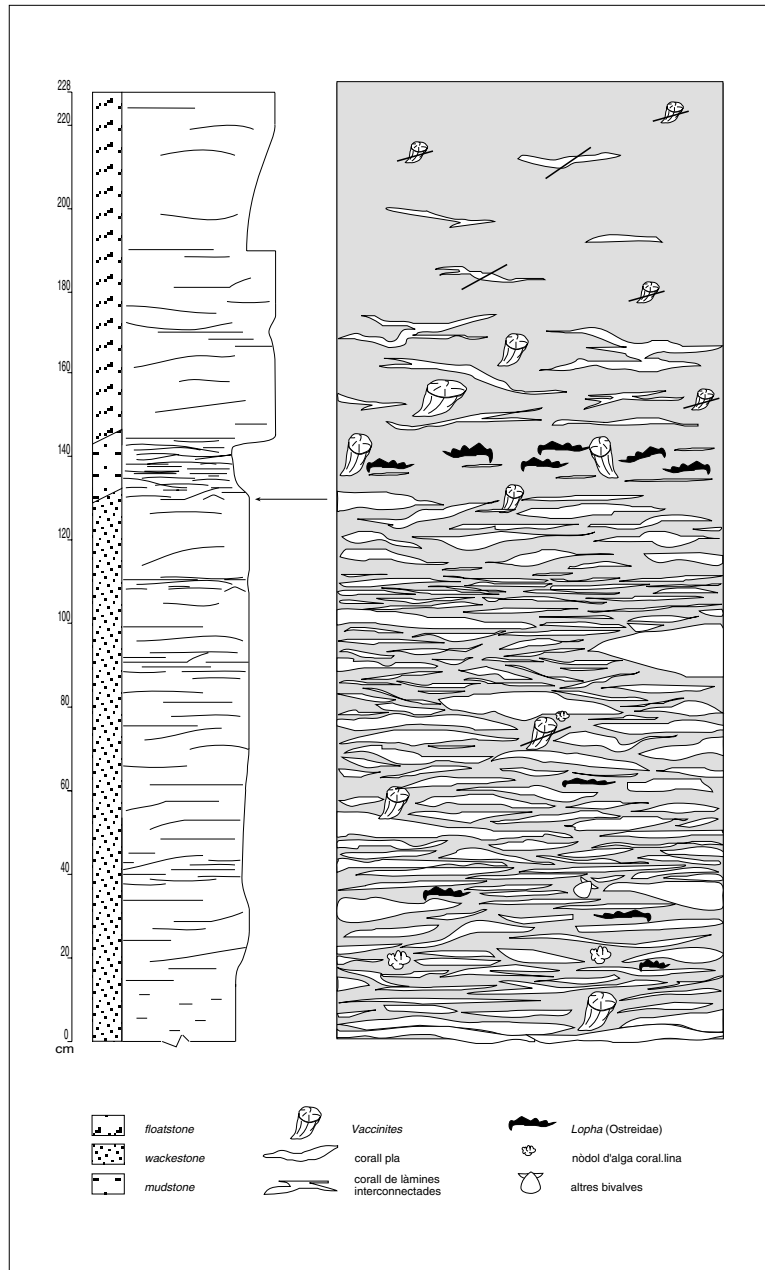


FIGURE 5. Detall dels dos últims metres de la sèrie de la figura 4, en el qual s'observa l'associació de coralls plans i el tram de transició superior (separats per una fletxa) (segons Skelton *et al.*, 1997).

Detail of the upper two metres of the section in figure 4, showing the platy coral association and the upper transitional bed (separated by a line) (after Skelton *et al.*, 1997).

espècie més abundant, però la seva freqüència és molt inferior a la d'*E. comoserioides* (sols el 5,3 % de la macrobiota). Aquest corall, de disposició calicinal plocoide, presenta un esquelet igualment porós, i té una major plasticitat morfològica. A l'associació de coralls plans adopta per igual els hàbits laminar, tabulolenticular i domàtic, mentre que a l'associació mixta de coralls domàtics i rudistes, on és molt més abundant, la proporció de les formes domàtiques és molt superior i apareixen colònies digitades. A les margues amb coralls domàtics aquesta espècie és absent.

Les associacions de coralls plans no es troben constituïdes exclusivament per coralls, sinó que hi ha també una molt petita proporció d'altra macrofauna de la qual destaquen, per ordre d'abundància, els rudistes, petits ostreïds, algues coral·lines, i alguns bivalves (*Chlamys* sp) i esponges de morfologia laminar (*Blastochaetetes* sp i altres). D'entre els rudistes, els hippurites (*Vaccinites* sp) són els més comuns, i també apareixen radiolítids (*Radiolites* sp) i plagiopíctichids (*Plagioptychus paradoxus* Matheron). Tots ells presenten un desenvolupament vertical reduït (*Vaccinites* de 8-9 cm d'alçada i 7-10 cm de diàmetre, i *Radiolites* d'1-2 cm d'alçada i 1-3 cm de diàmetre), i es troben generalment tombats. Per altra part, la superfície basal dels coralls és sovint incrustada per serpúlids, foraminífers textulariins i briozous. Els epibionts són més abundants en aquells coralls en què la superfície basal és ondulada, i s'hi concentren a les zones còncaues. En alguns casos, la superfície calicinal es troba també incrustada per briozous, serpúlids aglutinadors i calcaris, algues coral·lines, algun ostreïd i petits rudistes. Finalment, són comunes les perforacions, especialment d'esponja (*Entobia* sp), però també de bivalve, normalment a la part inferior de les colònies més grans.

Els coralls es troben densament empaquetats (sols el 30 % correspon a sediment), però

separats sempre uns dels altres per un escàs sediment margós (làmines de 2 a 3 mm de potència entre colònia i colònia). El grau de colonització del substrat per part de la macrofauna (coralls, rudistes i ostreïds, principalment) és del 63,8 %, de la qual els coralls són la fauna que més contribueix, en un 97 %, al recobriment del substrat.

Microfàcies

La matriu dels litosomes de coralls plans varia des d'un *wackestone* quasi *mudstone* pel·letoïdal fosc, a un *wackestone-packstone* de fragments de coralls, de mida sorra fina a sorra mitjana. La presència a la matriu de zones *mudstone* i zones *packstone* ben delimitades indica, probablement, que aquesta ha sofert una certa bioturbació. El *wackestone-packstone* és ric en biocomponents, que constitueixen del 15 % al 20 % del sediment. Els més abundants són els fragments angulosos de coralls seguits, per ordre d'abundància, de fragments arrodonits de rudistes (hippurítids) i altres bivalves, algues coral·lines i briozous. Es troben també algues dassicladàcies, gasteròpodes, petits braquiòpodes, grans foraminífers rotàlids, foraminífers textulariins uniserials i biserials, i acervulínids, ostracodes, espícules d'esponja, radioles d'equínid i calcisferes. Els fragments de corall estan comunament incrustats amb algues coral·lines, serpúlids i foraminífers, i profusament perforats per esponges (*Entobia* sp) i ocasionalment per bivalves i gasteròpodes. Els espais creats pels perforadors i els espais corresponents a la porositat esquelètica dels coralls estan plens, de vegades formant estructures geopetals, d'un sediment *mudstone* fosc i homogeni amb calcisferes, peloides i alguns fragments angulosos i fins de coralls, espícules d'esponja, i ocasionals foraminífers de reduïdes dimensions (Taula 2). Finalment, l'anàlisi de les proporcions de components a

TAULA 2. Relació i abundància relativa de biocomponents i litocomponents a la microfàcies de les associacions de coralls plans.

List of the bio- and lithocomponents of the platy coral association microfacies, showing their relative abundance.

Variable	Mínim	Màxim	Mitjana	Desviació típica
Fang	50,0	97,5	83,0	16,8
Peloids	0,0	2,5	1,3	0,9
Quars	0,0	1,0	0,1	0,3
Fragments de corall	0,0	30,0	6,2	9,2
Bivalvia (fragments)				
Hippurítids	0,0	5,0	0,9	1,5
Radiolítids	0,0	1,0	0,2	0,4
Ostreids	0,0	1,0	0,1	0,3
Algues				
Coral·lines incrustants	0,0	5,0	0,9	1,5
Coral·lines articulades	0,0	0,0	0,0	0,0
Dassicladàcies	0,0	1,0	0,3	0,5
Esquamariàcies	0,0	1,0	0,1	0,3
Calcisferes	0,0	2,5	1,5	0,9
Foraminifera				
Textulariina	0,0	1,0	0,1	0,3
Miliolina	0,0	0,0	0,0	0,0
Rotaliina	0,0	1,0	0,1	0,3
Incrustants	0,0	1,0	0,4	0,5
Altres grups				
Briozous	0,0	1,0	0,7	0,5
Serpúlids	0,0	2,5	0,6	0,8
Ostràcodes	0,0	1,0	0,3	0,5
Espícules d'esponja	0,0	1,0	0,3	0,5
Radioles d'equínid	0,0	1,0	0,1	0,3
Plaques d'equínid	0,0	0,0	0,0	0,0
(N = 10, valors en %)			Total: 96,9 %	

la matriu mitjançant la correlació bilateral de Pearson (Taula 3) ha permès observar una correlació significativa entre alguns components. Així, la presència de fragments de coralls està correlacionada positivament amb l'augment de la mida d'aquells i amb la presència de fragments d'hippurítids, i negativament amb la presència de fang micrític. D'altra part, l'augment de quars està correlacionat positivament amb el d'ostreids i el de foraminífers rotàlids i textulariins, al mateix temps

que els peloids són més abundants quan ho són els foraminífers incrustants, i el percentatge d'ostràcodes augmenta paral·lelament al de les algues coral·lines incrustants.

Discussió

La forma discoïdal dels coralls laminars i tabulolenticulars, amb la part central de la colònia més desenvolupada que la perifèria,

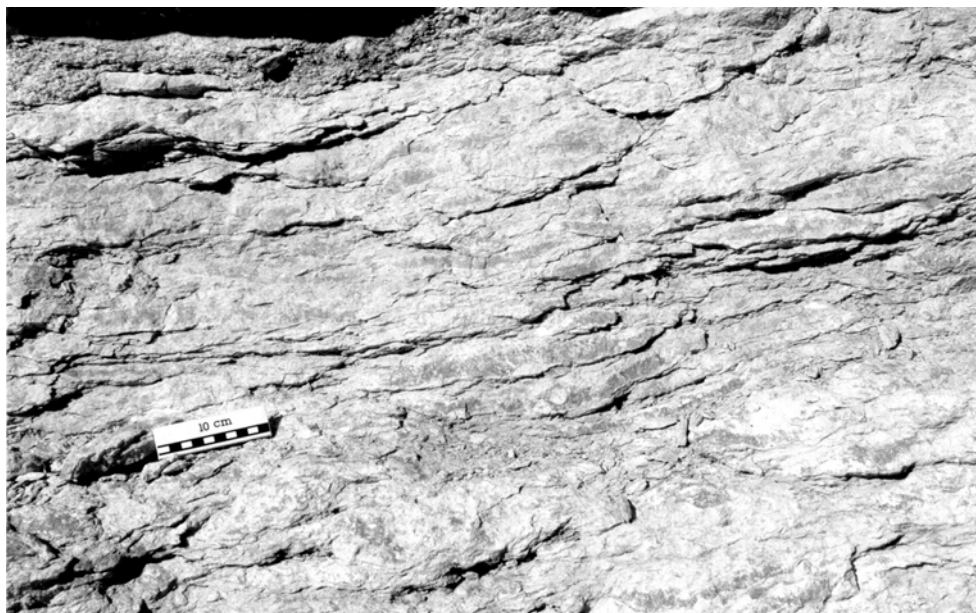


FIGURA 6. Associació de coralls plans al peu del castell de Sant Martí de Vilanoveta.
Platy coral association at the foot of the castle of Sant Martí de Vilanoveta.

suggereix que els coralls devien créixer horitzontalment en totes direccions, essent els poliporits centrals els de més edat i, per tant, els més extensos en alçada. Això implica que els coralls no podien trobar-se adherits lateralment a cap substrat rígid, sinó que devien viure fixats per la base sobre un substrat més o menys horitzontal. D'altra part, les colònies es troben aïllades unes de les altres per fines làmines de sediment, tant lateralment com verticalment, i no hi ha constància de dipòsits bioclàstics procedents de la part superior dels litosomes, de manera que els coralls no devien construir cap edifici amb relleu topogràfic positiu més que el que podia crear cada colònia directament per sobre del sediment. L'absència de formes pedunculades i de zones de cimentació a la superfície basal de les colònies, sumada a la presència d'epibionts a les àrees còncaues d'aquesta superfície indica que les colònies devien desenvolupar-se lliurement sobre

un substrat no consolidat, recolzant-se sols en certs punts i mantenint-se parcialment elevades.

Els coralls devien desenvolupar-se en un medi amb una taxa de sedimentació molt baixa atès el predomini de l'hàbit coral·lí laminar i de la disposició calicinal thamnasterioide. En els coralls d'hàbit domàtic o digitat, el sediment pot relliscar fàcilment per la superfície calicinal convexa, però en els coralls plans, les partícules de sediment poden soterrar ràpidament les colònies. D'altra banda, Hubbard & Pocock (1972) han demostrat que els coralls amb un ampli cenosarc (teixit que uneix els diferents pòlips en la superfície calicinal) són més eficaços en l'eliminació del sediment, ja que els moviments ciliars del cenosarc constitueixen una veritable cinta transportadora del sediment cap a la perifèria de la colònia. Els coralls amb disposició calicinal thamnasterioide presenten un cenosarc molt reduït, de manera que la seva capacitat per

TAULA 3. Quadre resum de la correlació bilateral de Pearson pels components del sediment en el que s'han indicat els valors amb significat al nivell 0,05 (en rodona) i al nivell 0,01 (en negreta).

Pearson correlation coefficients for the sediment components, significant at the 0.05 level (plain text) or the 0.01 level (bold text).

	Fang	Peloids Quars	Fragm. coralls	Mida fragm. coralls	Fragm. hippuritids	Fragm. radiolítids	Fragm. ostreids	Coral·lines inc.	Rotaliina
Fragm. coralls	-0,898								
Mida fragm. coralls	-0,692		0,900						
Fragm. hippuritids	-0,627		0,848	0,956					
Fragm. ostreids		1,000							
Equínids (radioles)						0,667			
Calcisferes	0,651		-0,667		-0,639				
Serpúlids								0,750	
Ostràcodes								0,649	
Rotaliina		1,000					1,000		
Textulariina		1,000					1,000		1,000
Foraminífers inc.		0,783							

eliminar el sediment seria molt baixa. També, el fet que els coralls es trobin densament empaquetats, separats per fines làmines de sediment, i que els pocs rudistes presents estiguin normalment tombats, apunten a una escassa taxa de sedimentació neta.

L'estructura pennular del corall *Elasmofungia comoserioides* Alloiteau suggereix la probable presència d'algues fotosintètiques simbiòtiques (anomenades *zooxantel·les*) en els teixits del corall, que en condicionaria la dependència a la llum: el fet que aquest corall de remarcada plasticitat morfològica, que pot adoptar tant formes planes com massisses, presenti de manera predominant hàbit laminar en l'associació podria respondre a una adaptació ecològica d'aquest corall a un medi poc il·luminat, possiblement d'aigües profundes (actualment, al mar Roig viuen coralls estructuralment i morfològicament similars a 160 m de profunditat (Kaiser *et al.*, 1993)). En aigües superficials, la llum és generalment difosa i dispersa, i es reflecteix amb facilitat en el substrat, de manera que la llum incideix

en diferents angles amb una intensitat suficient per permetre la funció fotosintètica de les zooxantel·les sigui quina sigui la forma dels coralls. En canvi, en aigües profundes, la llum és més escassa i unidireccional, i arriba verticalment, de manera que les formes coral·lines planes amb la superfície calicinal horitzontal rebrien la llum de manera més eficient (Rosen *et al.*, en revisió). D'altra part, l'energia hidrodinàmica del medi devia ser baixa o molt baixa, ja que una energia moderada hauria bolcat amb relativa facilitat les colònies discoïdals, lliures i poc pesades per estar constituïdes per un esquelet molt porós.

L'aparició de colònies thamnasterioides formades per la interconnexió de làmines horitzontals en el pas transicional de l'associació de coralls plans a l'associació mixta de coralls domàtics i rudistes seria molt probablement conseqüència de l'augment de la proporció de sediment, que provocaria la mort parcial de la colònia (*sensu* Hugues & Jackson, 1980) per soterrament sedimentari i la seva posterior regeneració a partir dels pòlips su-

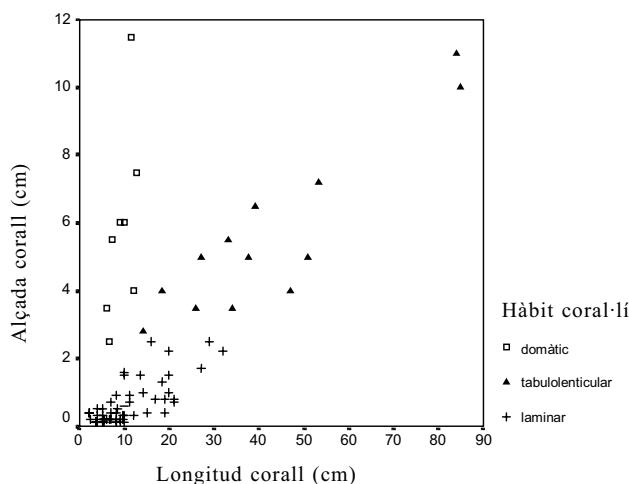


FIGURA 7. Diagrama en el que s'han representat l'alçada i la longitud de 308 colònies de l'associació de coralls plans, i els diferents hàbits coral·lins presents.

Diagram showing the height and the length of 308 colonies from the platy coral association, and the different coral morphologies.

pervivents. En aquesta zona de transició creix també la proporció d'ostreïdes i de rudistes, propis de zones de major sedimentació, i apareixen amb un desenvolupament major i en posició de vida. Al mateix temps augmenta progressivament la freqüència dels coralls amb disposició calicinal plocoide, que tenen una major capacitat d'eliminar les partícules sedimentàries que es dipositen a sobre, i que poden adoptar formes de creixement més vertical (colònies digitades), com ara l'*Actinacis reussi* Oppenheim. Aquests fets, acompanyats de l'augment de fragments de coralls i rudistes i de la mida d'aquests fragments a la matriu, suggereixen una elevació de l'energia del medi i de la taxa neta de sedimentació, segurament com a conseqüència d'una somerització del medi (Skelton *et al.*, 1997). D'altra part, l'alternança de *wackestones* quasi *mudstones* de color fosc i rics en peloids, i *wackestones-packstones* de fragments de coralls en el si dels litosomes podria indicar fluctuacions periòdiques en les condicions ambientals, amb períodes de curta durada de major aportament sedi-

mentari que podrien ocasionar petites crisis en l'associació fàcilment recuperables en moments de més calma.

Conclusions

Les associacions de coralls plans es caracteritzen per estar constituïdes quasi exclusivament per coralls colonials d'hàbit laminar i tabulolenticular en posició de vida, un empaquetament molt dens de les colònies, una riquesa específica elevada, i el domini d'una espècie de corall presumiblement amb zooxantel·les.

Les associacions de coralls plans devien desenvolupar-se en aigües tranquil·les i poc il·luminades, protegides dels aportaments continus de sediment, i colonitzarien substrats tous més o menys fangosos i horitzontals, a una certa profunditat. Curts episodis amb aportaments puntuals de sediment produirien soterraments ocasionals de coralls, i el consegüent renovament d'espai, que posteriorment seria colonitzat i recobert de nou per altres coralls.

Canvis periòdics de major magnitud i durada en les condicions físiques ambientals, relacionats amb una somerització del medi, produirien un augment progressiu de la taxa de sedimentació que afavoriria la proliferació d'ostreïds i rudistes. Els coralls experimentarien progressivament més dificultats per colonitzar el substrat i per créixer, augmentaria la proporció de morts parcials en les colònies i, finalment, els coralls plans serien substituïts per rudistes i coralls domàtics, millor adaptats a les noves condicions de sedimentació. Eventuals episodis d'aprofundiment permetrien la formació dels cicles sedimentaris observats a la secció, formats per un terme basal amb coralls plans i un terme superior amb coralls domàtics i rudistes.

Les característiques paleontològiques i sedimentològiques de les associacions de coralls plans estudiades mantenen una gran similitud amb les descrites per Insalaco (1996) en el Juràssic superior de diverses localitats d'Europa, on coincideix a considerar aquestes associacions pròpies i indicadores paleoambientals de medis caracteritzats per (1) una baixa intensitat de la llum, (2) una reduïda taxa de sedimentació, (3) un hidrodinamisme poc energètic, i (4) ser d'aigües relativament profundes.

Agraïments

L'autor agraeix a Eulàlia Gili, a Germán Álvarez i a un revisor anònim els seus útils comentaris i suggeriments al manuscrit original. Així mateix, vol agrair a Eulàlia Gili i a Brian R. Rosen la direcció del treball de recerca del qual aquesta publicació n'és resum, i a Javier Gómez-Chamarro la seva col·laboració en les tasques de redacció. La direcció de Brian R. Rosen ha estat possible gràcies al suport econòmic del Programa TMR de la Unió Europea, que va permetre l'estada de l'autor al Museu d'Història Natural de Londres. Aquest treball

és una contribució al Projecte d'Investigació de la DGICYT nº PB94-0683.

Bibliografia

- GILI, E.; VICENS, E.; OBRADOR, A.; SKELTON, P. W. & LÓPEZ, G. 1996. Las formaciones de rudistas de la plataforma de Sant Corneli (Cretácico superior, unidad central surpirenaica). *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario: 172-181.
- HUBBARD, J. A. & POCOCK, Y. P. 1972. Sediment rejection by recent scleractinians corals: a key to palaeoenvironmental reconstruction. *Geol. Rundschau*, 61: 598-626.
- HUGHES, T. P. & JACKSON, J. B. C. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission, and fusion. *Science*, 209: 713-715.
- INSALACO, E. 1996. Upper Jurassic microsolenid biostromes of northern and central Europe: facies and depositional environment. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 121: 169-194.
- JAMES, N. P. & BOURQUE, P. A. 1992. Reefs and mounds. In: *Facies models. Response to sea level change* (R. G. Walker & N. P. James. Ed.) Geological Association of Canada. Stiltville. p. 323-347.
- KAISER, P.; SCHLICHTER, D. & FRICKE, H. W. 1993. Influence of light on algal symbionts of the deep water coral *Leptoseris fragilis*. *Marine Biology*, 117: 45-52.
- PERRIN, C.; BOSENCE, D. W. J. & ROSEN, B. R. 1995. Quantitative approaches to palaeozonation and palaeobathymetry of corals and coralline algae in Cenozoic reefs. In: *Marine Palaeoenvironmental analysis from fossils* (D. W. J. Bosence & P. A. Allison. Ed.) *Geological Society Special Publication*, 83: 181-229.
- ROSEN, B. R.; AILLUD, G.; BOSELLINI, F.; CLACK, N.; INSALACO, E.; VALLDEPERAS, F. X. & WILSON, M. Control of coral growth fabrics by algal symbiosis: recurrence of platy corals in space and time. *Palaïos* (En revisió.)
- SCOTT, R. W. 1988. Evolution of Late Jurassic and Early Cretaceous reef biotas. *Palaïos*, 3: 184-193.
- SKELTON, P. W.; GILI, E.; ROSEN, B. R. & VALLDEPERAS, F. X. 1997. Corals and rudists in the Late Cretaceous: a critique of the hypothesis of competitive displacement. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 92: 223-237.
- VALLDEPERAS, F. X. & GILI, E. 1999. Nuevos datos sobre la fauna coralina (Scleractinia) de la plataforma carbonatada de Sant Corneli, unidad central surpirenaica (Cretácico Superior, Santoniense). *Revista Española de Paleontología*, nº extr. Homenaje al Prof. J. Truyols: 143-159.