

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS Y PALEOECOLÓGICAS DE LOS HIPURÍTIDOS

Enric VICENS y Eulàlia GILI

Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra.

Vicens, E. y Gili, E. 1995. Características morfológicas y paleoecológicas de los hipurítidos. [Morphological and palaeoecological characteristics of the hippuritids]. *Revista Española de Paleontología*, **10** (2), 130-139. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The hippuritid shell is highly inequivalve. Each valve of the shell consists of a thick calcitic outer layer, and two inner aragonitic layers. The right valve is externally conical to cylindrical, with two radial infoldings of the outer layer ("pillars") and usually an additional one representing the ligamentary invagination. The externally operculiform left valve has a system of radial canals in its outer layer, with external pores for access to feeding currents over its entire outer surface.

The form (in transverse section) of the three radial infoldings of the outer layer of the right valve and the distance across the adult commissure are the most useful morphological characters in recognizing species. Changes in shape, length and ornamentation of the right valve, and the occurrence of pustules in the upper surface of the left valve seems to have been environmentally induced, and so are unreliable for recognizing the same species in different sequences.

Hippuritids were elevators (i.e. the entire growth margin of the right valve was involved in upward growth). They lived partially embedded in the sediment and their gregarious habit induced them to form large congregations. The group occupied calm environments with interrupted to continuous sedimentation.

Keywords: Morphology, morphological variation, Palaeoecology, rudists (Bivalvia), Hippuritidae, Upper Cretaceous.

RESUMEN

La concha de los hipurítidos es fuertemente inequivalva. Cada valva está formada por una gruesa capa externa de calcita y dos capas más internas de aragonito. La valva derecha, cónica o cilíndrica, presenta generalmente tres repliegues radiales (cresta ligamentaria, pilar dorsal y pilar ventral) en la capa externa. La valva izquierda, más pequeña y operculiforme, posee un elaborado sistema de poros y canales radiales en la capa externa que permitía a las corrientes de alimentación acceder a todo el margen.

Para la determinación de especies los caracteres morfológicos más utilizados son la forma de la sección transversal de los tres repliegues de la capa externa de la valva derecha y el diámetro de la comisura. La forma, longitud y ornamentación de la valva derecha, y la presencia o ausencia de pústulas en la superficie externa de la valva izquierda, están sujetos a un fuerte control ambiental por lo que son poco fiables para reconocer la misma especie en diferentes series estratigráficas.

Los hipurítidos eran elevadores (i.e. todo el margen de crecimiento de la valva derecha estaba involucrado en el crecimiento hacia arriba). Vivían implantados en el sedimento que les proporcionaba la estabilidad necesaria para elevar toda la comisura. De hábito gregario, algunas especies podían formar extensos agregados. Habitaban ambientes tranquilos con sedimentación continua o intermitente.

Palabras clave: Morfología, variación morfológica, Paleoecología, rudistas (Bivalvia), Hippuritidae, Cretácico Superior.

INTRODUCCIÓN

Los hipurítidos son una familia (Hippuritidae) extinta de bivalvos heterodontos de morfología bastante singular. Poseían una concha muy inequivalva formada por una

valva derecha (fija) de morfología cónica o cilíndrica y una valva izquierda (libre) más pequeña y operculiforme. Como todos los rudistas, eran epibentónicos y sésiles. Vivían enclavados en substratos blandos, generalmente fangosos, creciendo hacia arriba elevando toda la

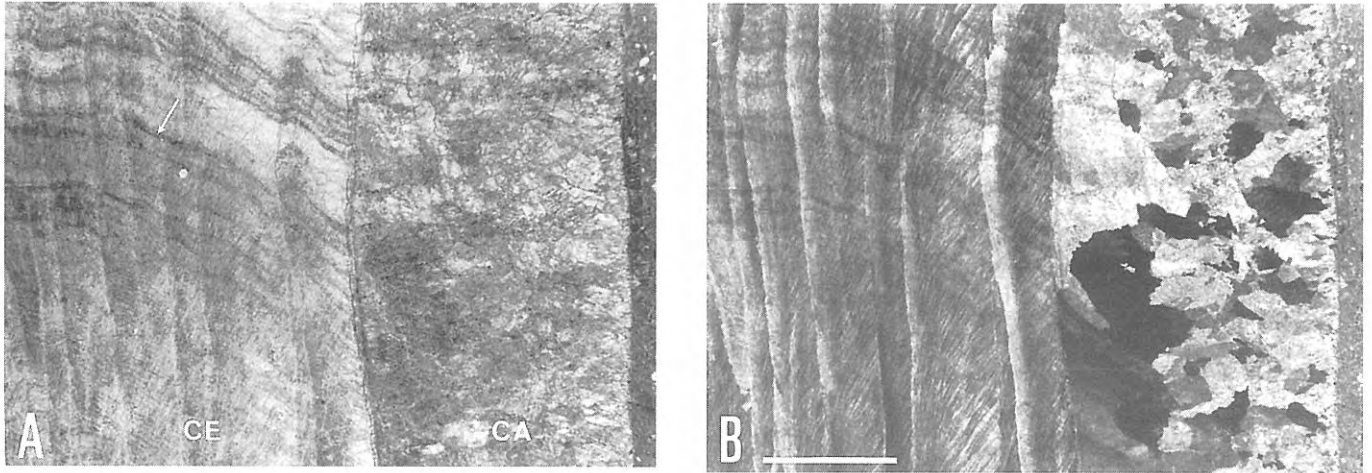


Figura 1. Lámina delgada. Detalle de la sección radial de la valva derecha de *Hippurites lamarcki* Douvillé (ejemplar 24864 de la colección de paleontología del Departamento de Geología de la Universidad Autónoma de Barcelona). A, luz normal; B, luz polarizada. CE, capa externa de calcita; CA, capas de aragonito reemplazadas por calcita neomórfica. Obsérvense las líneas de crecimiento (flecha) perpendiculares a las fibras prismáticas de calcita. La barra equivale a 1 mm.

comisura. Prosperaron en las aguas cálidas someras de los mares del Tetis desde el Turoniense hasta el Maastrichtiense. Debido a que habitaban ambientes de energía baja a moderada, raramente sujetos a corrientes de tracción, su potencial de preservación es alto, por lo que se encuentran frecuentemente enteros en las rocas calcáreas de las plataformas cretácicas, donde son un componente abundante y a menudo dominante de la macrofauna bentónica.

Al igual que en muchos organismos epibentónicos sésiles, el ambiente de depósito ejercía un control importante en la vida de los hipurítidos y modificaba su morfología (ver Skelton y Gili, en prensa). Así, no es de extrañar que la forma de la concha adulta sea extremadamente variable.

Dado que la taxonomía de los hipurítidos, en Bioestratigrafía, Paleoecología y Paleobiogeografía, es cada vez más importante, y que la taxonomía se basa en la morfología de la concha (e.g. Douvillé, 1890, 1892, 1893, 1894, 1895, 1897; Toucas, 1903, 1904; Dechaseaux *et al.*, 1969; Bilotte, 1985; Vicens, 1992a y b), hemos considerado interesante analizar, aquí, la variación de aquellos caracteres morfológicos que más se utilizan en las descripciones de especies, exceptuando las medidas angulares, ya tratadas por Vicens (en preparación).

Este artículo comienza con una descripción de la morfología de los hipurítidos basada en el trabajo de Skelton (1976a y b) y en observaciones personales, realizadas en numerosos ejemplares recogidos en varias localidades de los Pirineos meridionales, en particular en el Montsec, Tremp, Berga y Bac Grillera. Seguidamente, se especifican los caracteres morfológicos más utilizados en el reconocimiento de especies y se discute su variación y variabilidad intraespecífica. A continuación, se tratan resumidamente algunos aspectos de la paleoecología de los hipurítidos. Finalmente, en las conclusiones, se sugieren algunas precauciones a tener en cuenta en la determinación de especies.

MORFOLOGÍA DE LA CONCHA

Los caracteres morfológicos y microestructurales de los hipurítidos, así como la reconstrucción de sus partes blandas y su funcionalidad han sido ampliamente tratados por Skelton (1976a y b). La descripción que exponemos es, salvo alguna excepción, un resumen de la que figura en la publicación de Skelton; nuestro propósito al incluirla aquí es el de facilitar la lectura de los restantes apartados de este trabajo.

En los ejemplares bien conservados, cada valva está formada por una gruesa capa externa de calcita y dos capas de aragonito, una intermedia y otra interna (a partir de las cuales se forman los elementos miocardinales). La capa externa está constituida por finas fibras prismáticas, dispuestas perpendicularmente a las líneas de crecimiento. La capa intermedia tiene estructura laminar cruzada, y la capa interna, estructura laminar cruzada compleja. También hay zonas de aragonito prismático miostracal que marcan la posición original de los músculos aductores, las zonas de fijación de la masa visceral (que suspendía en gran parte de la valva izquierda) y del pliegue paleal de la valva derecha (no se observa *miostracum* para el pliegue paleal de la valva izquierda, que posiblemente estaría atrofiado, por lo que los márgenes del manto estarían unidos sólo por un pequeño istmo). La microestructura de la capa de calcita generalmente se preserva durante la diagénesis. Las capas y zonas de aragonito, contrariamente, se disuelven fácilmente y están comunmente reemplazadas por calcita neomórfica (Fig. 1).

VALVA DERECHA

La valva derecha es la más grande y es la que el hipurítido utilizaba para fijarse. De forma cónica en los primeros estadios de crecimiento, podía generar una concha

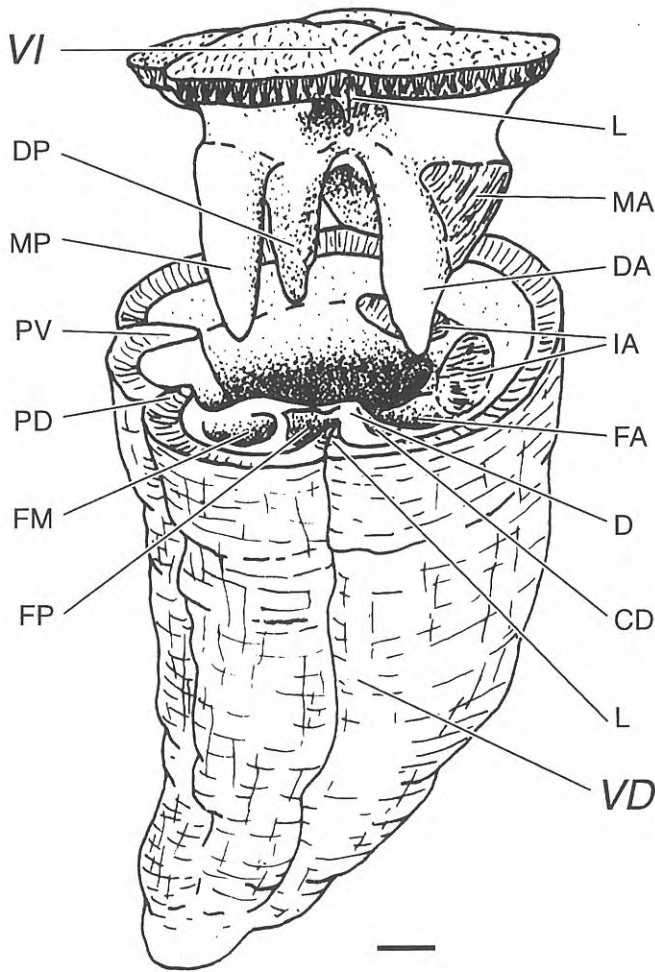


Figura 2. Vista dorsal de *Hippurites radiosus* des Moulins. Las dos valvas (VD, valva derecha; VI, valva izquierda) se encuentran separadas para que puedan observarse sus características internas. CD, cavidad dorsal; D, diente central; DA, diente anterior; DP, diente posterior; FA, foseta del diente anterior de la valva izquierda; FM, foseta del mióforo posterior de la valva izquierda; FP, foseta del diente posterior de la valva izquierda; IA, impresión del músculo aductor anterior; L, cresta ligamentaria; MA, mióforo anterior; MP, mióforo posterior; PD, pilar dorsal; PV, pilar ventral. Dibujo basado en Skelton (1976b), ligeramente modificado en base a dibujos de Bayle (1855) y observaciones personales. La barra equivale a 10 mm.

adulta cónica o cilíndrica (Fig. 2). Algunas especies presentan costillas radiales y/o gruesas arrugas de crecimiento concéntricas en la superficie externa. El margen interno de la capa externa siempre presenta ondulaciones radiales. El diámetro de las formas adultas varía desde aproximadamente un centímetro a 20 cm o más.

La región posterodorsal de la capa externa presenta tres repliegues radialmente alineados (de dorsal a ventral): cresta ligamentaria (L), "pilar" dorsal (PD) y "pilar" ventral (PV) (*Arête Cardinale*, *Pilier "S"* y *Pilier*

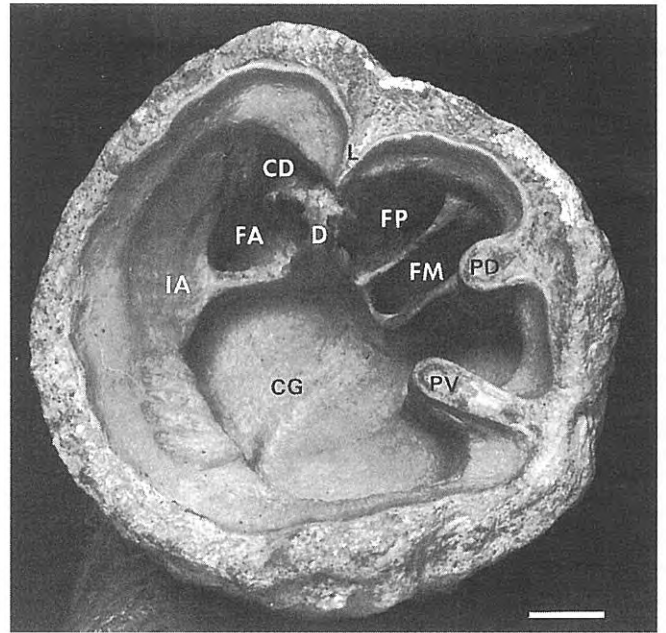


Figura 3. Interior de la valva derecha de *Hippurites lamarcki* Douvillé (este ejemplar está adherido al holotipo de la especie y pertenece a la colección de la École des Mines, depositada en la Universidad Claude Bernard de Lyon, con el número EM 15 654). CG, cavidad general. Restantes abreviaturas como en la Fig. 2. La barra equivale a 10 mm.

"E" en Douvillé, 1890) (Fig. 3). El primero sostenía el ligamento en su extremo interno, sin embargo tanto el ligamento como la cresta ligamentaria pueden no estar presentes en algunas especies modernas.

Los hipurítidos más modernos (*Pironaea*, *Prebarrettia*, *Barrettia*) presentan invaginaciones secundarias o pilares alrededor de todo el margen de la valva. En formas tales como *Barrettia*, los pilares secundarios son muy numerosos y llegan casi al centro de la valva. (Con este mecanismo se aumentó considerablemente la extensión del margen interno).

En el interior de la valva, en posición dorsal, se encuentran cuatro cavidades, tres de ellas están situadas en un mismo eje y forman parte del aparato miocardinal. Estas últimas son (de anterior a posterior): (1) foseta del diente anterior de la valva izquierda, (2) foseta del diente posterior de la valva izquierda (una a cada lado del diente central de la valva derecha situado en el extremo interno de la cresta ligamentaria), (3) foseta del mióforo posterior de la valva izquierda. La cuarta cavidad, (4) "cavidad dorsal", está delimitada por el aparato miocardinal que la separa así de la cavidad general (Fig. 3). La cavidad dorsal, que en algunas especies es muy pequeña o falta, se corresponde con una depresión en la superficie interna de la valva izquierda.

La cavidad general es muy pequeña en proporción con el tamaño total de la concha. Esto es debido a la existencia de una amplia plataforma formada por la expansión anteroventral de la capa intermedia y parte de

la capa interna y a la formación de numerosas tábulas, separadas por espacios vacíos, que rellenan la mayor parte del interior de la valva (Fig. 4).

VALVA IZQUIERDA

Esta valva, externamente plana o ligeramente cóncava o convexa, servía de cierre opercular a la valva derecha.

En *Torreites* la capa externa de esta valva es más delgada que la de la valva derecha, de forma que el margen interno de esta última queda al descubierto (Skelton y Wright, 1987).

Un carácter distintivo de los hipurítidos es la presencia en la capa externa de esta valva de un sistema de canales radiales, que se originan cerca del ápice o entre dos canales vecinos. Estos canales, cerrados en su extremo interno, se abren en el margen interno de la valva alrededor de toda la comisura. El techo de los canales está perforado por numerosos poros pequeños, que comunican el sistema con el exterior. Cerca del margen los poros se abren directamente sobre la superficie del margen interno (Figs. 5 y 6). En algunas especies la superficie superior de la valva presenta pústulas, situadas sobre lo que corresponde al extremo interno de los canales (Fig. 7). La presencia de pústulas parece coincidir con la de costillas gruesas en la valva derecha.

En el especializado *Torreites* la capa externa es exteriormente lisa y carece de poros y canales. La pérdida de poros y canales, en este género, parece haber estado asociada a la exposición de los márgenes del manto, lo que haría innecesario el sistema de filtración de sus antepasados (Skelton y Wright, 1987).

El margen de la valva se repliega sobre las tres invaginaciones de la capa externa de la valva derecha. Dos de estas forman, en su extremo interno, los "ósculos" sobre los dos pilares de la valva derecha (Figs. 5 y 6).

En formas como *Barrettia*, el margen de la valva se repliega también sobre las invaginaciones secundarias formandoseudoporos encima de estas. Aquí, el viejo sistema de poros y canales ha desaparecido completamente, y es reemplazado por este nuevo sistema de pseudoporos alineados radialmente que se abren directamente sobre el margen invaginado.

Las capas de aragonito forman un arco de grandes dientes y mióforos que se proyectan hacia abajo insertándose, con excepción del mióforo aductor anterior, en sus correspondientes fosetas a ambos lados de la invaginación ligamentaria de la capa externa de la valva derecha (Fig. 2).

Cuando la valva es convexa hay una prominente cavidad situada directamente sobre la cavidad general de la valva derecha.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA

Vistos los principales rasgos morfológicos de la concha de los hipurítidos, exponemos a continuación la

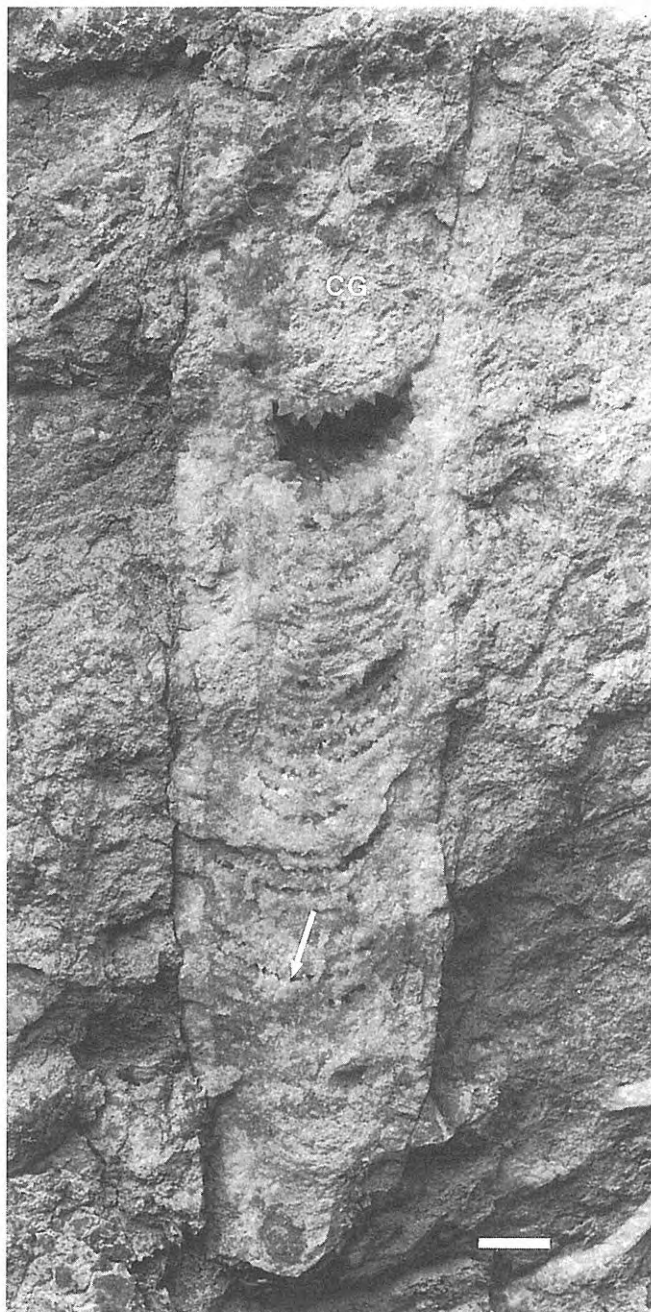


Figura 4. Fotografía de campo de una sección radial de *Hippurites* sp. mostrando la cavidad general (CG) y numerosas tábulas (flecha). Santoniense de la zona Surpirenaica central. La barra equivale a 10 mm.

variación que presentan los caracteres más empleados en la descripción de especies y su variabilidad intraespecífica.

Como en los hipurítidos los caracteres morfológicos pueden variar durante la ontogenia, en todas las descripciones, si no se especifica lo contrario, hemos utilizado los caracteres que presentan los ejemplares en la concha adulta.

Cresta ligamentaria: La invaginación ligamentaria en la sección transversal de la valva derecha es básicamente lameliforme o triangular (Fig. 8). En ocasiones puede

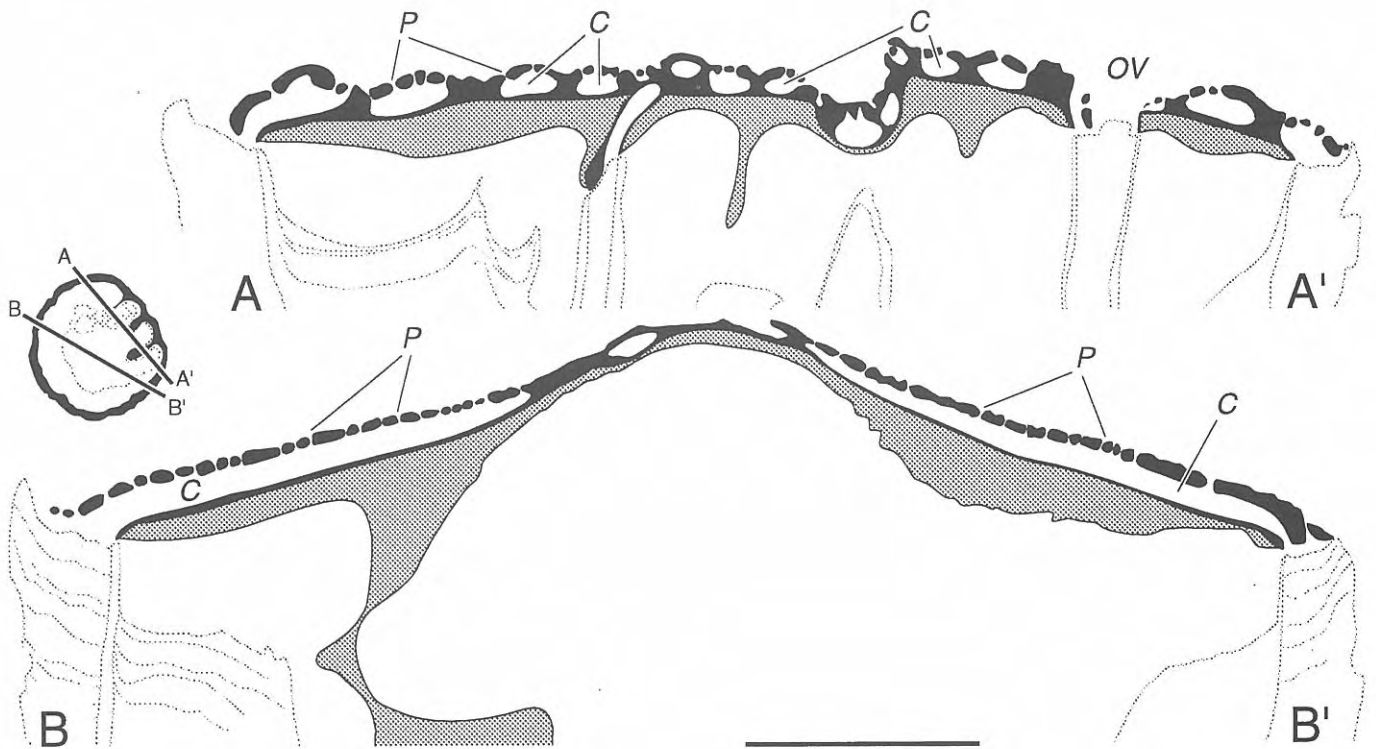


Figura 5. Sección tangencial (A-A') y sección radial (B-B') de *Vaccinites archiaci* (Douvillé) (ejemplar 49527 de la colección de paleontología del Departamento de Geología de la Universidad Autónoma de Barcelona). En la valva izquierda, se ha destacado en negro la capa externa de calcita y en punteado las capas aragoníticas. C, canal radial; P, poros; OV, ósculo ventral. El trazado discontinuo corresponde a la valva derecha. La barra equivale a 10 mm.

tener una forma intermedia. El extremo interno de la cresta ligamentaria puede o no presentar un truncamiento (área de fijación del ligamento) tanto en unas formas como en otras. En algunos grupos (líneas filogenéticas) se observa que este truncamiento desaparece progresivamente durante la evolución (Fig. 8C-E). Además, algunas especies modernas pueden presentar una cresta ligamentaria muy reducida o no presentarla. Estas especies provienen de formas que poseen la invaginación ligamentaria triangular no truncada.

Este carácter siempre muestra cierta variabilidad intraespecífica que se manifiesta en un mayor o menor desarrollo de la cresta o en un truncamiento, si lo presenta, más o menos grande. Además, en algunos *Vaccinites* la cresta ligamentaria se alarga durante la ontogenia (Philip, 1981).

Pilares: En el curso de la evolución de la concha de los hipurítidos, las dos invaginaciones de la capa externa que dan lugar a los pilares se hacen progresivamente más y más profundas, lo que se traduce en un cambio gradual de la forma de la sección transversal de los pilares. Si la invaginación es pequeña, el pilar es más o menos corto y de forma triangular (el ósculo correspondiente será marginal); si es muy profunda, el pilar es pedunculado y su extremo interno, situado debajo del ósculo, es redondeado u ovalado (Fig. 6). Estas morfologías representan los miembros extremos de una variación morfológica continua: triangular, cuadrangular, rectangular, ligeramente pinzado, pinzado, muy pinzado,

y pedunculado (Fig. 9).

En algunas especies los pilares registran una variación ontogenética muy importante, correlativa a su tendencia evolutiva. Así, por ejemplo, en *Vaccinites archiaci* (Douvillé) el pilar dorsal es triangular en las secciones más cercanas al umbo, pasa a ser cuadrangular y después rectangular en las secciones más próximas a la comisura, y es ligeramente pinzado junto a la comisura. El pilar ventral sufre incluso modificaciones mayores de una sección a otra: es rectangular en la sección más próxima al umbo y a medida que se aleja de éste se va pinzando progresivamente hasta llegar a ser ligeramente pedunculado en las secciones más cercanas a la comisura (Fig. 10).

En *Pironaea*, el número, la forma y la disposición de los pilares secundarios también varían durante la ontogenia. Esta variación se manifiesta mediante un aumento del número de pilares y un mayor desarrollo de las formas (Munujos, 1989).

Diámetro: En los hipurítidos el diámetro de la comisura adulta tiene tendencia a aumentar en el curso de la evolución. Esta misma tendencia general se observa en los distintos grupos o linajes evolutivos, donde el valor del diámetro de la sección transversal de la concha adulta aumenta progresivamente de la especie más antigua a la más moderna. Algunos grupos (por ejemplo, grupo de *Hippuritella variabilis* y grupo de *Hippuritella castroi*, *sensu* Vicens, 1992a) podrían considerarse una excepción a esta trayectoria evolutiva ya que el diámetro parece no

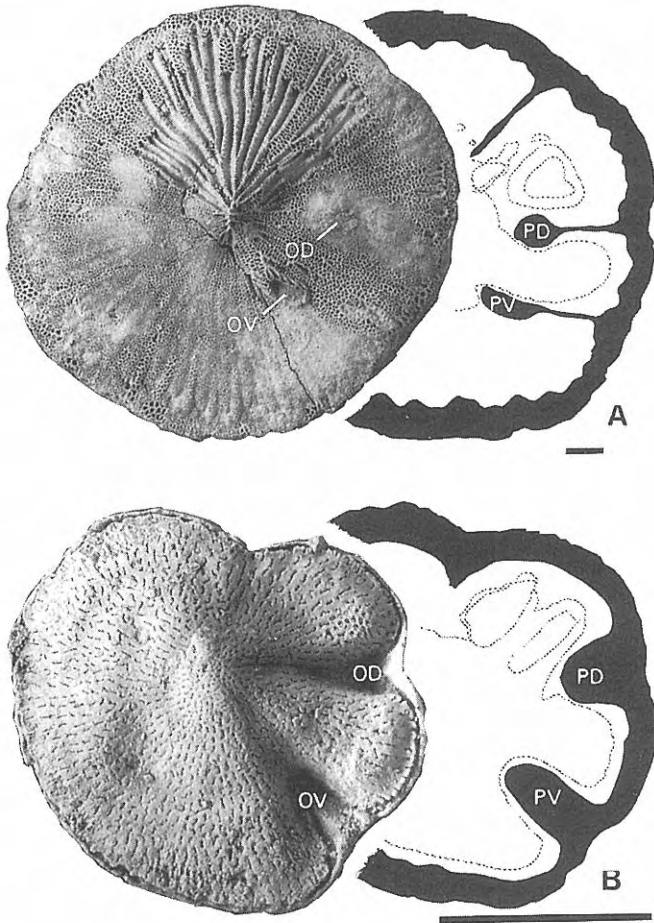


Figura 6. Valva izquierda y sección transversal de la valva derecha de *Vaccinites giganteus major* Toucas (A) e *Hippurites canaliculatus* Roll. du Roq. (B). OD, ósculo dorsal; OV, ósculo ventral; PD, pilar dorsal; PV, pilar ventral. Los ejemplares pertenecen a la colección de paleontología del Departamento de Geología de la Universidad Autónoma de Barcelona: 28189 (A, valva izquierda), 3583 (A, sección transversal), 35645 (B, valva izquierda) y 1335 (B, sección transversal). La barra equivale a 10 mm.

aumentar de una especie a otra; no obstante, los ejemplares de mayor diámetro se encuentran entre las especies más modernas.

Este carácter presenta una gran variabilidad intraespecífica por lo que es aconsejable utilizar el valor medio de un gran número de ejemplares para precisar el diámetro de una especie. Las condiciones de crecimiento individuales ejercían un importante control en la variación del diámetro en una especie. Vicens (1992a) observó que, en general, los ejemplares de *Hippuritella lapeirousei* (Goldfuss) que aparecen en densos agregados tienen un diámetro de unos 10 mm, mientras que los individuos aislados alcanzan un diámetro mayor, de unos 20 mm, y pueden incluso superar los 25 mm. Esta variación ecofenotípica es también muy manifiesta en *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron). Esta especie,

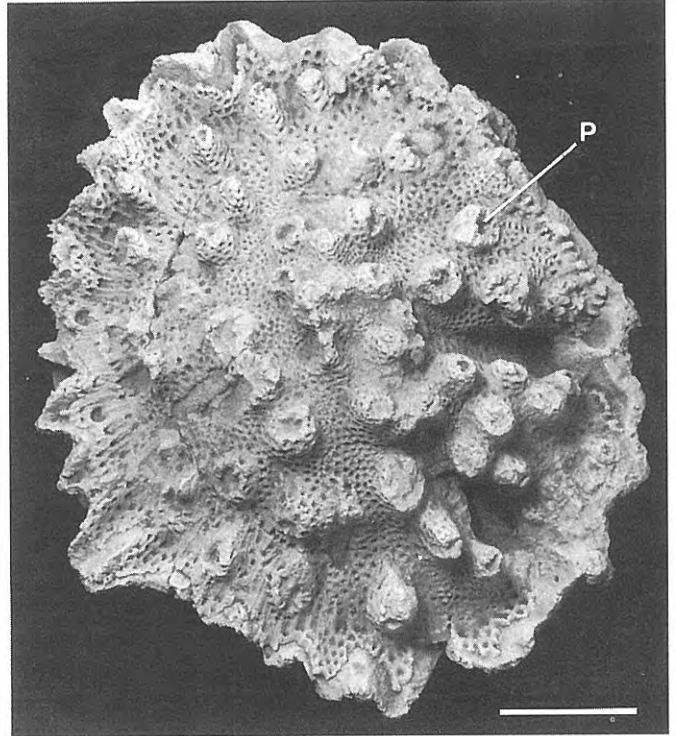


Figura 7. Valva izquierda de *Hippuritella sulcatissima* (Douvillé) (holotipo de la especie figurado por Douvillé (1892)). P, pústulas. El ejemplar pertenece a la colección de la École des Mines, depositada en la Universidad Claude Bernard de Lyon, con el número EM 15 655. La barra equivale a 10 mm.

cuando crece aislada o es un componente minoritario de un agregado, muestra una forma cilíndrica ancha, y cuando es el componente dominante del agregado adopta una forma cilíndrica más estrecha y alargada (Gili, 1992).

Forma externa y longitud de la valva derecha: Característicamente, los hipurítidos tienen la valva

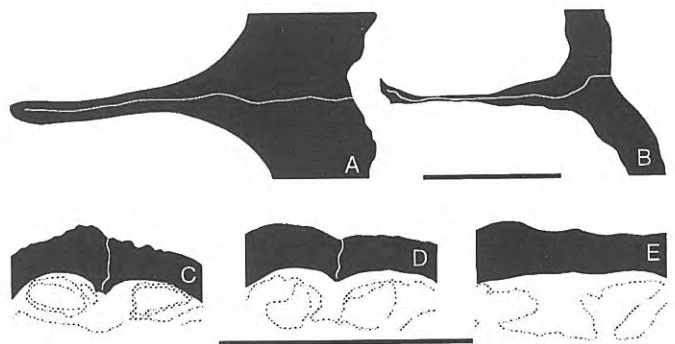


Figura 8. Morfología de la cresta ligamentaria en la sección transversal de la valva derecha. A, lamelar; B, lamelar truncada; C, triangular truncada; D, triangular; E, ejemplar sin cresta ligamentaria. C, D y E, evolución de la cresta ligamentaria en tres especies de una misma línea filogenética (grupo de *Hippuritella variabilis*). La barra equivale a 10 mm.

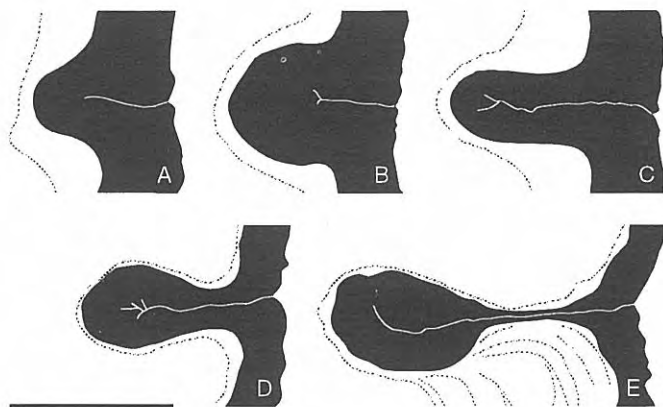


Figura 9. Morfología de los pilares en la sección transversal de la valva derecha. A, triangular; B, cuadrangular; C, rectangular; D, pinzado; E, pedunculado. La barra equivale a 10 mm.

derecha de forma cónica, más o menos alargada, cilíndrica-alargada o cilíndrica-ancha. Estas geometrías registran frecuentemente diversas modificaciones que reflejan la historia de vida del individuo y que trataremos en el apartado siguiente (ver Paleocología). La longitud de la valva varía desde menos de un centímetro en algunas formas cónicas a un metro o más en las formas cilíndricas grandes. Al igual que el diámetro, este carácter presenta una gran variabilidad intraespecífica y puede variar a la vez que aquel o independientemente. En general, los hipurítidos de formas cilíndricas alargadas son más largos cuando forman grandes agregados que cuando sólo crecen juntos algunos pocos individuos o crecen en solitario. Mennessier (1949) advirtió también que el crecimiento vertical de ciertos hipurítidos pequeños tendía a exagerarse cuando aumentaba el contenido de siliciclásticos.

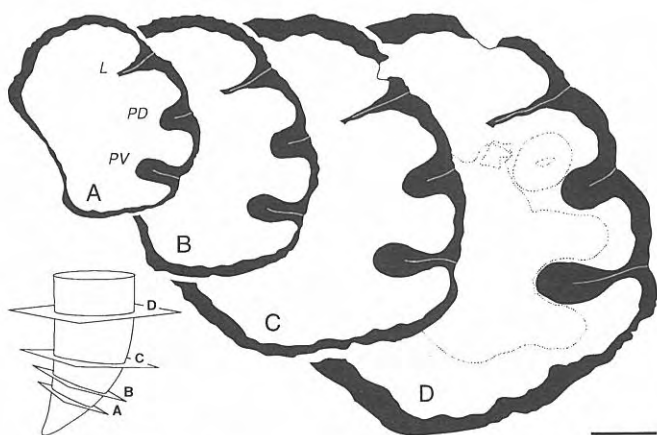


Figura 10. Variación ontogenética de la morfología de los pilares en secciones seriadas de la valva derecha de *Vaccinites archiaci* (Douville) (ejemplar 26232 de la colección de paleontología del Departamento de Geología de la Universidad Autónoma de Barcelona). L, cresta ligamentaria; PD, pilar dorsal; PV, pilar ventral. La barra equivale a 10 mm.

Ornamentación: La ornamentación de la superficie externa de la valva derecha puede variar en una especie y ontogenéticamente en un mismo individuo (Fig. 11). Sin embargo, algunas especies pueden presentar una ornamentación muy característica y persistente. La presencia de pústulas en la superficie externa de la valva izquierda es también un carácter de gran variabilidad intraespecífica. Aunque algunas especies siempre las presentan, individuos de una misma especie pueden presentarlas o no.

La forma de los poros de la superficie externa de la valva izquierda, ha sido utilizada en taxonomía a nivel supraespecífico (genérico) (ver, por ejemplo, Douville, 1890, 1892, 1893, Bilotte, 1985). Como su variedad morfológica no afecta la determinación de especies y, actualmente, se dispone de muy pocos datos sobre su variabilidad, hemos considerado conveniente posponer su discusión.

PALEOECOLOGÍA

La concha de los rudistas está construida de tal forma que favorecía la exposición óptima del aparato de nutrición a las aguas portadoras de alimento, a la vez que proporcionaba al animal una posición estable para su alimentación (Skelton y Gili, en prensa). Los hipurítidos conseguían la exposición óptima de la zona de nutrición mediante el crecimiento hacia arriba de todo el margen de la valva derecha (fija), y la estabilidad por medio de la implantación pasiva de esta valva en el sedimento, reforzada en algunos casos por la fijación lateral en algún vecino. Eran, pues, rudistas “elevadores” (*elevators*) (según la clasificación paleoecológica de los rudistas propuesta por Skelton y Gili).

Como muchos bivalvos, los hipurítidos eran suspensívoros. El sistema de poros y canales de la valva izquierda (libre) (Figs. 5 y 6) facilitaba la entrada de agua, funcionando también como mecanismo de filtración (Skelton, 1976a y b). Según este autor, la corriente de agua, generada por los cilios del manto que recubría los canales radiales, entraba en ellos a través de los poros que cubren la superficie externa de la valva, fluyendo radialmente al exterior por las aberturas marginales de los canales alrededor de toda la comisura, incluyendo los ósculos. Las corrientes fluían entonces sobre el margen del manto que atrapaba las partículas nutritivas (usurpando así a las branquias la función de captura de partículas alimenticias). Las partículas eran clasificadas y pasaban hacia dentro a los ctenidios y/o palpos en la región anteroventral, que las transportaban a la boca. El material desechado en la cavidad del manto era expulsado como pseudoheces por el ósculo ventral, mientras que las heces eran expelidas desde el ano por el ósculo dorsal. El agua que fluía de los canales radiales ayudaba a mantener limpios los dos ósculos. La orientación y corta longitud de los músculos aductores, y la ausencia de ligamento o su gran reducción en aquellas especies que lo presentan, sugieren que las valvas permanecían virtualmente inmóviles, separadas una de otra por una minúscula abertura.

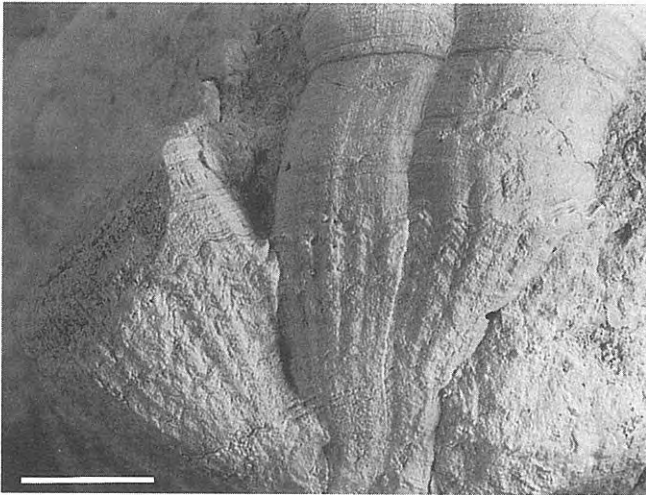


Figura 11. Cambio brusco de ornamentación en la valva derecha de dos individuos de *Hippurites vidali* Matheron (ejemplar 25990 de la colección de paleontología del Departamento de Geología de la Universidad Autónoma de Barcelona). La barra equivale a 10 mm.

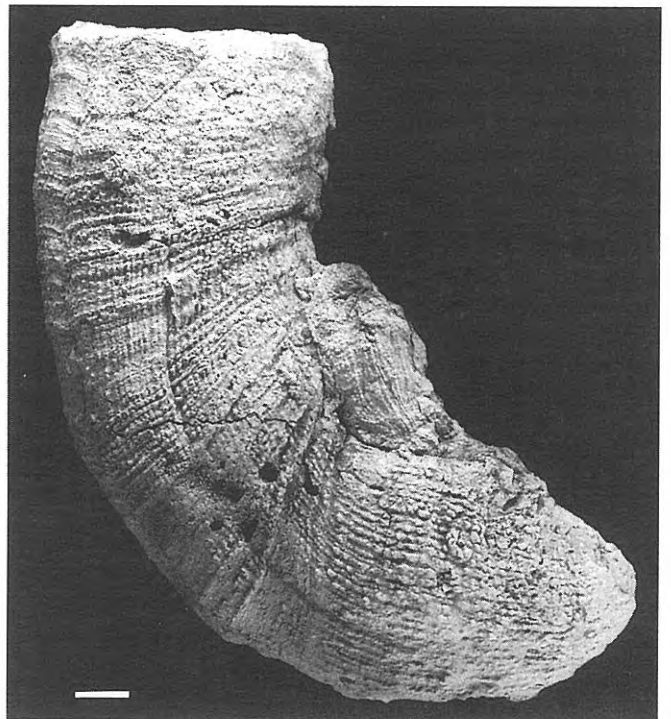


Figura 13. Concha multigeniculada de *Hippurites radius* des Moulins (ejemplar 46243 de la colección de paleontología del Departamento de Geología de la Universidad Autónoma de Barcelona). La barra equivale a 10 mm.

Como suspensívoros epibentónicos sésiles, los hipurítidos sólo podían adaptarse a las presiones ambientales por medio del crecimiento plástico de la concha. Así, la forma básica cónica o cilíndrica de los hipurítidos podía experimentar diversas modificaciones. Las más características y que encontramos también en otros rudistas elevadores, son las geniculaciones, las cuales evidencian su capacidad para reorientarse (Astre, 1938, 1968; Skelton y Gili, en prensa). Los hipurítidos, como todos los rudistas, iniciaban su crecimiento

adheridos a un substrato duro (por ejemplo, un fragmento de concha u otro individuo) (ver Douvillé, 1910 para detalles de la adhesión). Después de esta primera etapa de fijación larval, que en algunos casos podía prolongarse durante la etapa adulta, el hipurítido quedaba enclavado en el sedimento. Si el animal perdía el equilibrio, podía reiniciar el crecimiento hacia arriba. El resultado era una concha geniculada (Fig. 12). Si la pérdida de la posición vertical era continuada y progresiva, las geniculaciones menores subsiguientes (multigeniculación) generaban una concha en forma de asta (Fig. 13).

Era un grupo esencialmente gregario, aunque las formas solitarias también eran comunes. Los hipurítidos de formas cilíndrico-alargadas eran los más sociables y podían formar agregados monoespecíficos de pauciespecíficos de varios centenares de individuos (ver, por ejemplo, Philip, 1970; Freytet, 1973; Höfling, 1985; Ross, 1989; Gili, 1992, Skelton *et al.*, en prensa). En los agregados, los individuos crecían juntos hacia arriba, generalmente algo inclinados, sostenidos en parte por los vecinos y, en parte, mecánicamente por el sedimento que se depositaba alrededor de ellos y entre ellos. Típicamente, las agregaciones de hipurítidos no alcanzan una gran potencia (0,5-3 m), pero pueden tener una considerable (hectométrica) extensión lateral. Su morfología suele ser lenticular o tabular y no muestran señales de relieve topográfico positivo original. Es común, en los agregados, encontrar ejemplares de formas geniculadas y sinuosas. Estas formas subrayan la plasticidad del crecimiento de la concha del hipurítido,



Figura 12. Concha geniculada de *Vaccinites archiaci* (Douvillé). La barra equivale a 10 mm.

que le permitía hacer frente a una eventual caída o desplazamiento, o adaptarse al crecimiento de sus vecinos.

La dependencia del sedimento para conseguir estabilidad y elevar la comisura, restringía el crecimiento de los hipurítidos a hábitats de energía baja a moderada, sujetos a perturbaciones periódicas u ocasionales (ver, por ejemplo, Philip, 1970, 1972; Freytet, 1973; Gili, 1984; Camoin *et al.*, 1988; Grosheny y Philip, 1989; Skelton *et al.*, en prensa). Las formas solitarias (principalmente formas cónicas pequeñas y cilíndricas grandes) ocupaban substratos fangosos y margo-arenosos, con acumulación neta positiva, en ambientes marinos abiertos, mientras que los agregados de formas cilíndrico-alargadas se desarrollaban predominantemente en substratos margo-arenosos y bioclásticos, en áreas de circulación marina restringida (Gili *et al.*, en prensa).

CONCLUSIONES

La concha adulta de los hipurítidos registra grandes variaciones. Algunas de las diferencias observadas entre individuos son supuestamente debidas a diferencias genéticas, mientras que otras reflejan los efectos en su desarrollo de diferencias en el ambiente. La cresta ligamentaria, los pilares y el diámetro de la comisura adulta son los caracteres morfológicos cuyo cambio de forma y dimensión, respectivamente, se utilizan para situar el límite entre especies en los distintos linajes evolutivos. Su variación parece estar inducida por el cambio genético, aunque en algunos casos, como el del diámetro, pueda sobreimponérsele una variación inducida por el ambiente. De estos tres caracteres, el más útil para el reconocimiento de especies es la forma de la cresta ligamentaria en la sección transversal de la valva derecha, ya que su variabilidad intraespecífica, aunque siempre presente, es muy pequeña. La forma de la sección de los pilares es un carácter que, en algunos grupos, puede ser utilizado para determinar especies. Este carácter, sin embargo, presenta una gran variabilidad intraespecífica, por lo que es recomendable utilizarlo sólo si se dispone de numerosos ejemplares y se usa conjuntamente con otros caracteres. El diámetro de la concha adulta es también un carácter válido para reconocer especies, siempre y cuando se utilice el valor medio de un número elevado de ejemplares. Por otra parte, los caracteres morfológicos externos, tales como la forma, longitud y ornamentación de la valva derecha, y la presencia o ausencia de pústulas en la superficie externa de la valva izquierda, son particularmente variables en una misma especie y, por lo tanto, muy poco fiables en cuanto a cuestiones taxonómicas. Su fuerte control ambiental los inhabilita para reconocer la misma especie en diferentes secuencias. Excepcionalmente, la ornamentación puede ser muy distintiva y por lo tanto útil en el momento de atribuir un ejemplar a una especie.

En la práctica, para reconocer una especie es conveniente considerar cuantos más caracteres sea posible, pero, particularmente, evitar aquellos que están sujetos a variación inducida ambientalmente. Para

caracterizar lo más completamente posible una especie, su descripción debe basarse en un gran número de ejemplares. Sólo entonces se puede reconocer la variabilidad natural de la especie que estamos estudiando.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Peter W. Skelton (The Open University), G. Sirna (Università degli studi di Roma "La Sapienza"), Marcos A. Lamolda (Universidad del País Vasco) y a un revisor anónimo, los comentarios realizados al manuscrito original. Esta publicación es una contribución al proyecto PS90-0171 de la DGICYT.

BIBLIOGRAFÍA

- Astre, G. 1938. Redressement et accélération consécutive de croissance chez un Hippurite. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (5), **8**, 287-295.
- Astre, G. 1968. Les Hippurites et leur mode d'association. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **104**(1-2), 110-124.
- Bayle, E. 1855. Observations sur la structure des coquilles des *Hippurites*, suivies de quelques remarques sur les *Radiolites*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (2), **12**, 772-807.
- Bilotte, M. 1985. Le Crétacé supérieur des plates-formes est-Pyrénéennes. *Strata*, (2), **5**, 1-438.
- Camoin, G., Bernet-Rollande, M.C. and Philip, J., 1988. Rudist-coral frameworks associated with submarine volcanism in the Maastrichtian of the Pachino area (Sicily). *Sedimentology*, **35**, 123-138.
- Dechaseaux, C., Coogan, A. H. and Perkins, B. F. 1969. Superfamily Hippuritacea Gray, 1848. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N Mollusca, Bivalvia*. (Ed. R.C. Moore). The University of Kansas and The Geological Society of America. Boulder and Lawrence, 749-817.
- Douvillé, H. 1890. Études sur les Rudistes. Revision des principales espèces d'Hippuritides. *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, (6), **1**, 1-31.
- Douvillé, H. 1892. Études sur les Rudistes. Revision des principales espèces d'Hippuritides. (Deuxième partie). *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, (6), **2**, 34-56.
- Douvillé, H. 1893. Études sur les Rudistes. Revision des principales espèces d'Hippuritides. (Troisième partie). *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, (6), **3**, 57-94.
- Douvillé, H. 1894. Études sur les Rudistes. Revision des principales espèces d'Hippuritides. (Quatrième partie). *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, (6), **4**, 95-138.
- Douvillé, H. 1895. Études sur les Rudistes. Distribution régionale des Hippurites. Les Hippurites de la Catalogne. *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, (6), **5**, 143-186.

- Douvillé, H. 1897. Études sur les Rudistes. Distribution régionale des Hippurites. Les Hippurites de la Province Orientale. *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, (6), 7, 189-228.
- Douvillé, H. 1910. Études sur les Rudistes. Rudiste de Sicile, d'Algérie, d'Égypte, du Liban et de la Perse. *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, (41), 18, 1-84.
- Freytet, P., 1973. Edifices recifaux développés dans un environnement detritique, exemple des biostromes à Hippurites (Rudistes) du Senonien inférieur du sillon languedocien (region du Narbone, sud de la France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 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, 1-42.
- 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.
- Gili, E., Masse, J.-P. and Skelton, P.W. (en prensa). Rudists as gregarious sediment-dwellers, not reef-builders, on Cretaceous carbonate platforms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Grosheny, D. et Philip, J. 1989. Dynamique biosédimentaire de bancs à rudistes dans un environnement perideltaïque: la formation de La Cadière d'Azur (Santonien, SE France). *Bulletin de la Société Géologique de France*, (8), 5(6), 1253-1269.
- Höfling, R. 1985. Faziesverteilung und Fossilvergesellschaftungen im karbonatischen Flachwasser-Milieu der alpinen Oberkreide (Gosau-Formation). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A), 3, 1-241.
- Mennessier, G. 1949. Sur la présence de Rudistes dans un sédiment hautement ligniteux à Piolenc (Vaucluse). *Compte rendu sommaire des Séances de la Société Géologique de France*, 14, 215-217.
- Munujos, H. 1989. *El género Pironaea (Hippuritidae, Bivalvia) en la península Ibérica*. Tesi de Llicenciatura, Universitat Autònoma de Barcelona, 1-46.
- Philip, J. 1970. *Les formations calcaires à Rudistes du Crétacé supérieur provençal et rhodanien*. Thèse Sciences, Université de Provence, Marseille. 1-438.
- Philip, J. 1972. Paléoécologie des formations à Rudistes de Crétacé supérieur - L'exemple du sud - est de la France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 12, 205-212.
- Philip, J. 1981. Les Rudistes de Crétacé Moyen de la Province Méditerranéenne Occidentale. Evolution, Paléoécologie, Paléobiogéographie. *Cretaceous Research*, 2, 395-403.
- Ross, D.J. 1989. *Facies analysis and diagenesis of Tethyan rudist reef complexes*. Phil. D. Thesis, University of Wales, Cardiff. 1-206.
- Skelton, P. W. 1976a. Functional morphology of the Hippuritidae. *Lethaia*, 9, 83-100.
- Skelton, P. W. 1976b. *Investigations into the palaeobiology of rudists*. Phil. D. Thesis, Oxford University. 1-263.
- Skelton, P. W. and Gili, E. (en prensa). Palaeoecological classification of rudist morphotypes. *Palaios*.
- Skelton, P.W. and Wright, V.P. 1987. A Caribbean rudist bivalve in Oman: island-hopping across the Pacific in the Late Cretaceous. *Palaeontology*, 30, 505-529.
- Skelton, P. W., Gili, E., Vicens, E. and Obrador, A., (en prensa). The growth fabric of gregarious rudist elevators; an example of constrictal growth. In: *Palaeoenvironmental models for the benthic associations of Tethyan Cretaceous carbonate platforms*. (Eds. J. Philip and P. W. Skelton). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Toucas, A. 1903. Études sur la classification et l'évolution des Hippurites. Première partie. *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, (30), 11, 5-60.
- Toucas, A. 1904. Études sur la classification et l'évolution des Hippurites. Deuxième partie. *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, (30), 12, 65-128.
- Vicens, E. 1992a. *Estudio de la fauna de rudistas (Hippuritidae y Radiolitidae) de los materiales cretácicos del Pirineo oriental: implicaciones bioestratigráficas*. Tesis de doctorado, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra. 1-247.
- Vicens, E. 1992b. Intraspecific variability in Hippuritidae in the Southern Pyrenees, Spain: Taxonomic implications. *Geologica Romana*, 28, 119-161.

Manuscrito recibido: 20 de octubre, 1993
Manuscrito aceptado: 20 de diciembre, 1994