

## LOS RUDISTAS, OBJETO DEL INTERÉS PALEONTOLÓGICO DE LA DRA. ALENCÁSTER

### MORFOLOGÍA CONSTRUCTIVA DE LA CONCHA DE LOS RUDISTAS

José María-Pons<sup>1</sup> y Enric Vicens<sup>2</sup>

#### Resumen

Los rudistas (Orden Hippuritida Newell, 1965) desarrollaron una serie de modificaciones en la morfología de la concha que les distinguen de los demás bivalvos y les permitieron ocupar con ventaja algunos nichos ecológicos en las plataformas calcáreas someras de los márgenes del Tethys, donde proliferaron durante el Cretácico.

Su concha estaba formada por dos capas. La capa externa, de calcita con bajo contenido en magnesio y microestructura prismática simple, frecuentemente bien conservada. La capa interna, de aragonito, normalmente reemplazada por calcita espática. La importancia de una capa con respecto a la otra varía en las distintas familias de rudistas.

Aunque algunos son más o menos equivalvos, normalmente son muy inequivalvos. La forma de las valvas va de espiralada (prosogira, abierta, muy alta, y de pocas vueltas) en las formas primitivas a cónica (más o menos alta) en formas más modificadas, como consecuencia del crecimiento por acreción holoperiférico (alejando del umbo todo el perímetro de la comisura), en vez de hemiperiférico (quedando el umbo junto al margen dorsal de la comisura) como en la mayoría de bivalvos. Su tamaño puede ser considerable.

Se encuentran fijos al substrato por una de las dos valvas. Que la valva fija sea la izquierda o la derecha, además de otros caracteres, se ha utilizado para discriminar los dos grandes grupos o superfamilias de rudistas, los Requierioidea Kutassy, 1934 (poco diversificados, 2 familias) y los Radiolitoidea d'Orbigny, 1847 (mucho más diversificados, 12 familias).

La charnela (dientes, foseas y ligamento), la superficie de fijación de los músculos aductores (mioforos), así como otras estructuras consecuencia de su adaptación al tipo de crecimiento (láminas, apófisis, cavidades accesorias), son los caracteres morfológicos más diferenciados con respecto a los otros bivalvos y los principalmente utilizados en la distinción taxonómica en familias. Otros caracteres responden a la estructura de alguna de las dos capas en una o ambas valvas (tábulas, disepimentos, canales, estructura "celular"). Algunos entre estos caracteres morfológicos, o combinaciones de ellos, aparecieron únicamente y son característicos de alguna familia, pero otros son caracteres convergentes que aparecieron en distintas familias. Identificar estas convergencias ha representado un gran avance para la taxonomía y filogenia de los rudistas.

Este conjunto de caracteres, con sus variaciones, es responsable de la enorme diversidad de los rudistas. Su interpretación funcional y ecológica, junto al estudio de los sedimentos donde se encuentran los distintos taxones, contribuye en buena medida a comprender el ecosistema marino de los márgenes someros del Tethys durante el Cretácico. También, su distribución geográfica contribuye en las reconstrucciones paleogeográficas. Asimismo, dado que esta gran diversidad morfológica y taxonómica se originó progresivamente durante un periodo de tiempo geológico relativamente corto, los rudistas son de gran utilidad bioestratigráfica en sedimentos de plataforma.

El hecho de que la capa externa de la concha de los rudistas se conserve frecuentemente sin cambios en la mineralogía y microestructura debidos a la diagénesis, ha propiciado que sean ampliamente utilizados para estudios geoquímicos, tanto para obtener datos sobre paleotemperaturas como para dataciones absolutas. Estas últimas calibran los esquemas bioestratigráficos propuestos. De modo semejante, los micro- y mega-rítmicos observados en las láminas de crecimiento de la capa externa de la concha de los rudistas se han relacionado con distintos ciclos astronómicos y/o biológicos.

Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona,  
Campus de Bellaterra, Edifici Cs, 08193 Cerdanyola  
del Vallès, Barcelona, España

Email: 1. josepmaria.pons@uab.cat 2. enric.vicens@uab.cat

Palabras clave: Bivalvia, Cretácico, evolución, Hippuritida,  
morfología de la concha, rudistas.

### Abstract

Rudists (Order Hippuritida Newell, 1965) developed a series of modifications in the shell morphology distinguishing them from other bivalves and allowing the advantageous occupation of some particular ecological niches on the Tethyan margin shallow carbonate platforms, were they proliferated during the Cretaceous.

Their shell was formed by two layers. The outer shell layer, made of low Mg content calcite and simple prismatic microstructure, is frequently well preserved. The inner shell layer, made of aragonite, is normally replaced by spar calcite. Predominance of one layer on the other varies within the different rudist families.

Although some are more or less equivalve, most are very inequivalve. The form of the valves ranges from spirally coiled (prosoyrate, open, very high, and with few whorls) in primitive forms to conical (more or less high) in more modified forms, as a consequence of holo-periferal accretion growth (commissural margin far from the umbo), instead of hemi-periferal accretion growth (the umbo remains close to the dorsal commissural margin) as in most bivalves. They can reach big sizes.

They were attached to the substrate by one of the two valves. Attachment by left or right valve, besides other characters, has been used to distinguish two main rudist groups or super-families, the Requierioidea Kutassy, 1934 (poorly diversified, 2 families) and the Radiolitoidea d'Orbigny, 1847 (much more diversified, 12 families).

The hinge (teeth, sockets, and ligament), the attachment surface of the adductor muscles (myophores), as well as other structures consequence of the growth type adaptation (laminae, apophyses, accessory cavities), are the more distinctive characters respectively to other bivalves and those mainly used in the taxonomical distinction of families. Other characters are related to the structure of any of both shell layers in one or both valves (tabulae, dissepiments, canals, "cellular" structures). Some of these morphological characters, or combinations of them, appeared and are exclusive of one family, but others represent convergences occurring in different families. Identification of such convergences represented a great step forward in rudist taxonomy and phylogeny.

All this array of characters, with their variations, is responsible for the great diversity among rudists. Their functional and ecological interpretation, together with the study of the sediments where the different taxa occur, significantly contribute to understand the marine ecosystem in the shallow margins of the Tethys during the Cretaceous. Their geographical distribution also contributes to paleogeographic reconstructions. Moreover, as this great morphological and taxonomical diversity was originated during a relatively short time interval, rudists are very useful in the biostratigraphy of platform sediments.

The fact that the outer shell layer of rudists is currently preserved without mineralogical or microstructural changes due to diagenesis has favored its use in geochemical studies, to obtain both paleo-temperature data and absolute dating. This last calibrates the biostratigraphical proposals. In the same way, micro- and mega-rhythms observed in the growth lamellae of the rudists outer shell layer have been related to different astronomical and/or biological cycles.

*Key words:* Bivalvia, Cretaceous, evolution, Hippuritida, rudists, shell morphology.

### Introducción

Los rudistas (Orden Hippuritida Newell, 1965) son unos moluscos bivalvos que aparecieron a finales del Jurásico y se extinguieron a finales del Cretácico. Poblaron extensivamente el fondo de los mares poco profundos de los márgenes del Tethys, el océano que se prolongaba a baja latitud del hemisferio Norte, de Este a Oeste, entre las masas continentales del Norte (Eurasia y Norteamérica) y las del Sur (África y Suramérica) (Figura 1). La Corriente Circum-global del Tethys aseguraba la difusión de las larvas de rudistas de Este a Oeste. Contribuyeron en buena medida, con sus conchas calcáreas o sus fragmentos, al desarrollo

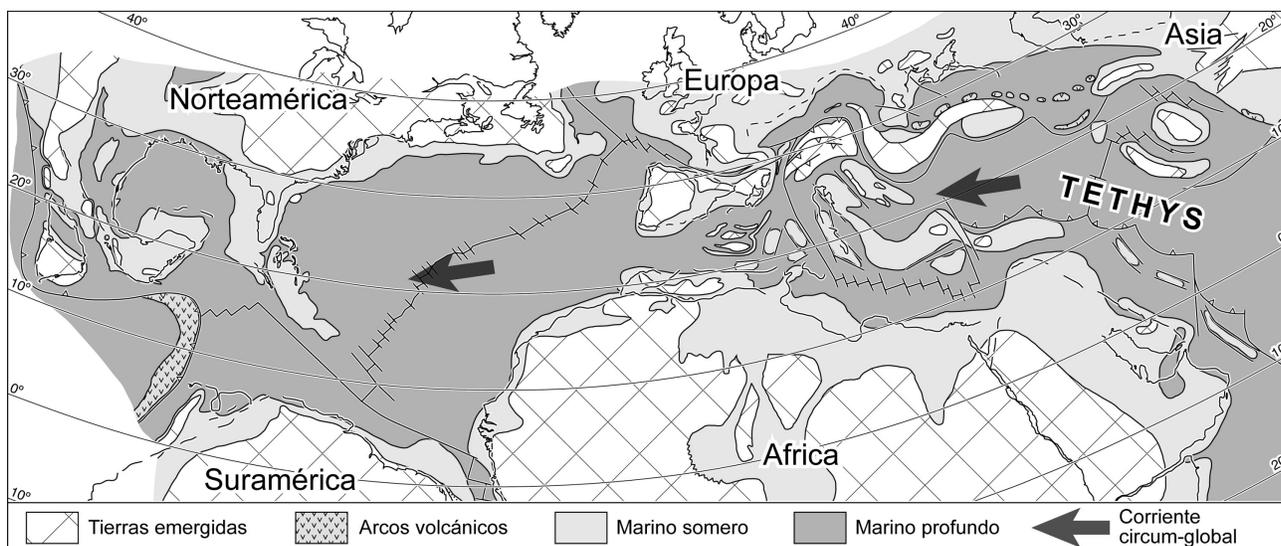
de las plataformas calcáreas someras que caracterizaron, en estas latitudes, la sedimentación durante el Cretácico.

Desarrollaron una serie de modificaciones en la estructura y morfología de su concha que les distinguen de los demás bivalvos y les permitieron ocupar con ventaja algunos nichos ecológicos específicos.

### La Concha de los Rudistas

#### Composición y microestructura

Una de sus características principales es tener la concha formada por dos capas, una externa y otra



**Figura 1.** Mapa paleogeográfico del Tethys. Simplificado y modificado de Philip *et al.* (1993) 'Map of Late Cenomanian paleoenvironments (94-92 Ma)'.

interna. La capa externa era de calcita de bajo contenido en magnesio y microestructura prismática simple y frecuentemente se encuentra bien conservada en los fósiles. La capa interna, que incluye la charnela y los mioforos, era de aragonito y microestructura laminar cruzada o laminar cruzada compleja y normalmente está reemplazada por calcita espática (Figura 2). La importancia de una capa con respecto a la otra varía en las distintas familias de rudistas. La capa externa de calcita es muy delgada en los grupos primitivos y puede ser muy gruesa en algunos grupos más modernos. En algunos, se presentan invaginaciones de la capa externa dentro de la capa interna.

### Forma de las valvas

Quizás la característica más aparente de los rudistas sea la forma externa de ambas valvas que, contrastando con la de los demás bivalvos, es desde espiralada (prosogira, abierta, muy alta, y de pocas vueltas) en las formas primitivas a cónica (más o menos alta) en formas más modificadas. Utilizando los parámetros de Raup (1966) para el análisis de la morfología teórica de una concha enrollada (tasa de expansión, tasa de traslación y distancia al eje de enrollamiento), destaca una tasa de traslación extremadamente alta y una tasa de expansión baja, en comparación con la mayoría de bivalvos. En realidad, su forma, ya sea enrollada o cónica, es consecuencia del crecimiento de la concha por acreción en modo holoperiférico, alejando del umbo todo el perímetro de la comisura, en vez de hemi-periférico, quedando el umbo junto al margen dorsal de la comisura (Figura 3). Pueden alcanzar un tamaño considerable y, con respecto al tamaño relativo de las dos valvas, los hay más o menos equivalvos, pero normalmente son inequivalvos y frecuentemente

muy inequivalvos. La forma de las dos valvas, además del tamaño, también puede ser muy distinta (Figura 4).

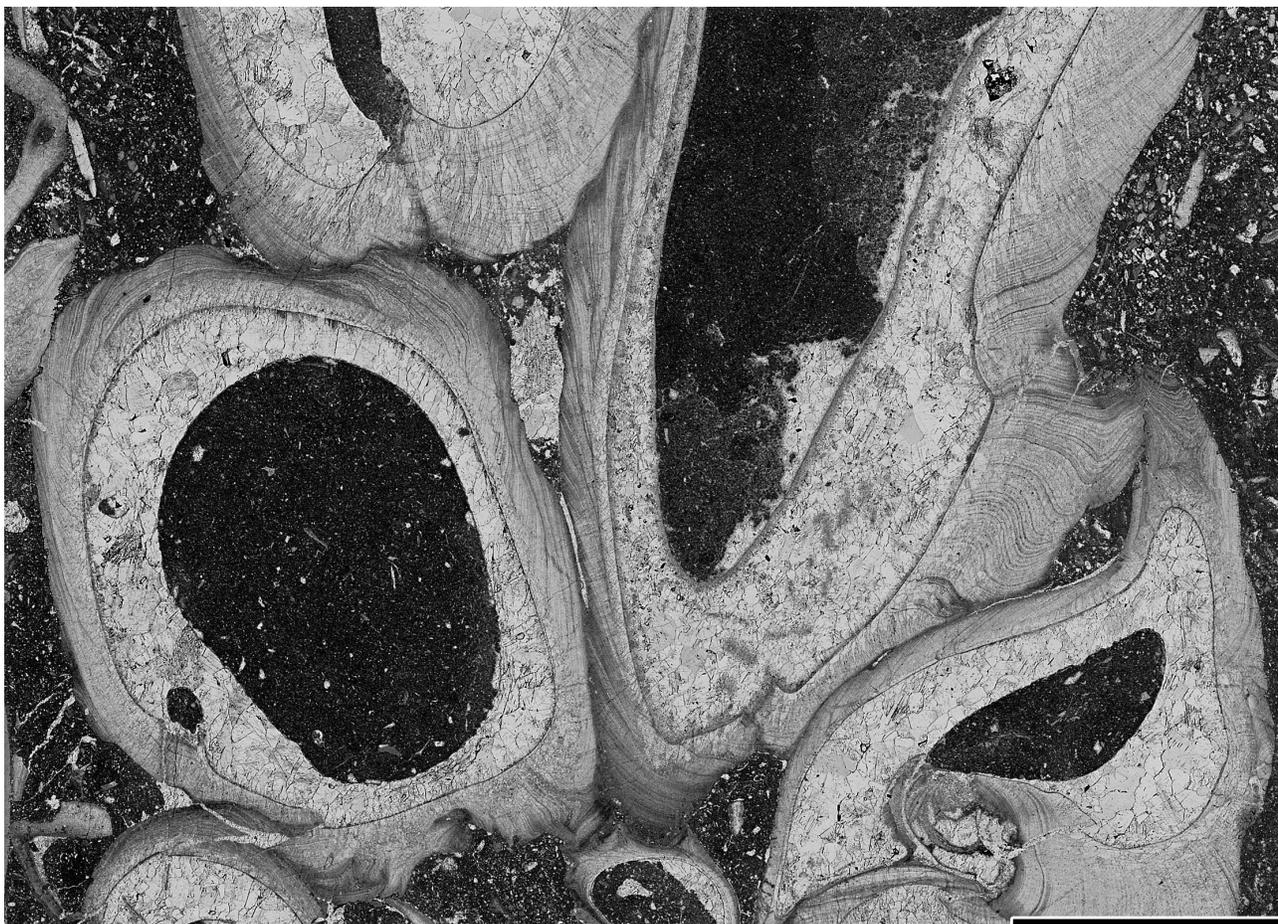
Se encuentran fijos al substrato por una de las dos valvas. Que la valva fija (VF) sea la izquierda (VI) o la derecha (VD), además de otros caracteres como dentición y enrollamiento, se ha utilizado para discriminar los dos grandes grupos o superfamilias de rudistas, los Requienioidea Kutassy, 1934 y los Radiolitoidea d'Orbigny, 1847, ya diferenciados desde el Jurásico superior. Los taxones primitivos de ambos grupos se interpretaban como familia Diceratidae Dall, 1895 en Dechaseaux y Coogan (1969), y actualmente como dos grupos parafiléticos (familias Epidiceratidae Rengarten, 1950 y Diceratidae Dall, 1895) incluidos respectivamente en cada una de las dos superfamilias mencionadas en Bouchet *et al.* (2010) y Carter *et al.* (2011) (Figura 5). Los Radiolitoidea (12 familias) llegaron a diversificarse mucho más que los Requienioidea (2 familias).

### Caracteres morfológicos internos

La charnela (dientes, fosetas y ligamento) así como las superficies de fijación de los músculos aductores (mioforos) son los caracteres morfológicos más diferenciados con respecto a los otros bivalvos (Figura 6). Cada modelo particular puede interpretarse como una respuesta al modo de crecimiento y construcción de la concha que asegure la máxima eficiencia en su función, junto a la mayor economía de material esquelético. Estos caracteres son los utilizados principalmente para la distinción taxonómica en familias.

### Dientes y fosetas

La dentición de los rudistas se describe como paquidonta, dientes muy gruesos en número reducido. Los dientes de una



**Figura 2.** Corte de roca calcárea con secciones diversamente orientadas de Polyconitidae Mac Gillavry, 1937 (Radiolitoidea) mostrando las dos capas de la concha, PUAB-P424. La barra de escala equivale a 10 mm.

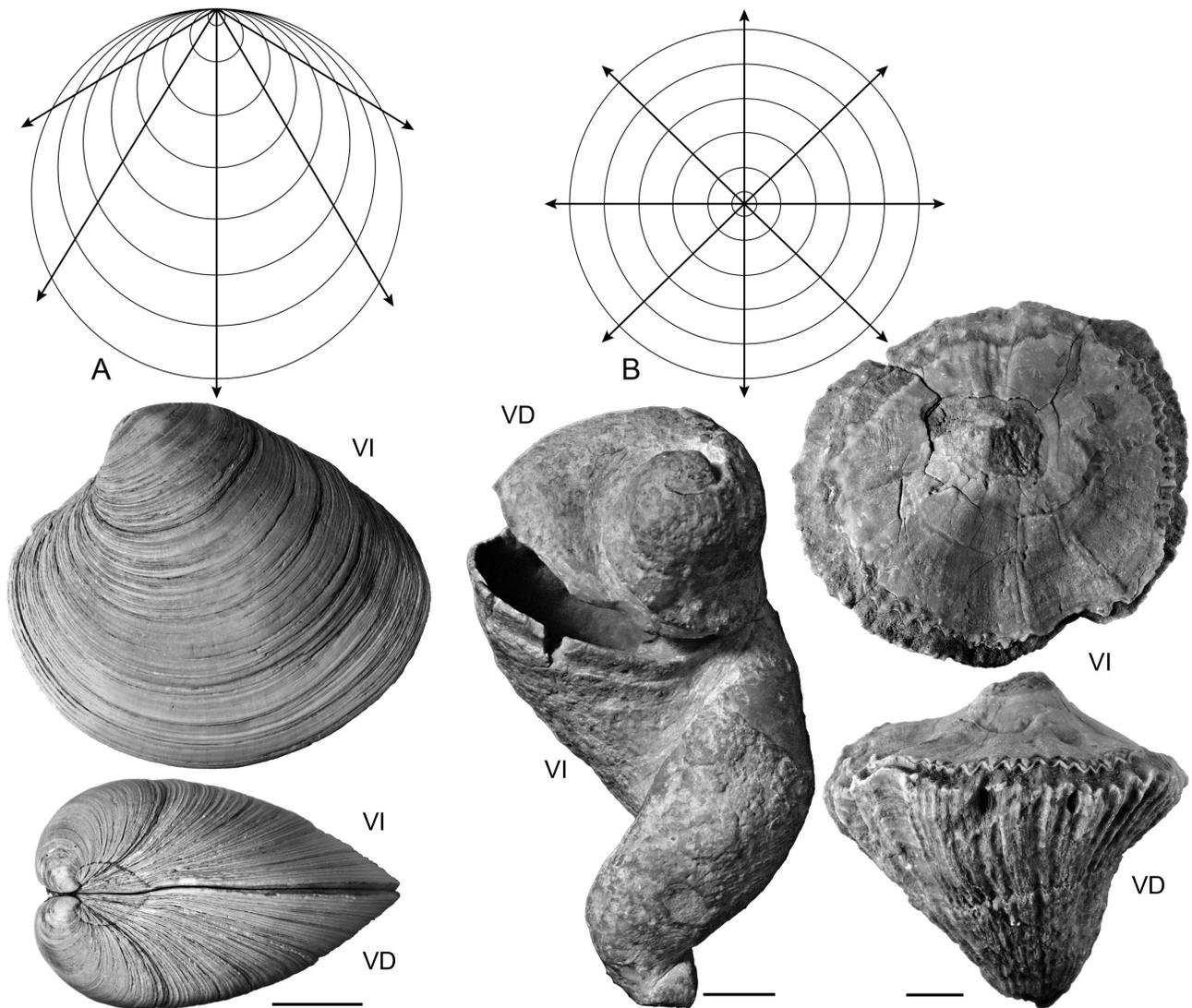
valva coinciden con las fosetas de la otra valva (preferimos el término foseta al término alveolo en la charnela de los bivalvos, ya que el último tiene un claro significado de inserción de las raíces en los dientes tecodontos de los vertebrados). En algunos grupos los dientes son cortos y cercanos al margen dorsal lo que, junto a la presencia de un ligamento externo, permite una abertura de las dos valvas por rotación (tipo gozne) pivotando sobre el eje de la charnela. En los grupos más modificados, los dientes son largos, cercanos o alejados del margen dorsal, lo que junto a un ligamento invaginado (o ausente), permite únicamente un deslizamiento vertical de los mismos a lo largo de las fosetas o las acanaladuras correspondientes en la valva opuesta, impidiendo la abertura por rotación y permitiendo únicamente una abertura de las dos valvas tipo émbolo. En este caso, además, el desplazamiento debía ser mínimo.

Los Requiñoidea presentan dos dientes en la valva derecha, el posterior de mayor tamaño que el anterior, y un diente central en la valva izquierda, además de un pequeño diente incipiente en el extremo posterior del ligamento (Figura 6B). Los Radiolitoidea presentan dos dientes en la valva izquierda y un diente en la valva derecha (Figura

6C). La dentición de los Requiñoidea ha sido clásicamente considerada como la más primitiva y se ha denominado ‘normal’. La dentición de los Radiolitoidea se ha considerado derivada de la anterior, por reducción (desaparición) del pequeño diente anterior de la valva derecha y desarrollo del diente incipiente en el extremo posterior del ligamento de la valva izquierda, y se ha denominado ‘inversa’ (*Diceras* es una excepción). Resulta pues, en general, que los rudistas presentan dos dientes en la valva libre y un diente en la valva fija.

#### **Ligamento**

El ligamento es externo opistodético parivincular en los Requiñoidea y en algunos Radiolitoidea primitivos. El crecimiento holo-periférico de una valva con ligamento externo opistodético es sólo posible si el ligamento migra progresivamente hacia el lado posterior; como consecuencia, el crecimiento es obligatoriamente enrollado prosogiro. El ligamento es interno (está invaginado) en la mayoría de Radiolitoidea y ha desaparecido completamente en algunos taxones (Figura 7). La invaginación del ligamento permite el crecimiento no enrollado y facilita



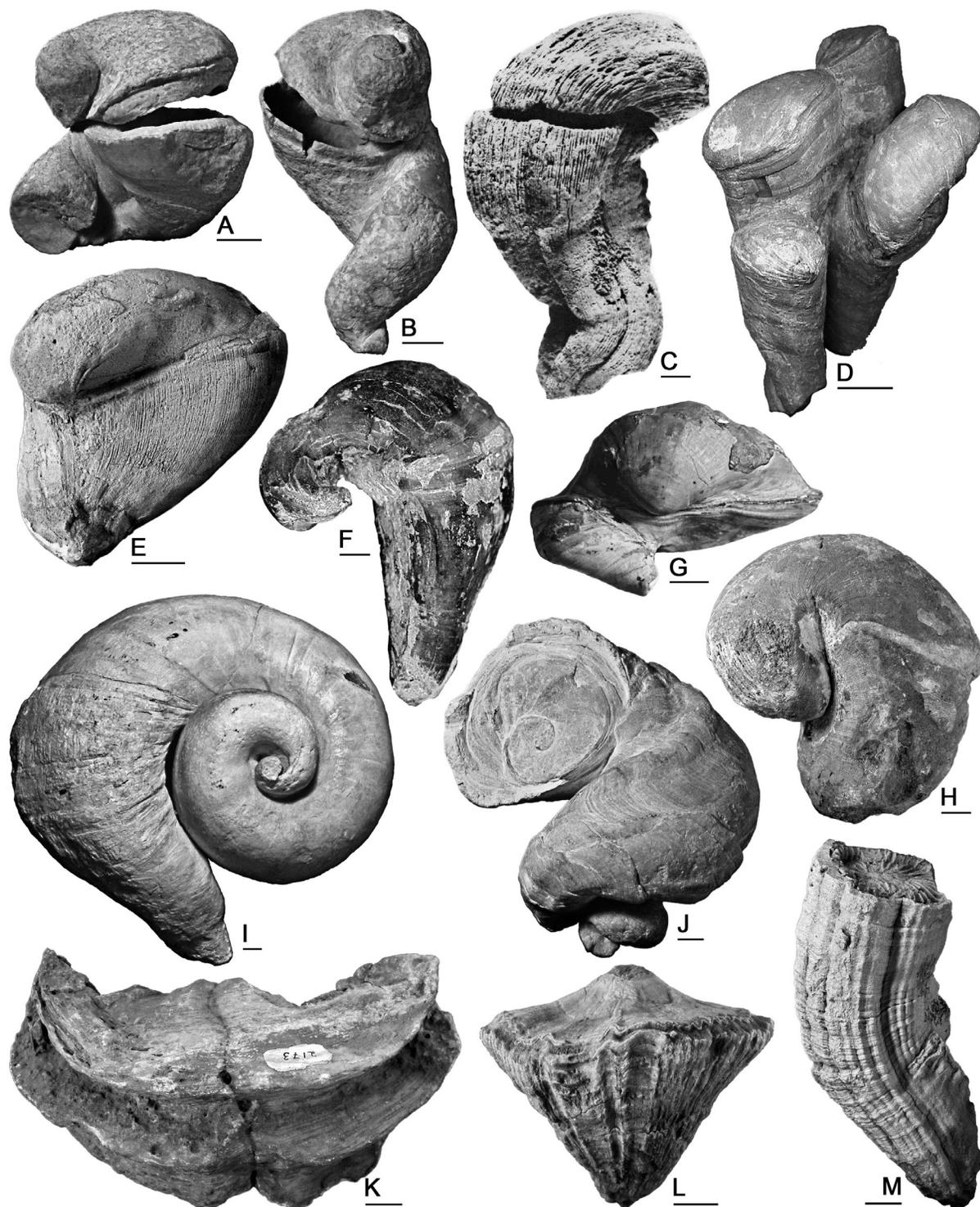
**Figura 3.** A. Crecimiento hemi-periférico en un Veneridae (Veneroidea) actual, *Mercenaria* sp. B. Crecimiento holo-periférico en un Hippuritida de valvas espiraladas, EMP-R188, *Epidiceras sinistrum* (Deshayes, 1824) y otro de valvas cónicas, EMP-Rs/n, *Radiolites angeioides* Picot de Lapeirouse, 1781. La barra de escala equivale a 10 mm.

una mayor diversidad morfológica (ver: Skelton, 1978). Como consecuencia, y como se ha indicado más arriba, la diversidad taxonómica de los Radiolitoidea (12 familias) es mucho mayor que la de los Requienioidea (2 familias).

### Mioforos

Los rudistas son dimiarios y, al igual que en los demás bivalvos, las superficies de fijación de los dos músculos aductores (mioforos) quedan reflejadas en la capa interna de la concha (Figura 6). En una concha de bivalvo con crecimiento hemi-periférico, los mioforos correspondientes de cada valva quedan lo suficientemente opuestos y cerca uno de otro como para permitir que los músculos aductores actúen perpendicularmente a la superficie interna de la concha, asegurando así la eficiencia funcional de los mismos (Figura 8A). En una concha con crecimiento

holo-periférico y umbo alejado de la comisura, de seguir el mismo modelo de inserción, los músculos aductores deberían ser mucho más largos y actuarían oblicuamente a la superficie interna de la concha, resultando mucho menos eficientes (Figura 8B). La solución más primitiva a este problema que se encuentra en la concha de los rudistas consiste en un engrosamiento de la capa interna de la concha, de tal modo que los mioforos se sitúan sobre la superficie de crecimiento quedando cercanos y opuestos en una y otra valva, asegurando así la eficiencia funcional de los músculos aductores (Figura 8C). Consiguiendo el mismo resultado, pero con una mayor economía de material esquelético, se encuentran toda una serie de variaciones del modelo primitivo en distintos grupos de rudistas. Algunas de ellas, junto al modelo correspondiente de charnela en algunos casos, generan nuevos elementos esqueléticos (caracteres morfológicos) en la concha, como las láminas,



**Figura 4.** Distintas formas en las valvas de los Hippuritida. A. Diceratidae (Radiolitoidea), EMP-Rs/n, *Diceras* sp. B. Epidiceratidae (Requienioida), EMP-R181, *Epidiceras moreaui* Bayle, 1873. C. Caprinidae (Radiolitoidea), IGM-4590, *Guzziella bisulcata* Alencáster, 1998. D. Monopleuridae (Radiolitoidea), PUAB-63275, *Monopleura moroi* (Vidal, 1874). E. Monopleuridae? (Radiolitoidea), PUAB-60578, indeterminado. F. Caprotinidae? (Radiolitoidea), PUAB-3914, indeterminado. G. Plagioptychidae (Radiolitoidea), NHMW-1864XL1203, *Plagioptychus paradoxus* Matheron, 1842. H. Plagioptychidae (Radiolitoidea), IGM-2134, *Plagioptychus muellerriedi* Alencáster, 1971. I. Caprinidae (Radiolitoidea), EMP-Rs/n, *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822. J. Requeniidae (Requenioida), EMP-Rs/n, *Requienia ammonia* Goldfuss, 1838. K. Antilocaprinidae (Radiolitoidea), IGM-2173, *Titanosarcolites macgillavryi* Alencaster, 1971. L. Radiolitidae (Radiolitoidea), EMP-Rs/n, *Radiolites angeiodes* Picot de Lapeirouse, 1781. M. Hippuritidae (Radiolitoidea), PUAB-60061, *Hippuritella castroi* (Vidal, 1874). La barra de escala equivale a 10 mm.



**Figura 5.** Epidiceratidae (Requienioidea), con la valva izquierda fija y la valva derecha libre, EMP-R188, *Epidiceras sinistrum* (Deshayes, 1824), y Diceratidae (Radiolitoidea) con la valva derecha fija y la valva izquierda libre, EMP-R183, *Diceras strangulatum* Bayle, 1873. La barra de escala equivale a 10 mm. Abreviaciones para todas las figuras: CA = cavidad accesoria, CAD = cavidad anterodorsal, CP = cavidad posterior, CPP = cavidad paleal principal, D = diente, d = diente incipiente, DA = diente anterior, (DA) = foseta del diente anterior, DC = diente central, (DC) = foseta del diente central, DP = diente posterior, (DP) = foseta del diente posterior, L = ligamento, LMP = lamina del mioforo posterior, LP = línea paleal, MA = mioforo anterior, MP = mioforo posterior, (MP) = foseta del mioforo posterior, P1 = primer pilar, P2 = segundo pilar, VD = valva derecha, VF = valva fija, VI = valva izquierda, VL = valva libre.

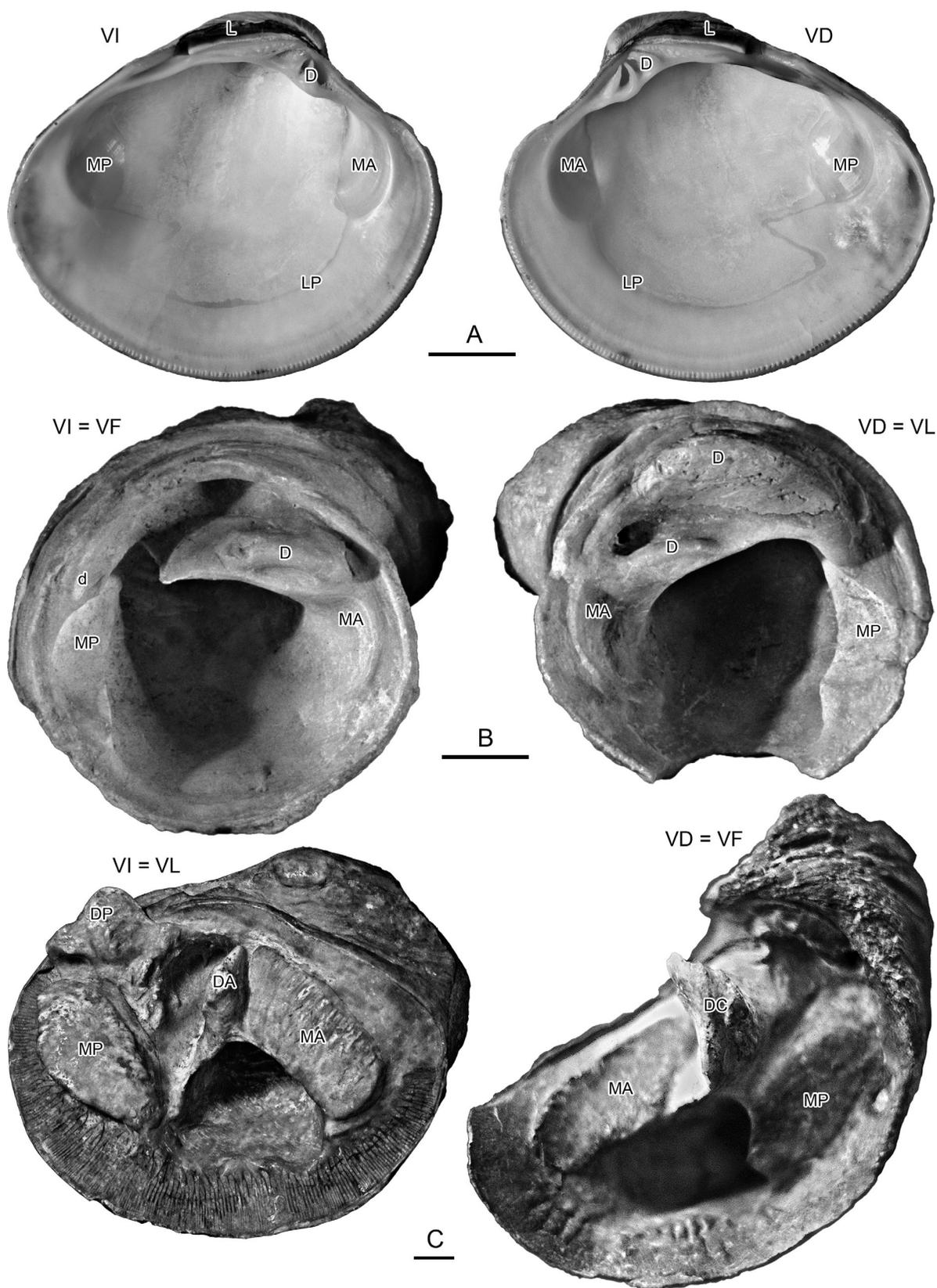
plataformas y apófisis de los mioforos, las cavidades accesorias, y las divisiones de la cavidad principal (Figura 8D-G). La superficie de los mioforos, aunque puede ser lisa, frecuentemente presenta rugosidades o acanaladuras más o menos acentuadas (Figura 7D).

#### Otras estructuras derivadas

Los Requieniidae Kutassy, 1934, que comprenden exclusivamente formas enrolladas, desarrollaron a lo largo de su evolución láminas en los mioforos de una o las dos valvas. Estas láminas ofrecen la misma superficie de fijación, y con la misma orientación, que un engrosamiento de la capa interna de la concha, pero con un notable ahorro de material esquelético. Además de ser observables en sección transversal, son fácilmente identificables en los moldes internos por la presencia de los surcos correspondientes (Figuras 8D; 9A). La ausencia o presencia de láminas, o que la lámina se desarrolle en el mioforo anterior o en el posterior (más frecuentemente), en la valva derecha, en la izquierda, o en ambas, o que desarrolle plataformas asociadas, es un criterio taxonómico y además de utilidad bioestratigráfica (ver: Masse, 1994).

En los Radiolitoidea de concha desenrollada, sin poder

evitar en principio un engrosamiento de la concha interna para soportar los mioforos, se desarrollan apófisis en uno o ambos mioforos y en una o ambas valvas. La rotación de la superficie del mioforo en las apófisis, hacia dentro o hacia fuera, en vez de permanecer paralela al plano de la comisura como originalmente, permite una reducción del grosor de la capa interna de la concha sin menoscabo de la superficie del mioforo (y por tanto de la sección del músculo aductor) y la formación de cavidades accesorias, que pueden ser simples o subdivididas (Figuras 8E-G; 9B). El resultado, en ambos, proporciona un notable ahorro de material esquelético conservando, o aún mejorando, la eficiencia funcional de los músculos aductores (ver: Skelton, 1978). En los Hippuritidae Gray, 1848, el mioforo anterior (apófisis en la valva izquierda) se extiende hacia el lado ventral y adquiere una superficie considerable; posiblemente correspondiera al único aductor funcional, ya que la apófisis en la valva izquierda del mioforo posterior es puntiaguda y se inserta en una profunda foseta en la valva derecha, igual como hacen los dos dientes (Figuras 8H; 9D, E). En el mioforo anterior se distinguen claramente dos partes que, de modo semejante en los otros bivalvos, podrían corresponder a la inserción de la parte del aductor de contracción rápida aunque débil y a la de contracción lenta pero fuerte (Figura 9D, E).



**Figura 6.** Características internas de la concha. A. En un Veneridae (Veneroidea) actual (*Mercenaria* sp.). B. En un Epidiceratidae (Requienoidea), EMP-R711-712, *Epidiceras arietinum* Lamarck, 1805. C. En un Plagioptychidae (Radiolitoidea), EMP-R170-171, *Plagioptychus toucasianus* Matheron, 1842. La barra de escala equivale a 10 mm.

Algunos modelos de aparato cardinal pueden dividir la cavidad paleal principal en dos cavidades, formándose una cavidad antero-dorsal en la valva derecha como en algunos Hippuritidae o una cavidad posterior en la valva izquierda como en algunos Caprinidae y Plagiptychidae (Figura 9B, C, E).

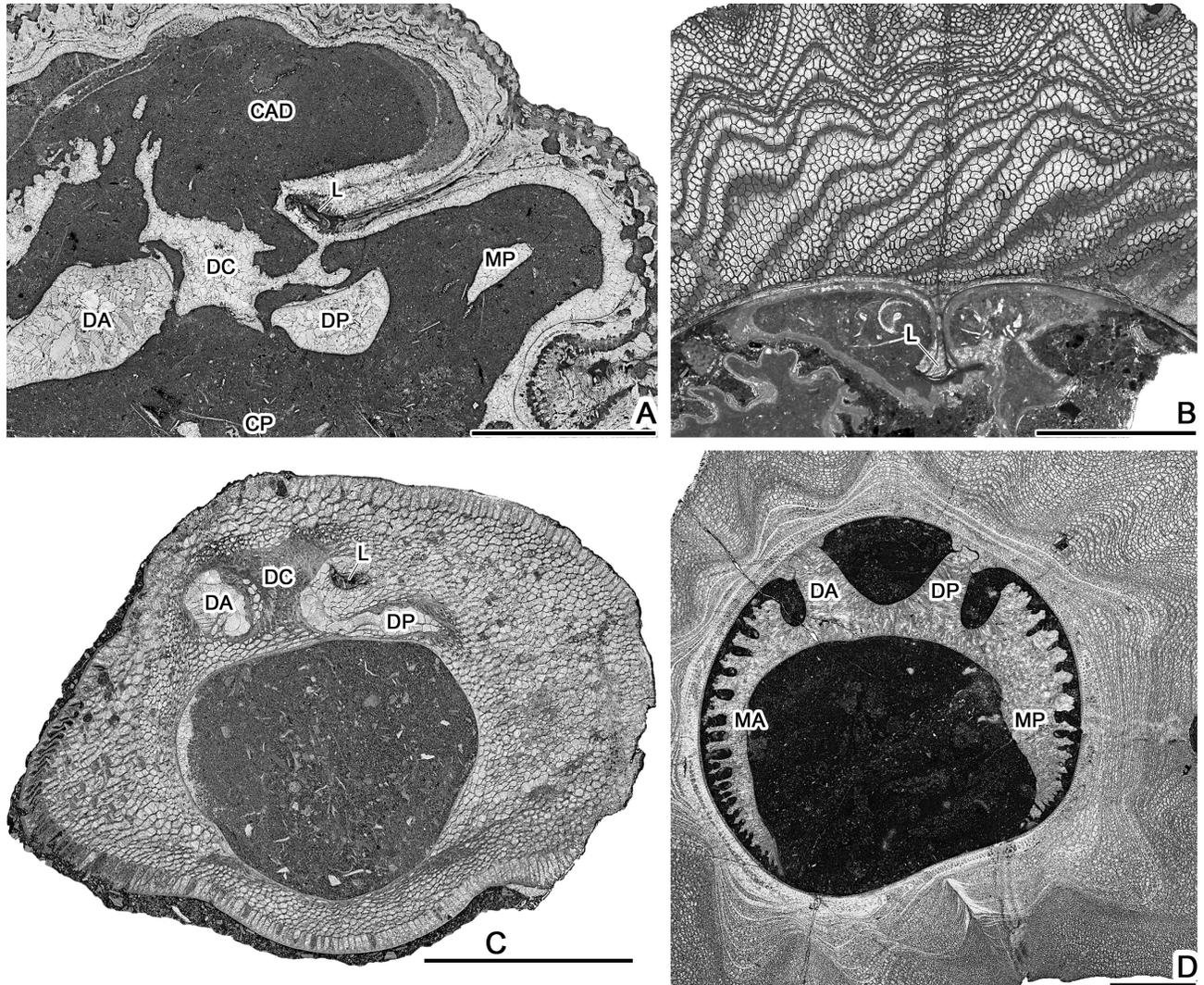
## Estructura

### Capa interna

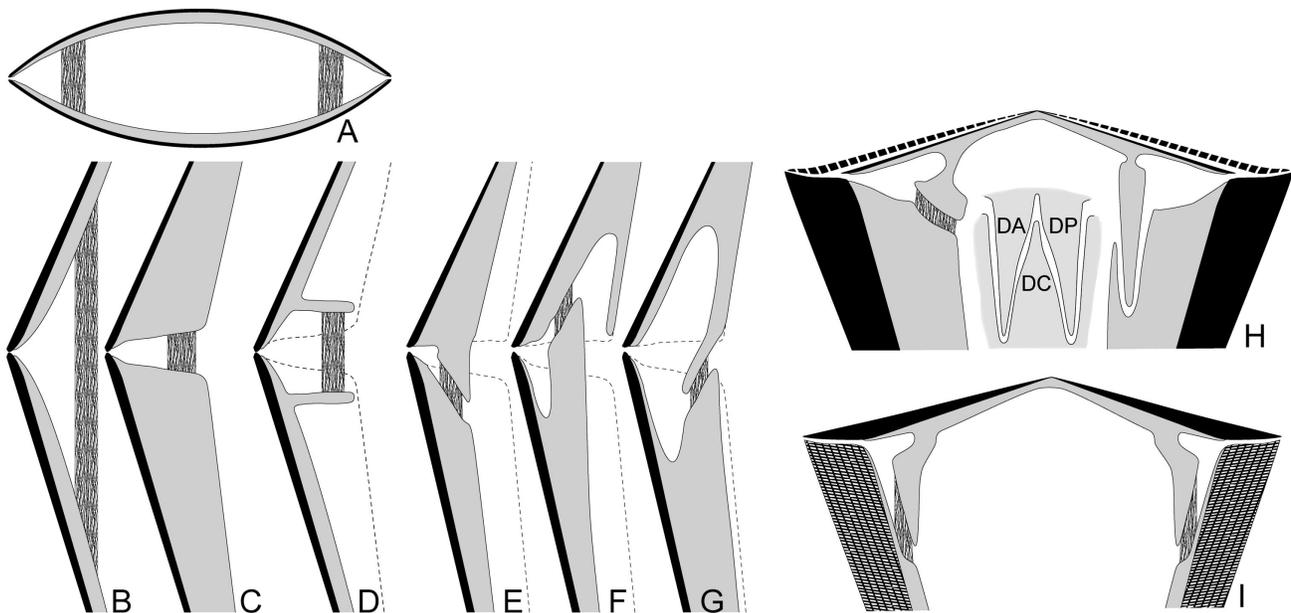
La parte más interna de la capa interna de la concha, puede considerarse como el relleno, con material esquelético, del fondo de la cavidad principal al migrar la masa visceral, junto con la comisura, abapicalmente al crecer la concha. El crecimiento de este material esquelético puede

ser discontinuo, formándose tábulas. Este crecimiento discontinuo puede relacionarse con una mayor velocidad de crecimiento en longitud de la concha. Además de la cavidad principal, también pueden encontrarse tábulas en las cavidades accesorias y en las fosetas. Otro modelo de discontinuidad en el material esquelético de la capa interna de la concha es la formación de vesículas o disepimentos. Éstos, pueden afectar también la parte más externa de la capa interna de la concha, por fuera de las inserciones musculares.

La presencia de canales en la capa interna de la concha es un carácter que se desarrolla en diversas familias de Radiolitoidea (Figuras 4C; 7C; 9B, C). Los canales están abiertos en el margen de la comisura, cerrados adapicalmente y pueden presentar o no tábulas convexas adapicalmente.



**Figura 7.** Secciones transversales de la valva derecha de Radiolitoidea mostrando el ligamento. A. en el extremo de una larga cresta en un Hippuritidae, PUAB-33895, *Vaccinites archiaci* Munier Chalmas in Douvillé, 1892. B. en el extremo de una corta cresta en un Radiolitidae, PUAB-81006, *Radiolites acutocostata* (Adkins, 1930). C. Dentro de una cavidad de la capa interna en un Antilocaprinidae, PUAB-P761-434, *Antilocaprina pugniformis* (Palmer, 1933). D. ausente en un Radiolitidae, IGM-9539, *Tampsia floriformis* Myers, 1968. La barra de escala equivale a 10 mm.



**Figura 8.** Inserción de los músculos aductores en la concha de un bivalvo. A. con crecimiento hemi-periférico, en la pared interna. B-I. con crecimiento holo-periférico. B. ineficiente, en la pared interna. C. en la superficie abapical de la gruesa capa interna. D. en láminas. E. en la superficie externa de una apófisis de la valva izquierda que rebasa el plano de la comisura y en la superficie abapical, inclinada hacia adentro, de la capa interna de la valva derecha. F. con formación de cavidades accesorias, en la superficie externa de una apófisis de la valva derecha que rebasa el plano de la comisura y en la pared interna de la valva izquierda. G. con formación de cavidades accesorias, en la superficie externa de una apófisis de la valva derecha y en la superficie interna de una apófisis de la valva izquierda que rebasa el plano de la comisura. H. Mioforos asimétricos en los Hippuritidae, se han dibujado los dientes en una sección paralela. I. Mioforos simétricos en los Radiolitidae.

Su sección transversal puede presentar distintas formas (circular, elíptica, cuadrangular, poligonal, piriforme, etc.), su diámetro va de capilar a casi alcanzar el mismo grosor de la capa de la concha y se disponen en una o varias hileras, pudiendo ser éstas de canales del mismo o distinto tipo. Normalmente afectan la parte externa de la concha interna, en todo el perímetro o sólo en parte, pero pueden también afectar a los mioforos y los dientes. Los canales pueden presentarse en una sola valva o en las dos. Las paredes de los canales pueden ser extremadamente delgadas, con lo que la mayor parte del volumen de la concha es hueco.

Los tubos huecos que, siendo de mayor diámetro, coexisten con los canales en las dos valvas de los Antillocaprinidae MacGillavry, 1937, se originan por amalgamación de las agudas y largas costillas radiales al aumentar el diámetro de la concha con el crecimiento, por lo que, además de estar abiertos en el margen de la comisura, se abren también adapicalmente entre las costillas. Su pared está formada por capa externa de la concha, tan delgada como en el exterior. Posiblemente fueran estos tubos el principal medio de comunicación con el exterior en un rudista con problemas mecánicos para la abertura de las valvas dado su gran tamaño y su posición recostada sobre el substrato.

#### Capa externa

La capa externa de la concha también puede presentar canales, como ocurre en algunos Radiolitidae d'Orbigny,

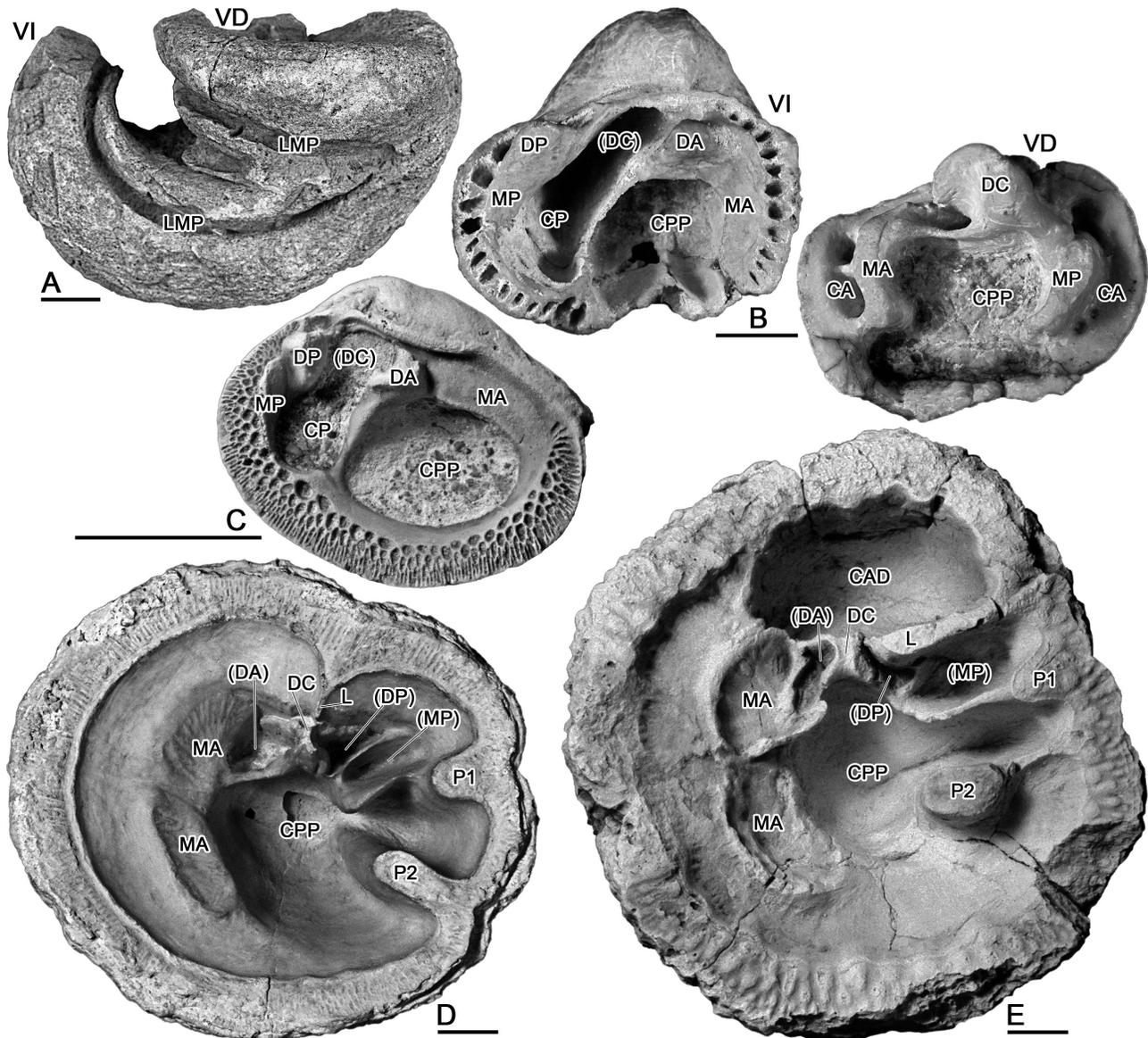
1847, normalmente en la valva izquierda. Generalmente los canales suelen quedar muy separados entre sí dentro del material esquelético, representando únicamente una pequeña parte del volumen de la concha.

Los Hippuritidae presentan un exclusivo y complejo sistema de canales y poros en la capa externa de la concha de la valva izquierda (Figura 10). Los canales, dispuestos radialmente y separados uno de otro por finas paredes, se abren en el margen interno del labio de la comisura. Empiezan en número pequeño cerca del umbo los primeros en formarse, y se van incorporando nuevos canales entre los anteriores al ir creciendo la valva en diámetro. Todos los canales se sitúan aproximadamente en el mismo plano, aunque en algunos casos el inicio de un nuevo canal se sitúa encima de los dos adyacentes hasta que dispone de suficiente espacio entre ellos, formándose en este caso unas protuberancias que se conocen como pústulas, y que son más fácilmente erosionables que el resto de la superficie de la valva. Cerca del umbo, y por problemas de espacio, también es frecuente el solapamiento del inicio de algunos canales. La superficie externa de los canales está atravesada por poros que comunican los canales con el exterior, así como éstos comunican a través del labio de la comisura con la cavidad interior de las valvas. En la parte más distal de la valva, situada encima del labio de la comisura, no hay canales radiales y los poros comunican directamente con

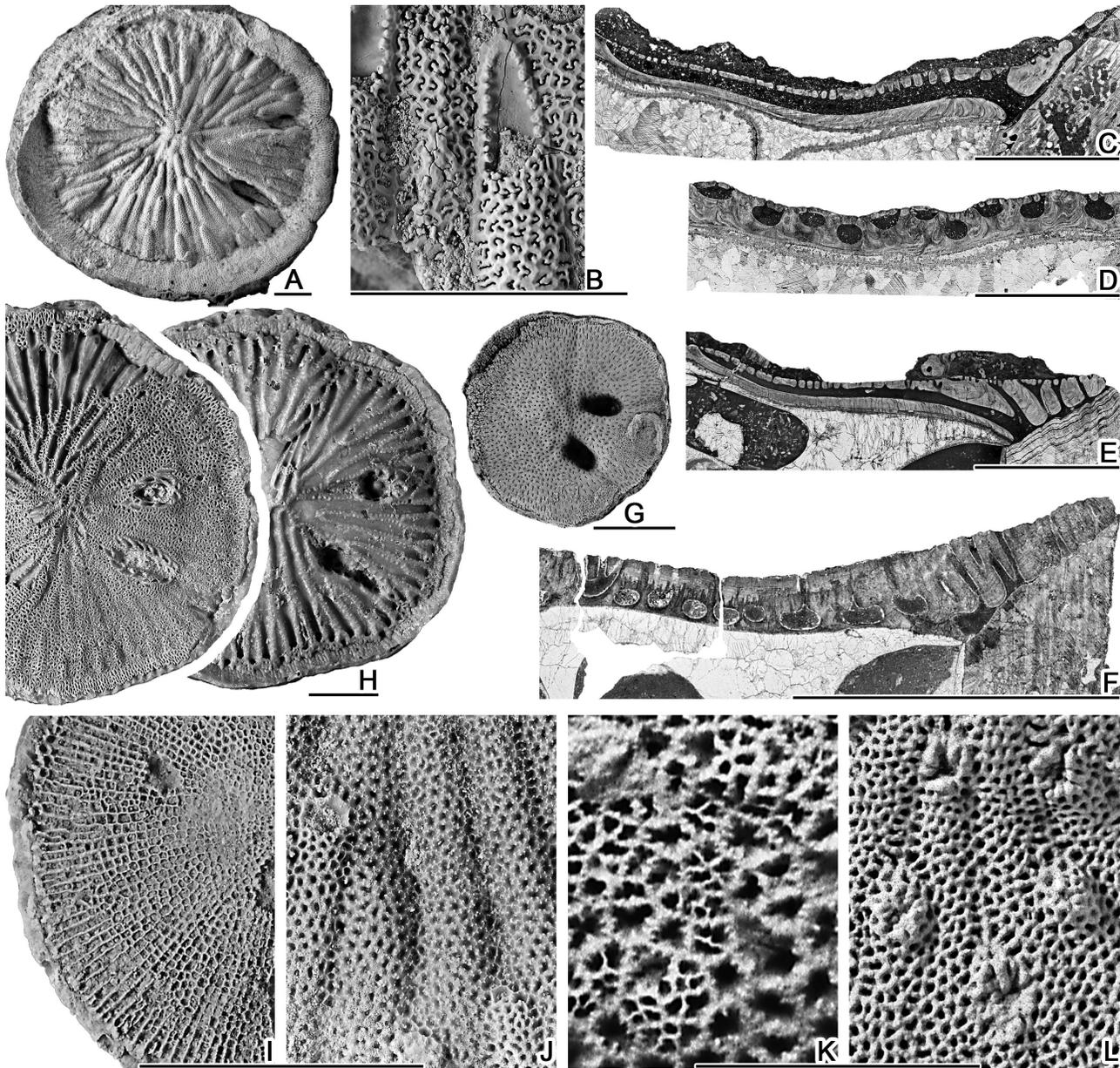
el interior. La morfología de los poros es muy variada (Figura 10B, I-L), hay poros de sección redondeada, lineal, vermiculada o poligonal, así como poros grandes subdivididos (reticulados), y pueden disponerse ordenados, agrupados o irregularmente. Es frecuente que cada poro presente, en sección vertical, forma de embudo. En algunos taxones, la parte de concha por encima de los canales es muy delgada y, como se ha expuesto, los poros comunican directamente con los canales. En otros, esta capa es muy gruesa y la comunicación de los poros con los canales radiales (principales) se realiza mediante unos canales secundarios. La erosión diferencial de la

superficie de la valva, por un lado, puede dificultar la correcta identificación del tipo de poros, pero por otro, puede ayudar a interpretar el modelo ya que facilita, en una única vista, la observación de secciones a distintos niveles.

Posiblemente, dado que las valvas izquierdas bien conservadas de los Hippuritidae son escasas, éstas no eran bien conocidas por algunos autores que han hecho interpretaciones erróneas a partir de observaciones incompletas del sistema de canales y poros. Así, se propuso el género *Yvaniella* Milovanović, 1957 (como *Yvania*



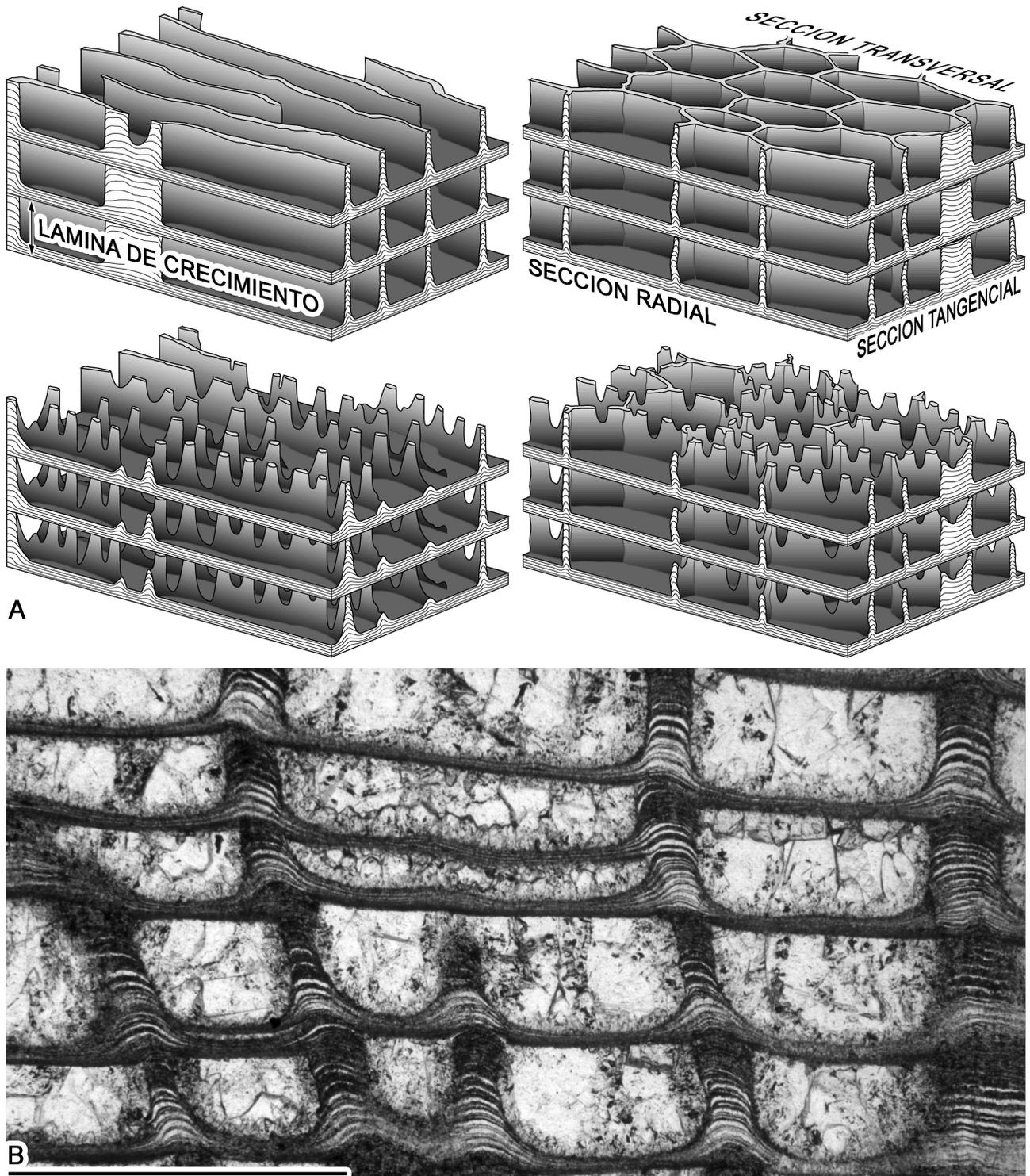
**Figura 9.** A. Molde interno de un Requeniidae (Requeniioidea) mostrando el surco correspondiente a la lámina del mioforo posterior en las dos valvas, PUAB-P284, *Toucasia* sp. B. Vista interna adapical de las dos valvas de un Caprinidae (Radiolitoidea), EMP-R232 y R778, *Praeacprina varians* Paquier, 1905. C. Vista interna adapical de la valva izquierda de un Plagiptychidae (Radiolitoidea), EMP-475, *Mitrocaprina vidali* Douvillé, 1904. D, E. Vista interna adapical de la valva derecha de dos Hippuritidae (Radiolitoidea). D. EMP-Rs/n, *Hippurites radiusus* Des Moulins, 1826. E. EMP-R218, *Vaccinites cornuvaccinum* Bronn, 1831. La barra de escala equivale a 10 mm.



**Figura 10.** Sistema de canales y poros en la capa externa de la concha de la valva izquierda en los Hippuritidae. A-D. *Hippurites radiosus* Des Moulins, 1826. A. Vista apical, PUAB-46000. B. Detalle de los poros lineales vermiculados y del inicio de un canal erosionado, PUAB-64085. C. Sección radial cortando longitudinalmente un canal y el labio de la comisura, PUAB-46105. D. Sección tangencial cortando transversalmente los canales, mismo ejemplar. E. Sección radial cortando longitudinalmente un canal y el labio de la comisura, PUAB-29108, *Vaccinites oppeli* (Douvillé, 1892). F-G. *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. F. Sección tangencial cortando transversalmente los canales radiales y longitudinalmente los canales secundarios que comunican con los poros, PUAB-27997. G. Vista apical, PUAB-49898. H. Vista apical de dos valvas izquierdas diferentemente erosionadas, PUAB-81281 y 81286, *Vaccinites vesiculosus* (Woodward, 1855). I-L. Detalle de los poros. I. cuadrangulares alineados, PUAB-34540, *Hippuritella maestrei* Vidal, 1874. J. poligonales, PUAB-1783, *Hippuritella sulcatissima* (Douvillé, 1892). K. reticulados, erosionados en la parte inferior derecha, EMP-R219, *Vaccinites corbaricus* Douvillé, 1891. L. poligonales, con pústulas, EMP-R519 y R520, *Hippuritella sulcatissima* (Douvillé, 1892). La barra de escala equivale a 10 mm.

en Milovanović (1936)), interpretando como un modelo particular del sistema de poros y canales la observación de los poros de la zona marginal abriéndose sobre el amplio labio de la comisura, y del inicio de dos de los canales radiales por erosión de una pústula cerca del umbo, en una

valva izquierda de Hippuritidae con el sistema general de poros y canales como se ha descrito más arriba. El ejemplar usado para erigir *Yvania maestrichtiensis* Milovanović, 1936, corresponde a lo que se conoce usualmente como *Hippurites heritschi* Kühn, 1947, con lo que, además



**Figura 11.** A. Modelos principales de estructura en la capa externa de la concha de los radiolitidae. Modificado de Pons y Vicens (2008). B. Detalle de los micro-ritmos dentro de las láminas de crecimiento, PUAB-25971, *Rosellia* sp. La barra de escala equivale a 1 mm.

de resultar innecesario el género *Yaniella*, la especie *heritschi* cae en sinonimia con *maastrichtensis*.

Los Hippuritidae se caracterizan, además, por la presencia de tres invaginaciones de la capa externa de

la concha en la valva derecha, la cresta del ligamento y los dos pilares (Figura 9D, E). Estos últimos presentan el extremo distal redondeado o ensanchado, en coincidencia con los dos ósculos de la valva izquierda. Algunos taxones presentan además otras invaginaciones,

siendo éstas discontinuas en algunos de ellos. Dado que los canales de la valva izquierda se abren en el margen interno del labio de la comisura, estas invaginaciones en la valva derecha repercuten necesariamente en el sistema de poros y canales en la valva izquierda. Los canales radiales se abren también sobre las invaginaciones, ya que éstas corresponden al margen externo, y por falta de espacio dejan de ser radiales, son cortos y verticales. En valvas izquierdas bien conservadas, externamente se observa sólo una discontinuidad en la disposición radial regular, en coincidencia con cada una de las tres invaginaciones. Es frecuente que la erosión deje visibles los cortos canales situados verticalmente alrededor de los ósculos o, por erosión más acentuada, son también visibles sobre la cresta del ligamento y el pedúnculo de los dos pilares (Figura 10H). Las tres invaginaciones características ya se formaron en los primeros estadios de crecimiento de la concha, las otras aparecen sucesivamente después, más o menos en ciclos, y se desarrollan progresivamente. Así, la disposición radial original de los canales se convierte a lobular en abanico. Cuando las invaginaciones son numerosas y muy próximas entre sí, no hay espacio suficiente para el desarrollo en longitud (horizontal) de los canales y quedan únicamente hileras dobles de cortos canales verticales encima de cada invaginación. Si las invaginaciones, además de numerosas y próximas entre sí, son discontinuas (moniliformes: como cuentas de rosario), se abre un único canal vertical corto sobre cada cuenta.

La presencia de ósculos en la valva izquierda, aunque no asociada a un sistema de canales, también se ha observado en algunos *Radiolitidae*.

La capa externa de la concha puede presentar discontinuidades de crecimiento, formando láminas de crecimiento de estructura “celular”, que permiten la construcción de conchas de gran espesor con un mínimo de material esquelético (Figura 7B, D). La estructura de la capa externa en los *Radiolitidae* ha sido analizada desde un punto de vista de morfología constructiva por Pons y Vicens (2008). Los dos modelos fundamentales consisten en la formación de crestas radiales o bien de paredes prismáticas poligonales sobre una formación laminar continua en cada lámina de crecimiento (Figura 11). Crestas y paredes son el resultado del crecimiento diferenciado en algunos puntos de la lámina de crecimiento a expensas de un menor crecimiento en otros, como puede observarse por los micro-ritmos de crecimiento dentro de cada lámina. Tanto crestas como paredes pueden ser incompletas.

Una estructura comparable se da en algunos *Hippuritidae*, hasta ahora sólo reportados en América, como *Caribbea muellerriedi* (Vermunt, 1937). En este caso, se forman crestas radiales por pliegues radiales muy agudos en láminas continuas.

## Consecuencias y aplicaciones

Es frecuente que las conchas fósiles de los rudistas se encuentren incluidas en roca calcárea dura, pudiéndose observar sus caracteres únicamente en sección. Necesitamos imaginarnos estas estructuras en 3D a partir de secciones convenientemente orientadas. Aunque no es tan frecuente, también se encuentran conchas aisladas, libres de matriz. Podemos observar todos sus caracteres externos, pero necesitamos cortar los ejemplares para observar los internos. Actualmente, la tomografía por rayos X computerizada permite la observación de todos los caracteres, en ambos casos, sin destrucción del ejemplar (ver: Molineux *et al.*, 2007).

Algunos entre los caracteres morfológicos descritos, o combinaciones de ellos, aparecieron únicamente y son característicos de alguna familia, pero otros son caracteres convergentes que aparecieron en distintas líneas filéticas. Identificar estas convergencias ha representado un gran avance para la taxonomía y filogenia de los rudistas.

Todo este conjunto de caracteres, con sus variaciones, son responsables de la enorme diversidad morfológica y taxonómica de los rudistas. Su interpretación funcional y ecológica, junto al estudio de los sedimentos donde se encuentran los distintos taxones, contribuye en buena medida a comprender el ecosistema marino de los márgenes someros del Tethys durante el Cretácico. Las publicaciones sobre el tema son muy numerosas. Asimismo, dado que esta gran diversidad morfológica y taxonómica se originó progresivamente durante un periodo de tiempo geológico relativamente corto, los rudistas son de gran utilidad bioestratigráfica en sedimentos de plataforma. También, es de utilidad su distribución paleobiogeográfica para reconstrucciones paleogeográficas (ver: Philip, 1998).

El hecho de que la capa externa de la concha de los rudistas se conserve frecuentemente sin cambios en la mineralogía y microestructura, debidos a la diagénesis, ha propiciado que sean ampliamente utilizados para estudios geoquímicos, tanto para obtener datos sobre paleotemperaturas como para dataciones absolutas. Estas últimas calibran los esquemas bioestratigráficos propuestos. De modo semejante, los micro- y mega-ritmos observados en las láminas de crecimiento de la capa externa de la concha de los rudistas se han relacionado con distintos ciclos astronómicos o biológicos (ver por ejemplo: Steuber, 1996, 2003; Steuber *et al.*, 2005; Scott, 2010).

## Agradecimientos

El Instituto de Geología de la UNAM nos invitó a participar en este merecido homenaje a la Dra. Gloria Alencáster. Los editores y demás personal adscrito a ‘Paleontología

Mexicana' hicieron verdaderamente milagros para que este trabajo fuera publicado a tiempo. Los ejemplares fósiles ilustrados proceden de la antigua colección de *L'École supérieur des Mines de Paris*, conservada en la *Université Claude Bernard, Lyon I* (siglas EMP), de la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM (siglas IGM), del *Naturhistorisches Museum Wien* (siglas NHMW), y de las Colecciones de Paleontología de la *Universitat Autònoma de Barcelona* (siglas PUAB). Este trabajo ha sido financiado por el proyecto CGL2007-60054 del Ministerio de Educación y Ciencia de España. Nuestro más sincero agradecimiento a todas estas instituciones y sus personas responsables.

### Referencias bibliográficas

- Bouchet, P., Rocroi, J.-P., Bieler, R., Carter, J.G., Coan, E.V., 2010, Nomenclator of Bivalve Families and Classification of Bivalve Families: *Malacologia*, 52, 1-184.
- Carter, J.G. (+ 51 autores), 2011, A Synoptical Classification of the Bivalvia (Mollusca): *Paleontological Contributions. The University of Kansas, Paleontological Institute*, p. 4, 1-47.
- Dechaseaux, C., 1969, Classification, in Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N. Mollusca 6, Bivalvia (2 of 3)*: Boulder, Colorado, Geological Society of America, and Lawrence, Kansas, University of Kansas Press, N766.
- Masse, J.-P., 1994, L'évolution des Requiieniidae (Rudistes) du Crétacé inférieur: caracteres, signification fonctionnelle adaptative et relations avec les modifications des paléoenvironnements: *Geobios*, 27 (3), 321-333.
- Molineux, A., Scott, R.W., Ketcham, R.A., Maisano, J.A., 2007, Rudist taxonomy using X-ray computed tomography: *Palaeontologia Electronica*, 10 (3) 13A, 6 p.
- Philip, J., 1998, Biostratigraphie et paléobiogéographie des rudistes: évolution des concepts et progrès récents: *Bulletin de la Société géologique de France*, 169 (5), 689-708.
- Philip, J., Babinot, J.F., Tronchetti, G., Fourcade, E., Azema, J., Guiraud, R., Bellion, Y., Ricou, L.E., Vrielynck, B., Boulin, J., Cornee, J.J., Herbin, J.P., 1993, Late Cenomanian Palaeoenvironments (94-92 Ma), in Dercourt, J., Ricou, L.E., Vrielynck, B. (eds), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps*, Rueil-Malmaison, BEICIP-FRANLAB.
- Pons, J.M., Vicens, E., 2008, The structure of the outer shell layer in radiolitic rudists, a morphoconstructional approach: *Lethaia*, 41, 219-234.
- Raup, D.M., 1966, Geometric analysis of shell coiling: General problems: *Journal of Paleontology*, 40, 1178-1190.
- Scott, R.W., 2010, Numerical ages of selected rudist Bivalvia: Preliminary results: *Turkish Journal of Earth Sciences*, 19, 769-790.
- Skelton, P.W., 1978, The evolution of functional design in rudists (Hippuritacea) and its taxonomic implications: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 284, 305-318.
- Steuber, T., 1996, Stable isotope sclerochronology of rudist bivalves: Growth rates and Late Cretaceous seasonality: *Geology*, 24 (4), 315-318.
- Steuber, T., 2003, Strontium isotope stratigraphy of Cretaceous hippuritid rudist bivalves: rates of morphological change and heterochronic evolution: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 200, 221-243.
- Steuber, T., Rauch, M., Masse, J.-P., Graaf, J., Malkoč, M., 2005, Low-latitude seasonality of Cretaceous temperatures in warm and cold episodes: *Nature*, 437 (27), 1341-1344.