

## LES RUDISTES DU CRETACE SUPERIEUR

Les rudistes ont été successivement classés parmi les polyptères, les brachiopodes... enfin les lamellibranches avec Woodward (1854). C'est Lamarck, en 1819, qui les nommera "Rudistes" (du latin *rudis* rude) par allusion aux rugosités externes de la coquille, qui rapprochent ses individus des huîtres. Ils ont toujours intrigué par leur morphologie bizarre et quelque peu aberrante. Les spécialistes pensent qu'elle est déterminée par un mode de vie très particulier, l'animal vivant fixé par une valve de sa coquille dès le début de sa vie.

L'observation sur le terrain permet de constater que ce sont des animaux souvent grégaires, vivant en colonies, capables d'édifier de véritables constructions récifales, parfois de grande dimension.

Les rudistes se sont totalement éteints à la fin du Secondaire, sans laisser de descendants actuels qui pourraient permettre, par extrapolation, d'imaginer leur mode de vie (ce qui est possible en partie, par exemple pour les Ammonoïdes, grâce aux nautilus actuels); c'est pourquoi la paléobiologie de ces animaux est très mal connue.

Ils offrent au Crétacé, comme nous allons le voir, un intérêt stratigraphique, écologique, climatologique, géographique.

### Position systématique

Les rudistes sont des mollusques lamellibranches (embranchement), bivalves (classe) avec deux valves gauche et droite très inégales: l'une réduite et l'autre profonde; hétérodontes (sous-classe), pachyodontes, car au niveau de la charnière il y a des dents cardinales peu nombreuses, fortes, massives, de grande taille (fig. 1); ordre des *Hippuritoida* (classification de Colette Dechaseaux, Moore, 1969).

On distingue plusieurs familles dont deux dominantes dans nos régions, au Crétacé supérieur: les *Hippuritidae* (*Hippurites*, *Vaccinites*) à coquille striée longitudinalement, à trois sillons profonds, L, S, E (fig.2), face aux trois excroissances internes de la coquille: L, S, E (fig.6); les *Radiolitidae* à coquille munie, au niveau des stries d'accroissement, de lames externes plus ou moins saillantes, ondulées, parfois épaisses; les ondulations de ces dernières, au niveau des sinus S, E, sont souvent accentuées et toujours dirigées vers le haut (fig. 3).

### Intérêt stratigraphique des rudistes

Ils ont eu une existence relativement limitée dans le temps. Apparus au Jurassique supérieur, ils ont totalement disparu au Maëstrichtien, et ont donc évolué entre -145 et -66,7 M.a., la période florissante étant le Crétacé.

Les *Hippuritidae* ont vécu au Crétacé supérieur, de - 90 M.a. (Turonien) à - 66,7 M.a. (Maëstrichtien); les *Radiolitidae* au Crétacé moyen et supérieur, de - 109 M.a. (Aptien) à -66,7 M.a. Les rudistes de nos régions se sont donc éteints un peu avant la fin du Crétacé.

Le premier rudiste est *Diceras* (*D. arietinum*, *Plesiodiceras*), genre du Jurassique supérieur (du Rauracien et Kimméridgien), que l'on rencontre dans la Meuse, l'Yonne et les Charentes; c'est un bivalve à très forte coquille, avec deux valves en forme de cornes enroulées, la plus grande, la valve droite, assurant la fixation de l'animal au substrat rocheux (fig.4).

Il semble que l'ancêtre des rudistes soit un bivalve à coquille épaisse, à dents développées, de la famille des *Megalodontidae*, *Eumegalonodon cucullatus* Goldfuss, du Dévonien.

Les rudistes présentent donc un intérêt biostratigraphique certain, par suite d'une évolution rapide des *Radiolitidae*, surtout de l'Aptien au Turonien supérieur, et des *Hippuritidae* à partir du Turonien, date à laquelle ils apparurent. Grâce à ces fossiles (avec les ammonites et le plancton), la datation des couches a pu être établie avec précision, notamment dans toutes les régions du pourtour méditerranéen.



Fig. 4 - *Diceras arietinum*, Lamarck.  
Individu dont les deux valves  
sont réunies : a, point d'attache  
de la valve droite fixée.

### Organisation

Les rudistes sont des lamellibranches un peu particuliers: la valve droite est profonde, rugueuse, conique, fixée au support par son extrémité, la masse viscérale occupant une place restreinte à sa partie supérieure.

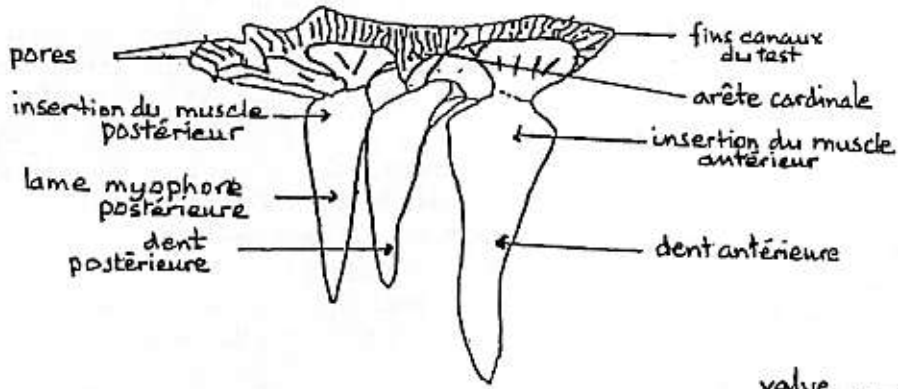


Fig. 1 - Valve gauche d'Hippuritidae

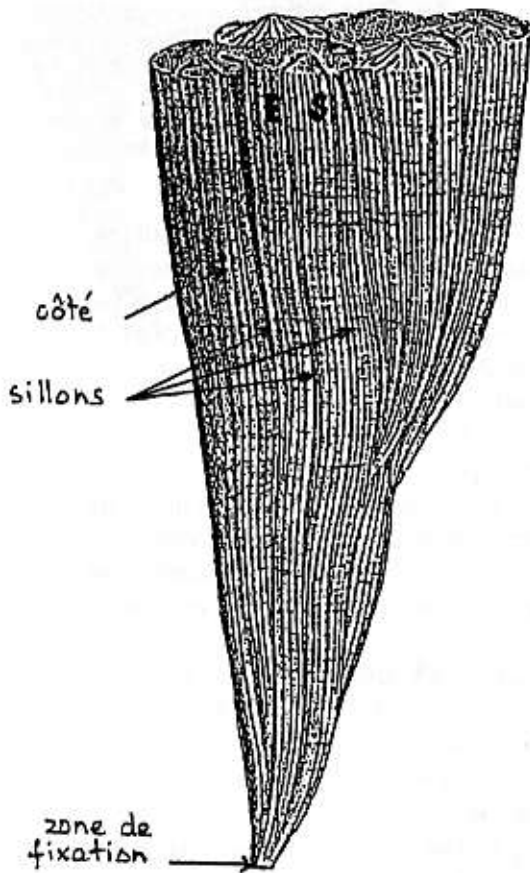
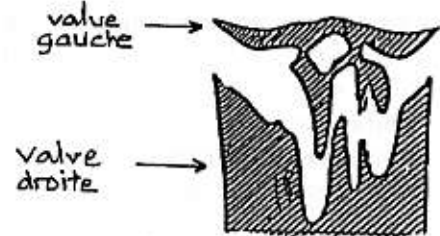
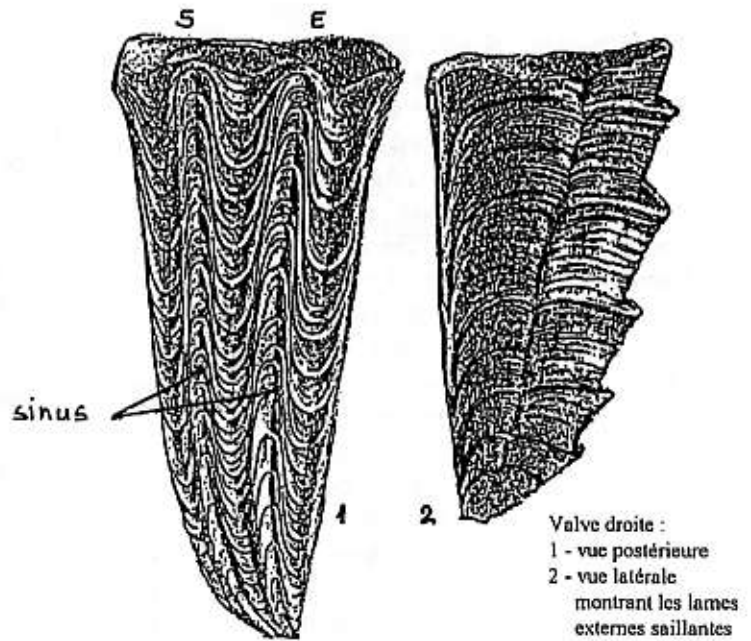


Fig. 2 - *Hippurites organisans*, Desmoul (six accolés)



Valve droite et valve gauche vues de dessus



Fig. 3 - *Radiolites Toucasiana*, d'Or.

Le test épais (8 cm par exemple chez certains *Radiolitidae*) qui caractérise la vie récifale, est formé principalement de deux couches:

- une couche externe rugueuse, formée de prismes de calcite parallèles entre eux, obliques à la coquille, et de conchyoline (scléroprotéine),
- une couche interne lamelleuse (= feuilletée), lisse, avec dépôts, plus ou moins parallèles à la surface, d'aragonite (variété de carbonate de calcium qui disparaît plus vite que la calcite sous l'action des eaux acidulées, au cours de la fossilisation) et d'un réseau de conchyoline.

Ils vivaient dans une eau très riche en bicarbonate de calcium, sur les plates-formes carbonatées de la Téthys.

Le test est souvent creusé de nombreuses cavités ou de canaux rayonnants dont le rôle reste inconnu, si ce n'est peut être l'allègement du test sans perte de solidité.

Le rudiste était presque toujours fixé au fond marin par l'une des deux valves, généralement la droite (la région des sillons, des sinus, étant la région postérieure de l'animal); la valve fixée est la plus épaisse et la plus grande et la valve libre, la plus petite. Avec l'évolution, il y a désérialisation progressive des valves: les rudistes du Jurassique supérieur présentent deux valves enroulées et à peu près symétriques (*Diceras*); ceux du Crétacé inférieur (fig. 5), une valve plate et une valve enroulée (*Requienia*, *Toucasia*) ceux du Crétacé supérieur, une valve plate et une valve droite (*Radiolites*, *Hippurites*). La valve fixée, résistant aux mouvements des vagues, est devenue, avec l'évolution, de plus en plus grande, cylindro-conique à conique, parfois arquée ou un peu tordue sur son axe; haute, elle éloigne l'ouverture des deux valves du fond marin. On trouve beaucoup de rudistes qui ont l'extrémité de la valve fixée, cassée; les rares coquilles qui sont entières montrent une extrémité très légèrement torsadée (comme si la valve avait du mal à se désérialiser entièrement). La valve libre, beaucoup plus réduite, non spiralée, ne joue qu'un rôle de simple opercule ou couvercle, ou clapet de pressurisation, lorsque la mer était exceptionnellement basse.

Certains rudistes, de forme évasée, étaient posés seulement sur le fond sablo-vaseux de la mer, couchés sur le côté, dans le milieu calme de l'arrière-récif (cas d'un certain nombre de *Radiolites*).

La fixation de la coquille, ayant lieu au commencement et pendant tout le temps de la croissance du rudiste, peut provoquer, en fonction du milieu, des changements dans la forme extérieure de la coquille. La valve profonde peut même se courber, pendant la croissance, vers le côté d'où provenaient certainement les influences propices (nourriture et oxygène). Ce pouvoir d'adaptation aux changements de faciès est plus développé chez les *Radiolitidae* que chez les *Hippuritidae*, considérés comme les rudistes les plus évolués.

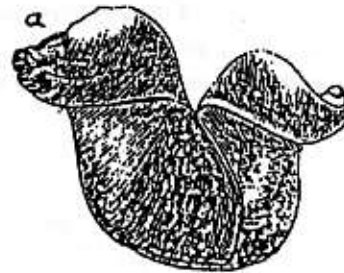


Fig. 5 - *Requienia Ammonia*, Goldfuss.  
a, point d'attache de la valve gauche.

Notons qu'il n'y a pas d'articulation véritable comme chez les autres bivalves, pas de ligaments au niveau de la charnière qui permettent l'entrebâillement des deux valves; le soulèvement de la valve supérieure, nécessaire à la circulation de l'eau dans l'animal, nécessitait peut-être le gonflement de certains tissus musculaires, par exemple du pied, et le relâchement des muscles adducteurs antérieurs et postérieurs (qui réunissent les deux valves, et dont les points d'attache ont laissé des empreintes sur les apophyses et les lames myophores).

Les deux dents très fortes de la valve supérieure coulisent à l'intérieur de la valve fixée et assurent ainsi un guidage dans le soulèvement de la valve operculaire.

Les empreintes laissées par les organes sur la coquille interne et sur le birostre (matière organique ayant subi une rapide calcification postmortem, sous forme de calcaire micritique de structure pelletoidale), ont permis de reconstituer en partie la masse viscérale (fig. 7 et 8).

Les rudistes avaient sans doute : un cœur à 2 oreillettes et 1 ventricule, des reins, un pied ventral massif (les rudistes sont des pélecypodes, par opposition aux gastéropodes), des

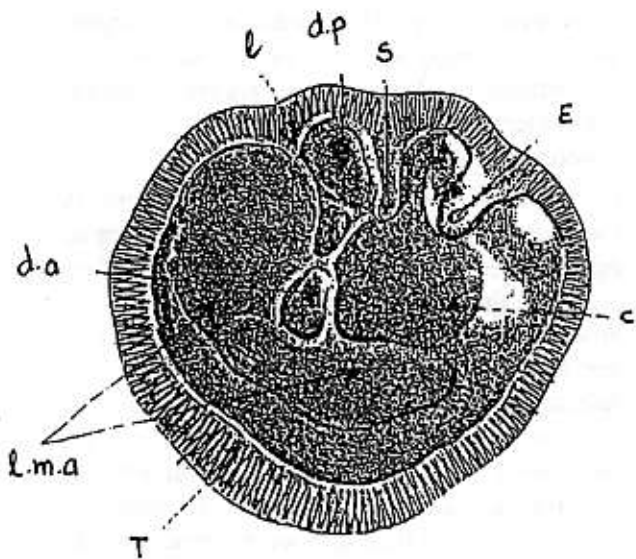


Fig. 6 - Coupe transversale au niveau de la valve droite d'un Hippuritidae :

- d.p : dent postérieure sectionnée
- d.a : dent antérieure sectionnée
- l : arête ligamentaire
- c : cavité générale
- l.m.a : lames myophores du muscle adducteur antérieur
- S : pilier S
- E : pilier E
- T : test

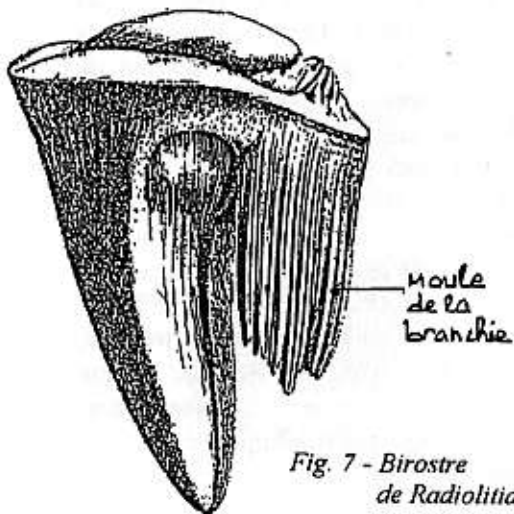


Fig. 7 - Birostre de Radiolitidae

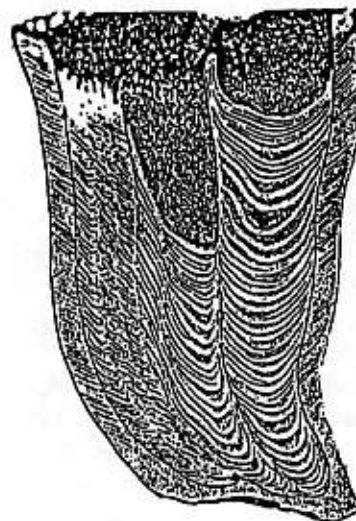
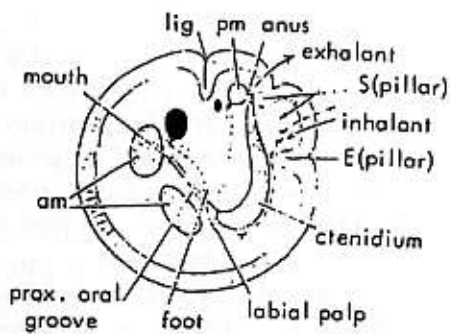
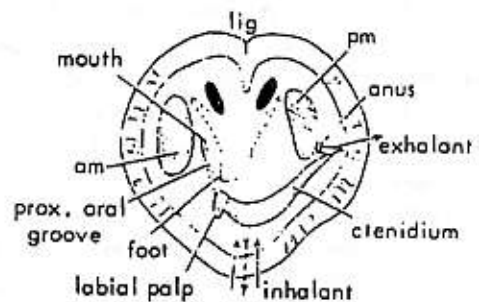


Fig. 9 - Coupe longitudinale d'une valve droite, montrant les couches du test et les cloisons internes.



1 - Hippurites



2 - Radiolites

Fig. 8 - Morphologie des rudistes

Interiors of *Hippurites* (1) and *Radiolites* (2.) with indications of inhalant and exhalant water currents (full-line arrows) and cleaning currents (broken-line arrows), possible disposition of visceral mass and foot marked by light broken lines, teeth sockets solid black (1029a). [Explanation: am, pm, anterior and posterior myophores; lig, ligament.]

(Moore, 1969)



glandes génitales (unisexuées, pas d'organes d'accouplement), 3 paires de ganglions reliés par des connectifs au niveau des muscles et branchies, un tube digestif avec une bouche entourée de palpes labiaux et un estomac avec "stylet cristallin" qui facilite la digestion des hydrates de carbone, des branchies lamelleuses ou cnéidies riches en récepteurs tactiles et visuels (= ocelles). Ces dernières baignent dans l'eau qui a pénétré à l'intérieur de la coquille; elles ont un rôle respiratoire et un rôle de captation par filtrage des particules nutritives contenues dans l'eau. Le tout est entouré par le manteau dont le bord laisse à l'intérieur de la coquille une empreinte palléale. Le manteau, qui ménage deux ouvertures siphonales S, E, d'entrée et de sortie de l'eau, fabrique extérieurement la coquille. La valve profonde est divisée par des cloisons en forme de ménisque (indiquant les différentes étapes de la croissance de la coquille); l'animal n'occupe que la dernière loge, d'ailleurs très réduite compte tenu de l'épaisseur du test (fig. 9).

#### Intérêt écologique: l'écosystème récifal

Les rudistes sont les seuls mollusques qui furent capables de former d'énormes colonies comme les récifs coralliens. Ils vivaient dans le même biotope qu'eux. Si certains vivaient isolés (*Durania*) dans les couches marno-sableuses ou marneuses, ils étaient le plus souvent groupés, proches les uns des autres, séparés par de la marne ou du calcaire marneux, c'est le cas des *Radiolitidae*. La plupart du temps, ils étaient agglutinés en colonies: ils se touchaient et même parfois s'enchevêtraient. Ce sont des formes plutôt cylindro-coniques qui ont fossilisé en position de vie et ont formé ainsi, avec d'autres organismes telles les algues encroûtantes, de grands récifs calcaires: calcaires à *Hippuritidae* du Crétacé supérieur de la Barre de La Cadière (Var) ou de la Montagne des Cornes (Aude). Selon M. Bilotte, de l'université de Toulouse, cette "montagne" (en fait une grosse colline d'environ 3 km<sup>2</sup> s'élevant environ à 700 m) est un ancien récif-barrière de plateforme interne composé, du sud au nord, de trois parties distinctes (fig. 10 et 11):

- une zone (=arrière-récif) à texture baffle-stone, où les rudistes isolés alternent avec des couches marneuses à algues et polypiers isolés, foraminifères benthiques,
- le récif-barrière calcaire, à texture frame-stone, riche en *Hippuritidae* (99% de la faune):

*H. oornuvaccinum*, *H. bioculatus*, *H. organisans*, accompagnés un peu plus loin de madréporaires, bryozoaires, algues calcaires, échinodermes réguliers, nérinées... : c'est le synclinal de Rennes-les-Bains,

- une zone bordière de démantèlement de l'avant-récif, à texture bindstone, où se sont accumulés des débris fossiles arrachés au récif par la mer et des foraminifères planctoniques, dans du sédiment marno-calcaire. Ces récifs calcaires, stratifiés grâce à plusieurs générations de rudistes, sont appelés des biohermes (1 à 10 m de haut sur 10 à 50 m de long) ou des biostromes ( hauteur plus réduite) suivant leur importance. Les rudistes de la première génération s'installent sur un substrat meuble, sablo-vaseux, en position inclinée (vers les courants littoraux qui renouvellent nourriture et oxygène), puis ils tendent à se redresser au cours de leur croissance. Les coquilles brisées ou non des premières générations servent de substrat aux suivantes; la population acquiert ainsi rapidement une densité importante par accroissement pseudo-stolonifère (fig. 13). A La Tour Blanche (Dordogne), les espèces du Turonien moyen (*Radiolites beaumont*) vivaient dans un lagon, vasière carbonatée favorable à leur mode de vie (Platel, 1974, 1987), le calcaire dans lequel on les trouve est très fin, tendre, très blanc, d'aspect crayeux. D'une manière générale, leur développement répondait à des exigences trophiques en rapport avec leur éthologie alimentaire de type filtreur. Les rudistes, microphages suspensivores, devaient filtrer l'eau de mer afin d'en retenir le phytoplancton, en instaurant un courant grâce à l'ouverture des deux valves. Le milieu marin devait être un peu agité pour assurer un flux assez important de particules nutritives et d'oxygène. Ils étaient sensibles à la pureté et à la clarté des eaux (les particules argileuses en suspension réduisent la pénétration de la lumière et entraînent la disparition des rudistes) et à leur salinité (dans quelques cas pourtant il a été observé, dans des environnements littoraux du Maëstrichtien, des associations radiolitidés, elphidiidés, charophytes qui témoignent d'une possible dessalure).

#### Intérêt climatologique des rudistes

La composition isotopique de l'oxygène <sup>18</sup>O/<sup>16</sup>O et du carbone <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C du carbonate des tests de foraminifères benthiques permet de conclure que la température de l'eau était élevée; les rudistes vivaient dans une eau chaude (autour

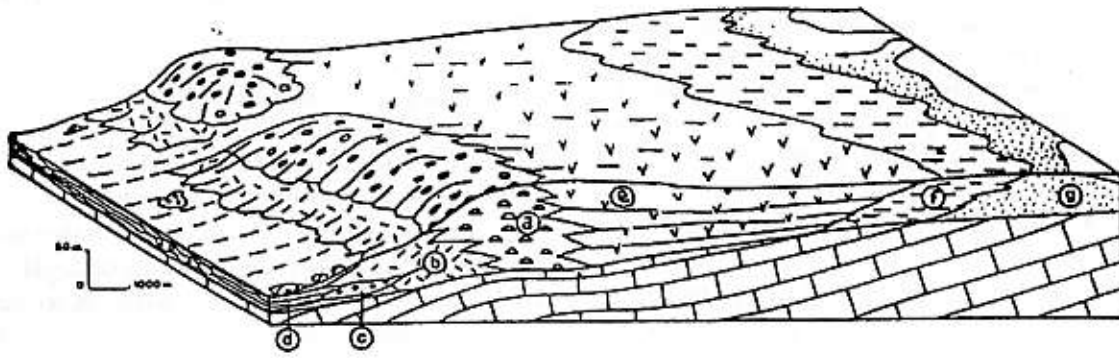


Fig. 10 - Reconstitution schématique d'une plate-forme carbonatée à rudistes :  
 a : bioconstruction à rudistes, coelentérés, algues - b : talus bioclastique -  
 c : brèches récifales - d : marnes du domaine externe - e : plate-forme à rudistes,  
 foraminifères benthiques....- f : frange paralique - g : terrigène fluvio-deltaïque.



Framestone



Ballaststone



Bindstone

Fig. 11 - Texture des groupements à rudistes

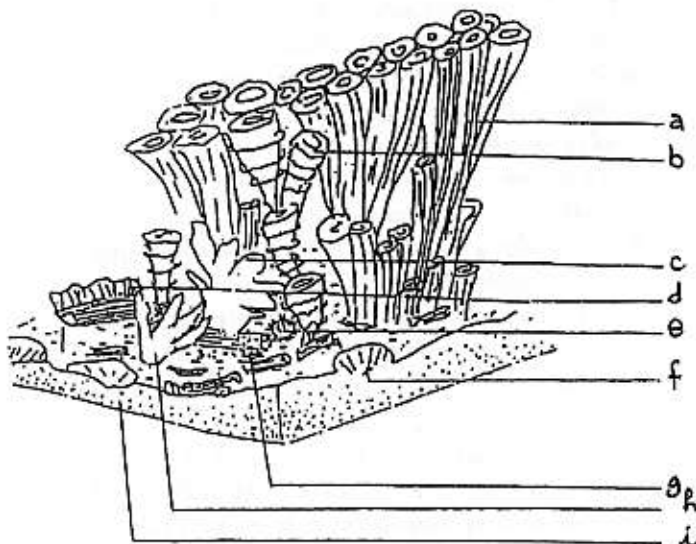


Fig. 13 - Bloc-diagramme montrant les relations entre les différentes espèces dans le Santonien d'un biostrome à rudistes à La Cadière d'Azur (Var)  
 (inspiré de J. Philip, 1970)

- a : Hippuritides (2 générations)
- b : Radiolitides (3 générations)
- c : Ceriocava sur la valve basale d'un Radiolitides
- d : bryozoaire encroûtant
- e : oursin régulier
- f : Reptomulticava (ici espèce pionnière du substratum) - éponge
- g : brachiopode : type Bifolium
- h : Blastochaetetes irregularis (éponge)
- i : calcaire bioclastique

de 25° C et plus) et peu profonde: < 50 mètres (étage infralittoral de la mer qui permet de recevoir la lumière solaire). Comme ils se développaient dans des conditions climatiques bien déterminées (ce sont des êtres sténothermes) de types tropical et subtropical, les sites à rudistes présentent, au Crétacé, un grand intérêt paléoclimatologique.

#### Intérêt paléogéographique des rudistes

Les principaux sites à rudistes du Crétacé sont situés: au Portugal, nord de l'Espagne (Catalogne), France (Charente-Maritime, Charente, Dordogne, Ariège, Aude, Gard, Vaucluse, Bouches-du-Rhône, Var), Italie, Grèce (nord), ex-Yougoslavie; en Afrique du Nord (Algérie, Tunisie, Egypte...); au Moyen-Orient (Turquie, Sinaï, Syrie, Iran, Oman, Chine...); au sud-est de l'Inde, l'archipel indonésien (île de Misol), îles Marshall, Pérou, Texas, les Caraïbes (Cuba, golfe du Mexique...).

D'une façon générale, ces bivalves présentent un intérêt paléogéographique important puisque les zones à rudistes permettent de délimiter les bords de la Téthys, au Crétacé. Ils ont proliféré sur les plates-formes carbonatées de la Téthys, de façon extrêmement importante, avec une tendance à remplacer les organismes qui les avaient précédés sur les mêmes sites (les coraux, les autres lamellibranches, les oursins...); il y a eu dispute de l'espace écologique entre rudistes et madréporaires. Cette mer était située, dans sa partie septentrionale, à une latitude légèrement supérieure au 30<sup>ème</sup> parallèle de latitude nord.

Les larves planctoniques, ciliées, à vélum circulaire, d'un certain nombre d'espèces, étaient dispersées, parfois sur de grandes distances, par les courants marins superficiels de la Téthys; ainsi *Radiolites angeiodes* se rencontre de l'Espagne jusqu'en Perse.

#### Croissance et algues microscopiques

Certains rudistes mesurent plus de 1 mètre de long. Les scientifiques pensent que des algues microscopiques unicellulaires du genre *Zooxanthelle* (Dinoflagellés) vivaient en symbiose dans les tissus de ces grands bivalves.

Elles seraient intervenues dans leur métabolisme du calcium, des glucides et des protéides, et les rudistes, grâce à un apport supplémentaire de substances nutritives, auraient acquis une vitesse de croissance suffisante pour édifier de véritables récifs et

auraient atteint une taille importante, ex: *Vaccinites giganteus var. major* au Santonien inférieur du Beausset et de La Cadière d'Azur (Var).

#### La disparition des rudistes

Les derniers rudistes connus sont du Maëstrichtien supérieur: -65 M.a. en Slovénie, -66,77 M.a. dans l'Europe occidentale, -68 M.a. dans les Caraïbes et l'Oman. Ils ne franchiront pas la limite Crétacé-Tertiaire; en cela, ils ont suivi plus de 50 % des êtres vivants qui ont subi à cette époque une extinction en masse: dinosaures, ammonites, bélemnites, inocérames, nérinées, les grands foraminifères benthiques, les coccolites... quelques gymnospermes.

Les rudistes disparaissent à un moment où le nombre des espèces nouvelles était encore très important (Masse, 1995; Philip, 1998).

Les dernières couches à rudistes montrent une augmentation de la teneur en iridium. On explique l'extinction des rudistes par de grands changements climatiques; les causes sont l'objet de nombreuses thèses dont celles de la chute d'une météorite géante dans le Yucatan (Mexique), remontant semble-t-il à -65,4 M.a. (plus ou moins 0,4 M.a.), ou du volcanisme massif, pendant près de 500 000 ans, en Inde, il y a 66 M.a. (plus ou moins 2 M.a.). Les poussières météoritiques ou volcaniques, les gouttelettes microscopiques d'acide sulfurique, provenant du dioxyde de soufre rejeté par les éruptions volcaniques, auraient provoqué, sur une longue période, un assombrissement de l'atmosphère, une diminution importante de la photosynthèse et donc du phytoplancton, une diminution de la température de l'eau, une acidification de la surface de l'océan.

Les faunes marines des eaux chaudes auraient été les plus touchées car elles sont sensibles aux variations de leur environnement et plus particulièrement à celle de la température de l'eau: une variation de 2 à 3° C peut entraîner la mort de faunes complètes. Il est intéressant de constater que le refroidissement de la mer téthysienne a provoqué une migration massive des polypiers coralliens vers le sud où on les retrouve aujourd'hui (Mer Rouge par exemple); les rudistes n'ont apparemment pas réussi cet exode et se sont éteints.

Pour certains chercheurs (L. Ginsburg), l'extinction de ces espèces est liée tout simplement à la régression marine généralisée



de la Téthys qui coïncide avec l'ouverture de l'Atlantique Nord, la Téthys se réduisant à un espace résiduel préfigurant la Méditerranée. En Provence, les derniers rudistes se rencontrent dans le Santonien supérieur (laissant place, au Campanien, à des faciès continentaux riches en faune de Reptiles), alors qu'en Charente-Maritime on les rencontre dans les couches maëstrichtiennes, la mer s'étant retirée vers l'ouest.

Signalons à titre indicatif que nos bivalves ont failli déjà disparaître, à la limite du Cénomaniens et du Turonien, par suite d'une élévation du niveau marin.

Jacqueline Macé,  
membre de la SAGA.

### Bibliographie

- J. Philip, Biostratigraphie et paléobiogéographie des rudistes, Bull S.G.F., 1998, t.169, n°5.
- M. Bilotte, Le Crétacé supérieur des plates-formes Est-Pyrénéennes, 1985, université Paul Sabatier, Toulouse, Strata.
- Minéraux et Fossiles, n°271, mars 1999, La montagne des Cornes (Aude)... ou le mystère des rudistes.
- Manuel de conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique, Dr Paul Fischer, 1887.

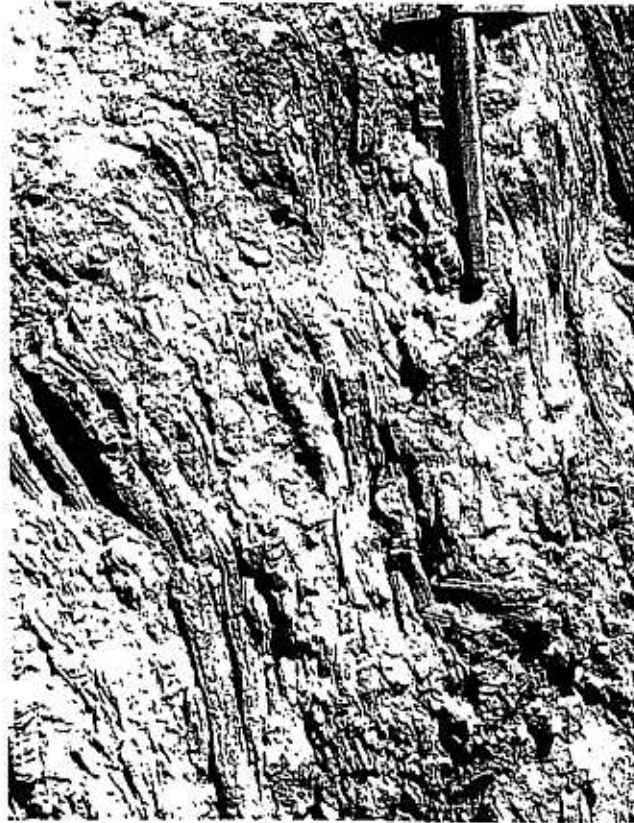


Fig. 12 - Trois générations d'*Hippurites socialis*  
à La Cadière d'Azur (Var)

