

FORAMINÍFEROS ORBITOIDIFORMES CRETÁDICOS

Esmeralda CAUS¹, Josep Maria BERNAUS^{1,2} y
Marcelo AGUILAR^{1,3}

¹ Dep. de Geología. Universitat Autònoma de Barcelona. Bellaterra (08193)

² Institut Dolomieu, 15 rue Maurice Gignoux, 38031 Grenoble (Francia)

³ Instituto Mexicano del Petróleo. Eje Lázaro Cárdenas 152. México D.F.

Caus, E., Bernaus, J.M. y Aguilar, M. 1997. Foraminíferos orbitoidiformes cretácicos. [Cretaceous orbitoidiform foraminifera]. *Revista Española de Paleontología*, **12** (1), 67-79. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Morphologic features from the Cretaceous so-called orbitoidiform foraminifera are studied. The differences between "true" orbitoidal foraminifera, defined by a growth consisting in concentric cycles of alternating chamberlets from one cycle to the next, and orbitoidiform foraminifera generating their chambers and/or chamberlets following other distinct growth patterns are described. Orbitoidal foraminifera are represented by Orbitoididae and Lepidorbitoididae while other groups, such as Pseudorbitoididae *s.l.* have a complex system of canaliculate structures (supplemental skeleton) produced by independent deformation of outer lamellae covering or enclosing interocular spaces. Orbitoidiform-genera like *Helicorbitoides*, *Clypeorbis* or *Sirtina* are not phyletically related with the previous groups but they develop orbitoidal chamberlets during ontogeny.

Key words: Orbitoidiform foraminifera, orbitoidal growth, supplemental skeleton, Cretaceous.

RESUMEN

Se estudian las características morfológicas de los denominados foraminíferos orbitoidiformes del Cretácico. Se establecen las diferencias entre aquellos que presentan verdadero crecimiento orbitoidal, definido por la formación simultánea de camarillas alternantes de un ciclo de crecimiento al siguiente, y los que generan sus cámaras y/o camarillas siguiendo otros modelos de crecimiento totalmente distintos del sistema orbitoidal. Entre los primeros están los orbitoididos y lepidorbitoididos. Entre los segundos están los pseudorbitoididos *s.l.*, que son foraminíferos laminar-perforados que presentan un complejo sistema de estructuras ("esqueleto suplementario") originadas por el plegamiento de las láminas externas que cubren espacios intercamerales. Otros géneros de foraminíferos cretácicos, tales como *Helicorbitoides*, *Clypeorbis* o *Sirtina*, incluidos generalmente entre los foraminíferos orbitoidiformes *s.l.* están relacionados filéticamente con otros grupos aunque en algún momento de su ontogenia desarrollan camarillas orbitoidales.

Palabras clave: Foraminíferos orbitoidiformes, crecimiento orbitoidal, esqueleto suplementario, Cretácico.

INTRODUCCIÓN

El término "orbitoidal" fue clásicamente acuñado para designar un conjunto de macroforaminíferos de forma lenticular, compuestos de una capa media de cámaras y/o camarillas, *camarillas ecuatoriales*, flanqueada por *camarillas laterales* dispuestas en capas. Es por tanto un cajón de sastre donde se incluyeron muchos grupos de foraminíferos filogenéticamente no relacionados, tales como los orbitoididos, lepidorbitoididos y pseudorbitoididos del Cretácico, los ortofragmínidos y helicolepidínidos del Paleógeno o los lepidociclínidos y miogipsínidos del Eoceno (?), Oligoceno y Mioceno.

Actualmente el término "orbitoidal" se utiliza en otro sentido, haciendo referencia a la estrategia de crecimiento del foraminífero durante su ontogenia. Así, el crecimiento orbitoidal se define como el caracterizado por la formación simultánea de camarillas, alternantes en posición radial de un ciclo de crecimiento al siguiente. La posición alternante de las camarillas necesita únicamente la mitad del protoplasma involucrado en cada etapa de crecimiento, en comparación con el protoplasma necesario para construir una cámara en cada etapa de crecimiento de una concha cíclica (Hottinger, 1981). La disposición orbitoidal condiciona un modelo bidimensional, pero el mismo modelo de crecimiento

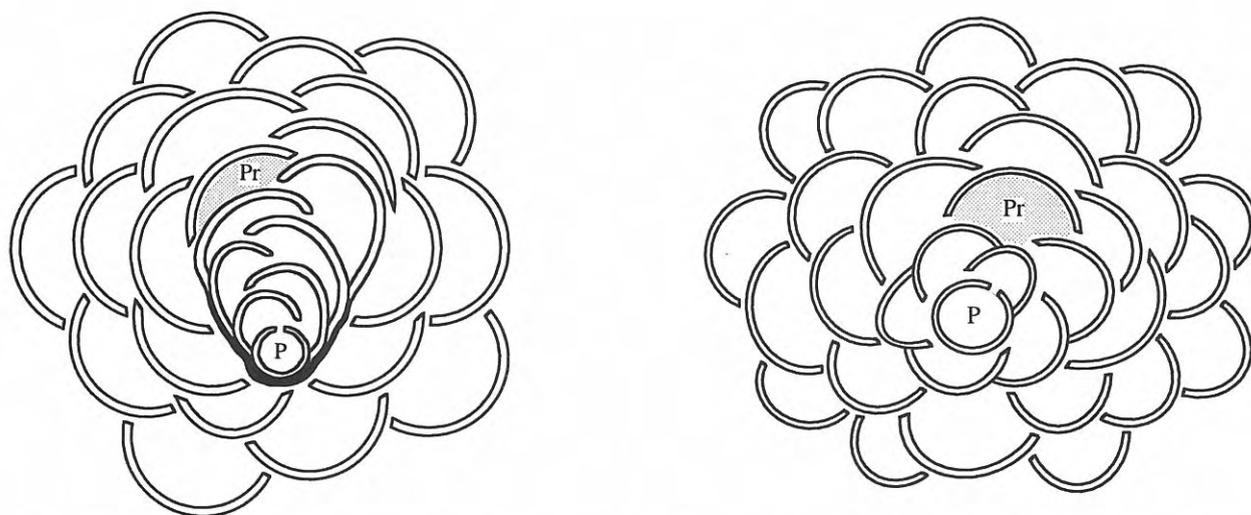


Figura 1. Desarrollo inicial de las formas microséricas en *Orbitoides* (a) y en *Lepidorbitoides* (b). Obsérvese el número de cámaras con una única abertura (parámetro $Y=7$). Leyenda: P: protoconcha; Pr: cámara progresiva (primera cámara orbitoidal).

según un patrón tridimensional muestra una disposición de las camarillas siguiendo los cuadros de un “tablero de ajedrez” pero en disposición espacial; es decir, en una primera etapa las camarillas se sitúan en los lugares ocupados por los cuadros negros (o blancos) y en la siguiente ocupan, por el contrario, los cuadros blancos (o negros); y así, sucesivamente.

Según esta nueva definición del término orbitoidal, varios de los grupos citados anteriormente, los orbitoídidos, lepidorbitoídidos o lepidociclínidos, presentan en estado adulto disposición orbitoidal, pero otros grupos, tales como los pseudorbitoídidos o los ortofragmínidos, generan sus cámaras o camarillas mediante otras formas de crecimiento. Por el contrario, muchos otros foraminíferos que no forman parte de los grupos anteriormente citados pueden desarrollar, en algún momento de su ontogenia, camarillas orbitoidales propiamente dichas.

En este trabajo no se intenta hacer un estudio exhaustivo de todos los foraminíferos con desarrollo orbitoidal y/o de camarillas orbitoidales sino establecer los caracteres morfológicos y estructurales que permitan identificar los foraminíferos con “verdadero” desarrollo orbitoidal y separarlos de aquellos cuya concha presenta un aspecto “orbitoídiforme” a primera vista, pero cuyo crecimiento es totalmente distinto. El estudio se restringe a los grupos cretácicos.

ORBITOÍDIDOS Y LEPIDORBITOÍDIDOS

Cámaras embrionarias

Una típica concha orbitoidal presenta en su parte central el proloculus o embrión. Los macroforaminíferos presentan frecuentemente dimorfismo, y las formas

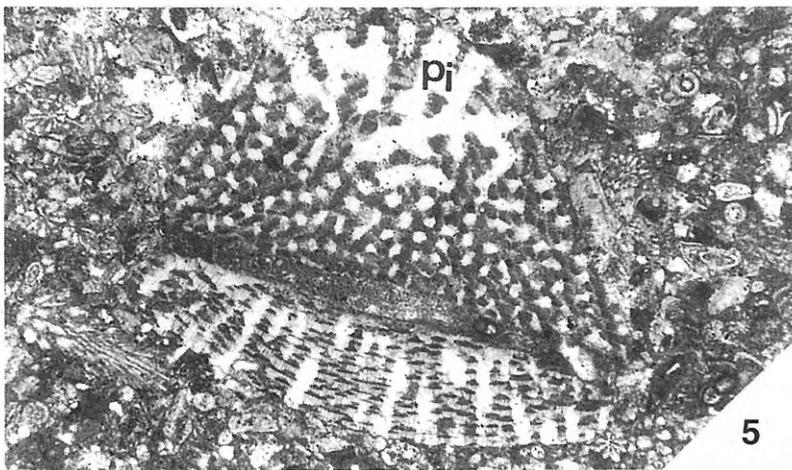
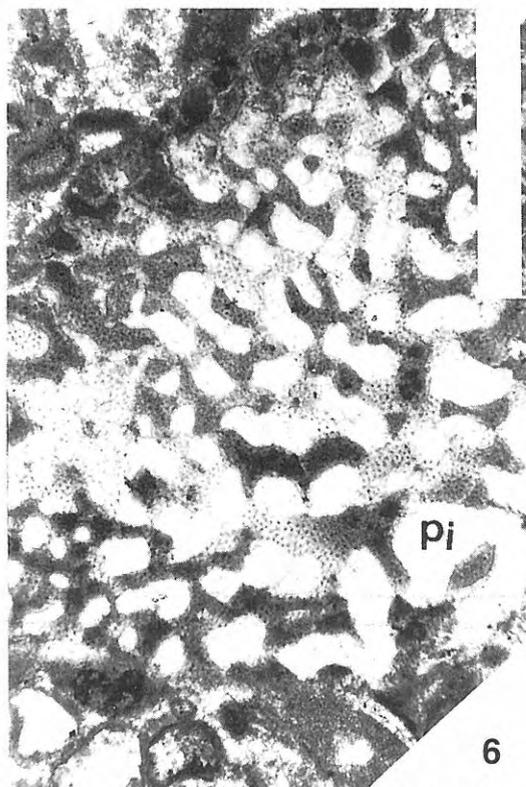
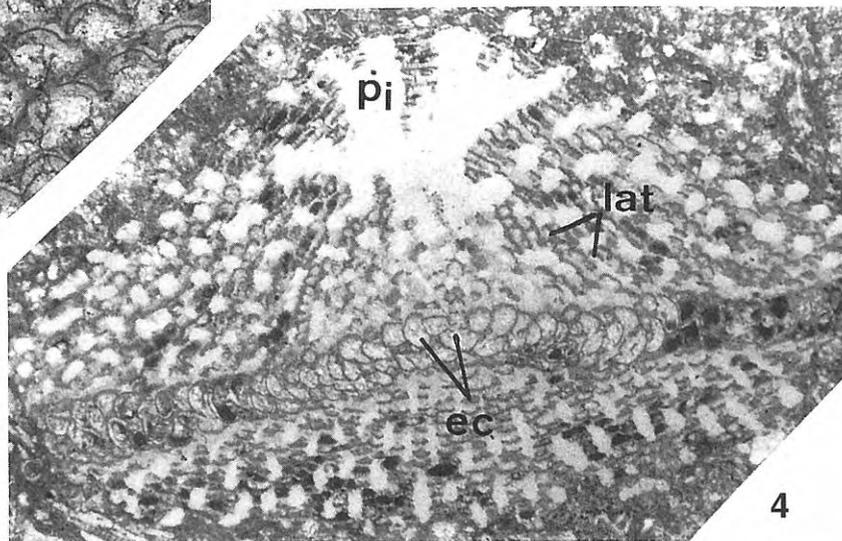
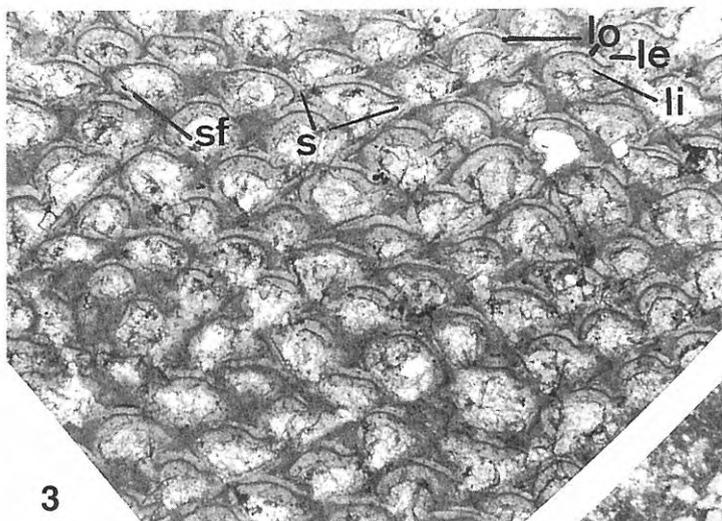
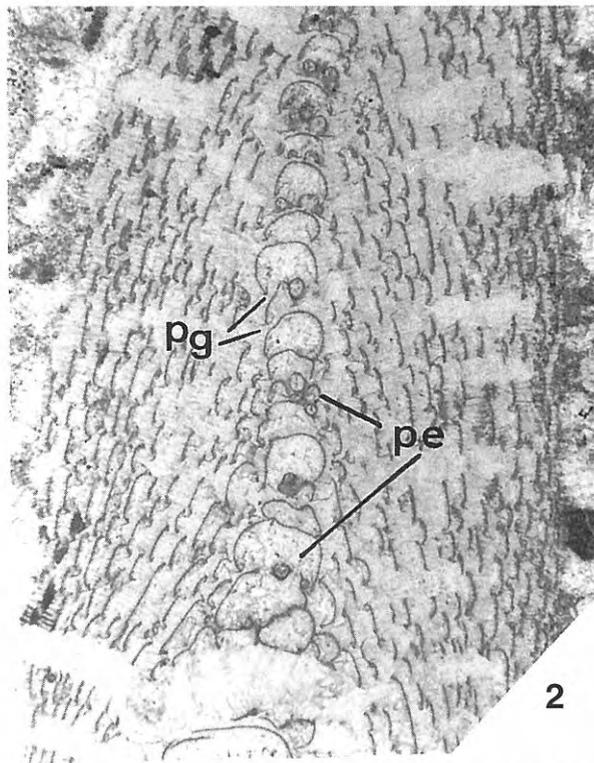
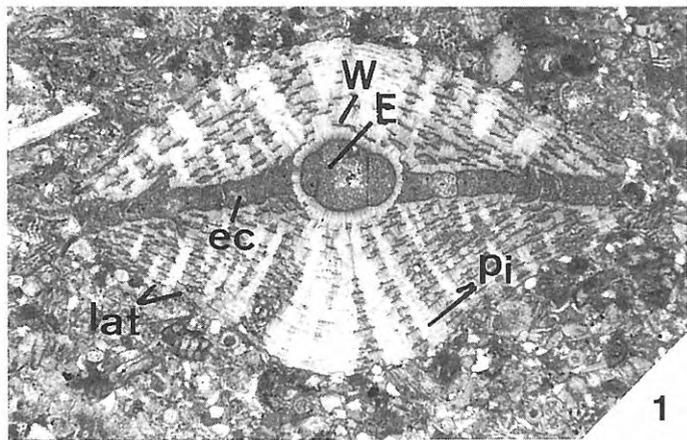
Lámina I

- 1 Sección axial de una forma macrosérica de *Orbitoides* (x 25) mostrando el embrión (E), la gruesa pared que rodea el embrión (W), las camarillas ecuatoriales (ec), las camarillas laterales (lat) y los apilamientos de láminas (pi). Muestra procedente del Campaniense de Turquía.
- 2 Detalle de una sección axial (x 50). Nótese la comunicación (pg) entre las camarillas laterales y ecuatoriales. Los estolones son grandes y rodeados por un peristoma (pe). Muestra procedente del Maastrichtiense de Pirineos (Francia).
- 3 Detalle de las camarillas ecuatoriales (x 50). Obsérvese la pared frontal bilamelar de las camarillas y el pliegue septal. Las camarillas se comunican mediante un sistema oblicuo entrecruzado de estolones. Leyenda: le: lámina externa; lo: lámina orgánica intermedia; li: lámina interna; sf.: pliegue septal; s: estolón. Comparar

con la Figura 3 del texto. Muestra procedente del Maastrichtiense de Pirineos (Francia).

- 4-5 Secciones oblicuas de *Orbitoides* (x 50 y x 25, respectivamente) donde puede observarse la típica ornamentación producida por la superposición de las camarillas laterales. Leyenda: ec: camarillas ecuatoriales; lat: camarillas laterales; pi: apilamientos de láminas. Muestra procedente del Maastrichtiense de Pirineos (Francia).
- 6 Detalle de una sección tangencial (x 100) mostrando el aspecto vermicular de la ornamentación debido a la fusión de los apilamientos de láminas (pi). Muestra procedente del Maastrichtiense de Pirineos (Francia).

Todos los ejemplares figurados están depositados en el Departamento de Geología (Paleontología) de la Universidad Autónoma de Barcelona.



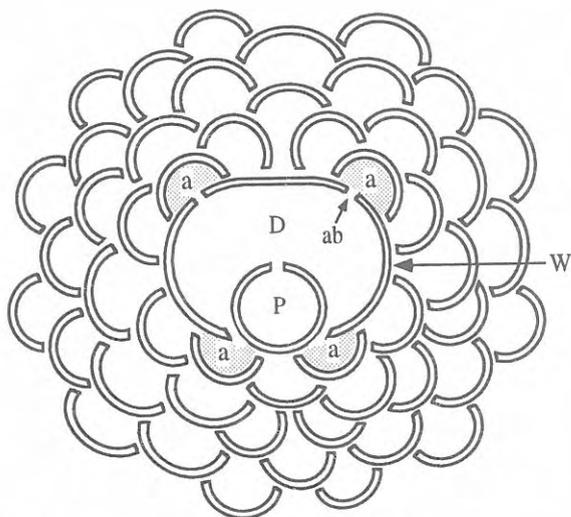


Figura 2. Cámaras embrionarias de una forma macrosférica en *Lepidorbitoides*. Nótese el número de camarillas auxiliares (parámetro $E = 4$). Leyenda: P: protoconcha, D: deuterconcha; W: pared embrionaria; ab: aberturas en la pared embrionaria; a: camarillas auxiliares.

orbitoidales no son una excepción. El dimorfismo se manifiesta en el tamaño de la concha, en el tamaño de las cámaras embrionarias y en la disposición de los primeros estadios de crecimiento. La forma B (microsférica) en los orbitoides (Fig. 1a) consiste en un pequeño proloculus seguido de cámaras dispuestas biserialmente. Esta disposición biserial de las primeras cámaras sugirió a Küpper (1954) un origen heterohelícido para el grupo. Drooger (1956) discutió el origen del género *Orbitoides* a partir de una población de *Planoglobulina* atrapada en aguas poco profundas, donde el mayor tamaño de los organismos habría tenido un valor selectivo. En los lepidorbitoides (Fig. 1b) el proloculus es seguido por cámaras en disposición planispiral, lo que implicaría un

origen diferente al de los orbitoides, a partir de una pequeña forma planispiral.

La forma A (macrosférica), en ambos grupos, está formada por una primera cámara (protoconcha), generalmente esférica o subsférica, que comunica con la segunda cámara (deuterconcha) mediante una única abertura o estolón. En las formas más primitivas, tanto de orbitoides como de lepidorbitoides, el embrión es isolepidino (protoconcha y deuterconcha son aproximadamente del mismo tamaño) mientras que en las formas más evolucionadas los embriones son de tipo nefrolepidino (deuterconcha de mayor tamaño que la protoconcha) o incluso eulepidino (deuterconcha rodeando a la protoconcha). El conjunto, protoconcha y deuterconcha, se distingue de las cámaras o camarillas postembrionarias que lo siguen por la presencia de una pared laminar, cuyo espesor varía de unos grupos a otros. Embriones aislados de *Orbitoides* se encuentran ocasionalmente en los sedimentos (Caus *et al.*, 1996, Lám. II, fig. 5), lo que sugiere un tiempo de vida prolongado antes de la formación de la concha adulta.

Cámaras y/o camarillas ecuatoriales

En la tercera etapa de crecimiento, el número de compartimentos formados depende del número de aberturas en la deuterconcha; si la deuterconcha tiene una única abertura se forma una sola cámara, y así sucesivamente en posteriores etapas de crecimiento siguiendo el mismo modelo que en la forma microsférica. La primera cámara con dos aberturas, en posición proximal y distal, respectivamente, es la *cámara progresiva* (Figs. 1a y 1b). El número de cámaras con una única abertura se designa mediante el parámetro Y. La reducción del número de cámaras dispuestas biserial o planispiralmente (aceleración nepiónica; Drooger, 1993) ha sido considerada un carácter evolutivo y ha sido ampliamente utilizada en bioestratigrafía. Si la deuterconcha posee dos o más aberturas, cada una de

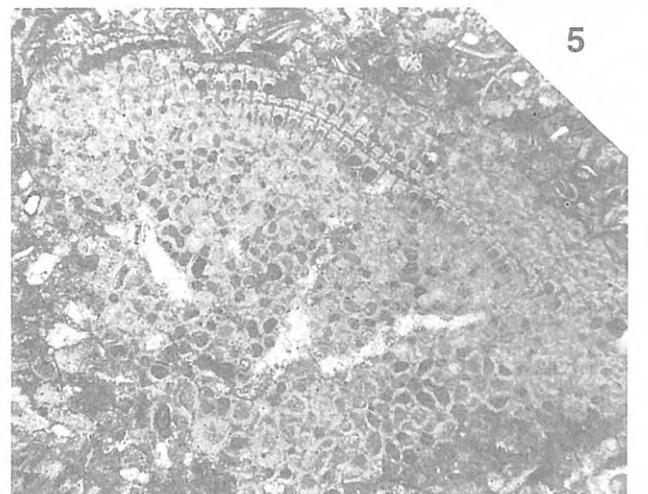
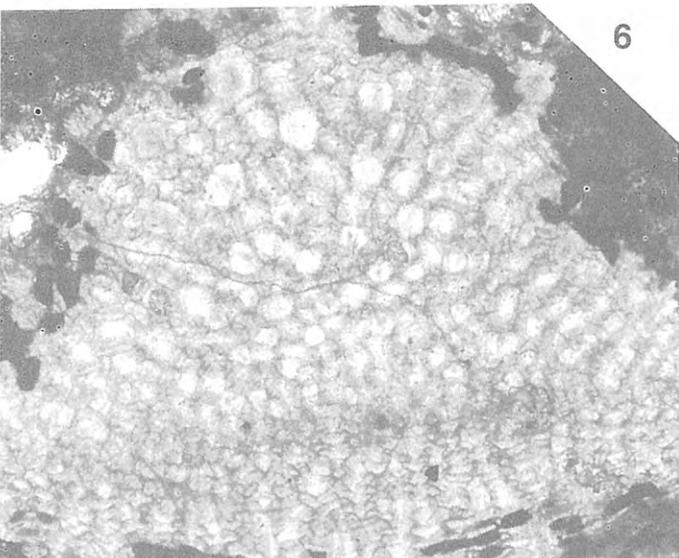
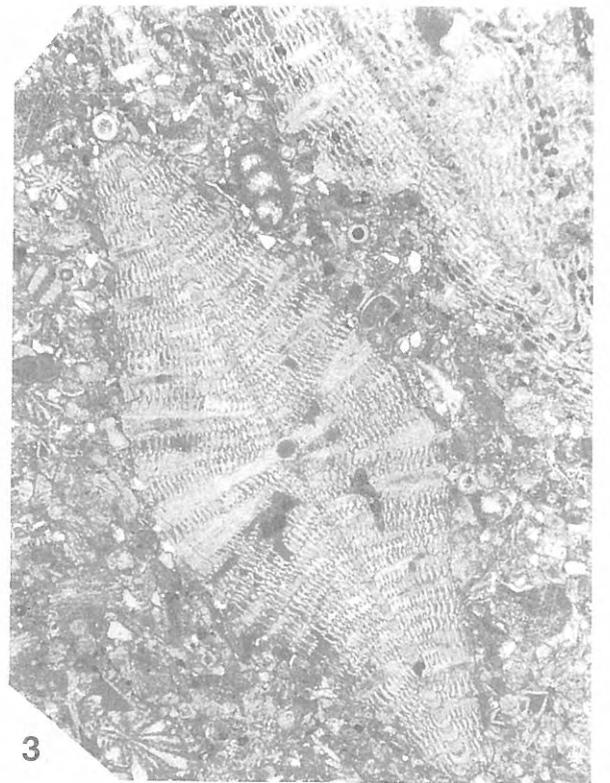
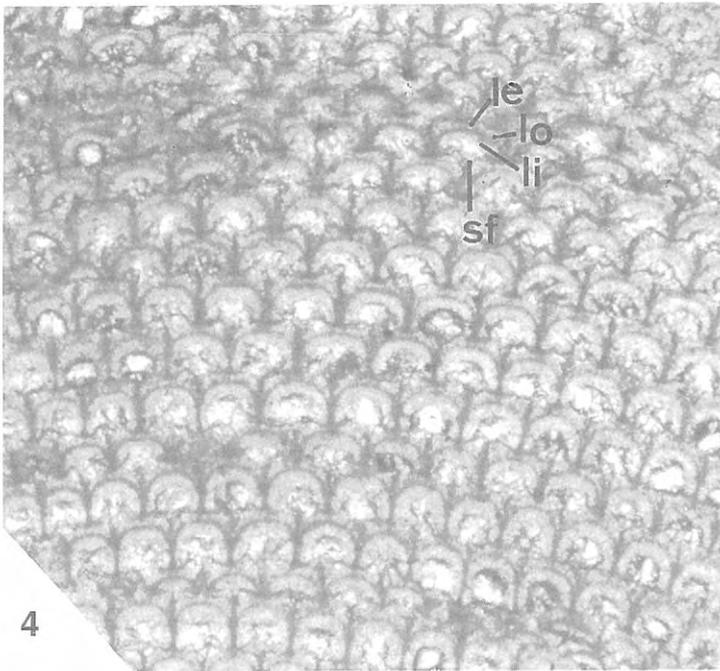
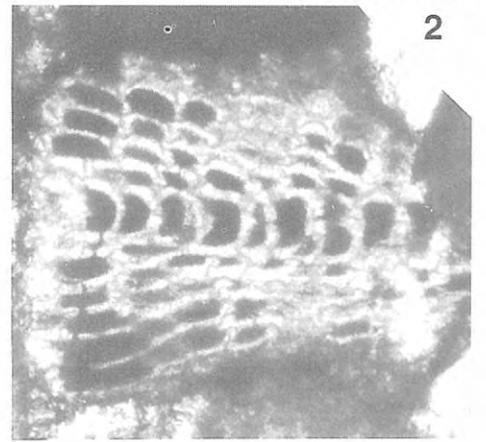
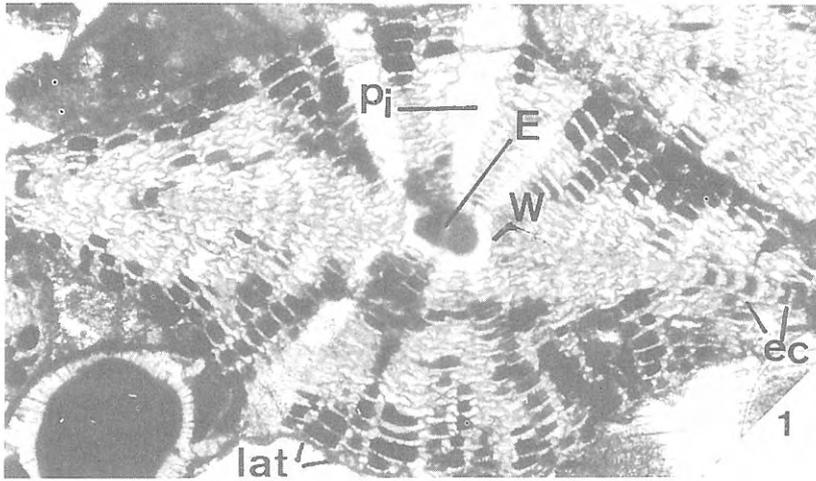
Lámina II

- 1 Sección axial de *Lepidorbitoides* (x 50) mostrando el embrión (E), la pared que rodea el embrión (W), las camarillas ecuatoriales (ec), las camarillas laterales (lat) y los apilamientos de láminas (pi). Nótese la diferencia de tamaño que presentan las camarillas ecuatoriales y laterales en relación a las del género *Orbitoides* (Lám. I, figs. 1 y 2). Muestra procedente del Campaniense de Pirineos (España).
- 2 Detalle de una sección axial de *Lepidorbitoides* (x 100). Nótese la regularidad de las camarillas laterales en comparación con las del género *Orbitoides* (Lám. I, fig. 2). Muestra procedente del Campaniense de Pirineos (España).
- 3-4 Sección axial de *L. socialis* (x 25) y detalle de las camarillas ecuatoriales (x100) en un ejemplar procedente de la localidad tipo. Nótese la diferencia en la forma y tamaño de las camarillas ecuatoriales en relación a las del género *Orbitoides* (Lám. I, fig. 3).

Leyenda: igual a la de la Lámina I, fig. 3. Muestra procedente del Maastrichtiense de Pirineos (Francia).

- 5 Sección tangencial-oblicua de bajo ángulo respecto al ecuador de un *Lepidorbitoides* mostrando las camarillas ecuatoriales de forma espatular y la ornamentación producida por la disposición de las camarillas laterales (x 25). Muestra procedente del Maastrichtiense de Pirineos (Francia).
- 6 Detalle de la ornamentación en "rosetas" en una sección oblicua de *Lepidorbitoides* (x 50). Nótese el diferente aspecto entre este tipo de ornamentación y el presentado en la Lámina I, figuras 4-6. Muestra procedente del Campaniense de Pirineos (Francia).

Todos los ejemplares figurados están depositados en el Departamento de Geología (Paleontología) de la Universidad Autónoma de Barcelona.



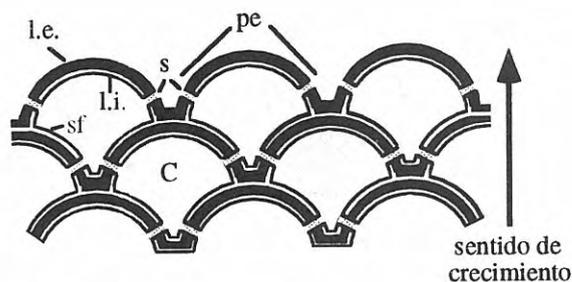


Figura 3. Dibujo esquemático de las camarillas ecuatoriales de un *Orbitoides* en su fase neánica (adulta). Leyenda: c: lumen de la camarilla ecuatorial; l.e: lámina externa; l.i: lámina interna; sf: pliegue septal ("septal flap"); pe: peristoma rodeando los estolones; s: estolón. Modificado de Caus *et al.*, (1996).

ellas da lugar, en la tercera etapa de crecimiento, a una nueva camarilla ecuatorial. Estas camarillas forman frecuentemente un ciclo incompleto en la capa media de la concha, por lo que la lámina externa común se añade a la pared del embrión allí donde éste no ha sido cubierto por las camarillas. Estas camarillas conectadas directamente con el embrión reciben el nombre de *camarillas auxiliares* (Fig. 2). Las camarillas adauxiliares de los lepidorbitoídeos (van Gorsel, 1975, 1978) o epiauxiliares de los orbitoídeos (van Hinte, 1965, 1966) se consideran sinónimas de las anteriores (véase discusión en Caus *et al.*, 1996). El número de camarillas auxiliares se designa mediante el parámetro E, el cual se incrementa con el tiempo. Los embriones isolepidinos tienen una o dos aberturas que dan lugar a una o dos camarillas auxiliares, mientras que embriones nefrolepidinos y/o eulepidinos incrementan rápidamente el número de aberturas y, en consecuencia, de camarillas auxiliares. El tamaño del embrión aumenta con el tiempo, aunque su uso en bioestratigrafía puede conducir a errores dada la influencia del medio (Caus *et al.*, 1988). En general, existe una correlación positiva entre el tamaño del embrión y el número de aberturas en la pared de la deuterococoncha.

Cada cara oral de las camarillas auxiliares es cubierta en la siguiente etapa de crecimiento por las camarillas del estado neánico siguiendo la típica disposición orbitoidal; es decir, camarillas con dos caras orales (proximal y distal) comunicándose por medio de estolones oblicuos entrecruzados. Donde el ciclo de camarillas auxiliares no es completo, la siguiente generación de camarillas orbitoidales cubre, además del ciclo previo de camarillas auxiliares, parte de la pared embrionaria. Ello produce las denominadas "espirales" en las conchas orbitoidales, que no es más que una ilusión óptica producida por la presencia de ciclos de camarillas orbitoidales incompletos.

La concha adulta está constituida por círculos concéntricos de camarillas simultáneamente generadas. Las camarillas de ciclos sucesivos alternan en posición radial. Esta alternancia está ligada a la posición de los estolones intercamerales formando, en la base de la cara oral de la camarilla, un ángulo oblicuo con respecto al radio de la concha. Los estolones se disponen en planos superpuestos, paralelos al plano ecuatorial de la concha, pudiendo multiplicarse durante la ontogenia al aumentar la altura de la cámara. El tamaño, forma y posición de los estolones son distintos en ambos grupos. Hottinger (1981) y Caus *et al.* (1996) describen los estolones en los géneros *Omphalocyclus* y *Orbitoides* respectivamente, pero, en el caso de los lepidorbitoídeos, quedan muchos puntos oscuros sobre su posición y número. Los estolones están rodeados por un peristoma.

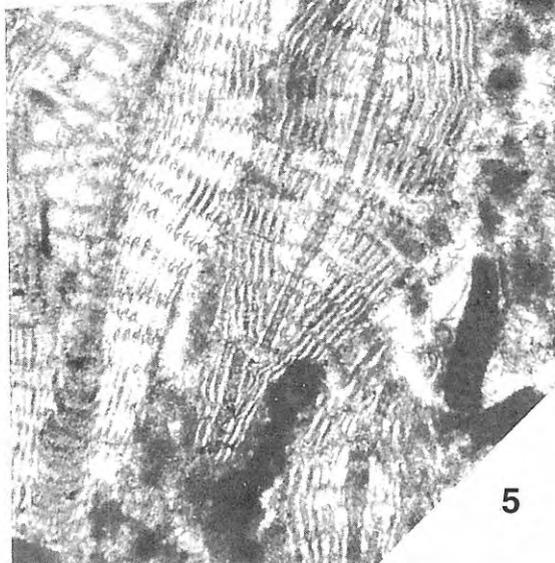
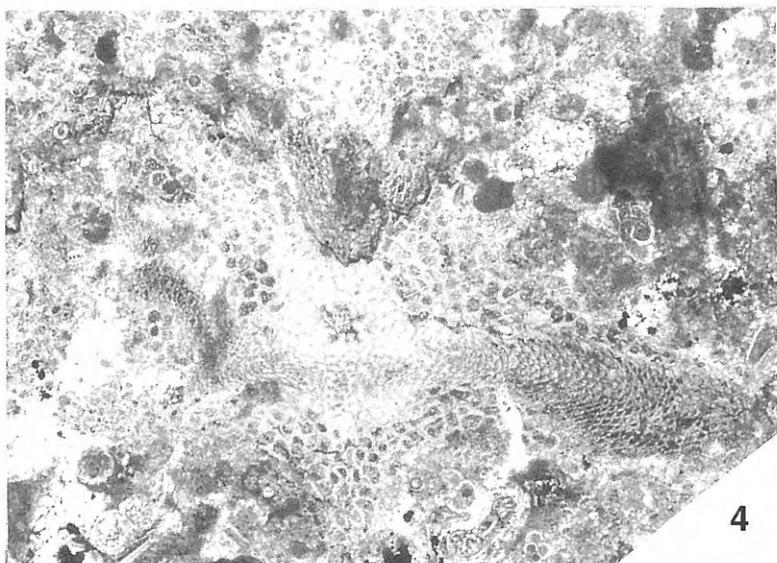
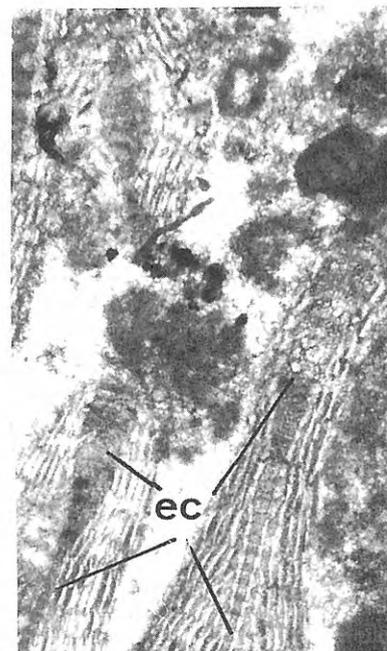
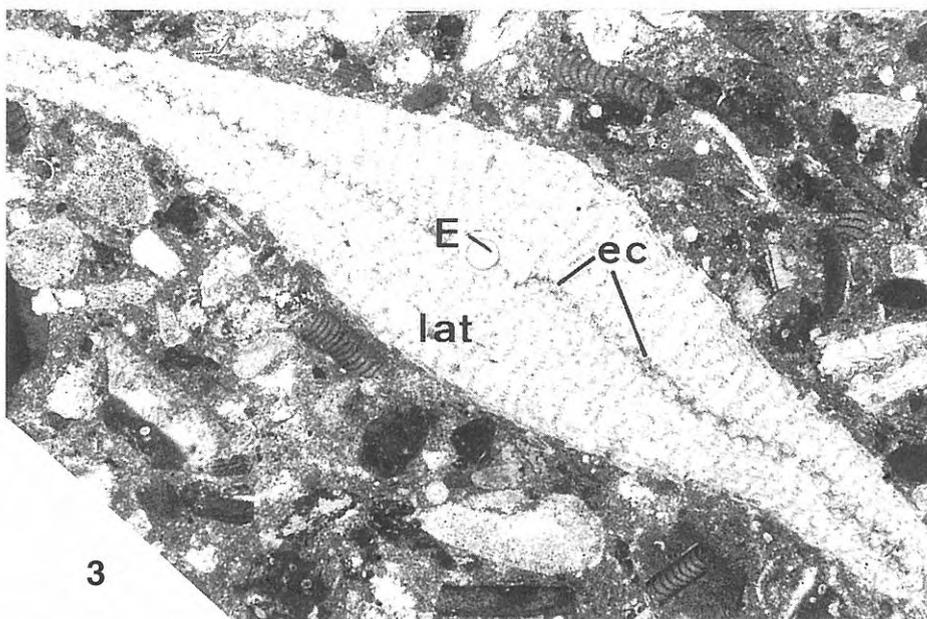
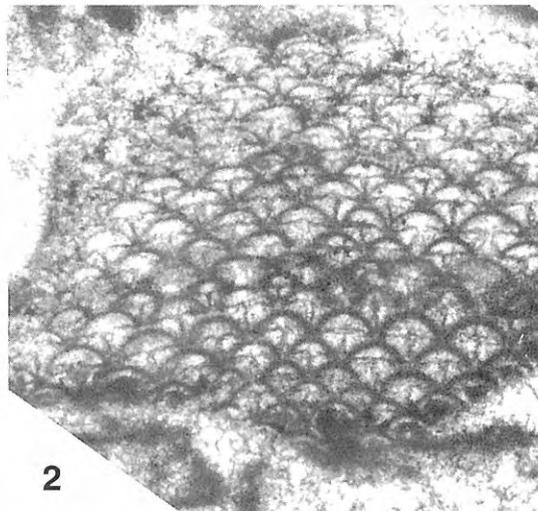
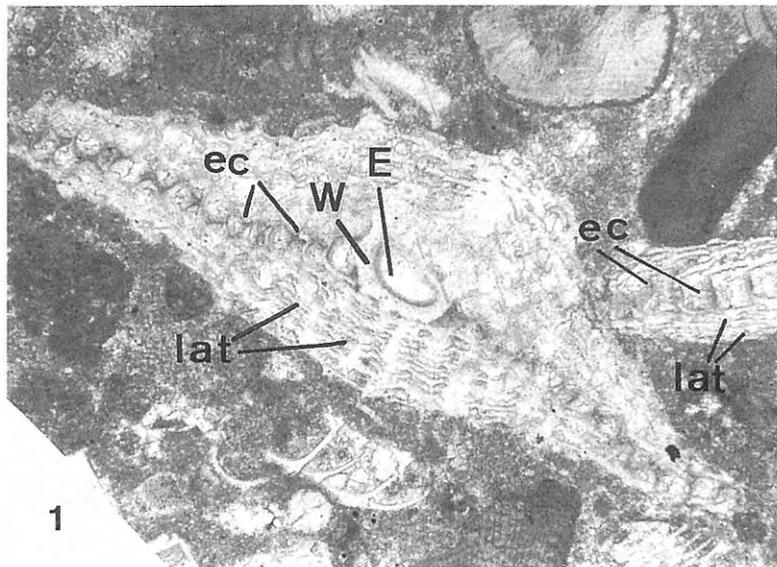
La pared frontal de cada camarilla está formada por dos láminas (láminas externa e interna de la pared primaria bilaminar). Ambas láminas están separadas por la capa orgánica media que aparece en las secciones ecuatoriales de los foraminíferos orbitoidales como una línea negra (Lám. I, fig. 3; Lám. II, fig. 4). En el momento de la formación del siguiente ciclo de camarillas, la lámina interna de las camarillas recientemente formadas cubre la pared frontal de las camarillas del ciclo anterior, formando un pliegue septal ("septal flap") y dando lugar a paredes con tres láminas (lámina externa, interna y "septal flap") (Fig. 3; Lám. I, fig. 3; Lám. II, fig. 4).

Lámina III

- 1 Sección oblicua respecto a la axial de un ejemplar de *Orbitocyclus* (x 50) donde puede observarse el embrión (E), la pared que rodea el embrión (W), las camarillas ecuatoriales (ec) y las camarillas laterales (lat). Comparar la disposición de las camarillas laterales entre esta forma y las figuradas en la Lám. II, figs. 1 y 2. Muestra procedente del Campaniense? de Chiapas (Méjico).
- 2 Detalle de las camarillas ecuatoriales en *Orbitocyclus* (x 100). Comparar con Lám. I, fig. 3 y Lám. II, fig. 4. Muestra procedente del Campaniense? de Chiapas (Méjico).
- 3 Sección axial de *Orbitocyclus* (x 25) en los que se aprecia el embrión (E), las camarillas ecuatoriales ligeramente oblicuas (ec) y las camarillas laterales (lat).

- Muestra procedente del Campaniense-Maastrichtiense de Chiapas (Méjico).
- 4 Sección ligeramente oblicua respecto a la ecuatorial de *Asterorbis* (x 25) donde se aprecia la morfología estelar. Muestra procedente del Campaniense-Maastrichtiense de Chiapas (Méjico).
- 5 Secciones subaxiales de *Asterorbis* (x 50). Obsérvese la morfología típica que presentan en este género las camarillas ecuatoriales (ec). Muestra procedente del Campaniense-Maastrichtiense de Chiapas (Méjico).

Todos los ejemplares figurados están depositados en el Departamento de Geología (Paleontología) de la Universidad Autónoma de Barcelona.



Aunque la generación de camarillas ecuatoriales comporta estructuras claramente homoplásicas en orbitoídeos y lepidorbitoídeos, éstas, sin embargo, presentan ciertas diferencias morfológicas. En los orbitoídeos son arqueadas y grandes mientras que en los lepidorbitoídeos tienen forma de arco, ojiva o espátula, son mucho más pequeñas y su disposición es más regular. Ello es perfectamente visible, tanto en secciones ecuatoriales como axiales y/o oblicuas (Lám. I, figs. 1-4, Lám. II, figs. 1-5).

Camarillas laterales

La mayoría de foraminíferos orbitoidales desarrollan, al mismo tiempo que las camarillas ecuatoriales, camarillas laterales que cubren, por ambos lados del disco, las camarillas ecuatoriales. Las camarillas laterales, aunque homólogas de las ecuatoriales, son, en comparación a éstas, de menor tamaño y se hallan distribuidas por las superficies laterales de la concha de manera irregular. Las camarillas laterales están conectadas entre sí y/o con las camarillas ecuatoriales y el modo de formación depende del grupo de foraminíferos orbitoidales considerado. En el género *Orbitoides*, por ej., las camarillas laterales se forman por una extensión lateral primaria sobre la superficie lateral de la concha anteriormente formada (Caus *et al.*, 1996). La comunicación entre la camarilla ecuatorial y las camarillas laterales correspondientes se sitúa en el ángulo proximal de la camarilla ecuatorial (Lám. I, fig. 2). Las camarillas laterales son bajas y alargadas. En el género *Lepidorbitoides*, por el contrario, las camarillas laterales son grandes, diferenciándose mucho menos en tamaño de las ecuatoriales. Su formación sigue también un modelo distinto, tal como se observa en las secciones axiales, subaxiales u oblicuas (Lám. II, figs. 1-5). Las camarillas laterales comunican con las camarillas ecuatoriales del ciclo precedente mediante estolones situados en la pared lateral de tales camarillas ecuatoriales. Aunque la génesis de las mismas no ha sido estudiada en detalle en este género, de manera general puede pensarse que siguen un modelo similar al establecido por Ferrández y Serra-Kiel (1992, 1995) para el género terciario *Discocyclina*. La

diferencia en la génesis de las camarillas laterales entre orbitoídeos y lepidorbitoídeos se manifiesta de manera evidente en la ornamentación que poseen los flancos del disco, vermicular en los *Orbitoides* (Lám. I, figs. 4-6) y formando gránulos en roseta en los *Lepidorbitoides* (Lám. II, figs. 5,6).

En los lugares de la pared lateral en que no se forman camarillas, las láminas externas que recubren, en cada nueva etapa de crecimiento, de manera continua y total la concha anteriormente formada, descansan directamente unas sobre otras y aumentan de grosor, lo que da lugar a las típicas estructuras conformes, denominadas en la bibliografía clásica "pilares" (Lám. I, figs. 1, 4-6; Lám. II, figs. 1, 3, 6). Sin embargo, el uso del término pilar es inapropiado para designar tales estructuras, ya que fue creado para designar ciertos elementos columnares formando parte del endoesqueleto de los foraminíferos imperforados complejos (Douvillé, 1906) y, por tanto, ligados al flujo del protoplasma. Ferrández y Serra-Kiel (1992) propusieron para estructuras similares en el género *Discocyclina* el término cono cristalino, mientras Hottinger (com. personal) denomina a este tipo de estructuras en los foraminíferos laminar perforados *apilamiento de láminas* ("piles").

Fam. Orbitoididae Schwager, 1876

Comprende tres géneros: *Orbitoides* D'Orbigny (en Lyell, 1848), representado por formas discoidales, planas o lenticulares, con camarillas ecuatoriales y laterales, aunque las formas más primitivas carecen de ellas. *Omphalocyclus* Bronn (1853), de forma discoidal, deprimido centralmente y con las camarillas ecuatoriales distribuidas en dos filas; y el género globular *Torreina* Palmer (1934) cuyas camarillas siguen el modelo en tablero de ajedrez típico de las formas esféricas.

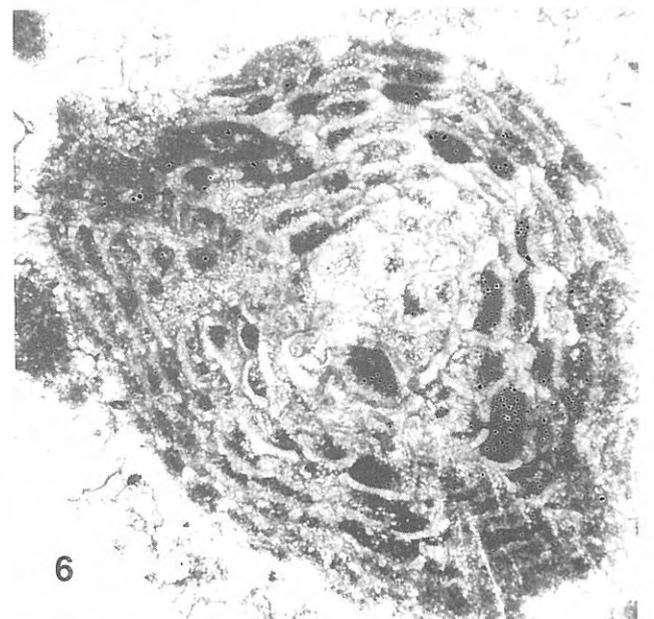
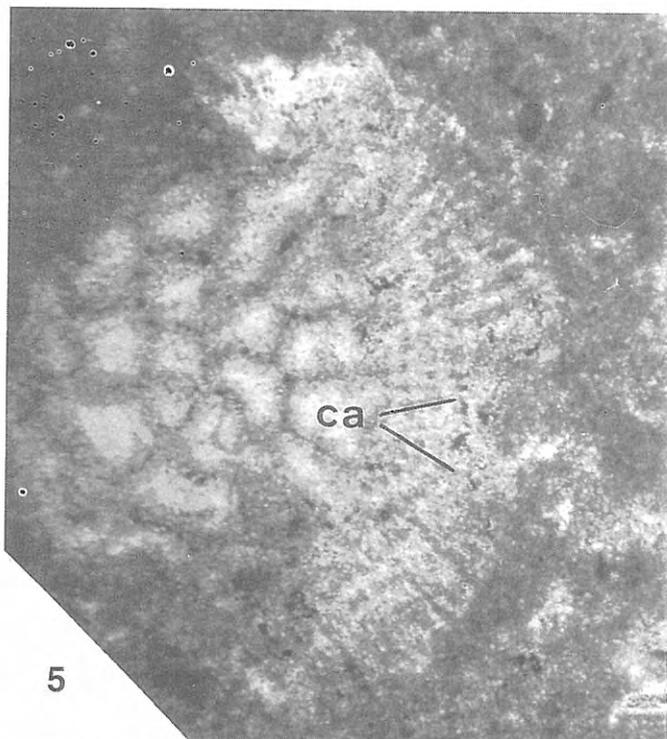
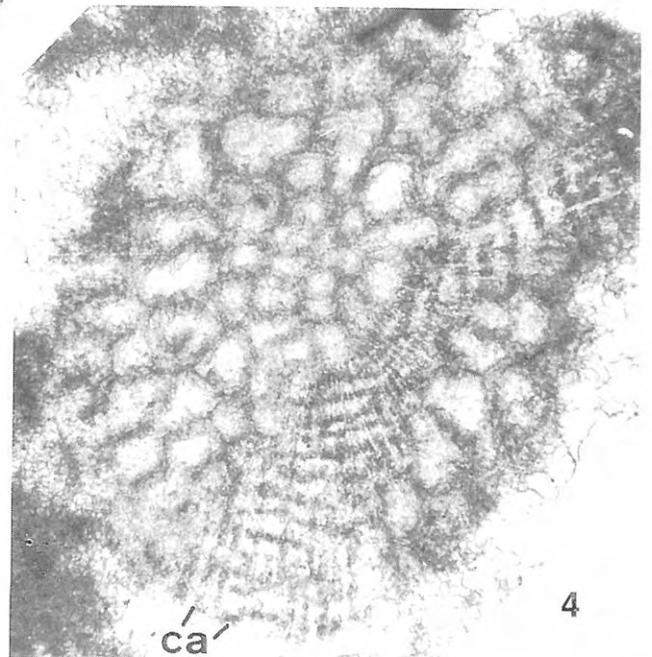
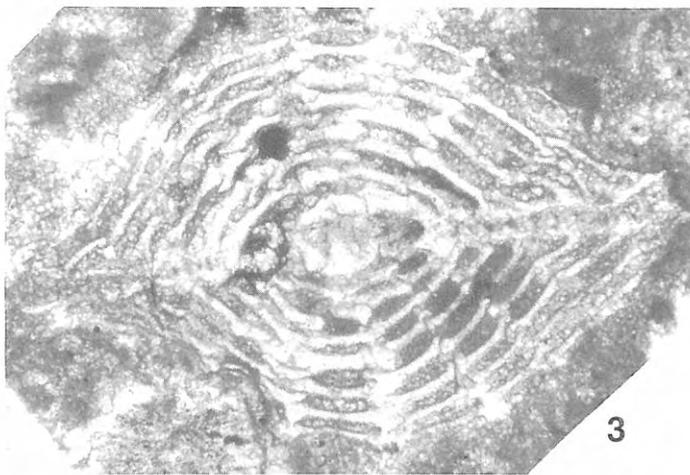
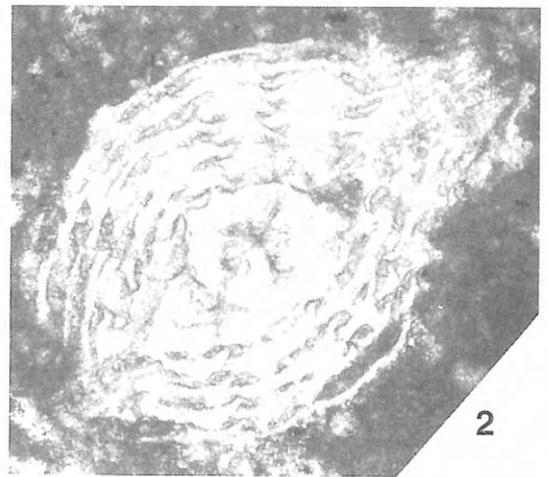
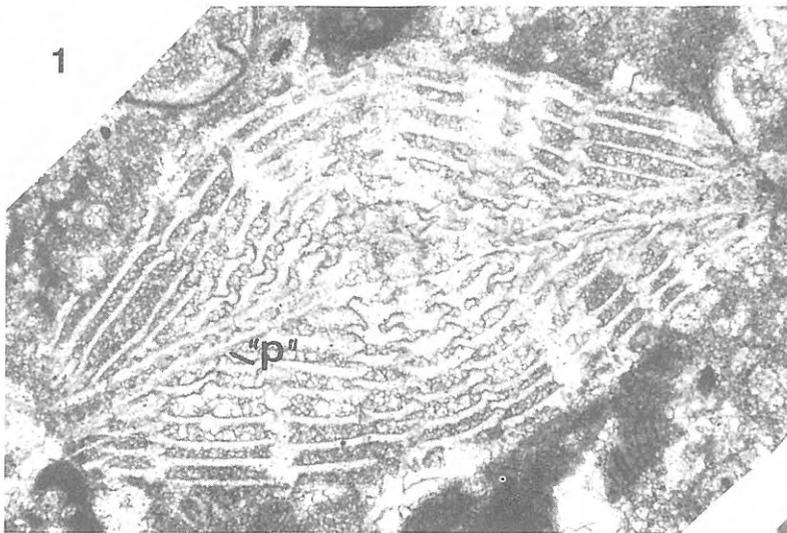
Los primeros representantes del género *Orbitoides* aparecen en el registro fósil en el Santoniense superior, con *O. hottingeri* van Hinte, 1966 y, principalmente durante el Campaniense y Maastrichtiense, caracterizan las plataformas poco profundas a lo largo y ancho del Tetis. El análisis y repartición de sus especies ha sido motivo de diversos estudios (van Hinte 1966, 1976;

Lámina IV

- 1 Sección axial de *Vaughanina* (x100). Obsérvese la presencia de "paredes laterales" (p), elemento utilizado en la identificación del género en la literatura clásica. Muestra procedente del Campaniense-Maastrichtiense de Chiapas (Méjico).
- 2 Sección subaxial ligeramente oblicua de Pseudorbitoididae (x 100) mostrando el desarrollo de la espira inicial. Muestra procedente del Campaniense-Maastrichtiense de Chiapas (Méjico).
- 3 Sección subaxial de *Vaughanina* (x 100). Compárese el desarrollo de las primeras cámaras en relación a las de la fig. 1. Muestra procedente del Campaniense-Maastrichtiense de Chiapas (Méjico).
- 4-5 Secciones subecuatoriales ligeramente oblicuas de

- ejemplares correspondientes al grupo Pseudorbitoididae (x 100). Nótese el sistema de canales, en el plano ecuatorial, desembocando directamente al exterior (ca) y la ornamentación de aspecto anastomosado producida por las camarillas secundarias. Muestra procedente del Campaniense-Maastrichtiense de Chiapas (Méjico).
- 6 Sección oblicua de *Aktinorbitoides* (?) (x 100), forma de Pseudorbitoididae que se caracterizaría por su concha actinada. Muestra procedente del Campaniense-Maastrichtiense de Chiapas (Méjico).

Todos los ejemplares figurados están depositados en el Departamento de Geología (Paleontología) de la Universidad Autónoma de Barcelona.



Neumann, 1958, 1972, 1993; van Gorsel, 1978, entre ellos). Caus *et al.* (1996) han discutido recientemente la validez de las especies descritas y han propuesto una biozonación, para los sedimentos de plataforma, correlacionada con las zonaciones de foraminíferos planctónicos.

El género *Omphalocyclus*, con una única especie *O. macroporus* (Lamarck, 1856) se presenta asociado, de manera general, al género *Orbitoides* en las facies de edad Maastrichtiense. Los detalles de su estructura han sido estudiados por Hottinger (1981). Meriç (1980) describió en el Campaniense superior de Turquía (región de Ponsati) el género *Pseudomphalocyclus* (especie-tipo: *P. blumenthali* Meriç, 1980), cuyas diferencias respecto de *Omphalocyclus* son la presencia de camarillas laterales, de las que carece este último, y un embrión más pequeño.

El género esférico *Torreina*, descrito de la isla de Cuba, es solamente conocido del área caribeña del Tetis. Todas las formas presentes en tales sedimentos han sido atribuidas a una única especie, *T. torrei* Palmer, 1934.

Fam. Lepidorbitoididae Vaughan, 1933

Van Gorsel (1975) incluyó en la familia lepidorbitoididae dos géneros: *Lepidorbitoides* y *Helicorbitoides*. El primero de ellos fue erigido por Silvestri (1907) para designar "*Orbitolites*" *socialis* Leymerie (1851) de Maastricht y de varias localidades del sur de Francia, separándolo del género *Orbitoides*. El género *Helicorbitoides* fue creado por Mac Gillavry (1963) para separar los especímenes más antiguos provenientes de Austria y Suecia. Sin embargo, los especímenes figurados por Papp y Küpper (1953; Lám. 2, fig. 3), van Gorsel (1973; Lám. 3, figs. 2-6; Lám. 4, 1-4) y van Gorsel (1975; Lám. 1, figs. a-f; Lám. 2, figs a-d; Lám. 3, figs. a-b), procedentes de las citadas áreas, muestran características morfoestructurales distintas a la especie tipo del género *Lepidorbitoides*, *L. socialis* (Leymerie), por lo que el género *Helicorbitoides* será tratado independientemente.

La aparición del género *Lepidorbitoides* se sitúa en el Campaniense medio, probablemente, pero las formas más antiguas atribuidas al género, *L. pembergeri* Papp y *L. campaniensis* van Gorsel, son mal conocidas y su atribución estratigráfica poco clara. Por el contrario, la distribución estratigráfica de las formas maastrichtienses ha sido estudiada en detalle en diversas localidades de la Mesogea (van Gorsel, 1975; Caus *et al.*, 1988).

En el intervalo Campaniense-Maastrichtiense aparecen, en el área del Caribe y también en el océano Pacífico (Premoli-Silva y Brusa, 1981), abundantes ejemplares del género estelar *Asterorbis* Vaughan y Cole (1932). Se trata de una forma que presenta una morfología similar a la del género *Lepidorbitoides* cuyas camarillas ecuatoriales presentan axialmente, en determinadas zonas de la concha, un grosor mucho mayor, lo que provoca, en el exterior, la presencia de costillas dispuestas pentagonalmente (Lám. III, figs. 4, 5). Se trata de un fenómeno de modificación parecido al del género ortofragmínido *Asterocyclina* Guembel (1870), aunque

hará falta estudiar la estructura en detalle para asumir tal afirmación. La distribución estratigráfica de *Asterorbis* no se conoce en detalle, como tampoco si, tal como ha propuesto van Gorsel (1978), todas las especies descritas pueden considerarse sinónimas de *Asterorbis rooki* Vaughan y Cole. Por otro lado, en la zona del Caribe se han descrito varias especies del género *Orbitocyclina* Vaughan (1929) pero la validez de este género caribeño no podrá confirmarse hasta que se haya llevado a cabo un estudio exhaustivo de la especie-tipo ("*Lepidorbitoides*" *minima* Douvillé, de Cárdenas, Méjico). De hecho, desde su creación, en 1929, ha sido motivo de controversia entre los defensores del género y aquellos que lo consideraron sinónimo de *Lepidorbitoides*. Las diferencias que presentan el embrión y primeras cámaras embrionarias de *Orbitocyclina* (Lám. III, figs. 1, 3) respecto a las presentadas por el género *Lepidorbitoides*, argumentos esgrimidos por van Gorsel (1978) en su trabajo de revisión de los foraminíferos orbitoidiformes cretácicos para conservar el género *Orbitocyclina*, no nos parecen suficientes; sin embargo, este mismo autor (van Gorsel, 1978) cita la posible presencia de una indentación en la pared periférica de las cámaras periembrionarias, que sería una reminiscencia del "sulcus" del género *Sulcoperculina*, lo que sí abogarían por una clara separación del género europeo *Lepidorbitoides*. Las figuras dadas por Butterlin (1981; Lám. 4, fig. 3) y atribuidas a *O. nortoni* Vaughan dejan ver, en sección ecuatorial, una clara planispira inicial, semejante a la que presentan los *Lepidorbitoides* más antiguos. Así pues, las diferencias y/o semejanzas del género americano *Orbitocyclina* y el europeo *Lepidorbitoides* quedan por determinar. Su estudio puede constituir en un futuro una importante aportación tanto a la biostratigrafía del área caribeña como al origen del grupo, ya que existe el problema de la relación paleobiogeográfica entre las supuestas áreas de dominio *Lepidorbitoides* y *Orbitocyclina* y/o *Asterorbis*.

EL GÉNERO *Helicorbitoides*

El género *Helicorbitoides*, como ya se ha mencionado anteriormente, fue creado para designar los "*Lepidorbitoides*" primitivos. Según la descripción original, se trataría de foraminíferos "orbitoidales" que presentan, a primera vista, una modificación en su crecimiento orbitoidal debido a la incorporación, a partir de la cámara progresiva, de dos camarillas orbitoidales de tamaño distinto, una grande a partir de la abertura proximal y una pequeña a partir de la abertura distal (abertura "retrovert" según Mac Gillavry, 1963), las cuales darían lugar sucesivamente a dos tipos de camarillas ecuatoriales distintas, siguiendo, no obstante, las mismas pautas de crecimiento (Fig. 4). A este tipo particular de crecimiento orbitoidal, Mac Gillavry (1963) lo denominó *crecimiento helicolepidino*. Según este mismo autor, esta disposición desaparecería en el curso de la evolución para dar lugar a una típica disposición orbitoidal.

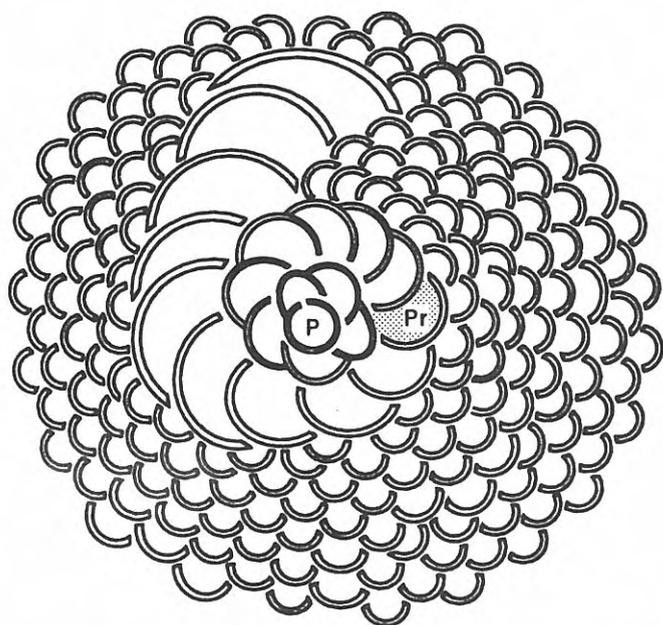


Figura 4. Esquema teórico del tipo de crecimiento helicolepidino. Nótese la diferencia entre los dos tipos de camarillas ecuatoriales de la fase neánica (adulta). Leyenda: P: protoconcha; Pr: cámara progresiva (primera cámara con dos aberturas).

Pero la especie tipo del género *Helicorbitoides*, *Pseudorbitoides longispiralis* Papp y Kupper, 1953, y más aún los ejemplares primitivos procedentes de Suecia, descritos por van Gorsel (1973) como *H. voighti*, presentan estructuras mucho más complejas que un simple crecimiento orbitoidal. Estas estructuras llevaron ya a van Gorsel (1973, 1978) a considerar *H. voighti* como intermedia entre *Pseudosiderolites vidali* Douvillé y *Helicorbitoides longispiralis* (Papp y Kupper). Sirel (1995) en su descripción de *H. boluensis* (forma del Campaniense superior de Turquía) cita la presencia de estructuras radiales debidas a un sistema de canales.

Los estudios realizados hasta el momento ponen de manifiesto que las formas procedentes de Suecia e identificadas como *H. voighti* van Gorsel (van Gorsel 1973; Lám. 2, figs. 1-3; Lám. 3, figs. 2-6) y *H. longispiralis* (Papp y Kupper) (van Gorsel 1973; Lám. 4, figs. 1-4) no son formas orbitoidales propiamente dichas. En *H. longispiralis* (Papp y Kupper) (van Gorsel 1973; Lám. 3, figs. 3 y 4) se observa la presencia de estructuras periféricas similares a las de los siderolítidos. Por tanto, el crecimiento y formación de las cámaras y/o camarillas en *Helicorbitoides* es un problema no resuelto y su estudio deberá ir unido al de sus "parientes" del otro lado del Atlántico, los pseudorbitoididos, para saber si guardan o no relación. Es decir, si tales elementos son estructuras homólogas que evolucionaron a partir de un antecesor común o bien sí, por el contrario, son simples homoplasias como las observadas en los orbitoididos y lepidorbitoididos.

PSEUDORBITOIDIDOS

En esta familia se incluyen un conjunto de formas discoidales, americanas (están presentes también en el Pacífico central) cuya principal característica es la presencia de una estructura periférica o "sulcus" y de la denominada "capa pseudorbitoidal", definida como formada por elementos calcáreos radiales, cuyas particularidades permitirían distinguir los géneros atribuidos a la citada familia.

De los estudios actuales en curso y de la observación de los modelos de Bronnimann (1954a,b; 1955a,b; 1956) puede deducirse que los elementos calcáreos radiales, denominados placas verticales ("vertical plate") y horizontales ("horizontal plate") por el citado autor, corresponden a un complejo sistema de canales, en detalle desconocido, formando una particular estructura en el margen de las conchas discoidales (véase Lám. IV, figs. 4, 5). Hottinger (com. pers.) aplica al conjunto de estructuras resultantes el término "esqueleto suplementario" ("supplemental skeleton" Carpenter, 1862). El esqueleto suplementario puede desarrollarse en las partes marginales de la concha, donde forma una cuerda marginal simétrica, como en el caso de los nummulítidos, o una estructura marginal disimétrica, como en el género *Sulcoperculina* (véase Hottinger, 1977). En otros casos (siderolítidos y calcarínidos) forma un sistema envolvente. Se trata, en realidad, de estructuras originadas por el repliegue de la lámina externa actuando independientemente de la interna; es decir, la lámina externa puede plegarse y/o replegarse sobre sí misma al formar una nueva cámara. En estos casos, al formarse las cámaras de la siguiente vuelta de espira, las estructuras anteriormente formadas quedan incorporadas al interior de la concha, y los espacios "vacíos", transformados en un complejo sistema de canales, dan lugar a un conjunto de cavidades secundarias, paralelas a la cavidad principal de la cámara y conectadas a ésta por pequeños pasajes situados en la base de la cámara. Estas cavidades se abren al exterior por numerosos pequeños orificios. Por lo tanto, estas cavidades secundarias de los pseudorbitoididos, aunque en posición lateral al igual que las camarillas laterales de los orbitoididos y lepidorbitoididos, presentan una génesis totalmente distinta, lo que además se manifiesta en su estructura.

De todas maneras, las ideas que se dan aquí sobre los pseudorbitoididos son únicamente una hipótesis de trabajo y será necesario el estudio de detalle de cada uno de los géneros descritos para conocer si la formación de las cámaras y/o camarillas sigue en todos ellos el mismo modelo o si, por el contrario, estamos ante modelos distintos. Ello puede ser también una importante aportación en cuanto al origen del grupo, considerado como derivado del género rotárido *Sulcoperculina*.

Los distintos géneros de pseudorbitoididos descritos hasta el momento no son motivo de estudio en este trabajo. La repartición estratigráfica de las especies del género *Pseudorbitoides* se encuentra en Krijnen (1967, 1971, 1972), mientras que las de los otros géneros y

especies, aunque utilizadas en estratigrafía local, son totalmente desconocidas. El conocimiento de la estructura de los diversos géneros de pseudorbitoídidos descritos (*Aktinorbitoides* Bronnimann, *Conorbitoides* Bronnimann, *Ctenorbitoides* Bronnimann, *Historbitoides* Bronnimann, *Pseudorbitoides* Douvillé, *Rhabdorbitoides* Bronnimann, *Sulcorbitoides* Bronnimann y *Vaughanina* Palmer) y la repartición de sus especies, así como la repartición de las distintas especies del género *Sulcoperculina*, debe aportarnos en un futuro una base sólida en que basar la bioestratigrafía de los materiales de plataforma del intervalo Santoniense(?)-Campaniense-Maastrichtiense del Tetis caribeño.

OTROS FORAMINÍFEROS "ORBITOIDIFORMES"

Dentro de los foraminíferos denominados "orbitoidales" se han venido incluyendo, además de los grupos mencionados anteriormente, un conjunto de géneros, algunos de afinidad sistemática dudosa o incierta y otros claramente atribuidos a otros grupos taxonómicos sin relación alguna con los foraminíferos orbitoidales. Entre los primeros citaremos el género *Hellenocyclina* Reichel y el género *Clypeorbis* Douvillé, mientras entre los segundos podemos mencionar el género rotárido *Orbitokhatina* Hottinger o el siderolítido *Arnaudiella* Douvillé. La estructura de estos últimos ha sido estudiada por Hottinger (1966) y Wannier (1980), respectivamente, por lo que no será repetida en este trabajo, mientras que la estructura de los primeros está actualmente en estudio.

CONCLUSIONES

El término "orbitoidal" debe restringirse a aquellos foraminíferos laminar- perforados cuyo crecimiento sigue el modelo orbitoidal. Es decir, la formación simultánea de camarillas alternantes en posición radial de un ciclo de crecimiento al siguiente y comunicadas por un sistema de estolones oblicuo entrecruzado. Ello es, por tanto, independiente de la presencia o ausencia de camarillas laterales.

Los dos grupos de foraminíferos orbitoidales estudiados, orbitoídidos y lepidorbitoídidos, presentan en la forma microférica distinta disposición de las cámaras iniciales, lo que evidencia un origen distinto para cada grupo. La disposición orbitoidal de sus camarillas se considera homoplásica y responde a una determinada estrategia de crecimiento. Ambos grupos se diferencian, además, por el modelo de construcción de las camarillas laterales. La estructura del género "americano" *Asterorbis* no es aún clara y la controversia sobre la validez del género, también "americano", *Orbitocyclina* no ha sido resuelta. La relación entre los géneros *Lepidorbitoides* y *Helicorbitoides* es problemática, así como la estructura de este último género.

Los pseudorbitoídidos no son foraminíferos orbitoidales, ya que en su desarrollo no se registra un

crecimiento orbitoidal. Éste es inicialmente trocospiral adquiriendo después una disposición de las cámaras planispiral involuta. Presentan un esqueleto suplementario, del que carecen los orbitoídidos y lepidorbitoídidos, estructuralmente semejante al de otros grupos de foraminíferos cretácicos, tales como los siderolítidos.

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo ha sido financiada mediante los proyectos de investigación de la DGICYT, PB 93-0910 y APC 95-0072.

BIBLIOGRAFÍA

- Bronn, H. G. 1853. Kreide Gebirge. In: *Lethaea Geognostica* (Eds. H. G. Bronn and F. Roemer). E. Schweizerbart, Stuttgart, 2 (5), 1-412.
- Bronnimann, P. 1954a. Upper Cretaceous orbitoidal foraminifera from Cuba I *Sulcorbitoides* n. gen. *Contributions Cushman Foundation Foraminiferal Research*, 5, 55-61.
- Bronnimann, P. 1954b. Upper Cretaceous orbitoidal foraminifera from Cuba II *Vaughanina* Palmer. *Contributions Cushman Foundation Foraminiferal Research*, 5, 91-105.
- Bronnimann, P. 1955a. Upper Cretaceous orbitoidal foraminifera from Cuba. III. *Pseudorbitoides* Douvillé. *Contributions Cushman Foundation Foraminiferal Research*, 6, 57-76.
- Bronnimann, P. 1955b. Upper Cretaceous orbitoidal foraminifera from Cuba. IV. *Rhabdorbitoides* n. gen. *Contributions Cushman Foundation Foraminiferal Research*, 6, 97-103.
- Bronnimann, P. 1956. Upper Cretaceous orbitoidal foraminifera from Cuba. V. *Historbitoides* n. gen. *Contributions Cushman Foundation Foraminiferal Research*, 7, 60-66.
- Butterlin, J. 1981. *Claves para la determinación de macroforaminíferos de México y del Caribe, del Cretácico superior al Mioceno medio*. Instituto Mexicano del Petróleo, 219 pp.
- Carpenter, W.B. 1862. *Introduction to the study of the Foraminifera*. Royal Society of London, 1-319.
- Caus, E., Gómez-Garrido, A. and Rodés, D. 1988. Reevaluation of *Lepidorbitoides* evolution as a function of the age relation between species as established with nannoplankton biostratigraphy. *Revue de Paléobiologie*, mém. sp. 2, 421-428.
- Caus, E., Bernaus, J. M. and Gómez-Garrido, A. 1996. Biostratigraphic utility of the species of the genus *Orbitoides*. *Journal of Foraminiferal Research*, 26 (2), 124-136.
- Douvillé, H. 1906. Evolution et enchaînement des Foraminifères. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4 (6), 576-587.
- Drooger, C. W. 1956. Parallel evolutionary trends in larger foraminifera. *Koninklijke nederlandse Akademie van Wetenschappen Proceedings*, B, 59 (5), 459-469.

- Drooger., C.W., 1993. Radial Foraminifera; Morphometrics and Evolution. *Verhandelingen der Koninklijke nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **41**, 1-242.
- Ferrández Cañadell, C. and Serra-Kiel, J. 1992. Mophostructure and Paleobiology of *Discocyclina* Gümbel, 1870. *Journal of Foraminiferal Research*, **22**, 147-165.
- Ferrández Cañadell, C. y Serra-Kiel, J. 1995. Camarillas laterales en los Ortofragmínidos: morfoestructura, arquitectura y funcionalidad. *Revista Española de Paleontología*, N°. homenaje Dr. Colom, 129-134.
- Gorsel, J. T. van. 1973. *Helicorbitoides* from Southern Sweden and the origin of the *Helicorbitoides-Lepidorbitoides* lineage. *Koninklijke nederlandse Akademie van Wetenschappen Proceedings*, ser. B, **76** (4), 273-286.
- Gorsel, J. T. van. 1975. Evolutionary trends and stratigraphic significance of the late Cretaceous *Helicorbitoides-Lepidorbitoides* lineage. *Utrecht Micropalontological Bulletin*, **12**, 1-89.
- Gorsel, J. T. van. 1978. Late Cretaceous Orbitoidal Foraminifera. In: *Foraminifera 3* (Eds. R. H. Hedley and C. G. Adams). Academic Press, New York, 1-120.
- Hinte, J. E. van. 1965. An approach to *Orbitoides*. *Koninklijke nederlandse Akademie van Wetenschappen Proceedings*, ser. B, **68** (2), 57-71.
- Hinte, J. E. van. 1966. *Orbitoides* from the Campanian type section. *Koninklijke nederlandse Akademie van Wetenschappen Proceedings*, ser. B, **69**, 79-110.
- Hinte, J. E. 1976. A Cretaceous time scale. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **60**, 498-516.
- Hottinger, L. 1966. Foraminifères rotaliformes et Orbitoïdes du Sénonien inférieur pyrénéen. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **59** (1), 277-302.
- Hottinger, L. 1977. Foraminifères Operculiniformes. *Memoires du Museum Nationale de Histoire Naturelle de Paris*, **C40**, 1-159.
- Hottinger, L. 1981. Fonctions de la disposition alternante des loges chez les Foraminifères et la structure de *Omphalocyclus*. *Cahiers de Micropaléontologie*, **4**, 45-56.
- Krijnen, J. P. 1967. Pseudorbitoid foraminifera from Curaçao. *Koninklijke nederlandse Akademie van Wetenschappen Proceedings*, ser. B, **70**, 144-164.
- Krijnen, J. P. 1971. Analysis of Pseudorbitoids from Glenbrook, Jamaica, and discussion of a study by Cole and Applin (1970). *Scripta Geologica*, **4**, 1-15.
- Krijnen, J. P. 1972. Morphology and phylogeny of pseudorbitoid foraminifera from Jamaica and Curaçao, a revisional study. *Scripta Geologica*, **8**, 1-80.
- Küpper, K. 1954. Notes on Upper Cretaceous foraminifera. II: Genera of the subfamily Orbitoidinae with remarks on the microspheric generations of *Orbitoides* and *Omphalocyclus*. *Contribution Cushman Foundation Foraminiferal Research*, **5** (4), 179-184.
- Leymerie, A. 1851. Mémoire sur un nouveau type pyrénéen, parallèle à la Craie proprement dite. *Mémoires de la Société. Géologique de France* **2** (4), 177-202.
- Lyell, C. 1848. On the relative age and position of the so-called Nummulite limestone of Alabama. *Journal Geological Society*, **4**, 10-16.
- MacGillavry, H. J. 1963. Phylomorphogenesis and evolutionary trends of Cretaceous orbitoidal Foraminifera. In: *Evolutionary trends in Foraminifera* (Ed. G. H. R. von Koeningswald), Elsevier, Amsterdam, 139-197.
- Meriç, E. 1980. *Pseudomphalocyclus blumenthali*, a new genus and species from the Upper Maastrichtian of Southern Turkey. *Micropaleontology*, **26** (1), 84-89.
- Neumann, M. 1958. Orbitoïdés du Crétacé et de l'Eocène en Aquitaine occidentale. *Mémoires de la Société Géologique de France*, **83**, 1-174.
- Neumann, M. 1972. A propos des Orbitoïdes du Crétacé supérieur et de leur signification stratigraphique I. Genre *Orbitoides* d'Orbigny (1847). *Revue de Micropaléontologie*, **14**, 197-226.
- Neumann, M. 1993. Le genre *Orbitoides*. II. Révision des différentes espèces. *Revue de Micropaléontologie*, **36** (4), 301-353.
- Palmer, D. K. 1934. Some Larger Fossil Foraminifera from Cuba. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural*, **8** (4), 235-269.
- Papp, A. und Küpper, K. 1953. Die Foraminiferenfauna von Guttaring und Klein St. Paul (Kärnten) III Foraminiferen aus dem Campan von Silberegg. *Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse.*, Abt., I, **162**, 345-357.
- Premoli-Silva, Y. and Brusa, C. 1981. Shallow-water skeletal debris and larger foraminifers from Deep Sea Drilling Project Site 462, western equatorial Pacific. In: *Initial Reports Deep Sea Drilling Project 61* (Eds. R.L. Larson and S. O. Schlanger). Washington, D.C., 439-474.
- Silvestri, A. 1907. Fossili dordoniani nei dintorni di Termini-Imerese (Palermo). *Atti Accademia Pontificia Romana NuoviLincei, Roma*, **60**, 105-110.
- Sirel, E., 1995. Occurrence of the genus *Helicorbitoides* MacGillavry (Foraminiferida) in Turkey. *Revue de Paléobiologie* **14** (1), 85-94.
- Wannier, M., 1980. La structure des Siderolitinae, foraminifères du Crétacé supérieur. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **73** (3), 1009-1029.

Manuscrito recibido: 13 de febrero, 1996

Manuscrito aceptado: 2 de octubre, 1996