Parastriatopora cantabrica, NUEVA ESPECIE DE TABULADO DEL DEVÓNICO INFERIOR (EMSIENSE) DE LA CORDILLERA CANTÁBRICA (NO DE ESPAÑA)

Francis TOURNEUR* y Esperanza FERNÁNDEZ MARTÍNEZ**

* Laboratoire de Paléontologie, Université Catholique de Louvain. 3, Place L. Pasteur, B-1348 Louvain-la-Neuve, Bélgica.

** Area de Paleontología. Departamento de Geología. Universidad de Oviedo. 33005 Oviedo, España.

ABSTRACT

A new species of the genus *Parastriatopora*, *P. cantabrica*, is described from two localities in the Cantabrian Mountains (NW Spain): Adrados in the Asturo-Leonese facies and Lebanza in the Palentian facies. The two occurrences are of Emsian age (La Vid Group and Abadía Formation). The species is characterized by the very large dimensions of the branches and corallites (the largest of the genus) and by the slight thickening of the skeletal elements. Bases of colonies, in the form of flat lamellar expansions, are described for the first time.

Keywords: Tabulata (Coelenterata), Systematics (new species), Emsian (Lower Devonian), Cantabrian Mountains (Spain).

RESUMEN

Se describe una nueva especie del género *Parastriatopora, P. cantabrica*, procedente de dos localidades de la Cordillera Cantábrica (NO de España): Adrados, en la Región de Pliegues y Mantos y Lebanza, en la Región del Pisuerga-Carrión. Ambas apariciones son de edad Emsiense (Grupo La Vid y Formación Abadía, respectivamente). La especie está caracterizada por las grandes dimensiones de sus ramas y coralitas (las mayores del género) y por un suave engrosamiento de los elementos esqueléticos. Se describen, por primera vez, bases de colonias con forma de expansiones laminares.

Palabras clave: Tabulata (Coelenterata), Sistemática (nueva especie), Emsiense (Devónico Inferior), Cordillera Cantábrica (NO de España).

INTRODUCCIÓN

El género *Parastriatopora* Sokolov está ampliamente representado en el Silúrico y Devónico Inferior de la URSS y de Asia donde persiste, con dudas, hasta el Devónico Medio.

Su presencia en otros lugares del mundo es mucho más escasa: en el Devónico, ha sido citado en Alaska (Oliver et al., 1975); Australia (Hill et al., 1967); Africa del Norte (Termier y Termier, 1950 -"Scoliopora denticulata" y "Favosites crassimurus"; Le Maître, 1952 - "Favosites annulatus" y "Favosites floralis") y Europa occidental, donde su presencia ha sido señalada en los Alpes Cárnicos (Vinassa de Regny, 1918 - ? "Pachypora corallioides"; Schouppé, 1954 - "Coenites lonsdalei"; Assereto, 1962) y en Bretaña (Plusquellec, 1976 - Parastriatopora e.g. floralisannulata). En España, y hasta el presente, tan sólo ha sido citado en un nivel calcáreo de la provincia de Córdoba (Zona de Ossa-Morena), datado como Gediniense superior, y en el que Lafuste (in Crousilles et al., 1978) ha identificado y figurado Parastriatopora floralis-annulata (Le Maître).

En el presente trabajo se ha estudiado un abundante material atribuible a este género y procedente

del Devónico Inferior de la Cordillera Cantábrica (donde, con frecuencia, ha sido confundido con el género *Thamnopora* Steininger) y de la Sierra de Guadarrama. Este último material, cuya aparición ha sido ya brevemente evocada por Sommer (1965, pág. 61) será objeto de una comunicación posterior. El presente trabajo tiene por objeto la descripción sistemática de las colonias procedentes del Emsiense de la Cordillera Cantábrica.

LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

Las dos localidades donde fueron recogidas las muestras estudiadas, Adrados y Lebanza, pertenecen a dos regiones geológicamente diferentes de la Cordillera Cantábrica, en las que el Devónico muestra, especialmente a partir del Praguiense, caracteres facietales distintos. En Adrados se desarrolla una facies "astur-leonesa", caracterizada por la alternancia de materiales detríticos y carbonatados, con frecuencia arrecifales, que contienen diversos fósiles de carácter fundamentalmente bentónico (Brouwer, 1964). Por el contrario, en Lebanza ha sido descrita una

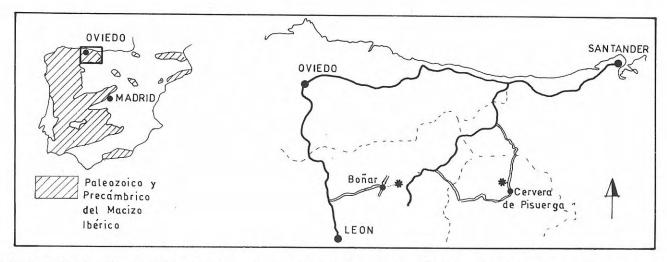


Figura 1. Localización geográfica, señalada mediante asteriscos, de las dos localidades en que fueron recogidas las muestras estudiadas. La localidad de Lebanza, citada en el texto, está situada al NO de Cervera de Pisuerga. Adrados está situada al Este de Boñar. La línea discontinua marca la divisoria entre provincias.

facies "palentina", representada por una alternancia de calizas y pizarras cuyas faunas, de carácter esencialmente nectónico y pelágico, son indicativas de un medio más tranquilo y ligeramente más profundo que en el caso anterior (Brouwer, op. cit.).

MATERIAL

Los ejemplares de *Parastriatopora* procedentes de la localidad de Adrados fueron recolectados en la denominada Unidad 3, de edad Emsiense, del Grupo La Vid (Fig. 2). La Unidad está constituida por lutitas pardas y negras, con delgadas intercalaciones de limolitas y calizas grises, ocasionalmente lentejonares. Según Vera de la Puente (1988) los terrígenos finos que la constituyen de forma mayoritaria debieron ser depositados en una plataforma de tipo "rampa carbonatada" relativamente profunda y de baja energía.

La localidad de Adrados está situada en la zona SE de la Cordillera Cantábrica (Fig. 1) en la provincia de León. Coordenadas del Mapa Topográfico del IGN (1964), escala 1:50.000, hoja n.º 104 (Boñar), x = 5° 16' 19", y = 42° 54' 14". La serie aflora en la ladera del monte situado inmediatamente al E de Adrados, en la margen izquierda del Arroyo Arbejal.

El material estudiado tiene un doble origen: los autores recolectamos numerosos ejemplares en un nivel especialmente rico de la Unidad 3. Yacimiento NV-1: nivel margoso con abundante fauna de corales y braquiópodos, intercalado entre las pizarras negras de la Unidad 3, a unos 185 m. de la base del Grupo. Ejemplares DPO 15097 - 15112.

El resto del material corresponde a fragmentos rodados recogidos por nosotros mismos (Ejemplares DPO 15093-15096) o a ejemplares recolectados por diversos investigadores y depositados en el Area de Paleontología de la Universidad de Oviedo (DPO 15113-15117). Sólo una pequeñísima parte de este último material porta la indicación "Zona de Hadrophyllum" (dentro de la cual se encuentra el yacimiento NV-1), el resto es de procedencia incierta, probable-

mente por tratarse de fragmentos rodados, muy abundantes en la Unidad 3.

Las ramas de *Parastriatopora* aquí estudiadas y procedentes de la localidad de Lebanza, fueron recolectadas en los niveles de calizas arcillosas, muy fosilíferos, situados inmediatamente por encima del Miembro Requejada, Veen (1965) (Fig. 2), que han sido datados por Montesinos y Truyols-Massoni (1987) como Zlichoviense superior. Se trata de una alternancia de calizas "mudstone", a menudo nodulares y ocasionalmente bioturbadas, y calizas bioclásticas con marcas de corriente. La presencia en estos niveles de macrofauna nerítica, entre la que se encuentran abundantes tabulados de hábito ramoso como

PERIODO	UNIDADES CRONOESTRATIGRAFICAS EDAD		UNIDADES LITOESTRATIGRAFICAS (Z. CANTABRICA)		
			F. ASTUR-LEONESA		F. PALENTINA
DEVONICO	EIFELIENSE		Fm. SANTA LUCIA		Fm. POLENTINOS
	EMSIENSE	DALEJIENSE		UNIDAD 4	MB. LEZNA
			GRUPO LA VID	UNIDAD 3	Fm. ABADIA REQUEJADA
		ZLICHOVIENSE		UNIDAD 2	
	PRAGUIENSE — — — — — —		GRI	UNIDAD 1	Fm. LEBANZA
	LOCHKOVIENSE		Fm. SAN PEDRO		Fm. CARAZO

Figura 2. Correlación entre las unidades cronostratigráficas y litostratigráficas en las facies astur-leonesa y palentina de la Cordillera Cantábrica (basada en Truyols-Massoni, 1988). Los ejemplares estudiados en el presente trabajo fueron recolectados en la Unidad 3 del Grupo La Vid y en unos niveles situados inmediatamente por encima del Miembro Requejada de la Formación Abadía.

los aquí estudiados, es indicativa de un ambiente ocasionalmente litoral.

La única sección muestreada se halla próxima a la localidad de Lebanza, situada al NO de Cervera de Pisuerga, en el extremo suroriental de la Cordillera Cantábrica, en la provincia de Palencia (Fig. 1). Coordenadas del Mapa Topográfico del IGN (1964), escala 1:50.000, hoja n.º 106 (Camporredondo de Alba) x = 4° 31' 30", y = 43° 1' 32". El yacimiento de donde proceden las muestras estudiadas se encuentra situado al NO del pueblo de Lebanza, en la base del monte El Cueto, muy próximo al cabalgamiento silúrico del Arroyo de Arroyacas. Yacimiento AB-1: niveles de calizas arcillosas situadas inmediatamente sobre el Miembro Requejada. Ejemplares DPO 15118 - 15125.

SISTEMÁTICA

CLASE ANTHOZOA Ehrenberg, 1834 SUBCLASE TABULATA Milne-Edwards & Haime, 1850

ORDEN FAVOSITIDA Wedekind, 1937 Familia **Parastriatoporidae** Tchudinova, 1959 Género *Parastriatopora* Sokolov, 1949 enmend.

Especie tipo: Parastriatopora rhizoides Sokolov, 1949 del Llandovery de la Plataforma de Siberia, por designación ulterior de Sokolov (1955, pág. 520). Según Dubatolov e Ivanovsky (1977, pág. 66) esta especie es sinónima de Striatopora mutabilis Tchernichev (1937, pags. 90-91, Lám. VIII, fig. 1) del Silúrico superior del norte de Zembla; Sokolov y Tesakov (1984, págs. 49-50) han confirmado esta sinonimia.

Diagnosis enmendada

Colonia constituida por ramas cilíndricas, poco ramificadas y ocasionalmente hinchadas en forma de masas nodulosas. Cálices en general poco profundos y delimitados por crestas ocasionalmente ornamentadas con arrugas septales de la pared. En sección, diferenciación más o menos neta de una zona axial y un reborde periférico cuya importancia relativa varía fuertemente. Coralitas prismáticas, ligeramente divergentes en el eje de las ramas, curvándose a continuación de forma más o menos brusca para terminar adquiriendo una dirección perpedicular o ligeramente oblicua a la superficie de la colonia. Paredes delgadas en la zona axial y afectadas en la periferia por un engrosamiento de importancia variable. Poros sobre la pared, ocasionalmente en los ángulos. Espinas septales más o menos desarrolladas, a menudo limitadas al reborde periférico y, en ocasiones, ausentes. Tábulas completas, habitualmente planas, muy espaciadas en el eje de las ramas y netamente más próximas hacia la periferia donde experimentan, al mismo tiempo que la pared, un espesamiento más o menos pronunciado. Microestructura: linea media granular y contínua, flanqueada por capas de esclerénquima microlamelar; espinas fibrosas; tábulas granulares recubiertas por una capa de esclerénquima microlamelar, especialmente en la periferia de las ramas. Modo de crecimiento: gemación lateral y división fisípara.

Observaciones

La diagnosis enmendada que aquí proponemos intenta tomar en consideración la enorme variabilidad morfológica que presentan las numerosas especies asignadas hasta el momento al género *Parastriatopora*. La forma de crecimiento esencialmente cilíndrica y el desarrollo de un reborde periférico diferenciado —sea éste debido a la curvatura de las coralitas, al progresivo acercamiento de las tábulas, al engrosamiento de los elementos esqueléticos o a la conjunción de estos tres rasgos— nos parecen particularmente característicos del género.

La introducción de datos microestructurales en la diagnosis es el resultado de la revisión de la microestructura de la especie-tipo realizada por Plusquellec y Tchudinova (1977). La presencia de microlamelas en *Parastriatopora* ha sido confirmada por el presente estudio, así como por el trabajo de Plusquellec (1976) y por numerosas observaciones inéditas realizadas sobre material de procedencia diversa (Lafuste y Plusquellec, com. pers.).

La posición sistemática del género permanece, hasta el momento, incierta: la familia Parastriatoporidae Tchudinova, 1959 (en ocasiones relegada al rango de subfamilia Parastriatoporinae, por ejemplo por Birenheide, 1985) suele ubicarse dentro de Favositida, próxima a Pachyporidae Gerth, 1921 (por ejemplo en Hill, 1981). Unicamente Mironova (1974) adopta una actitud más original al incluir Parastriatoporinae dentro de la familia Angoporidae Stasinska, 1967 en base a la microestructura del aparato septal. En ausencia de consideraciones coherentes sobre la sistemática suprafamiliar de los Tabulados (principalmente debida a la carencia de datos microestructurales) preferimos no tomar partido sobre la posición de la familia Parastriatoporidae.

Parastriatopora cantabrica n. sp. Figs. 4-13; Lám. I, figs. 1-5; Lám. II, figs. 1-7; Lám. III, figs. 1-4

v cf. 1952 Favosites (o Thamnopora) annulatus sp. nov. Le Maître, 67-68, Lám. VI, fig. 10 (non Lám. VI, figs. 1-9; Lám. XI, fig. 10 = Parastriatopora annulata (Le Maître, 1952)- ver Plusquellec, 1976).

Derivatio nominis: En referencia al lugar de hallazgo, la Cordillera Cantábrica.

Holotipo: Ejemplar DPO 15119, figurado en text-fig. 4a-c y en Lám.II, figs. 1-7; acompañado de 3 láminas delgadas (transversal, longitudinal y tangencial) y de una serie de láminas ultradelgadas del tipo denominado LFP (Lafuste, 1970).

Localidad tipo: Lebanza, provincia de Palencia.

Estratotipo: Alternancias de calizas situadas sobre el Miembro Requejada. Formación Abadía. Zlichoviense superior. Biozona de *Polignathus gronbergi*. En la

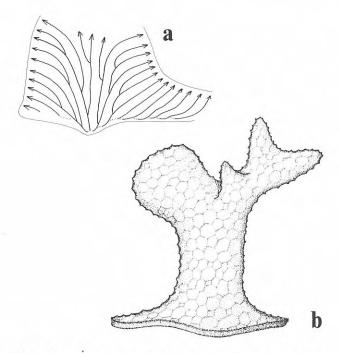


Figura 3. a) Esquema que muestra la disposición de las coralitas en la base de una colonia. b) Reconstrucción esquemática de una colonia de *Parastriatopora:* expansión laminar en la base, tronco principal columnar, algunas ramificaciones e hinchamientos locales.

parte superior de estas alternancias, Montesinos y Truyols-Massoni (op. cit.) han señalado la presencia de ammonoideos estrechamente relacionados con la "Fauna de Anetoceras".

Material

33 ejemplares, DPO 15093 - 15125 consistentes en fragmentos de colonias, en los cuales han sido talladas 78 láminas delgadas (44 transversales; 31 longitudinales; 3 tangenciales) y 5 series de láminas ultradelgadas LFP. Todo el material se encuentra depositado en al Area de Paleontología de la Universidad de Oviedo (indicativo DPO).

Diagnosis

Especie de *Parastriatopora* con ramas de perfil frecuentemente ovalado. Zona axial generalmente poco diferenciada, ocupando entre un 40 y un 60% del total de la rama. Aumento del diámetro de las coralitas hacia la periferia poco marcado. Poros en la pared. Diámetro de las coralitas: zona axial 0,5 - 4,5 mm; zona periférica, en torno a 4,5 mm. Espesor de la pared: zona axial 0,06 - 0,16 mm; zona periférica 0,5 - 0,6 mm. Diámetro de los poros: 0,24 -0,32 mm. Distancia entre dos tábulas consecutivas: zona axial 1,6 - 2,6 mm; zona periférica 0,6 - 1,2 mm.

Descripción sistemática

Caracteres externos: El material está formado por fragmentos de ramas cilíndricas, de diámetro comprendido entre 10 y 65 mm, más frecuentemente entre 20 y 30 mm, siendo la longitud máxima preservada de 130 mm. El

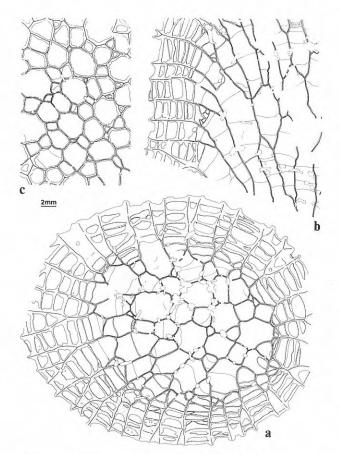


Figura 4. Holotipo, ejemplar DPO 15.119, Lebanza, Formación Abadía. a) Sección transversal mostrando un reborde bien desarrollado y un espesamiento periférico marcado. Observar la abundancia de cristales de cuarzo y la presencia local de espinas bien desarrolladas en la zona periférica. b) Sección longitudinal parcial. Observar el neto acercamiento de las tábulas hacia la periferia. c) Sección tangencial con coralitas muy desiguales.

perfil de estas ramas es, a menudo, netamente oval (Lám. I, fig. 2). Las bifurcaciones son escasas (Lám. I, fig. 3), suelen generarse siguiendo un ángulo débil y ambas ramas permanecen unidas a lo largo de una cierta distancia; hay también numerosos brotes abortados de pequeño tamaño que aparecen como abultamientos en la superficie de la colonia. En ocasiones, y principalmente en su extremidad, las ramas se hinchan adquiriendo un aspecto de masas nodulosas irregulares (Lám. I, fig. 1). Estos hinchamientos pueden también encontrarse de forma periódica a lo largo de una misma rama.

En general, los cálices están incompletamente extraídos o desgastados y son muy desiguales en tamaño: los mayores alcanzan frecuentemente 3,5 y 4,5 mm, pudiendo llegar hasta los 5,0 mm de diámetro. Son profundos y su contorno poligonal está marcado por una pared débilmente sobresaliente, perforada por poros y cuyos lados muestran localmente débiles trazas de arrugas septales longitudinales que se extienden ocasionalmente sobre la base del cáliz. Esta base es una superficie plana o ligeramente abombada, surcada irregularmente por pequeñas depresiones situadas en las proximidades de las paredes o en el centro del cáliz. A causa de las arrugas septales, la cima de la pared aparece, a menudo, ligeramente crenulada.

Cuatro bases de colonias, en diferentes estados de conservación, han sido recolectadas; están formadas por

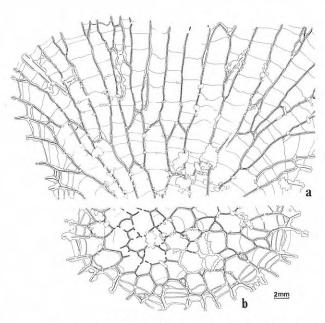


Figura 5. Ejemplar DPO 15.121, Lebanza, Formación Abadía. a) Sección longitudinal de una colonia con aspecto de masa nodulosa irregular; en la periferia, mal conservada, se observa un ligero engrosamiento de las paredes y tábulas; éstas últimas están mucho más próximas hacia el exterior. La parte central presenta afinidades favositoides. b) Sección transversal realizada en la base de la misma colonia. Observar la presencia local de espinas en la zona periférica y la abundancia de cristales de cuarzo que reemplazan, en ocasiones completamente, a los elementos esqueléticos.

una expansión laminar más o menos extensa, de diámetro máximo comprendido entre 45 y 80 mm y de contorno irregular. Su superficie inferior, casi plana o ligeramente convexa, está organizada en torno a una pequeña protuberancia fracturada que expone 2 ó 3 pequeñas coralitas poligonales y de la cual irradian coralitas inclinadas. Esta superficie se encontraba, en un principio, cubierta por una delgada "epiteca", ornamentada por una fina estriación

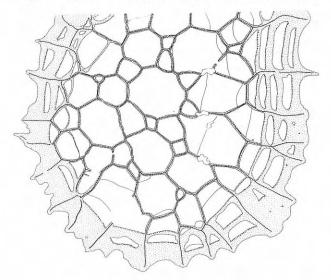


Figura 6. Ejemplar DPO 15.093, Adrados, Grupo La Vid. Sección transversal de una rama con reborde periférico estrecho pero con un espesamiento pronunciado.

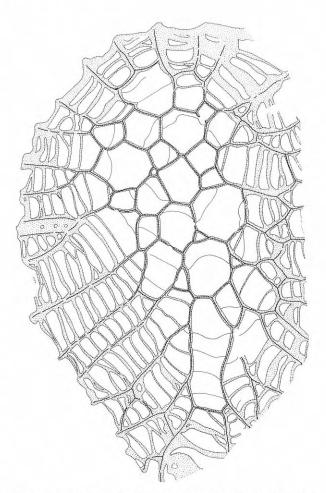


Figura 7. Ejemplar DPO 15.106, Adrados, Grupo La Vid. Sección transversal, ligeramente oblicua, de una colonia con reborde periférico bien desarrollado pero con un espesamiento poco pronunciado.

transversal de crecimiento y por arrugas periódicas más gruesas; muy frecuentemente esta "epiteca" ha desaparecido por desgaste. Localmente se observan algunas pequeñas colonias de briozoos incrustantes así como "spirorbis". La superficie superior situada sobre el fragmento basal se encuentra unida a éste mediante una curva ligeramente cóncava; los extremos laterales redondeados muestran secciones longitudinales de coralitas con abundantes tábulas.

Una sección longitudinal natural de una de estas bases (Lám. I, fig. 4a-c) muestra coralitas verticales, divergentes en su eje y curvadas hacia la periferia; en la base, están rodeadas por otras que se inclinan primero y se enderezan rápidamente después, para desembocar perpendicularmente a la superficie. Estas coralitas se reproducen aparentemente por gemación basal del lado externo.

Las observaciones descritas nos permiten proponer la reconstrucción idealizada de una colonia (Fig. 3): sobre una plataforma laminar, que proporciona un asentamiento estable sobre el sedimento, se eleva una colonia columnar poco ramificada y localmente hinchada en pequeñas masas nodulosas.

Caracteres internos: El estado de conservación de las colonias es extremadamente variable: de muy mediocre a excelente. Los lúmenes de las coralita están rellenos de esparita sucia, de sedimentos o de grandes cristales de dolomita (Lám. III, fig. 2). Esta última puede, ocasionalmente, ser ferruginosa; en estos casos el hierro impregna fuertemente las paredes que devienen opacas. En otras

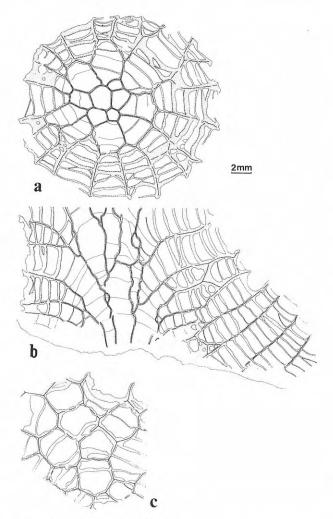


Figura 8. Ejemplar DPO 15.094, Adrados, Grupo La Vid. Base de una colonia. a) Sección transversal mostrando un nucleo axial estrecho, una zona de tránsito hacia coralitas curvadas oblicuamente y una gran corona periférica. b) Sección longitudinal. El extremo de la base no está conservado. La parte axial de la rama tiene la estructura típica. Las coralitas laterales se yerguen oblicuamente y contienen tábulas regulares bastante cercanas. c) Sección tangencial ligeramente oblicua.

ocasiones los elementos esqueléticos se encuentran totalmente reemplazados por óxidos de Fe. Frecuentemente los lúmenes están vacíos y los elementos del esqueleto sólo se ponen de manifiesto por la existencia de un fino ribete fibroso. La cantidad de cristales de cuarzo varía de bastante escasos en el material de Adrados, a muy abundantes en el de Lebanza. Aparecen, tanto en las paredes como en los lúmenes en forma de pequeños cristales dispersos o reunidos en agregados. Más raramente las paredes se encuentran totalmente reemplazadas por una maraña de estos cristales (Fig. 5b). Con carácter local se encuentran pequeños cristales opacos. Por último hay que señalar que la interpretación de las secciones está especialmente dificultada por la existencia de vastas zonas, frecuentemente en la región axial, donde los elementos esqueléticos se encuentran finamente triturados.

La diferenciación de la zona axial en relación al reborde periférico es muy variable. Este último se desarrolla por la brusca curvatura de las coralitas hacia el exterior, por el notable acercamiento de las tábulas y/o por el engrosamiento más o menos importante de los elementos

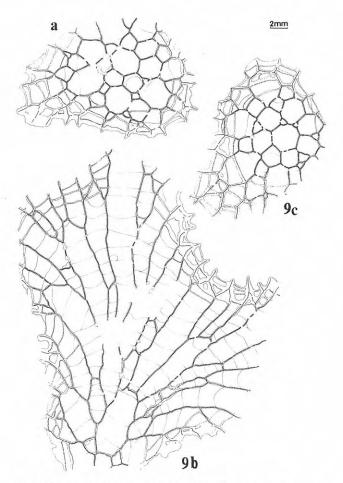


Figura 9. DPO 15.109, Adrados, Grupo La Vid. (Comparar con la vista externa de la Lám. I, fig. 3). a,c) Secciones transversales mostrando un reborde periférico estrecho y un débil espesamiento de la pared. b) Sección longitudinal de una colonia bifurcada. La curvatura en periferia de las coralitas es muy débil y el engrosamiento de los elementos esqueléticos es casi inexistente: la impresión de un reborde está casi totalmente ausente.

esqueléticos (tábulas y paredes) acompañado, en ocasiones, del desarrollo de las espinas septales. Este engrosamiento, que aparece de forma brusca, permanece en general muy discreto (Fig. 9a) y raramente se observa el reborde contínuo y compacto tan característico de ciertas especies de *Parastriatopora*. Hay que señalar que la corona de coralitas dobladas puede estar ampliamente desarrollada sin estar acompañada de un engrosamiento notorio de la pared (Figs. 7, 8a).

En sección transversal las coralitas son poligonales, muy desiguales (Fig. 6) y con lados a menudo ligeramente abombados. Las coralitas más jóvenes (menos de 6 lados) presentan un diámetro que varía de 0,5 a 2,5 mm (más frecuentemente entre 1,0 y 2,0 mm); las adultas (con 6 ó 7 lados) tienen un diámetro que oscila entre 2.0 v 3.8 mm (habitualmente entre 2,4 y 3,2 mm); las más grandes (con 8 lados o más) alcanzan los 4,5 mm. En sección longitudinal las coralitas divergentes de la zona axial se curvan de forma más o menos brusca y, tras seguir un curso de longitud variable, desembocan con un ángulo perpendicular o débilmente oblicuo a la superficie (Figs. 4b, 5a). Las secciones tangenciales muestran siempre coralitas bastante desiguales (Figs. 4c, 8c), de diámetro muy similar o ligeramente superior al medido en la zona axial, con valores que alcanzan excepcionalmente los 5,0 mm.

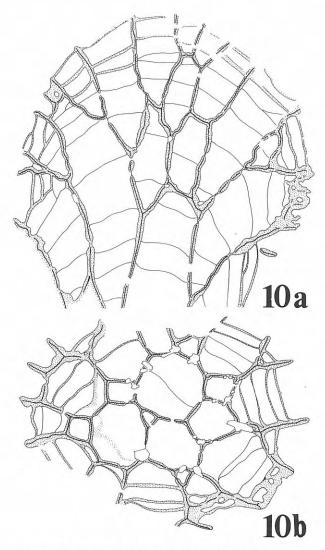


Figura 10. Ejemplar DPO 15. 124, Lebanza, Formación Abadía. a) Sección longitudinal de una colonia joven. Tanto la curvatura periférica como el espesamiento estereoplásmico están casi ausentes; sin embargo, se observa una cierta aproximación de las tábulas hacia el exterior. La apariencia favositoide de esta sección es innegable. b) Sección transversal de la misma colonia.

En la región axial de las ramas las paredes son muy delgadas (espesor, medido de lumen a lumen, entre 0,05 y 0,08 mm) o se encuentran ligeramente engrosadas (espesor entre 0,12 y 0,16 mm, más raramente de 0,2 mm). Cuando las coralitas se doblan hacia la periferia se produce un brusco engrosamiento de la pared (Lám. III, figs. 1 y 3), alcanzándose entonces valores entre 0,3 y 0,6 mm. Este engrosamiento apenas experimenta variaciones posteriores, salvo en el extremo periférico donde, muy a menudo, se constata un adelgazamiento de las paredes que finalizan en una cresta aguda. La impresión del engrosamiento está reforzada en toda la colonia por la presencia frecuente de un ribete fibroso de origen diagenético (Lám. II, figs. 4 y 5).

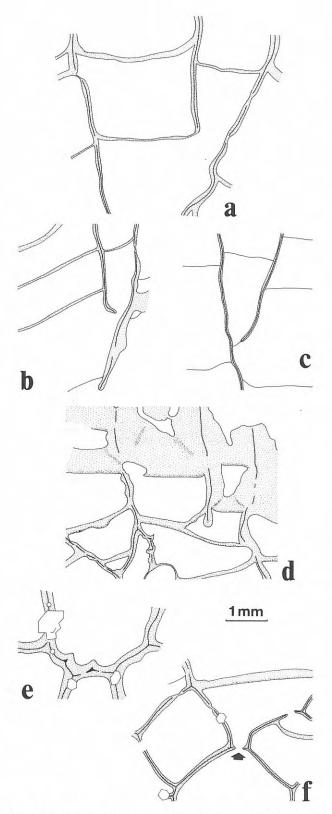
La línea media es contínua, delgada y oscura, y persiste casi hasta la superficie de la colonia (Fig. 12a). En la zona axial su aspecto es granuloso; hacia la periferia adquiere una configuración fibrosa y está ligeramente engrosada (0,015 mm) (Fig. 13a), componiéndose entonces de una delgada zona clara limitada por dos estrechos trazos oscu-

ros. Esta configuración fibrosa de la línea media periférica no ha sido citada, hasta el momento, en *Parastriatopora*, pero sí ha sido observada en varios géneros con reborde periférico desarrollado como *Thamnopora y Taouzia*.

A ambos lados de la línea media se encuentran dos capas contínuas de esclerénquima en los que se distingue fácilmente una laminación paralela a los límites de la pared. Ocasionalmente esta laminación está subrayada por una apretada red de finas resquebrajaduras o por una impregnación de materia oscura difusa. En ocasiones, sin embargo, puede quedar enmascarada por un comienzo de euhedrización: en estos casos, las paredes muestran trazas de líneas de exfoliación romboédricas en continuidad con la calcita de relleno de los lúmenes (Fig. 12a). Por último, en lugares con engrosamiento medio se distingue, a veces, una laminación de crecimiento que está marcada por una fina alternancia de delgadas zonas claras y oscuras. También se observa en el esclerénquima la presencia de zonas oscuras y difusas indicativas de un cambio en la orientación de los elementos microlamelares: se encuentran, por tanto, en los ángulos de las coralitas, en las zonas de unión entre paredes y tábulas (Lám. II, fig. 7) y, a veces, en las paredes engrosadas y seccionadas a lo largo del propio engrosamiento. En este último caso las trazas oscuras revelan el desarrollo de elevaciones débilmente convexas y separadas por depresiones poco profundas.

El examen de láminas ultradelgadas realizadas siguiendo la técnica L.F.P. (Lafuste, 1970) revela ciertas particularidades de los biocristales del esclerénquima. Se trata de elementos gruesos y cortos, con numerosos resaltes agudos ("picos") sobre sus caras más largas que confieren a estos cristales un aspecto notablemente más espinoso que el de las microlamelas cupulares habituales (Plusquellec y Tchudinova, 1977) (Fig. 13). Estas diferencias podrían ser debidas a la mala conservación microestructural del material estudiado, en el que las microlamelas típicas habrían sido ligeramente deformadas por causas externas de posible origen tectónico. Además se constata una cierta variabilidad intracolonial: en general, los biocristales muestran un diámetro bastante grande (30-35 um) en el límite inferior de las tábulas engrosadas, mientras que hacia la superficie superior de estas tábulas su tamaño disminuye sensiblemente (hasta 10 um). El resultado es la formación, en estas últimas zonas, de elementos casi tan largos como anchos (más o menos 10 um) y perfil ligeramente distinto al mostrado por las microlamelas cupulares típicas (Fig. 13b, compárese con la Fig. 1 de Plusquellec y Tchudinova, 1977). Es la primera vez que se constata este tipo de variabilidad microestructural intracolonial a la que, por el momento, no atribuimos ningún valor sistemático.

En la zona axial los poros se encuentran situados sobre la pared ("poros murales"), a menudo en posición no céntrica y, a veces, próximos a los ángulos; ningún poro angular, propiamente dicho, ha sido observado. Casi todos los poros están cerrados por diafragmas y, en ocasiones se encuentran rodeados por una ligera protuberancia de la pared ("pore rim"). En secciones tangenciales a la pared los poros aparecen como orificios redondeados o ligeramente ovalados en sentido longitudinal. Su diámetro varía entre 0,24 y 0,32 mm. En sección transversal se observa a menudo dos poros en un lado de la coralita, lo que sugiere una distribución biseriada opuesta. En las partes periféricas de algunas colonias, cuando las secciones tangenciales a la pared ponen de manifiesto el interior de ésta, pueden observarse series de estructuras circulares, a veces abiertas, provocadas por la disposición concéntrica de los elementos microlamelares; se trata probablemente de poros taponados por espesamientos del esclerénquima. Estas estructuras se disponen en dos series



(raramente tres) más o menos opuestas pero sin llegar a ser verdaderamente alternantes. La distancia entre poros sucesivos de una misma serie es bastante constante: en torno a 0,5 mm; su diámetro es similar al de los poros de la zona axial.

Las espinas septales están totalmente ausentes en las zonas axiales de las colonias procedentes de Adrados y se mantienen ausentes o son muy escasas en su periferia; por el contrario, en el material de Lebanza son muy frecuentes. Se trata se espinas fibrosas, de sección lenticular, bastante largas, profundamente hundidas en el esclerénquima de la pared y con frecuencia localizadas en la unión entre la pared y las tábulas (Fig. 12d); en consecuencia, sobresalen débilmente en el interior del lúmen. En ocasiones se las observa en forma de pequeñas secciones circulares entre las tábulas (Lám.II, fig. 7). Más raramente se las puede encontrar sobre tábulas, ampliamente envueltas por espesamientos del esclerénquima (Fig. 12c).

Las tábulas de la zona axial son generalmente planas y horizontales, a veces ligeramente onduladas, inclinadas o abombadas (Fig. 5a); a menudo, sus conexiones con la pared son arqueadas, cóncavas o convexas. También se encuentran deformadas en las proximidades de los poros a los que, en ocasiones, taponan (Fig. 12b) o atraviesan. Localmente se han observado tábulas incompletas pero sin llegar nunca a ser claramente vesiculosas. Normalmente son delgadas y oscuras, a veces están recubiertas por una capa clara de esclerénquima, laminada en continuidad con la de las paredes lo que provoca un aumento en su espesor que alcanza 0.05 y hasta 0,1 mm. Están ampliamente espaciadas, con separaciones que varían de 1,6 a 2,6 mm, generalmente próximas a 2,0 mm y alcanzando un valor máximo de 3,6 mm. En la zona periférica se observa un acercamiento muy neto de las tábulas: en este ámbito la distancia entre dos tábulas consecutivas oscila entre 0,3 y 1,4 mm (más frecuentemente entre 0,6 y 1,2 mm). Este acercamiento es el responsable de que, a menudo, las tábulas de coralitas vecinas se sitúen a un mismo nivel. Su base, plana, ligeramente cóncava o más raramente convexa, está marcada por una capa granular delgada y oscura (Lám. III, fig. 3). En ocasiones se observan tábulas incompletas, un poco abombadas; a menudo, en la zona de curvatura de las coralitas, se desarrollan tábulas incompletas que se inclinan hasta alcanzar la tábula inferior (ver, por ejemplo, la parte izquierda de la figura 9b). Por regla general, las tábulas de la zona periférica están engrosadas por la presencia de una capa más o menos importante de esclerénquima (de 0,2 a 0,35 y hasta 0,45 mm). Su superficie superior es ligeramente cóncava o, en ocasiones, ondulada por 2 ó 3 elevaciones que están subrayadas por líneas oscuras que marcan el cambio de orientación de los elementos microlamelares. Estas elevaciones son, probablemente, la prolongación en la superficie de las tábulas de las arrugas septales que adornan las paredes. En resumen, se constata que la impresión de "compacidad" del reborde periférico está causada principalmente por el acercamiento de las tábulas y su engrosamiento, mucho más que por el espesamiento de la pared que permanece siempre muy moderado.

Figura 11. Figuras ilustrando el crecimiento de las coralitas en secciones longitudinales (a-d) y transversales (e-f). a) Ejemplar DPO 15.117, Adrados, Grupo La Vid. Brote lateral con un gran poro basal en la zona axial de una rama. b) Ejemplar DPO 15.097, Adrados, Formación Abadía. Brote lateral con un poro basal estrecho, en la zona subperiférica de una rama. c) Ejemplar DPO 15.097, Adrados, Formación Abadía. Brote lateral con un poro basal obturado por un fino diafragma situado en la parte central de la misma rama que en b). d) Ejemplar DPO 15.112, Adrados, Grupo La Vid. Ejemplo de división fisípara en un reborde periférico espesado (sección transversal de una zona periférica). e) Ejemplar DPO 15.120, Lebanza, Formación Abadía. Fragmento de una "cella" en el ángulo de una coralita de gran tamaño, en la zona axial de una rama. f) Ejemplar DPO 15.109, Adrados, Grupo La Vid. La flecha indica una pequeña "cella" cuadrangular en el lado dorsal de una gran coralita, en la zona subperiférica de una rama.

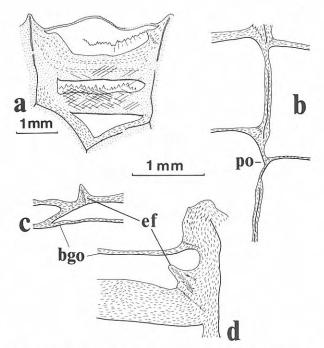


Figura 12. Diagénesis y microestructura. Abreviaturas empleadas: "bgo", base granular oscura; "ef", espina fibrosa; "po", poro obturado. a) Ejemplar DPO 15.093, Adrados, Grupo La Vid. Sección transversal de un fragmento perteneciente a un reborde periférico espesado. Las líneas discontínuas indican las laminaciones de crecimiento, que son paralelas a la orientación de los elementos microlamelares. Las tábulas espesadas, cuya base está subrayada por una capa oscura y granular, están recubiertas de cristales de calcita. Localmente se observa un comienzo de euhedrización. Los elementos esqueléticos aparecen localmente retocados por líneas de exfoliación romboédricas que están en continuidad con las de la calcita. Las paredes muestran una línea media continua, delgada y oscura, en ocasiones un poco engrosada. b) Ejemplar DPO 15.112, Adrados, Grupo La Vid. Detalle de la zona axial de una rama mostrando la organización microlamelar de las paredes (bastante delgadas) y de las tábulas (ligeramente espesadas y con base oscura y granular). Las partes más oscuras subrayan el cambio de orientación de las microlamelas en las uniones entre las tábulas y la pared. Observar la obturación del poro que tiene lugar por la reunión de las dos tábulas. c) Ejemplar DPO 15.122, Lebanza, Formación Abadía. Detalle de las tábulas en la zona superiférica. Observar la delgada capa basal oscura, los engrosamientos microlamelares y una espina fibrosa parcialmente envuelta por el esclerénquima. d) Ejemplar DPO 15.120, Lebanza, Formación Abadía. Detalle de la periferia de una rama mostrando dos espinas fibrosas profundamente hundidas en el esclerénquima microlamelar de las paredes, próximas a la unión de éstas con un tábula espesada. El cambio en la orientación de las microlamelas está marcado por zonas más oscuras.

Las láminas delgadas realizadas en las bases de las colonias (Fig. 8b) se han revelado como bastante decepcionantes: la parte inferior está siempre triturada y sólo se observa una amalgama de tábulas y paredes. Las secciones longitudinales muestran la misma estructura que la

sección longitudinal natural (Lám. I, fig. 4c) descrita anteriormente; las tábulas, ligeramente espesadas y bastante próximas, forman una trama regular pues, a menudo, están situadas al mismo nivel en coralitas vecinas (Fig. 8b).

Modo de crecimiento: Las secciones transversales de la zona axial de las ramas muestran la presencia de pequeñas "cella" (celdillas) triangulares o cuadrangulares en el lado dorsal de las grandes coralitas (Fig. 11f) que se encuentran ampliamente abiertas hacia la coralita generatriz. Las coralitas con paredes poco gruesas muestran, en ocasiones, pequeños reforzamientos locales (Fig. 11e) sin duda embriones de una de estas "cella".

La gran desigualdad en el tamaño de las coralitas y la abundancia de coralitas pequeñas con 3 ó 4 lados testimonia el vigor de la gemación de la zona axial de las colonias.

En sección longitudinal se observan frecuentemente brotes laterales netos (Fig. 11 a-c) con un gran poro basal (Fig. 11a) en ocasiones obturado por un delgado diafragma (Fig. 11c); aunque estos brotes se encuentran principalmente en el lado dorsal de las coralitas hay excepciones a esta regla.

En la zona periférica se observan unos pocos casos de fisiparidad (Fig. 11d, Lám. III, fig. 1), con aparición de una nueva pared en el interior de una coralita de gran tamaño. La marcada desigualdad de las coralitas en sección tangencial (Fig. 4c) y la presencia, en la superficie de la colonia, de pequeñas coralitas triangulares sobresaliendo entre los grandes cálices indican que la gemación sigue siendo activa en las zonas periféricas.

Comensalismo

En las zonas subperiféricas de algunas colonias de Lebanza y más raramente de Adrados, pueden observarse acumulaciones de vesículas irregulares con forma de burbuja situadas sobre la superficie de una tábula (Lám. III, fig. 4); estas vesículas están delimitadas por una capa fina y oscura recubierta por otra de esclerénquima; tras estas acumulaciones las tábulas adquieren de nuevo su morfología habitual. Estos fenómenos están relacionados probablemente con una forma de parasitismo sin duda próxima a la descrita por Fontaine (1966, pág. 11) en *Staphylopora chaetetoides* (Le Maître, 1947) donde se observan "racimos de células" entre las coralitas.

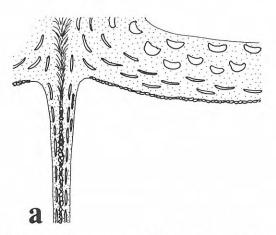
Además, en el reborde periférico de algunas colonias se observan grandes perforaciones de sección redondeada y diámetro comprendido entre 0,5 y 0,8 mm que seccionan netamente los elementos esqueléticos (Fig. 8a). Su trayecto parece muy variable en relación al alargamiento de las coralitas: paralelo, perpendicular u oblicuo. Se interpretan como resultado de procesos de comensalismo.

Señalar por último la presencia de ciertos problemas de crecimiento, necrosis locales y rejuvenecimientos de un tipo bastante común.

DISCUSIÓN

Comparación entre el material de Adrados y el de Lebanza.

Aparte de una conservación ligeramente distinta, las dos poblaciones presentan notables similitudes en el conjunto de caracteres. El material de Adrados, más abundante, muestra una mayor varia-



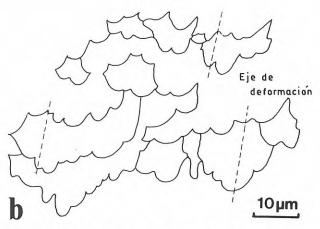


Figura 13. Microestructura (dibujos realizados por J. Lafuste). Ejemplar DPO 15.112, Adrados, Grupo La Vid. a) Organización semiesquemática de los elementos microestructurales de espesor medio. Observar, en la parte izquierda, la línea media fibrosa y, en la tábula engrosada, la transformación de elementos bastante alargados en la base a otros mucho más redondeados y de aspecto más espinoso, hacia la cima (sin escala). b) Perfil de los biocristales de aspecto más redondeado observables en la parte superior de las tábulas engrosadas. La deformación de estos biocristales se pone especialmente de manifiesto en los numerosos "picos" o cúpulas cuyos planos axiales (en trazo discontínuo) aparecen mayoritariamente inclinados hacia la derecha.

bilidad, pero el de Lebanza se integra bien dentro de los límites marcados por ésta. La mayoría de los parámetros medidos en ambas poblaciones son muy similares. La única diferencia notable —el desarrollo más marcado de las espinas septales en las zonas periféricas de las colonias de Lebanza— no nos parece un carácter específicamente distintivo por estar sujeto a una gran variabilidad tanto de tipo intracolonial como entre colonias de un mismo yacimiento. Por tanto, consideramos las poblaciones de Lebanza y Adrados como coespecíficas.

Comparación con otras especies de Parastriatopora.

Plusquellec (1976) ha redescrito recientemente y con gran detalle dos especies argelinas: "Favosites annulatus" y "Favosites floralis" ambas de Le Maître (1952); esta autora considera ambas especies como muy próximas y situadas en los extremos de una variación contínua por lo que las reúne en un mismo grupo: Parastriatopora e.g. floralis-annulata, en el que incluye las colonias del Lochkoviense superior de Armórica. Igualmente Lafuste (in Crousilles

et al., 1978) atribuye material procedente de Ossa-Morena a esta misma especie.

Hemos revisado el material original de Le Maître (1952) y algunas colonias de Armórica; los parámetros de esta especie son, en conjunto; inferiores a los de nuestros ejemplares y la diferenciación del reborde periférico por curvatura brusca de las coralitas y engrosamiento del esqueleto está más marcada en Parastriatopora floralis-annulata. Sin embargo, una de las colonias figuradas como "Parastriatopora annulata" por Le Maître (1952, Lám. VI, fig. 10; nuevamente figurada en Plusquellec, 1976, fig. 34 y aquí, Fig. 14a-b) nos parece netamente diferente del material tipo de esta especie, principalmente a causa de las mayores dimensiones de sus coralitas, las paredes más gruesas en la zona axial de las colonias y el reborde periférico mucho menos compacto. Basados en estos caracteres, el citado especímen se aproxima a nuestro material, pero se diferencia de él por el diámetro ligeramente inferior de las coralitas (que apenas sobrepasan los 3,3 mm en la zona axial y los 3,5 mm -excepcionalmente 4,0 mm- en la periferia) y el mayor espesor de las paredes. El desarrollo

Lámina I

 Ejemplar DPO 15.102, Adrados, Grupo La Vid. Colonia en forma de masa irregular agrandada por la presencia de varias bifurcaciones incompletas (las ramas permanecen soldadas); en el lado izquierdo se destaca una rama de pequeño diámetro.

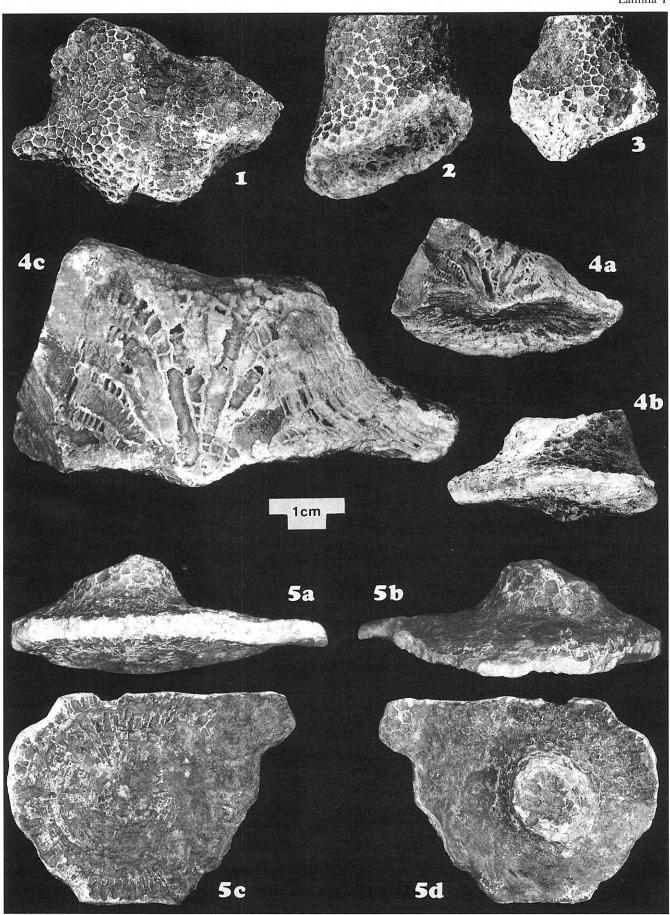
 Ejemplar DPO 15.100, Adrados, Grupo La Vid. Fragmento de una rama gruesa, de perfil netamente ovalado; en el interior de los cálices desiguales se distinguen localmente algunas trazas de arrugas septales que imprimen un aspecto crenulado a los límites de los cálices.

3. Ejemplar 15.109, Adrados, Grupo La Vid. Fragmento de rama bifurcada, con cálices desiguales de dimensiones bastante pequeñas (ver Fig. 9a-c).

 Ejemplar DPO 15.113., Adrados, Grupo La Vid. Base de una colonia, de extensión limitada, con una pequeña protuberancia en el centro de la superficie inferior (b). La rotura longitudinal natural (a,c) muestra el trayecto de las coralitas. Observar el espaciamiento entre tábulas, mucho mayor en la zona central que en la periférica

5. Ejemplar DPO 15.098, Adrados, Grupo La Vid. Base de una colonia en vistas laterales (a,b), inferior (c) y superior (d). La expansión laminar es particularmente grande; tiene un contorno irregular y su superficie inferior (c) muestra trazas, localmente preservadas, de una delgada "epiteca" finamente estriada y recortada por arrugas periódicas más gruesas. También se observa el trayecto radial de las coralitas a partir de una estrecha protuberancia axial. La superficie superior (d) expone en su centro una sección transversal natural de una rama, en la que destaca el típico reborde periférico.

Lámina I



Revista Española de Paleontología, 6 (1). 1991.

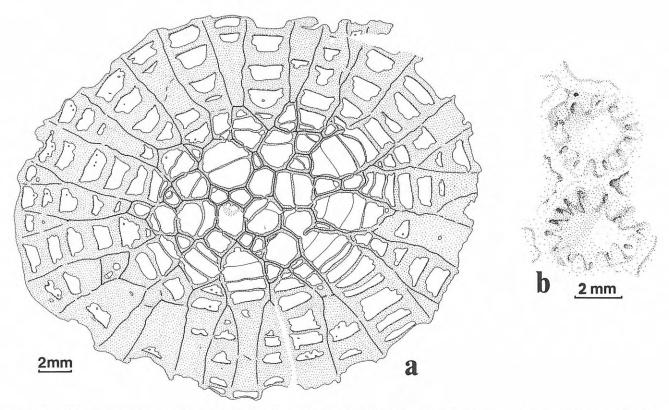


Figura 14. "Favosites annulatus" Le Maître (1952, Lám. VI, fig. 20). Probablemente Emsiense superior; Marhouma, Saoura, Argelia. (Colección Lille, GFCL). a) Sección transversal. Observar el reborde periférico bien desarrollado, con espesamientos netos y la presencia de numerosas espinas. b) Detalle de dos cálices que muestran crestas crenuladas y bien marcadas que se prolongan un poco en la superficie de la tábula calicinal. Las pequeñas depresiones puntiformes se generan por la unión de las paredes y las tábulas.

de las espinas septales es, además, mucho más importante que en nuestro material. Esta colonia procede del "Banco coralígeno" ("Cuviniense inferior" según Le Maître, 1952; probáblemente Emsiense superior) de Marhouma en la Saoura; mientras que el material tipo de *P. annulata* es de edad Lochkoviense.

Otra especie africana "Favosites crassimurus Termier y Termier, 1950" (nombrada como "Favosites pachyspinosa" en la explicación de la figura 10, lámina XXVII de la misma publicación) ha sido descrita procedente del Emsiense de Hamar Laghdad, cerca de Erfoud en Tafilalt (Marruecos); hemos estudiado

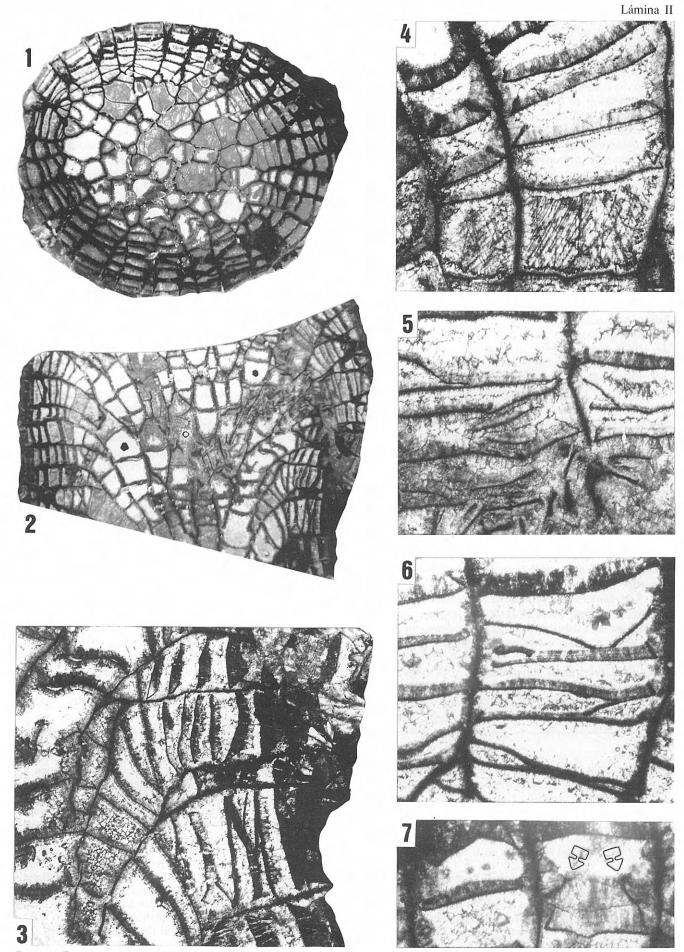
Lámina II

Parastriatopora cantabrica, n. sp. Holotipo, DPO 15.119, Lebanza, Formación Abadía, Yacimiento AB-1.

- 1. Sección transversal mostrando un reborde periférico bien desarrollado, coralitas desiguales y de gran tamaño en la zona axial y un espesamiento distal, más o menos pronunciado de paredes y tábulas (x 2,3).
- Sección longitudinal. Observar las tábulas, muy espaciadas en la zona axial y mucho más próximas en periferia. En la parte derecha se observa una región con las paredes y las tábulas trituradas (x 2,3).
- 3. Detalle de una sección longitudinal mostrando el acercamiento distal de las tábulas y el perfil, en ocasiones incompleto, de éstas (especialmente en la zona de curvatura de las coralitas hacia el exterior, donde una tábula oblicua restablece la perpendicularidad de las tábulas con las paredes) (x 6,7).
- 4. Detalle de una sección longitudinal. Observar las tábulas casi planas, unidas a la pared por zonas ligeramente curvadas. El espesamiento, cada vez más marcado, afecta a paredes y tábulas. La base de éstas últimas está siempre subrayada por un fino ribete oscuro (x 14,6).

- Detalle de una sección longitudinal, en una zona donde los elementos esqueléticos triturados flotan en la esparita de relleno del lumen (x 13,3).
- 6. Detalle de una sección transversal. Observar la presencia de algunas proyecciones espinosas de la pared y las tábulas frecuentemente incompletas (x 14).
- 7. Detalle de una sección transversal en la zona marginal de la colonia. Las tábulas de la derecha, considerablemente espesadas, muestran netamente dos líneas oscuras (flechas) que subrayan el cambio de orientación de los elementos microestructurales entre el esclerénquima de las paredes y el de las tábulas. En la coralita izquierda se observan cuatro secciones circulares de espinas (x 15).

Nota: Todas las fotografías de detalle (figs. 3-6) muestran el aspecto pseudofibroso del esclerénquima en lámina delgada. Este aspecto se ve reforzado por la presencia generalizada de un fino ribete de cemento fibroso alrededor de los elementos esqueléticos (particularmente neto en la fig. 5). Esta impresión engañosa de fibrosidad presentada por un tejido microlamelar ha sido ya señalada en otras especies de *Parastriatopora* por Plusquellec (1976) y por Plusquellec y Tchudinova (1977).



Revista Española de Paleontología, 6 (1). 1991.

un abundante material de esta localidad (colección H. M. Hüssner, Erlangen) que pertenece con seguridad a esta especie. A pesar de exhibir innegables afinidades con nuestro material, *Parastriatopora pachyspinosa* se diferencia de éste por el menor tamaño de las coralitas y el desarrollo mucho más importante del reborde periférico.

Del resto de las especies atribuidas a *Parastria-topora* la mayoría se distingue de nuestro material por la menor dimensión de sus ramas y coralitas; éste es el caso principalmente de *P. grandis* Dubatolov (1969, págs. 92-93, Lám. LI, figs. 1-2) del Devónico Inferior del noreste de la URSS; de *P. grandis-sima* Dubatolov (en Dubatolov y Spassky, 1964, págs. 121-123, Lám. IV, fig. 1; Lám. VI, fig. 1) del Devónico Inferior del Kuznetsk; y de *P. gigantea* Zhang (1981, pág. 109, Lám. LIV, fig. 1) del Devónico Inferior de Qinling (China).

Sólo dos especies se aproximan a la nuestra en base a sus grandes dimensiones: la primera Parastriatopora ertaiensis Wang, 1983 nos es conocida únicamente por una mención en el tratado de Lin et al. (1988, tomo II, pág. 300), donde se indica que el diámetro de las coralitas es de 1,7 a 3,8 mm en el eje de las ramas, alcanzando 3,5 y hasta 5,0 mm en la periferia. Desgraciadamente no hemos podido encontrar la publicación original ni, por tanto, completar la comparación. La segunda especie, Parastriatopora sp. Dubatolov (1980), procedente de la parte inferior del Devónico Medio de Rudni Altai, ha sido brevemente descrita por Dubatolov (1980, pág. 110, Lám. XI, fig. 3); el diámetro de sus coralitas alcanza valores entre 4,0 y 5,0 mm en la periferia de las ramas; sin embargo, las ilustraciones —que tan sólo muestran secciones muy fragmentarias de las colonias- son de muy mala calidad y no permiten una comparación suficiente para determinar si este material pertenece a la misma especie que el nuestro.

Los caracteres "favositoides" de ciertas colonias del material aquí descrito (Fig. 10) podrían hacernos dudar de la atribución genérica a *Parastriatopora*, pero otras muchas especies atribuidas a este género comparten estos caracteres (débil curvatura en periferia de las coralitas, engrosamiento poco marcado del esqueleto,...). Cómo ejemplo citaremos sólo dos especies devónicas *P. rzonsnickajae* Dubatolov (1959,

pags. 116-118, lám XL, figs 1-3) y *P. dogdensis* Dubatolov (1969, págs. 93- 95, Lám. LII, figs. 1-3). Por otro lado, el tipo de crecimiento presente en el material aquí descrito y figurado se diferencia netamente del que puede observarse en los representantes del género *Thamnopora* Steininger, 1831, en los que las colonias, semejantes a grandes arbustos, están formadas por ramas muy ramificadas, subparalelas o dispuestas en abanico (observaciones realizadas en *T. reticulata* (de Blainville, 1830) del Givetiense de Bélgica). Sin duda debe atribuirse un valor sistemático a estos diferentes modelos de crecimiento.

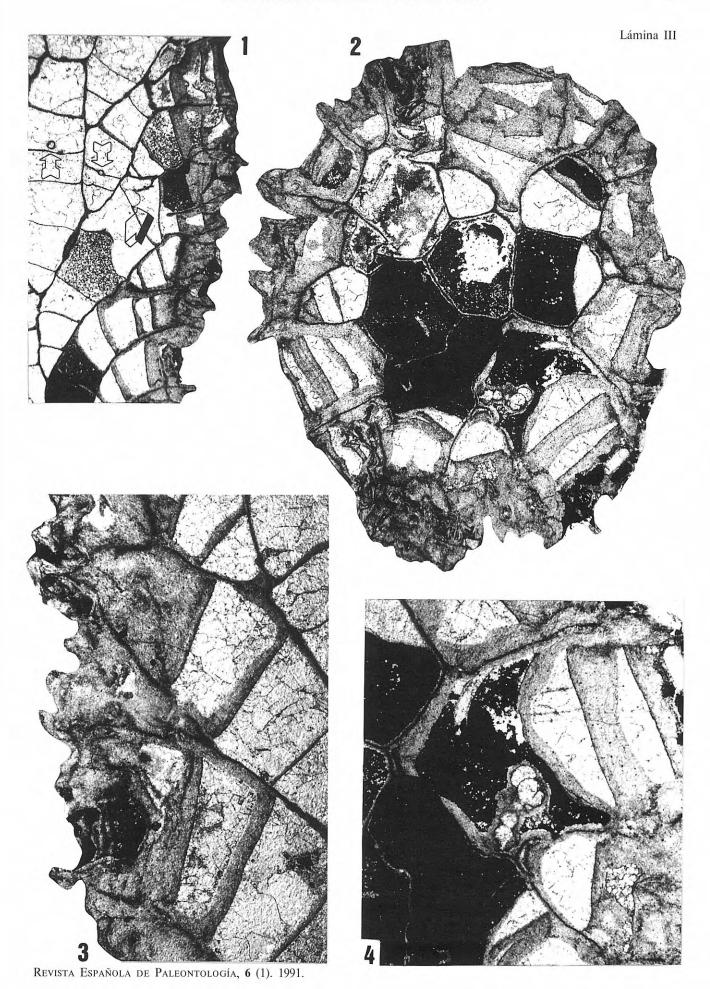
Por último, dos especies descritas antiguamente presentan semejanzas con nuestras colonias. La primera, denominada "Lyopora gigantea" por Knod (1908, pags. 563-565, Lám. XXX, figs. 4-6) procede de los "Conularien Schichten" de Yaco en Bolivia; según Isaacson (1977, págs. 144-145) se trata probablemente de la "Formación Gamoneda" de edad Emsiense. Las ilustraciones originales están muy idealizadas pero hemos podido revisar el material tipo (Geol. Paläont. Institut Freiburg-in-Br.) y tallar en él láminas delgadas; a pesar de la mala conservación puede reconocerse con certeza una colonia de Parastriatopora de grandes dimensiones, carácter por el cual se aproxima a las colonias cantábricas. Sin embargo, entre ambos materiales existen netas diferencias: en las colonias de Bolivia, las coralitas, de muy pequeño tamaño en el centro de las ramas, experimentan un aumento de diámetro muy marcado hacia el exterior, y el reborde periférico está bien desarrollado. Se trata pues, indudablemente, de una especie distinta pero próxima a la nuestra.

La otra especie es Favosites bohemicus Maurer, 1896. Potthast y Oekentorp (1987, págs. 66-71) han publicado una revisión de los problemas sistemáticos de esta especie. Los autores hemos estudiado un abundante material atribuido a Favosites bohemicus, entre el cual se encuentran los ejemplares originales de Maurer (1896); varias colonias de Svagerka, en Bohemia; y los tipos de Favosites bohemicus grandis Le Maître (1952, Lám. III, figs. 9-11) y de Favosites bohemicus mosellanus Weissermel (1941, Fig. 1). A pesar de las similitudes externas y de que la microestructura de Favosites bohemicus es —al igual que en Parastriatopora— microlamelar, ambos géneros presentan diferencias morfológicas claras: ausen-

Lámina III

Parastriatopora cantabrica n. sp. Ejemplar DPO 15.112. Adrados, Grupo La Vid, Yacimiento NV-1.

- Detalle de una sección longitudinal que muestra la brusca aparición del espesamiento. La flecha de la derecha indica una gemación casi fisípara en la zona marginal. Observar también la presencia de dos "burbujas" (flechas pequeñas) integradas en la tábula o próximas a ésta (x 6).
- Sección transversal. Se observa la variedad de rellenos de los lúmenes: esparita clara o fina dolomía ferruginosa que aparece casi opaca. También se observa el espesamiento distal, las tábulas ocasionalmente incompletas y la presencia de poros bastante frecuentes y siempre obturados por diafragmas (x 10).
- 3. Detalle de una sección longitudinal en la zona donde comienza el espesamiento periférico de las paredes y las tábulas; éstas últimas se encuentran siempre subrayadas por un fino ribete oscuro. Las ondulaciones observables en la parte izquierda están causadas por espinas profundamente insertadas en el esclerénquima microlamelar (cuya fina laminación se adivina localmente) (x 16).
- 4. Detalle de una sección transversal mostrando, en un lugar donde la colonia tuvo ciertos problemas de crecimiento (atestiguados por la tábula rota y el relleno sedimentario del lumen), una acumulación de pequeñas vesículas irregulares rodeadas por una delgada línea oscura. El conjunto está englobado por una fina capa de esclerénquima idéntico al de tábulas y paredes. Se trata, probablemente, de parásitos o comensales (x 17,3).



cia, en el primero de ellos, de espesamientos esqueléticos externos y de reborde periférico. La mayoría de las subespecies citadas se caracterizan por presentar cálices de enormes dimensiones, a menudo centimétricos. Sin embargo, la subespecie creada por Weissermel (1941) está caracterizada por un hábito casi ramoso, con hinchamientos periódicos (Weissermel, 1941, Fig. 1a) y coralitas del orden de los 5,0 mm de diámetro; todos ellos, rasgos que recuerdan mucho a nuestra especie. Carecen, en cambio, de espesamientos esqueléticos externos y de reborde periférico.

En conclusión, opinamos que nuestro material se diferencia de todas las especies descritas hasta la fecha; sus rasgos distintivos nos llevan a crear una nueva especie para estas colonias. Se trata, a nuestro entender, de una de las mayores especies del género, tanto por las dimensiones de sus ramas como por el tamaño de sus coralitas.

PALEOECOLOGÍA

El material estudiado ha permitido reconocer un nuevo modelo de desarrollo colonial en los tabulados ramosos: una expansión laminar sirve de base a una colonia ramosa, poco ramificada y reforzada por un anillo estereoplásmico casi contínuo.

Rebordes periféricos de este tipo están presentes en varios géneros de tabulados ramosos (por ejemplo en *Thamnoporella* Sokolov, 1955). Según Preobrazhensky (1967) su desarrollo sería el resultado de un cambio en la actividad secretora de las células inducido por la madurez sexual del organismo y que provocaría un aumento en la secrección calcárea paralelo a una disminución en la velocidad de crecimiento. El efecto final es un claro reforzamiento de la colonia.

No obstante, es la expansión laminar sobre la que se asientan sus ramas lo que confiere peculiaridad al modo de crecimiento de *P. cantabrica*. Estas bases proporcionarían un asentamiento estable sobre el sedimento arcilloso en el que habitarían estos organismos y contribuirían, junto con el reborde periférico, a la estabilidad general de la colonia.

El particular modo de crecimiento de *P. cantabrica* presenta convergencias con ciertos Heterocorales, especialmente con *Oligophylloides pachythecus* Rozkowska, 1969; cuyo desarrollo ha sido estudiado por Wrzolek (1980, 1989) y con algunos briozoos trepostomados del Ordovícico (Podell y Anstey, 1979).

CONCLUSIONES

Los materiales del Devónico Inferior de la Cordillera Cantábrica albergan una rica fauna de tabulados ramosos de la que *P. cantabrica* n. sp. constituye el primer elemento descrito. Esta nueva especie posee un interés especial de cara al establecimiento de la evolución de *Parastriatopora* ya que por su edad (Emsiense) constituye una de las últimas citas del género.

Biogeográficamente Parastriatopora es un géne-

ro propio del "Old World Realm". A este respecto nuestro trabajo aumenta el número de citas del género en Europa donde, hasta la fecha, ha sido escasamente reconocido.

El estudio microestructural, realizado mediante láminas L.F.P., sobre parte del material que ha servido de base a este trabajo, ha permitido confirmar la microestructura de los diferentes elementos morfológicos del género, entrever posibles variaciones de ésta y enmendar la diagnosis mediante la inclusión en ella de estos datos.

Por último, se da a conocer el hallazgo de las expansiones laminares que sirven de base a las colonias de *Parastriatopora cantabrica* n. sp. Estas estructuras, raramente señaladas en los tabulados y —que los autores sepamos— nunca del tipo aquí citado, proporcionan una interesante información sobre la paleoecología del grupo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quisiéramos expresar nuestro más sincero agradecimiento a los doctores D. Brice (Lille), Y. Plusquellec (Brest) y H.M. Hüssner (Erlangen), por el préstamo de material. Y a R. Birenheide (Frankfurt), J. Lafuste (Paris), T. Wrzolek (Sosnoviec), F. Soto (Oviedo) y M. Truyols-Massoni (Oviedo) por sus opiniones y ayuda.

La parte técnica de este trabajo ha sido realizada por U. Heitfeld (Frankfurt) y G. Hermans (Louvain-la-Neuve) que tallaron las láminas delgadas; por P. Bertrand (Louvain-la-Neuve) quien realizó las fotografías de la morfología externa y por J. Vazquez Varela (Oviedo) autor de las fotografías de la morfología interna.

BIBLIOGRAFÍA

- Assereto, R. 1962. Celenterati devonici del Monte Osternig (Alpi Carniche). *Rivista italiana di Paleontologia*, **68**, 3-38.
- Birenheide, R. 1985. Chaetetida und tabulate Korallen des Devon. *Leitfossilien, begründet von G.Gürich, 2. Auflage,* 3, 1-259; Gebrüder Borntraeger, Berlin-Stuttgart.
- Brouwer, A. 1964. Deux faciès dans le Dévonien des Montagnes Cantabriques méridionales. *Breviora Geologica Asturica*, **8**, 3-10.
- Crousilles, M., Dixsant, C. et Lafuste, J. 1978. Données nouvelles sur les calcaires du Dévonien inférieur de la province de Cordoue (Espagne). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **286**, série D, 507-509.
- Dubatolov, V.N. 1959. Tabulados, heliolítidos y chaetetidos del Silúrico y Devónico de la cuenca del Kuznetsk. (en ruso). *Trudy Vsesoyouznogo Neftianogo Nautchno-Issledovatelskogo Geologorazvedotchnogo Instituta, n.s.*, 139, 1-472.
- Dubatolov, V.N. 1969. Tabulados y biostratigrafía del Devónico Inferior del noreste de la U.R.S.S. (en ruso). Trudy Instituta Geologii i Geofiziki, Akademia Nauk SSSR. Sibirskoe Otdelenie, 70, 1-179.
- Dubatolov, V.N. 1980. Phylum Coelenterata Subclase Tabulata In: *Biostratigrafia del Devónico Inferior y Medio de Rudny Altai* (en ruso) (Ed. N.P. Kulkov), "Nauka", Moskva, 95-117.
- Dubatolov, V.N. e Ivanovsky, A.B. 1977. Indice de los géneros de tabulados (en ruso). *Trudy Instituta Geologii*

- i Geofizi, Akademia Nauk SSSR, Sibirskoe Otdelenie, **336**, 1-152.
- Dubatolov, V.N. y Spassky, N.Y. 1964. Nuevos corales del Devónico de la Unión Soviética (en ruso). In: Sumario estratigráfico y geográfico de los corales devónicos de la U.R.S.S. (Eds. V.N. Dubatolov y N.Y. Spassky), "Nauka", Moksva, 112-137.
- Fontaine, H. 1966. Epibiontes et endobiontes des Tabulés dévoniens du Viêt-Nam et du Yunnan. *Archives géologiques du Viêt-Nam,* 8, 9-13.
- Hill, D. 1981. Rugosa and Tabulata. In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part. F. Coelenterata. Supplement I (Eds. R.C. Moore, R.A. Robison y C. Teichert). The University of Kansas Press & The Geological Society of America, Boulder & Lawrence, 1-762.
- Hill, D., Playford, G. and Woods, J.T. 1967. Devonian Fossils of Queensland. *Publications of the Queensland Palaeontographical Society*, Brisbane, 1-32.
- Isaacson, P.E. 1977. Devonian stratigraphy and brachiopod paleontology of Bolivia. Part A. Orthida and Strophomenida. *Palaeontolographica*, *Abt. A*, **155**, 133-192.
- Knod, R. 1908. Devonische Faunen Boliviens. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Band, 25, 493-600.
- Lafuste, J. 1970. Lames ultra-minces à faces polies. Procédé et application à la microstructure des Madréporaires fossiles. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 270, série D, 679-681.
- Le Maître, D. 1952. La faune du Dévonien inférieur et moyen de la Saoura et des abords de l'Erg el Djemel (Sud Oranais). *Matériaux pour la Carte Géologique de l'Algérie, 1ère série, Paléontologie,* 12, 1-170.
- Lin, B., Tchi, Y., Jin, C., Li, Y. y Yan, Y. 1988. Tabulatomorphic corals. Volume 2. Tables of the specific characters (en chino con resumen en inglés). Geological Publishing House, Beijing, 1-493.
- Maurer, F. 1896. Paläontologische Studien im Gebiet des Rheinischen Devon. 10. Nachträge zur Fauna und Stratigraphie des Orthoceras-Schiefer des Rupbachthales. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Band, 10, 613-756.
- Mironova, N.V. 1974. Tabulados eodevónicos de las montañas de Altai y del Salair (en ruso). Sibirskii Nautchno-Issledovatelskii Institut Geologii, Geofiziki i Mineralnogo Siria, Vispuk, 163, 1-164.
- Montesinos, R. y Truyols-Massoni, M. 1987. La fauna de Anetoceras y el límite Zlichoviense-Dalejiense en el Dominio Palentino (NO de España). Cuaderno do Laboratorio Xeolóxico de Laxe, 11, 191-208.
- Oliver, W.A., Merriam, C.W. and Churkin, M. 1975. Ordovician, Silurian and Devonian corals of Alaska. U.S. *Geological Survey Professional Paper*, **823-B**, 13-44.
- Plusquellec, Y. 1976. Les Polypiers. Tabulata. In: Les Schistes et Calcaires éodévoniens de Saint-Céneré (Massif Armoricain, France). Sédimentologie, paléontologie, stratigraphie. (Ed. H. Lardeux). Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne, 19, 183-226.
- Plusquellec, Y. and Tchudinova, I.I. 1977. The microstructure of *Parastriatopora* Sokolov, 1949 (Siluro-Devonian Tabulata). *Annales de la Société géologique du Nord*, **97**, 127-130.

- Podell, M.E. and Anstey, R.L. 1979. The interrelationship of early colony development, monticules and branches in palaeozoic bryozoans. *Palaeontology*, **22** (4), 965-982.
- Potthast, I. and Oekentorp, K. 1987. Eine Favositiden-Fauna aus dem Emsium/Eifelium des Hamar Laghdad, Tafilalt (SE-Marokko). Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie, 66, 57-94.
- Preobrazhensky, B.V. 1967. Significado de las zonaciones en el esqueleto de los tabulados (en ruso). *Paleontologitcheskii Jurnal*, **1967**, n.º 3, 3-8.
- Schouppé, A.V. 1954. Korallen und Stromatoporen aus dem e-f der Karnischen Alpen. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 99, 379-450.
- Sokolov, B.S. 1955. Tabulados paleozoicos de la parte europea de la U.R.S.S. Introducción al estudio general de la sistemática y desarrollo de los tabulados (en ruso). Trudy Vsesoyouznogo Neftianogo Nautchno-Issledovatetskogo Geologorazvedotchnogo Instituta, n.s., 85, 1-527.
- Sokolov, B.S. y Tesakov, Y.I. 1984. Análisis de la población, biocenosis y estratigrafía de los tabulados. El modelo de Podolia (en ruso). Akademia Nauk SSSR, Sibirskoe Otdelenie, Institut Geologii i Geofiziki, Vispuk, 577, 1-197.
- Sommer, W. 1965. Stratigraphie und Tektonik im östlichen Guadarrama-Gebirge (Spanien). Arbeiten aus dem geologisch-paläontologisches Institut, Westfälische Wilhelms-Universität. Münster, 1, 1-159.
- Tchernychev, B.B. 1937. Tabulados del Silúrico superior y Devónico de Nueva Zembla, Zembla del Norte y Taimir (en ruso). *Trudy Arktitchneskogo Nautchno-Issledovatelskogo Instituta*, **91**, 67-134.
- Termier, G. et Termier, H. 1950. Paléontologie Marocaine. II. Invertébrés de l'Ere Primaire. Fascicule 1. Foraminifères, Spongiaires et Coelentérés. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 73, 1-220.
- Truyols-Massoni, M. 1988. Dacrioconáridos y Homocténidos del Devónico de España (Cordillera Cantábrica y otras áreas). Tesis no publicada. Universidad de Oviedo.
- Veen, J.V. 1965. The tectonic and stratigraphic history of the Cardaño Area, Cantabrian Mountains, Northwest Spain. Leidse Geologische Mededelingen, 35, 45-104.
- Vera de la Puente, C. 1988. Estratigrafía, sedimentología y paleogeografía de los Grupos Rañeces y La Vid en la Cordillera Cantábrica (Asturias y León). Tesis no publicada. Universidad de Oviedo.
- Vinassa de Regny, P.E. 1918. Coralli mesodevonici della Carnia. *Palaeontographica Italica*, 24, 59-120.
- Weissermel, W. 1941. Favositiden aus schiefrigem Mittelund Unter-Devon im Rheinischen Schiefergebirge. Senckenbergiana, 23, 177-182.
- Wrzolek, T. 1980. Coral growth in *Oligophylloides pachy-thecus* Rozkowska, 1969. *Acta Palaeontologica Polonica*, **25** (3-4), 513-517.
- Wrzolek, T. 1989. Heterocorals strange corals indeed. 5th International Conference on Coelenterate Biology. Southampton, July 1989. Programme and Abstracts, 98.
- Zhang, Z. 1981. The Early and Middle Devonian stratigraphy and Tabulate coral fauna of the Western part of Southern Qinling Range, China (en chino). Scientific Edition House. Beijing, 1-208.

Manuscrito recibido: 4 de enero, 1990. Manuscrito aceptado: 8 de mayo, 1990.