

***Parastriatopora* (TABULATA) DE LAS CALIZAS DEL LORITO (DEVÓNICO INFERIOR, PROVINCIA DE CÓRDOBA): MORFOLOGÍA Y MICROESTRUCTURA**

Jean LAFUSTE*,
Esperanza FERNÁNDEZ MARTÍNEZ** y
Francis TOURNEUR***

* Fallecido durante la realización de este trabajo. Institut de Paléontologie, Museum National d'Histoire Naturelle, 8 Rue de Buffon, F-75005 Paris, Francia.

** Facultad de Biología (Unidad de Geología). Campus de Vegazana. 24071 León, España.

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

ABSTRACT

Tabulate corals from the Lower Devonian Lorito Limestones (Cordoba Province) are described in detail and they are assigned to *Parastriatopora* ex gr. *annulata* (Le Maître, 1952), a group until now mostly known from North Africa and Armorica. The Lorito Limestones probably belong to the upper part of the Gedinnian, according to their tabulate coral fauna content. The microstructural evolution of the median lamina of the wall, from the axial part of the branches until the periphery, is described in detail. We observed a replacement of granules by elongated rods and, close to the surface of the corallum, a complete disappearance of any median structure. This feature is compared with other cases, of known branching tabulate corals.

Keywords: Tabulata (Coelenterata), Lower Devonian (Gedinnian), Spain (Cordoba), Systematics, Microstructure.

RESUMEN

Se describen en detalle varias colonias de tabulados procedentes de las calizas del Lorito (provincia de Córdoba) que han sido atribuidas a *Parastriatopora* ex gr. *annulata* (Le Maître, 1952), un grupo conocido principalmente en África del Norte y Macizo Armórico. En base a su contenido en tabulados, los niveles del Lorito han sido datados como Gediense superior. Se describe asimismo la evolución microestructural de la lámina media de la pared, desde la zona axial de las ramas hasta su extremo periférico, constatándose un reemplazamiento de gránulos por varillas alargadas, previo a la desaparición completa de la estructura media en las proximidades de la superficie de la colonia. Se compara este fenómeno con otros casos conocidos en varios tabulados ramosos.

Palabras clave: Tabulata (Coelenterata), Devónico inferior (Gediniense), España (Córdoba), Sistemática, Microestructura.

INTRODUCCIÓN

La presencia del género *Parastriatopora* Sokolov, 1949 en el Devónico de la Península Ibérica, fue señalada inicialmente por Crousilles *et al.* (1978). Estos autores citaron "*Parastriatopora* gr. *floralis-annulatus* (Le Maître, 1952)", junto a una especie de *Praemichelinia* Lafuste y Plusquellec, 1980 en las calizas del arroyo Lorito, en la provincia de Córdoba, que fueron datadas, en base a esta asociación de tabulados, como Gediense superior. Esta primera mención del género incluía una figuración de sus caracteres morfológicos (Crousilles *et al.*, 1978, Fig. 2), pero no una descripción de los mismos. Por este motivo, y debido también a la excelente conservación de los ejemplares, que ha permitido nuevas observaciones microestructurales del género, nos ha parecido interesante revisar en detalle este material.

Parastriatopora ex gr. *annulata*
(Le Maître, 1952)
Figs. 1-6; Lám. I, figs. 1-6.

- 1967 *Favosites* (?) *annulatus* Le Maître; Legend, 284.
v. 1976 *Parastriatopora* groupe *floralis-annulatus* (Le Maître); Plusquellec, 196-208, Figs. 17-40, Lám. 41, Figs. 1,2,5, Lám. 42, Figs. 1-6.
v. 1978 *Parastriatopora* gr. *floralis-annulatus* (Le Maître); Crousilles *et al.*, 508, Fig. 2.
v. 1988 *Parastriatopora floralis-annulata* (Le Maître); Lafuste y Tourneur, 326, Fig. 15a.
non v. 1991 *Parastriatopora annulata* (Le Maître); Tourneur y Fernández-Martínez, 12, Fig. 14a-b.

OBSERVACIONES

El material cuyo estudio morfológico y microestructural se acomete en este trabajo fue atribuido por Crousilles *et al.* (1978, p. 508) a "*Parastriatopora* gr. *floralis-annulatus*". Este grupo fue creado por Plusquellec (1976) para solucionar el problema planteado en la determinación de varios ejemplares de *Parastriatopora* procedentes de Saint-Cénére (Macizo Armórico, Fran-

cia) cuyos rasgos aparecían como un compromiso entre dos especies de la Saoura (Argelia): *P. floralis* (Le Maître, 1952) y *P. annulatus* (Le Maître, 1952). En alusión a estas dos especies, Plusquellec (*op. cit.*) publicó el estudio del material armónico y del material tipo de las dos especies de Le Maître bajo el encabezamiento "*Parastriatopora groupe floralis-annulatus* (Le Maître, 1952)", nombre que ha sido empleado posteriormente por varios autores (ver sinonimia).

El grupo es una categoría taxonómica informal cuya designación más frecuente se realiza mediante el nombre de una de las especies que lo componen. Por este motivo designaremos el material estudiado como *Parastriatopora ex gr. annulata*. La selección del nombre obedece a que la otra especie implicada, *P. floralis*, está basada en un único ejemplar y ha sido, por ello, mucho menos figurada.

Junto con las diagnósis enmendadas de las dos especies que dieron origen al grupo, Plusquellec (1976, p. 196) realizó una "diagnósis del grupo" que reproducimos parcialmente a continuación:

Grupo de *Parastriatopora* con ramas de diámetro comprendido entre 10 y 20 mm, con una zona axial netamente diferenciada de 5 a 8,5 mm. Diámetro de las coralitas en la zona axial de 0,7 a 2,4 mm; en el reborde periférico de 1,6 a 3,9 mm. Espesor de la pared en la zona axial de 0,05 a 0,07 mm; poros en las caras de las coralitas; tábulas separadas entre 2 y 3 mm en la zona axial acercándose hasta 0,8 mm o menos hacia la periferia; espinas septales ausentes. Microestructura microlamelar.

MATERIAL ESTUDIADO

Material original de *P. floralis* y *P. annulata*

* Holotipo de *Parastriatopora floralis*: por monotipia, ejemplar figurado por Le Maître (1952, Lám. V, Figs. 7-10), conservado en las colecciones de la Facultad Libre de Ciencias de Lille, con el número GFCL 182, acompañado de una sección transversal y de una sección longitudinal; nuevas figuras en Plusquellec (1976, p. 197, Fig. 25a-b) y aquí (Fig. 2a-b).

Localidad-tipo: "pista de Ougarta a Beni-Abbès (Norte de L'Oued Ali)" (Le Maître, 1952, p. 68), a unos treinta kilómetros al SSE de Marhouma, Montañas de Ougarta, Argelia.

Estrato tipo: "Siegeniense" (Le Maître 1952, p. 68).

* Holotipo de *Parastriatopora annulata*: ejemplar figurado por Le Maître (1952, Lám. VI, Fig. 1), conservado en las colecciones de la Facultad libre de Ciencias de Lille con el número GFCL 183, no seccionado.

Localidad-tipo: "Kilómetro 30" (Le Maître, 1952, p. 67), o sección de Marhouma, Montañas de Ougarta, Argelia.

Estrato tipo: "Siegeniense inferior" (Le Maître, 1952, p. 68).

* Paratipos de *Parastriatopora annulata*:

—Ejemplar no figurado por Le Maître (1952), GFCL 451, figurado en Plusquellec (1976, p. 199, Fig. 35) y aquí (Fig. 3a), acompañado de una lámina transversal; procedente de la localidad-tipo.

—Ejemplar figurado por Le Maître (1952, Lám. VI, Figs. 2-3), GFCL 184, no seccionado; procedente de la localidad tipo.

—Ejemplar figurado por Le Maître (1952, Lám. VI, Figs. 4-5), GFCL 185 acompañado de una sección transversal

y de una longitudinal; procedente de la localidad tipo. Refigurado aquí (Fig. 2c).

—Ejemplar figurado por Le Maître (1952, Lám. VI, Fig. 6), GFCL 186, acompañado de una sección transversal; procedente de la localidad tipo. Refigurado por Plusquellec (1976, p. 199, Fig. 33).

—Ejemplar figurado por Le Maître (1952, Lám. VI, Fig. 7), GFCL 187, acompañado de una sección transversal; procedente de la localidad tipo.

—Ejemplar figurado por Le Maître (1952, Lám. VI, Figs. 8-9), GFCL 188, acompañado de una sección transversal y de una longitudinal; procedente del "Siegeniense inferior" de El Kseib (Argelia). Refigurado aquí (Fig. 2d-e).

—Ejemplar figurado por Le Maître (1952, Lám. XI, Fig. 10), GFCL 221, no seccionado; procedente del "Siegeniense inferior" de El Kseib (Argelia).

Observaciones sobre el material original

El texto de Le Maître (1952, p. 67) indica, en lo que concierne a *P. annulatus*, "types figurés" (tipos figurados) en tres ejemplares diferentes procedentes de dos localidades distintas; sin embargo, la explicación de la Lám. VI, Fig. 1 (GFCL 183) precisa "Type de l'espèce" (tipo de la especie), lo que, en nuestra opinión, puede considerarse como una designación formal del holotipo. El resto de los ejemplares figurados adquieren por ello el rango de paratipos.

La estratigrafía puede ser precisada a partir del trabajo realizado en la Saoura por Boumendjel *et al.* (1985), en el cual se señala que las especies citadas han sido recolectadas exclusivamente en el miembro inferior de la Formación Dkhis-sa, cuya fauna indica una edad Gedinense inferior; los niveles que han librado *Parastriatopora* pertenecerían al techo del Gedinense inferior.

El único ejemplar "eifeliense" figurado por Le Maître (1952, Lám. VI, Fig. 10, GFCL 189) y por Plusquellec (1976, p. 199, Fig. 34), procede del "Banc coralligène" de Marhouma, y debe, en nuestra opinión, ser excluido de la especie a causa de las mayores dimensiones de sus coralitas y al espesamiento menos marcado de los elementos esqueléticos en la zona periférica de la rama (Tourneur y Fernández-Martínez, 1991, p. 12, Fig. 14a-b).

Igualmente, los ejemplares citados por Le Maître (1952, p. 68) procedentes de Hamar Laghdad (Tafilalt, Marruecos) no pertenecen a *P. annulata* sino que deben, probablemente, ser asignados a *P. crassimura* (Termier y Termier 1950) = *P. pachyspinosa* (Termier y Termier, 1950).

Otro material estudiado

Los ejemplares españoles que se describen a continuación fueron recolectados por M. Crousilles y C. Dixsaut en las calizas del Lorito (tradicionalmente denominadas Calizas de la Chimorra), en un punto situado 6 Km al norte de la localidad de Espiel, en la provincia de Córdoba (un pequeño esquema con la ubicación del yacimiento puede encontrarse en Crousilles *et al.* 1978, Fig. 1). Aparecen incluidos en un bloque de caliza organo-detritica compacta, de tonos rojo-ladrillo, y su estado de conservación es muy bueno. Han sido realizadas seis láminas delgadas (cinco secciones transversales, dos longitudinales y una tangencial) y diez láminas ultrafinas de caras pulidas realizadas siguiendo el procedimiento puesto a punto por Lafuste (1970) y numeradas del D-540 al D-549. El total de láminas se encuentra depositado en las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural de París bajo el número R 54742.

Para comprobar su asignación específica ha sido revisado,

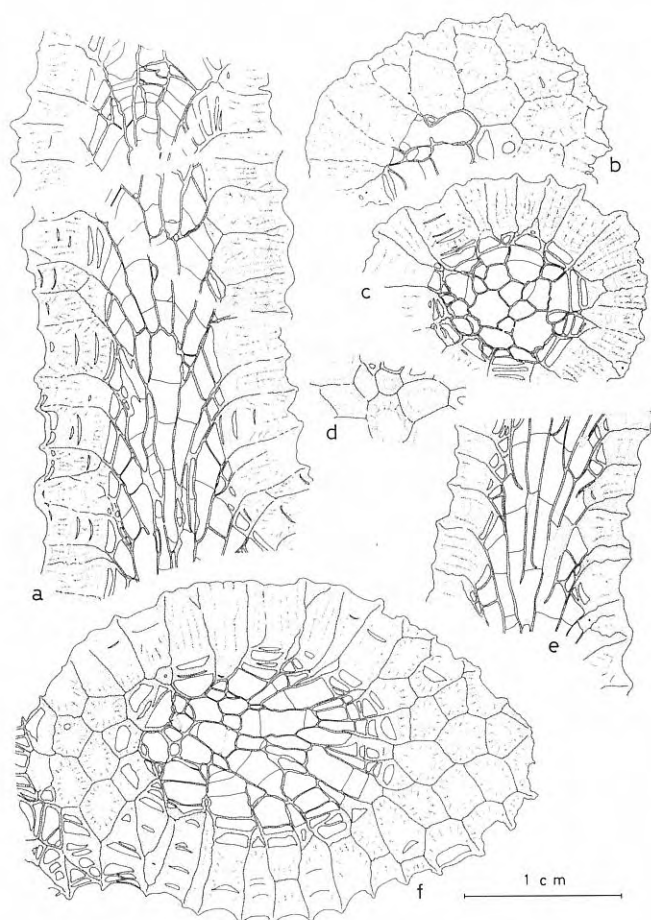


Figura 1. *Parastriatopora* ex gr. *annulata* (Le Maître, 1952). Calizas del Lorito, Gedinense de la provincia de Córdoba: **a.** Sección longitudinal, R 54742(4). **b.** Sección transversal en el extremo final de una rama, con paredes fuertemente engrosadas, R 54742(6). **c.** Sección transversal, R 54742(3). **d.** Sección tangencial, R 54742(5). **e.** Sección longitudinal, R 54742(2). **f.** Sección transversal ligeramente oblicua, R 54742(1).

desde el punto de vista morfológico, el material tipo de Le Maître (1952) y el material armoricano figurado por Plusquellec (1976). Además han sido realizadas láminas delgadas en dos muestras procedentes del Lochkoviense superior de Saint-Cénére (Macizo Armoricano) que contienen varios fragmentos de ramas; estas láminas están depositadas en la colección del Laboratorio de Paleontología de Brest con los números LPB 2413 y LPB 2414.

Por último, y para comprobar la constancia de los caracteres microestructurales, ha sido confeccionada una serie de láminas ultradelgadas en un ejemplar recolectado por H. Hollard en el sur de Marruecos. La colonia extraída conserva, en el fondo de algunos cálices, restos de una matriz grisácea poco coherente y con un importante componente arcilloso; esto indica un medio de enterramiento —si no de vida— netamente diferente del supuesto para los ejemplares españoles. Procede del yacimiento de Gallabet ou-n Mesdaïr (vertiente NW del pico NE) en la llanura del Dra (TdI, Hollard, 1981b); el nivel pertenece al techo de la “Barra de Mومرسال”, en la Formación de Lmhaïfid, y ha sido atribuido al límite “Gedinense-Siegeniense” (Hollard, 1981a). Este material está depositado en el Museo Nacional de Historia Natural de París con el número R 54741.

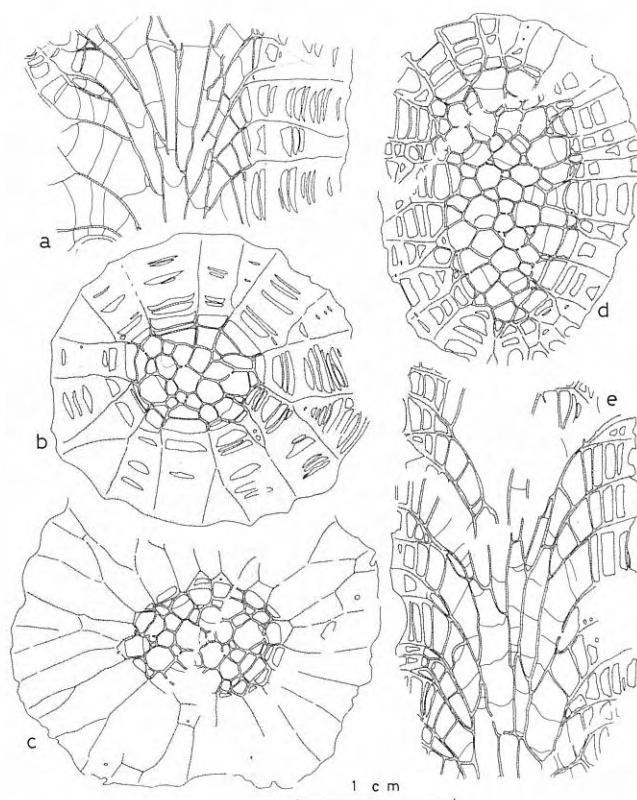


Figura 2. *Parastriatopora* ex gr. *annulata* (Le Maître, 1952). Material original de Le Maître (1952): **a-b.** Holotipo de *P. floralis* (Le Maître, 1952), “Siegeniense”, “Pista de Ougarta a Beni Abbès”, GFCL 182. **c.** Paratipo de *P. annulata* (Le Maître, 1952), Gedinense inferior de Marhouma, GFCL 185. **d-e.** Paratipos de *P. annulata* (Le Maître, 1952), Gedinense inferior de El Kseib, GFCL 188.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA

En las Montañas de Ougarta (Argelia), *P. ex gr. annulata* aparece en la parte superior del Gedinense inferior; Legrand (1967, p. 284, tabl. VII) señaló su presencia en el Gedinense superior (esta última información debe, sin embargo, ser verificada). En el sur de Marruecos la especie es conocida en varios yacimientos que Hollard atribuyó al Gedinense o al Siegeniense inferior. En Saint-Cénére, en la parte oriental del sinclinal medio del Macizo Armoricano, ha sido recolectada en el Lochkoviense superior.

Las calizas del Lorito han sido atribuidas al “Gedinense y muy probablemente a la parte superior de este piso” (Crousilles *et al.*, 1976, p. 508), por la presencia de *Parastriatopora* ex gr. *annulata* y de una especie de *Praemichelinia*, atribuida entonces a *Praemichelinia homofavosa* (Le Maître, 1952), pero que debe sin duda ser asignada a *Praemichelinia guerangeri cryptospinosa* Lafuste y Plusquellec, 1980.

Esta datación es contradictoria con algunos datos aportados por otros grupos. Por ejemplo, Rodríguez (1978) que dató la prolongación de esta banda hacia el NW (Sierra del Pedroso) mediante corales rugosos, señaló para estos niveles una edad Emsiense.

DESCRIPCIÓN DEL MATERIAL ESPAÑOL

Caracteres externos

La imposibilidad de extraer las ramas de la matriz impide realizar observaciones sobre la morfología externa de las mismas. La rama principal mide 123 mm de largo por 23 mm de diámetro.

Caracteres internos

Las ramas de *Parastriatopora* aquí estudiadas muestran una neta delimitación entre la zona axial y el reborde periférico. Las dimensiones de este último varían entre 1/3 y, más frecuentemente, 1/2 del diámetro total de las ramas, que oscila entre 13 y 23 mm. El diámetro de las zonas axiales varía entre 5 y 11 mm.

Sección transversal (Figs. 1c,f). Zona axial. La sección transversal de las ramas muestra, en su región axial, coralitas de tamaño muy desigual. Las coralitas jóvenes tienen diámetros que oscilan entre 0,5 y 1,2 mm. En las adultas, el tamaño medido varía en los diferentes ejemplares: entre 1,4 y 1,8 mm en algunos casos; entre 1,7 y 2,5 mm (y hasta 3,2 mm en el caso de una coralita de 10 lados) en otros.

Las caras de las coralitas no son siempre rectas sino que aparecen onduladas e, incluso, quebradas (Fig. 1c) debido, quizás, a problemas de crecimiento.

El espesor de la pared doble varía de forma importante en las distintas secciones estudiadas: entre 0,03 y 0,04 mm en unos casos; y desde 0,07 a 0,10 mm en otros. La lámina media es delgada (espesor entre 0,0075 y 0,01 mm) y muestra frecuentes interrupciones que parecen corresponder a poros cerrados por diafragmas de cierto grosor.

Los poros, situados en posición central o subangular, son bastante frecuentes y aparecen casi siempre cerrados por un diafragma oscuro.

Por último, señalar que, cuando la sección se realiza en la zona terminal de una rama, pueden aparecer, en la región axial de ésta, coralitas con paredes ya engrosadas (Fig. 1b).

Sección transversal (Figs. 1c,f). Zona periférica. En sección transversal, la región periférica de las ramas está caracterizada por un aumento en el tamaño de las coralitas, que alcanzan los 3,5 y hasta los 3,7 mm, en el caso de las de mayor tamaño; y por un espesamiento de la pared y las tábulas que es el responsable de la aparición del reborde periférico compacto.

El diámetro de los poros en esta zona oscila entre 0,20 y 0,25 mm.

En cortes transversales que seccionan la propia pared de las coralitas (sin entrar en el lumen de éstas) se observa una neta estriación longitudinal (Fig. 1f) producida por el cambio de orientación de las microlamelas y que, en ocasiones, puede estar acentuada por impregnación de óxidos de hierro. Esta estriación es el equivalente de las suaves crestas u ondulaciones que se desarrollan en las paredes de los cálices.

En este mismo tipo de sección pueden observarse marcas circulares más oscuras que el resto y que han sido interpretadas por Plusquellec (1976, p. 198) como poros cerrados. En ocasiones estas huellas están atravesadas por un pequeño canal central. Aparecen en alineaciones longitudinales no completamente rectas, siendo el espaciamiento entre dos marcas consecutivas de 0,25-0,50 mm. Ocasionalmente interrumpen de forma regular la lámina media ondulosa.

Si el corte transversal secciona la coralita en un plano más axial (de forma que pueda apreciarse el interior del lumen), se observa un relleno central de los lúmenes de tonos ligeramente más claros que las paredes laterales y atravesados por líneas oscuras bastante regulares que corresponden a las bases granuladas oscuras de las tábulas engrosa-

das, las cuales persisten en el esclerénquima. Sobreimpuestas a estas marcas aparecen estrías de crecimiento, acentuadas por acumulaciones de impurezas. Cuando el espesamiento es débil las tábulas pueden aparecer incompletas, a modo de grandes vesículas aplanadas. Estas secciones muestran también un engrosamiento neto de la lámina media hacia la periferia.

Sección longitudinal (Figs. 1a,e). En sección longitudinal el reborde periférico compacto está netamente delimitado. Su desarrollo comienza con una primera tábula ligeramente engrosada (0,03-0,04 mm) en una zona donde la doble pared se mantiene en torno a los 0,06 mm. Tras la curvatura de la coralita hacia la periferia, la tábula siguiente aparece mucho más engrosada (0,30 mm entre paredes de 0,12 mm). Frecuentemente en esta zona se desarrolla una "semi-tábula" o tábula incompleta, de recorrido inclinado y que compensa la oblicuidad de la tábula anterior. Tras esto, y muy rápidamente, el reborde periférico aparece casi compacto.

El espaciamiento de las tábulas es laxo en la zona axial (1,8-0,3 mm, con una media de 2,0 mm), aunque las separaciones más importantes podrían corresponder a tábulas desaparecidas. En la región periférica las tábulas se sitúan mucho más próximas, con una distancia entre 0,4 y 0,9 mm de separación).

La gemación en la zona axial se produce por brote lateral del lado dorsal de las coralitas generatrices, observándose en estos puntos un gran poro basal (0,40-0,45 mm de diámetro), habitualmente obturado por una tábula o por un diafragma delgado y oscuro.

Los caracteres del reborde compacto son similares a los observados en sección transversal.

Sección tangencial (Fig. 1d). En sección tangencial aparecen coralitas desiguales, ligeramente alargadas en sentido longitudinal. Las paredes engrosadas muestran claramente crestas u ondulaciones, a menudo en número de doce, que se prolongan mediante trazos oscuros en el interior del esclerénquima y que se interpretan como originados por un cambio en la orientación de las microlamelas. Cuando la sección corta el interior de una tábula espesada las coralitas aparecen completamente taponadas (Fig. 1f, a la derecha) o bien, se observa una zona central más clara y el perfil festoneado de las paredes. La lámina media sigue un recorrido recto o suavemente ondulado y aparece claramente engrosada, con espesores entre 0,015 y 0,03 mm. Su aspecto es el de una zona clara limitada por dos trazos más oscuros y que, a menudo, se encuentra interrumpida. Ocasionalmente aparecen poros-túnel de pequeño diámetro (0,10 mm).

Hay que destacar que todo el reborde periférico compacto está atravesado por perforaciones circulares u ovaladas, de diámetro generalmente en torno a los 0,6 mm (en ocasiones hasta 0,9 mm), que recortan oblicuamente las estructuras escleróticas. En el extremo más periférico, bajo la superficie de la colonia, aparece localmente una apretada red de finas galerías.

Fauna asociada

El estudio de la matriz permite reconocer diversos organismos que aparecen asociados a *P. ex gr. annulata*: varios tubos de *Aulocystis* sp. (de diámetro en torno a los 2,0 mm), ramas de *Mejdoubia* Termier y Termier, 1980 mal conservadas; numerosos briozoos fistulipóridos incrustantes (en ocasiones de cierto espesor) o ramosos que pueden aparecer piritizados; fragmentos de braquiópodos, trilobites, ostrácodos, tentaculídeos y quizás también restos de vertebrados y vegetales.

Tanto la asociación faunística como las facies y los tipos de alteración observados presentan una casi total identidad con los descritos en Saint-Céneré.

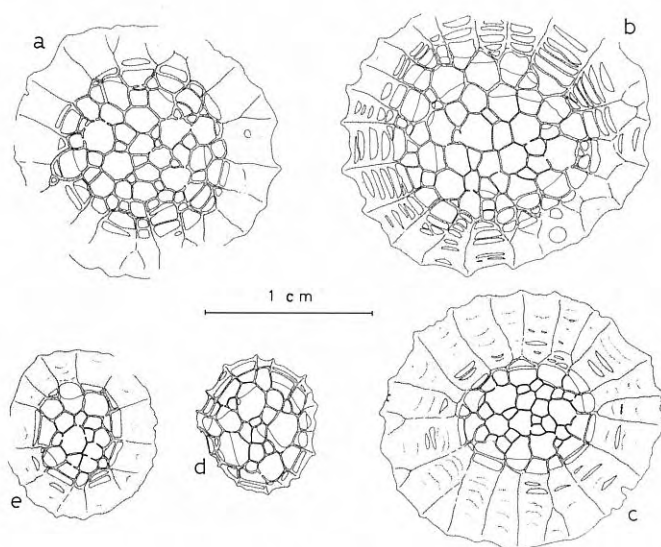


Figura 3. *Parastriatopora* ex gr. *annulata* (Le Maître, 1952): **a.** Paratipo de *P. annulata* (Le Maître, 1952), Gediense inferior de Marhouma, GFCL 451. **b.** Sección transversal mostrando un reborde periférico poco compacto, LPB 2413(1). **c.** Sección transversal mostrando un reborde periférico compacto, LPB 2414(1). **d.** Sección transversal de una rama inmadura que muestra un reborde poco desarrollado, LPB 2414(2). **e.** Sección transversal de una rama juvenil mostrando un reborde compacto, LPB 2414(3). Los ejemplares b-e proceden de los Esquistos y Calizas de Saint-Cénére, Lochkoviense superior de la sección del valle de la Jouanne, en Saint-Cénére, al E del sinclinal medio del Macizo Armoricano.

Discusión

Plusquellec (1976) realizó una detallada descripción del material tipo de las dos especies de Le Maître (1952), *P. floralis* y *P. annulata*, subrayando su gran variabilidad y el parecido existente entre ellas. Ambas especies habían sido separadas en base a rasgos de los cálices, un carácter ciertamente muy variable y altamente dependiente de la conservación de los ejemplares. Este hecho, junto con la monotipia de *P. floralis* y la presencia de rasgos mixtos, a caballo entre las dos especies saharianas, mostrados por los ejemplares de Saint-Cénére, impulsaron a Plusquellec (1976) a crear el grupo que aquí denominamos *P. gr. annulata*.

Con el fin de poder realizar una comparación directa hemos refigurado aquí el material tipo del grupo (Figs. 2, 3a). Entre sus rasgos destaca una marcada variabilidad de la compacidad del reborde periférico: poco o muy marcado en los tipos de *P. annulatus*; medio en el tipo de *P. floralis*. Este mismo fenómeno se constata en el material procedente del Macizo Armoricano (Fig. 3b-e), donde el reborde periférico, en los ejemplares jóvenes, puede estar muy poco desarrollado (Fig. 3d) o, por el contrario, ser muy compacto (Fig. 3e). Otros caracteres del grupo, como el diámetro y contorno de las coralitas, el espesor de la pared, el diámetro de los poros o la separación entre tábulae, se muestran igualmente variables, pero a nivel interpoblacional esta variabilidad es limitada.

Es patente, por todo lo dicho, la necesidad de una

revisión conjunta del material norteafricano, armoricano y español conocido hasta el momento, así como el estudio de nuevo material topotípico (recolectado ya por Y. Plusquellec en la Saoura). Esta revisión, que sobrepasa los límites del presente trabajo, permitirá establecer mejor la validez y alcance del grupo *P. annulata* y de las especies que lo componen y precisar, con ello, su valor estratigráfico.

EVOLUCIÓN MICROESTRUCTURAL DE LA LÁMINA MEDIA

Introducción

El estudio de las estructuras esqueléticas de los tabulados mediante el empleo de láminas delgadas (de un espesor aproximado de 30 μm y pulidas con esmeril) permite observar la presencia de una "línea negra" (o "línea media") en la zona media del esclerénquima que separa el lumen de dos coralitas adyacentes. Desde Nicholson (1879, Lám. IV, Fig. 2a; Lám. V, Fig. 2e) la línea negra ha sido repetidamente mencionada y figurada pero, como reconoció Oliver (1966, p. 453), no es posible, con esta metodología, determinar claramente su estructura.

La constitución detallada de esta "línea media" puede conocerse, sin embargo, mediante su estudio con láminas ultrafinas del tipo LFP (Lafuste, 1970). Aplicando esta técnica se advierte que no se trata de una línea propiamente dicha, ni de la sección de un simple plano de contacto entre dos capas de esclerénquima, sino que posee un determinado espesor (se trata de una "lámina", no de una "línea") y una estructura propia, secretada independientemente de los dos flancos de esclerénquima microlamelar que la bordean (Plusquellec, 1976, p. 201; Plusquellec y Tchudinova, 1977, p. 128). A grandes rasgos, la lámina está constituida por elementos calcínicos de pequeño diámetro lo que explica que, en láminas delgadas, apenas sea atravesada por la luz y aparezca negra en relación al resto del esqueleto. Conviene aquí precisar que, con luz reflejada, es decir, observada sobre planos pulidos, la línea media aparece "blanca".

Se ha presentado recientemente un estudio detallado de la evolución proximal-distal de la lámina media en un género con esclerénquima fibroso, *Thamnopora* Steininger, 1831 (Lafuste y Tourneur, 1991). Igualmente la "fibrización" distal de la lámina media, que se produce generalmente a la par que el ensanchamiento de esta estructura, ha sido señalada en varios tabulados ramosos con microestructura lamelar: *Zemmourella* Tourneur, 1987 y *Senceliaepora* Lafuste y Tourneur, 1988. Finalmente, Lafuste y Plusquellec (1980) han mostrado las modificaciones más complejas experimentadas por la lámina media en un género de tabulado masivo cuyo esclerénquima está constituido por lamelas oblicuas: *Praemichelinia* Lafuste y Plusquellec, 1980.

Las observaciones y figuraciones presentadas en esta nota son un intento de mejorar el conocimiento de la lámina media de la pared en los tabulados con esclerénquima microlamelar mediante la realización de láminas ultradelgadas realizadas bajo diferentes ángulos y en distintas partes de la colonia.

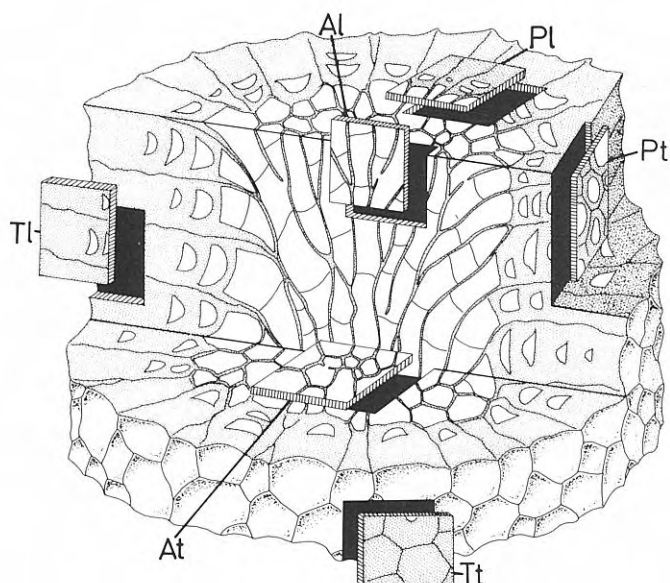


Figura 4. Localización de las muestras seleccionadas para la fabricación de láminas ultrafinas en relación al crecimiento de una rama de *Parastriatopora*: secciones transversal (At) y longitudinal (Al) en la zona axial, con paredes delgadas, de la rama; secciones transversal (Pt) y longitudinal (Pl) en la zona periférica engrosada; secciones transversal (Tt) y longitudinal (Lt) próximas a la superficie de la colonia. Esquema sin escala.

Descripción de los elementos microestructurales

La Figura 4 indica la localización, dentro de la colonia, de las muestras que han dado lugar a la realización de las láminas ultrafinas. Se analizarán las siguientes secciones: dentro de la zona axial con paredes delgadas, las secciones longitudinal (Al) y transversal (At); en el reborde periférico espesado, las secciones longitudinal (Pl) y transversal (Pt) y, por último, cerca de la superficie de la colonia, las secciones tangenciales longitudinal (Lt) y transversal (Tt). Exponemos a continuación las variaciones que, en cada caso, presenta el aspecto de la lámina media de la pared:

a) Longitudinal axial (Al) (Fig. 5a1; Lám. 1, fig. 2): la lámina media está constituida por gránulos irregularmente encajados, sin apariencia de elongación en una dirección determinada; a cada lado, aparecen microlamelas cupulares, con concavidad opuesta (Fig. 5a2); al avanzar hacia el interior de la pared, los gránulos presentan un aspecto similar, mientras que las microlamelas seccionadas paralelamente a su plano de aplastamiento muestran perfiles ameboides irregulares (Fig. 5a3; Lám. 1, fig. 4); a medida que nos acercamos al reborde espesado, los gránulos de la lámina media adquieren dimensiones mayores y un perfil menos irregular (Fig. 5a4).

b) Transversal axial (At) : el mismo aspecto (Fig. 5b; Lám. 1, figs. 1, 3).

c) Longitudinal periférica (Pl): la lámina media está cons-

tituida por elementos netamente alargados y con bordes ondulados (Fig. 5c en sección ligeramente oblicua; Lám. 1, figs. 5, 6).

d) Transversal periférica (Pt) (Fig. 5d1): los elementos citados anteriormente, ahora recortados perpendicularmente a su alargamiento, muestran secciones no alargadas, encajadas entre sí mediante suaves relieves de tamaños muy variables (Fig. 5d2).

e) Tangencial transversal (Tt) (Fig. 5e1): la lámina media, tras estrecharse y reducirse el tamaño de sus granos progresivamente, se difumina y desaparece (Fig. 5e2).

f) Longitudinal tangencial (Lt) (Fig. 5f1): en el extremo periférico de la colonia, el esqueleto carece de microlamelas cupulares (Fig. 5f2).

Todas las particularidades de la microestructura descritas en los ejemplares españoles han sido igualmente observadas en la colonia recogida por Hollard y procedente de Marruecos y pueden, por tanto, considerarse como ligadas a fenómenos biomineralógicos de secreción del esqueleto.

Interpretación

Consideradas espacialmente, las observaciones anteriores permiten concebir la constitución y variaciones de la lámina media de la siguiente manera: en la zona medular de la colonia, con esqueleto delgado, la lámina media está formada por elementos granulares que no manifiestan ninguna disposición particular (Fig. 6a). En el reborde periférico, donde el esqueleto aparece engrosado, los constituyentes de la lámina media se alargan en el sentido de secreción de la pared, transformándose en auténticas varillas, encajadas unas en otras a través de relieves y depresiones suaves (Fig. 6b), que les proporcionan un aspecto ondulado o festoneado. Por estar los diversos planos de la sección figurados ortogonalmente los unos en relación a los otros, la parte izquierda de este dibujo está un poco idealizada. De hecho, como los ejes de las corallitas tienen un trayecto curvo, las láminas ultrafinas, que son planas, no pueden abarcar sino pequeñas porciones de la lámina media; una sección análoga a la que figura a la derecha del dibujo es más probable, aunque conviene precisar que se obtiene muy raramente.

Las varillas de la lámina media de *Parastriatopora* muestran, particularmente en lo relativo a su superficie, una analogía morfológica con las fibras con relieves suaves ya conocidas en el esclerénquima del esqueleto de ciertos tabulados (Lafuste, 1986) y rugosos (Semenoff-Tian-Chansky, 1974). Hay que señalar, sin embargo, que las varillas presentan secciones con una extensión mayor que la que se observa generalmente en las fibras.

CONCLUSIONES

La definición del género *Parastriatopora* debe ser

Figura 5. Evolución microestructural de la lámina media de la pared: a. En sección longitudinal axial (1; Lám. D-549), la lámina media granular está bordeada por dos delgadas capas de esclerénquima microlamelar (2); cuando se secciona el interior de la pared (3) los gránulos (pequeños elementos de la derecha) y las microlamelas (a la izquierda), muestran un aspecto ameboides; cerca del reborde periférico engrosado, los gránulos tienen mayores dimensiones (4, Lám. D-546). b. En sección transversal axial (Lám. D-545) se observa la lámina media granulosa rodeada por microlamelas. c. En sección longitudinal periférica (Lám. D-543), la lámina media está constituida por varillas que se sitúan dentro del esclerénquima lamelar (arriba, ver Fig. 6b para interpretación). d. En sección transversal periférica (1; Lám. D-548) las varillas,

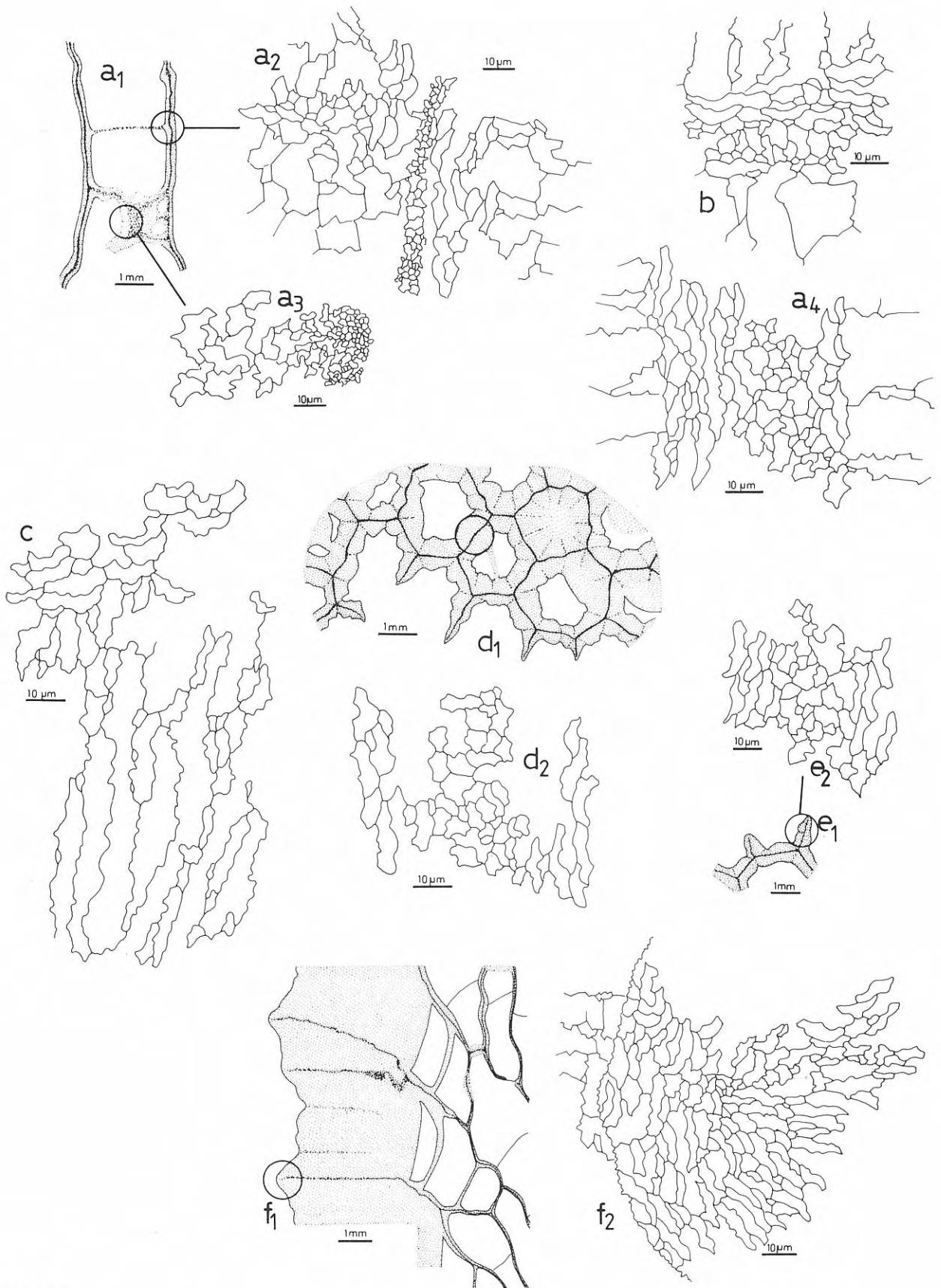


Fig. 5 (Cont.)

recortadas perpendicularmente, no aparecen alargadas. e. En sección tangencial transversal (1, Lám. D-547), la lámina media está formada por pequeños gránulos. f. En sección tangencial longitudinal (1; Lám. D-544), la lámina media desaparece en las proximidades de la superficie de la colonia donde el esqueleto sólo está constituido por esclerénquima microlamellar (2).

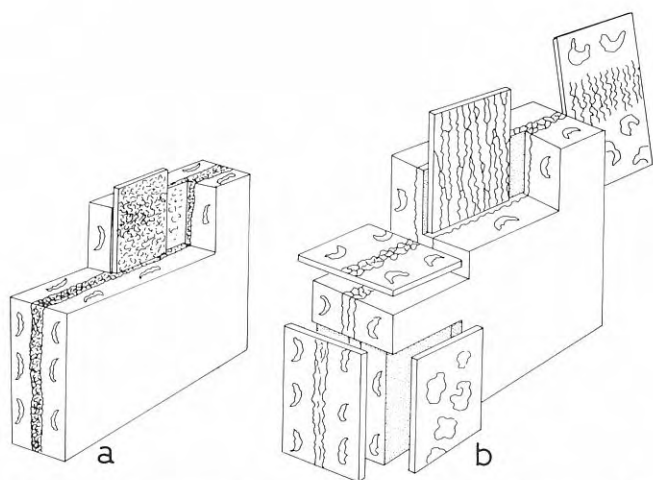


Figura 6. Esquemas interpretativos de la microestructura (sin escalas): **a.** En la zona axial de las ramas, donde las paredes son delgadas, la lámina media es granular y está bordeada por dos capas de esclerenquima microlamelar. **b.** En la región periférica, donde los elementos están engrosados, la lámina media se muestra formada por varillas cuyos contornos muestran ondulaciones o relieves suaves. En la parte derecha se ha figurado el aspecto que se observa generalmente en las láminas y que es debido a la curvatura de las paredes hacia el exterior de la colonia.

completada teniendo en cuenta la naturaleza de la lámina media y las variaciones que ésta experimenta en el curso de su crecimiento. Se enmienda pues su diagnóstico, dentro de la parte referida a microestructura, en los siguientes términos: “en la parte axial de la colonia la lámina media es granular; en el reborde periférico engrosado, está constituida por varillas con la superficie ondulada; la lámina media desaparece en la región más externa”.

La distribución de los gránulos y las varillas con bordes ondulados en la lámina media de la especie estudiada en este trabajo puede describirse como una evolución en el sentido de gránulos a varillas. Este hecho puede ponerse en paralelo con algunos casos ya conocidos en los tabulados que muestran una tendencia a la secreción de un esqueleto parcial o totalmente fibroso al final de su crecimiento: *Thamnopora* (Lafuste

& Tourneur, 1991, Figs. 4b, 9; Lám. II, Fig. 1); *Praemichelinia* (Lafuste y Plusquellec, 1980); *Zemmourella* (Tourneur, 1987, Fig. 11, Lám. 5, Fig. 1) y *Senceliapora* (Lafuste y Tourneur, 1988, Figs. 13-14, Lám. 3, Fig. 4). Además, fenómenos similares a los descritos han sido señalados en rugosos, entre otros por Vuillemin y Semenoff-Tian-Chansky (1987, p. 262) para *Siphonophyllia gigantea* (Michelin, 1843). Estos autores observaron que el mesoplasma de los septos, habitualmente delgado y de constitución granular, está compuesto por fibras con ondulaciones similares a las que aparecen en zonas donde los septos están engrosados.

Una reciente nota de Li (1991) relativa a investigaciones sobre la microestructura de los Favosítidos corroboró parcialmente nuestros propios resultados. Este autor distinguió dos tipos fundamentales de pared: un “separated type” caracterizado por la presencia de lámina media y un “melted type” que carece de ella. Li (*op. cit.*) constató que, en los tabulados ramosos, la zona axial de las ramas presenta el primero de estos tipos, mientras que hacia la periferia desaparece cualquier rastro de estructura media, siendo la pared del tipo “melted”. El espesamiento simultáneo del esqueleto, pared y tábulas fue considerado por este autor como una estructura primaria de función fisiológica que reforzaría el esqueleto coralino impidiendo su rotura por acción de la gravedad. Sin embargo, y contrariamente a nuestra opinión, este autor consideró las estructuras axiales observadas (lámina media) como resultado de un proceso diagenético de relleno de espacios vacíos. Estimó, por tanto, que no son de origen orgánico y que sus variaciones carecen de valor sistemático.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quisiéramos expresar nuestro agradecimiento a M. Crousilles y C. Dixsaut (París), que nos confiaron parte de sus colecciones; a Mlle. D. Brice (Lille), que nos permitió revisar el material original de D. Le Maître; a Y. Plusquellec (Brest) que nos prestó el material armoricano de comparación y de cuya experiencia en tabulados nos hemos beneficiado los autores; y a F. Soto y M.L. Martínez-Chacón (Oviedo) quienes realizaron una interesante lectura crítica del manuscrito.

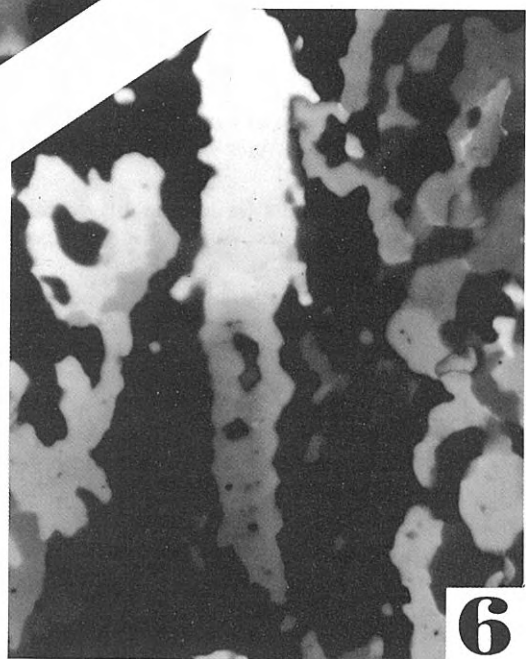
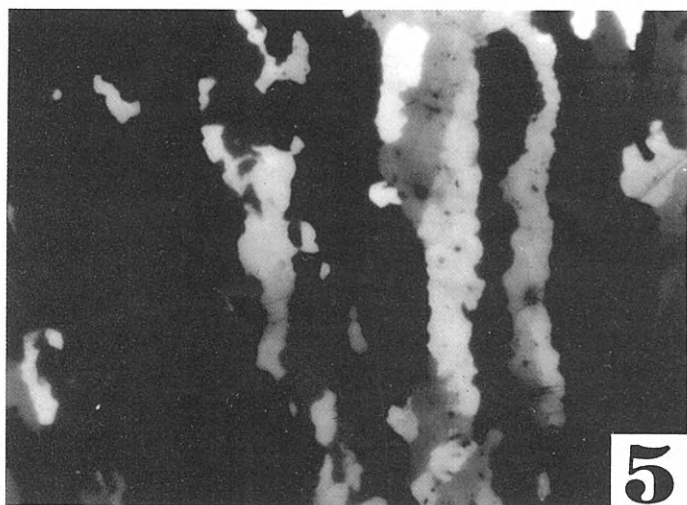
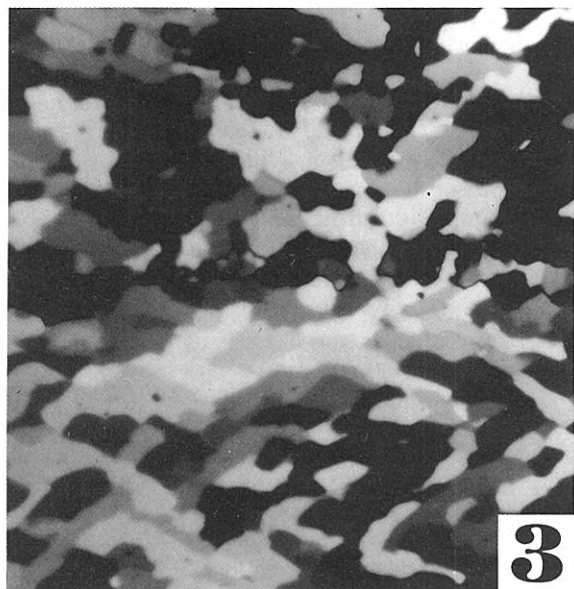
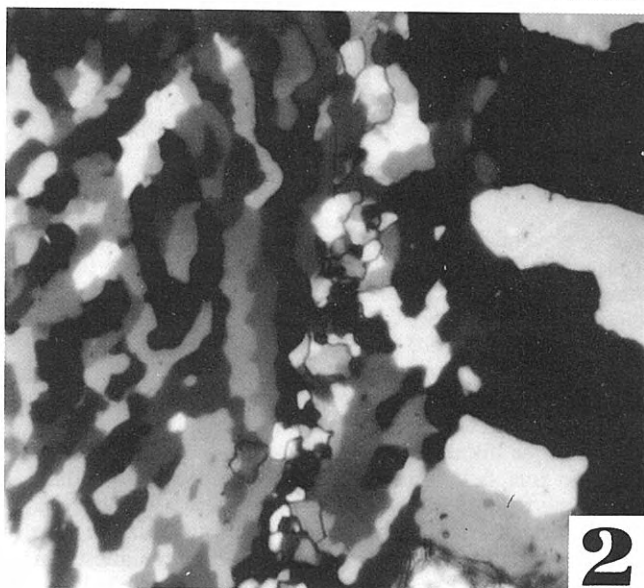
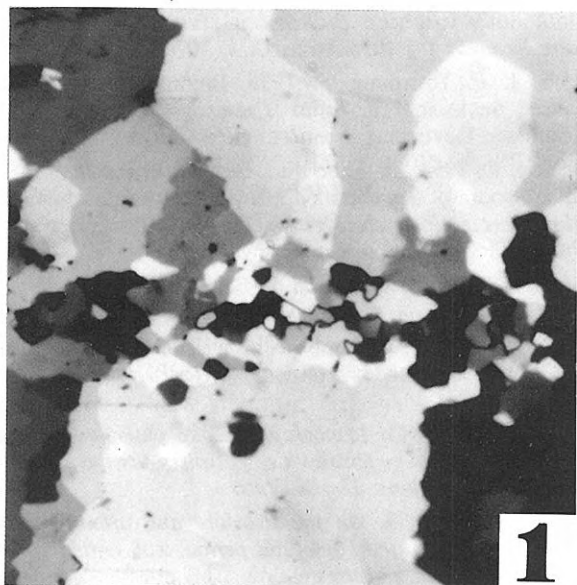
Lámina I

Evolución microestructural de la lámina media de la pared en *Parastriatopora* ex gr. *annulata* (Le Maître, 1952) de las Calizas del Lorito, Gediense de la provincia de Córdoba.

Ejemplar R 54742, láminas ultrafinas LFP con luz polarizada y nicoles cruzados. Aumento: x750.

- 1 Sección transversal en la zona axial, con paredes delgadas, de una rama (At): lámina media granular con una o dos capas de microlamelas a ambos lados (Lám. D-542).
- 2 Sección longitudinal en la zona axial (Al): lámina media granular bordeada por microlamelas; la parte izquierda de la pared está netamente más espesada (Lám. D-546).
- 3 Sección transversal en una zona axial con paredes ligeramente engrosadas (At): lámina media granular entre dos zonas con microlamelas que presentan concavidades opuestas (Lám. D-545).
- 4 Sección longitudinal en la zona axial (Al), que corta el interior de una pared (comparar con la Fig. 5a3): aspecto ameboide de sus gránulos (elementos pequeños) y las microlamelas (elementos grandes) seccionadas en su espesor (Lám. D-546).
- 5 Sección longitudinal en el reborde periférico engrosado (Pl): sección de la lámina media en su interior; está constituida por varillas con contornos ondulados (comparar con la Fig. 5c), (Lám. D-543).
- 6 Sección longitudinal en el reborde periférico engrosado (Pl): lámina media seccionada perpendicularmente; está constituida por varillas y rodeada de esclerenquima microlamelar (Lám. D-542).

Lámina I



APÉNDICE SISTEMÁTICO

ORDEN FAVOSITIDA Wedekind, 1937

Familia **Parastriatorporidae** Tchudinova, 1957

Género *Parastriatorpora* Sokolov, 1949 enmend.

Especie tipo: *Parastriatorpora rhizoides* Sokolov, 1949.

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 perpendicular 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: la lámina media granular en la parte axial de la colonia, constituida por varillas con la superficie ondulada en el reborde periférico engrosado y ausente en la región más externa; pared microlamelar; espinas fibrosas; tábulas granulares recubiertas, especialmente en la periferia de las ramas, por una capa de esclerénquima microlamelar. Modo de crecimiento: gemación lateral y división fisipara.

BIBLIOGRAFÍA

- Boumendjel, K., Morzadec, P., Paris, F. et Plusquellec, Y. 1985. *Le Silurien et le Dévonien de l'Ougarta (lithologie, microfaunes et faunes)*. Informe inédito de la misión SONATRACH, Rennes, 1-23.
- Crousilles M., Dixsaut, 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.
- Hollard, H. 1981 a. Principaux caractères des formations dévoniennes de l'Anti-Atlas. *Notes du Service géologique du Maroc*, Rabat 42, **308**, 15-22.
- Hollard, H. 1981b. Tableaux de corrélations du Silurien et du Dévonien de l'Anti-Atlas. *Notes du Service géologique du Maroc*, Rabat 42, **308**, 23.
- 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.
- Lafuste, J. 1986. Polymorphisme des fibres du sclérenchyme chez les Tabulés (Cnidaria, Paléozoïque). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **303**, série II, 8, 761-764.
- Lafuste, J. et Plusquellec, Y. 1980. Les polypiers. Tabulata. In Plusquellec Y. (Ed.). *Les Schistes et Calcaires de l'Armorique (Dévonien inférieur, Massif Armoricain)*. Sédimentologie, paléontologie, stratigraphie. *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, **23**, 143-173.
- Lafuste, J. et Tourneur, F. 1988. *Dendropora* MICHELIN 1846 et le nouveau genre dendroporimorphe *Senceliapora* dans le Givétien et le Frasnien de la Belgique et du Boulonnais (France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (4) **10**, section C, 4, 307-341.
- Lafuste, J. et Tourneur, F. 1991. Biocristaux et éléments fongés de la muraille chez *Thamnopora* Steininger 1831 (Tabulata, Dévonien). *Annales de Paléontologie*, **77** (1), 3-20.
- 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.
- Legrand, P. 1967. Le Dévonien du Sahara algérien. *International Symposium on the Devonian System*, **1**, 245-284.
- Li, Y. 1991. On the formation of the wall of Favositids (Tabulata) and other related problems. *Acta Paleontologica Sinica*, **30** (2), 231-242.
- Michelin, J.L.H. 1843. *Iconographie Zoophytologique, description par localités et terrains des polypiers fossiles de France et pays environnants*, 73-104. Paris.
- Nicholson, H.A. 1879. *On the structure and affinities of the Tabulate corals of the Palaeozoic period, with critical descriptions of illustrative species*, 1-342.
- Oliver, W.A. Jr. 1966. Descriptions of dimorphism in *Striaporpora flexuosa*. *Palaeontology*, **9**, 448-454.
- Plusquellec, Y. 1976. Les polypiers. Tabulata. In: Lardeux H. (Ed.). *Les Schistes et Calcaires de l'Armorique (Dévonien inférieur, Massif Armoricain, France)*. Sédimentologie, paléontologie, stratigraphie. *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, **19**, 183-215.
- Plusquellec, Y. and Tchudinova, I.I. 1977. The microstructure of *Parastriatorpora* Sokolov, 1949 (Siluro-Devonian Tabulata). *Annales de la Société géologique du Nord*, **97**, 127-130.
- Rodríguez, S. 1978. Corales rugosos del Devónico de la Sierra del Pedroso. *Estudios Geológicos*, **34**, 331-335.
- Semenoff-Tian-Chansky, P. 1974. Données nouvelles sur la microstructure de certains Tétracoralliaires. In: B.S. Sokolov (Ed.). *Drevnie Cnidaria*, I, Akademia Nauka SSSR, Sibirskoe Otdelenie, Trudy Institut Geologii i Geofiziki, **201**, 132-144.
- Sokolov, B.S. 1949. Tabulados y Heliolitidos. In: Atlas de las formas índice de la fauna fósil de la URSS (en ruso). *Gosgeoltekhizdat*, 75-98. Moscú.
- Steininger, J. 1831. *Bemerkungen über die Versteinerungen, welche in dem Uebergangs-Kalkgebirge der Eifel gefunden werden*, 1-44. (Trier).
- Termier, G. et Termier, H. 1950. *Invertébrés de l'ère Primaire., Fascicule I: Foraminifères, Spongiaires et Coelentérés*. Paléontologie marocaine, **2**, 1-220. Paris. Hermann & Cie, éd.
- Termier G. and Termier, H. 1980. Functional morphology and systematic position of Tabulatormorphs. *Acta paleontologica polonica*, **25**, 419-428.
- Tourneur, F. 1987. *Zemmourella*, nouveau genre de Tabulé du Dévonien moyen du Zemmour Noir (Mauritanie septentrionale). *Geologica et Palaeontologica*, **21**, 57-71.
- Tourneur, F. y Fernández-Martínez, E. 1991. *Parastriatorpora cantabrica*, nueva especie de Tabulado del Devónico Inferior (Emsiense) de la Cordillera Cantábrica (NO de España). *Revista española de Paleontología*, **6**, 3-19.
- Vuillemin, C. et Semenoff-Tian-Chansky, P. 1987. Description des types de *Caninia gigantea* Michelin, Tétracoralliaires du Carbonifère du Massif Armoricain. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 4ème série, 9 section C, **3**, 257-289.

Manuscrito recibido: 22 de abril, 1991
Manuscrito aceptado: 26 de junio, 1991