

EL GENERO *Caliapora* (TABULATA) EN EL DEVÓNICO DE LA CORDILLERA CANTÁBRICA (NW DE ESPAÑA)

Esperanza FERNÁNDEZ MARTÍNEZ¹ y Francis TOURNEUR²

¹ Facultad de Biología (Unidad de Geología). Campus de Vegazana. 24071 León, España.

² Laboratoire de Paléontologie, Université Catholique de Louvain, 3 Place Louis Pasteur, B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgica.

ABSTRACT

The genus *Caliapora* Schlüter 1889 is subdivided in three subgenera: *Caliapora* (*Caliapora*) Schlüter, 1889, limited to the Givetian; *Caliapora* (*Mariusilites*) Mironova, 1974 probably the direct ancestor of *Caliapora* (*Caliapora*) and known from the Lowermost Devonian until the Lower Givetian; and *Caliapora* (*Luciaella*) nov. subgen., from the Upper Emsian-Lower Eifelian of the Cantabrian Mountains (NW Spain). The genus *Caliapora* is recorded for the first time from the Cantabrian Mountains with *Caliapora* (*Mariusilites*) cf. *chaetetooides* Lecompte, 1939 and *Caliapora* (*Luciaella*) *daedala* nov. sp. Some general considerations concerning the genus *Caliapora* are developed: the systematic position of the genus at familial level, the stratigraphical range of the different subgenera, the paleogeographical repartition and the paleoecological requirements.

Key words: Tabulata (Coelenterata), Systematics (new subgenera, new species), Devonian, Cantabrian Mountains (Spain).

RESUMEN

Se subdivide el género *Caliapora* Schlüter, 1889 en tres subgéneros: *Caliapora* (*Caliapora*) Schlüter, 1889, limitado al Givetiense; *Caliapora* (*Mariusilites*) Mironova, 1974, conocido desde el Devónico más bajo hasta el Givetiense inferior y, probablemente, el antepasado directo de *Caliapora* (*Caliapora*) y *Caliapora* (*Luciaella*) nov. subgen., del Emsiense superior-Eifeliense inferior de la Cordillera Cantábrica (NW de España). El género *Caliapora* se cita por primera vez en la Cordillera Cantábrica. En esta región está representado por *Caliapora* (*Mariusilites*) cf. *chaetetooides* Lecompte, 1939 y por *Caliapora* (*Luciaella*) *daedala* nov. sp. Finalmente se realizan diversas consideraciones generales relativas al género *Caliapora*: posición sistemática a nivel familiar, rango estratigráfico de los subgéneros, distribución paleogeográfica y requerimientos paleoecológicos.

Palabras clave: Tabulata (Coelenterata), Sistemática (nuevo subgénero, nueva especie), Devónico, Cordillera Cantábrica (España).

INTRODUCCIÓN

El género *Caliapora* fue creado por Schlüter en 1889 para agrupar colonias de tabulados con aspecto favositoide y corallitas pequeñas, caracterizadas por la presencia, preferentemente bajo los poros, de expansiones en forma de «nido de golondrina»-escámulas-. Las figuraciones originales, a pesar de estar bastante idealizadas, dan una buena idea de la morfología de la especie-tipo, *Alveolites battersbyi* Milne-Edwards y Haime, 1851.

Los primeros datos precisos sobre los caracteres internos del género fueron proporcionados por Lecompte (1939), quien figuró, en lámina delgada, varios ejemplares de *Caliapora battersbyi*, procedentes del Givetiense del Sinclinorio de Dinant. Estas figuraciones han servido, desde entonces, como modelo para el reconocimiento de la especie. En este mismo trabajo Lecompte (*op. cit.*) describió una nueva especie

de edad Eifeliense, *Caliapora chaetetooides*, caracterizada por presentar corallitas más pequeñas, pared más delgada y escámulas menos desarrolladas que *Caliapora battersbyi*. Posteriormente, la especie de Lecompte fue elegida por Mironova (1974) como tipo de su nuevo género *Mariusilites*.

En la actualidad más de 80 especies, todas ellas procedentes del Devónico del Viejo Mundo, han sido atribuidas a uno de estos dos géneros. Una revisión global de los mismos, realizada en base a diverso material mesodevónico procedente de Inglaterra, Francia, Bélgica y Alemania está actualmente en fase de finalización (Tourneur, Goodger, Iven y Mistiaen).

El objeto de este trabajo es dar a conocer la presencia del género *Caliapora* en el Devónico de la Cordillera Cantábrica así como describir y discutir las dos especies halladas. Una de ellas presenta, en nuestra opinión, caracteres suficientemente originales como para distinguir un nuevo subgénero de *Caliapora*.

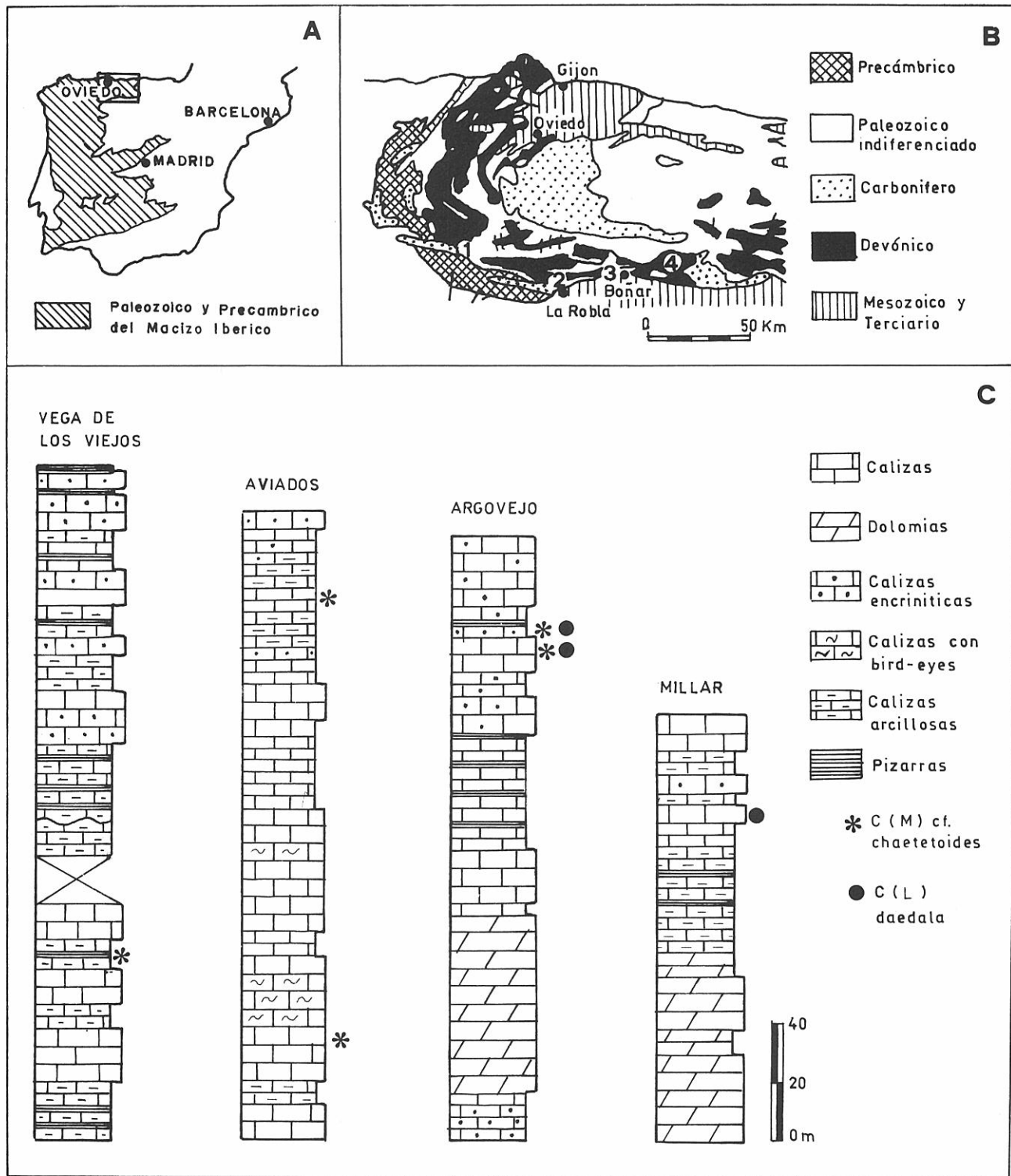


Figura 1. A y B – Localización geográfica y geológica de los yacimientos donde fueron recolectadas las muestras estudiadas. En el esquema B los números indican las siguientes localidades: 1, Vega de los Viejos; 2, El Millar; 3, Aviados y 4, Argovejo. C – Columnas estratigráficas, muy esquemáticas, de la Formación Santa Lucía en las localidades que libraron ejemplares de *Caliopora*, indicando la ubicación aproximada de los yacimientos para cada una de las dos especies descritas en este trabajo.

LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DEL MATERIAL ESTUDIADO

El material descrito en este trabajo fue hallado en cuatro secciones localizadas en la vertiente sur de la

Cordillera Cantábrica y correspondientes a la Formación Santa Lucía (Comte, 1936) cuya edad es Emsiense superior-Eifeliense inferior. Otras secciones del Devónico cantábrico, de edad esencialmente Givetense y correspondientes a la Formación Portilla (Comte, 1939), fueron muestreadas sin resultados positivos.

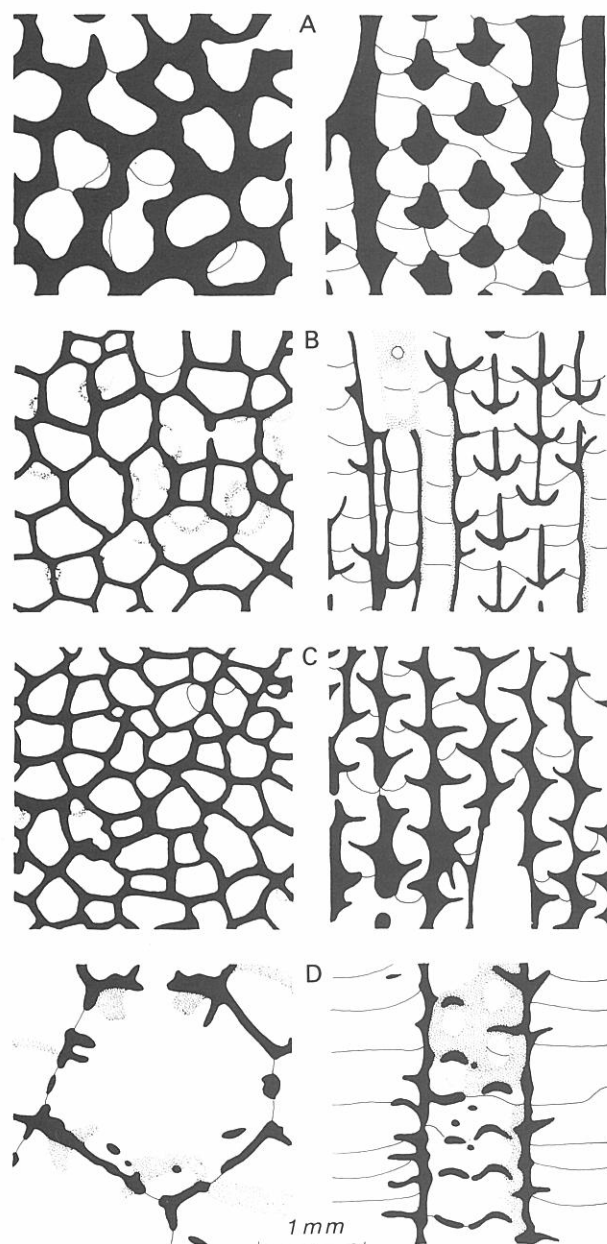


Figura 2. Comparación, a la misma escala, de las secciones transversales (a la izquierda) y longitudinales (a la derecha) de *Caliapora* (A-C) y *Squameofavosites* (D). En todas las figuras, las iniciales de los ejemplares indican las siglas de la Institución donde se encuentran depositados: Universidad Católica de Louvain (UCL) y Area de Paleontología de la Universidad de Oviedo (DPO). A – *Caliapora* (*Caliapora*) *battersbyi* (Milne-Edwards y Haime, 1851), ejemplar UCL 15449, procedente de Beauraing, cantera de Tamison, borde sur del Sinclinorio de Dinant; parte superior de la Formación del Mont d’Hairs, Givetiense medio. B – *Caliapora* (*Mariusilites*) *chaetetoides* Lecompte, 1939, ejemplar UCL 17531, procedente de Saint-Joseph, cerca de Nismes, antigua cantera de los hornos en caliente, borde sur del Sinclinorio de Dinant; parte inferior del Miembro de l’Abîme, Formación Couvin, Eifeliense inferior. C – *Caliapora* (*Luciaella*) *daedala* nov. sp.; ejemplar DPO 15130, procedente de Argovejo (provincia de León), parte superior de la Formación Santa Lucía. D – *Squameofavosites* *cechicus* Galle, 1978; ejemplar UCL 17256, procedente de Koneprusy, Bohemia; Praguense.

La Formación Santa Lucía está constituida por unos 250 m de calizas y calizas arcillosas con delgadas intercalaciones de pizarras. En sus facies más distales esta formación presenta un importante desarrollo arrecifal, representado fundamentalmente por numerosos biostromos y biohermos, en general de pequeño espesor. El muestreo fue positivo en cuatro localidades: Vega de los Viejos (Mapa Topográfico del Instituto Geográfico Nacional, serie nueva, escala 1:50.000, Hoja 101 Villablino, $x=6^{\circ} 12' 31''$, $y=42^{\circ} 58' 11''$), Aviados (Mapa Topográfico del Instituto Geográfico Nacional, serie nueva, Escala 1:50.000, Hoja 104 Boñar, $x=5^{\circ} 26' 6''$, $y=42^{\circ} 51' 49''$), Argovejo (Mapa Topográfico del Instituto Geográfico Nacional, serie nueva, Escala 1:50.000, Hoja 105 Riaño, $x=5^{\circ} 56' 39''$, $y=42^{\circ} 54' 8''$) y El Millar (Mapa Topográfico del Instituto Geográfico Nacional, serie nueva, Escala 1:50.000, Hoja 103 La Pola de Gordón, $x=5^{\circ} 39' 54''$, $y=42^{\circ} 50' 53''$), todas ellas situadas en la provincia de León (Fig. 1).

SISTEMÁTICA

SUBCLASE TABULATA Milne-Edwards y Haime, 1850

ORDEN FAVOSITIDA Wedekind, 1937
Familia **Caliaporidae** Mironova, 1974

Diagnosis: Colonias cerioides constituidas por pequeñas coralitas prismáticas o ligeramente comprimidas; cálices perpendiculares a la superficie de la colonia, con sus ángulos alzados constituyendo pilares; tábulas y poros murales uniseriados más o menos desarrollados; aparato septal en forma de escámulas alternantes en un mismo lumen y opuestas o alternantes en lúmenes adyacentes.

Observaciones: La posición sistemática de *Caliapora* es, desde antiguo, controvertida. Basándose en consideraciones morfológicas, algunos autores, como Lecompte (1939) o Birenheide (1985) entre otros, han incluido el género en la familia Favositidae Dana, 1846; otros, como Sokolov (1955) lo han colocado en la familia Alveolitidae Duncan, 1872. Sin embargo, un reciente estudio sobre el género que se encuentra actualmente en fase de finalización (Tourneur, Goodger, Iven y Mistiaen) ha permitido reconocer la existencia de una organización particular en la microestructura fibrosa de *Caliapora*. Esta peculiaridad se manifiesta en la superficie de la colonia por la presencia de pilares, fuertemente sobresalientes, en los ángulos de los cálices y constituye, en nuestra opinión, un carácter suficientemente original e importante como para justificar su separación de las dos familias citadas. Por ello, adoptamos el nombre Caliaporidae, creado por Mironova (1974) y propuesto posteriormente de nuevo por Termier y Termier (1980). Esta familia es, por el momento, monogenérica.

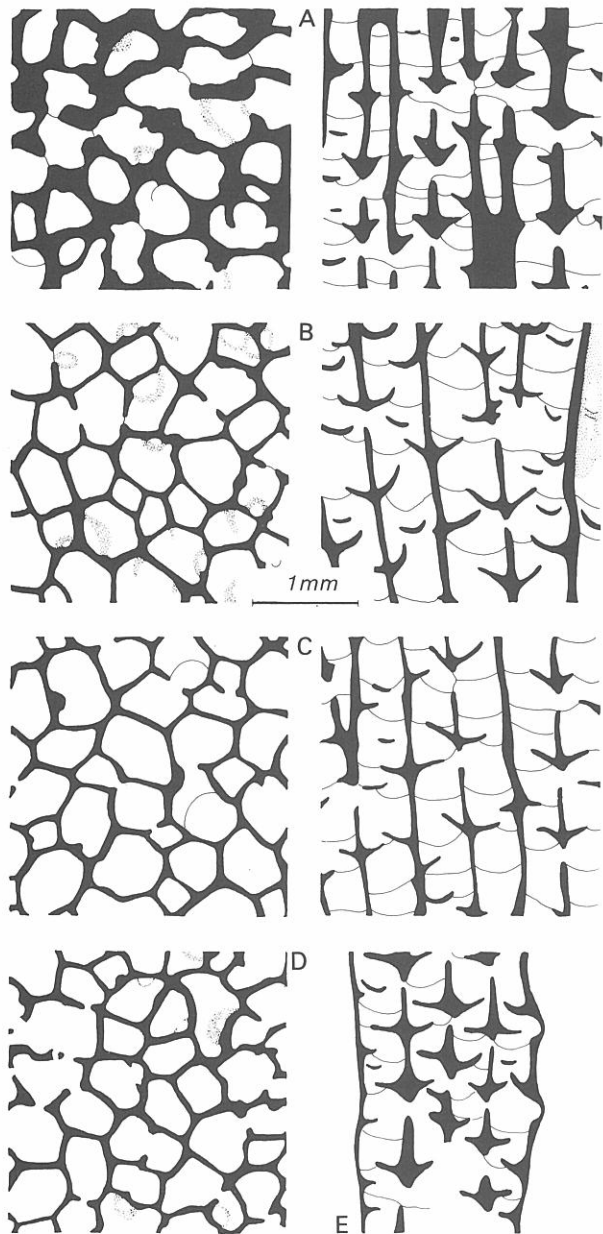


Figura 3. Secciones transversales (a la izquierda) y longitudinales (a la derecha) de *Caliapora* (*Mariusilites*) *chaetetoides* Lecompte, 1939 (A-B) y de *Caliapora* (*Mariusilites*) cf. *chaetetoides* Lecompte, 1939 (C-E). A – Ejemplar UCL 15458, representante típico de la segunda población; procedente de Wellin, cantera oriental de Fond des Vaux, borde sur del Sinclinorio de Dinant; biohermo situado en la base de la Formación de Trois-Fontaines, Givetiense inferior. B – Ejemplar UCL 16256, representante típico de la primera población; procedente de Saint-Joseph cerca de Nismes, antigua cantera de los hornos en caliente, borde sur del Sinclinorio de Dinant; parte inferior del Miembro de l'Abîme, Formación de Couvin, Eifeliense inferior. C – Ejemplar DPO 15135, procedente de Argovejo (prov. de León), parte superior de la Formación Santa Lucía. D – Ejemplar DPO 15136. La misma procedencia que el ejemplar anterior. E – Ejemplar DPO 15133, procedente de Aviados (prov. de León), parte superior de la Formación Santa Lucía.

Género *Caliapora* Schlüter, 1889

Diagnosis: La de la familia.

Relaciones y diferencias: El género *Taouzia* Termier y Termier, 1948, considerado por Hill (1981) como sinónimo de *Caliapora*, se diferencia de éste por su hábito netamente ramoso y por su particular ornamentación externa.

Subcaliapora Chekovich, 1971 es, por sus coralitas de contorno semilunar, un representante típico de *Alveolitidae*; además ha sido puesto en sinonimia con *Squameoalveolites* Mironova, 1969 por Mironova (1974).

Pachycaliapora Zhang, 1981, *Caliaporella* Zhang, 1981 y *Paracaliapora* Wang, 1983 son géneros basados en caracteres extremadamente variables en el seno de las poblaciones de *Caliapora* y probablemente son sinónimos de éste.

Squameofavosites Tchernychev, 1941 está caracterizado por coralitas de mayor tamaño (Fig. 2), poros distribuidos en varias series, y presencia simultánea de espinas y escámulas las cuales suelen, además, situarse directamente sobre los poros.

Emmonsia Milne-Edwards y Haime, 1851 tiene como rasgo fundamental el desarrollo exacerbado de las escámulas que son fuertes y muy regulares. Sus coralitas son, además, mayores.

Por último, *Staphylopora* Le Maitre, 1956 muestra pequeñas espinas septales, pero no escámulas.

Distinciones subgenéricas: El estudio de un vasto material procedente del Devónico Medio de Bélgica ha puesto en evidencia una importante variabilidad de los caracteres morfológicos de este grupo. Dentro de esta variabilidad se desprende una tendencia evolutiva marcada por tres rasgos: aumento en el tamaño de las coralitas, progresivo engrosamiento de la pared y acentuación en el desarrollo de las escámulas.

Los dos extremos de esta tendencia están representados por *Caliapora chaetetoides* (Fig. 2B) de la Caliza de Couvin (Eifeliense inferior) y por *Caliapora battersbyi* (Fig. 2A) de la Formación Fromelennes (Givetiense superior), pero entre ambas especies ha sido observada toda una serie de formas intermedias. Este hecho permite poner en duda la distinción genérica entre *Caliapora* y *Mariusilites* propuesta por Mironova (1974). Sin embargo, y teniendo en cuenta todo el conjunto de formas devónicas atribuidas a ambos géneros, parece posible mantener una diferenciación, degradada al nivel subgenérico, entre las formas más antiguas, globalmente próximas a «*chaetetoides*» y las formas más jóvenes, esencialmente givetienses y cercanas a «*battersbyi*».

En este trabajo hemos optado por considerar la existencia de dos subgéneros *Caliapora* (*Caliapora*) y *Caliapora* (*Mariusilites*) que, como ya fue apuntado por Byra (1983) estarían estrechamente unidos desde el punto de vista filogenético. Ambas formas tienen en común el desarrollo de escámulas, que se diponen de

forma apareada a ambos lados de una misma pared y alternante en el interior de cada lumen.

De las dos formas halladas en la Zona Cantábrica una de ellas, considerada como especie nueva, está caracterizada por la disposición alternante (y no apareada) de las escámulas a ambos lados de una misma pared, una ordenación que confiere a las secciones longitudinales de las murallas un aspecto típico en zigzag. A este rasgo puede añadirse la escasa presencia de poros y tábulas, elementos frecuentes en los caliaporidos conocidos hasta la fecha. En nuestra opinión, esta forma representa una tendencia diferente en el seno del género *Caliapora*, que puede distinguirse formalmente mediante la definición de un nuevo subgénero *Caliapora (Luciaella)*.

Subgénero *Caliapora (Caliapora)* Schlüter, 1889

Especie-tipo: *Alveolites battersbyi* Milne-Edwards y Haime, 1851 del Givetense de Devon (Inglaterra), por designación original.

Diagnosis: *Caliapora* con lúmenes redondeados, paredes de espesor medio a fuerte, poros grandes y regulares, tábulas numerosas, escámulas fuertes y abundantes con disposición opuesta a ambos lados de una misma pared.

Subgénero *Caliapora (Mariusilites)* Mironova, 1974

Especie-tipo: *Caliapora chaetoides* Lecompte, 1939, del Eifeliense inferior del borde sur del Sinclinorio de Dinant (Bélgica), por designación original.

Diagnosis: *Caliapora* con lúmenes poligonales, paredes delgadas a débilmente engrosadas, poros bien desarrollados, escámulas delgadas a ligeramente ensanchadas y con disposición opuesta a ambos lados de una misma pared.

Caliapora (Mariusilites) cf. *chaetoides*
Lecompte, 1939

Fig. 3C-E, Lám. I, figs. 1-3

Material y yacimientos: Siete ejemplares procedentes de tres localidades: Aviados, DPO 15131, 15132 y 15133 (Fig. 3E); Argovejo, DPO 15134, 15135 (Fig. 3C, Lám. I, figs. 1, 3) y 15136 (Fig. 3D, Lám. I, fig. 2) y Vega de los Viejos, DPO 15137.

De cada uno de ellos se realizaron dos láminas delgadas, correspondientes a las secciones longitudinal y transversal respectivamente (excepto en el caso del ejemplar DPO 15137 del que se hicieron dos longitudinales), obteniéndose en algunas zonas de estas láminas, secciones ligeramente tangenciales. Todo el material se encuentra depositado en el Área de Paleontología de la Universidad de Oviedo.

Descripción: Colonias de morfología subhemisférica a cilíndrica y tamaño medio. En ningún caso la dimensión mayor de un ejemplar superó los 10 cm.

La sección longitudinal general de las colonias muestra la presencia de corallitas centrales, con recorrido vertical y rectilíneo, y de corallitas periféricas que se abren suavemente en abanico (Lám. I, figs. 1-3). En estas secciones se observa la presencia de ligeras variaciones en el tamaño de las corallitas durante el desarrollo longitudinal de las mismas. Los cálices desembocan perpendicularmente a la superficie de la colonia.

La creación de nuevas corallitas se realiza por brote lateral (Lám. I, fig. 3) y tiene lugar preferentemente en la misma base y, en menor grado, en la periferia de las colonias.

Las corallitas muestran, en sección transversal, contornos poligonales más o menos regulares (Fig. 3C izquierda y Fig. 3D). El diámetro mayor de las corallitas oscila, para los distintos ejemplares, entre 0,37 y 0,87 mm, situándose su media aritmética entre 0,53 y 0,66 mm aproximadamente (Tabla 1).

La pared de las corallitas experimenta un engrosamiento hacia la periferia de las colonias (Lám. I, fig. 2). En las zonas centrales (Tabla 1) el grosor medio oscila entre 0,05 y 0,067 mm, superándose solo ocasionalmente los 0,075 mm de espesor. Como excepción, el ejemplar numerado DPO 15133 ha desarrollado una pared más gruesa con un espesor medio de 0,082 mm. En la periferia de las colonias la pared alcanza frecuentemente espesores de 0,12 mm, llegando localmente a los 0,17 mm.

La estructura de la pared no es visible. En algunos ejemplares se muestra con aspecto granuloso y tonos ocres, estando eventualmente delimitada por dos finos márgenes más oscuros. En otras muestras aparece lisa y de color marrón muy oscuro. En ambos casos, la lámina media se manifiesta en forma de trazo blanquecino y sólo aparece de forma ocasional.

Los poros son redondos y se disponen en una hilera centrada en las caras de las corallitas (Lám. I, fig. 2, parte inferior derecha). La dificultad de conseguir secciones de poros con contornos nítidos impide, en algunos ejemplares, conocer con precisión su tamaño; en estas condiciones los diámetros medidos oscilan entre 0,10 y 0,15 mm, alcanzando en un único caso, los 0,17 mm (Tabla 1).

El aparato septal está formado exclusivamente por escámulas. Su abundancia muestra una fuerte variabilidad,

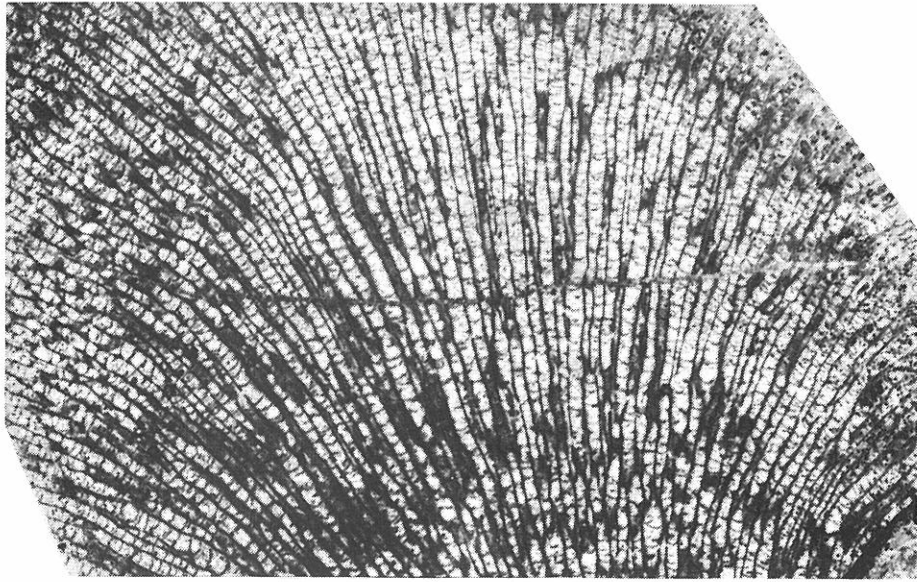
Lámina I

Caliapora (Mariusilites) cf. *chaetoides* Lecompte, 1939.

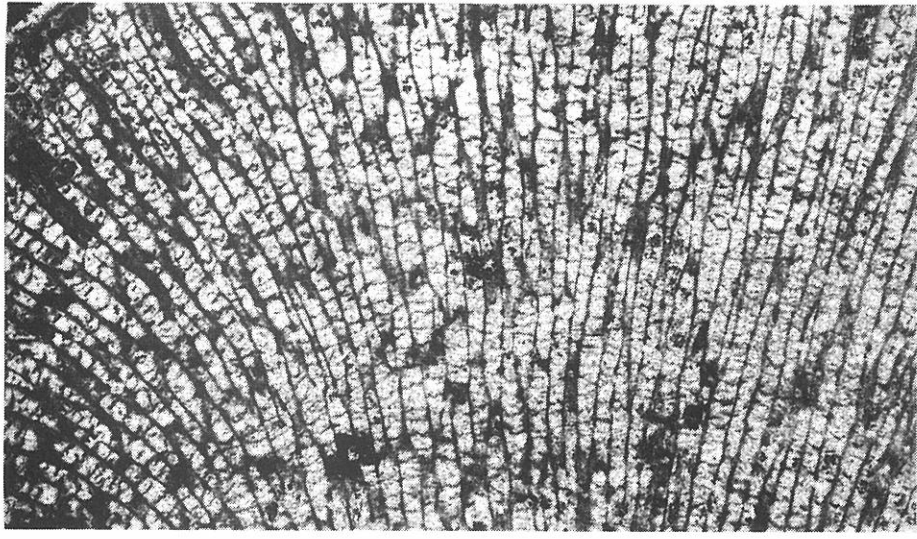
1. Ejemplar DPO 15135 (x3,5). Sección longitudinal.
2. Ejemplar DPO 15136 (x5,5). Detalle de una sección longitudinal mostrando la variación, desde la zona central de una colonia (derecha) hacia la periferia (izquierda), con un reforzamiento sensible de las estructuras esqueléticas (pared y escámulas).

3. DPO 15135 (x11). Detalle de la sección longitudinal de la Figura 1; observar la morfología de las escámulas, delgadas, habitualmente emparejadas a ambos lados de una misma pared y de desarrollo bastante irregular; indicadas por flechas pueden observarse dos nuevas corallitas generadas por brote lateral.

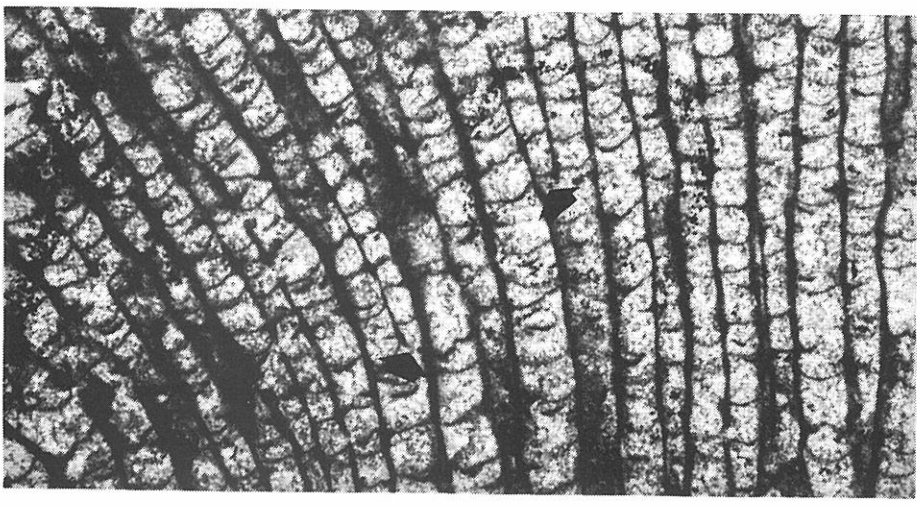
Lámina I



1



2



3

EJEMPLAR	Rango D (20)	Media D	Rango G (20)	Media G	Rango P	Rango E (10)	Rango T (10)
15131	0,47 - 0,67	0,57	0,025 - 0,075	0,062	0,1 - 0,17 (5)	0,22 - 0,37	—
15132	0,6 - 0,87	0,62	0,025 - 0,12	0,069	—	0,17 - 0,37	0,2 - 0,75
15133	0,52 - 0,65*	0,6*	0,05 - 0,12	0,082	0,12 - 0,15 (2)	0,2 - 0,3	0,25 - 0,62
15134	0,37 - 0,72	0,57	0,05 - 0,075	0,067	0,1 - 0,12 (5)	0,12 - 0,2	0,25 - 0,92
15135	0,4 - 0,8	0,66	0,025 - 0,075	0,056	0,1 - 0,15 (5)	0,17 - 0,27	0,2 - 0,75
15136	0,45 - 0,6*	0,53*	0,025 - 0,12	0,064	0,12 (2)	0,15 - 0,25	0,25 - 0,9
15137	0,42 - 0,62**	0,51**	0,025 - 0,075	0,05	0,1 - 0,15 (6)	0,22 - 0,32	—

Tabla 1. Tabla de medidas de *Caliapora (Mariusulites) cf. chaetetooides*. Abreviaturas: D, diámetro mayor de las coralitas; G, grosor de la pared doble; P, diámetro del poro; E, longitud de las escámulas; T, distancia entre tábulas consecutivas. Todas las medidas están expresadas en milímetros. Los números entre paréntesis indican el número de medidas realizado en cada caso; * indica que el número de medidas es inferior a 20; ** indica que las medidas tuvieron que realizarse en sección longitudinal.

tanto a nivel intra- como intercolonial (comparar, por ejemplo, Fig. 3C derecha y Fig. 3E). Las escámulas se disponen de forma opuesta en coralitas adyacentes y alternante en el interior de cada lumen (Fig. 3C derecha y 3E). Desde el punto de vista morfológico se aprecia un neto reforzamiento de las escámulas situadas en las zonas periféricas y con pared más engrosada de las colonias (Lám. I, fig. 2). En estas regiones la distancia entre escámulas consecutivas suele, también, ser mayor. En sección transversal se ha observado la coexistencia de escámulas con extremo ancho y romo junto a escámulas con terminación bifida. Su longitud oscila entre 0,15 y 0,37 mm (Tabla 1).

El número de tábulas varía también a nivel intra- e intercolonial (Tabla 1). Las zonas con mayor abundancia de éstas suelen coincidir con regiones de escaso desarrollo del aparato septal y en ellas se observa una cierta tendencia, por parte de las tábulas, a insertarse en los mismos niveles horizontales (Fig. 3C derecha). Muchas de ellas se encuentran relacionadas con el aparato septal (Fig. 3E); las que no lo están, suelen ser regulares, a menudo ligeramente cóncavas y de disposición horizontal o ligeramente inclinada (Fig. 3C, derecha).

Discusión: La especie *Caliapora chaetetooides* fue creada por Lecompte (1939) para un ejemplar único procedente de la Caliza de Couvin (Eifeliense inferior, parte superior de la Biozona Partitus y toda la Biozona Costatus) de la región de Couvin. Uno de nosotros (F.T.) ha recolectado en estos mismos niveles una abundante población topotípica (Fig. 3B) cuyo estudio permite discernir mejor la variabilidad de los parámetros: El diámetro mayor de las coralitas está comprendido entre 0,5 y 0,9 mm; el espesor de la pared varía entre 0,05 y 0,10 mm; los poros, bastante escasos, tienen un diámetro

del orden de 0,15 mm y las escámulas, habitualmente tenues, presentan un desarrollo muy variable.

También hemos atribuido a esta especie una segunda población (Fig. 3A), más joven, procedente de la base de la Formación Trois Fontaines (Givetiense inferior, parte superior de la Biozona Ensensis). Entre sus rasgos destaca la presencia de coralitas ligeramente más grandes, paredes un poco más espesas (0,15 mm como máximo), poros algo mayores (0,15 a 0,20 mm) y escámulas sensiblemente más fuertes. Además, las colonias de este nivel muestran una variación de los caracteres desde la zona axial hasta la periferia consistente en un marcado reforzamiento de las estructuras esqueléticas.

Las diferencias cuantitativas y cualitativas expuestas no justifican, en nuestra opinión, una distinción específica entre ambas poblaciones, que deben ser integradas dentro de una especie única y de marcada variabilidad morfológica.

Los ejemplares cantábricos descritos en este trabajo se integran bastante bien dentro de la variabilidad observada. La principal diferencia radica en el diámetro ligeramente menor de las coralitas y de los poros, lo que acerca las colonias estudiadas a *Caliapora (Mariusulites) graciosa* Yanet, 1959 del Eifeliense de los Urales (diámetro de las coralitas entre 0,5 y 0,75 mm; diámetro de los poros 0,15 mm). Esta especie, junto a *C. (M.) marina* Koksharskaya, 1967 del Devónico inferior de Siberia y *C. (M.) elegans* Yanet in Sokolov (1952) y *C. (M.) uralica* Yanet, 1959, ambas del Eifeliense de los Urales, muestran, entre otras, rasgos muy próximos a *C. (M.) chaetetooides* y tan sólo un estudio conjunto de las diferentes formas permitirá juzgar si las distinciones

Lámina II

Caliapora (Luciaella) daedala nov. sp.

1 y 2. Ejemplar DPO 15127 (x9). Secciones longitudinales mostrando escámulas abundantes y muy fuertes que tienden a disponerse de forma alternante a ambos lados de una misma pared.

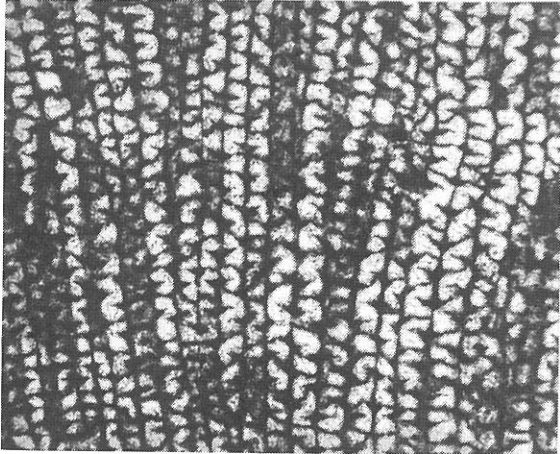
3. Ejemplar DPO 15130 (x11). Detalle de una sección longitudinal en la periferia de una colonia, mostrando las escámulas fuertes y alternantes a ambos lados de

una pared, así como la escasez de poros y tábulas.

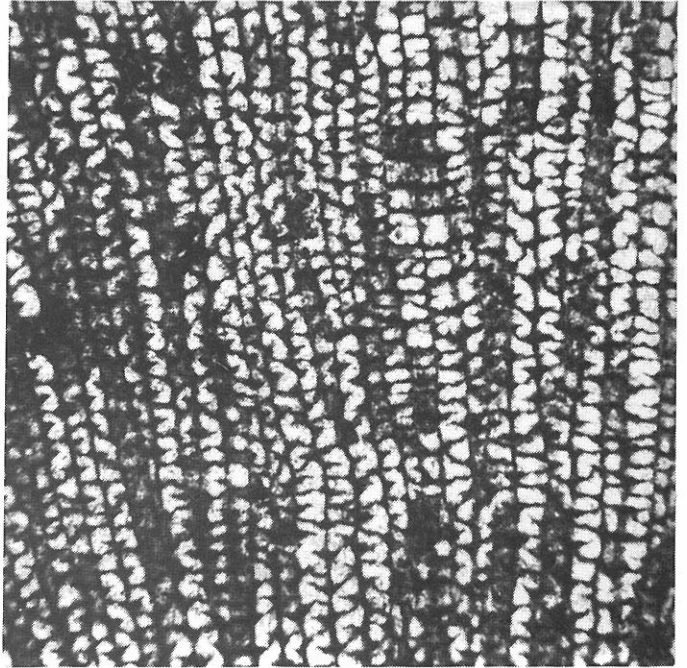
4. Ejemplar DPO 15130 (x13,5). Detalle de una sección transversal de la misma colonia que la figura anterior. Observar el perfil irregularmente poligonal de las coralitas, algunas de las cuales muestran un neto estiramiento.

5. Ejemplar DPO 15127 (x22). Detalle de la sección transversal de una colonia con coralitas bastante poligonales (arriba) o mucho más irregulares (abajo).

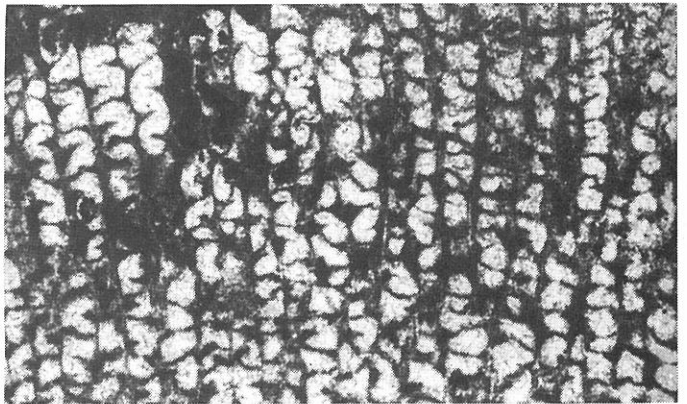
Lámina II



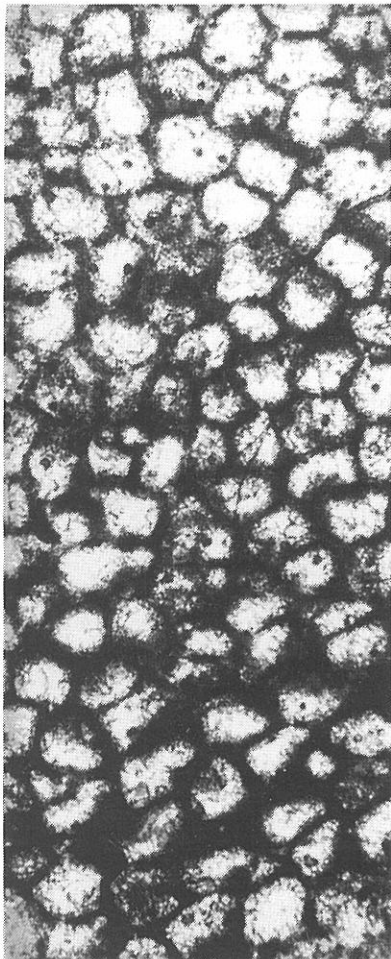
1



2

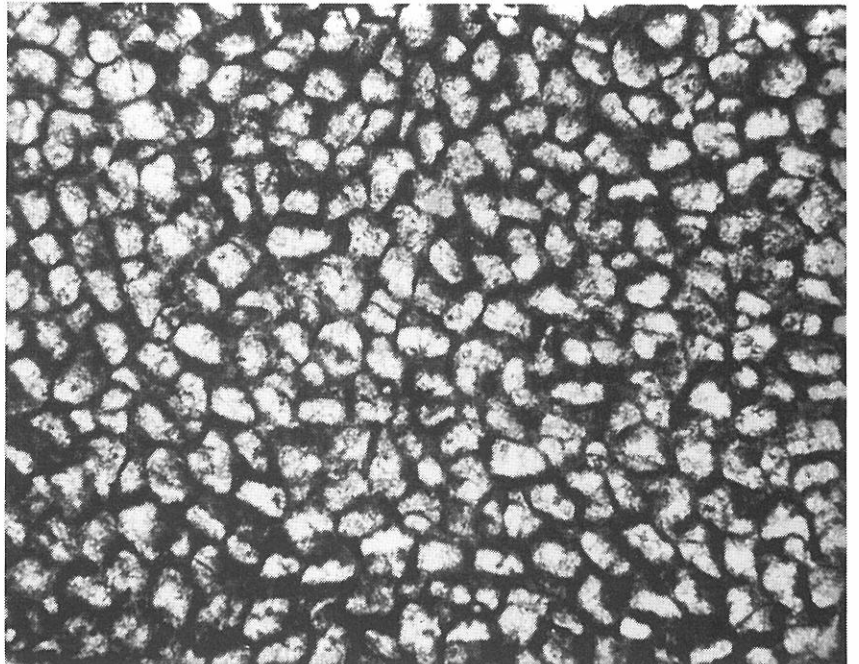


3



4

5



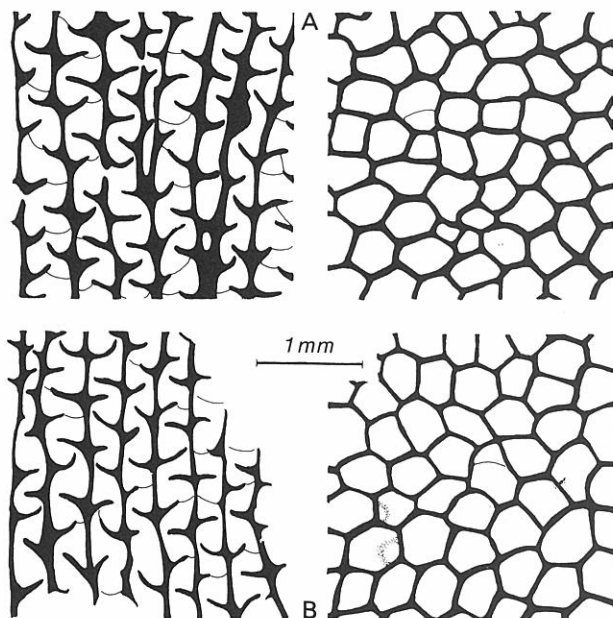


Figura 4. Secciones transversales (a la izquierda) y longitudinales (a la derecha) de *Caliapora (Luciaella) daedala* nov. sp. A – Ejemplar DPO 15127, procedente de El Millar (prov. de León), parte superior de la Formación Santa Lucía. B – Ejemplar DPO 15128, misma procedencia que A.

específicas deben ser mantenidas. En ausencia de este estudio y por el momento, preferimos aproximar las colonias estudiadas a la especie belga.

Distribución geográfica y estratigráfica: Vertiente sur de la Cordillera Cantábrica (NW de España). Formación Santa Lucía (Emsiense superior - Eifeliense inferior).

Subgénero *Caliapora (Luciaella)* nov. subgen.

Especie tipo: *Caliapora (Luciaella) daedala* nov. sp.

Derivatio nominis: De la Formación Santa Lucía, donde han sido hallados los ejemplares atribuidos a este subgénero.

Diagnosis: *Caliapora* con los lúmenes poligonales irregulares, paredes desde delgadas a débilmente engrosadas, poros y tábulas escasos, escámulas habitualmente alternantes a ambos lados de una misma pared.

Discusión: Por el predominio de las escámulas, el subgénero propuesto se aproxima a *Caliaporella* Zhang, 1981 pero este último taxón no presenta la típica disposición alternante de las escámulas y sus tábulas, aunque de morfología irregular, son muy abundantes.

Caliapora (Luciaella) daedala nov. sp.

Figs. 2C, 4, Lám. II, figs. 1-5

Derivatio nominis: En alusión al complicado aspecto de las paredes en sección longitudinal, que recuerda el mítico laberinto creado por Dédalo.

Diagnosis: Especie de *Caliapora (Luciaella)* con corallitas de diámetro mayor entre 0,40 y 0,60 mm. Pared delgada de espesor comprendido entre 0,025 y 0,075 mm. Poros escasos de diámetro variable entre 0,05 y 0,1 mm. Escámulas muy abundantes, habitualmente largas y rectas. Tábulas muy escasas y relacionadas con el aparato septal.

Material y yacimientos: Holotipo, DPO 15127 (Fig. 4A, Lám. II, figs. 1, 2 y 5). Cuatro paratipos, dos de ellos procedentes de la localidad tipo, DPO 15126 y DPO 15128 (Fig. 4B) y otros dos procedentes de la localidad de Argovejo, DPO 15129 y DPO 15130 (Fig. 2C, Lám. II, figs. 3, 4). Todos ellos se encuentran depositados en el Área de Paleontología de la Universidad de Oviedo.

Localidad y estrato típicos: El Millar (provincia de León, ver coordenadas en el apartado de localización. Geográficamente la sección tipo está situada en la margen oriental de la carretera nacional de León a Oviedo, a unos 900 m del cruce que conduce a las poblaciones de Huergas y Llombera). Formación Santa Lucía, crestón masivo situado en la parte más alta de la serie (nivel 8 de la Fig. 8, columna 2 correspondiente a El Millar de Méndez-Bedia *et. al. (in litt.)*).

Descripción: Colonias de morfología subhemisférica a cilíndrica, en ocasiones tabulares, de tamaño medio, generalmente entre 4 y 9 cm.

En sección longitudinal el desarrollo de las corallitas es preferentemente rectilíneo y las variaciones en su diámetro apenas son perceptibles (Lám. II, figs. 1, 2). La gemación, muy poco frecuente excepto en la base misma de la colonia, es de tipo brote lateral.

Las corallitas muestran, en sección transversal, contornos poligonales muy irregulares y localmente estirados en direcciones diversas (Lám. II, figs. 4, 5); las secciones tangenciales dan lugar a contornos aún más irregulares –ovalados o semilunares– (Lám. II, fig. 4, parte inferior derecha). La media del diámetro mayor de las corallitas oscila, para los distintos ejemplares, entre 0,48 y 0,52 mm aunque esta medida varía entre 0,40 y 0,62 mm (Tabla 2).

El espesor de la pared varía entre 0,025 y 0,075 mm (Tabla 2). La presencia de escámulas con base ensanchada produce la impresión de un mayor desarrollo de la pared en las zonas de inserción de estos elementos. El grosor medio es muy variable, situándose entre 0,39 y 0,51 mm para los ejemplares procedentes de El Millar y en torno a los 0,06 mm para los recolectados en Argovejo.

Desde el punto de vista estructural la pared se presenta bajo dos aspectos. En unos casos es clara, sin estructura visible y muestra dos finos márgenes oscuros; la lámina media es clara y también está franjeada por dos trazos más oscuros. En otras zonas la pared es oscura y muestra, de forma ocasional, trazas de estructura fibrosa; la lámina media aparece muy raramente y se desarrolla como un trazo único de tonos oscuros.

Los poros son poco frecuentes y parecen disponerse en una hilera más o menos centrada en las caras de las corallitas (Fig. 4A). Su contorno es redondeado u ovalado. Las escasas medidas fiables que han podido realizarse indican diámetros entre 0,05 y 0,10 mm, siendo frecuentes tamaños próximos a los 0,075 mm (Tabla 2).

El aparato septal, muy desarrollado, está constituido exclusivamente por escámulas. Estas suelen ser rectas y dé

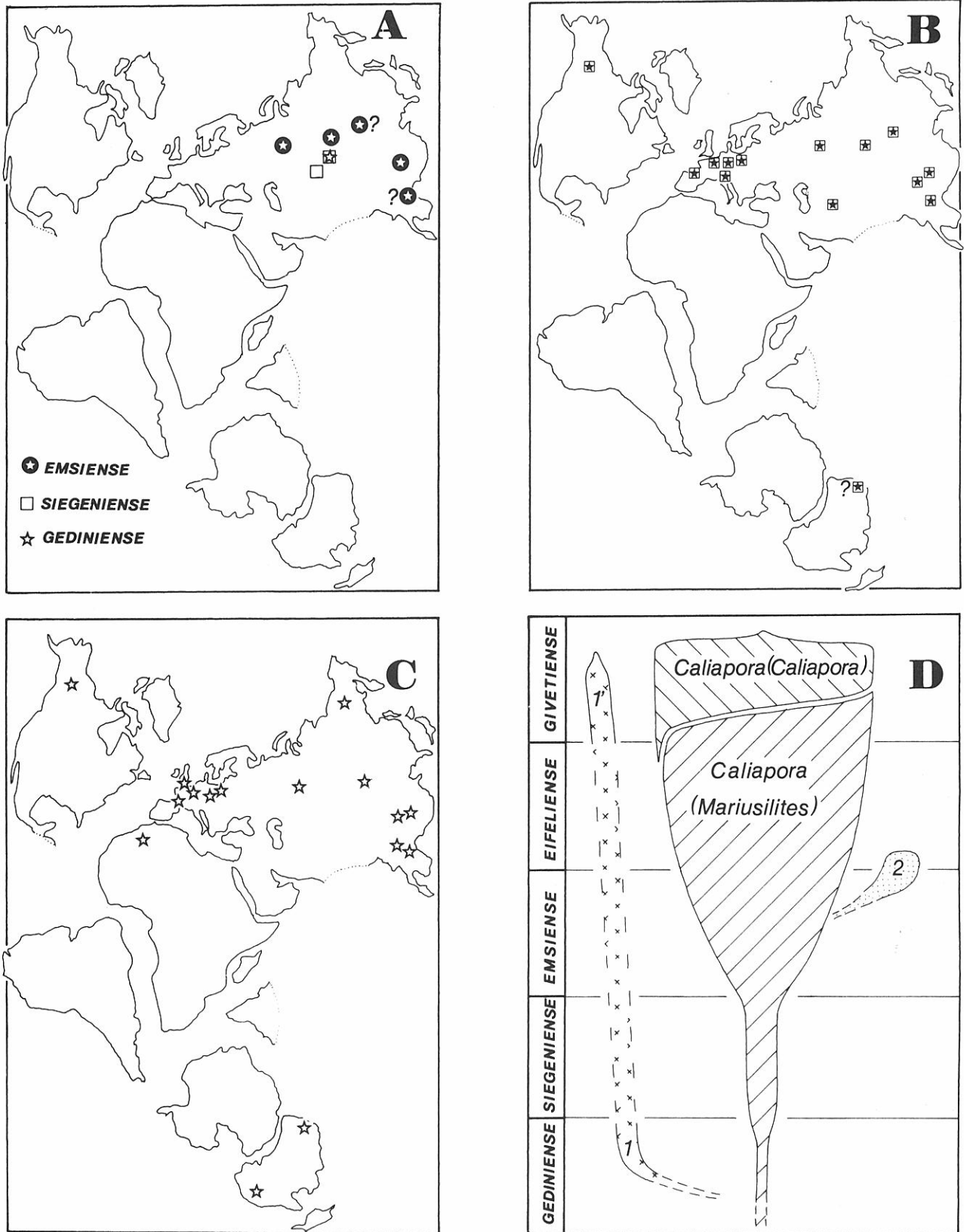


Figura 5. A-C, Mapas indicativos de la distribución paleogeográfica de los Caliaporidae (base geográfica según Boucot, 1988). A- Devónico Inferior, expansión por Asia a partir de Altai y las Montañas de Tarbagatai. B- Techo del Emsiense y Eifeliense, extensa distribución euroasiática con apariciones en Canadá y, tal vez, en Australia. C- Givetiense, extensión máxima del género. D- Distribución estratigráfica del género *Caliapora*. El tronco primitivo, representado por *Caliapora* (*Mariusilites*), es progresivamente reemplazado por *Caliapora* (*Caliapora*) a partir del Givetiense. El número (2) indica *Caliapora* (*Luciaella*) del Emsiense superior/Eifeliense inferior de la Península Ibérica; otra línea de *Caliapora*, en nuestra opinión representativa de un nuevo subgénero, se extendió desde el Gedinense de Asia septentrional –con la especie *C. macroporosa* (1)– hasta el Givetiense de China meridional –con la especie *C. gigantea* (1')–.

EJEMPLAR	Rango D (20)	Media D (20)	Rango G (20)	Media G (20)	Rango P	Rango E (10)
15126	0,3 - 0,55*	0,4**	0,025 - 0,075	0,051	0,05 - 0,1 (2)	0,17 - 0,3
15127	0,42 - 0,57	0,49	0,025 - 0,075	0,049	0,075 - 0,1 (5)	0,17 - 0,25
15128	0,4 - 0,62	0,52	0,025 - 0,05	0,039	0,075 - 0,1 (2)	0,17 - 0,35
15129	0,4 - 0,6	0,48	0,05 - 0,075	0,06	0,075 - 0,1 (4)	0,17 - 0,35
15130	0,42 - 0,6	0,52	0,025 - 0,075	0,06		0,15 - 0,35

Tabla 2. Tabla de medidas de *Caliapora (Luciaella) daedala*. Abreviaturas y símbolos: ver Tabla 1.

desarrollo horizontal o ligeramente dirigidas hacia arriba (Fig. 4B, izquierda). Desde el punto de vista morfológico son habitualmente muy largas (muchas de ellas sobrepasan los 2/3 del lumen, Tabla 2) (Fig. 2C derecha y secciones longitudinales de la Fig. 4; Lám. II, figs. 1-3); tienen bases cortas y de anchura variable y extremos afilados o romos. En general se trata de escámulas fuertes pero no gruesas.

En el interior de cada coralita las escámulas se distribuyen, con sólo unas esporádicas excepciones, de forma alternante. En coralitas adyacentes la disposición puede ser opuesta (base contra base) pero muy frecuentemente, y durante tramos más o menos largos del desarrollo de las coralitas, la ordenación se torna alternante. Esto se consigue al experimentar las escámulas situadas en lúmenes adyacentes un pequeño desfase que confiere a las paredes un aspecto zigzagueante (Fig. 2C, sección longitudinal, mitad derecha).

En general, las tábulas son muy escasas y su número mantiene una relación inversa con la abundancia de escámulas. Así, las tábulas pueden llegar a faltar por completo en los tramos donde las escámulas son largas y abundantes; por el contrario, su desarrollo se acentúa en los escasos tramos donde disminuye el número de elementos septales. La mayor parte de las tábulas observadas está relacionada con los elementos septales, en los que se apoyan o a los que intersectan muy frecuentemente (secciones longitudinales de Fig. 2C y Fig. 4).

El peculiar desarrollo septal, junto con la relación existente entre éste y las tábulas, ocasiona que las sucesivas placas basales de las coralitas estén representadas, principalmente, por intersecciones entre una tábula incompleta y una escámula o, en menor medida, por una única tábula, una única escámula o la fusión de dos escámulas.

Discusión: Esta especie se diferencia de todas aquellas que han sido anteriormente atribuidas a *Caliapora* por la disposición alternante de las escámulas a ambos lados de una misma pared. Aunque esta particular disposición de las escámulas puede encontrarse localmente en varios ejemplares de *Caliapora (Mariusilites)*, en ellos nunca constituye la disposición dominante.

Los parámetros de esta especie están muy próximos a los de *Caliapora (Mariusilites) cf. chaetoides*, una forma con la que aparece asociada en dos yacimientos. Ambas formas se diferencian en el diámetro ligeramente menor de las coralitas y los poros presentes en *C. (M.) daedala*. Esta forma muestra, además, coralitas con contorno en sección transversal mucho más irregular, así como un número menor de poros y tábulas.

Distribución geográfica y estratigráfica: Hasta el momento, la especie ha sido hallada en las localidades

de El Millar y Argovejo, vertiente sur de la Cordillera Cantábrica (NW de España), en materiales de edad Emsiense superior-Eifeliense inferior.

DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA Y GEOGRÁFICA DEL GÉNERO *Caliapora*

La especie más antigua atribuida a *Caliapora* es, por el momento, *Caliapora (Mariusilites) sibirica* Mironova, 1974, del Gedinense de las Montañas de Altai; esta especie es seguida, en la misma región, por *Caliapora (Mariusilites) altaica* Mironova, 1974, de edad Siegeniense. Aproximadamente contemporánea de esta última es *Caliapora (Mariusilites) prisca* Scharkova, 1966 de las Montañas de Tarbagatai, que pertenece claramente al grupo de especies próximas a *Caliapora (Mariusilites) chaetoides* Lecompte, 1939.

A partir de este núcleo ubicado en Asia central, el género se expandió muy rápidamente durante el Emsiense, momento en el que se le encuentra en China meridional (Zhang, 1981), en el Kuznetsk (Dubatolov, 1959), en los Urales (Yanet, 1959) y, con dudas, en el norte de Vietnam (Tong-Dzuy, 1967) y en Mongolia (Sharkova 1981) (Fig. 5A).

Otra línea, que constituye sin dudas un nuevo subgénero de *Caliapora*, se manifiesta, a partir del Gedinense, por la especie *Caliapora macroporosa* Dubatolov, 1964 que procede de la cuenca de Kolyma. Sus caracteres básicos son el importantísimo desarrollo de las tábulas, que a menudo se sitúan a un mismo nivel en coralitas vecinas, y la presencia de poros de gran tamaño y muy cercanos entre sí. Varias colonias de morfología similar han sido encontradas en el Lochkoviense superior de Menorca (recolectadas por Bourrouilh y estudiadas por Lafuste). Así mismo, ciertas especies del Devónico Medio de China –*Caliapora gigantea* Yeh y Chow, 1975– pertenecen probablemente a este subgénero (Fig. 5D).

Desde el techo del Emsiense y durante el Eifeliense, *Caliapora (Mariusilites)* estuvo ampliamente expandida en Europa (Alpes Cárnicos, Polonia, Moravia, Alemania, Bélgica, Península Ibérica), en Asia (Kuznetsk, Urales, Afganistán, Mongolia, China meridional, norte de Vietnam) y probablemente también en Australia (Philip, 1960) y en Canadá (Pedder, 1980) (Fig. 5B).

Por último, el género alcanza su máxima extensión en el Givetiense, cuando *Caliapora (Mariusilites)* cede progresivamente su lugar a *Caliapora (Caliapora)*, la forma característica del Givetiense medio. Aparte de la mayoría de las regiones anteriormente citadas, en estos

momentos se conocen representantes del género en Omolon (Dubatolov, 1972), en el Sur de Inglaterra y en Marruecos (Termier y Termier, 1950) donde se encuentra sólo esporádicamente (Fig. 5C).

Caliapora no alcanza la cima del Givetense, a excepción de *Caliapora ochozensis* Hladil, 1981, del Frasnense de Moravia, cuya atribución genérica es dudosa debido a la insuficiencia de material. En Bélgica, los últimos representantes de *Caliapora* desaparecen al mismo tiempo que «Stringocephalus», en la base del Miembro medio de la Formación de Fromelennes (Biozona Varcus media o superior) y lo mismo parece ocurrir en la mayoría de las regiones. En resumen *Caliapora* es un género del Devónico Inferior y Medio con una distribución esencialmente euroasiática.

PALEOECOLOGÍA

Los datos bibliográficos indican que, en su momento de óptimo desarrollo, el Devónico Medio, *Caliapora* estuvo restringido a ambientes agitados, bien oxigenados y poco turbios. En estos ambientes se le encuentra frecuentemente asociado a una fauna rica y diversa de estromatopóridos, rugosos y tabulados (alveolítidos, heliolítidos, formas ramosas...) que constituyen lo que Scrutton y Goodger (1987) denominaron «asociación *Caliapora*-Heliolites».

El estudio paleoecológico de los ambientes en que fueron recolectados los representantes cantábricos del género apoya los datos anteriores. Todos ellos proceden de calizas de tipo «framestone» construidas básicamente por estromatopóridos y favosítidos de morfologías hemisféricas. Localmente, y en pequeñas proporciones, aparecen también heliolítidos y tamnopóridos. En conjunto, estos niveles han sido interpretados por Méndez-Bedia *et al.* (*in litt.*) como propios de ambientes de plataforma, con aguas agitadas y bien oxigenadas.

CONCLUSIONES

En este trabajo se da a conocer la presencia del género *Caliapora* en el Devónico de la Cordillera Cantábrica. El estudio de las colonias recolectadas en esta región, junto con el de un abundante material procedente de Bélgica ha permitido establecer tres subgéneros. Dos de ellos, *Caliapora* (*Mariusilites*) y *Caliapora* (*Caliapora*) constituyen los extremos de una línea evolutiva marcada por el aumento en el tamaño de las coralitas, el engrosamiento de la pared y la acentuación en el desarrollo de las escámulas. Dentro de esta línea, que se desarrolla desde el Eifeliense inferior hasta el Givetense superior, se integra una de las especies aquí descrita, *Caliapora* (*Mariusilites*) cf. *chaetetoides*.

El último subgénero *Caliapora* (*Luciaella*) es nuevo, y a él pertenece la segunda especie hallada en la Cordillera Cantábrica, *Caliapora* (*Luciaella*) *daedala* n. sp. Este subgénero se diferencia de los anteriores por la abundancia relativa de escámulas, que además tienden a

disponerse de forma alternante a ambos lados de una misma pared, y por la escasez de poros y tábulas. Estas formas constituirían parte de una línea evolutiva diferente de la anterior.

Por último, la integración en la bibliografía existente sobre el género *Caliapora*, de los datos obtenidos en este estudio, ha permitido realizar varias consideraciones generales de tipo geográfico, estratigráfico y ecológico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quisiéramos expresar nuestro agradecimiento a los Drs. K. Goodger de Gran Bretaña, Ch. Iven de Alemania y B. Mistiaen de la Universidad de Lille, que no dudaron en proporcionarnos valiosos datos de su monografía sobre *Caliapora* sin los cuales este trabajo hubiera permanecido incompleto; y a los Drs. F. Soto e I. Méndez-Bedia, de la Universidad de Oviedo, que colaboraron en la recolección de las muestras. Estamos igualmente agradecidos a J. Vázquez Varela, autor de las fotografías y a Gabriel Fernández que delineó la Figura 1.

BIBLIOGRAFÍA

- Birenheide, R. 1985. Chaetetida und tabulate Korallen des Devon. *Leitfossilien, begründet von G. Gürich, 2. Auflage* 3, 1-259.
- Boucot, A. J. 1988. Devonian biogeography: an update. In: *Devonian of the World. Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System, Calgary*. (Eds. N. J. McMillan, A. F. Embry y D. J. Glass), Volumen III: Paleontology, Paleoecology and Biostratigraphy, 211-227.
- Byra, H. 1983. Revision der von Cl. Schlüter (1880-1889) beschriebenen Chaetetida und Tabulata aus dem Rheinischen Devon. *Courier. Forschung-Institut Senckenberg*, 59, 1-81.
- Comte, P. 1936. Le Dévonien Inférieur du León. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris*, 202, 771-773.
- Chekhovich, V. D. 1971. «Novedades en Alveolitina (observaciones sobre sistemática), In: Tabulados y Heliolítidos del Paleozoico de la U.R.S.S.» (en ruso) (Ed. V. N. Dubatolov). *Akademia Nauk. SSSR, Sibirskoe Otdelenie, Tr. II Vsesoyuznogo Simpoziuma po Izucheniyu Iskopaemykh Korallov SSSR.*, 155-165.
- Dana, J. D. 1846. *Structure and classification of zoophytes: U. S. Exploring Expedition during the years 1838-1942 under the command of Charles Wilkes, U.S.N.*, 1-740. Lea & Blanchard (Filadelfia).
- Dubatolov, V. N. 1959. «Tabulados, Heliolítidos y Chaetetidos del Silúrico y Devónico de la cuenca del Kuznetsk» (en ruso). *Trudy Vsesoyuznogo Neftianogo Nauchno-Issledovatel'skogo Geologorazvedotchnogo Instituta*, 139, 1-293.
- Dubatolov, V. N. 1972. «Tabulados y biostratigrafía del Devónico Medio y Superior de Siberia» (en ruso). *Akademia Nauka SSSR, Sibirskoe Otdelenie, Institut Geologii i Geofizi*, 134, 1-184.

- Dubatolov, V. N. & Spassky, N. Ya. 1964. «Algunos nuevos corales del Devónico de la Unión Soviética. In: *Distribución estratigráfica y geográfica de los corales devónicos de la U.R.S.S.*» (en ruso) (Eds. V. N. Dubatolov & N. Ya. Spassky) Akademia Nauka SSSR, Sibirskoe Otdelenie, Institut Geologii i Geofizi, 112-140.
- Duncan, P. M. 1872. Third report on the British fossil corals. *Report of the 41st Meeting of the British Association for the Advance of Science*, Edimburgo (1871), 116-137. John Murray Ed., London.
- Hill, D. 1981. Rugosa and Tabulata In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F Coelenterata. Supplement 1.* (R. C. Moore, R. A. Robison, & C. Teichert) The University of Kansas Press & The Geological Society of America. Boulder & Lawrence 1-762.
- Hladil, J. 1981. The genus *Caliapora* Schlüter (Tabulate Corals) from the Devonian of the Moravia. *Vestník Ustředního Ústavu Geologického*, **56** (3), 157-168.
- Kokscharskaya, K. B. 1967. «Nuevas especies de tabulados del Devónico Inferior de Sette-Daban» (en ruso). *Paleontologicheskii Zhurnal*, **3**, 9-17.
- Le Maître, D. 1956. Le genre *Staphylopora* n. gen. Caractères et gisements de *Staphylopora chaetetiformis* Le Maître. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, série D, **204**, 1654-1656.
- Lecompte, M. 1939. Les Tabulés du Dévonien moyen et supérieur du bord sud du Bassin de Dinant. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, **90**, 1-229.
- Méndez-Bedia, I., Soto, F. & Fernández-Martínez, E. (in litt.). Devonian reef types in the Cantabrian Mountains (NW Spain) and their faunal composition. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*.
- Milne-Edwards, H. & Haime, J. 1850. A monograph of the British fossil corals. First Part. Introduction; corals from the Tertiary and Cretaceous formations. *Monographies of the Palaeontographical Society London*, **3** (2) 7, 1-72.
- Milne-Edwards, H. et Haime, J. 1851. Monographie des polypiers fossiles des terrains paléozoïques. *Archives du Musée d'Histoire Naturelle de Paris*, **V**, 1-502.
- Mironova, N. V. 1969. «Nuevo género de Tabulado» (en ruso). *Sibirskii Nauchno-Issledovatel'skii Institut Geologii, Geofizi i Mineralnogo Siria*, **84**, 85-87.
- Mironova, N. V. 1974. «Tabulados del Devónico Inferior de las Montañas de Gornoy Altai y Salair» (en ruso). *Sibirskii Nauchno-Issledovatel'skii Institut Geologii, Geofizi i Mineralnogo Siria*, **163**, 1-166.
- Pedder, A. E. H. 1980. Devonian corals of late Eifelian age from Ogilvie Formation of Yukon Territory. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **17** (5), 594-616.
- Philip, G. M. 1960. The Middle Palaeozoic Squamulate Favositids of Victoria. *Palaeontology* **3**(2), 186-207.
- Scrutton, C. T. & Goodger, K. B. 1987. Sequence of coralline faunas and depositional environments in the Devonian carbonate succession of the Lemon Valley, near Newton Abbot, South Devon. *Proceedings of the Ussher Society*, **6**, 474-482.
- Scharkova, T. T. 1966. «Tabulados eodevónicos de las montañas de Tarbagatai» (en ruso). *Paleontologicheskii Zhurnal*, **2**, 19-26.
- Scharkova, T. T. 1981. «Tabulados silúricos y devónicos de Mongolia» (en ruso). *Akademia Nauka SSSR, Sovmestnaya Sovetsko-Mongolskaya Paleontologicheskaya Expeditsiya, Trudy*, vip. 14, 1-103.
- Schlüter, C. 1889. Anthozoen des Rheinischen Mittel-Devon. *Abhandlungen zur geologischen Spezialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten*, **8** (4), 261-465.
- Sokolov, B. S. 1952. «Tabulados paleozoicos de la parte europea de la U.R.S.S. Parte IV: Devónico de la plataforma rusa y del Ural occidental» (en ruso). *Trudy Vsesoyuznogo Neftianogo Nauchno-Issledovatel'skogo Geologorazvedotchnogo Instituta*, **62**, 1-292.
- 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 Vsesoyuznogo Neftianogo Nauchno-Issledovatel'skogo Geologorazvedotchnogo Instituta*, **85**, 1-527.
- Tchernychev, B. B. 1941. «Corales del Silúrico y Devónico Inferior de la cuenca de R. Tarei (suroeste de Taimir)» (en ruso). *Trudi Arkticheskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta, Tom. 158* (5), 9-64.
- Termier, H et Termier G. 1948. *Taouzia chouberti*, nov. gen. nov. sp. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Maroc*, **28**: 136-137.
- Termier, H et Termier, G. 1950. Paléontologie marocaine. II. Invertébrés de l'Ere primaire; fascicule 1; foraminifères, spongiaires et coelentérés. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **73**, 1-218.
- Termier, G. et Termier, H. 1980. Stromatopores, Trépostomes et Tabulatomorphes du Paléozoïque d'Afrique du Nord. Rapports avec les Ischyrosponges. *Annales de Paleontologie (Invertebrates)*, **66** (1), 1-20.
- Tong-Dzuy, T. 1967. Les coelentérés du Dévonien au Vietnam: I Les coraux tabulatomorphes du Dévonien au Nord-Vietnam. *Acta Scientifica Vietnamicarum. Section Geology-Geography*, **3**, 1-304.
- Wang, B. 1983. Tabulata p. 217-250, pl. 66-80 In: «Atlas Paleontológico del noroeste de China, volumen Xinjiang, parte 2, Palaeozoico Superior» (en ruso), 785 pp.
- Wedekind, R. 1937. *Einführung in die Grundlagen der historischen Geologie, II. Band. Mikrobiostratigraphie, Die Korallen- und Foraminiferenzeit.* 1-136. Stuttgart.
- Yanet, F. E. 1959. Tabulata. In: «Braquiópodos y corales de los depósitos de bauxita de las laderas orientales de Ural septentrional y central» (en ruso). (Ed. T. I. Baganova y A. N. Khodalevich). *Ministerstvo Geologii i ochranisedr SSSR, Oural'skoe geologicheskoe upravlenie Gosgeoltechizdat*, 86-133.
- Yen S. & Chow, X. 1975. «Tabulados, Heliolítidos y Chaetetidos del Devónico Medio inferior (Formación Longdongshui) de la provincia de Guizhou, área de Tonyen-Dushan» (en chino). *Professional Papers of Stratigraphy and Paleontology* **1**, 111-134. Geological Publishing House, Beijing.
- Zhang, Z. Q. 1981. «Estratigrafía del Devónico Inferior y Medio y fauna de corales tabulados de la parte occidental de Qinling Range meridional, China» (en chino). Scientific Edition House, Beijing, 1-208.