

ESTRUCTURA Y ONTOGENIA DEL GÉNERO *Discocyclusina* GÜMBEL, 1870 (MACROFORAMINÍFERO DEL EOCENO)

C. FERRÁNDEZ CAÑADELL, C. LÓPEZ CIVIT y J. SERRA-KIEL

Departament de Geologia Dinàmica, Geofísica i Paleontologia,
Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona. Zona Universitària de Pedralbes,
08071-Barcelona.

ABSTRACT

From the study of *D. archiaci archiaci* (Schlumberger, 1903) and *D. dispansa ganensis* Less, 1987, the structural model of *Discocyclusina* is given. The tridimensional arrangement of the lamellar construction is established, and allows the redefinition of the descriptive terminology (chamber, chamberlet, septum, septulum), adapting it to the conceptual terminology. The main structural features are characterized: the stolon systems interconnecting chambers and chamberlets: protoconchal stolon, deuterococonchal equatorial and lateral stolons and radial, annular, oblique and interlateral stolons; the primary apertures, equatorial and lateral; the construction of pillars and the specific character of ornamentation; and the ontogenetic patterns for both macrospheric and microspheric forms.

Keywords: Structure, Ontogeny, *Discocyclusina*, Foraminifera, Eocene.

RESUMEN

A partir del estudio de *D. archiaci archiaci* (Schlumberger, 1903) y *D. dispansa ganensis* Less, 1987, se presenta en este trabajo el modelo estructural del género *Discocyclusina*. Se establece la disposición lamelar tridimensional que configura la concha, lo que ha permitido redefinir la terminología descriptiva adecuándola a la conceptual en lo que se refiere a cámara, camarilla, anillo, septo y septo secundario. Se caracterizan los sistemas de estolones que conectan las cámaras y camarillas entre sí, estolón de la protoconcha, estolones equatoriales y laterales de la deuterococoncha, estolones radiales, anulares, oblicuos e interlaterales de las cámaras; los tipos de aberturas primarias, equatoriales y laterales, y su relación con el sistema de estolones; la construcción de los pilares y el carácter específico de la ornamentación, y las pautas ontogenéticas tanto de las formas macroesféricas como de las microséricas.

Palabras clave: Estructura, Ontogenia, *Discocyclusina*, Macroforaminífero, Eoceno.

INTRODUCCIÓN

A pesar de ser el género *Discocyclusina* Gümbel, 1870 muy abundante en el registro fósil del Eoceno, en el intervalo Ilerdiense-Priaboniense según Less (1987) y haber sido objeto de numerosos trabajos, su estructura interna es deficientemente conocida. La mayor parte de los estudios se han efectuado mediante el microscopio óptico, cuyo nivel de resolución es insuficiente para observar la estructura lamelar, debido a que normalmente los especímenes se encuentran recristalizados y rellenos de cemento o sedimento. El tipo de conservación, junto con la ausencia en los mares actuales de foraminíferos con una estructura similar a la de *Discocyclusina* ha dificultado la interpretación de los datos obtenidos por los estudios anteriores.

El objetivo de este trabajo ha sido completar los elementos estructurales que, o bien se desconocían, como el tipo de aberturas y cómo se genera la distribución específica de las pústulas, o bien se conocían insuficientemente, como el sistema de estolones que conectan desde el aparato embrionario con las cámaras y las camarillas entre sí y la disposición tridimensional de las láminas que se forman durante un estadio de creci-

miento, aclarando el concepto de cámara y camarilla en *Discocyclusina*.

El estudio se ha efectuado sobre especímenes de *D. archiaci archiaci* (Schlumberger, 1903) y *D. dispansa ganensis* Less, 1987, perfectamente conservados y vacíos, que han permitido el estudio de secciones equatoriales, axiales y oblicuas mediante microscopio electrónico de barrido. El material proviene del yacimiento de la "Tuilerie" de Gan (región del Gave de Pau, sur de Francia), datado por Kapellos y Schaub (1975) como perteneciente al Cuisiense inferior (biozonas de *Alveolina oblonga*, *Nummulites planulatus* y *Discoaster lodoensis*).

ESTRUCTURA

CÁMARAS Y CRECIMIENTO LAMELAR

Discocyclusina es un macroforaminífero bilamelar perforado de morfología discoidal, con crecimiento cíclico-anular. Ha sido caracterizado clásicamente por presentar dos tipos de cámaras: unas situadas en el plano ecuatorial, formadas por anillos concéntricos subdivididos en espacios subrectangulares (cámaras o camarillas

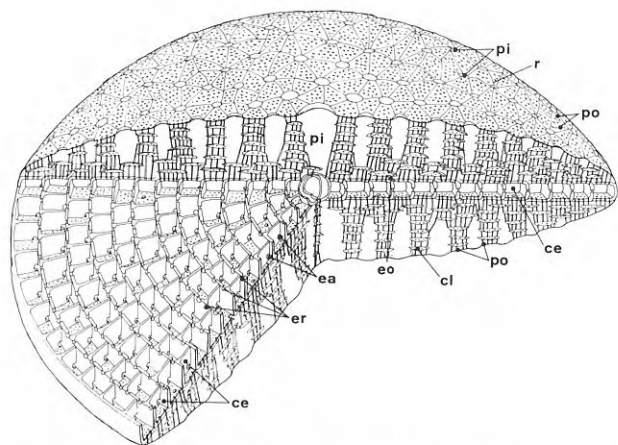


Figura 1. Bloque diagrama del modelo clásico de *Discocyclusina*. ce: cámaras o camarillas ecuatoriales; cl: cámaras laterales; ea: estolones anulares; eo: estolones oblicuos (verticales); er: estolones radiales; pi: pilares; po: poros; r: roseta.

ecuatoriales), y otras dispuestas a ambos lados de dicho plano, disminuyendo en número desde el centro de la concha hacia la periferia (cámaras laterales), generando una morfología lenticular más o menos pronunciada. Las diferentes cámaras y camarillas se comunican entre sí por medio de estolones, denominándose estolones anulares los que conectan las subdivisiones rectangulares de un mismo anillo, estolones radiales los que comunican los anillos entre sí y estolones verticales los que comunican las cámaras ecuatoriales con las laterales. En la superficie externa se distinguen los gránulos (extremos distales de los pilares) y las rosetas, formadas por las intersecciones de las cámaras laterales (Fig. 1).

Para Schlumberger (1901, 1903), Douvillé (1922), Hanzawa (1931, 1962), Rutten (1936), van der Weijden (1940), Glaessner (1945), Schweighauser (1953), Neumann (1954, 1958, 1972) y Cole (1948, 1964), una cámara es cada una de las subdivisiones que presentan los anillos; mientras que Brönnimann (1945, 1951), Sigal (1952), Smout (1954) y Rauser-Chernousova y Foursenko (1962) asignaron el término cámara al anillo, y se refieren a las subdivisiones como camarillas. Todos los autores citados denominaron cámaras laterales a las que según Smout (1954), Brönnimann (1951) y Neumann (1972) se formarían a ambos lados del plano ecuatorial a partir de la prolongación de la lámina externa que forma los anillos.

Así pues, el primer problema a plantearse al describir la morfoestructura de *Discocyclusina* es la utilización de los términos de cámara y camarilla, que se han utilizado indiscriminadamente. De este modo se denominan los estadios de crecimiento anular cíclico como cámaras ecuatoriales o anillos; las divisiones rectangulares de los anillos como cámaras o camarillas ecuatoriales, y los espacios generados por la lámina externa a ambos lados del plano ecuatorial como cámaras laterales.

Siguiendo la definición de Höttinger (1978), una cámara debe considerarse como "all parts of the shell formed during one growth step". En el caso de *Discocyclusina*, como se demostrará más adelante, una cámara está compuesta por una lámina externa que, en el plano ecuatorial, forma un anillo. Esa misma lámina, gracias a un desarrollo involuto y a la formación de suaves pliegues, da lugar a lo que se ha denominado cámaras laterales. A su vez, la lámina interna del mismo estadio ontogenético forma las subdivisiones rectangulares de los anillos. Por tanto, la utilización que se ha efectuado hasta ahora de los términos cámara y camarilla en *Discocyclusina* ha sido conceptualmente incorrecta.

La terminología que utilizaremos y justificaremos en este trabajo es la siguiente:

Cámara: Toda la estructura generada a partir de la lámina externa de un estadio de crecimiento determinado, esto es: el anillo (con sus subdivisiones internas rectangulares en el plano ecuatorial), más las cavidades formadas a ambos lados del plano ecuatorial por las ondulaciones de esta lámina.

Anillo: Cada uno de los círculos formados por una lámina externa en el plano ecuatorial con sus correspondientes subdivisiones rectangulares (camarillas ecuatoriales).

Camarilla ecuatorial: Cada una de las subdivisiones rectangulares de un anillo, formadas por lámina interna.

Camarilla lateral: Cada una de las cavidades formadas por las inflexiones de la lámina externa al recubrir la concha en las superficies laterales, a ambos lados del plano ecuatorial.

Septo: La pared anular que delimita cada uno de los anillos del plano ecuatorial.

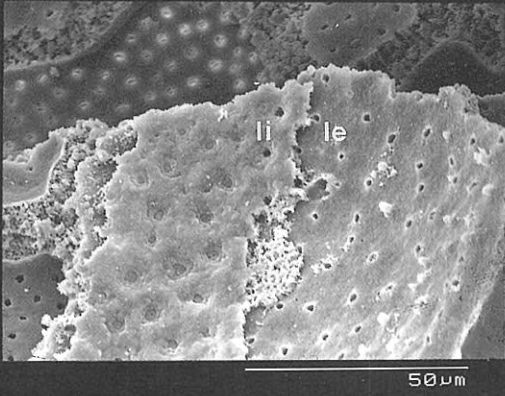
Septo secundario: Cada una de las paredes radiales de lámina interna que subdividen un anillo en camarillas ecuatoriales.

Para la descripción de los distintos elementos morfoestructurales seguiremos en lo posible las pautas ontogenéticas, a partir del aparato embrionario, de las formas macroesféricas, por ser éstas las que presentan una mayor complejidad.

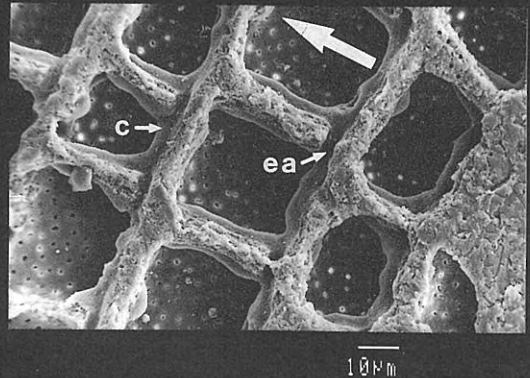
Lámina I

1-4, 6 *Discocyclusina archiaci archiaci* (Schlumberger, 1903), Gan. 1. Detalle de la pared de la deuteroconcha mostrando la disposición lamelar y los poros. 2. Sección ecuatorial de las camarillas ecuatoriales mostrando la cresta ecuatorial y la situación proximal de los estolones anulares. 3. Sección ecuatorial de las camarillas ecuatoriales. La disposición lamelar está reflejada en el dibujo inferior. Obsérvese cómo la lámina externa puede aparecer entre las láminas internas que forman los septos secundarios. 4. Sección subaxial de una camarilla ecuatorial periférica. La disposición lamelar está reflejada en el dibujo inferior. Obsérvese la inflexión de la lámina externa y el engrosamiento de la lámina interna al formar la cresta ecuatorial. 6. Sección axial de una camarilla lateral subdividida por lámina interna. Obsérvese el estolón interlateral.

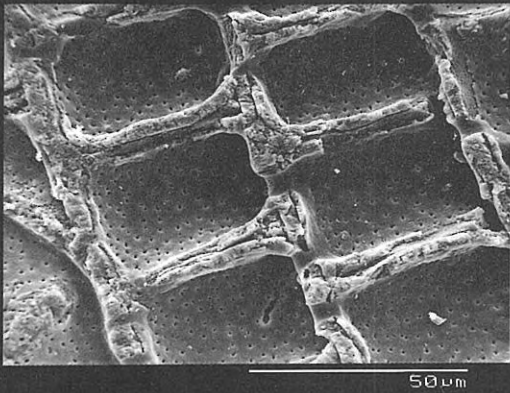
5 *Discocyclusina dispansa ganensis* Less, 1987, Gan. Sección axial de una camarilla lateral mostrando la lámina interna. c: cresta ecuatorial; ea: estolones anulares; ei: estolón interlateral; le: lámina externa; li: lámina interna. Las flechas indican el sentido del crecimiento.



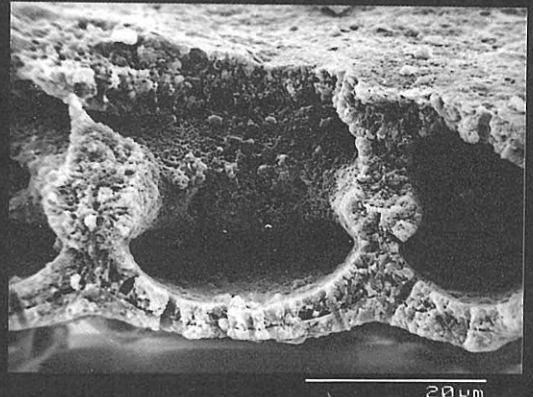
1



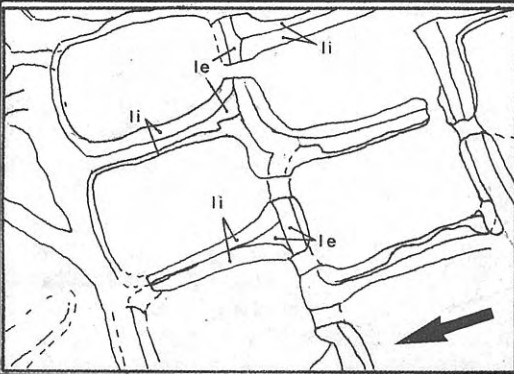
2



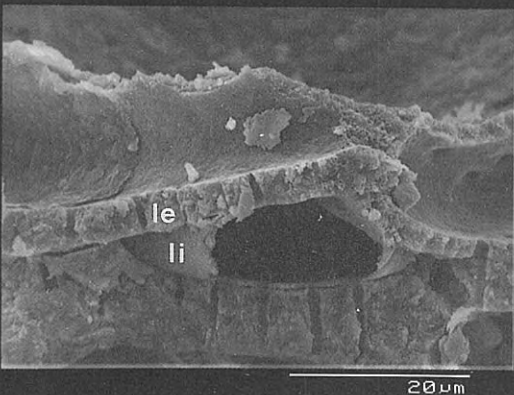
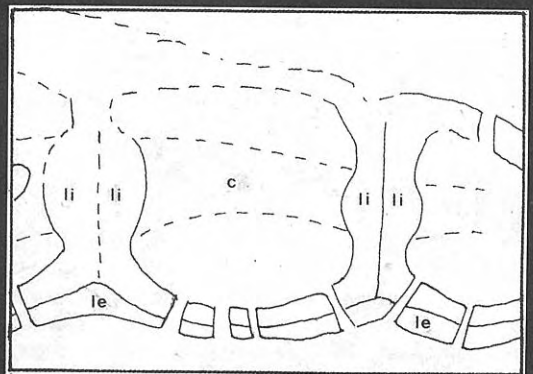
3



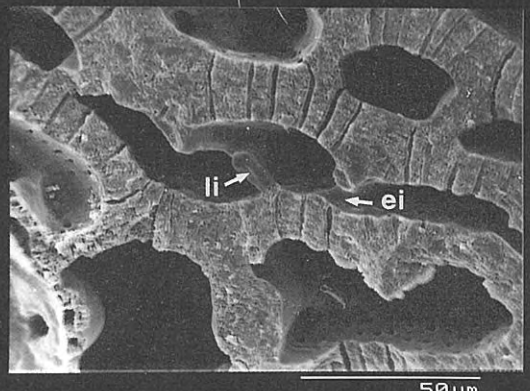
4



5



5



6

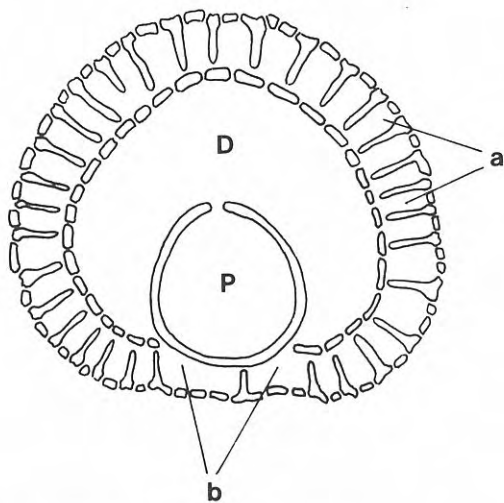


Figura 2. Esquema del aparato embrionario de una forma macroesférica, en sección ecuatorial, con los diferentes tipos de "cámaras auxiliares" del primer anillo. Simplificado de Schweighauser (1953). **P:** protoconcha; **D:** deuterconcha; **a:** cámaras auxiliares laterales; **b:** cámaras auxiliares principales.

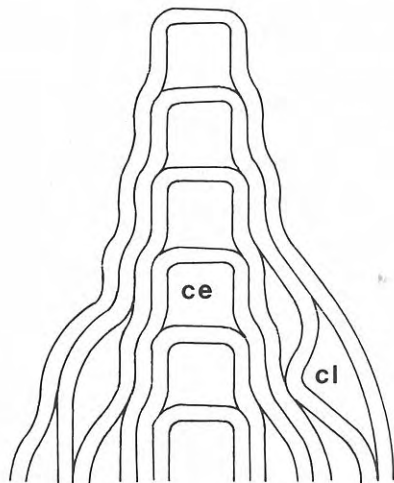


Figura 3. Esquema de una sección axial mostrando la formación de camarillas laterales a partir de la lámina externa que forma los anillos ecuatoriales. De Smout (1954). **ce:** camarilla ecuatorial; **cl:** camarilla lateral.

Aparato embrionario

El aparato embrionario de las formas macroesféricas está constituido por dos cámaras: la protoconcha, de morfología subesferoidal, y la deuterconcha, de mayor volumen y ligeramente aplanada sobre el plano ecuatorial, que engloba en grado variable a la protoconcha. Ambas cámaras presentan una pared bilamelar compuesta por una lámina externa y una lámina interna (Lám. I, fig. 1) y presentan poros excepto en la zona ecuatorial (Lám. II, figs. 1, 2; Lám. III, fig. 6).

Anillo y camarillas ecuatoriales

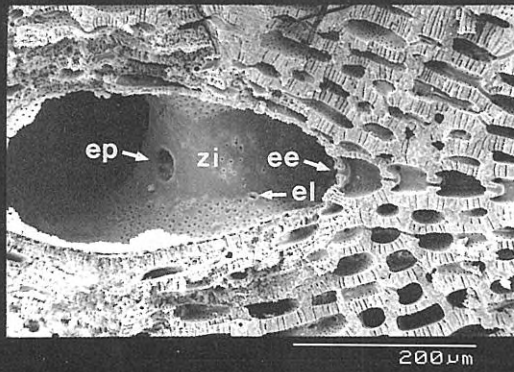
En las especies estudiadas, el primer anillo es incompleto, es decir, no engloba a todo el aparato embrionario. Este primer anillo ya está subdividido en camarillas ecuatoriales de morfología rectangular, excepto las dos camarillas, de morfología trapezoidal y de mayor tamaño, situadas en la zona de unión entre las dos cámaras embrionarias. Ello ha provocado que la mayoría de autores hayan caracterizado diferentes tipos de "cámaras auxiliares" según su morfología y situación respecto del aparato embrionario: auxiliares, adauxiliares, periauxiliares, interauxiliares, etc. (Fig. 2). Estos términos, utilizados a menudo en sentido descriptivo, "only for topographical reasons" (Sirotti, 1987), tienen ciertas implicaciones ontogenéticas que pueden llevar a confusión. En nuestras observaciones hemos podido determinar que la lámina externa que genera el primer anillo es continua y engloba a todas las camarillas en contacto con el embrión, de modo que pertenecen al mismo estadio de crecimiento. Las diferencias en tamaño y morfología de las "camaras auxiliares" son debidas al relieve de la unión entre las dos cámaras embrionarias, de morfología redondeada. Por tanto, siendo todas las camarillas del primer anillo ontogenéticamente equivalentes, debería evitarse la terminología de "cámaras auxiliares".

La lámina externa que forma los anillos se extiende a ambos lados del plano ecuatorial, sobre las láminas externas de los anillos precedentes (o sobre las cámaras embrionarias en el caso del primer anillo) formando las camarillas laterales, como ya expuso Smout (1954) para los foraminíferos orbitoidiformes (Fig. 3). En las pare-

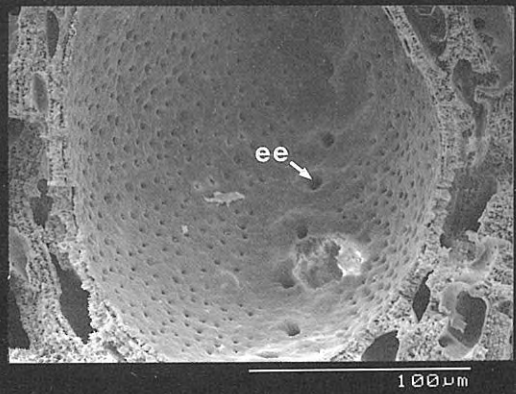
Lámina II

- 1-7 *Discocyclina archiaci archiaci* (Schlumberger, 1903), Gan. 1. Sección axial mostrando el estolón de la protoconcha en la zona imperforada, un estolón ecuatorial y otro lateral de la deuterconcha. 2. Sección axial de la deuterconcha mostrando los estolones ecuatoriales, situados en la zona imperforada. 3. Sección axial de las camarillas ecuatoriales mostrando la cresta ecuatorial atravesada por dos estolones radiales, un estolón anular y un estolón oblicuo conectando la camarilla ecuatorial con una camarilla lateral. 4. Detalle de la unión entre la protoconcha y la deuterconcha mostrando un estolón lateral de la deuterconcha. 5. Sección axial de las camarillas ecuatoriales mostrando los estolones radiales atravesando la cresta ecuatorial, los estolones anulares, situados a ambos lados de la cresta ecuatorial y un estolón oblicuo en posición proximal. 6. Sección subecuatorial de las camarillas ecuatoriales mostrando la situación de los estolones oblicuos. 7. Sección axial mostrando los distintos tipos de estolones: radiales, anulares, oblicuos, interlaterales verticales e interlaterales horizontales.
- 8 *Discocyclina dispansa ganensis* Less, 1987, Gan. Vista externa de la periferia de la concha mostrando las aberturas primarias ecuatoriales.

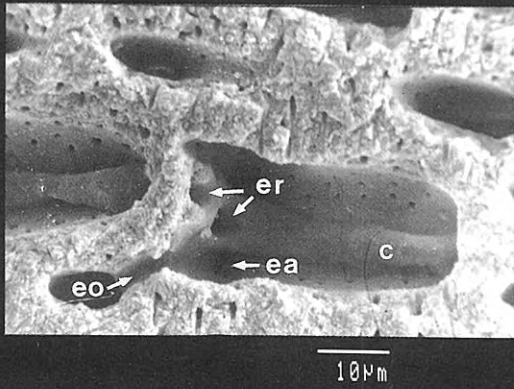
P: protoconcha; **D:** deuterconcha; **ep:** estolón de la protoconcha; **ee:** estolones ecuatoriales de la deuterconcha; **el:** estolones laterales de la deuterconcha; **ea:** estolones anulares; **er:** estolones radiales; **eo:** estolones oblicuos; **cl:** camarillas laterales; **ape:** aberturas primarias ecuatoriales; **c:** cresta ecuatorial; **zi:** zona imperforada.



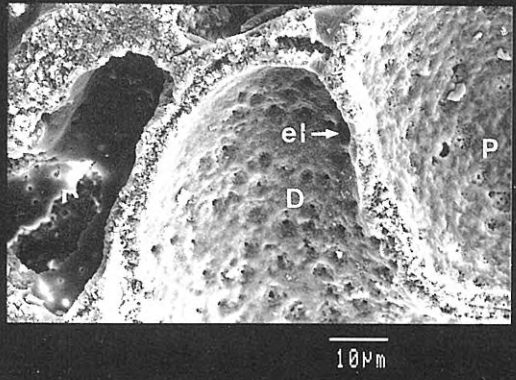
1



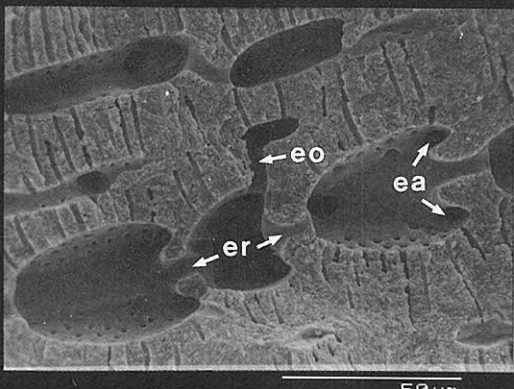
2



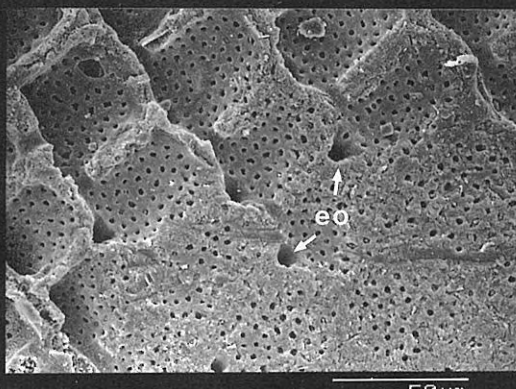
3



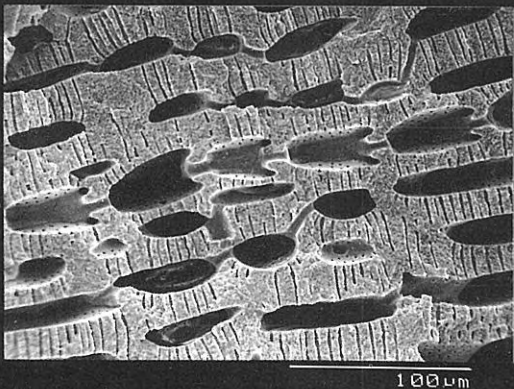
4



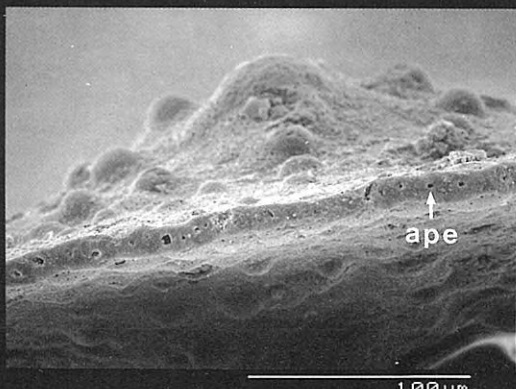
5



6



7



8

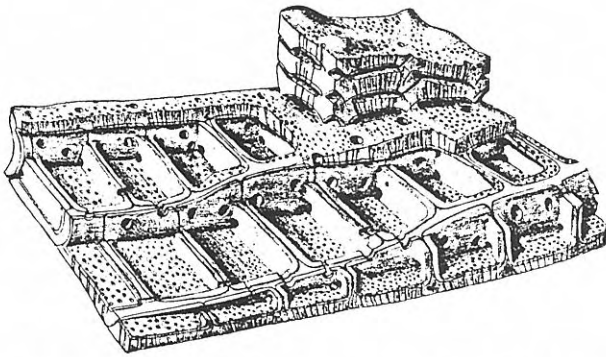


Figura 4. Modelo de Brönnimann (1951). Nótese la disposición lamelar de las camarillas ecuatoriales, semejante a la descrita en este trabajo.

des laterales de los anillos, la lámina externa forma suaves inflexiones en dirección radial donde se localizan los septos secundarios (Lám. I, fig. 4). Es debido a esta inflexión que la lámina externa puede aparecer, en secciones subecuatoriales, entre las dos láminas internas que forman el septo secundario (Lám. I, fig. 3), como reflejó Brönnimann (1951) en su esquema tridimensional (Fig. 4), pero sin dar una explicación en su descripción de la estructura.

La lámina interna recubre interiormente cada anillo, formando los septos secundarios que dividen el anillo en camarillas ecuatoriales. El aspecto general es el de cajitas rectangulares redondeadas, dispuestas una al lado de otra, formadas cada una por una lámina interna independiente, originándose los septos secundarios por el contacto de dos láminas internas adyacentes (Lám. I, figs. 2, 3). En el plano medio de cada camarilla ecuatorial, la lámina interna presenta un engrosamiento que da la vuelta a toda la camarilla, subdividiéndola parcialmente en dos mitades simétricas (Lám. I, figs. 2, 4; Lám. II, fig. 3). Este engrosamiento, que había sido citado por Neumann (1972) lo hemos denominado **cresta ecuatorial** (Fig. 5).

Las camarillas ecuatoriales presentan poros sólo en las paredes laterales, los septos y septos secundarios son imperforados (Lám. II, figs. 3, 5).

En microscopía óptica, los contactos entre las distintas láminas, tanto de los septos como de los septos

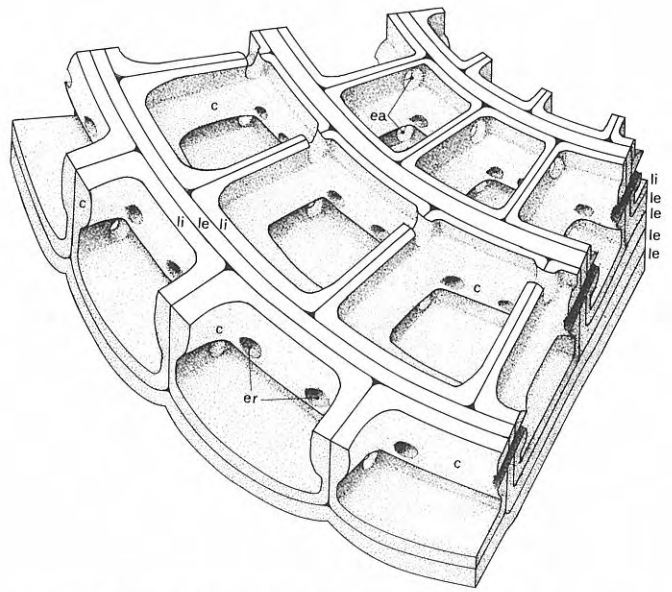


Figura 5. Sección ligeramente oblicua de los anillos y camarillas ecuatoriales indicando la disposición lamelar y la distribución de los estolones (no se han representado los poros). **c:** cresta ecuatorial; **ea:** estolones anulares; **er:** estolones radiales; **le:** lámina externa; **li:** lámina interna.

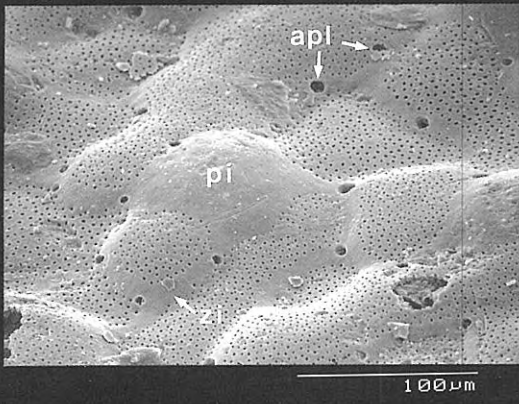
secundarios, aparecen como una línea oscura, que ha sido interpretada por Galloway (1928), Rutten (1936, 1941), Vaughan y Cole (1940), Glaessner (1945), Rauser-Chernousova y Foursenko (1962) y Cole (1964) como un sistema de canales. Esta interpretación fue discutida por Sigal (1952), Schweighauser (1953), Smout (1954), Brönnimann (1951), Neumann (1972). En su última clasificación sistemática, Loeblich y Tappan (1987) incluyeron la presencia de un sistema de canales en la caracterización de la Familia Discocyclinidae si bien especifican luego, en la descripción de *Discocyclina*, que este género no lo presenta. En nuestras observaciones hemos podido verificar que dicha línea oscura no constituye un sistema de canales sino que corresponde al contacto entre láminas distintas, lámina externa con lámina interna en el septo y entre láminas internas en los septos secundarios.

Lámina III

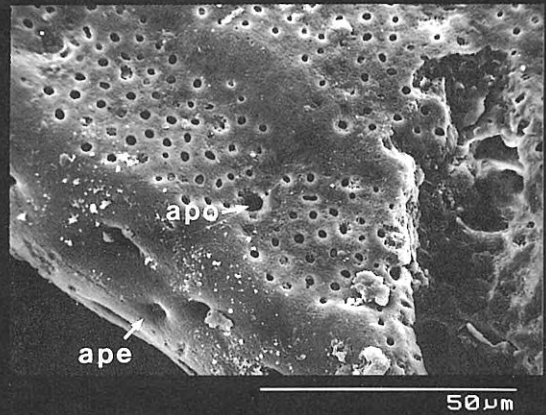
1, 2, 5, 7, 8 *Discocyclina archiaci archiaci* (Schlumberger, 1903), Gan. 1. Vista externa de la superficie lateral mostrando las aberturas primarias laterales, situadas en la zona imperforada entre las camarillas laterales y un pilar. 2. Vista externa de la periferia de la concha mostrando las aberturas primarias ecuatoriales y una abertura primaria en la superficie lateral que corresponderá a un estolón oblicuo en el siguiente estadio de crecimiento. 5. Detalle de un pilar creciendo sobre una camarilla lateral. 7. Detalle del prolóculus de una forma microesférica. Nótese la ausencia de poros en el prolóculus y el estolón del prolóculus que comunica con la segunda cámara. 8. Sección ecuatorial de una forma microesférica.

3, 4, 6 *Discocyclina dispansa ganensis* Less, 1987, Gan. 3. Sección axial de un pilar formado por la superposición de sectores imperforados y engrosados de láminas externas. 4. Vista externa del último anillo. Cada camarilla ecuatorial presenta dos aberturas (primarias ecuatoriales). Obsérvese la inflexión de la lámina externa entre dos camarillas y los pilares creciendo sobre ellas. 6. Sección axial mostrando el crecimiento de un pilar sobre la protoconcha y otro sobre una camarilla lateral (flechas). Obsérvese la zona imperforada de la deuteroconcha con los estolones ecuatoriales y la situación de las primeras camarillas laterales, ocupando la depresión de la unión entre la protoconcha y la deuteroconcha.

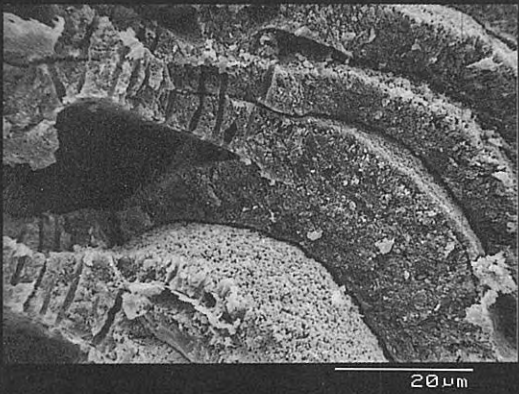
ape: aberturas primarias ecuatoriales; **apl:** aberturas primarias laterales; **apo:** aberturas primarias oblicuas; **pi:** pilares; **zi:** zona imperforada; **pr:** prolóculus.



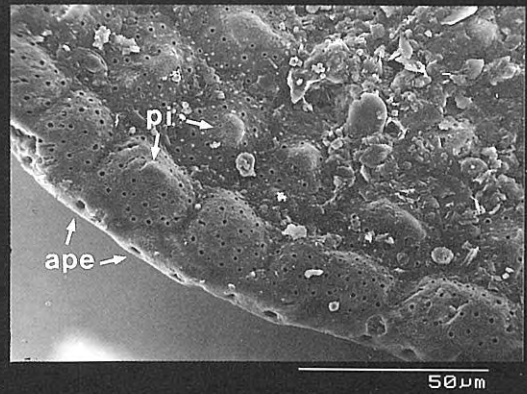
1



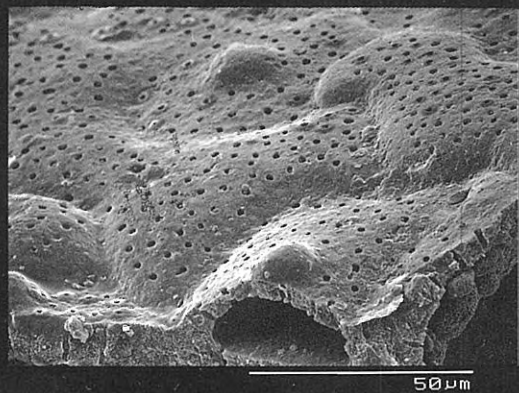
2



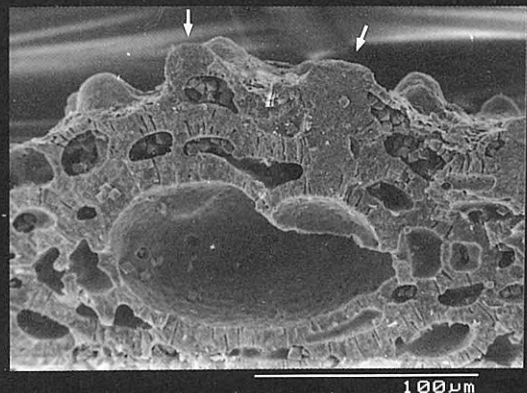
3



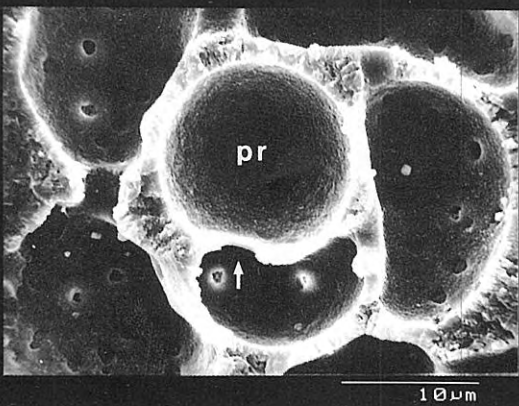
4



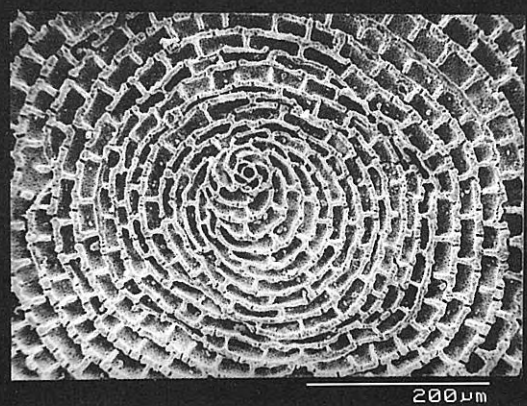
5



6



7



8

Camarillas laterales

Las camarillas laterales se forman a partir de la prolongación a ambos lados del plano ecuatorial de la lámina externa que forma los anillos, como se ha expuesto anteriormente (Fig. 3). Las camarillas laterales de la primera cámara (que forma el primer anillo) se sitúan en las depresiones exteriores de la sutura entre la protoconcha y la deuterconcha (Lám. III, fig. 6). Las camarillas laterales de los estadios ontogenéticos siguientes se sitúan en las irregularidades o depresiones entre las camarillas laterales anteriores. Toda la superficie interna de las camarillas laterales está recubierta por lámina interna (Lám. I, fig. 5), que puede plegarse, subdividiendo parcial o totalmente la camarilla, o formar un engrosamiento homólogo a la cresta ecuatorial de las camarillas ecuatoriales (Lám. I, fig. 6). Las paredes de las camarillas laterales son perforadas excepto en la zona basal de contacto con las camarillas laterales adyacentes (Lám. III, fig. 1) o en las paredes formadas únicamente por lámina interna cuando subdividen las camarillas.

CONEXIONES ENTRE CÁMARAS Y ABERTURAS

Las comunicaciones entre los distintos tipos de camarillas son siempre de tipo estolón, es decir, de morfología cilíndrica y pequeña longitud. Se han definido hasta el momento cuatro clases de estolones según su situación: se denominan estolones radiales los que conectan camarillas ecuatoriales de anillos sucesivos; estolones anulares los que conectan camarillas ecuatoriales del mismo anillo; estolones verticales los que conectan las camarillas ecuatoriales con las laterales y estolones interlaterales los que conectan las camarillas laterales entre sí. En el aparato embrionario se han descrito dos tipos de estolones: el que conecta la protoconcha con la deuterconcha y los que conectan la deuterconcha con las camarillas del primer anillo.

A partir de las observaciones realizadas en los especímenes estudiados en este trabajo se han caracterizado nuevos tipos de estolones y ampliado el conocimiento de la disposición de los ya conocidos. A continuación se describen, siguiendo las pautas ontogenéticas, los estolones que se han diferenciado en este estudio.

Aparato embrionario

La protoconcha y la deuterconcha se hallan conectadas por un estolón de dimensiones comprendidas entre 5 y 30 μm , situado en la zona ecuatorial imperforada de la protoconcha (Lám. II, fig. 1). En la deuterconcha se han reconocido dos tipos de estolones: los **estolones ecuatoriales** y los **estolones laterales** (Fig. 6), que conectan el embrión con la primera cámara. Los estolones ecuatoriales de la deuterconcha se disponen en hilera, a lo largo de la zona imperforada ecuatorial de la deuterconcha, donde presentan un aspecto crateriforme, conectando cada uno de ellos con una camarilla ecuatorial del primer anillo (Lám. II, figs. 1, 2; Lám. III, fig. 6). Los estolones laterales de la deuterconcha, que no

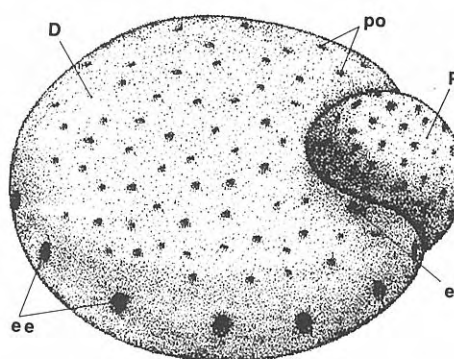


Figura 6. Aparato embrionario de una forma macroesférica. P: protoconcha; D: Deuterconcha; ee: estolones ecuatoriales de la deuterconcha; el: estolones laterales de la deuterconcha; po: poros.

habían sido descritos hasta ahora, se sitúan en las paredes laterales de las zonas de la deuterconcha que engloban la protoconcha, cerca del contacto entre ambas cámaras, dos a cada lado del plano ecuatorial, sumando en total cuatro estolones (Lám. II, figs. 1, 4). Estos estolones comunican la deuterconcha con las primeras camarillas laterales, situadas, como ya hemos dicho, en la depresión del contacto entre las dos cámaras embrionarias.

Anillos y camarillas ecuatoriales

En las camarillas ecuatoriales de los anillos se han diferenciado los siguientes tipos de estolones:

Estolones radiales: Comunican los distintos anillos entre sí. Las camarillas del primer anillo, conectadas con el embrión mediante los estolones ecuatoriales de la deuterconcha, presentan en la pared distal dos estolones radiales. Todas las camarillas de los anillos siguientes presentan dos estolones en la pared proximal y dos en la distal. Debido a la disposición alternada de los septos secundarios, cada camarilla ecuatorial se comunica con dos camarillas del anillo anterior y dos del anillo siguiente. Los estolones radiales, situados en el plano ecuatorial, atraviesan la cresta de las camarillas ecuatoriales descrita anteriormente, y presentan una morfología crateriforme producida por la formación de un peristoma (Lám. II, figs. 1, 3, 5, 7).

Estolones anulares: Comunican entre sí las camarillas de un anillo, formando dos circuitos anulares en la parte proximal del anillo, por encima y por debajo de la cresta ecuatorial, atravesando los septos secundarios, de manera que cada camarilla ecuatorial presenta cuatro estolones anulares (Fig. 5; Lám. I, fig. 2; Lám. II, figs. 3, 5, 7).

Estolones oblicuos: Este tipo de estolones corresponde a los estolones verticales de Neumann (1972); hemos preferido cambiar la denominación a fin de reservar el término vertical a otro tipo de estolones que se describe más adelante. Los estolones oblicuos conectan las camarillas ecuatoriales con las laterales. Su distribución es irregular y depende de la distribución (y el tamaño) de las camarillas laterales. Por el contrario, su

localización es constante: se sitúan siempre en la parte proximal de las camarillas ecuatoriales (Lám. II, figs. 3, 5), coincidiendo con los septos secundarios del anillo anterior (Lám. II, fig. 6). Esta situación de los estolones oblicuos se debe a que se disponen aprovechando el relieve de las inflexiones de la lámina externa, siguiendo la curvatura del septo.

Camarillas laterales

Las camarillas laterales conectan con el embrión mediante los estolones laterales de la deuterococoncha; con las camarillas ecuatoriales mediante los estolones oblicuos y se comunican entre sí mediante los estolones interlaterales, de los que hemos diferenciado dos tipos:

Estolones interlaterales horizontales: Los que comunican camarillas laterales del mismo estadio ontogenético, es decir, de la misma cámara (Lám. I, fig. 6).

Estolones interlaterales verticales: Los que comunican camarillas laterales de cámaras distintas (Lám. II, fig. 7).

Los estolones tienen un diámetro que oscila entre 3 y 6 μm , a excepción del estolón de la protoconcha, que presenta un diámetro entre 5 y 30 μm .

Respecto a las aberturas externas de la concha, no descritas hasta el momento, se han reconocido los siguientes tipos:

Las primeras, que hemos denominado **aberturas primarias ecuatoriales**, se sitúan en la pared distal del último anillo (septo), es decir, en la periferia de la concha discoidal (Lám. II, fig. 8; Lám. III, figs. 2, 4). Cada camarilla ecuatorial presenta dos aberturas, de morfología cilíndrica y sin peristoma. Al formarse una

nueva cámara (un nuevo anillo) las aberturas pasan a ser estolones radiales.

El segundo tipo de aberturas, las **aberturas primarias laterales**, se localizan en las superficies laterales de la concha, concretamente en la zona basal imperforada de las camarillas laterales. Su número es variable, dependiendo de las dimensiones de la camarilla. Su morfología es también cilíndrica y sin peristoma (Lám. III, fig. 1). Al formarse una nueva cámara pasan a ser estolones interlaterales verticales.

Por último, en las paredes laterales de las camarillas ecuatoriales del último anillo se encuentran esporádicamente aberturas, que hemos denominado aberturas primarias oblicuas. Estas aberturas, al formarse una nueva cámara, darán lugar a una camarilla lateral y pasarán a ser estolones oblicuos (Lám. III, fig. 2).

ORNAMENTACIÓN

Las superficies laterales presentan protuberancias semiesféricas denominadas pústulas o gránulos, que corresponden al extremo distal de los pilares. Hasta ahora se han caracterizado los pilares como estructuras masivas, no perforadas, de morfología cónica, con una disposición perpendicular o ligeramente divergente respecto al plano ecuatorial y situados entre las camarillas laterales. En los especímenes estudiados se ha podido verificar el crecimiento de los pilares por sobreposición de sectores engrosados de lámina externa imperforada (Lám. III, fig. 3). Un carácter nuevo observado es la localización donde se generan estas estructuras: los pilares se originan en las paredes laterales de las camarillas, tanto de las camarillas ecuatoriales (Lám. III, fig. 4),

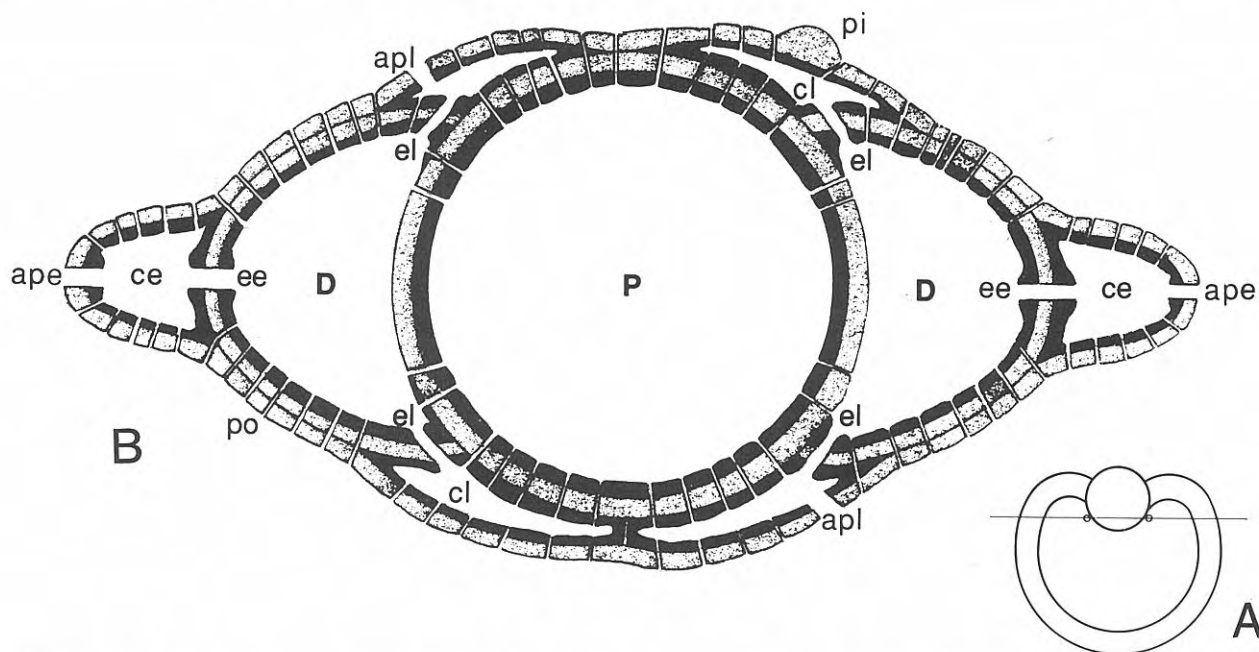


Figura 7. Sección axial del aparato embrionario y la primera cámara de una forma macrosférica. **A:** Esquema mostrando la orientación de B en una sección ecuatorial del embrión. **B:** Sección axial. **P:** protoconcha; **D:** deuterococoncha; **ee:** estolones ecuatoriales de la deuterococoncha; **el:** estolones laterales de la deuterococoncha; **ce:** camarillas ecuatoriales; **cl:** camarillas laterales; **ape:** aberturas primarias ecuatoriales; **apl:** aberturas primarias laterales; **pi:** pilares; **po:** poros. Lámina externa punteada, lámina interna en negro.

como laterales (Lám. III, fig. 5), e incluso sobre las cámaras embrionarias (Lám. III, fig. 6).

En *Discocyclina dispansa ganensis* los pilares crecen sobre las paredes laterales de las camarillas ecuatoriales, lo que origina la distribución concéntrica de las pústulas característica de esta especie. En *Discocyclina archiaci archiaci*, por el contrario, los pilares crecen sobre las camarillas laterales, sin seguir un patrón de distribución regular.

ONTOGENIA

De la descripción de los elementos morfoestructurales de las formas macroesféricas se deduce cuáles son sus pautas ontogenéticas. Observando el aparato embrionario puede ya inferirse, a partir de las aberturas que presenta la deuteroconcha, el tipo de crecimiento y la morfoestructura de la concha. Los estolones (aberturas) ecuatoriales de la deuteroconcha, situados en el plano ecuatorial darán origen a un anillo, subdividido en camarillas formadas cada una a partir de un estolón. A su vez, a partir de los estolones (aberturas) laterales de la deuteroconcha se formarán las camarillas laterales. Esta primera cámara presentará una distribución de aberturas semejante a la del aparato embrionario: unas ecuatoriales, en la periferia del disco, y otras laterales, en las camarillas laterales. En consecuencia, la segunda cámara formará otro anillo con camarillas ecuatoriales, más camarillas laterales a ambos lados. Las aberturas de la cámara anterior pasarán a ser estolones, radiales en un caso (aberturas ecuatoriales) o interlaterales en el otro (aberturas laterales). Sobre las camarillas, laterales o ecuatoriales según la especie, se desarrollarán los pilares (Fig. 7).

A partir del desarrollo ontogenético podemos diferenciar dos tipos de estolones: los que han sido aberturas primarias y los que se han formado por reabsorción. Dentro de los primeros, además de los estolones de las cámaras embrionarias, se incluyen los estolones radiales, los interlaterales verticales, los oblicuos y los estolones de las cámaras embrionarias. Los estolones formados por reabsorción son los anulares y los interlaterales horizontales, es decir, aquellos que sólo atraviesan lámina interna.

Desde el punto de vista morfoestructural, las formas microesféricas sólo presentan diferencias con las macroesféricas en los primeros estadios de crecimiento. Nuestras observaciones de la ontogenia y la estructura de las formas microesféricas de *D. archiaci archiaci* concuerdan plenamente con el modelo descrito por Sirotti (1987) en *D. augustae* y *D. aspera* (Lám. III, fig. 8). La primera cámara (prolóculus), de pequeñas dimensiones (alrededor de 15 μm), es de morfología subsférica y no presenta poros (Lám. III, fig. 7). A continuación, siguen 5-6 cámaras de crecimiento planispiral. La 7.^a u 8.^a cámara presentan dos estolones en posición distal, que dan lugar a la primera cámara ecuatorial subdividida en dos camarillas (formadas una a partir de cada estolón). Gradualmente las cámaras ecuatoriales envuelven a las anteriores, aumentando el número de estolones y, en consecuencia, el número de camarillas, hasta formar un anillo completo (Fig. 8). Los septos secundarios están formados por lámina interna, como los descritos en las

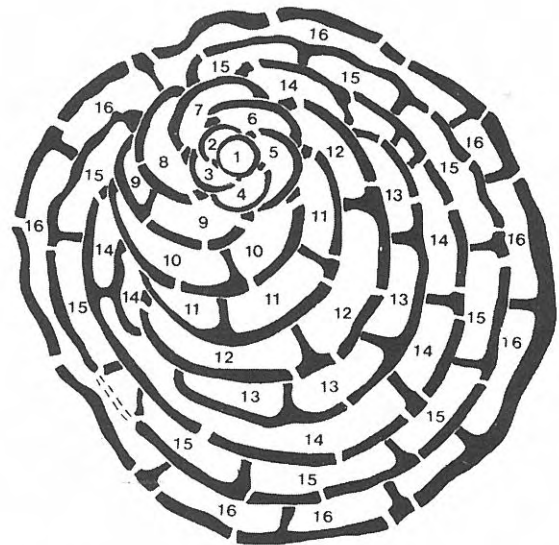


Figura 8. Primeros estadios de crecimiento de una forma microesférica. Obsérvese el crecimiento inicial planispiral, que pasa progresivamente a anular. La primera cámara subdividida en camarillas es la novena y la número dieciséis, la primera de crecimiento anular. Figura elaborada a partir del espécimen de la fig. 8 de la Lám. III.

formas macroesféricas. Los primeros anillos de las formas microesféricas no presentan estolones anulares ni estolones oblicuos. Éstos no aparecen hasta el 4.^o, 5.^o o 6.^o anillo. Con la aparición de estos estolones los anillos crecen en longitud radial y se forman las primeras camarillas laterales.

CONCLUSIONES

Se completa el modelo de la estructura del género *Discocyclina* a partir del estudio efectuado sobre las especies *D. archiaci archiaci* y *D. dispansa ganensis*, así como las pautas ontogenéticas de las formas macroesféricas y microesféricas. Las conclusiones más remarcables son:

— *Discocyclina* presenta un crecimiento cíclico-anular e involuto. Una cámara ha de considerarse como el conjunto de camarillas ecuatoriales y laterales formadas durante un mismo estadio ontogenético. Por ello se propone la siguiente terminología: **anillo**, para el conjunto de camarillas ecuatoriales englobadas por la misma lámina externa; **camarilla ecuatorial**, para cada subdivisión rectangular de los anillos; **camarilla lateral**, para cada una de las cavidades formadas a ambos lados del plano ecuatorial.

— Las cámaras denominadas auxiliares, adauxiliares, etc., por otros autores sólo tienen significación descriptiva, no ontogenética, puesto que todas las camarillas ecuatoriales que componen el primer anillo y se sitúan alrededor del aparato embrionario corresponden a un mismo estadio de crecimiento.

— Las camarillas ecuatoriales se forman a partir de divisiones de lámina interna. En el plano ecuatorial, estas camarillas presentan una **cresta ecuatorial**, formada por el engrosamiento de la lámina interna.

— Las camarillas laterales presentan lámina interna, que puede formar pliegues, subdividiéndolas parcial o totalmente.

— No existe sistema de canales. La línea negra que se observa en los septos y septos secundarios al microscopio óptico es un espacio interlamelar.

— La deuteroconcha tiene dos tipos de estolones: los **estolones ecuatoriales**, que conectan con las camarillas ecuatoriales del primer anillo; y los **estolones laterales**, que conectan con las primeras camarillas laterales.

— Las cámaras y camarillas se comunican mediante estolones, diferenciándose cinco tipos de estolones según su disposición: **radiales, anulares, oblicuos, interlaterales horizontales e interlaterales verticales**.

— La concha presenta básicamente dos tipos de aberturas primarias externas: las **aberturas primarias ecuatoriales**, situadas en la periferia discoidal, y las **aberturas primarias laterales**, situadas en las superficies laterales.

— La distribución de las pústulas es un carácter específico que depende de la situación donde se inicia el crecimiento de los pilares.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha recibido apoyo financiero del proyecto D.G.I.C.Y.T. PB-88-0389.

BIBLIOGRAFÍA

- Brönnimann, P. 1945. Zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Discocyclusina* s. s. und *Asterocyclusina*. *Eclogae geologicae Helvetiae*, **38**, 579-615.
- Brönnimann, P. 1951. A model of the internal structure of *Discocyclusina* s. str. *Journal of Paleontology*, **25**, 208-211.
- Cole, W. S. 1948. Family Discocyclinidae Galloway 1928, In: *Foraminifera, Their Classification and Economic Use* (Ed. J. A. Cushman). Harvard University Press. Cambridge, 367-377.
- Cole, W. S. 1964. Family Discocyclinidae Galloway 1928, In: *Treatise of Invertebrate Paleontology* (Ed. R. C. Moore). The Geological Society & The University of Kansas Press. Lawrence. Part C, **2**, 712-717.
- Douvillé, H. 1922. Révision des Orbitoïdes, 2.^e partie: Orbitoïdes du Danian et de l'Éocène. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 3.^e série, **XXII**, 55-100.
- Galloway, J. J. 1928. A revision of the family Orbitoididae. *Journal of Paleontology*, **2**, 45-70.
- Glaessner, M. F. 1945. *Principles of Micropaleontology*. University Press, Melbourne, 296 pp.
- Hanzawa, S. 1931. Notes on the tertiary foraminiferous rocks from the Kwanto Mountainland, Japan. *The Science Reports of the Tohoku Imperial University*, Second ser., **12**, 141-157.
- Hanzawa, S. 1962. Upper Cretaceous and Tertiary three-layered foraminifera and their allied forms. *Micropaleontology*, **8**, 129-186.
- Höttinger, L. 1978. Comparative anatomy of elementary shell structures in selected larger foraminifera, In: *Foraminifera* (Eds. R. H. Hedley and C. G. Adams). Academic Press. London, **3**, 203-266.
- Kapellos, Ch. et Schaub, H. 1975. L'Ilerdien dans les Alps, dans les Pyrenées et en Crymée. Corrélation de zones à grands Foraminifères et à nannoplancton. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7.^e série, **XVII**, 123-266.
- Less, G. Y. 1987. Paleontology and stratigraphy of the European Orthophragminae. *Geologica Hungarica*, serie Paleontologica, **51**, 49-373.
- Loeblich, A. R., Jr. and Tappan, H. 1987. *Foraminiferal Genera and Their Classification*. Nostrand Reinhold Company, New York, 2 volúmenes, 970 pp.
- Neumann, M. 1954. Formation des loges équatoriales chez les Orthophragmines. Incidence sur leur classification. 73.^e sess. Congr. Association Française pour l'Avancement des Sciences, Poitiers, *Annales Universitaires*, 2.^e sér., 1-4.
- Neumann, M. 1958. Révision des Orbitoïdides du Crétacé et de l'Éocène en Aquitaine Occidentale. *Mémoires de la Société Géologique de France*, **83**, 174.
- Neumann, M. 1972. Sur les Orbitoïdides du Crétacé supérieur et du Tertiaire, II: Structure et classification. *Revue de Micropaléontologie*, **15**, 163-189.
- Rausser-Chernousova, D. and Foursenko, F. V. 1962. Protozoa. In: *Fundamentals of Paleontology* (Ed. Y. A. Orlov) Sci. Acad. Moscow, 728 pp.
- Rutten, M. G. 1936. On an intraseptal canal-system in the foraminiferal species *Discocyclusina papyracea* (Boubée). *Proceeding Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam*, **XXXIX**, 413-418.
- Rutten, M. G. 1941. A synopsis of the Orbitoididae. *Geologie en Mijnbouw* n.s., **2**, 263-267.
- Schlumberger, Ch. 1901. Première note sur les Orbitoïdes. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4.^e série, **I**, 459-467.
- Schlumberger, Ch. 1903. Troisième note sur les Orbitoïdes. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4.^e série, **III**, 273-289.
- Schweighauser, J. 1953. Mikropaläontologische und stratigraphische Untersuchungen im Paleocæn und Eocæn des Vicenti (North-Italien). *Schweizerische Paläontologische*, Abh., **70**, 1-92.
- Sigal, J. 1952. Ordre des Foraminifera. In: *Traité de Paleontologie* (Ed. J. Piveteau), Mason & Cie. Paris, **I**, 131-178, 192-301.
- Sirotti, A. 1987. Ontogeny in the Tethyan Discocyclinidae and Orbitoclypeidae (Foraminifera). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **26**, 269-278.
- Smout, A. M. 1954. Lower Tertiary Foraminifera of the Qatar peninsula. *Publications of the British Museum (Natural History)*, 96 pp.
- Vaughan, T. W. and Cole, W. S. 1940. Family 47: Orbitoididae In: *Foraminifera, their Classification and Economic Use* (Ed. J. A. Cushman). Harvard University Press. Cambridge, 313-332.
- Weijden, W.J.M. van der, 1940. *Het genus Discocyclusina in Europa. Een monografie naar aanleiding een heronderzoek van het Tertiairprofil van Biarritz*. Disertation Rijsuniv., Leiden, 116 pp.

Manuscrito recibido: 26 de abril, 1991
Manuscrito aceptado: 23 de agosto, 1991