

Heliolitidae (Cnidaria, Tabulata) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (NW de España)

Esperanza M. Fernández-Martínez

Departamento de Ingeniería Minera. Universidad de León. c/ Jesús Rubio, 2, 24071 León.
E-mail: dimefm@unileon.es

Recibido el 30 de Septiembre de 1998.

Aceptado el manuscrito revisado el 29 de Diciembre de 1998.

Resumen: Este trabajo supone el primer estudio realizado sobre los corales tabulados del orden Heliolitida en el Devónico de la Cordillera Cantábrica, donde aparecen representados por un único género, *Heliolites*, perteneciente a la familia Heliolitidae. Su presencia en la Zona Cantábrica se encuentra restringida a dos momentos, Emsiense superior-Eifeliense basal y Givetiense superior, definidos ambos por el desarrollo de condiciones arrecifales. A pesar de su carácter preliminar, las determinaciones sistemáticas de este estudio permiten realizar comparaciones con las faunas de heliolítidos presentes en el Devónico de otras regiones con facies arrecifales, así como reconocer algunas pautas paleobiológicas desarrolladas por estos organismos.

Palabras clave: Corales, Tabulados, Heliolítidos, Devónico, Sistemática, Paleobiología.

Abstract: This paper constitutes the first work on the order Heliolitida (Cnidaria, Tabulata) from the Devonian of the Cantabrian Mountains. In this area, the presence of heliolitids is restricted to two moments, upper Emsian-lower Eifelian and upper Givetian, when reefal conditions were established. In spite of the preliminary condition of this study, the systematic conclusions allow to compare the cantabrian heliolitids with those from different regions with devonian reefal sediments and to deduce several biological behaviours of these corals.

Key words: Corals, Tabulate Corals, Heliolitids, Devonian, Systematics, Paleobiology.

Los heliolítidos fueron organismos coloniales que han sido tradicionalmente clasificados dentro del filo Celentéreos, subclase Tabulados. A diferencia del resto de los corales paleozoicos, los pólipos de cualquier heliolítido se conectaban entre sí a la manera de algunos escleractinios actuales, mediante un tejido denominado cenosarco desarrollado en la parte más superficial de la colonia. En el esqueleto, esta conexión se manifiesta por la presencia conjunta de dos tipos de elementos: los tabularios (o coralitas), generados y ocupados originariamente por los pólipos, y el cenénquima, un tejido esquelético común de morfología variable, situado entre los tabularios y secretado por el cenosarco.

En la Cordillera Cantábrica, los representantes del orden Heliolitida están restringidos a la familia

Heliolitidae, género *Heliolites* Dana 1846. Esta forma se encuentra caracterizada por tabularios cilíndricos con 12 septos, lamelas o espinas septales de desarrollo variable y por la presencia de un cenénquima formado por túbulos poligonales atravesados por diafragmas horizontales. *Heliolites* es un género conservativo, que está muy ampliamente repartido en Eurasia donde presenta una distribución estratigráfica similar a la del orden, encontrándose desde el Ordovícico Medio hasta el Givetiense más alto.

Debido a la ausencia de facies propicias para su crecimiento, la presencia de heliolítidos en la Cordillera Cantábrica está restringida al Devónico y, más concretamente, a dos momentos caracterizados por el establecimiento de las condiciones

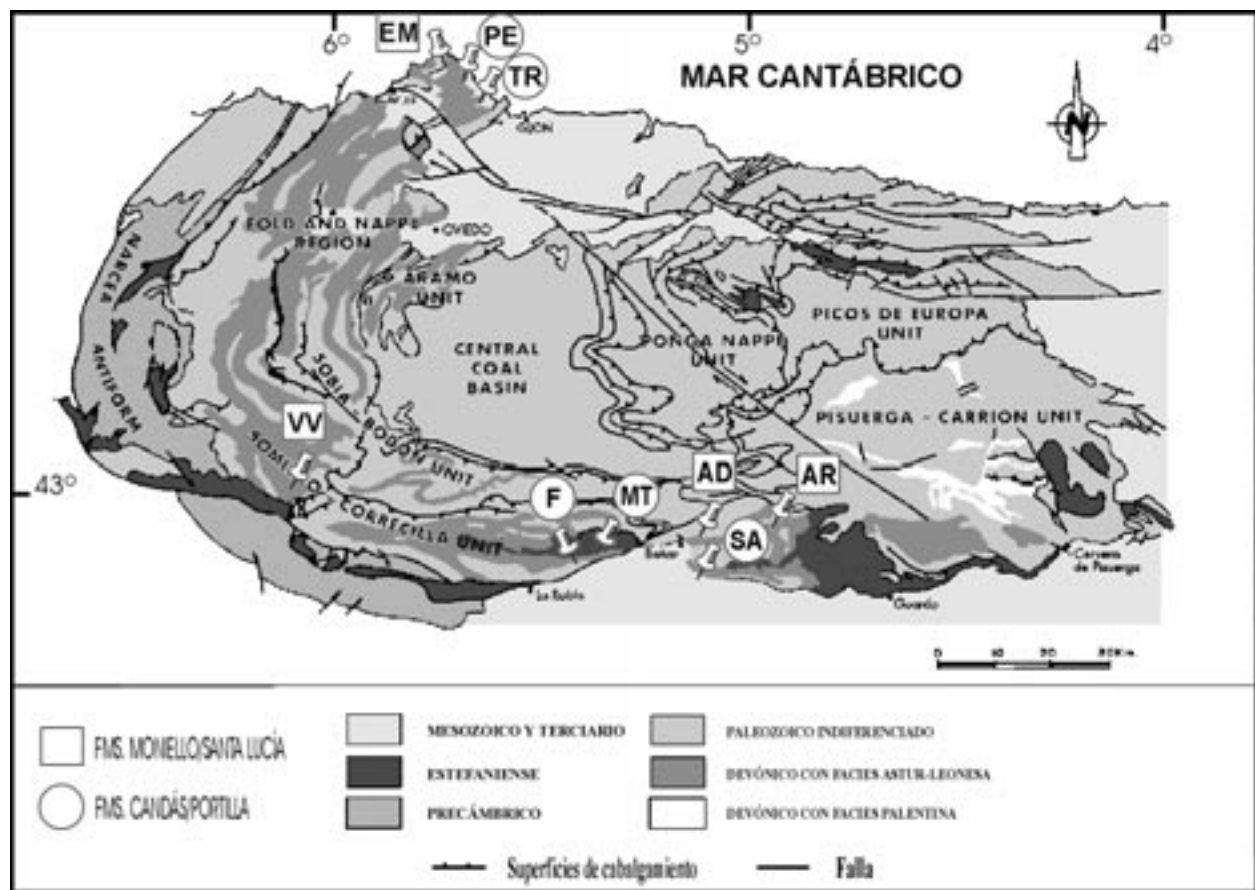


Figura 1. Mapa geológico de la Zona Cantábrica, mostrando la distribución de los afloramientos devónicos y la ubicación de las localidades de procedencia de las muestras estudiadas. EM: Ensenada de Moniello; PE: Perán; TR: El Tranqueru; VV: La Vega de los Viejos; F: Fonfría; MT: Estación de Matallana; AD: Adrados; SA: San Adrián y AR: Argovejo.

arrecifales aptas para el desarrollo del grupo: el lapso Emsiense superior-Eifeliense basal y el Givetiense más alto.

Material y Métodos

El material estudiado comprende 17 colonias, seis de edad Emsiense y el resto de edad Givetiense superior. De las seis primeras, dos proceden de la Formación Moniello en su localidad tipo, la Ensenada de Moniello y el resto fueron recolectadas en materiales de la Formación Santa Lucía, en las localidades de La Vega de los Viejos (dos), Argovejo y Adrados. De las once colonias de edad Givetiense, cuatro proceden de la Formación Candás, en las localidades de Perán y El Tranqueru; el resto pertenecen a la Formación Portilla y fueron recogidas en las localidades de San Adrián (dos ejemplares), Estación de Matallana (uno) y Fonfría (cuatro colonias) (Figs. 1 y 2).

Las facies y faunas arrecifales de estas formaciones han sido estudiadas en detalle por Méndez-Bedia *et al.* (1994) y por Fernández *et al.* (1997). Todo el material se encuentra depositado en la colección del Área de Paleontología del Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo, con los números (DPO) que se especifican en el apartado correspondiente a “material” de cada una de las especies descritas.

Como otros corales tabulados, los heliolítidos están caracterizados por la presencia de un reducido número de rasgos morfológicos, los cuales muestran una importante variabilidad tanto intracolonia, especialmente de origen astogenético (Noble y Lee, 1990; Lee *et al.*, 1990), como intercolonia. A las dificultades creadas por este hecho debemos añadir las generadas, entre otras prácticas sistemáticas perniciosas, por el empleo de rasgos cuantitativos diferentes, la ausencia de estudios

estadísticos que establezcan la variabilidad intra- e intercolonial y la omisión de los efectos de la diagénesis en la presencia y/o desarrollo de determinados elementos esqueléticos.

No obstante, en los últimos años, los heliolítidos han sido objeto de rigurosos estudios realizados principalmente por autores canadienses. Las conclusiones de estas investigaciones proporcionan unas pautas en el estudio de este grupo, algunas de las cuales han sido aplicadas en el presente trabajo. Entre ellas cabe destacar las siguientes:

a) Las medidas de los rasgos morfológicos empleadas en nuestro análisis han sido las sugeridas por Dixon (1974) con algunas modificaciones introducidas por Noble y Young (1984) y por Lee *et al.*, (1990). Así, se ha medido el diámetro interno de los tabularios, diámetro interno de los túbulos y la densidad de coralitas por cm² (Figura 3A). Este último rasgo no siempre ha podido ser medido adecuadamente, por lo que la cantidad de tabularios presente se expresa también mediante la distancia entre dos de ellos consecutivos.

b) Otro rasgo tradicionalmente empleado en la sistemática de los heliolítidos (especialmente Flügel, 1956 y los autores de la antigua URSS) es el espaciamiento de las tábulas que atraviesan longitudinalmente los tabularios y los túbulos (Figura 3B). Debido al marcado control ambiental que presenta dicho rasgo, Lee *et al.* (1990) aconsejan abandonar su empleo en sistemática, medida ésta con la que nos mostramos en total acuerdo. No obstante, nuestro estudio sobre los heliolítidos ha incluido mediciones de ambos parámetros, tanto con fines comparativos como paleobiológicos.

Por el contrario, no han sido medidos ni el grosor de la pared, que parece ser especialmente susceptible tanto a las variaciones de origen ciclomórfico como a la diagénesis, ni el denominado por Iven (1980) índice septal (longitud de los septos/diámetro de la coralita), el cual es difícil de establecer en colonias que no estén perfectamente conservadas y cuya inclusión no haría sino duplicar los datos expresados mediante otros parámetros.

c) Cualquier sección (no tangencial) de la colonia, excepto la representativa de estadios de crecimiento tempranos, proporciona una buena estimación de la media y la varianza de los parámetros anteriormente citados (Noble y Young, 1984). Además,

ZONA CANTÁBRICA			
UNIDADES CRONO-ESTRATIGRÁFICAS		PROVINCIA	
		DOMINIO ASTUR-LEONÉS	
		ASTURIAS	LEÓN
DEVÓNICO SUPERIOR	FAMENIENSE	Fm. Candamo	Fm. Baleas
	FRASNIENSE	Fm. Piñeres	Fm. Ermita
Fm. Fueyo			
DEVÓNICO MEDIO	GIVETIENSE	Fm. Candás	Fm. Portilla
	EIFELIENSE	Fm. Naranco	Fm. Huergas
		Fm. Moniello	Fm. Sta. Lucía
DEVÓNICO INFERIOR	EMSIENSE	Grupo Rañeces	Grupo La Vid
	PRAGUIENSE		
	LOCHKOVIENSE	Fm. Furada	Fm. San Pedro

Figura 2. Correlación de Formaciones en el Devónico Astur-Leonés de la Cordillera Cantábrica, destacando (con trama) aquellas Formaciones donde fueron recolectadas las colonias objeto de estudio.

un número de, al menos, 20 medidas para cada parámetro y en cada sección transversal, proporciona unos datos estadísticos razonablemente precisos (Young y Noble, 1990; Young y Elias, 1993).

En el presente trabajo, los datos cuantitativos han sido obtenidos mediante medidas directas realizadas con un micrómetro y los estadísticos resultantes más significativos aparecen expresados en tablas y diagramas. En lo posible, se han seguido las recomendaciones anteriores, pero la cantidad y estado de conservación del material no siempre lo han permitido.

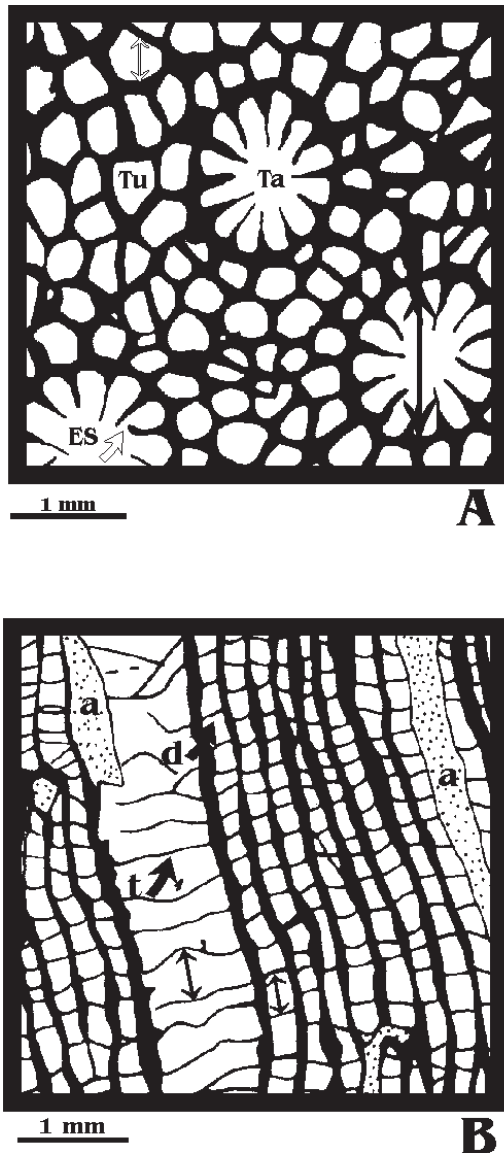


Figura 3. A) Dibujo, a cámara clara, del ejemplar Mt-1, representando una sección transversal de *Heliolites porosa*, con indicación de las medidas utilizadas en este trabajo. Ta: tabulario o coralita; Tu: túbulo; ES: elementos septales. La doble flecha larga indica la forma de medir el diámetro (interno) del tabulario; la doble flecha corta, la medida del diámetro de los túbulos. B) Dibujo, a cámara clara, del ejemplar F-24, representando una sección longitudinal de *Heliolites porosa*, con indicación de las medidas utilizadas en este trabajo. t: tábula; d: diafragma; a: zona alterada con elementos obliterados. La doble flecha más larga (izquierda) indica la distancia entre tábulas; la doble flecha más corta (derecha) indica la distancia entre diafragmas consecutivos.

Sistemática

Filo COELENTERATA Frey and Leuckart, 1847
 Clase ANTHOZOA Ehrenberg, 1834
 Subclase TABULATA Milne-Edwards

and Haime, 1850

Orden HELIOLITIDA Frech, 1897

Suborden HELIOLITINA Frech, 1897

Familia HELIOLITIDAE Lindström, 1873

Género HELIOLITES Dana, 1848

Especie tipo. *Astraea porosa* Goldfuss, 1826.

Diagnosis (Young y Noble 1990). Heliolitidae con coralitas de contorno circular, liso o crenulado; cenénquima constituido por túbulos con tábulas completas; septos lamelares, espinosos, o ausentes que pueden formar una estructura axial parcial; tábulas de las coralitas generalmente completas y horizontales.

Distribución. Ordovícico Medio; Australia. Ordovícico Superior; Eurasia. Silúrico Inferior a Devónico Inferior; cosmopolita. Devónico Medio; W de Europa y N de África.

Heliolites barrandei Penecke, 1887

(Fig. 4A-F)

1887 *Heliolites Barrandei* R. Hörn in mscr. Penecke, 271, Taf. XX, figs. 1-3

1932 *Heliolites barrandei* Penecke; Kettnerova, 7, Fig. 1-2.

1934 *Heliolites Barrandei* Hornes; Le Maître, 164-167, Planche VII, fig. 5-8.

1956 *Heliolites (Heliolites) porosa barrandei* Penecke 1887; Flügel, 75-78, Taf. II, fig. 1,2.

1987 *Heliolites asiaeminoris* Birenheide n. sp.; Birenheide y Kaya, 282-283, Pl. 13, fig. 15.

1991 *Heliolites* TYPUS A; Hubmann, 40, Abb. 3.

1993 *Heliolites barrandei* Penecke, 1887; Fernández-Martínez, 304-307.

Material. Ejemplar EM-10 (DPO 15260) procedente de la Formación Moniello en su localidad tipo, Ensenada de Moniello; nivel 872 de Méndez-Bedia (1976: Fig. 13). Ejemplares VV-1 (DPO 15.256) y VV-4 (DPO 15.257) procedentes de la Formación Santa Lucía, en la localidad de la Vega de los Viejos; nivel 4 de Méndez-Bedia *et al.* (1994: Fig. 7, 1). Ejemplar ADR-42 (DPO 15.258), procedente de la Formación Santa Lucía, en la localidad de Adrados; nivel 1 de Méndez-Bedia *et al.* (1994: Fig. 7, 4). Ejemplar AR-38 (DPO 15.259), procedente de la Formación Santa Lucía, en la lo-

calidad de Argovejo; nivel 3 de Méndez-Bedia *et al.* (1994: Fig. 7, 5).

De cada una de estas colonias se han elaborado dos láminas delgadas, conteniendo respectivamente una sección transversal y longitudinal a la dirección de crecimiento de la misma, excepto para el ejemplar VV-1, del cual se realizaron dos secciones longitudinales.

Todas las muestras citadas han experimentado una intensa silicificación causante de la obliteración, desde parcial a casi total, del esqueleto. Sus láminas delgadas muestran elementos morfológicos con aspectos localmente muy diferentes, sobre todo variaciones en el espesor de la pared, en la presencia, longitud y apariencia de los elementos septales y en el grado de crenulación del contorno de los tabularios.

Descripción. Las colonias son hemisféricas o tabulares, de tamaño variable (longitud máxima 16 cm; altura máxima 8 cm). En sus bases no se aprecia el desarrollo de epiteca pero sí la presencia de una pequeña protuberancia que representa la región más antigua de la colonia. Los tabularios alcanzan la superficie tanto en la parte superior como en la lateral de las colonias.

Tanto en muestra de mano como en lámina delgada, se observan tabularios rodeados de un cenénquima tubular (Fig. 4A). En secciones transversales netas, los contornos de los tabularios son siempre redondeados y pueden ser lisos (Fig. 4D) o aparecer suavemente crenulados por la presencia de bases de inserción de los elementos septales (Fig. 4B). Los diámetros medidos, siempre internos, oscilan entre 1,1 y 1,5 mm (Tabla I). El cenénquima está constituido por túbulos de contorno poligonal, generalmente pentagonales o hexagonales (Figs. 4B, D) y de diámetro muy constante entre 0,2 y 0,35-0,4 mm (Tabla I), aunque ocasionalmente se observan algunos túbulos mayores y algunas zonas parecen constituidas por gran cantidad de túbulos jóvenes, con cuatro lados y un diámetro pequeño (0,15-0,2 mm). El número de túbulos que rodea a cada tabulario varía habitualmente entre 15 y 18.

El número de túbulos entre dos corallitas adyacentes es de 1 a 2, menos comúnmente 3 o 4, lo que supone entre 0,2 y 1 mm de distancia entre dos tabularios. Ello implica que las corallitas de estas colonias se encuentran muy próximas entre sí, es decir, que

la densidad de tabularios es muy alta (Tabla I; Fig. 4A). No obstante, este es el rasgo en el que más difieren las colonias aquí descritas. En una de ellas (VV-4) no ha podido medirse este carácter; otras dos (VV-1 y ADR-42) sólo han permitido dos medidas y no siempre fiables, que indican que el número de tabularios/cm² se encuentra entre 15 y 24, probablemente más pero sin que pueda precisarse. Por último, las colonias AR-38 y EM-10, en las que pudieron realizarse 5 y 4 medidas respectivamente, indican un número de corallitas/cm² que oscila entre 27 y 33, es decir, más considerablemente más alto que en los casos anteriores. Esta diferencia aparece corroborada por los datos expresados en la distancia medida entre tabularios, que es mayor para las colonias que mostraron menor densidad de corallitas y viceversa (Tabla I).

De acuerdo con diversas observaciones realizadas en sección transversal, los elementos septales están representados por espinas en un número constante de 12 pero su presencia, aspecto y longitud varían incluso dentro de una misma colonia y en un mismo estadio astogenético (Fig. 4A, comparar zonas marcadas como E y V). En general, las partes mejor conservadas de las colonias permiten apreciar doce espinas de longitud variable aunque habitualmente largas (entre 0,35 y 0,45 las de mayor longitud), con terminaciones próximas al centro, sin llegar a alcanzarlo y con anchas bases de inserción en la pared del tabulario. En algunos casos, sólo estas bases de inserción se observan claramente, aunque no es raro reconocer fantasmas de elementos septales en el interior de tabularios, cuando éstos no están totalmente cerrados por un cristal de neoformación. En secciones longitudinales propicias los elementos septales aparecen como espinas individualizadas, largas y fuertemente dirigidas hacia arriba (Fig. 4F).

Otras zonas muestran también la presencia de doce espinas largas pero carentes de bases de inserción y con un grosor uniforme a lo largo de su recorrido, que suele finalizar antes de alcanzar el centro del tabulario (Fig. 4A, zona V). Este caso es interesante porque nos indica que la ausencia de bases de inserción no implica necesariamente inexistencia de elementos de desarrollo longitudinal. Por último, hay un gran número de zonas donde los tabularios aparecen desprovistos de elementos septales, sin

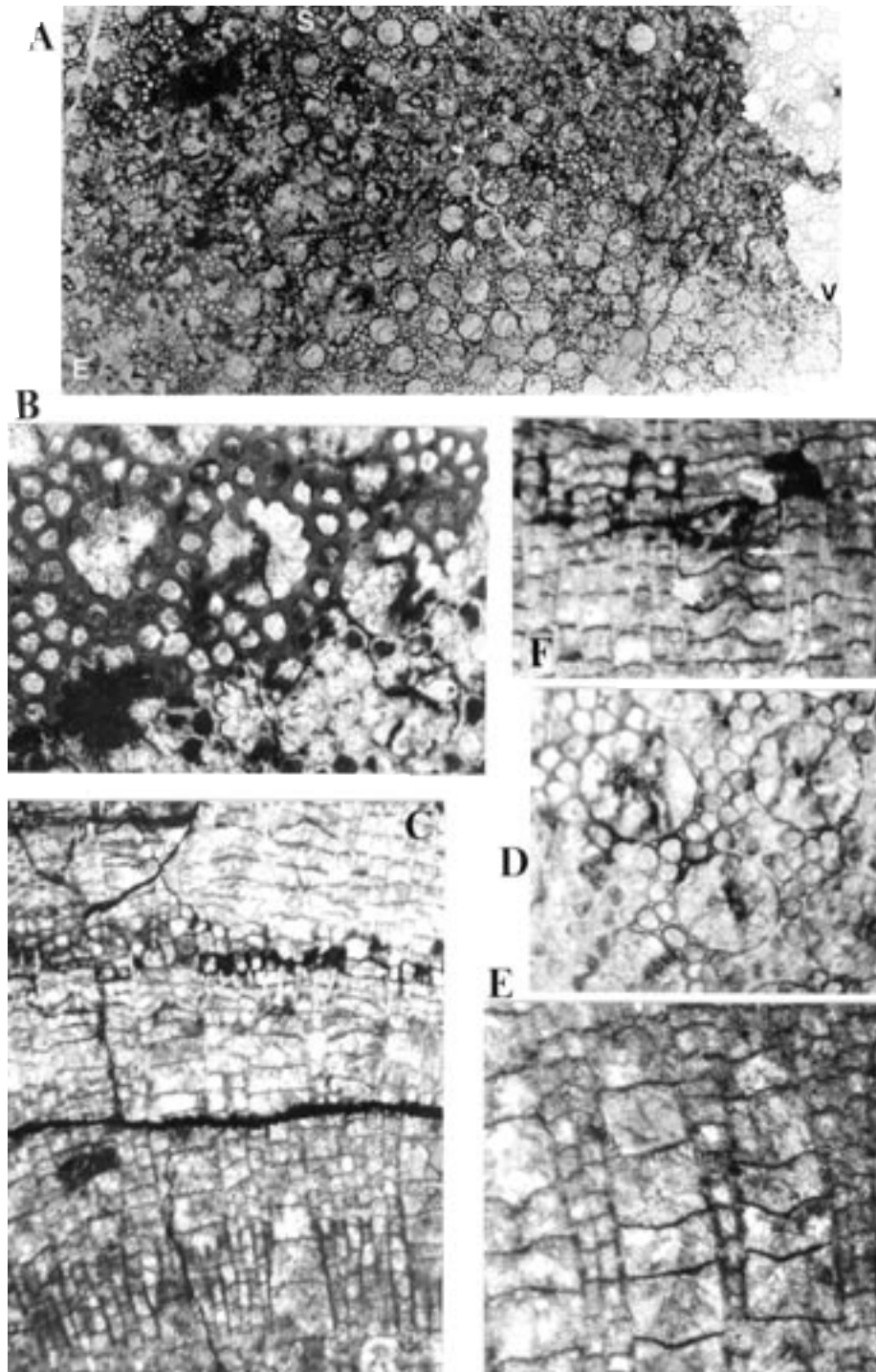


Figura 4. *Heliolites barrandei* Penecke. A. Sección transversal del ejemplar EM-10 en la que se aprecian los elementos esqueléticos con tres aspectos diferentes. La parte central más amplia corresponde a una región silicificada (S); en la parte izquierda aparecen elementos engrosados (E), mientras que la zona ubicada a la derecha ofrece un aspecto en el que se observan bien los elementos esqueléticos (V). (x3). B. Detalle de la figura anterior mostrando el aspecto de la zona con elementos esqueléticos engrosados. La presencia de bases septales confiere a los tabularios un contorno crenulado. (x10,5). C. Aspecto general en sección longitudinal del ejemplar AR-38. (x6,8). D. Detalle de la sección transversal del ejemplar AR-38 en el que se aprecian tabularios de contornos suavemente crenulados y túbulos cenenquimales con sus lúmenes redondeados. Las sombras oscuras en los lúmenes de los tabularios corresponden a espinas orientadas hacia arriba. (x10,5). E. Detalle de la sección longitudinal del ejemplar AR-38. Se observan tres tabularios muy próximos entre sí, atravesados por tábulas ligeramente irregulares y separados por túbulos cenenquimales con diafragmas rectos. (x10,2). F. Detalle de la sección longitudinal del ejemplar AR-38 mostrando el interior de un tabulario en el que se aprecian fantasmas de espinas septales, fuertemente orientadas hacia arriba. (x11,3).

que exista, además, ninguna traza que permita reconocer o sospechar su presencia. No obstante, como indicamos anteriormente, este hecho puede representar un episodio de obliteración total de los elementos septales sin que su existencia original sea, por tanto, descartable.

La pared, tanto de los tabularios como de los túbulos, muestra una importante variabilidad intracolonia en su aspecto y grosor, que podría ser atribuida, al menos parcialmente, a factores fosildiagnéticos (comparar Fig. 4B con D). No obstante, algunas zonas con paredes de tabularios y cenénquima relativamente engrosados parecen tener un significado ciclomórfico. En estas regiones engrosadas es frecuente observar tabularios con las bases septales especialmente anchas y subrayadas por tinciones oscuras.

En sección longitudinal, las coralitas están atravesadas por tábulas completas, rectas y aproximadamente horizontales (Fig. 4E, tabulario central) aunque algunas colonias (AR-38 especialmente) muestran zonas con tábulas irregulares más o menos marcadas (Fig. 4F). En el cenénquima, las tábulas aparecen como plaquitas rectas con disposición horizontal y un espaciamiento pequeño y muy regular (habitualmente entre 0,2 y 0,4 mm; Tabla I) pudiendo, ocasionalmente, aparecer alineadas horizontalmente varias de ellas (Fig. 4C).

En distintos puntos se han observado procesos de formación de nuevos tabularios por crecimiento cenénquimal y de generación de túbulos por división fisípara.

Discusión. Consideramos que todas las colonias descritas son coespecíficas y están caracterizadas, en una primera aproximación, por su alta densidad de tabularios. Este rasgo las acerca a dos especies clásicas del Devónico europeo, *Heliolites barrandei* y *Heliolites vesiculosus* ambas de Penecke (1887) y a una especie norteafricana, *Heliolites intermedius* Le Maître, 1947.

Heliolites intermedius Le Maître, 1947 es una forma del Eifeliense de Marruecos, definida con un único ejemplar y caracterizada por una gran regularidad en el diámetro de sus tabularios en torno a 1,25 mm, 12 septos de tamaño ligeramente diferente, grandes zonas con elementos esqueléticos engrosados y baja densidad de tábulas. En la descrip-

ción original, Le Maître no indica la densidad de tabularios, que según Birenheide (1985) se sitúa entre 9 y 25 coralitas/cm². El material cantábrico comparte con *H. intermedius* la regularidad en el tamaño de los tabularios y otros rasgos de interés sistemático más relativo como la presencia de zonas engrosadas, diferenciándose principalmente en la densidad de las coralitas que, aunque muy variable, parece ser menor en la forma magrebí. No obstante, *H. intermedius* está definida exclusivamente con un ejemplar, por lo que su estatus y caracteres específicos deberían ser revisados teniendo en cuenta nuevo material topotípico.

La forma que más se aproxima al material estudiado es *Heliolites barrandei* Penecke, especie tipo de *Pachycanalicula* Wentzel, 1895, un género no aceptado en este trabajo. Se trata de una forma problemática sobre la que Hubmann (1997) ha publicado diversas observaciones históricas. Este autor figura un topotipo que no caracteriza ni cualitativa ni cuantitativamente remitiéndonos, para conocer el alcance de la especie, a tres trabajos previos: Penecke, 1887; Kettnerova, 1932 y Flügel, 1956. Estos autores señalan, con algunas diferencias, tabularios con diámetros en torno a 1,3 mm y parámetros que indican una alta densidad de coralitas, así como un desarrollo variable, pero característico, del aparato septal que estaría constituido por espinas fuertemente orientadas hacia arriba. Una de las figuras originales de Penecke (1887, Lám. XX, fig. 3) es especialmente interesante porque muestra un ejemplar en el que se aprecian dos aspectos diferentes: una región con la pared muy engrosada y espinas bien desarrolladas, a continuación de otra con la pared muy delgada y elementos septales ausentes. En la leyenda de esta figura, Penecke señala que la diferencia observada está causada por los procesos de fosilización aunque Hubmann (*op. cit.*) la atribuye a procesos de tipo ciclomórfico, que este autor considera habituales en los heliolítidos de Graz. También Kettnerova (1932) corrobora, en su revisión del material tipo, la existencia de estos engrosamientos locales, a los que no concede importancia específica.

Las diferencias en las descripciones de *H. barrandei* realizadas por diferentes autores evidencian, a priori, cierta variabilidad morfológica y gran sensibilidad ante procesos diagnéticos, hechos que tam-

bién parecen ser habituales en el material cantábrico. Varias colonias del Devónico de Graz atribuidas a *H. barrandei* fueron revisadas con fines comparativos. Las observaciones realizadas indican unos rasgos cuantitativos muy próximos a los del material aquí descrito (Tabla I) y una alta variabilidad en el desarrollo de los elementos septales desde ausentes (en parte, al menos, por cementación esparítica de tabularios concentrados en determinadas áreas ¿necrosadas con anterioridad a la muerte de los pólipos de áreas adyacentes?) hasta muy bien desarrollados en longitud y anchura. Las similitudes apuntadas permiten asignar el material cantábrico a la especie *Heliolites barrandei* Penecke.

En relación con *H. barrandei*, se encuentra *Heliolites asiaeminoris*, una especie creada por Birenheide (en Birenheide y Kaya, 1987) para diverso material procedente del Devónico Medio del área de Adapazari (NW Turquía). Las dimensiones de esta especie son plenamente coincidentes con las mostradas por *H. barrandei*, de la que *H. asiaeminoris* se diferenciaría tan solo en la ausencia de las numerosas espinas septales que se encuentran en la primera especie. No obstante, en nuestra opinión, esta diferenciación no se sostiene. Si bien es cierto que la figura de *H. asiaeminoris* mostrada por Birenheide (*op. cit.*, lám. 13, fig. 15) muestra ausencia total de septos, el mismo autor indica que éstos son claramente visibles en muestra de mano (“in some corallite tubes there are traces of septa clearly shown whereas in thin sections they are very rare”, Birenheide in Birenheide y Kaya, 1987, pp. 282-283) por lo que acepta el desarrollo de septos cortos. A ello hay que añadir el intenso grado de cementación esparítica que muestra la lámina delgada figurada y la presencia, indicada por el autor, de cristales de pirita en las muestras. Por último, puede recordarse la figura de *Heliolites barrandei* proporcionada por Penecke (1887, lám. XX, fig. 3) y anteriormente citada, en la que aparece un fragmento de una colonia con tabularios vacíos junto a otros en los que hay un neto desarrollo de elementos septales.

Distribución geográfica y estratigráfica. El material cantábrico es de edad Emsiense superior. *Heliolites barrandei* marca un horizonte importante del Devónico de Graz (Barrandeikalk, Eifeliense), que parece ser equivalente a las calizas de Koneprusy, en Bohemia. Le Maître (1934) cita esta es-

pecie en las calizas del Devónico inferior-medio (Eifeliense inferior) de la cuenca de Ancenis (Macizo Armoricano). Si, como defendemos aquí, *H. asiaeminoris* es coespecífico con *H. barrandei* ésta forma aparecería también en materiales del Eifeliense medio de Turquía.

Heliolites porosus (Goldfuss, 1826)

(Fig. 3A-B; Fig. 5A-F, Fig. 6A-G)

1826 *Astraea porosa*; Goldfuss, 64, Taf. 21, fig. 7.

1936 *Heliolites porosus* (Goldfuss); Lecompte, 93-95, Pl. XIV, figs 2-5.

1980 *Heliolites porosus* ssp. A; Iven, 171, Taf. 15, Fig. 3-4.

1980 *Heliolites porosus* ssp. B; Iven, 171-172, Taf. 13, Fig. 3-5.

1980 *Heliolites porosus* ssp. C; Iven, 172, Taf. 1, Fig. 1.

1993 *Heliolites porosus* ssp. B. Iven, 1980; Fernández-Martínez, 307-310.

1993 *Heliolites porosus* ssp. A; Fernández-Martínez, 310-313.

Material. Ejemplares Pe-63 (DPO 15.435) y Pe-65 (DPO 15.436), procedentes de la Formación Candás en la localidad de Perán; parte media del miembro inferior en Fernández *et al.* (1997, Fig. 3A). Ejemplares Tr-1 (DPO 15.437) y Tr-2 (DPO 15.438) procedentes de la Formación Candás en la localidad de El Tranqueru; tramo margoso situado en la base de la formación. Ejemplares San-2 (DPO 15.263) y San-3 (DPO 15.264), procedentes de la Formación Portilla en la localidad de San Adrián; nivel P-SAN-1 de Fernández-Martínez (1993). Ejemplar Mt-1 (DPO 15.262), procedente de la Formación Portilla en la localidad de Estación de Matallana; nivel 1 de Méndez-Bedia *et al.* (1994:Fig. 10, 9). Ejemplares F-6 (DPO 15.439), F-7 (DPO 15.440), F-20 (DPO 15.441) y F-24 (DPO 15.442), procedentes de la Formación Portilla en la localidad de Fonfría; los niveles de recogida corresponden a tres tramos margosos, de carácter biostromal, extraordinariamente ricos en fauna y situados en la parte inferior de la formación.

Estas colonias muestran, en general, un grado de alteración mucho menor que el descrito en los ejemplares de las Formaciones Moniello-Santa Lu-

cía, a excepción de los ejemplares procedentes de la localidad de San Adrián, los cuales han sufrido una importante recristalización que oscurece localmente los límites de sus elementos esqueléticos. Los ejemplares Pe-65 y Tr-1 muestran signos evidentes de haber sido retrabajados en una fase previa al enterramiento.

Descripción. Colonias fungiformes a irregulares en estadios juveniles y fungiformes a tabulares en estadios astogenéticos más tardíos, sin epiteca basal pero con desarrollo habitual de una protuberancia a manera de pedúnculo y con frecuentes recrecimientos. Algunas de ellas muestran depresiones redondeadas de aproximadamente 1 cm de diámetro sobre su superficie superior.

En sección transversal, las colonias muestran tabularios con contornos redondeados, desde lisos, en las formas carentes de elementos septales, a más o menos crenulados en aquellas que sí poseen estos elementos (Fig. 3A, Fig. 6A-B). La media de los diámetros de los tabularios para cada colonia (Fig. 5A) oscila entre 1,06 y 1,27 mm aunque las dimensiones individuales varían entre 0,9 y 1,4 mm. Como puede observarse en la figura 5A, las medias oscilan en torno a 1,1 mm, tan sólo las muestras Pe-65, Tr-1 y San-3 tienen tamaños medios algo mayores al mismo tiempo que un rango de variación nada despreciable.

Entre los tabularios se encuentra el cenénquima, constituido por túbulos de contorno poligonal, entre 4 y 6 lados. Casi todas las láminas estudiadas muestran zonas con elementos esqueléticos engrosados; en el caso de los túbulos, el engrosamiento de la pared se traduce en un claro redondeamiento de los lúmenes y en la pérdida de los puntos triples angulosos que caracterizan su unión (Fig. 3A, Fig. 6A, C). Las dimensiones de estos túbulos muestran una variación con marcada disposición zonal, existiendo áreas caracterizadas por túbulos pequeños, mientras que otras están ocupadas por túbulos de mayor tamaño. Esta amplitud en el rango de los diámetros se pone de manifiesto en el diagrama de la Fig. 5B, especialmente los ejemplares Tr-2 y MT-1, en los que la diferenciación zonal está muy marcada. En esta figura se observa que todas las colonias muestran variabilidades mínimas entre 0,2 y 0,3 mm, aunque las medias se encuentren mayoritariamente en torno a 0,25 mm (hay que adver-

tir aquí que la muestra Pe-63 contiene túbulos ligeramente tangencializados). El número de túbulos que rodea a cada tabulario varía, dependiendo del tamaño de los propios túbulos, entre 13 y 20.

La densidad de tabularios ha sido expresada de dos formas inversamente relacionadas: la medida del número de corallitas presentes en un cm² (Fig. 5C) y la distancia entre dos tabularios adyacentes (Fig. 5D). La primera de estas expresiones muestra resultados más variables, quizás porque el número de medidas que pueden tomarse (N) suele ser pequeño; su representación permite observar claramente cómo la muestra F-6 se diferencia de las demás por su alta densidad de corallitas. La segunda expresión (distancia entre tabularios adyacentes, diagrama de la figura 5D, donde faltan las muestras San-2 y San-3, cuya conservación impidió la toma de estos datos) presenta menos variabilidad, con dos excepciones: la colonia antes citada, F-6, en la que las distancias medidas son inferiores a las obtenidas en otras muestras y el ejemplar Tr-1, que presenta una gran variabilidad, tal vez resultante de cierta tangencialidad en las secciones. El número de túbulos entre dos corallitas adyacentes oscila entre 3 y 7.

En sección longitudinal, los tabularios aparecen ocupados por tábulas de desarrollo intra- e intercolonial diverso (Fig. 6G). Cualitativamente se observan diferentes tipos de tábulas, desde las formas más horizontales y casi lisas que aparecen en las corallitas de los ejemplares procedentes de Perán (Pe-63 y Pe-65) o en Tr-1, hasta las formas altamente irregulares a vesiculosas que dominan en F-7 y F-24. Como puede apreciarse en el diagrama E de la Fig. 5, el espaciamiento de las tábulas es un rasgo muy variable tanto intra- como intercolonial. Las formas con tábulas más espaciadas son las recolectadas en Perán en las que, como indicamos anteriormente, estos elementos tienen disposiciones muy regulares. Se trata, además, de formas con tabularios muy largos y en las que no se aprecian signos de necrosis. Por el contrario, las colonias F-7 y F-24 y, de forma ocasional, San-2, Mt-1, F-20 y Tr-2, tienen tábulas más próximas, a la par que más irregulares y muestran necrosis parciales asociadas a caída de sedimentos. Además, el ejemplar procedente de Matallana (Mt-1) exhibe en su interior corales rugosos solitarios de probable carácter comensal.

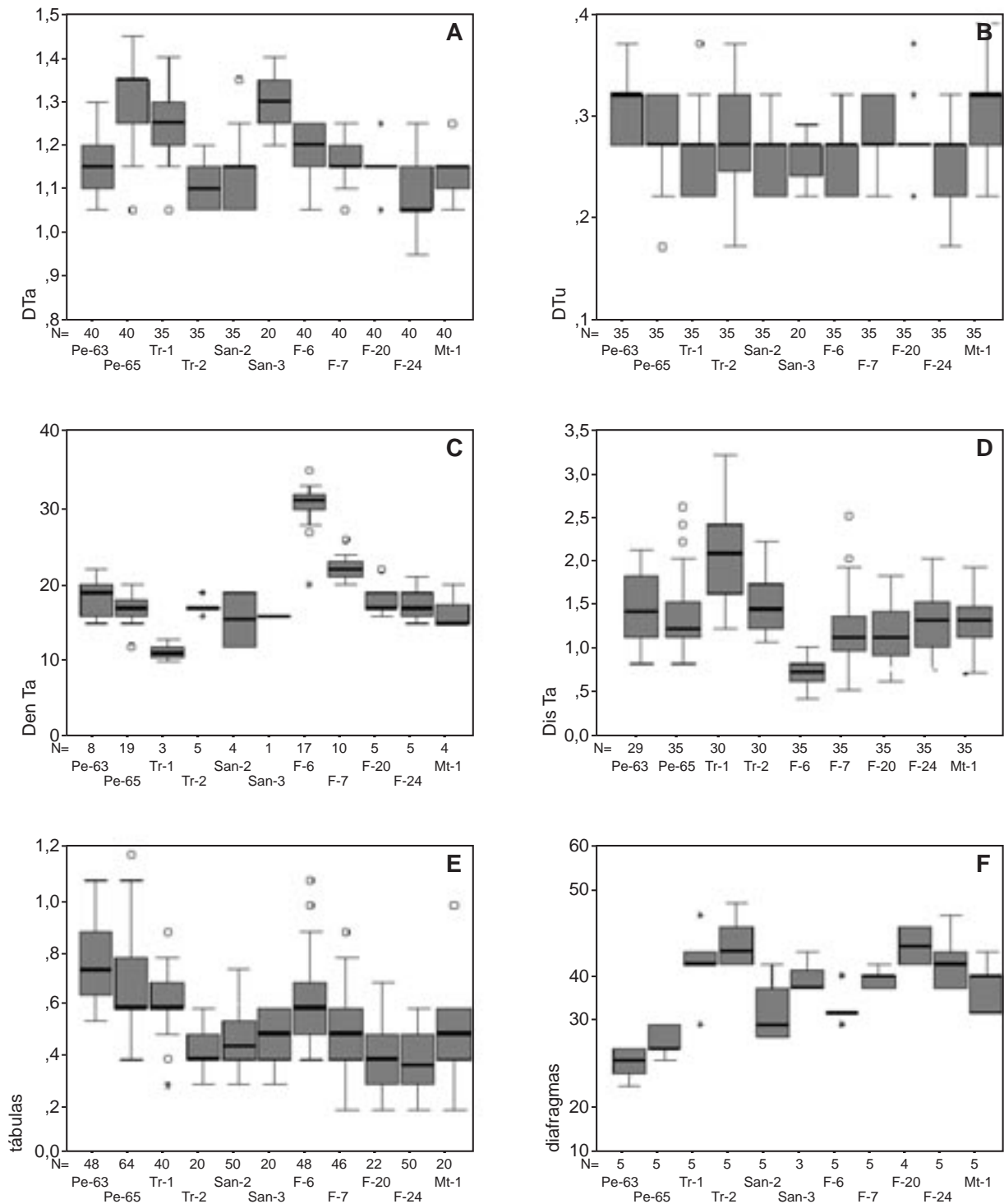


Figura 5. Diagramas de tipo caja realizados para los ejemplares atribuidos a *Heliolites porosus*. En la parte inferior del diagrama y para cada muestra, se indica el nombre y el número de medidas realizado (N); la banda central negra de la caja indica el valor medio; los límites de la caja marcan la desviación intercuartílica (que incluye el 50% de los datos); los límites extremos del gráfico se sitúan dentro de dos veces la desviación típica; los valores por encima de este estadístico son datos aberrantes y atípicos (verificados y no excluidos) y aparecen como topos o asteriscos. A) DTa: Diámetro de los tabularios. B) DTu: Diámetro de los túbulos. C) DenTa: Densidad de tabularios medidos como número por cm². D) DisTa: Distancia más corta entre dos tabularios consecutivos. E) tábulas: distancia entre dos tábulas consecutivas. F) diafragmas: distancia entre dos diafragmas consecutivos.

También en sección longitudinal, los túbulos se encuentran atravesados por pequeñas plaquitas denominadas diafragmas que suelen mantener una regularidad en forma y distancia mayor que la observable en las tábulas de las coralitas (Fig. 3B, Fig. 6F-G). La cuantificación de los diafragmas se ha realizado midiendo el número de elementos en segmentos de 1 cm de longitud, por lo que a menor número de diafragmas, mayor distancia entre ellos. Como puede observarse en el diagrama de la Fig. 5F, la variabilidad de este rasgo es alta y no existe una correlación perfecta entre el espaciamiento de tábulas y diafragmas en una misma colonia, aunque sí se advierte cierta correspondencia. Así, las colonias de Perán (Pe-63 y Pe-65), para las que habíamos indicado una mayor distancia entre tábulas, son las que tienen menor número de diafragmas/cm (es decir, diafragmas más espaciados), mientras que las formas recolectadas en Matallana (Mt-1) y Fonfría (especialmente F-7, F-20 y F-24) muestran una cantidad mayor de diafragmas/cm (equivalente a mayor proximidad). El ejemplar Tr-1 tiene diafragmas ligeramente diferentes a los observados en otras colonias, a modo de tablillas convexas.

El aparato septal también exhibe fuertes variaciones, en parte atribuibles a alteraciones fosildiagnéticas y, en parte, de naturaleza paleobiológica (¿ciclomórfica?) (Fig. 6A-B). Por un lado, existen coralitas carentes de elementos septales y cuyo lumen está ocupado por uno o varios cristales grandes de calcita esparítica. Su presencia sugiere una obliteración de los elementos septales durante la diagénesis, especialmente porque muchos de estos tabularios aparecen con el contorno crenulado debido a la presencia de bases de elementos septales y con ocasionales fantasmas de espinas en los lúmenes. En el otro extremo del plexo, nos encontramos tabularios con 12 elementos septales perfectamente desarrollados, que se manifiestan, en sección transversal, a modo de espinas largas, de longitud aproximadamente similar, con bases anchas y terminaciones puntiagudas (Fig. 6A, C, E). En muchos casos resulta difícil conocer la longitud exacta de estas espinas porque, aunque sus bases suelen conservarse e, incluso, quedar resaltadas por tinciones naturales de óxidos, sus terminaciones no siempre son bien visibles. Las medidas realizadas indican longitudes máximas entre 0,35 y 0,5 mm.

En sección longitudinal, estos elementos aparecen con cierto desarrollo vertical indicando que se trataría, al menos temporalmente, de láminas septales continuas en vez de espinas discretas (Fig. 6D).

Por otro lado, los ejemplares F-24 y Tr-1 desarrollan, en zonas con paredes engrosadas, elementos septales más anchos que los anteriormente descritos, llegando en alguna ocasión a mostrar una apariencia de escámula antes que de espina (Fig. 6A). En nuestra opinión, esta variación morfológica no puede considerarse como un rasgo sistemático, sino como el resultado de un exceso de calcificación asociado a factores básicamente ambientales.

Discusión. A pesar de las diferencias apuntadas en el apartado anterior, consideramos que todos los ejemplares descritos en el mismo son coespecíficos.

Las principales variaciones de los rasgos analizados que han podido observarse se refieren a la distancia entre dos tábulas o dos diafragmas consecutivos. En este marco pueden diferenciarse las formas recolectadas en Perán y una de las muestras procedentes de El Tranqueru (Tr-1), caracterizadas por tábulas bastante rectas y espaciadas, que atraviesan tabularios muy largos y en los que no se observan signos de necrosis. Estos rasgos, junto al espaciamiento entre diafragmas medido, permiten interpretar el material como colonias (o partes de éstas) que crecieron de forma relativamente rápida en un ambiente propicio, sin perturbaciones por caídas de sedimento o actividad biológica de otros organismos. Por el contrario, los ejemplares F-7 y F-24 y, de forma ocasional, San-2, Mt-1, F-20 y Tr-2, muestran tábulas más próximas e irregulares, así como diafragmas más cercanos y se encuentran afectados por necrosis parciales asociadas a caída de sedimentos y, en el caso de la muestra Mt-1, también por comensales de cierto tamaño. Por ello, pueden interpretarse como esqueletos resultantes de crecimientos lentos, acontecidos en ambientes que, al menos de forma temporal, resultaban poco propicios para su desarrollo.

En consecuencia, creemos que las alteraciones en la forma y regularidad de las tábulas y en el espaciamiento de tábulas y diafragmas tienen un significado más ambiental que genético (Fig. 6F) y, como se indicó en el apartado de Metodología, no deberían ser empleadas para la clasificación de los heliolítidos.

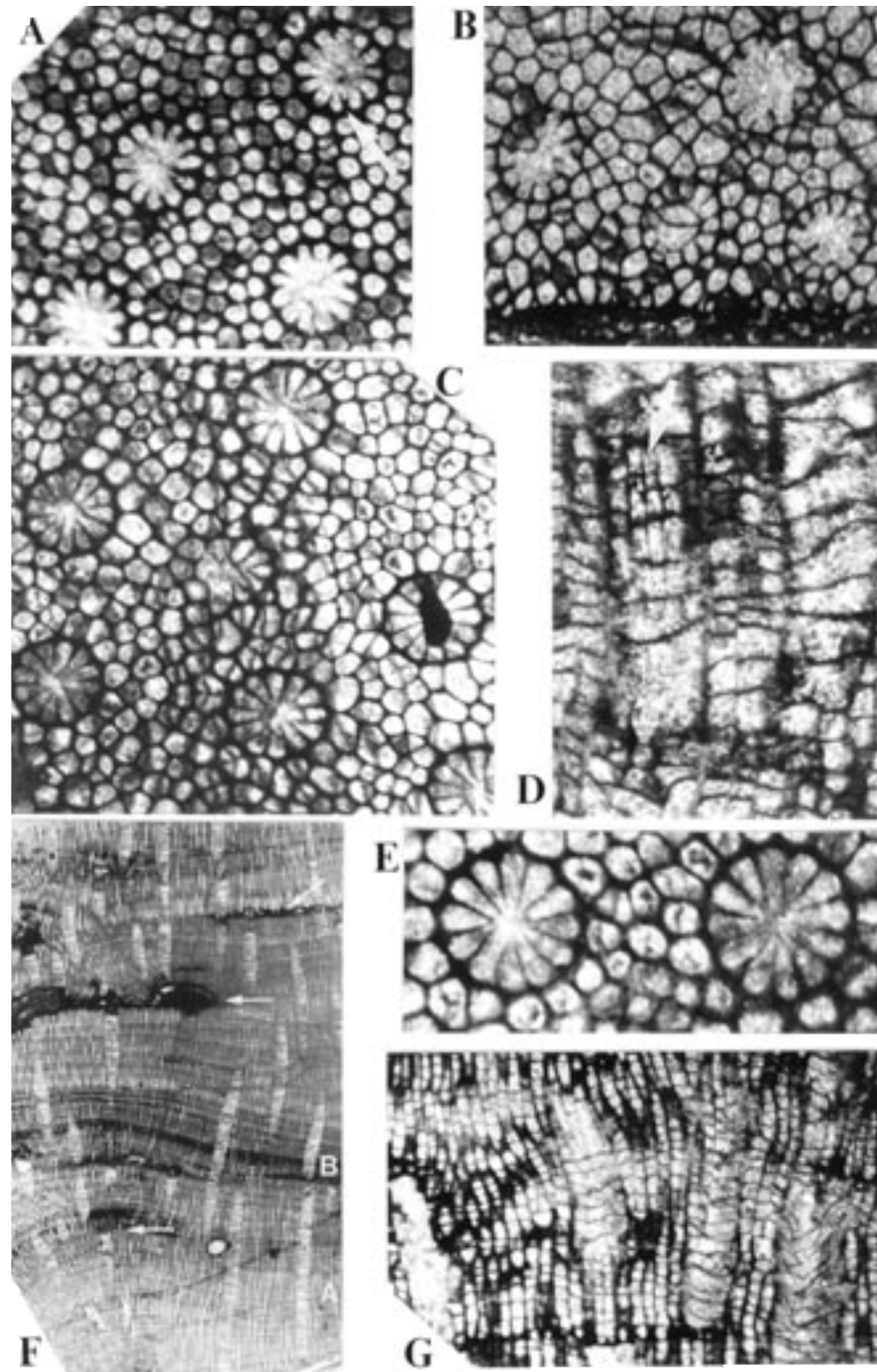


Figura 6. *Heliolites porosus* (Goldfuss). A. Sección transversal del ejemplar F-7 en la que aparece una zona caracterizada por engrosamientos de los elementos esqueléticos que se manifiesta en el aumento del espesor de las paredes de túbulos y tabularios y en el desarrollo de elementos septales a la manera de escámulas (flecha blanca). (x10,5). B. Sección transversal del mismo ejemplar de la figura anterior, F-7 mostrando una zona sin engrosamiento de los elementos esqueléticos (comparar con la Figura A). La zona oscura de la base es un estromatopórido sobre el que se asienta el coral. (x9,8). C. Sección transversal del ejemplar Tr-2 mostrando variaciones en el espesor de los elementos esqueléticos y un buen desarrollo del aparato septal (x10). D. Detalle de la sección longitudinal del ejemplar Mt-1 en el que se aprecian dos tabularios separados por tres túbulos cenenuquiales. La flecha indica las trazas de tres lamelas septales que han sido seccionadas longitudinalmente. (x12). E. Detalle de la sección transversal del ejemplar Tr-2 (ver Figura C) mostrando la morfología de los elementos septales. (x16,5). F. Sección longitudinal del ejemplar San-2 en la que se aprecian variaciones ciclomórficas (A=crecimiento rápido; B=crecimiento lento) y restos de sedimento cuya caída causó la necrosis parcial de la colonia (flechas). Observar la diferente respuesta de los tabularios a estos episodios. (x1,5). G. Detalle de la sección longitudinal del ejemplar F-24 mostrando tabularios con desarrollo de tábulas diferentes en un nivel astogenético similar y situado tras una época de estrés ambiental. (x6,8).

Tabla I. Datos cuantitativos de los ejemplares atribuidos a *Heliolites barrandei* Penecke. Leyenda de las columnas: Muestra: Siglas de la muestra; DTa: Diámetro de los tabularios o coralitas; DTu: Diámetro de los túbulos cenenuquiales; DenTa: Densidad de tábulas; DisTa: Distancia entre tabularios o coralitas; Tábulas: Distancia entre dos tábulas consecutivas; Diafragmas: Distancia entre dos diafragmas consecutivos. Todas las medidas están expresadas en mm, excepto la densidad de tabularios (DenTa) que se expresa en número de tabularios/cm². Leyenda de las filas: Para cada muestra, la casilla superior expresa el rango mientras que la casilla inferior indica la media aritmética y el número de medidas realizadas (entre paréntesis). En la fila de Totales sólo ha sido expresado el rango de cada medida. La última fila contiene datos procedentes de un ejemplar de Graz, Austria (Forstweg Attems; Formación Calizas Barrandei) atribuido a *Heliolites barrandei*.

Muestra	DTa	DTu	DenTa	DisTa	Tábulas	Diafragmas
VV-1	1,3-1,5 1,38 (10)	0,2-0,35 0,26 (20)	14-22 18 (2)	0,2-0,7 0,51 (11)	0,5-1,05 0,86 (20)	0,2-0,5 0,33 (10)
VV-4	1,3-1,5 1,44 (10)	0,2-0,25 0,23 (25)	- -	0,2-0,7 0,39 (8)	- -	- -
ADR-42	1,2-1,5 1,38 (20)	0,2-0,35 0,26 (20)	15-24 19,5 (2)	0,15-0,9 0,61 (20)	0,9-0,45 0,70 (20)	0,25-0,4 0,33 (20)
AR-38	1,1-1,4 1,27 (40)	0,03-0,3 0,22 (35)	28-33 30,6 (5)	0,2-1 0,48 (35)	0,15-0,7 0,41 (25)	0,2-0,35 0,26 (20)
EM-10	1,2-1,4 1,3 (20)	0,2-0,4 0,23 (20)	27-29 28,25 (4)	0,2-0,9 0,49 (20)	0,4-0,8 0,5 (20)	0,15-0,4 0,29 (20)
Totales	1,1-1,5	0,2-0,4	14-33	0,2-1	0,15-1,05	0,15-0,5
F. Attems	1,2-1,5 1,34 (50)	0,2-0,4 0,31 (35)	22-26 23,3 (6)	0,3-1,3 0,64 (35)	0,2-1 0,62 (40)	0,2-0,5 0,35 (35)

La muestra F-6 se diferencia del resto por presentar una alta densidad de tabularios, rasgo que sí consideramos de interés sistemático. No obstante, y teniendo en cuenta la altísima variabilidad morfológica de la especie a la que se asigna el material, así como los problemas de definición que dicha especie presenta, consideramos a esta colonia coespecífica con el resto de las formas descritas, aunque posiblemente pueda ser atribuida a una variedad o subespecie distinta de la de éstas.

Tanto por los rasgos cuantitativos indicados, como por la morfología del aparato septal, los ejemplares cantábricos se aproximan a varias formas descritas en la literatura como diversas subespecies y variedades de *Heliolites porosus*, principalmente *H. porosus* de Milne-Edwards & Haime, 1853 y *H. porosus* ssp. A, B y C de Iven (1980), así como a dos de los cuatro especímenes figurados por Goldfuss (1826) y descritos por Lecompte (1936) como *H. porosus* Type A y *H. porosus* Type B, respectivamente.

Todas estas formas (incluyendo los ejemplares de Lecompte que forman parte del material original de Goldfuss), junto con otras, son consideradas por Birenheide (1985) como sinónimas de *Heliolites intermedius* Le Maître, 1947. Como indicamos en la discusión de las formas atribuidas a

Heliolites barrandei Penecke, la precariedad en el establecimiento de la especie marroquí nos induce a no emplearla, por el momento, en nuestras asignaciones.

Por otro lado, *H. porosus* es la especie devónica más citada dentro de la familia Heliolitidae y todos los autores coinciden en señalar su altísima variabilidad morfológica, puesta en evidencia mediante el establecimiento de múltiples variedades sin interés estratigráfico y sólo diferenciadas por ligeras variaciones en algunos de sus rasgos cuantitativos o en el desarrollo de su aparato septal.

De todas las formas descritas en la literatura, las tres subespecies de Iven (*op. cit.*) y los ejemplares de Goldfuss nombrados por Lecompte (1936) como Types A y B se aproximan especialmente al material cantábrico, diferenciándose de éste por variaciones mínimas en algún rasgo cuantitativo. Lamentablemente, atribuir nuestros ejemplares a una subespecie representada por las formas citadas resulta problemático por varios motivos. En primer lugar, las subespecies creadas por Iven están basadas en 1 o 2 ejemplares, no siempre completos y de los que no se aportan todos los datos cuantitativos requeridos para su correcta caracterización. Por otro lado, los "tipos" de Lecompte corresponden,

en ambos casos, a descripciones de un único ejemplar, lo que impide conocer el alcance real de las subespecies y "tipos" citados.

Ante esta situación, proporcionar un nombre subespecífico al material cantábrico sin realizar una revisión previa del material implicado en esta discusión, sólo contribuiría a aumentar la confusión. Por ello, asignamos nuestro material a la especie de *H. porosus*, indicando que, dentro de esta especie, los ejemplares cantábricos están caracterizados por tabularios de pequeño diámetro y se aproximan morfológicamente a los especímenes citados en la lista de sinonimias.

Distribución. Los ejemplares cantábricos son de edad Givetense superior. Los dos ejemplares descritos por Lecompte (1936) proceden respectivamente del Devónico del Eifel y del Devónico de Heisterstein, sin más precisiones. *H. porosus* ssp. A y ssp. B de Iven (1980) proceden de la Formación Odershäuser Schichten, de edad Givetense inferior mientras que la subespecie C de este mismo autor proviene de Wiedenester Schichten, también del Givetense inferior.

Referencias

- Birenheide, R. (1985): *Chaetetida und tabulate Korallen des Devon. Leitfossilien*, 3: 1-249.
- Birenheide, R. and Kaya, O. (1987): Stratigraphy and Middle Devonian corals of the Adapazari area, N.W. Turkey. *Senckenbergiana Lethaea*, 68(1/4): 263-303.
- Dixon, O. A. (1974): Late Ordovician *Propora* (Coelenterata: Heliolitidae) from Anticosti Island, Quebec, Canada. *J. Paleont.*, 48: 568-585.
- Fernández, L. P., Fernández-Martínez, E., García-Ramos, J. C., Méndez-Bedia, I. and Soto, F. (1997): A sequential approach to the study of reefal facies in the Candás and Portilla Formations (Middle Devonian) of the Cantabrian Zone (NW Spain). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)*, 92(1-4): 23-33.
- Fernández-Martínez, E. (1993): *Tabulados y chaetetidos de las Formaciones Moniello-Santa Lucía y Candás-Portilla (Devónico, Cordillera Cantábrica, NW de España)*. Tesis no publicada. Universidad de Oviedo. 530 pp.
- Flügel, H. (1956): Revision der ostalpinen Heliolitina. *Mitt. Mus. Bergb. Graz*, 17: 55-102.
- Goldfuss, G. A. (1826-1833): *Petrefacta Germaniae*. Erster Theil:-12S:1-252.
- Hubmann, B. (1997): Remarks on the history of *Heliolites barrandei* Penecke, 1887, type species of *Pachycanalicula* Wentzel, 1895. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)*, 91(1-4): 231-243.
- Iven, Ch. (1980): Alveolitiden und Heliolitiden aus dem Mittel- und Oberdevon der Bergischen Landes (Rheinisches Schiefer Gebirge). *Palaeontographica Abt. A*, 167: 121-179.
- Kettnerová, M. (1932): Note on the species *Heliolites barrandei* Penecke and *vesiculosus* Penecke. *Vestn. Státn. Geol. Úst. Českoslov. Republ.*, 8(6): 273-281.
- Lecompte, M. (1936): Revision des tabulés Dévoniens décrits par Goldfuss. *Mém. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg.*, 75: 1-112.

Conclusiones

El material hallado hasta la fecha en las secciones del Devónico cantábrico no es abundante ni está siempre bien conservado, hecho que, junto a la caótica situación sistemática del género *Heliolites*, dificulta la caracterización concreta de estos taxones. No obstante, la realización de un análisis exhaustivo tanto cuantitativo como cualitativo de este material, nos ha permitido realizar una asignación sistemática a nivel específico y reconocer diversas claves paleobiológicas (significado del espaciado de tabulas y diafragmas) y tafonómicas (influencia de los procesos diagenéticos en la obliteración del aparato septal) que han de ser tenidas en cuenta en los estudios sistemáticos sobre este grupo de corales.

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución a los proyectos CICYT PB-92-1008 y PICG 421. El material de comparación fue estudiado en el marco de la Acción Integrada Hispano-Austriaca (HUA995-0038) realizada en el año 1996. La autora agradece especialmente los comentarios y sugerencias realizados por los dos revisores de este trabajo, Dres. Soto Fernández y Marcos Vallaure.

- Lee, D.-J., Young, G. A. and Noble, J. P. A. (1990): Heterochronic evolution in the *Heliolites interstinctus-decipiens* lineage of the Chaleur Bay region, eastern Canada. *Lethaia*, 23: 11-20.
- Le Maître, D. (1934): Etudes sur la faune des calcaires dévoniens du Bassin d'Anceis. *Mem. Soc. Géol. Nord.*, XII(4): 1-254.
- Le Maître, D. (1947): Contribution à l'étude du Dévonien du Tafilalet. II. Le récif coralligène de Ouhilane. *Not. Mém. Serv. Géol. Maroc.*, 67: 1-112.
- Méndez-Bedia, I. (1976): Biofacies y litofacies de la Formación Moniello-Santa Lucía (Devónico de la Cordillera Cantábrica, NW de España). *Trab. Geol. Univ. Oviedo*, 9: 1-193.
- Méndez-Bedia, I., Soto, F. and Fernández-Martínez, E. (1994): Devonian reef types in the Cantabrian Mountains (NW Spain) and their faunal composition. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 172: 161-183.
- Milne-Edwards, H. and Haime, J. (1853): A monograph of the British fossil corals. Fourth Part. Corals from the Devonian formation. *Palaeontograph Soc. London*, 7(20): 211-244.
- Noble, J. P. A. and Young, G. A. (1984): The Llandoverly-Wenlock heliolitid corals from New Brunswick, Canada. *J. Paleont.*, 58(3): 867-884.
- Noble, J. P. A. and Lee, D.-J. (1990): Ontogenies and astogenies and their significance in some favositid and heliolitid corals. *J. Paleont.*, 64(4): 515-523.
- Penecke, K. A. (1887): Ueber die Fauna und das Alter einiger paläozoischer Korallenriffe der Ostalpen. *Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges.*, 39: 267-276.
- Wentzel, J. (1895): Zur Kenntnis der Zoantharia Tabulata. *Denkschriften der kaiserialich-königlichen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 62:479-516.
- Young, G. A. and Noble, J. P. A. (1990): Silurian Heliolitidae (Anthozoa, Tabulata) from the Chaleurs Bay Region, Canada. *J. Paleont.*, 64(1): 44-60.
- Young, G. A. and Elias, R. J. (1993): Biometry and intraspecific variation in favositid and heliolitid corals. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 164: 283-291.