

Esperanza M. Fernández-Martínez
Isabel Méndez-Bedia
Francisco M. Soto Fernández

LOS ARRECIFES DEVÓNICOS DE LA CORDILLERA CANTÁBRICA:
ORGANISMOS CONSTRUCTORES Y TIPOS DE
BIOCONSTRUCCIONES

Separata de

MEMORIAS DE LAS VII JORNADAS ARAGONESAS DE PALEONTOLOGÍA
"LA ERA PALEOZOICA. EL DESARROLLO DE LA VIDA MARINA".

Homenaje al Prof. Jaime Truyols

INSTITUCIÓN «FERNANDO EL CATÓLICO» (C.S.I.C.)
Excma. Diputación de Zaragoza
Zaragoza, 2001

LOS ARRECIFES DEVÓNICOS DE LA CORDILLERA CANTÁBRICA: ORGANISMOS CONSTRUCTORES Y TIPOS DE BIOCONSTRUCCIONES

Esperanza M. FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ¹, Isabel MÉNDEZ-BEDIA²
y Francisco M. SOTO FERNÁNDEZ

Resumen. Este trabajo resume el conocimiento actual sobre los arrecifes del Devónico de la Cordillera Cantábrica, indicando el contexto general en el que tuvo lugar su desarrollo, los requerimientos medioambientales de las comunidades arrecifales y los rasgos básicos de los organismos constructores. Se aportan ejemplos de diferentes tipos de bioconstrucciones clasificadas en función de la morfología de los organismos constructores y del tipo de caliza arrecifal.

Palabras clave. Arrecifes, corales rugosos, corales tabulados, estromatopóridos, Devónico, Cordillera Cantábrica.

Abstract. This paper summarizes the current knowledge on the Devonian reefs of the Cantabrian Mountains. The general context of their development, some environmental requirements of the old reefal communities and the main features of the reef-building organisms are indicated. On the basis of reef builders morphology and reefal limestone types, some examples of different kinds of reefs are given.

Key words. Reefs, rugose corals, tabulate corals, stromatoporoids, Devonian, Cantabrian Mountains.

¹ Depto. de Ingeniería Minera. Universidad de León. C/ Jesús Rubio, 2. E-24071 León. España.

² Depto. de Geología. Universidad de Oviedo. C/ Jesús Arias de Velasco, s/n. E-33005 Oviedo. España.

INTRODUCCIÓN

El Devónico es un periodo del Paleozoico que abarca entre hace 410 y 355 millones de años. Durante este lapso de tiempo los continentes mostraban una disposición muy diferente a la actual, con dos grandes masas continentales (Gondwana y Euroamérica) en el Hemisferio Sur, separadas por el Océano Reico, y varios pequeños continentes ocupando posiciones en el Hemisferio Norte. En este periodo, la actual Península Ibérica estaba situada en el norte del gran continente Gondwana, en una posición próxima al Ecuador (Fig. 1A).

Siempre que no existan factores limitantes, esta ubicación geográfica es potencialmente favorable para el desarrollo de arrecifes y, por este motivo, varios afloramientos del Devónico de la Península Ibérica contienen bioconstrucciones (Fig. 1B). Entre ellos pueden citarse la Cordillera Cantábrica (donde existe el mayor número y diversidad de arrecifes; MÉNDEZ-BEDIA *et al.*, 1994), Pirineos y Dominio norte de Ossa-Morena.

Los organismos que intervienen en la edificación de arrecifes surgen a principios del Paleozoico, pero aunque el registro arrecifal en otras partes del mundo abarca todos los periodos de esta era, en la Península Ibérica, y a excepción de los arrecifes cámbricos de arqueociatos y microbios (ver PEREJÓN *et al.*, en este mismo volumen), no se conocen bioconstrucciones hasta el Devónico. Este hecho es debido a diversas causas, principalmente de tipo paleogeográfico y sedimentológico.

DEVÓNICO (EMSIENSE SUPERIOR)



Figura 1.A. Esquema paleogeográfico del Devónico. Nótese la posible ubicación de la Península Ibérica (según GARCÍA-ALCALDE, 1997).

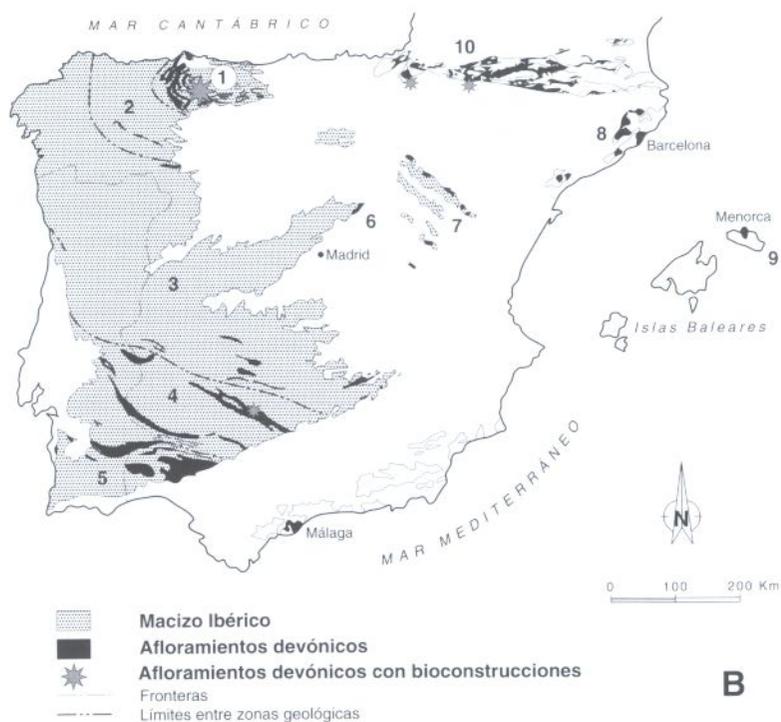


Figura 1.B. Mapa de la Península Ibérica donde aparecen los afloramientos de materiales devónicos, indicando aquellos que presentan arrecifes. En punteado, Macizo Ibérico; 1, Zona Cantábrica; 2, Zona Asturoccidental-Leonesa; 3, Zona Centro-Ibérica; 4, Zona de Ossa-Morena; 5, Zona Sud-Portuguesa; 6, Guadarrama; 7, Cordillera Ibérica; 8, Cordilleras Costeras Catalanas; 9, Cordillera Bética; 10, Pirineos. (Modificado de GARCÍA-ALCALDE *et al.*, 2000.)

GENERALIDADES

Arrecifes

El concepto de arrecife tiene múltiples acepciones tanto desde el punto de vista biológico como geológico (NELSON *et al.*, 1962; HECKEL, 1974; WILSON, 1975; ESTEBAN, 1975; JAMES y BOURQUE, 1992; entre otros muchos). Esta multiplicidad deriva del hecho de que los arrecifes son elementos eminentemente dinámicos, resultantes de un delicado balance entre la construcción (realizada básicamente por el crecimiento esquelético de organismos), la sedimentación, la cementación y la destrucción tanto biológica

como mecánica (Fig. 2). El gran número y diversidad de factores que intervienen genera una tipología arrecifal muy amplia. Desde el punto de vista geológico, esta variabilidad aumenta y se complica considerablemente al introducir el factor tiempo, con los subsiguientes cambios diagenéticos.

En este trabajo limitaremos el concepto de arrecife a cualquier estructura resultante de la acción constructora de ciertos grupos de organismos, la cual se traduce —en el registro sedimentario— en depósitos calcáreos de morfología y tamaño muy diverso, constituidos por un alto porcentaje de esqueletos, no transportados, de los organismos generadores.

En cualquier caso, y puesto que los arrecifes son el resultado de la actividad biológica de determinados seres vivos, la formación de un arrecife está estrechamente ligada al desarrollo de los organismos constructores existentes en cada momento geológico y se encuentra en íntima dependencia con los factores que controlan el crecimiento de dichos organismos. Estos factores son, básicamente, aguas cálidas, limpias, oxigenadas y con nutrientes. Hoy día, y debido a estos requerimientos, los arrecifes se desarrollan en aguas marinas de zonas tropicales, someras, bien batidas y en las cuales no existe un aporte importante de sedimentos terrígenos o un exceso de nutrientes.

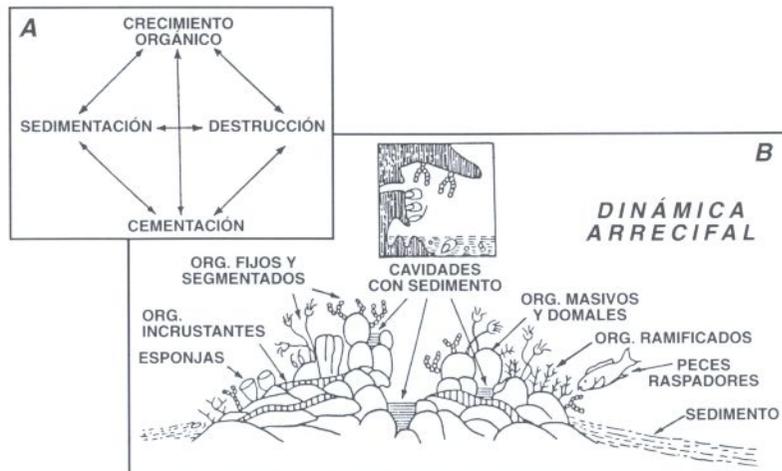


Figura 2. Esquema que muestra la dinámica de un arrecife actual (modificado de JAMES y BOURQUE, 1992).

Organismos constructores

En la actualidad, los principales organismos generadores de arrecifes son los corales escleractinios, pero los grupos que han ejercido este papel constructor han sido muy diversos en diferentes momentos de la historia geológica. En concreto, y durante el Devónico, los principales organismos arrecifales fueron los estromatoporoides (también llamados estromatopóridos) y dos grupos de corales: tabulados y rugosos. Junto a ellos, aunque con mucha menor importancia edificadora, puede citarse a los briozoos y a las esponjas del grupo de los quetétidos.

Los estromatoporoides son un grupo de invertebrados marinos, conocidos únicamente a través del registro fósil desde el Paleozoico inferior (Ordovícico) hasta finales del Mesozoico (Cretácico). Sus afinidades biológicas no están aún firmemente establecidas; actualmente, la mayoría de especialistas del grupo consideran que fueron esponjas calcáreas y los incluyen dentro del Filo Porifera en la Clase Stromatoporoidea (STEARNS, 1980). Estos organismos segregaron un esqueleto calcáreo con morfología variada, básicamente laminar, tabular, domal (hemisférica), bulbosa y ramificada, existiendo una gradación entre estas formas de modo que muchas veces sólo pueden describirse como irregulares. Internamente, la estructura básica de los estromatoporoides está constituida por elementos esqueléticos paralelos a la superficie de crecimiento (láminas) y por otros perpendiculares a las láminas (pilares; Lám. 1, figs. 2, 3), o bien por una estructura amalgamada en la que los elementos estructurales no se diferencian bien. En muchos estromatoporoides el esqueleto puede estar interrumpido por un sistema de canales estrellados y ramificados denominados astrorrizas; en ocasiones, el crecimiento pudo haber sido episódico dando lugar a la formación de bandas denominadas latiláminas, que están constituidas, a su vez, por conjuntos de láminas.

Los rugosos, también llamados tetracoralarios, son una clase de corales exclusivamente fósil (Ordovícico-Pérmico, aunque con épocas de auge en el Silúrico, Devónico y Pérmico). Generaron un esqueleto calcáreo de morfología muy variada según se trate de formas solitarias, que viven aisladas, o coloniales, que constituyen comunidades. En las formas solitarias el esqueleto suele tener forma de taza o cono invertido, mientras que las colonias pueden adquirir morfologías muy diversas desde tabulares a domales o ligeramente irregulares. En ambos casos, la pared de este esqueleto se encuentra rodeada por una costra calcárea, segregada a modo de anillos concéntricos, y que confiere al coral un aspecto de cierta rugosidad, de donde viene el nombre de corales rugosos. Otra característica de este grupo es la presencia de septos o tabiques verticales dispuestos radialmente en el interior del esqueleto ocupado por el pólipos (Lám. 1, fig. 1). Los septos se encuentran

también en los corales actuales, los escleractinios, pero la forma de generarse esta estructura en ambos grupos es diferente, ya que en los rugosos se forman en series sucesivas de cuatro septos (de ahí el nombre de tetracoralarios) mientras que en los escleractinios lo hacen a través de ciclos de seis septos (por lo que también se llaman hexacoralarios). Existen también estructuras esqueléticas transversales a los septos como las tábulas y otras más complejas como los disepimientos (Lám. I, fig. 5) o la columela.

La Clase Tabulata engloba un conjunto de corales siempre modulares y exclusivamente paleozoicos (Ordovícico-Pérmico), caracterizados por mostrar una gran sencillez estructural y por que, en general, carecen de una estructura básica en otros grupos de corales, los septos. Sus esqueletos calcáreos están constituidos por pequeños tubos o coralitas, segregadas de forma individual por cada pólipo de la colonia, que se unen de múltiples maneras para elaborar colonias de morfología muy diversa, desde masivas a ramificadas, en ocasiones muy irregulares, existiendo también formas peculiares. En el interior de estos tubos, tan sólo se desarrollan pequeñas tablillas perpendiculares a la dirección de crecimiento (tábulas) y algunas espinas más o menos complejas; la presencia de poros en las paredes aseguraba la comunicación entre los individuos que integraban la colonia. Esta simplicidad estructural permitió a los tabulados generar formas muy dispares, capacitándolos para vivir en condiciones ambientales diversas. Dos familias de tabulados actuaron, durante el Devónico, como constructores arrecifales. Los favosítidos, que segregaron colonias con coralitas aproximadamente poligonales y hábitos de masivos a ramificados. Y los alveolítidos (Lám. I, fig. 4), formados por minúsculas coralitas, los cuales poseyeron una gran plasticidad fenotípica y una altísima capacidad de regeneración tras las necrosis por ataques de otros organismos o tras la caída de sedimentos, hecho que les convirtió en habitantes conspicuos de arrecifes desarrollados en aguas poco agitadas.

Debido a que estos taxones se encuentran, en general, extintos, no puede afirmarse con rotundidad que sus exigencias vitales hayan sido similares a las de los actuales escleractinios. No obstante, datos complementarios procedentes de diversas disciplinas parecen apuntar en este sentido.

Lámina I. Algunos organismos constructores de los arrecifes devónicos, tal y como se observan en lámina delgada. 1. Coral rugoso colonial del género *Medusaephyllum* (x 2,5). 2. Sección longitudinal de un estromatopórido del género *Actinostroma* (x 5). 3. Sección tangencial del ejemplar anterior (x 5). 4. Relaciones entre organismos: una rama de coral tabulado (*Thamnopora*) ha sido utilizada por una esponja como base de asentamiento. Sobre ella, a su vez, se ha desarrollado un coral tabulado masivo (*Platyaxum*) (x 2). 5. Sección longitudinal de un coral rugoso del subgénero *Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*) (x 1,5).

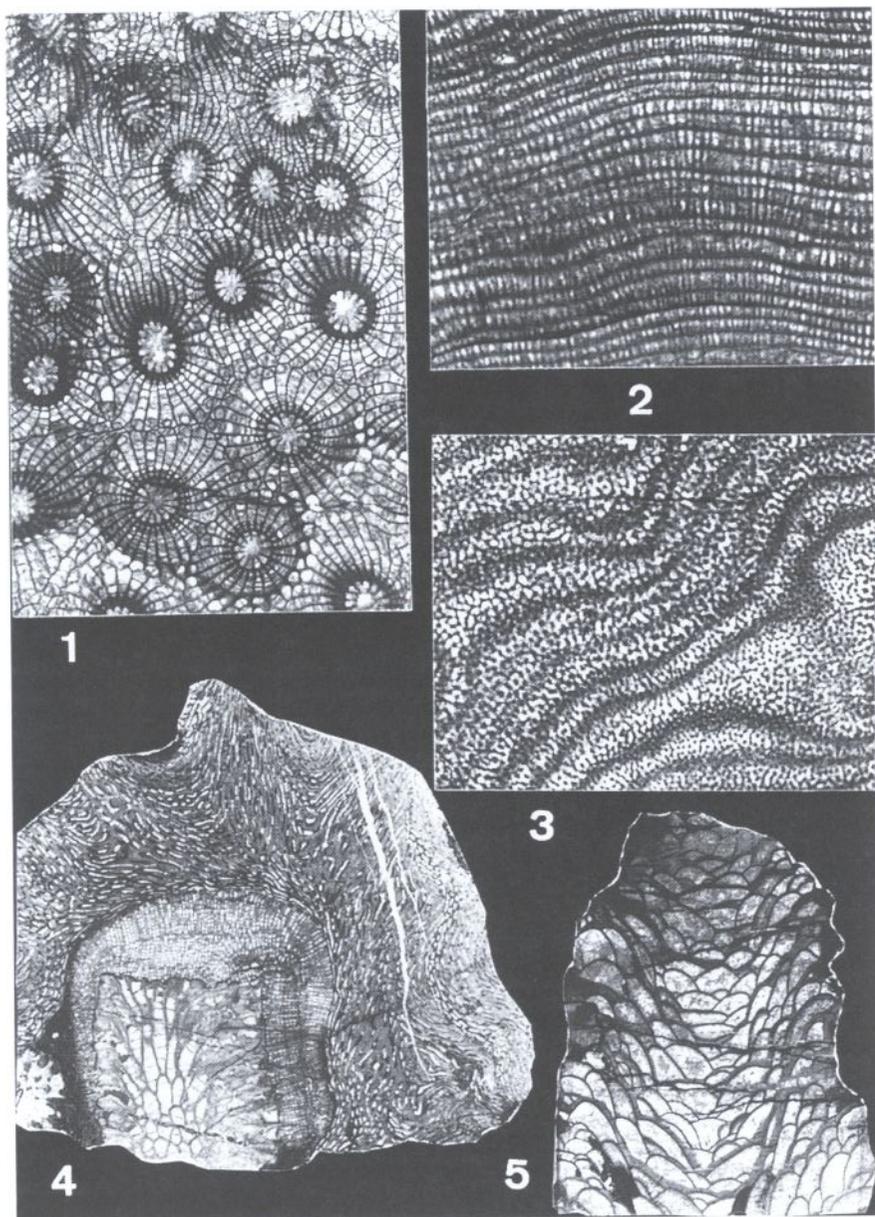


Lámina I.

Morfologías de los organismos constructores y tipos de calizas arrecifales

Se ha comprobado que existe una estrecha relación entre la morfología que adoptan los esqueletos de los organismos constructores y las condiciones físico-químicas del ambiente en el cual se desarrollan. A grandes rasgos, los factores que más influyen en la morfología esquelética son la energía del agua, la profundidad, la tasa de sedimentación y la luz, tal como se detalla en la figura 3.

Las diferencias en la forma del esqueleto condicionan las relaciones organismo/sedimento y, consecuentemente, determinan el tipo de roca



Figura 3. Esquema que muestra la relación entre distintos parámetros ambientales, la morfología de los esqueletos generados por los organismos constructores y el tipo de calizas resultante en cada caso (muy modificada a partir de varias figuras de JAMES y BOURQUE, 1992).

arrecifal resultante. Los principales tipos de calizas arrecifales (EMBRY y KLOVAN, 1971) son tres, definidos según intervengan en su configuración organismos con formas de crecimiento predominantemente ramificadas (calizas tipo *bafflestone*), laminares/tabulares (calizas tipo *bindstone*) o domales a irregulares (tipo *framestone*) (Fig. 4). Además de los indicados, existen otros dos tipos de calizas ligadas a las bioconstrucciones, pero constituidas por esqueletos que han sufrido un transporte. Se trata de las calizas de tipo *floatstone* y *rudstone*, diferenciadas porque las primeras contienen fragmentos orgánicos de menor tamaño y mayor cantidad de sedimentos que las segundas.

En un arrecife fósil, estos tres tipos de calizas se distribuyen tanto de forma espacial (horizontal) como temporal (vertical). Así, desde el punto de vista espacial y en un momento dado, podemos observar diferentes

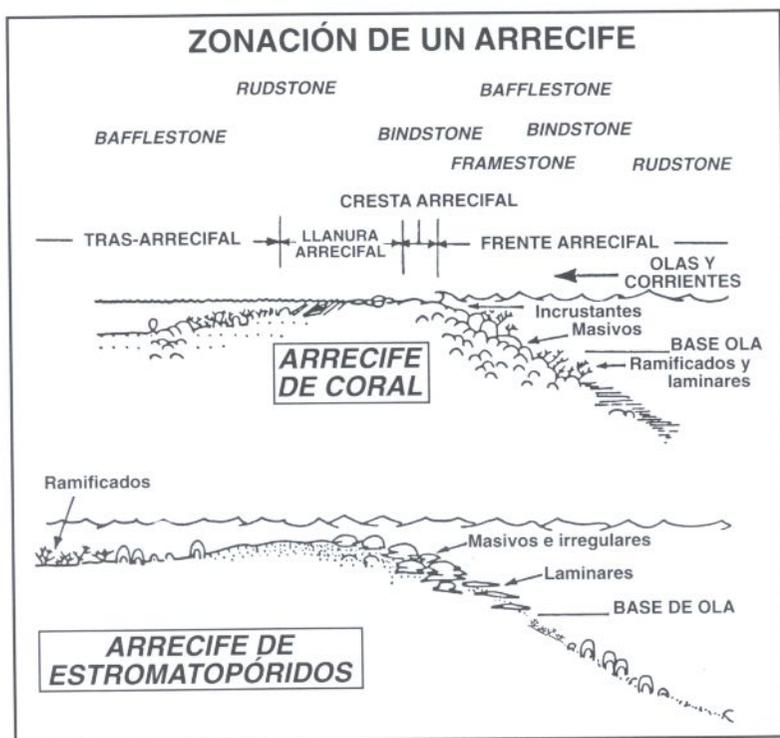


Figura 4. Esquemas ideales de la distribución de organismos y tipos de calizas en un arrecife de coral y en otro de estromatoporoideos (modificado de JAMES y BOURQUE, 1992).

zonas en un arrecife caracterizadas por distintas condiciones ambientales, en las cuales proliferarán organismos con determinadas morfologías y que, a su vez, condicionarán el tipo de caliza resultante (Fig. 4).

Además, la evolución en el tiempo de un arrecife muestra una sucesión vertical de organismos, morfologías y tipos de caliza, que muchos autores han asimilado a una sucesión ecológica. En un trabajo clásico, WALKER y ALBERSTADT (1975) definieron un modelo de evolución arrecifal basado en la sucesión de cuatro estadios de desarrollo y en el que se aprecian claramente las variaciones indicadas (Fig. 5).

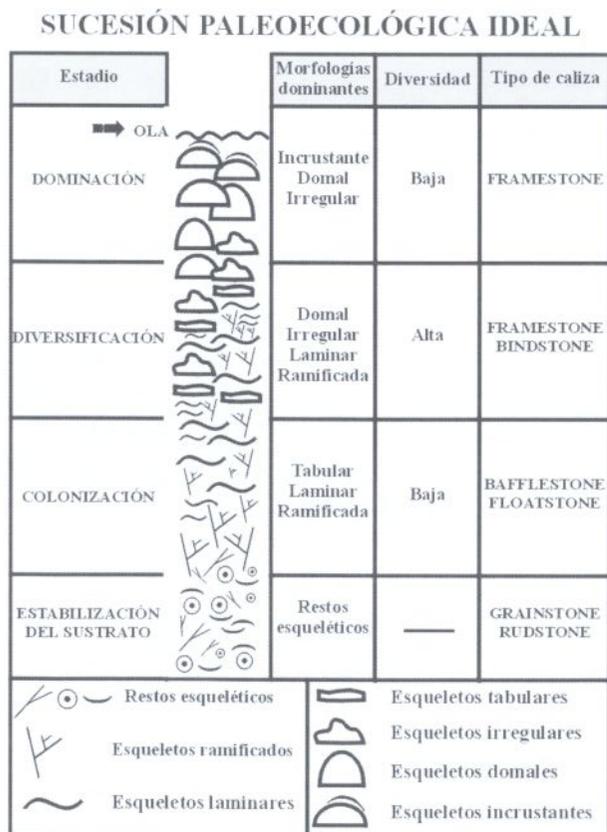


Figura 5. Esquema de sucesión ecológica ideal, muy modificado a partir del propuesto por WALKER y ALBERTSTADT (1975) y según observaciones realizadas en los arrecifes devónicos de la Cordillera Cantábrica.

En cualquier caso, no es habitual encontrar en los afloramientos capas caracterizadas por un tipo único y exclusivo de calizas, siendo frecuente los casos intermedios entre *bafflestone* y *bindstone* o entre éstas y las *calizas framestone*.

ARRECIFES EN EL DEVÓNICO CANTÁBRICO

Episodios arrecifales

Desde un punto de vista estratigráfico, el Devónico de la Zona Cantábrica ha sido dividido en dos dominios caracterizados por distintas facies (BROUWER, 1964). El Dominio Astur-Leonés presenta una alternancia de formaciones carbonatadas y detríticas depositadas en una plataforma marina somera. Contiene una abundante y variada fauna bentónica, así como numerosos ejemplos de bioconstrucciones, en algunos casos muy bien desarrolladas. Por el contrario, el Dominio Palentino se caracteriza por una alternancia de calizas nodulares y pizarras, con fauna pelágica propia de medios más tranquilos y ligeramente más profundos que los del dominio anterior, y con un desarrollo arrecifal escaso y muy localizado. Por tanto, los ejemplos descritos en este trabajo proceden del Dominio Astur-Leonés.

Durante el Devónico, las plataformas marinas de la Zona Cantábrica se situaban en latitudes tropicales (Fig. 1A), con condiciones favorables para el desarrollo de arrecifes. No obstante, la sedimentación detrítica que, de forma alternante, se produjo durante este periodo, con entrada de materiales a las plataformas cantábricas, supuso la inhibición temporal del desarrollo de los mismos. Este cambio de régimen sedimentario determinó la existencia de hasta siete episodios arrecifales, desde el Devónico Inferior (Praguiense) al Devónico Superior (Frasniense superior), cada uno de ellos con peculiaridades propias y de importancia muy desigual. Los dos primeros y los dos últimos de estos episodios fueron locales y de escasa entidad. El tercero de ellos tuvo una importancia relativa mientras que el cuarto y el quinto de estos episodios fueron, sin duda, los que presentaron un mayor desarrollo. La posición temporal y estratigráfica de cada uno de ellos se representa en la figura 6.

Tipos de bioconstrucciones

En este apartado se describirán algunos ejemplos de bioconstrucciones correspondientes a los episodios de mayor entidad, haciendo referencia de modo especial a los organismos constructores, sus morfologías, el tipo de calizas arrecifales y las condiciones ambientales más probables bajo las cuales se generaron dichas bioconstrucciones. Para una clasificación más

UNIDADES CRONOESTRATIGRÁFICAS		DOMINIO ASTUR-LEONÉS		PRINCIPALES EPISODIOS ARRECIFALES
		ASTURIAS	LEÓN	
DEVÓNICO SUPERIOR	FAMENIENSE	Fm. Candamo	Fm. Baleas	
	FRASNIENSE		Fm. Ermita	
			Fm. Fueyo	
			Caliza de Crémenes	
		Fm. Piñeres	Fm. Nocado	
DEVÓNICO MEDIO	GIVETIENSE	Fm. Candás	Caliza Valdoré	
			Fm. Portilla	
	EIFELIENSE	Fm. Naranco	Fm. Huergas	
DEVÓNICO INFERIOR	EMSIENSE	Fm. Moniello	Fm. Santa Lucía	
		Fm. Aguión	Grupo La Vid	
	Fm. Ferroñes	Grupo Rañeces		
	Fm. Bañugues			
	PRAGUIENSE	Fm. Nieva		
	LOCHKOVIENSE	Fm. Furada	Fm. San Pedro	

Figura 6. Columna estratigráfica general para el Devónico de la Zona Cantábrica, donde se indican las formaciones lateralmente equivalentes en las vertientes norte (Asturias) y sur (León) de la Cordillera Cantábrica. La última columna indica la posición estratigráfica e importancia de los eventos arrecifales.

exhaustiva de las mismas, puede acudir a los trabajos de SOTO *et al.* (1994) y de MÉNDEZ-BEDIA *et al.* (1994). No obstante, conviene advertir que los ejemplos seleccionados corresponden a niveles muy concretos y que, en la práctica, resulta frecuente encontrarse bioconstrucciones mixtas entre las citadas.

BIOCONSTRUCCIONES DE ORGANISMOS RAMIFICADOS. CALIZAS *BAFFLESTONE*

Los principales organismos constructores de morfología ramificada que, en la Cordillera Cantábrica, construyeron niveles arrecifales fueron los corales rugosos y tabulados. Amplias praderas de colonias con formas arbustivas generaron bioconstrucciones constituidas por niveles estratificados, perfectamente concordantes con las capas limítrofes y denominados biostromos (CUMMINGS, 1932).

Un ejemplo de este tipo de unidad arrecifal aparece bien expuesto dentro del Grupo La Vid (Emsiense superior; Fig. 6), en el clásico yacimiento de Colle (vertiente sur de la Cordillera Cantábrica, provincia de León). Está edificado principalmente por corales rugosos del género *Synaptophyllum* (Lám. I, fig. 1), que forman colonias de ramas gruesas, cada una de las cuales albergaba un único individuo. Entre estas ramas crecían, esporádicamente, colonias masivas (*Favosites*) y ramificadas (*Thamnopora*) de corales tabulados, algunos estromatoporoideos (*Stromatopora*), así como diversos géneros de braquiópodos (principalmente atrípidos). En conjunto se desarrollan tres niveles construidos de espesor inferior a 1 m, formando calizas arrecifales de tipo *bafflestone* (Lám. II, fig. 1).

Otro ejemplo de biostromo construido, en este caso exclusivamente por corales rugosos, se reconoce en la Formación Santa Lucía (Emsiense superior; Fig. 6), concretamente en la localidad de El Millar (vertiente sur de la Cordillera Cantábrica, provincia de León). Se trata de pequeños biostromos, de espesor inferior a 0,5 m y constituidos por calizas *bafflestone* (Lám. II, fig. 2). Los organismos constructores, pertenecientes al subgénero *Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*), crecían en colonias ramificadas formadas por coralitas cilíndricas, con cálices en forma de embudo y cuyo rasgo básico es la ausencia de septos y el desarrollo, en su lugar, de estructuras vesiculosas (disepimentos; Lám. I, fig. 5).

Ya en la Formación Portilla (Givetiense superior) son frecuentes los biostromos constituidos principalmente por corales tabulados. Un ejemplo espectacular puede observarse en la localidad de Estación de Matallana (vertiente sur de la Cordillera Cantábrica, provincia de León). En esta sucesión afloran niveles estratificados de espesor variable, no superior a 3 m, de tipo *bafflestone*, constituidos por ramas de *Thamnopora*, frecuentemente intercaladas con fragmentos laminares de colonias foliares pertenecientes

al género *Platyaxum* (Lám. II, fig. 3). Entre estos corales tabulados crecieron diversos corales rugosos tanto solitarios como coloniales (phillipsastreidos).

Estos biostromos son el resultado del crecimiento arrecifal en medios de aguas tranquilas y, por tanto, con una moderada tasa de sedimentación, hecho que se refleja en la presencia de un porcentaje variable, pero relativamente alto, de matriz arcillosa entre los esqueletos coralinos. Se trataba, en general, de zonas de cierta profundidad o bien protegidas del mar abierto por una barrera. Al menos en parte, esto es debido a que las delicadas colonias ramificadas no podían sobrevivir en aguas agitadas, pero en cambio, no exigían altas tasas de luminosidad.

Además de estos requerimientos, las larvas de los corales precisaban un sustrato duro sobre el que asentarse firmemente y poder así desarrollarse. En un inicio del crecimiento arrecifal, estos sustratos duros solían ser fragmentos esqueléticos de organismos más generalistas, como los braquiópodos o los crinoideos que estabilizaban sustratos blandos posibilitando de esta manera el asentamiento de las plánulas coralinas (Fig. 5). Tras esta etapa inicial, y si las condiciones de luz, oxigenación y temperatura de las aguas eran favorables, se producía la colonización de estos suelos por los primeros corales coloniales, principalmente de hábito ramificado, que podían llegar a proliferar intensamente, generando así biostromos como los anteriormente descritos.

Por tanto, las praderas de organismos ramificados que generaban los biostromos podían desarrollarse en los primeros estadios de la sucesión arrecifal pero también eran habituales en zonas protegidas cuando el arrecife estaba próximo a su clímax.

BIOCONSTRUCCIONES DE ORGANISMOS LAMINARES Y TABULARES. CALIZAS *BINDSTONE*

Los organismos constructores de estos niveles mostraban una importante variación en los distintos momentos del desarrollo arrecifal en la Cordillera Cantábrica. Todos ellos contribuyeron a la generación de calizas de tipo *bindstone* conformando, en general, unidades con rasgos biostromales.

El ejemplo más antiguo se desarrolla en la parte alta del Grupo Rañeces (Emsiense superior; Fig. 6), que aflora de forma espectacular en la costa asturiana, en la localidad conocida geológicamente como Plataforma de Arnao (vertiente norte de la Cordillera Cantábrica, provincia de Asturias). Los organismos constructores son corales tabulados pertenecientes al grupo de los alveolítidos que tienen forma de domo muy aplanado, así como grandes briozoos laminares. Estas colonias casi planas albergaron en sus caras inferiores una rica fauna de organismos incrustantes tales como braquiópodos.



1



2



3



4



5



6

Lámina II. Ejemplos de construcciones arrecifales en el Devónico de la Cordillera Cantábrica. 1. Biostromo de corales rugosos (*Synaptophyllum*) en Colle, Grupo La Vid. 2. Biostromo de corales rugosos del subgénero *Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*) en la localidad de El Millar, Formación Santa Lucía. La dimensión horizontal equivale a 1 m. 3. Fragmentos de corales, principalmente ramificados, en la localidad de Matallana, Formación Portilla. La dimensión horizontal equivale a 25 cm. 4. Aspecto de una caliza de tipo *bindstone*, constituida principalmente por grandes estromatopóridos, en la localidad del Arroyo del Puerto, Formación Santa Lucía. 5. Aspecto de capas formadas por estromatopóridos y corales de morfología tabular, constituyendo calizas *bindstone*, localidad Perán, Formación Candás. 6. Gran estromatopórido domal que forma parte de una caliza de tipo *framestone*, localidad Aviados, Formación Santa Lucía.

dos, minúsculas colonias de briozoos y pequeños corales tabulados de hábito reptante. La unidad biostromal descrita se encuentra inmersa en un parche arrecifal de unos 5 m de espesor máximo, desarrollado en una plataforma marina somera bajo condiciones ambientales de moderada energía y dentro del cual representa un estadio avanzado de la sucesión ecológica.

Tanto en la Formación Santa Lucía como en su equivalente lateral, la Formación Moniello, se conocen diversas unidades arrecifales constituidas por calizas *bindstone* y desarrolladas en su parte media, de edad Emsiense superior (Fig. 6). Uno de los mejores ejemplos aflora en la localidad denominada Arroyo del Puerto (vertiente sur de la Cordillera Cantábrica, provincia de León). Está constituido por una variada fauna caracterizada por la morfología laminar y tabular de los esqueletos (Lám. II, fig. 4), excepcionalmente con forma de domo bajo. Los constructores de este nivel son estromatoporoides (*Actinostroma*, *Clathrodictyon*, *Stromatoporella* y *Clathrocolona*, entre otros) y corales tabulados (*Favosites*, *Squameofavosites* y *Alveolites*), entre los cuales se encuentran escasos representantes de otros grupos de corales tabulados (*Caliopora*, *Thamnopora*), así como corales rugosos tanto solitarios (*Chalcidophyllum*, *Embolophyllum*) como coloniales ramificados (*Mesophyllum*). Son muy comunes en este nivel los intercrecimientos entre distintos organismos que, en muchos casos, representan una competencia por el espacio en un sustrato altamente colonizado.

Pero quizá los ejemplos más espectaculares de calizas arrecifales de tipo *bindstone* se encuentran en la Formación Candás (Fig. 6), concretamente en la localidad costera de Perán (vertiente norte de la Cordillera Cantábrica, provincia de Asturias). El biostromo que se describe (Lám. II, fig. 5) tiene una edad Givetiense superior y se sitúa culminando una pequeña secuencia arrecifal que se enmarca, a su vez, dentro de una serie en la que diversos tipos de calizas arrecifales aparecen en relación con los cambios en el nivel del mar (FERNÁNDEZ *et al.*, 1997). Está constituido por estromatoporoides (*Atelodictyon*, *Hermatostroma* y *Taleastroma*) con forma tabular y en domo aplanado, corales tabulados (*Alveolites*) de formas laminares a tabulares y corales rugosos coloniales (phillipsastreidos) con morfología domal. Algunas veces, estos últimos se encuentran volcados y colonizados por estromatoporoides.

En la Cordillera Cantábrica, una gran parte de los biostromos de tipo *bindstone* observados se sitúa sobre calizas *bafflestone* y parecen representar un estadio más avanzado de la sucesión ecológica ideal, definido por un ligero cambio en las condiciones ambientales. Según FERNÁNDEZ *et al.* (1997), y al menos en el caso de las bioconstrucciones de la Formación Candás, esta variación ambiental fue debida a una disminución de la profundidad, con el consiguiente aumento en la energía del medio y, por ende, en la cantidad de oxígeno y de luz. Los abundantes ejemplos de

competencia entre organismos, así como de sobrecrecimientos *postmortem*, parecen evidenciar que el principal factor restrictivo al crecimiento de los organismos constructores sería la falta de espacio (Lám. I, fig. 4).

BIOCONSTRUCCIONES DE ORGANISMOS DOMALES E IRREGULARES.

CALIZAS *FRAMESTONE*

En la Cordillera Cantábrica, el desarrollo de calizas *framestone* está restringido a los dos episodios arrecifales más importantes, que tuvieron lugar coincidiendo con el depósito de las Formaciones Moniello-Santa Lucía y Candás-Portilla (Fig. 6).

Dentro de la Formación Santa Lucía, en la localidad de Aviados (vertiente sur de la Cordillera Cantábrica, provincia de León) aparece, con una edad Emsiense superior, una bioconstrucción constituida por calizas de tipo *framestone*. Está edificada por esqueletos de morfología básicamente hemisférica (Lám. II, fig. 6), tamaño medio a grande, con un alto grado de empaquetamiento y, por tanto, con escaso porcentaje de matriz entre ellos. Los principales organismos de este nivel son los estromatoporoides (*Actinostroma*, *Anostylostroma* y *Stromatoporella*, entre otros géneros) y, en menor medida, los corales tabulados (*Squameofavosites*, *Caliaporá*); entre ellos se encuentran algunos corales rugosos solitarios y tabulados ramificados.

La localidad de Perán, de donde ya se ha descrito un biostromo con calizas de tipo *bindstone*, ofrece un magnífico afloramiento de la parte inferior de la Formación Candás. En él se desarrolla, entre otras, una caliza *framestone* que, en este caso, está edificada principalmente por grandes estromatoporoides (*Atelectidictyon*, *Taleastroma*), de morfología irregular, entre los cuales existen cavidades rellenas de fragmentos de estos constructores, así como restos de corales tabulados ramificados (*Thamnopora*) y escasos corales rugosos. En ocasiones, se observan esqueletos de estromatoporoides arrojando a delicados corales solitarios, pares que han sido interpretados como ejemplos de relaciones simbióticas.

Tanto la morfología de los organismos como los taxones y el tipo de matriz presentes en estas calizas son indicativos de edificaciones generadas en medios de aguas someras, agitadas y, por tanto, bien oxigenadas y con luz abundante. Dentro de la secuencia ecológica ideal descrita anteriormente, estas calizas corresponderían a etapas maduras del desarrollo arrecifal, en las que el crecimiento de los esqueletos ha aportado el mayor volumen a la roca.

Ejemplo de arrecife y sucesión paleoecológica

Como puede deducirse de lo anteriormente expuesto, la secuencia del desarrollo de un arrecife conlleva una serie de etapas sucesivas que, en su

forma ideal serían: 1) Presencia de un sustrato adecuado; 2) colonización de dicho sustrato, generalmente por formas ramificadas (calizas *bafflestone*); 3) crecimientos de esqueletos masivos, con morfologías desde tabulares (calizas *bindstone*) a hemisféricas o irregulares (calizas *framestone*), dependiendo de las condiciones ambientales existentes en cada momento y lugar.

La secuencia dibujada en la figura 5 se desarrolla sólo ocasionalmente, ya que las condiciones ambientales, tanto externas como internas, no siempre se mantienen estables el tiempo suficiente como para permitir el desarrollo arrecifal completo idealizado en la figura anterior. No obstante, en la Cordillera Cantábrica existen algunos ejemplos de arrecifes fósiles que permiten observar dicho desarrollo en casos concretos y reales. El caso mejor conocido es el denominado Arrecife de Arnao, perteneciente a la Formación Moniello y que aflora en la costa próxima a Avilés (vertiente norte de la Cordillera Cantábrica, provincia de Asturias).

El afloramiento de este arrecife, con morfología general de gran domo (140 m de espesor máximo medible), está formado por calizas masivas que contrastan con las rocas estratificadas circundantes. Los análisis sedimentológicos y paleontológicos realizados en este afloramiento (MÉNDEZ-BEDIA y SOTO, 1984) han puesto de manifiesto una sucesión vertical de taxones, morfologías y tipo de calizas que reflejan los distintos estadios de desarrollo paleoecológico, aunque mostrando una variabilidad mayor que la ideal (Fig. 7).

En contacto neto sobre una base de calizas estratificadas aparecen niveles de calizas arcillosas, principalmente de tipo *bafflestone*, con numerosos corales rugosos ramificados (*Synaptophyllum*), acompañados de pequeños estromatoporoideos laminares y nodulares. Estos organismos pioneros actuaron como estabilizadores del sedimento, suministrando así un sustrato firme para el subsiguiente desarrollo de la bioconstrucción.

Sobrecreciendo a esta unidad se encuentran niveles de calizas *framestone*, con estromatoporoideos hemisféricos, de tamaño pequeño a medio (*Actinostroma*, *Stromatoporella*, *Stromatopora*), entre los cuales aparecen algunos corales tabulados laminares (*Alveolites*), domales (*Favosites*) y ramificados (*Thamnopora*), y algún raro coral rugoso ramificado (*Synaptophyllum*). En este estadio se produce la instalación definitiva de los estromatoporoideos, que actuarán como organismos constructores principales.

Los niveles siguientes, constituidos también por calizas masivas, se caracterizan por una altísima diversidad de taxones y hábitos de crecimiento de los organismos presentes, los cuales realizan distintas funciones dentro del proceso bioconstructor. Un análisis detallado de estos niveles per-

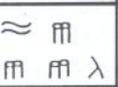
SERIE CALCÁREA ESTRATIFICADA		<p><i>Wackestone-packstone</i> de grano fino, con tabulados, corales rugosos, crinoideos, braquiópodos y algunos estromatopóridos.</p>
ESTADIO DE DOMINACIÓN	<p>BIOCONSTRUCCIÓN (Espesor = aprox. 140 m)</p> 	<p><i>Framestone</i> de grandes estromatopóridos hemiesféricos e irregulares. Algunos tabulados y corales rugosos. Matriz fundamentalmente de tipo <i>grainstone</i>.</p>
ESTADIO DE DIVERSIFICACIÓN		<p><i>Framestone</i> de grandes estromatopóridos hemiesféricos, <i>bafflestone</i> de thamnopóridos y <i>bindstone</i> de tabulados. Corales rugosos masivos y ramificados y crinoideos. Matriz <i>wackestone-packstone</i>.</p>
ESTADIO DE COLONIZACIÓN		<p><i>Framestone</i> de estromatopóridos hemiesféricos. Algunos corales rugosos masivos y tabulados. Matriz <i>wackestone-packstone</i>.</p>
ESTADIO DE ESTABILIZACIÓN		<p><i>Bafflestone</i> de corales rugosos ramificados. Algunos estromatopóridos y otros corales. Matriz <i>wackestone-packstone</i>.</p>
SERIE CALCÁREA ESTRATIFICADA		<p><i>Wackestone-packstone</i> de grano fino, con crinoideos braquiópodos y briozoos. Corales y estromatopóridos en el techo.</p>

Figura 7. Esquema que muestra las distintas etapas de desarrollo en el arrecife de Arnao, zonación vertical faunística y tipos de calizas arrecifales (según MÉNDEZ-BEDIA y SOTO, 1984).

mite reconocer diversos tipos de rocas arrecifales, *bafflestone*, *bindstone* y *framestone*, en una secuencia no estructurada que refleja cambios múltiples en las condiciones ambientales. A grandes rasgos, las calizas *bafflestone* están constituidas por corales tabulados ramificados; las calizas de tipo *bindstone* están formadas también por corales tabulados pero, en este caso, con morfologías tabulares; por último, las calizas *framestone* están edifica-

das por grandes estromatopóridos domales e irregulares. A nivel genérico, las formas presentes son las mismas que las halladas en los niveles inferiores aunque, aquí existe un mayor número de especies. La fauna que acompaña a los organismos constructores de estos niveles es, también, más diversa que en estadios previos. Este estadio corresponde al denominado por WALKER y ALBERSTADT (1975) estadio de diversificación, ya que en estos niveles es donde se encuentra la mayor variabilidad taxonómica y morfológica de los organismos arrecifales.

La etapa clímax de la bioconstrucción se alcanza en los niveles superiores, los más potentes, constituidos por calizas *framestone* de estromatopóridos irregulares y hemisféricos, que son los organismos dominantes (aunque con sólo dos géneros, *Actinostroma* y *Stromatoporella*). Ocasionalmente, se encuentran algunos corales tanto tabulados como rugosos. Esta importante reducción en el número de taxones en relación con la etapa anterior es la característica principal de esta última fase del desarrollo arrecifal. Además, existe una cierta tendencia de algunos organismos hacia hábitos de crecimiento incrustantes, así como abundantes sobrecrecimientos y diversos ejemplos de simbiosis.

Las condiciones del medio en donde tuvo lugar el crecimiento de este arrecife han sido interpretadas como propias de zonas próximas al borde de una plataforma marina somera. El arrecife, en su crecimiento, fue alcanzado zonas de aguas menos profundas, desde su instalación en un medio relativamente tranquilo, hasta el estadio de dominación en el que el crecimiento arrecifal tenía lugar, principalmente, en la zona de rompiente de las olas, allí donde la energía del medio es muy alta. Como hemos visto, esta evolución se refleja, aparte de en las modificaciones experimentadas por el tipo de sedimento, en el cambio tanto de organismos como de morfologías esqueléticas que pasan de tener formas ramificadas frágiles a desarrollar esqueletos masivos y con hábitos incrustantes, más resistentes a la turbulencia de las aguas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a los organizadores de las *VII Jornadas Aragonesas de Paleontología* su invitación para participar en las mismas. Gracias muy especiales a J. L. García-Alcalde, por la cesión de los originales de la figura 1. Este trabajo ha sido realizado en el marco de los Proyectos PB98-1563 (Dirección General de Enseñanza Superior e Investigación Científica) y P.I.C.G. 421.

BIBLIOGRAFÍA

- BROUWER, S. A. 1964. Deux facies dans le Dévonien des Montagnes Cantabriques Méridionales. *Breviaria Geológica Astúrica*, **8** (1-4), pp. 3-10.
- CUMMINGS, E. R. 1932. Reefs or bioherms?. *Bulletin of the Geological Society of America*, **43**, pp. 331-352.
- EMBRY, A. F. and KLOVAN, J. E. 1971. A Late Devonian reef tract on north-eastern Banks Island, N. W. T. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **19**, pp. 730-781.
- ESTEBAN, M. 1975. Análisis crítico del concepto de Arrecife en Geología. *Instituto de Investigaciones Geológicas*, Universidad de Barcelona, **30**, pp. 61-82.
- FERNÁNDEZ, L. P., FERNÁNDEZ MARTÍNEZ, E. M., 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). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, **92** (1-4), pp. 23-33.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. 1997. Evolución biótica y geográfica en el Paleozoico Inferior y Medio. *In: Registros Fósiles e Historia de la Tierra*. (Dir. E. AGUIRRE, J. MORALES y D. SORIA.) Editorial Complutense, Madrid, pp. 119-142.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L., TRUYOLS-MASSONI, M., PARDO-ALONSO, M., BULTYNCK, P. and CARLS, P. 2000. Devonian chronostratigraphy in Spain. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **225**, pp. 131-144.
- HECKEL, P. H. 1974. Carbonate buildups in the geologic record; a review. *In: Reefs in time and space*. (Ed. L. F. LAPPORTE.) *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication*, **18**, pp. 90-155.
- JAMES, N. P. and BOURQUE, P. A. 1992. Reefs and mounds. *In: Facies Models. Response to sea level change*. (Eds. R. G. WALKER and N. P. JAMES.) Geological Association of Canada, Ottawa, pp. 323-347.
- MÉNDEZ-BEDIA, I., SOTO F. and FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E. M. 1994. Devonian reef types in the Cantabrian Mountains (NW Spain) and their faunal composition. *Courier Forschungs-institut Senckenberg*, **172**, pp. 161-183.
- MÉNDEZ-BEDIA, I. and SOTO F. 1984. Paleoeological succession in a Devonian organic buildup (Moniello Fm., Cantabrian Mountains, NW Spain). *Geobios*, **8**, pp. 151-158.
- NELSON, H. P. F., BROWN, C. W. and BRINEMAN, J. H. 1962. Skeletal limestone classification. *In: Classification of carbonate rocks*. (Ed. W. E. HAM.) *American Association of Petroleum Geologists Memoir*, **1**, pp. 224-253.
- SOTO, F., MÉNDEZ-BEDIA I. y FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E. M. 1994. Construcciones arrecifales del Devónico de la Cordillera Cantábrica (NO de España). *Revista Española de Paleontología*, **9** (1), pp. 29-36.

Esperanza M. Fernández-Martínez, Isabel Méndez-Bedia y Francisco M. Soto Fernández

- STEARNS, C. W. F. 1980. Classification of the Paleozoic stromatoporoids. *Journal of Paleontology*, **54** (5), pp. 881-902.
- WALKER, K. R. and ALBERSTADT, L. P. 1975. Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities. *Paleobiology*, **1**, pp. 238-257.
- WILSON, J. L. 1975. *Carbonate facies in geologic history*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 471 pp.



INSTITUCIÓN «FERNANDO EL CATÓLICO»



DIPUTACION D ZARAGOZA