



DISTRIBUCIÓN GLOBAL DEL ORDEN CONULARIIDA Y SUS IMPLICACIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

**JULIO BERNAD^{3*},
JAVIER ECHEVARRÍA⁴,
SONIA ROS FRANCH¹**

RESUMEN

Los conuláridos son un orden extinto de cnidarios escifozoos que vivieron desde el Ediacárico superior hasta el Triásico Superior. Aspectos tales como su dinámica macroevolutiva, representación ecológica y distribución paleogeográfica han sido poco estudiados. Se ha realizado una base de datos actualizada para conocer la distribución paleobiogeográfica del grupo durante todo su registro fósil. Los conuláridos son organismos cosmopolitas bien representados en latitudes altas, formando comunidades en regiones polares de baja diversidad pero muy abundantes. Gracias a sus adaptaciones al frío sobrevivieron en estos hábitats de aguas frías, a los que habrían sido desplazados incapaces de competir con otros grupos en latitudes intertropicales.

Palabras clave: Gradiente latitudinal de diversidad, Paleozoico, Aguas frías.

1. INTRODUCCIÓN

Los conuláridos son un orden extinto de cnidarios escifozoos marinos con un rango estratigráfico que abarca desde el Ediacárico superior hasta el Triásico Superior, caracterizado por su forma cuadrangular de pirámide invertida y simetría tetrámera y por poseer un peridermo mineralizado de composición fosfática. A pesar de tratarse de un grupo de larga duración y cosmopolita no presenta una gran diversidad (Leme *et al.*, 2008). Sin embargo, su dilatada presencia en el registro fósil los hace una herramienta útil para realizar correlaciones estratigráficas y reconstrucciones paleobiogeográficas.

3. Departamento de Botánica y Geología, Universidad de Valencia, Burjasot, Valencia, Spain. *bercoju@uv.es

4. CONICET – División de Paleozoología de Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.

El grupo alcanzó su mayor esplendor durante el Ordovícico Medio y Superior, cuando podían encontrarse conuláridos en todos los paleocontinentes (Van Iten *et al.*, 2022). La extinción masiva del Hirnantense puso fin a esta breve edad de oro e inició la prolongada decadencia del grupo hasta su extinción en el Triásico Superior (Lucas, 2012). Pese a que se ha escrito mucho sobre las relaciones filogenéticas de los conuláridos, son muy pocos los trabajos que abordan la paleogeografía del grupo de forma detallada, centrándose en periodos concretos de tiempo (Weldon & Shi, 2003) en vez de dar una visión global. Así, este trabajo busca conocer la distribución paleobiogeográfica del grupo a lo largo de todo su registro fósil y servir a modo de inventario parcial y referencia para futuros trabajos.

2. METODOLOGÍA

Se ha realizado una base de datos actualizada a nivel de género siguiendo un esquema sistemático coherente en la que figura el número de especies descritas dentro de cada género, ocurrencias y paleolatitud de las mismas. Los géneros incluidos se revisaron minuciosamente siguiendo la bibliografía más actualizada.

La unidad sistemática utilizada ha sido el género al tratarse de la categoría taxonómica más estable a la hora de realizar análisis macroevolutivos. El intervalo de tiempo utilizado como rango cronoestratigráfico ha sido la serie, y se ha seguido la Tabla Cronoestratigráfica Internacional 02/2022 de la Comisión Internacional de Estratigrafía. Se han considerado tres divisiones latitudinales: intertropical, entre los 30° y el ecuador, media, 30°-60°, y polar, más de 60°. Para situar espacialmente la paleolatitud a la que se encontraba cada una de las ocurrencias se ha utilizado Gplates, un software libre que permite trabajar con reconstrucciones paleogeográficas interactivas, además del Atlas of Earth History de Scotese a modo de complemento auxiliar (Scotese, 2001).

3. RESULTADOS

Se han registrado un total de 352 ocurrencias a lo largo de todo el registro fósil de un total de 39 géneros, de las cuales 158 se dan en latitudes intertropicales (44%) y 194 en latitudes medias y altas (56%); las ocurrencias polares constituyen el 33% de todas las ocurrencias del grupo a lo largo del registro fósil. Si bien el mayor número de ocurrencias se dan en latitudes tropicales y ecuatoriales, es llamativa la abundancia que el grupo presentaba en latitudes polares.

La gráfica sigue una distribución similar a la curva de diversidad del grupo (Figura 1), apareciendo los picos más altos en el Ordovícico y el Devónico, y más discretos durante el Pérmico. Sin embargo, los picos del Devónico son casi tan altos como los más altos del Ordovícico, y aparecen tres picos a lo largo del Missisipiense ausentes en la curva de diversidad.

Esto se debe a que el número de ocurrencias es mucho más alto que la diversidad genérica, algo especialmente patente durante el Carbonífero, en el que la práctica totalidad de ocurrencias corresponden a *Paraconularia*. Así mismo, la diversidad del grupo durante el Devónico es considerablemente más baja que la abundancia de ocurrencias de *Conularia*, *Reticulaconularia* y *Paraconularia* durante el Devónico Inferior y Medio. Los datos reflejan las lagunas del registro fósil del grupo, como en el Triásico, por la conocida precariedad del registro, el Silúrico, dado que la división cronoestratigráfica elegida consta de intervalos de tiempo mucho más cortos que el resto de series utilizadas, o en el Pensilvaniense, por la escasez de material fósil.

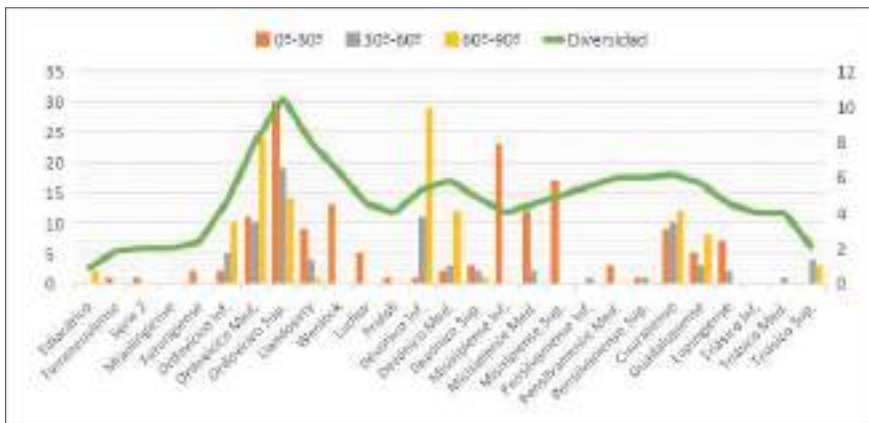


Figura 1: Representación gráfica de la diversidad y las ocurrencias del grupo a lo largo del registro fósil y la paleolatitud a la que se encontraban. Las barras representan las ocurrencias y la curva la diversidad genérica del grupo. Eje X: series consideradas; eje Y: número de ocurrencias de cada serie a la izquierda y número de géneros a la derecha.

4. DISCUSIÓN

La historia de Conulariida comienza y acaba en latitudes polares. Los primeros registros del Ediacárico Superior se dan en zonas cercanas a casquetes polares (Wang *et al.*, 2023), en Mato Grosso, Brasil y la cuenca del río Onega, Siberia. De las últimas siete ocurrencias, tres se dan en latitudes polares. Pese a no haber evidencias de un casquete permanente durante el Triásico, la temperatura de las aguas circundantes a la región meridional de Gondwana era más fría que la del resto de Panthalassa (Giles, 2012). Géneros como *Paraconularia* o *Conularia* se originaron en latitudes polares y luego se desplazaron a regiones intertropicales, aunque sin abandonar del todo las aguas frías. Otros géneros, en cambio, aparecieron en latitudes intertropicales y migraron a latitudes más altas con el tiempo, pudiendo conservar, en ocasiones, sus hábitats originales.

Sin embargo, los conuláridos alcanzaron una distribución cosmopolita, y durante muchas de las series consideradas aparecen exclusivamente en aguas tropicales, como en las series silúricas o carboníferas. Las series con

más ocurrencias en latitudes polares corresponden a momentos previos a un descenso de las temperaturas y la consiguiente formación de un casquete polar en Gondwana, como bien queda reflejado en los dos primeros tercios del Ordovícico y Devónico. El Cisuraliense y Guadalupiense son las únicas series en las que la presencia del grupo en latitudes altas es mayor que en latitudes tropicales durante un periodo glacial. Aunque en el Lopingiense no hay ocurrencias en latitudes altas, la presencia de representantes a finales del Triásico en las mismas regiones que en el Guadalupiense (Nueva Zelanda, Lucas, 2012) hace posible que el grupo siguiera manteniendo esta distribución durante este intervalo temporal.

De los 39 géneros de conuláridos, sólo nueve —*Anaconularia*, *Archaeoconularia*, *Conularia*, *Eoconularia*, *Glyptoconularia*, *Notoconularia*, *Paraconularia*, *Pseudoconularia* y *Reticulaconularia*— están bien representados en latitudes polares, siendo *Anaconularia* y *Reticulaconularia* exclusivos de dichas latitudes; los siete géneros restantes presentan distribución cosmopolita, aunque algunos —*Archaeoconularia*, *Eoconularia* y *Pseudoconularia*— se dan en gran abundancia en latitudes polares. En efecto, Van Iten *et al.*, (2018, 2022) señalan la baja diversidad de las faunas ordovícicas de conuláridos de Marruecos, entonces en latitudes polares, en comparación a la encontrada en Laurentia o Baltica, en latitudes intertropicales, pero destacan el gran número en que se dan estos pocos géneros, generando *Archaeoconularia* y *Eoconularia* asociaciones monoespecíficas. Dichas asociaciones pueden encontrarse durante el mismo periodo, también, en Bohemia, aunque aquí es *Anaconularia anomala* la especie preponderante (Bruthansová *et al.*, 2020). En el Devónico, en la parte sudoeste de Gondwana -actualmente Sudamérica-, aparecen comunidades de conuláridos con comportamientos muy similares a las descritas por Van Iten *et al.*, (2018, 2022). Así, son los géneros *Paraconularia* y *Conularia* los mejor representados a lo largo de todo el periodo (Ribeiro *et al.*, 2023), distribuyéndose ampliamente por toda la provincia Malvino—Káffrica y la Cuenca Amazónica.

Muchos géneros de aguas frías exhiben un mayor tamaño respecto a sus homólogos tropicales. En el Ordovícico, los representantes polares de *Archaeoconularia* descritos por Van Iten *et al.*, (2018) son significativamente más grandes que sus contrapartes de latitudes bajas, alcanzando los primeros los 500 mm de longitud. Este gigantismo se ha observado en otros grupos de invertebrados marinos de Marruecos de la misma época, como briozoos o trilobites (Jiménez-Sánchez *et al.*, 2015). Tal fenómeno también aparece en *Pseudoconularia* y *Metaconularia*. El primero, con casi 300 mm de largo y 100 mm de ancho, supera en tamaño a sus homólogos tropicales, que oscilan entre los 70—155 mm de longitud y los 28—37 mm de ancho, o son incluso más pequeños (Sendino & Darrell, 2009). Los ejemplares ordovícicos y silúricos de *Metaconularia* presentan gran variabilidad de tamaños, que van desde 17 mm de longitud y 10 mm de ancho hasta los 65 mm de longitud y 39 mm de ancho (Miller *et al.*, 2022) en regiones tropicales, variabilidad que se mantiene en regiones polares y en ocasiones se sobre-

pasa, con ejemplares de 280 mm de longitud y 50 mm de ancho. En cuanto a los géneros polares más tardíos, como *Notoconularia*, también alcanzan grandes dimensiones, superiores a los 150 mm de largo y 20 mm de ancho (Sendino & Durrell, 2009).

5. CONCLUSIÓN

Los análisis de la base de datos confirman que los primeros y últimos representantes de los conuláridos habitaban latitudes altas y que, pese a tratarse de un grupo cosmopolita, se encuentran en gran abundancia en latitudes polares a lo largo de todo su registro fósil. No obstante, esta presencia en regiones de aguas frías no implicaría preferencia por estos ambientes. Los conuláridos fueron más diversos en latitudes tropicales y varios linajes comienzan en dichas latitudes y migran hacia latitudes altas. Además, el grupo no mantiene un registro continuo en aguas frías en épocas glaciales, por lo que las adaptaciones manifiestas a dichos hábitats eran insuficientes ante el frío más extremo. Así, la presencia del grupo en aguas frías puede deberse a una exclusión competitiva que les obligaría a desplazarse a hábitats menos frecuentados por estos grupos competidores, bien adaptados a hábitats intertropicales pero incapaces de medrar con igual eficacia en ambientes polares.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bruthansová, J., & Van Iten, H. (2020). Invertebrate epibionts on Ordovician conulariids from the Prague Basin (Czech Republic, Bohemia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 558.
- Giles, P. S. (2012). Low-latitude Ordovician to Triassic brachiopod habitat temperatures (BHTs) determined from $\delta^{18}\text{O}$ [brachiopod calcite]: A cold hard look at ice-house tropical oceans. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 317, 134–152.
- Jiménez-Sánchez, A., Vennin, E. & Villas, E. (2015). Trepostomate bryozoans from the upper Katian (Upper Ordovician) of Morocco: gigantism in high latitude Gondwana platforms. *Journal of Paleontology* 89, 195–221.
- Leme, J. D. M., Simoes, M. G., Rodrigues, S. C., Van Iten, H., & Marques, A. C. (2008). Major developments in conulariid research: problems of interpretation and future perspectives. *Ameghiniana*, 45(2), 407–420.
- Lucas, S. G. (2012). The extinction of the conulariids. *Geosciences*, 2(1), 1–10.
- Miller, A. A., Jacquet, S. M., Anderson, E. P., & Schiffbauer, J. D. (2022). Conulariids from the Silurian (late Telychian) Waukesha Lagerstätte, Wisconsin. *Historical Biology*, 34(12), 2374–2394.
- Sendino, C., & Darrell, J. (2009) The collection of conulariids of the Natural History Museum of London. *The Geological Curator*, 9, 3-20.

- Scotese, C.R., 2001. Atlas of Earth History, Volume 1, *Paleogeography*, PALEOMAP Project, Arlington, Texas, 52 pp,
- Van Iten, H., Gutiérrez— Marco, J. C., Muir, L. A., Simões, M. G., & Leme, J. M. (2018). Ordovician conulariids (Scyphozoa) from the Upper Tiouririne Formation (Katian), eastern Anti— Atlas Mountains, southern Morocco. *Geological Society, London, Special Publications*, 485(1), 177-199.
- Van Iten, H., Gutiérrez— Marco, J. C., & Cournoyer, M. E. (2022). Unusual assemblage of conulariids (Cnidaria, Scyphozoa) from the Taddrist Formation (Middle Ordovician, Darriwilian) of southern Morocco. *Journal of Paleontology*, 96(4), 803— 813.
- Wang, R., Shen, B., Lang, X., Wen, B., Mitchell, R. N., Ma, H., Yin, Z., Peng, Y., Liu, Y. & Zhou, C. (2023). A Great late Ediacaran ice age. *National Science Review*, 10 (8).



ZUBÍA

42



IER

Instituto de
Estudios Riojanos