

HALLAZGO DE ESCLERITOS DE ALCIONÁCEOS EN MATERIALES PALEOZOICOS: DESENTRAMANDO EL REGISTRO DE OCTOCORALLIA

E. Fernández-Martínez¹, I. Coronado², S. Rodríguez³ y F. Tourneur⁴

¹Área de Paleontología. Facultad de Ciencias Biológicas y Ambientales. Campus de Vegazana, s/n. 24071 León.
e.fernandez@unileon.es

²Institute of Paleobiology, Twarda 51/55, PL-00-818 Warsaw (Poland).
icoronad@twarda.pan.pl

³Geosciences Institute - Paleontology Department, Complutense University of Madrid, C/ José Antonio Nováis 12, Ciudad Universitaria, E-28040 Madrid, Spain. (IGEO. CSIC-UCM), C/Jose Antonio Novais 12, Ciudad Universitaria, E-28040 Madrid, Spain.
sergrodr@geo.ucm.es

⁴Pierres et Marbres de Wallonie, ASBL. 11 rue des Pieds d'Alouette. B-5100 Naninne, Belgium.
francis.tourneur@pierresetmarbres.be

Palabras clave: Syringopóridos, espículas, Alcyonacea, epibiontes, Carbonífero.

INTRODUCCIÓN

Octocorallia Haeckel 1866 es una subclase de Cnidaria Anthozoa que agrupa organismos mayoritariamente coloniales cuyos pólipos tienen tentáculos pinnados con simetría radial 8 (Barnes, 1987). Dentro de esta subclase, el orden Alcyonacea Lamaroux 1816 se caracteriza por producir pequeñas piezas individuales de carbonato cálcico, denominadas escleritos o espículas, que ejercen una función de soporte del tejido blando. Estas piezas son morfológicamente similares a las de otros grupos taxonómicos y tienen formas y ornamentaciones muy diversas (Majoran, 1987), pudiendo aparecer varias morfologías dentro de una misma especie e incluso individuo.

A pesar de su innegable presencia en mares actuales (donde se han descrito más de 3000 especies, McFadden & Hochberg, 2003), su registro fósil es escaso y muy irregular (Cope 2005). Este hecho podría ser debido al bajo potencial de conservación de sus esqueletos por estar constituidos por piezas sueltas; pero, sobre todo, a las dificultades que supone reconocer como octocorales a estos escleritos aislados en la matriz. Estas dificultades han llevado a varios autores, como Zuschin & Gebhardt, 2009, a pensar que los escleritos de alcionáceos pasan desapercibidos al analizar las muestras y que serían más comunes en el registro fósil de lo que las citas parecen indicar. Independientemente de las dificultades, la cita más antigua de espículas atribuidas a alcionáceos corresponde al género *Atractosella* Hinde (1888), del Llandoveryense-Wenlockense de Gotland (Bengston, 1981). Esta es también la única cita indudable del Paleozoico.

En este trabajo exponemos algunas de las conclusiones obtenidas a partir del estudio de 56 muestras paleontológicas procedentes de 18 localidades del Paleozoico, la mayoría del Carbonífero, que contienen escleritos atribuibles a Alcyonacea. La identificación de estos escleritos permite realizar diversas consideraciones paleobiológicas y paleogeográficas sobre algunos integrantes de este grupo en el Paleozoico.

ANTECEDENTES: EL GÉNERO *SYRINGOALCYON* TERMIER Y TERMIER, 1945

En una nota corta publicada en 1945, Termier y Termier crearon el género *Syringocalcyon* para nombrar un ejemplar con una morfología muy peculiar procedente de materiales del Viseense (Carbonífero inferior) de Marruecos (Fig. 1A). Este ejemplar consistía en una colonia similar a la de los corales tabulados de la familia Syringoporidae, compuesta por tubos verticales con tábulas irregulares y unidos ocasionalmente por cortos estolones transversales. A diferencia de los syringopóridos típicos, este ejemplar contenía numerosas espículas insertadas a lo largo de las paredes externas de los tubos y sobre la superficie superior de algunos estolones. Según Termier & Termier (1945, 1950, 1975) estos escleritos pertenecerían al mismo taxón que los tubos, el cual podría asignarse bien a "Alcyonaria" o bien a "Porifera".

Trabajos posteriores con materiales similares del Silúrico de Canadá (Young & Noble, 1987) y revisiones de los materiales originales (Tourneur *et al.*, 1995) interpretaron *Syringocalcyon* como un género constituido por un coral de tipo syringopórido sobre el que crecía un epibionte de afinidades desconocidas, el cual se anclaba al coral mediante los escleritos.

Coronado *et al.* (2015) realizaron un exhaustivo análisis del material asignado a *Syringocalcyon* procedente de varias localidades (incluyendo un paratipo de *Syringocalcyon*), utilizando diversas técnicas (microscopio petrográfico, microscopio electrónico de barrido, microscopio de fuerza atómica, microsonda electrónica y microscopía de luz polarizada integrada por ordenador). Este análisis permitió caracterizar la mineralogía original, rasgos microestructurales y diversidad morfológica de los escleritos, al mismo tiempo que estableció la presencia de un cuerpo blando que ocuparía los espacios entre coralitas donde se encuentran los mismos. Estos datos permitieron no sólo corroborar la interpretación de Young & Noble (1987) y de Tourneur *et al.* (1995), sino también asignar los escleritos estudiados a un alcionáceo.

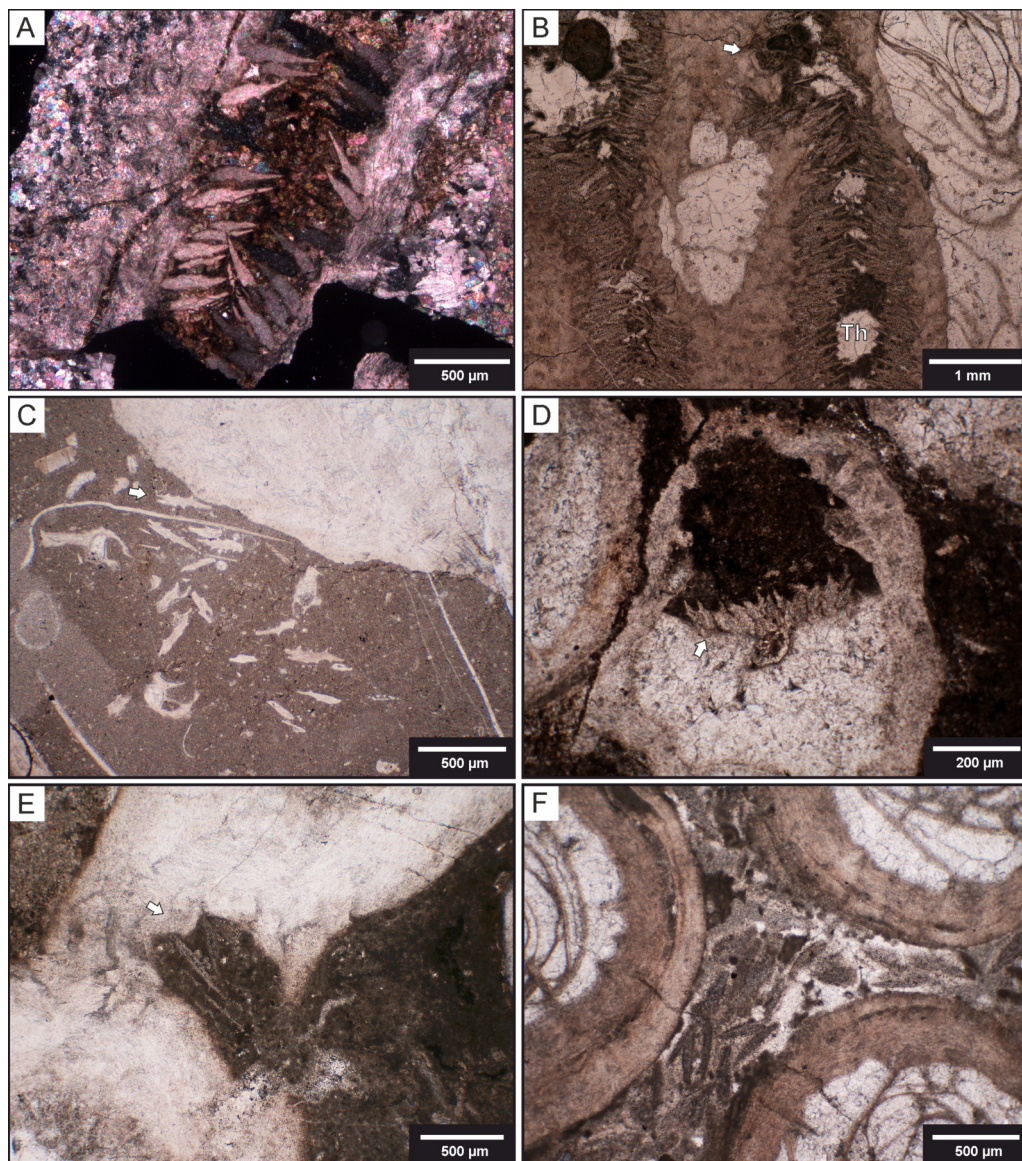
Además del material de Termier y Termier (1945, 1950, 1970), varios autores han descrito ejemplares que han atribuido a *Syringocalcyon* (Wang, 1983; Lin Baoyu, 1985; Tchudinova, 1986; Ogar, 1992). Escleritos similares a los presentes en este género han sido descritos esporádicamente vinculados a corales rugosos solitarios (con edades del Silúrico al Carbonífero), por ejemplo, por Lonsdale (1845) o Lavru-sevich (1971) entre otros.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han estudiado 56 colonias con escleritos similares a los descritos en *Syringocalcyon*. De ellas, 12

Figura 1. Escleritos de alcionáceos de varias localidades. A) Escleritos del material original de Tizi Ben Zizouit (Marruecos) descritos por Termier & Termier (1945) creciendo sobre las paredes de dos coralitas de *Syringopora* sp. (muestra albergada en la colección del Muséum national d'Histoire naturelle, París). B) Escleritos creciendo en empalizada procedentes de la localidad de Fuenteovejuna (España, DPM 00782 SYR02) tapizando las paredes de varias coralitas, entre ellas se puede observar el tubo del icnofósil *Thartharella*. La flecha blanca señala trazas de disolución de la pared de la coralita. C) Escleritos sueltos en la matriz de la localidad de Cheshmeh-Shir, Formación Sardar (Irán, muestra DPM Vch), donde se pueden observar escalas del morfotipo en huso con largas espinas (flecha blanca) y del morfotipo en porra. D) Escalas de alcionáceos de la localidad de Tirhela, Formación Tirehla (Marruecos, muestra DPM 00800 TIR/2) creciendo dentro de un cáliz de *Syringopora* sp. sobre una tábula (flecha blanca). Notar que los escleritos se encuentran perfectamente orientados. E-F) Espículas de alcionáceos de la localidad de Tizra, Formación Tizra (Marruecos, muestra DPM 00800 Tiz/2). E) Escleritos del morfotipo en huso alargado creciendo en una cavidad generada por la disolución de la pared de *Multithecopora* sp. (flecha blanca). F) Escleritos creciendo sobre un parche de esparita situado entre tres coralitas de *Syringopora* sp.

corresponden a ejemplares de *Syringopora*, 5 al género *Multithecopora*, 1 a *Neosyringopora* y una de ellas al coral rugoso solitario *Tryplasma*. Estas muestras pertenecen a diversas colecciones tanto históricas como actuales y proceden de Marruecos, Argelia, España, Irán, China, Estados Unidos, México y Canadá. Todas ellas son de edad Carbonífero excepto el material de Canadá, que es Silúrico (Llandoveryense-Ludlowiense) y parte del material español (localidad Chamorra), que es Devónico (Lochkoviense).



De estas colonias se han estudiado 168 láminas delgadas y ultrafinas usando un microscopio petrográfico Zeiss con una cámara fotográfica, CANON EOS 70D, acoplada.

RESULTADOS

A pesar de que el estudio de los escleritos presentes en las láminas es bidimensional, la gran cantidad de ejemplares existentes en ellas nos ha permitido reconocer rasgos a diversas escalas.

Dimensiones: Todos los escleritos estudiados tienen unas dimensiones comunes, aunque varían ligeramente en función de su forma general (ver punto 3). La longitud media varía entre 138 y 856 μm , aunque la mayoría no excede de las 600 μm . Su anchura se sitúa entre 20 y 134 μm , alcanzando ocasionalmente las 198 μm . La relación longitud/anchura oscila entre 4 y 6.

Microestructura

Cada esclerito es un cristal único de calcita baja en magnesio (*low-Mg calcite*, LMC). Bajo luz polarizada, cada uno de ellos muestra un aspecto turbio debido a la presencia de numerosas microinclusiones, las cuales permiten diferenciar dos regiones: un núcleo interno más denso y un reborde externo más claro. En ocasiones el núcleo dibuja un estrecho eje central.

Morfotipos. Utilizando varios rasgos se han definido cuatro tipos morfológicos de escleritos, que pueden aparecer juntos en una misma muestra.

Morfotipo en huso (spindle morphotype). Es el más común y el que aparece en el material original de *Syringocalcyon* (Fig. 1A). En sección longitudinal tienen forma de cayado, mientras que la sección transversal varía en función de la zona y ángulo de la misma. En tres dimensiones su forma recuerda a un huso o a un arpón. Puede ser liso, pero con frecuencia desarrolla espinas (Fig. 1B-D, F) o protuberancias romas con una distribución irregular que son las causantes de que sus perfiles tengan aspecto aserrado (Fig. 1A). En algunos casos la parte basal muestra una bifurcación (Fig. 1C). Microestructuralmente, en este morfotipo se diferencia bien el núcleo del reborde externo.

Morfotipo en porra (club morphotype). Son escleritos comunes, aunque no aparecen en todas las muestras. Son más largos que anchos, usualmente rectos o suavemente ondulados (Fig. 1C). Sus secciones son variaciones de contornos elipsoidales. Están ornamentados con tubérculos alineados que generan secciones longitudinales simétricas. Su microestructura muestra un eje oscuro.

Morfotipo en huso alargado (elongate spindle morphotype, similar a los escleritos actuales denominados *rod* o *collaret spindle*). Poco habituales ya que aparecen sólo en el material de dos localidades. Tienen forma de varilla con el extremo romo o puntiagudo, aunque sus secciones son en ocasiones redondeadas (Fig. 1E). Estos escleritos están ornamentados con espinas u otro tipo de protuberancias con distribución irregular. Al observar su microestructura se aprecia un eje central más oscuro.

Morfotipo en punta de flecha (arrow point morphotype). Es el esclerito menos común, ya que tan sólo aparece en una localidad. Su sección longitudinal es aproximadamente triangular pero debido a la escasez de ejemplares no se ha podido realizar su reconstrucción tridimensional.

Sustrato y disposición de los escleritos

La mayoría de los escleritos se encuentran anclados a sustratos biogénicos (esqueletos de corales

tabulados y rugosos). Algunos ejemplares están vinculados a diversos sustratos abiogénicos (parches de esparita, microsparita, dolomicrita, micrita y peloides), pero siempre relacionados con los corales antes citados. Por otro lado, se han observado espículas vinculadas a varias partes del coral siendo la disposición ligeramente diferente en cada una de ellas.

En las paredes externas de las coralitas, los escleritos suelen disponerse en múltiples filas verticales que parecen recubrir totalmente las paredes (Fig. 1A-B).

En las zonas huecas entre dos coralitas se observan densos manojos de escleritos de tipo huso, que suelen estar cementados o embebidos en esparita (Fig. 1F).

En el interior de los cálices y parte superior de las últimas tábulas la diversidad de morfotipos y disposiciones de los escleritos es muy alta. Es habitual el crecimiento en filas o con forma de abanico que, con frecuencia, acontece no directamente sobre el coral sino sobre sustratos micríticos y esparíticos vinculados al mismo (Fig. 1D).

En pequeños huecos producidos por la disolución de la pared o por la separación entre dos capas de pared con diferente microestructura. En estas localizaciones es habitual la presencia de pequeños grupos o filas de escleritos de tipo huso (Fig. 1E).

Anclaje al sustrato

Se ha observado la presencia de tres tipos de relaciones entre el esclerito y el sustrato. En los tres casos que vamos a describir, la orientación de los escleritos sugiere que están en posición de vida y la orientación que muestra su crecimiento es la equivalente a la que tendría el organismo generador de los mismos.

Inserción. Escleritos del morfotipo en huso están fijados, perpendicular y/o tangencialmente, a la pared del coral o a los estolones. Este tipo de anclaje se reconoce por la presencia de una cicatriz de disolución en el sustrato, que se observa muy bien cuando el esclerito se ha desprendido. Además de las cavidades por disolución, algunas de las cuales pueden tener un tamaño considerable, se han observado casos de malformación de la pared y de recrecimiento posterior (Fig. 1A, B, D, E).

Cementación. Diversos morfotipos de escleritos y con diversas orientaciones se unen al coral mediante varios tipos de sustratos abiogénicos: esparita (Fig. 1F), micrita, dolomicrita, etc.

Apilamiento. Conjuntos de escleritos, sobre todo de tipo porra, aparecen unidos sin cemento aparente en el interior de algunos cálices.

Escleritos aislados. Habitualmente entre la matriz. Se interpretan como escleritos *exsitu* emplazados en su lugar actual por procesos bioestratinómicos (Fig. 1C).

Observaciones sobre la matriz. A pesar de cierta diversidad, todas las muestras comparten una matriz rica en micrita, microdolomita, micropeloides, esparita, doloesparita y parches de microesparita. En varios ejemplares destaca la presencia de bioturbaciones, y en especial del icnofósil *Thartharella* (Coronado & Rodríguez, 2009, Fig. 1B), con ocasionales escleritos en el interior de sus paredes.

COMPARACIÓN CON ALCIONÁCEOS ACTUALES

En su estudio previo de *Syringocalyon*, Coronado *et al.* (2015) proporcionaron evidencias sobre la presencia de un tejido blando que habría podido estar soportado por los escleritos. Estas evidencias, que incluyen a *Thartharella* isp. están también presentes en las nuevas muestras estudiadas (Fig. 1B).

Los datos procedentes del nuevo análisis nos permiten hacer una comparativa con los escleritos presentes en formas actuales. Así, en cuanto a dimensiones se refiere, los escleritos paleozoicos y actuales muestran una gran similitud, tanto en cuanto a tamaño como en relación a la variación del mismo (ver, por ejemplo, los tamaños aportados para varias especies del género *Alcyonium* por Ofwegen *et al.*, 2007).

A nivel de morfología y disposición, en los ejemplares fósiles el modelo más habitual es el formado por escleritos de tipo huso dispuestos en filas o vallas verticales que recorren el sustrato. Esta disposición ha sido también descrita en formas recientes, por ejemplo, por Stokvis & Ofwegen, 2006. En géneros actuales, es también habitual la existencia de diferentes disposiciones en función del lugar donde se encuentran y también de la presencia de diversos morfotipos vinculados a regiones corporales concretas. En los ejemplares paleozoicos con dos o más morfotipos la presencia de disposiciones especiales es poco habitual, posiblemente por causas tafonómicas. Una excepción se encuentra en la muestra procedente de Irán donde los escleritos mantienen una disposición habitual en el género actual *Sinularia* (McFadden *et al.*, 2009, ver fig. 1).

Otra similitud es la relativa a los diversos sustratos colonizados por los alcionáceos actuales (rocas, cavidades, conchas, esqueletos...) sin existir preferencia por un determinado sustrato, aunque algunas especies sí tienen una cierta selectividad en este ámbito. Sería el caso de *Alcyonium coralloides*, que crece habitualmente sobre ejes de gorgonias aunque también puede ocupar cavidades o promontorios verticales.

CONCLUSIONES

Este estudio ha permitido identificar 4 morfotipos de escleritos de octocorales procedentes de 18 localidades geográficas diferentes y con edades del Silúrico al Carbonífero. Por tanto, su primera conclusión es el hecho de que los escleritos de alcionáceos no son tan raros en el registro fósil como se presuponía.

Por otra parte, se han establecido grandes semejanzas morfológicas y ecológicas con alcionáceos actuales y se han descrito sus relaciones con sustratos bióticos y abióticos, algo hasta el momento poco conocido en actuales.

Utilizando estudios de filogenia molecular, Park *et al.* (2012) establecieron el origen del orden Alcyonacea enraizado en el Paleozoico (con imprecisiones sobre la edad). La presencia de escleritos de alcionáceos en materiales paleozoicos de 18 nuevas localidades, frente a la única cita confirmada hasta el momento (Bengston, 1981), apoya esta hipótesis y muestra un registro mucho más continuo para este grupo fósil.

La presencia de estos escleritos en corales aislados que habitaron los mares someros del Paleozoico Tethys del Silúrico al Carbonífero subraya la necesidad de una revisión detallada de estos materiales que ayude a perfilar la distribución paleogeográfica y paleoecológica de este grupo y a conocer mejor su paleobiología.

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución al Proyecto del PIGC 652: *Reading geologic time in Palaeozoic sedimentary rocks* y su investigación ha sido financiada a través de los proyectos de investigación

CGL2012-30922BTE and CGL2016-78738-P del Ministerio de Economía y Competitividad de España. Así mismo los autores agradecen el apoyo otorgado por el Grupo de Investigación de la Universidad Complutense de Madrid (910231).

Referencias

- Barnes, R.D. 1987. *Invertebrate Zoology*. W.B. Saunders Company, Eastbourne.
- Bayer, F.M. 1956. Octocorallia. F166–F231. In Moore R.C. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata*. Geological Society of America, Boulder, CO, and University of Kansas Press, Lawrence, KS.
- Bengtson, S. 1981. *Atractosella*, a Silurian alcyonacean octocoral. *Journal of Paleontology*, 55, 281-294.
- Cope, J.C.W. 2005. Octocorallian and hydroid fossils from the Lower Ordovician of Wales. *Palaeontology*, 48, 433-445.
- Coronado, I. y Rodríguez, S. 2009. Análisis de microfácies de los montículos de la Formación Cosgaya. Sección de Las Ilces, Pensilvánico, Cantabria/Microfacies analysis of the Cosgaya Formation mounds. Las Ilces Section, Pennsylvanian, Cantabria, N Spain. *Coloquios de Paleontología*, 59, 61-91.
- Coronado, I., Fernández-Martínez, E., Rodríguez, S. and Tourneur, F. 2015. Reconstructing a Carboniferous inferred coral-alcyonarian association using a biomineralogical approach. *Geobiology*, 13(4), 340-356.
- Lavrusevich, A.I. 1971. Rugosa from the Early Silurian of the Zeravshan-Hissar mountainous region. *Trudy Upravleniya Geologii Soveta Ministrov Tadzhikskoy SSR, paleontologiya i stratigrafiya*, 3, 38-136. (In Russian)
- Lin, B.Y. 1985. A preliminary study on the stratigraphical distribution and zoogeographical provinces of the Carboniferous tabulate corals of China". *Professional papers of Stratigraphy and Paleontology*, 12, 27-41.
- Lonsdale, W. 1845. Description of some characteristic Palaeozoic corals of Russia In: Murchison, R.I., De Verneuil, E. and Von Keyserling, A. *The geology of Russia in Europe and the Ural Mountains*, 1. John Murray, London, 591-634.
- Majoran, S. 1987. Structural investigations of octocoral sclerites. *Zoologica Scripta* 16, 277-287.
- McFadden, C.S. and Hochberg, F.G. 2003. Biology and taxonomy of encrusting alcyoniid soft corals in the northeastern Pacific Ocean with descriptions of two new genera (Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia). *Invertebrate Biology*, 122(2), 93-113.
- McFadden, C.S., Ofwegen L.P. van, Beckman, E.J., Benayahu, Y. and Alderslade, P. 2009. Molecular systematics of the speciose Indo-Pacific soft coral genus, *Sinularia* (Anthozoa: Octocorallia). *Invertebrate Biology*, 128, 303-323.
- Ofwegen, L.P. van, Häussermann, V. and Försterra, G. 2007. The genus *Alcyonium* (Octocorallia: Alcyonacea: Alcyoniidae) in Chile. *Zootaxa*, 1607, 1-19.
- Ogar, V.V. 1992. Discovery of the tabulate genus *Syringalcyon* in the Lower Carboniferous of Tien Shan. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 110-112. In Russian
- Park, E., Hwang, D.-S., Lee, J.-S., Song, J.-I., Seo, T.-K. and Won, Y.-J. 2012. Estimation of divergence times in cnidarian evolution based on mitochondrial protein-coding genes and the fossil record. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62, 329-345.
- Stokvis, F.R. and van Ofwegen, L.P. 2006. New and redescribed encrusting species of *Alcyonium* from the Atlantic Ocean (Octocorallia: Alcyonacea: Alcyoniidae). *Zoologische Mededelingen*, 80(4), 165-183.

- Tchudinova, I.I. 1986. "Composition, System and Phylogeny of Fossil Corals. Order Syringoporida". *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademia Nauka SSSR*, Moscow, 216, 3-77. (In Russian)
- Termier H. et Termier, G. 1945. Sur la présence de spicules chez quelques Alcyonaires viséens du Maroc. *Société Géologique France, Comptes Rendus, Séances, série 5* (15), 70-72.
- Termier H. et Termier, G. 1950. Paléontologie Marocaine. II. Paléozoïque. 1. Foraminifères, Spongiaires, Coelentérés. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 73, 220 pp.
- Termier H. et Termier, G. 1975. Nouvelles données sur le tabulé énigmatique *Syringalcyon* Termier et Termier 1945. *Geologica et Palaeontologica*, 9, 85-93.
- Tourneur, F., Boulvain, F. and Young, G.A. 1995. Reinterpretation of *Syringalcyon* Termier & Termier 1945 (Tabulata): syringoporid coral with epibionts. In: Comas-Rengifo, M.J., Perejón, A., Rodríguez, S. and Sando, W.J., *Abstracts of the VII International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera*, Madrid (Spain), 92-93.
- Wang, Z.J. 1983. On the Carboniferous stratigraphy from the western section of eastern Kunlunshan. *Contributions to the Geology of Qinghai-Xizang Tibet Plateau* 2, 207-225.
- Young G.A. and Noble, J. P. A. 1987. The Llandovery-Wenlock Syringoporidae from New Brunswick, Canada. *Journal of Paleontology*, 61(2), 268-283.
- Zuschin, M. and Gebhardt, H. 2009. Octocorals as hosts to serpulid-macroids from the Cretaceous of the Potiguar Basin, Brazil. *Lethaia*, 42, 382-382.