

ANÁLISIS DOCUMENTAL DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DE LOS CONULÁRIDOS (CNIDARIA) DE GONDWANA

María C. SENDINO¹ y Patricio DOMÍNGUEZ²

¹ Instituto Geológico y Minero de España. Ríos Rosas, 23. 28003 Madrid. mc.sendino@igme.es

² Departamento de Paleontología. Fac. de CC. Geológicas. Universidad Complutense de Madrid. 28040 Madrid (España). patricio@geo.ucm.es

Sendino, M.C. & Domínguez, P. 2006. Análisis documental de la distribución geográfica y estratigráfica de los conuláridos (Cnidaria) de Gondwana. [Documental analysis of the geographical and stratigraphical distribution of conulariids (Cnidaria) from Gondwana.] *Revista Española de Paleontología*, **21** (2), 175-187. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

In this work it is synthesized the stratigraphical record of conulariids (Family Conulariidae Walcott, 1886, Order Conulariida Miller & Gurley, 1896, Phylum Cnidaria Hatschek, 1888) of Gondwana to show the stratigraphical importance of these fossil organisms. A documental database has been elaborated and it allows to identify the periods and epochs in which conulariids are more diversified and more abundant.

Key words: Conulariidae, Conulariida, database, diversity, abundance.

RESUMEN

En este trabajo se sintetiza el registro estratigráfico de los conuláridos (Familia Conulariidae Walcott, 1886, Orden Conulariida Miller & Gurley, 1896, Phylum Cnidaria Hatschek, 1888) de Gondwana para mostrar la importancia estratigráfica de estos organismos fósiles. Se ha elaborado una base de datos documental que permite identificar los períodos y épocas en los que los conuláridos se diversifican más y en los que son más abundantes.

Palabras clave: Conulariidae, Conulariida, base de datos, diversidad, abundancia.

INTRODUCCIÓN

En este trabajo se aborda, desde una perspectiva documental, el estudio de los conuláridos y su registro estratigráfico en Gondwana, paleocontinente situado en el hemisferio sur del planeta y que perduró cerca de 600 millones de años.

El nombre vulgar con el que podremos encontrar en la literatura a los conuláridos es “conularias”; deriva del latín *conulus*, diminutivo de *conus*, cono, que hace referencia a la forma de estos fósiles, no muy conocidos en España. Aunque en un principio se consideraron como conuláridos tanto las formas cónicas como las piramidales, en la actualidad sólo las morfologías en pirámide tetrámera se incluyen dentro del orden.

Los fósiles de conuláridos tienen forma de pirámide con sección cuadrangular y simetría tetrámera tanto externa como internamente (Kiderlen, 1937). En su posición de vida el extremo oral, más ancho y abierto, se orientaba hacia arriba y el aboral, más estrecho y cerrado, hacia

abajo (Fig. 1). La mayoría de los conuláridos miden entre dos y diez centímetros de longitud, medidos desde el ápice o terminación apical (extremo inferior) hasta la zona de apertura o terminación aboral (extremo superior). Algunas especies tienen valores extremos, con longitudes de tan sólo unos milímetros, o bien de más de cuarenta centímetros. Estos tamaños mayores los alcanzan algunos especímenes procedentes de Australia (Kiderlen, 1937; Bouček, 1939), si bien muy pocas especies sobrepasan los veinte centímetros de longitud (Fletcher, 1938; Lamont, 1946 *in* Babcock & Feldmann, 1986c).

El esqueleto de los conuláridos es externo, de fosfato cálcico (apatito) y de paredes delgadas y laminadas. Este exoesqueleto, debido a su estructura en capas muy finas y frágiles, no suele fosilizar completo y tan sólo en condiciones tafonómicas favorables se conserva en su integridad (Van Iten, 1991).

Estos animales habitaron los mares durante más de 300 m.a., desde el Cámbrico Medio hasta el Jurásico Inferior,



Figura 1. *Paraconularia irregularis* (Koninck, 1842-1844), procedente del Viseense de Bélgica (G 19616 de *The Natural History Museum* de Londres). *Paraconularia irregularis* (Koninck, 1842-1844), from *Visean of Belgium* (G 19616 of *The Natural History Museum of London*).

y tuvieron una distribución cosmopolita. Su modo de vida debió ser bentónico y sésil, al menos para algunos de los representantes del grupo que aparecen formando grupos radiales (Van Iten *et al.*, 1996; Sabbatini & Hlebszevitch, 2005) o en asociación con otros organismos (Finks, 1955). Por otro lado también se han encontrado formas que pueden interpretarse como organismos planctónicos o neotónicos que vivieron en medios de fondo marino disaeróbico como las del Miembro Elgin (Ordovícico superior, EE.UU.) (Van Iten *et al.*, 1996).

Los conuláridos se empezaron a estudiar hace casi dos siglos, y desde entonces se han descrito más de 400 especies, subespecies o variedades, pertenecientes a más de 40 géneros (Babcock & Feldmann, 1986a). La primera descripción de los conuláridos aparece en Sowerby (1821) donde se describe y caracteriza el género *Conularia* Miller, 1818 (*in* Sowerby, 1821). Aunque desde entonces se ha avanzado en la descripción de nuevas especies y en la comprensión de sus afinidades biológicas, no se ha alcanzado un acuerdo unánime en lo que respecta a su filogenia interna y tampoco existe consenso respecto a sus

afinidades con otros grupos. Esta disparidad de criterios filogenéticos queda plasmada en dos interpretaciones diferentes de la posición filogenética de los conuláridos; la primera los considera cnidarios (Kiderlen, 1937; Knight, 1937; Moore & Harrington, 1956a, b; Van Iten, 1987a, b; Van Iten, 1991; Van Iten & Cox, 1992; Jerre, 1991, 1994a, b; McKinney *et al.*, 1995; Nudds & Sepkoski, 1993; Van Iten *et al.*, 1996; Van Iten *et al.*, 2000; Hughes *et al.*, 2000), mientras que los defensores de la segunda interpretación los sitúan como un phylum independiente y de afinidades inciertas (Phylum Conularida; Sinclair, 1948a; Lalicker & Moore, 1952; Kozłowski, 1968; Mortin, 1985; Babcock & Feldmann, 1986a, b, c; Babcock, 1991b, 1996).

Por nuestra parte, consideramos a los conuláridos como cnidarios escifozoos, ya que compartirían con los cnidarios las siguientes simplesiomorfías: simetría radial tetrámera, esqueleto ectodérmico, origen de los septos a través de un repliegue del endodermo, fijación al sustrato mediante un tallo, microestructura del exoesqueleto, teca flexible, coincidencia entre la mayor parte de las partes blandas y estrobilización.

Ya Holm en 1893 evidencia, a pesar de su importancia estratigráfica, el gran desconocimiento existente acerca del grupo y reconocía: *I allmänhet äro Conularierna sällsynta samt förekomma endast såsom enstaka exemplar. Exempel på ett massvis uppträdande af desamma saknas emllertid ej. Så t. ex. i Böhmens Ander-Silur, och enligt ULRICH i Boliviens Devoniska Conularia-lager, samt i den karboniska systemet tillhörande Olive group (Saltrange) i Indien enligt WAAGEN'S undersökningar* ("Para el público los conuláridos son raros, sólo son conocidos como especímenes ocasionales. Sin embargo abundan en el Silúrico Inferior de Bohemia y, acorde con Ulrich, en el Devónico de Bolivia, además del sistema Carbonífero de la India, en el Grupo Olive (Cordillera de Salt), según las investigaciones de Waagen").

Los conuláridos han presentado históricamente dificultades para su estudio, por dos motivos fundamentalmente: 1.- el carácter esporádico de sus hallazgos, que les ha restado importancia estratigráfica y, 2.- la dificultad de su descripción y diagnóstico. Sin embargo, pensamos que esas dificultades son sólo aparentes y que existen bastantes ejemplares hallados y con suficientes caracteres diagnósticos como para abordar estudios más amplios.

A pesar de esas dificultades generales, los conuláridos han sido en ocasiones muy útiles para establecer correlaciones estratigráficas y han ayudado a datar sucesiones estratigráficas. Un ejemplo de esta utilidad lo encontramos en la región del Bósforo, donde Paeckelmann (1938) consideró las series de la pendiente E del río Çakaldağ, al SE de Cengelköy en el Bósforo asiático, de edad Silúrico superior-Gedinnense. Posteriormente, la presencia de conuláridos y ciertos braquiópodos y octocorales permitió reconocer que la edad de estos materiales era ordovícica (Sayar, 1964).

OBJETIVOS Y METODOLOGÍA

El estudio documental presente comprende exclusivamente los conuláridos hallados en el antiguo continente de Gondwana y a lo largo de toda su distribución estratigráfica, e intenta reflejar abundancia y diversidad taxonómica específica de los conuláridos en este paleocontinente en los diferentes períodos y épocas. Asimismo, se analiza la historia del estudio de los conuláridos.

Este trabajo se ha llevado a cabo en varias etapas sucesivas. La primera fase ha consistido en una recopilación bibliográfica de trabajos relacionados con los conuláridos. Con este fin se han utilizado las principales bases de datos en Paleontología de diversos países, entre ellos España, EE.UU., Australia, Francia, Italia, Gran Bretaña, Holanda y Brasil. Estas bases documentales han sido: *Cisne*, *Absys*, *Amicus*, *Biblio*, *BN*, *Compludoc*, *Docu_Igme*, *Teseo*, *UPM*, *Webcat*, *Dialnet*, *Fama*, *Geominer*, *GeoRef*, *Rebiun*, *Redlightgreen*, *Library of Congress online Catalog*, *Citation Index*, *PantherCat online Catalog*, *British Library*, *KB Online Contents*, *National Library of Australia Catalogue Collectif de France*, *Catalogue Bn-Opale plus France*, *Istituto Centrale per il Catalogo Unico (ICCU) Indice SBN*, *Dedalus* y *Sistema de Documentação da UFRJ*.

También se han visitado diferentes bibliotecas, destacando la biblioteca general y de paleontología de *The Natural History Museum* de Londres donde se consultaron textos clásicos, básicos para el estudio de estos organismos como Walcott (1886), Holm (1893), Slater (1907), Trechmann (1918), Zittel & Broili (1924) y Bouček (1928). En muchos casos, se ha tenido acceso al texto completo de esos trabajos.

En la segunda fase se han estudiado conuláridos depositados en diversos museos, en especial los de *The Natural History Museum* de Londres, con una colección de 1.822 ejemplares, de las más importantes, tanto en volumen como estado de conservación de los especímenes, y por su carácter histórico. La mayoría de estos ejemplares fueron figurados en Slater (1907), Sharpe (1856), La Touche (1884), Richter & Richter (1930), Trechmann (1918), Barrande (1867) y Sowerby (1821, 1839) por lo que se pudo comparar los ejemplares tipo con las descripciones originales. Por último, se estudiaron los ejemplares catalogados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (8 ejemplares en total) y del Museo Geominero de Madrid (7 ejemplares).

Toda esta información se ha integrado en una base de datos en la tercera fase, para su posterior tratamiento estadístico, definiéndose los siguientes campos: país en el que aparecen, período, época, edad, dominio geológico, litoestratigrafía, ubicación geográfica del yacimiento, datos geológicos originales, identificación taxonómica original, *status* de dicho taxón, clasificación supragenérica, revisión taxonómica, ejemplares figurados, número de ejemplares consignados en el trabajo original, conservación de los mismos, referencias bibliográficas y observaciones.

A continuación se definen algunos términos documentales utilizados en este trabajo que, por ser similares a los empleados en geología y paleontología, pueden llevar a confusión:

-Ejemplar o espécimen: cada uno de los individuos de un taxón, siendo diferente de muestra de mano.

-Registro [documental]: es la recopilación de las informaciones que describen un ejemplar y que constituye una entrada en la base de datos. Los registros están divididos en campos.

-Campo: elemento discreto de información dentro de cada registro.

-Taxón original: Nombre con el que apareció descrito por primera vez un ejemplar en la literatura científica.

-Taxón revisado: nombre con el que es descrito un ejemplar determinado por especialistas. Nótese que este concepto es muy diferente del de revisión taxonómica. Es costumbre que los especialistas que estudian una colección revisen la determinación de un ejemplar y añadan una nueva etiqueta de caja con su determinación.

Del subsiguiente análisis resultan dos tipos de gráficos elaborados a partir de los registros documentales de esta base, que resultan de gran interés por representar la abundancia y la diversidad taxonómica de los conuláridos frente a dos elementos: 1) las distintas regiones de Gondwana y 2) las diferentes divisiones estratigráficas a nivel de períodos y épocas.

ANÁLISIS DOCUMENTAL

Toda la bibliografía se ha estructurado en registros documentales, que muestran diferentes taxones en función del yacimiento de origen, acompañados del estrato de procedencia, el número de ejemplares de conuláridos hallado en cada yacimiento y la revisión taxonómica actualizada. El análisis preliminar de las referencias bibliográficas ya indica un registro estratigráfico esencialmente Paleozoico. Los primeros registros datan del Cámbrico medio y llegan hasta el Triásico. Ya en el Mesozoico hay algunas citas del Triásico Superior (Trechmann, 1918) e incluso del Jurásico Inferior (Argéliez, 1856; Zittel & Broili, 1924; Kayser, 1924).

Se han recopilado un total de 2.343 registros documentales de los cuales 1.083 hacen referencia a ejemplares que han sido estudiados en *The Natural History Museum* de Londres y Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, y se han confrontado con la bibliografía correspondiente; los 1.260 restantes sólo se conocen a través de la bibliografía, pero se han comparado y completado con las diferentes autorías que les hacen referencia. De los 2.343 registros citados, 2.288 proceden de 327 autorías, mientras que los 55 restantes no están documentados bibliográficamente pero contienen ejemplares revisados. Los ejemplares estudiados en museos se distribuyen entre *The Natural History Museum* de Londres con 1.822, Museo Nacional de Ciencias Naturales con 8 y Museo Geominero con 7. El estudio de los taxones lo realizamos a nivel de especie, quedando reducida nuestra base de datos a 1.897 registros documentales.

En aquellos yacimientos para los que se indica el taxón y el número de ejemplares, se asume que ha sido hallado al menos un espécimen. En la tabla 1 se puede observar como se reparten los registros documentales por número de ejemplares referenciados, taxones [específicos] originales y post-revisados por regiones dentro del paleocontinente Gondwana.

Yacimientos de conuláridos

Id	PAIS	PERIODO / EPOCA	EDAD	DOMINIO GEOLOGICO	LITOESTRATIGRAFIA	UBICACION GEOGRAFICA DEL YACIMIENTO	DATOS GEOLOGICOS ORIGINALES	IDENTIFICACION TAXONOMICA ORIGINAL	STATUS	CLASIFICACION SUPRAGENERICA	REVISION TAXONOMICA	EJEMP. FIGURADOS	Nº EJEMP. CONSIGNADOS EN TRABAJO ORIGINAL	CONSERVACION: roca matriz	REFERENCIA BIBLIOGRAFICA	OBSERVACIONES
27	R. Checa	Ordovícico / Llanvirn	Oreaniense	Bohemia	Fm. Šárka, cuarcitas	Osek (= Vosek)	Banda d.l. edad D (cuarcitas)	<i>Conularia modesta</i> Barr.	válido	Familia Conulariidae Walcott, 1886	<i>Archaeoconularia insignis</i> (Barrande, 1867)	Barrande, 1867a: pl. 14 (fig. 15-17); pl. 16 (fig. 7-9); Bouček, 1928: pl. 1 (fig. 16)	2	Aplastado en sílice esteveóide uno de ellos	Barrande, 1867a: p. 44-45; Bouček, 1928: p. 64-65	
32	R. Checa	Ordovícico / Llanvirn	Dobrotviense	Bohemia	Fm. Dobrotivá	Karýžek	Fm. Dobrotivá	<i>Conularia sculpina</i> Perner	válido	Familia Conulariidae Walcott, 1886	<i>Archaeoconularia insignis</i> (Barrande, 1867)	Perner, 1900: fig. 4	1		Perner, 1900: p. 6 (fide Bouček, 1928: p. 64, 101)	Capa d.2 del Ordoviciense de Bouček (1928)
35	R. Checa	Ordovícico / Ashgill	Krabotvorense	Bohemia	Zúice Beds, Fm. Králův Dvůr, esquistos arcillosos negros	Lejškov (= Leškov)	Capa d.01, en el esquistos arcilloso negro	<i>Conularia fecunda</i> Barr.	válido	Familia Conulariidae Walcott, 1886	<i>Archaeoconularia fecunda</i> (Barrande, 1867)	Bouček, 1928: pl. 1: fig. 6, 7; Kiderlen, 1937: p. 130 (fig. 11)	3	En esquistos arcilloso negro	Bouček, 1928: p. 66-67; Kiderlen, 1937: p. 130	Uno de ellos en el National Museum, Prag. con terminaciones aperturales (Kiderlen, 1937)
50	R. Checa	Silúrico / Llandovery (?)		Bohemia	Fonnación Budňany	Dlouhá Hora (= Dlanha-Hora)	Caliza cristalina gris. Capas Budňany (cB)	<i>Conularia poctai</i> n.sp.	válido	Familia Conulariidae Walcott, 1886	" <i>Conularia</i> " <i>poctai</i> Bouček, 1928	Bouček, 1928: pl. 5 (fig. 14)	1	En caliza cristalina gris. No aparece la capa superficial por lo que no se pueden observar la ornamentación	Bouček, 1928: p. 86	
55	R. Checa	Devónico / D. Inferior	Praguense	Bohemia	Calizas Koneprusy	Cerca de Lucez (= Lutz)	En los bancos de calizas de edad F medio	<i>Conularia simplex</i> Barr.	válido	Familia Conulariidae Walcott, 1886	" <i>Conularia</i> " <i>simplex</i> Barrande, 1867	Barrande, 1867a: pl. 5 (figs. 1-4); Bouček, 1928: fig. 12, pl. 5 (fig. 13)	1		Barrande, 1867a: p. 52; Bouček, 1928: p. 85-86	
76	R. Checa	Ordovícico / Llanvirn	Oreaniense	Bohemia	Fm. Šárka	Cerca de Sítá, próxima a Zvorníh	Nódulos síliceos de las capas d.1 Šárka	<i>Conularia purkynei</i> Želízko,	válido	Familia Conulariidae Kiderlen, 1937	<i>Conulariella purkynei</i> (Želízko, 1911)	Želízko, 1911b: pl. 3: figs. 1a, 1b	1		Želízko, 1911b: p. 45 (fide Bouček, 1928: p. 100)	Tipo: Conularia purkynei Želízko, 1911 (Bouček, 1928: pág. 100)

Figura 2. Tabla de Access de los yacimientos de conuláridos de Gondwana en la que se muestran registros documentales con los campos citados en el texto.

Conulariids' sites in an Access table with the documental records and its fields quoted in the text.

Regiones	Nº registros	Nº ejemplares Conulariidae	Nº taxones (específicos) originales	Nº taxones (específicos) post-revisados
<i>Amazonia</i> (Brasil, Paraguay)	15	16	6	6
<i>Anatolia</i> (Turquía)	7	7	6	6
<i>Andes Centrales</i> (Bolivia)	102	113	16	11
<i>Antártica</i> (Islas Malvinas-Reino Unido-, Tasmania)	6	6	5	5
<i>Apulia</i> (Italia)	3	4	3	3
<i>Armórica</i> (Francia)	45	65	19	15
<i>Australia</i> (Australia)	25	19	6	2
<i>Bohemia</i> (República Checa)	358	619	58	40
<i>Iberia</i> (España, Portugal)	21	21	7	7
<i>Hoggar</i> (Argelia, Marruecos, Mauritania)	24	23	15	13
<i>India</i> (India, Indochina, Pakistán)	6	6	5	4
<i>Kalahari</i> (Sudáfrica)	9	11	7	6
<i>Kazakhstan</i> (Kazajistán)	10	11	8	8
<i>Occidental</i> (Argentina, Chile, Perú)	13	13	6	5
Sin especificar región	5	5	3	3
Total Gondwana	649	939	128	123
Resto paleocontinentes	1.243	8.171	431	363
Sin especificar (incluye Pangea)	5	5	4	4
Total (a nivel específico)	1.897	9.115	646	538

Tabla 1. Distribución de registros documentales, especímenes, taxones originales y post-revisados por regiones dentro del paleocontinente Gondwana, y la cifra total con respecto al resto de los paleocontinentes.

Distribution of documental records, specimens, original and post-revised taxons by regions inside Gondwana, and the total figure with regard to the rest of paleocontinents.

En lo que respecta a la diversidad de taxones específicos originales citados y post-revisados puede llegar a coincidir el número en ambos casos. Esto no quiere decir que no haya habido variación en la determinación taxonómica,

sino que varían los taxones pero no el número resultante de los mismos. La cifra total de taxones que aparece en la tabla 1 corresponde al número total de taxones hallados en los dominios y no a la suma de taxones de dominios diferentes. En relación a esta forma de presentar los datos, se observa una disminución del 4% de los taxones en Gondwana y del 17% en total de los paleocontinentes.

El error asumido en la distribución geográfica es mínimo, del 0,7 %, al conocerse casi todas las localidades de donde provienen los ejemplares, tanto de las colecciones museísticas como en referencias bibliográficas. Este error se debe en parte a que de algunos ejemplares de *The Natural History Museum* de Londres no se indican la localidad y litología donde aparecieron. En algunos casos, cuando existen ejemplares próximos en morfología y ubicación, y que portan indicación de procedencia, se asume que los ejemplares sin localidad proceden del mismo yacimiento.

En la tabla 1 se puede observar que Bohemia destaca en abundancia de ejemplares (619), seguida de lejos por los Andes Centrales (113), Armórica (65), Hoggar (Sahara centro-occidental) (23), e Iberia (21) y, con menor abundancia, el resto de los dominios. En diversidad taxonó-

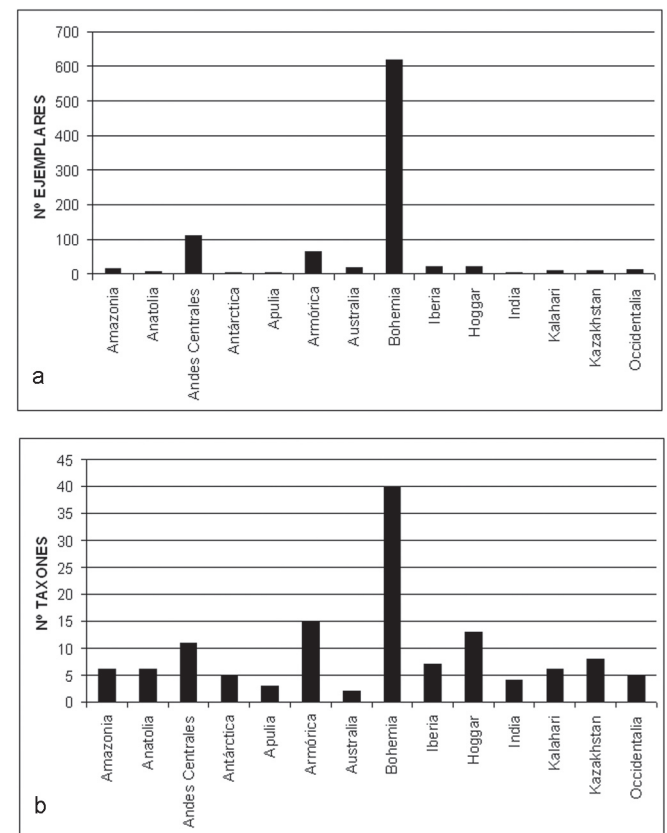


Figura 3. Abundancia (a) y diversidad taxonómica revisada (b) de especímenes por regiones.
Abundance (a) and revised taxonomic diversity (b) of specimens for regions.

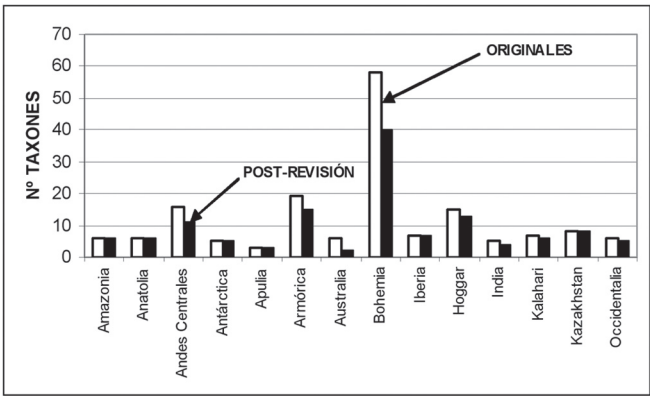


Figura 4. Diversidad taxonómica original y revisada por regiones.
Original and revised taxonomic diversity by regions.

mica específica post-revisión destaca Bohemia (40), seguida de Armórica (15), Hoggar (13), Andes Centrales (11) y, con menor diversidad el resto de regiones (Fig. 3). Contrastando la información de la tabla 1 con los datos de la figura 3, se observa que, normalmente, los dominios con mayor abundancia y diversidad taxonómica son también aquellos que tienen mayor número de registros documentales.

La información expresada en estos gráficos no nos da una variación significativa entre el número de taxones originales y una vez revisados según criterios actuales (Fig. 4) a excepción de Bohemia.

Si tenemos en cuenta las divisiones estratigráficas en las que aparecen los conuláridos de Gondwana, la abundancia y la diversidad taxonómica específica se distribuirían según la tabla 2.

Como en la tabla 1 anterior, el cálculo del total de taxones originales y post-revisados no se ha realizado como sumatorio de éstos, ya que varios de ellos se repiten en distintos períodos y/o épocas. Los datos de la tabla 2 han sido representados gráficamente en las figuras 5 y 6.

De los 649 registros documentales de Gondwana, la mayoría contiene indicaciones sobre su edad a nivel de Período, pero no a nivel de Época. El estudio estadístico realizado sólo ha tenido en cuenta los casos en los que no existen dudas respecto a la época de pertenencia. Por tanto, no se han considerado algunas épocas (Wenlock, Ludlow, Devónico Superior, Triásico Inferior y Triásico Medio) en el gráfico de la figura 5.b.

Comparando las figuras 5 y 6, y la categoría relativa a Período, se observa una relación positiva entre la abundancia y diversidad de conuláridos en Gondwana. El período con mayor abundancia es el Ordovícico, con 629 ejemplares, siendo también el más diverso con 75 taxones [específicos]. No ocurre lo mismo en la categoría de épocas, donde la época de mayor abundancia es el Caradoc (412

Período	Época	Nº ejemplares Conulariidae	Nº taxones originales	Nº taxones revisados
Sin especificar		15	6	6
Jurásico	J. Inferior	1	1	1
Triásico	Sin especificar	2	2	2
	T. Superior	1	1	1
Pérmico	Sin especificar	17	7	7
	Zechstein	2	1	1
	Cisuraliense	5	2	2
Carbonífero	Sin especificar	8	3	3
	Silésico	2	2	2
	Dinantiense	10	7	7
Devónico	Sin especificar	64	18	12
	D. Medio	13	6	6
	D. Inferior	90	19	16
Silúrico	Sin especificar	43	6	7
	Prídoli	2	2	2
	Llandovery	35	8	12
Ordovícico	Sin especificar	31	13	11
	Ashgill	23	10	8
	Caradoc	412	33	20
	Llanvirn	122	39	29
	Arenig	25	15	16
	Tremadoc	16	3	3
Total (a nivel específico)		939	128	123

Tabla 2. Abundancia y diversidad taxonómica de los conuláridos de Gondwana por períodos y épocas.
Abundance and taxonomic diversity of conulariids from Gondwana by periods and epochs.

ejemplares) y la más diversa el Llanvirn (27 taxones). Esto último nos indica que la diversidad precedió en el tiempo a la abundancia de estos organismos.

En relación a la abundancia, después del Ordovícico se encuentra el Devónico (167 ejemplares), y a continuación el Silúrico (80). Si tenemos en cuenta las épocas, detrás del Caradoc iría el Llanvirn y el Devónico Inferior (con 122 y 90 ejemplares respectivamente). En cuanto a la diversidad taxonómica, en el caso de la revisada, el período más diverso después del Ordovícico es el Devónico (con 21 taxones distintos) y en épocas después del Llanvirn es el Caradoc y el Arenig y Devónico Inferior (con 20 en el primero y 16 taxones en los dos últimos).

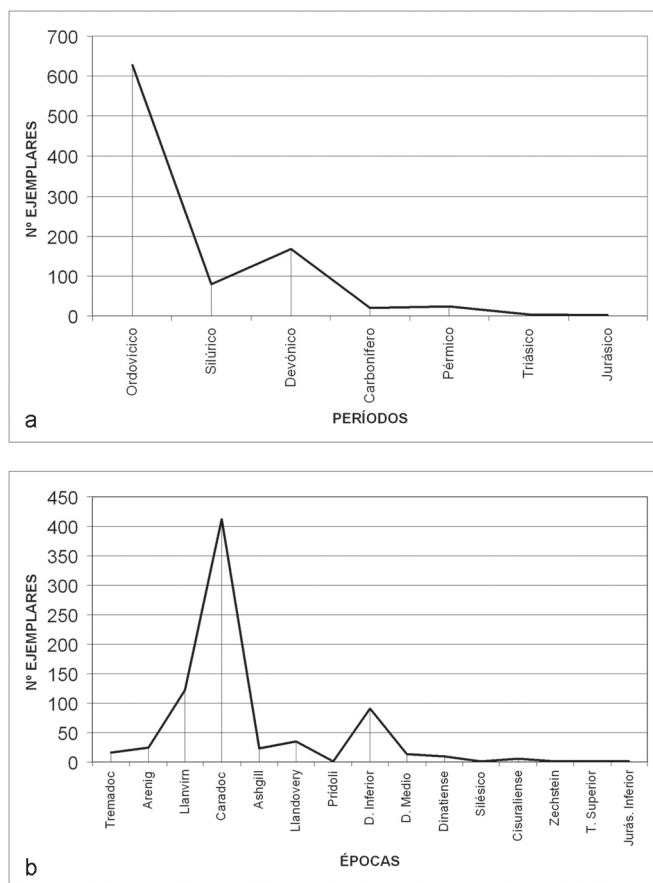


Figura 5. Abundancia por períodos (a) y épocas (b) en Gondwana.
Abundance by periods (a) and epochs (b) in Gondwana.

DISCUSIÓN

Los registros estratigráficos de conuláridos son bastante reducidos hasta el Ordovícico a nivel genérico, período que se revela como el de mayor abundancia (ya a nivel específico con más del 68 % de todos los ejemplares) y diversidad taxonómica (más del 59 % a nivel específico) en Gondwana. Con esto se ratifica que es el período más diverso, en el cual se siguen las vías predeterminadas hacia niveles de organización en el mundo animal, cada vez más bajos (García-Alcalde, 1997). Se puede observar que al final de este período se produce una drástica disminución tanto en el número de ejemplares como en la diversidad taxonómica de los conuláridos. Este hecho parece reflejar las consecuencias de la glaciación Hirnantense (Ashgill superior), durante la cual se desarrolló un extenso casquete glaciar sobre Gondwana, que alcanzó latitudes templadas hasta los 40°S (Beuf *et al.*, 1971; Caputo & Crowell, 1985; Frakes *et al.*, 1992). Esta glaciación, con una duración inferior a 1 m.a. (Jablonski, 1991), es la segunda más importante registrada en el planeta, sólo por detrás de

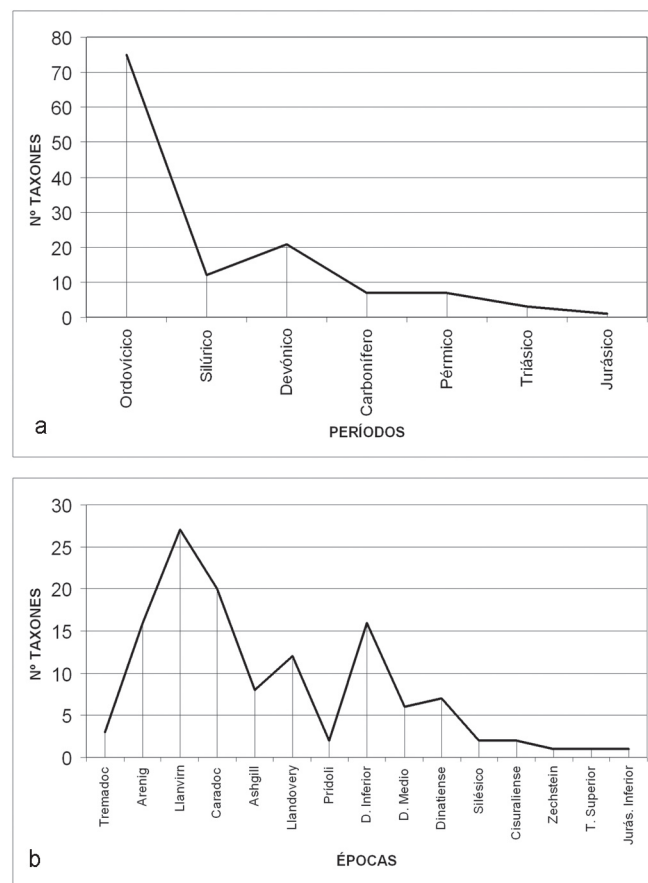


Figura 6. Diversidad taxonómica revisada por períodos (a) y épocas (b) en Gondwana.
Revised taxonomic diversity by periods (a) and epochs (b) in Gondwana.

la permotriásica en cuanto a número de especies desaparecidas (Villas *et al.*, 2002; Villas, 2005), con una tasa de extinción del 85% de las especies conocidas.

El número de ejemplares hallados en capas posteriores al evento de extinción disminuye un 60 % respecto a los contabilizados en niveles previos y en lo que respecta a su diversidad es del 50 %. Probablemente, el importante descenso del mar asociado a la glaciación, alteraría los parámetros de la relación especies/área ($S=kA^2$), promoviendo la extinción (Sheeman, 1988).

Posteriormente, en el Silúrico y Devónico, se restablecería el nivel biótico, quedando muchas de las regiones bajo un clima cálido. Pero a finales del Devónico y durante el Carbonífero, Gondwana vuelve a sufrir otras glaciaciones que dejaron su impronta tanto en la abundancia, como en la diversidad de los fósiles que estamos estudiando.

En el Pérmico, la abundancia de individuos de este grupo llegaría a ser de casi el 3 % de los ejemplares totales de Gondwana, y su diversidad taxonómica a nivel específico próxima al 5,5 %. Continuando en el Triásico, sigue disminuyendo hasta el 0,3 % de número de ejemplares y

2,3 % la diversidad taxonómica, hasta que llegan a desaparecer en el Jurásico con tan sólo 1 ejemplar y 1 taxón específico registrado.

Resulta interesante comparar los datos expuestos para el paleocontinente Gondwana con la información conocida para otros paleocontinentes. Por ejemplo, la mayor abundancia de conuláridos registrada en el planeta a lo largo de todos los tiempos aconteció en Báltica durante el Llandovery, con más de 6.000 ejemplares. La mayor diversidad registrada se encuentra en Laurencia, con 26 taxones específicos durante el Dinantiense y 19 en el Ashgill. Este hecho podría explicarse por la favorable disposición de estos paleocontinentes en las épocas citadas: fondos marinos en latitudes templadas, próximas a la línea de costa, disaeróbicos y con una baja concentración de oxígeno disuelto (Van Iten *et al.*, 1996).

En lo que se refiere a la bibliografía estudiada, el mayor número de referencias y autorías corresponde a Gondwana. Este hecho puede explicarse por el gran número de países que actualmente ocupan el antiguo territorio de Gondwana (España, Portugal, República Checa, Francia, Italia, Australia y parte de Gran Bretaña entre otros), en los cuales han trabajado gran número de autores. Además, en países como Gran Bretaña los conuláridos han sido objeto de estudio desde hace casi dos siglos.

Tras Gondwana, Laurencia (paleocontinente que comprendía gran parte de Norteamérica y parte de Escocia) tiene el mayor número de referencias bibliográficas y de registros documentales, aunque no de autorías, posiblemente porque los estudios sobre conuláridos en esta región comenzaron más tarde que en Gondwana.

El número de autorías en Laurencia es también inferior al de Avalonia (paleocontinente que comprendía parte de la costa oriental actual de Norteamérica y gran parte de las Islas Británicas y Países Bajos), aunque, como consecuencia de los trabajos de Babcock (1985a, b, c; 1986; 1988a, b; 1990; 1991a, b, c; 1993; 1996) y Babcock & Feldmann (1984; 1986a, b, c) en EE.UU., Laurencia dobla a Avalonia en número de referencias bibliográficas.

También en Báltica (paleocontinente que comprendía la actual península escandinava y gran parte de los territorios que rodean el actual mar Báltico) existe un alto número de referencias bibliográficas no relacionado con el número de autorías, en este caso debido a los prolíficos C. E. Eichwald (1831, 1840, 1851, 1856, 1859, 1860, 1867), B. Hergarten (1985, 1988, 1994), F. Jerre (1991, 1993, 1994a, b) y G. Lindström (1867, 1882, 1884, 1888a, b).

Por último, es destacable el alto número de autorías en Avalonia, que puede explicarse debido a que este terreno forma en la actualidad parte del territorio europeo y norteamericano, lo que influye en que sea estudiado por un amplio abanico de autores. El resultado, comparado con las cifras de Báltica, es un número mayor de registros documentales para un número menor de referencias, proce-

dentes de trabajos como los de Babcock (1985a, b; 1986; 1988a; 1990; 1991c) y Babcock & Feldmann (1984; 1986a, b), McCoy (1844, 1847, 1852, 1855), Salter (1852, 1855, 1859, 1866, 1873, 1881) y Sinclair (1940a, b; 1941; 1942a, b; 1943a, b; 1944; 1946; 1948a; 1952).

CONCLUSIONES DEL ANÁLISIS DOCUMENTAL

El 36% de todos los registros documentales que se han recopilado de conuláridos de todo el mundo pertenecen al paleocontinente de Gondwana (casi el 78% de ellos contienen ejemplares clasificados a nivel específico). Esta información nos indicaría que estos organismos debieron de tener, en dicho paleocontinente, unas condiciones más favorables para la diversificación. Si nos fijamos en la abundancia, sería Báltica (más del 60 %) el que más destaca, quedando Gondwana en segundo lugar (17 % de los especímenes). Esto no se puede afirmar, ya que hay que tener en cuenta el sesgo en la recolección, estudio y publicación con respecto a los conuláridos.

El desarrollo y diversificación de los conuláridos en Gondwana puede explicarse por las condiciones generales cálidas de las que gozaron desde el Cámbrico hasta finales del Ordovícico en regiones como Bohemia. Ya, en el Hirnantense, con la glaciación, cuyo casquete polar se situó sobre Gondwana, disminuyó la diversidad, pero continúa el desarrollo del grupo con subidas y bajadas hasta la extinción del final del Pérmico, desapareciendo definitivamente en el Jurásico Inferior. Es muy notable la gran proliferación de estos animales durante el Llandovery en Báltica.

El hecho de su continuidad en el registro estratigráfico desde el Cámbrico medio hasta el Jurásico Inferior en casi la totalidad de los continentes, nos da idea de la importancia que podrían tener como indicadores para las correlaciones estratigráficas.

ESTUDIO BIBLIOGRÁFICO

Este estudio bibliográfico de los conuláridos refleja un incremento del número de publicaciones sobre los conuláridos, desde Sowerby (1816-1818) con la primera publicación sobre conuláridos, hasta nuestros días. Se pueden diferenciar cuatro etapas que se reflejan en el gráfico de la figura 7.

Estas cuatro etapas son las que siguen:

- 1- 1818-1867: Periodo inicial correspondiente a las primeras descripciones de fósiles y a los primeros estudios taxonómicos de conuláridos. El número de trabajos se incrementa progresivamente a lo largo del tiempo. La publicación más relevante de este periodo es el traba-

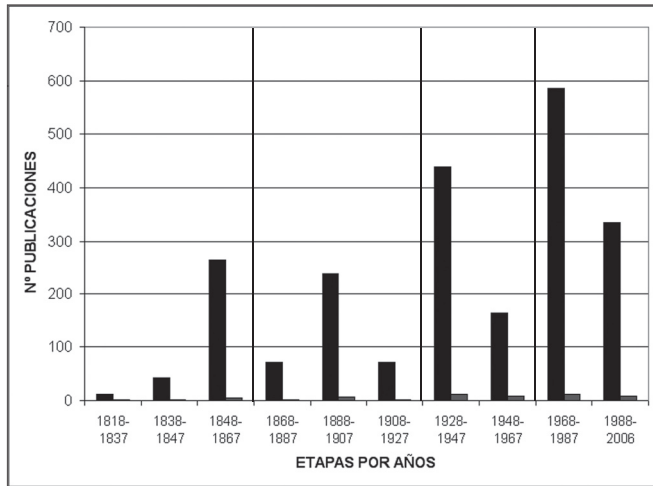


Figura 7. Etapas en el estudio de los conuláridos.
Stages in the conulariids study.

jo enciclopédico de Joaquim Barrande de 1867, titulado *Système Silurien du Centre de la Bohême* donde se describen veintisiete especies, y se puede considerar como la culminación de la época de descubrimiento y primeros estudios del grupo.

- 2- 1868-1927: En esta etapa es el estudio de la distribución estratigráfica de los conuláridos el aspecto más destacado. El número de publicaciones aumenta hasta 1907, destacando temas de taxonomía y estratigrafía; se observa una ligera disminución en el número de obras hasta 1927. Destacan durante este periodo las monografías de Holm (1893) y Slater (1907). Holm (*op. cit.*) estudia los conuláridos bálticos y sintetiza el conocimiento existente hasta la época acerca del grupo, con especial referencia a las formas centro europeas y británicas. Por otra parte, el trabajo monográfico de Slater (*op. cit.*), se centró en los conuláridos británicos.
- 3- 1928-1967: En este periodo, además de seguir realizándose trabajos dedicados principalmente a estudios taxonómicos y estratigráficos, fundamentalmente hasta 1947, merece la pena destacar el comienzo de los estudios paleobiológicos, así aparecen trabajos sobre la anatomía, morfología y afinidades del grupo. Bouček (1928) realiza una de las primeras interpretaciones de los conuláridos y crea una nomenclatura anatómica. Posteriormente, Kiderlen (1937) y Knight (1937) realizan, de manera independiente, los primeros estudios anatómicos modernos y una de las primeras interpretaciones del modo de vida de los conuláridos. Las reconstrucciones de estos dos autores han sido reproducidas por autores posteriores. También, debemos destacar los trabajos de George Winston Sinclair entre 1940 y 1952 incluyendo su tesis doctoral (Sinclair, 1948a). Por último, resaltamos la publicación de los capítulos correspondientes a los conuláridos en el *Treatise on*

Invertebrate Paleontology, que aparecen en el volumen dedicado a los cnidarios (Moore & Harrington, 1956a, b).

- 4- 1968-2006: En este periodo se produce un aumento importante de estudios de carácter estratigráfico, multiplicándose las localidades con conuláridos hasta 1987. En los últimos años siguen los estudios de la filogenia y morfología del grupo. La escuela brasileña se dedica al estudio paleoecológico y taxonómico de estos organismos (Leme *et al.*, 2003a, b; Rodrigues *et al.*, 2003). Para este periodo destacamos la tesis doctoral de Babcock (1986) y sus trabajos posteriores, Babcock & Feldmann (1986a, b, c), Babcock *et al.* (1987) y Jerre (1994a) que abordan el estudio de los conuláridos desde una perspectiva filogenética moderna complementada con estudios anatómicos y funcionales. Una de las conclusiones más significativas de estos autores es considerar a los conuláridos como miembros de un phylum independiente, para lo cual proponen el Phylum Conulariida Babcock & Feldmann, 1986c. Sin embargo, desde una perspectiva similar, Van Iten (1991) los considera cnidarios. Como ya expresamos antes, esta última es nuestra postura.

Si desglosamos las referencias bibliográficas y las autorías por paleocontinentes, es Gondwana el que tiene un mayor número de referencias bibliográficas (54 %) y de autores que estudian los conuláridos (46 %). Le seguirían, en cuanto a las referencias y autores, muy de lejos, Laurencia, Báltica y Avalonia en menor número (Tabla 3).

La distinción entre referencias bibliográficas y autorías se hace porque muchos autores como Salter, Babcock & Feldmann y Sinclair escriben más de una obra, por lo tanto un autor o grupo de autores tienen diferentes referencias bibliográficas o publicaciones.

Paleocontinente	Nº de referencias	Nº de autorías	Nº de registros
<i>Avalonia</i>	171	60	362
<i>Báltica</i>	320	46	269
<i>China (N y S)</i>	31	8	32
<i>Gondwana</i>	1237	152	836
<i>Laurencia</i>	485	57	831
Sin especificar (incluye Pangea)	6	4	13
Total	2250	327	2343

Tabla 3. Referencias bibliográficas, autorías y registros documentales por paleocontinentes.
Bibliographical references, authors and documental records by paleocontinents.

CONCLUSIONES DEL ESTUDIO BIBLIOGRÁFICO

Se desprende del estudio bibliográfico que hay cuatro períodos diferenciados, en los cuales, tanto los criterios de investigación de estos organismos, como las diversas publicaciones sobre los mismos, han variado a lo largo del tiempo. En el primer período las pautas que se siguen en el estudio de estos organismos son: reconocimiento, descubrimiento y nomenclatura; a ésta siguen otras dos etapas o períodos en los que dominan los estudios estratigráficos o paleobiológicos; y ya en el último período sobresalen los estudios filogenéticos.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro más sincero agradecimiento a todas aquellas personas e instituciones, como la Dra. Jill Darrell, conservadora de las colecciones de cnidarios de *The Natural History Museum* de Londres, por facilitarnos el acceso, en las mejores condiciones, a las colecciones de conuláridos. Nuestro especial agradecimiento a los revisores, la Dra. Esperanza Fernández y el Dr. Enrique Villas, y a los editores Dr. Rodolfo Gozalo y Dr. Miguel V. Pardo quienes, sin duda alguna, han ayudado a mejorar notablemente el presente trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Argéliez (*in* Bouček, 1928). 1856. Lettre á E. de Beaumont. *Bulletin Société géologique de France [2end série]*, **13**, 186-188.
- Babcock, L. E. 1985a. A new Ordovician conulariid from Oklahoma? *Oklahoma Geology Notes*, **45**, 66-70.
- Babcock, L. E. 1985b. Hard and soft part morphology of selected Devonian and Mississippian conulariids from the Eastern United States. In: *The Geological Society of America, North-Central Section, 19th annual meeting. Abstracts with Programs - Geological Society of America*, Boulder, Colorado, **17** (5), 278.
- Babcock, L. E. 1985c. Mahantago conulariid considered a hyolithid. *Pennsylvania Geology*, **16** (3), 14-16.
- Babcock, L. E. 1986. *Devonian and Mississippian conulariids of North America*. Master's, Kent State University, Kent, Ohio, Thesis, 1-279 (inédito).
- Babcock, L. E. 1988a. New Permian conulariids from Devon Island, Canada. *Journal of Paleontology*, **62**, 615-617.
- Babcock, L. E. 1988b. New Permian conulariids from Bolivia. *Journal of Paleontology*, **62**, 617-619.
- Babcock, L. E. 1990. Conulariid pearls. In: *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution* (Ed. A.J. Boucot). Elsevier Science Press, Amsterdam, 68-71.
- Babcock, L. E. 1991a. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid schott. *Palaeontology*, **34**, 939-954.
- Babcock, L. E. 1991b. The enigma of conulariid affinities. In: *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa* (Ed. A.M. Simonetta, & S. Conway Morris). Cambridge University Press, Cambridge, New York, 133-143.
- Babcock, L. E. 1991c. Paleoeologic and thaphonomic controls on conulariid distributions; example from Pennsylvanian cyclothems of Kansas and Oklahoma. In: *Abstracts of papers to be presented at the meeting of the Northeastern and Southeastern sections of the Geological Society of America and associated societies. Abstracts with Programs - Geological Society of America*, **23** (1), p. 4 [reimpreso en *Oklahoma Geology Notes*, **51** (4), 149-150].
- Babcock, L. E. 1993. Exceptionally preserved conulariids from the Conularienschichten, fossil-Lagerstätten in the Devonian of Bolivia. In: *Fósiles y facies de Bolivia. Invertebrados y paleobotánica*, **2** (Ed. R. Suárez Soruco). *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, **13-14** (1-4), 77-91.
- Babcock, L. E. 1996. Phylum Conulariida. In: *Fossils of Ohio* (Eds. R.M. Feldmann & M. Hackathorn). Ohio Division of Geological Survey, Bulletin, **70**, 66-69.
- Babcock, L. E. & Feldmann, R. M. 1984. Mysterious fossils. *Earth Sciences*, **37** (3), 16-17.
- Babcock, L. E. & Feldmann, R. M. 1986a. Devonian and Mississippian conulariids of North America. Part A. General description and *Conularia*. *Annals of Carnegie Museum*, **55**, 349-410.
- Babcock, L. E. & Feldmann, R. M. 1986b. Devonian and Mississippian conulariids of North America. Part B. *Paraconularia*, *Reticulaconularia*, new genus, and organisms rejected from Conulariida. *Annals of Carnegie Museum*, **55**, 411-479.
- Babcock, L. E. & Feldmann, R. M. 1986c. The Phylum Conulariida. In: *Problematic Fossil Taxa* (eds. A. Hoffman & M. H. Nitecki). Oxford University Press, New York, Oxford, 135-147.
- Barrande, J. 1867. *Système Silurien du Centre de la Bohême*. 1^{ère}. Partie Recherches Paléontologiques, *Classe des Mollusques. Ordre des Ptéropodes*. Barrande, J. (éd.), Prague, Paris, **3** (1), I-XV + 1-54 + 140-161.
- Beuf, S., Biju-Duval, B., de Charpal, O., Rognon, P., Gariel, O. & Bennacef, A. 1971. Les grès du Paleozoïque Inférieur au Sahara-Sédimentation et discontinuités, évolution structurale d'un craton. *Institut Français Pétrole, Science et Technique du Pétrole*, **18**, 1-464.
- Bouček, B. 1928. Revise českých paleozoických Konularií (Revision des conulaires Paléozoïques de la Bohême). *Nakladem České Akademie Ved a Umení [2end série]*, *Palaeontographica Bohemiae*, **11**, 1-108.
- Bouček, B. 1939. Conularida. In: *Handbuch der Paläozoologie* (Ed. O.H. Schindewolf). Verlag von Gerbrüder Borntraeger, Berlin, **2A** (5), A113-A131.
- Caputo, M. V. & Crowell, J. C. 1985. Migration of glacial centers across Gondwana during Paleozoic Era. *Bulletin Geological Society America*, **96**, 1020-1036.
- Eichwald, C. E. von. 1831. *Zoologia specialis, quam expositis animalis tum vivis, tum fossilibus potissimum rossiae un universum, et poloniae in species, in usum lectionum*

- publicarum in Universitate Caesarea Vlnensi habendarum editit. Pars posterior specialem expositionem spondylozoorum continens, Vilna, Leipzig, 4, 1-404.*
- Eichwald, C. E. von. 1840. Über das silurische Schichten-systems in Esthland. *Zeitschrift für Natur-und Heilkunde der K. Medicinisch-chirurgische Akadem. St. Petesburg, 1-2, 1-210.*
- Eichwald, C. E. von. 1851. *Naturhistorische Bemerkungen als beitrage zur vergleichenden geognosie, auf einer Reise durch die Eifel, Tyrol, Italien, Sizilien und Algier. IV. Naturhistorische Bemerkungen über Algier und den Atlas. Moskau. Nouveaux Mémoires de la Société des Naturalistes de Moscou, Moskau, Stuttgart, 331-464.*
- Eichwald, C. E. von. 1856. Beitrag zur geographischen Verbreitung der fossilen Thiere Russlands: Alte Periode. *Biulleten (Moskovskoe obshchestvo ispytatelei prirody), 29 (1), 88-127, 406-453.*
- Eichwald, C. E. von. 1859. *Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie. Tome I, L'ancienne Période, Atlas. Schweizerbart, Stuttgart, 1 (1), 1-59 pls.*
- Eichwald, C. E. von. 1860. *Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie. Tome I, L'Ancienne periode. Schweizerbart, Stuttgart, 1 (2), 681-1657.*
- Eichwald, C. E. von. 1867. Beitrag zur gechichte der geonossie und palaeontology in Russland. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou (extrait of 1866), 4, 1-71.*
- Finks, R. M. 1955. *Conularia* in a sponge from the West Texas Permian. *Journal of Paleontology, 29, 831-836.*
- Fletcher, H. O. 1938. A revision of the Australian Conulariae. *Records of the Australian Museum, 20, 235-255.*
- Frakes, L. A., Francis, J. E. & Syktus, J. L. 1992. *Climate modes of the Phanerozoic.* Cambridge University Press, Cambridge, 1-274.
- García-Alcalde, J. L. 1997. Evolución biótica y geográfica en el Paleozoico inferior y medio. In: *Registros fósiles e Historia de la Tierra* (Dirs. E. Aguirre, J. Morales & D. Soria). Ed. Complutense, Madrid, 119-142.
- Hatschek, B. 1888. *Lehrbuch der Zoologie. Eine morphologische Übersicht der Thierreiches zur Einführung in das Stadium dieser Wissenschaft.* Gustav Fischer, Jena, I-IV + 1-304.
- Hergarten, B. 1985. Die Conularien des Rheinischen Devons. *Senckenbergiana lethaea, 66, 269-297.*
- Hergarten, B. 1988. Conularien in Deutschland. *Der Aufschluss, 39, 321-356.*
- Hergarten, B. 1994. Conularien des Hunsruckschiefers (Unter-Devon. *Senckenbergiana lethaea, 74, 273-290.*
- Holm, G. 1893. Sveriges Kambrish-Siluriska Hyolithidae och Conulariidae. *Sveriges Geologiska Undersökning. Afhandlingar och uppsatser, C112, I-ix + 1-172.*
- Hughes, N. C., Gunderson, G. O. & Weedon, M. J. 2000. Late Cambrian conulariids from Wisconsin and Minnesota. *Journal of Paleontology, 74, 828-838.*
- Jablonski, D. 1991. Extinctions: a paleontological perspective. *Science, 253, 754-757.*
- Jerre, F. 1991. Reconstructions of the conulariid exoskeleton based on microscope specimens. *Lund Publications in Geology, 96, p. 13.*
- Jerre, F. 1993. Conulariid microfossils from the Silurian Lower Visby Beds of Gotland, Sweden. *Journal of Paleontology, 36, 403-424.*
- Jerre, F. 1994a. Anatomy and phylogenetic significance of *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895), a conulariid from the Silurian of Gotland. *Lethaia, 27, 97-109.*
- Jerre, F. 1994b. Taxonomy and functional morphology of Silurian conulariids from Gotland. *Lund Publications in Geology, 117, 1-33.*
- Kayser, E. 1924. Jura-, Kreide-, Tertiär- und Quartärformation. Nachträge. In: *Lehrbuch der geologischen Formationskunde*, Verlag Von Ferdinand Enke, Stuttgart, 2, 1-657.
- Kiderlen, H. 1937. Die Conularien. Über Bau und Leben der ersten Scyphozoa. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 77 (B), 113-169.*
- Knight, J. B. 1937. *Conchopeltis* Walcott, an Ordovician genus of Conulariida. *Journal of Paleontology, 11, 186-188.*
- Kozłowski, R. 1968. Nouvelles observations sur les Conulaires (Nowe obserwacje nad Konulariami.) *Acta Palaeontologica Polonica, 13, 497-535.*
- La Touche, J. D. 1884. *A Handbook of the Geology of Shropshire.* (1st ed.), 1-22 pls.
- Lalicker, C. G. & Moore, R. C. 1952. Annelids and other worms. In: *Invertebrate Fossils* (Eds. R.C. Moore, C.G. Lalicker & A.G. Fischer). McGraw-Hill, New York, 452-462.
- Lamont, A. 1946. Largest British *Conularia*. *Quarry Manager's Journal, 29 (11), 569-570.*
- Leme, J.M., Heredia, S., Rodrigues, S.C., Simoes, M.G., Aceñolaza, G.F. & Milana, J.P. 2003a. *Teresconularia* gen. nov. from the lower Ordovician of the Cordillera oriental of Salta (NW Argentina): The oldest conulariid (Cnidaria) from South America. *Revista Española de Micropaleontología, 35, 265-273.*
- Leme, J.M., Heredia, S., Coelho Rodríguez, S., Guimarães Simões, M., Aceñolaza, G.F. & Milana, J.P. 2003b. The oldest and smallest conulariid (cnidaria) from South America. *Paleontologia em Destaque, 44, p. 35.*
- Lindström, G. 1867. *Nomina fossilium siluriensum Gotlandiae.* Stockholm, 1-8.
- Lindström, G. 1882. Anteckningar om silurlagren på Carl-söarne. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, 3, 5-30.*
- Lindström, G. 1884. On the Silurian Gastropoda and Pteropoda of Gotland. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, 19 (6), 1-250.*
- Lindström, G. 1888a. Cambrian and Lower Silurian, I. In: *List of the fossil faunas of Sweden.* Palaeontological Department of the Swedish State Museum (Natural History), Stockholm, 1-24.
- Lindström, G. 1888b. Upper Silurian, II. In: *List of the fossil faunas of Sweden.* Palaeontological Department of the Swedish State Museum (Natural History), Stockholm, 1-29.

- McCoy, F. 1844. *Synopsis of the characters of the Carboniferous fossils of Ireland*. Dublin, 1-207
- McCoy, F. 1847. On the fossil botany and zoology of the rocks associated with the coal of Australia. *Annual Magazine of Natural History*, **28**, 298-312.
- McCoy, F. 1852. Systematic description of the British Paleozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. In: *A Synopsis of the Classification of the British Paleozoic Rocks* (Ed. A. Sedgwick). University Press, Cambridge, Massachusetts, **2**, 185-406.
- McCoy, F. 1855. Systematic description of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. In: *A Synopsis of the classification of the British Palaeozoic rocks* (Ed. A. Sedgwick). Parker, J. W. and son, West Strand; Deighton, Bell & Co.; and MacMillan & Co., London y Cambridge, **3**, 407-661.
- McKinney, F. K., Devolvé, J. J. & Sobieraj, J. 1995. *Conularia* sp. from the Pyrénées: further support for scyphozoan affinities of the Conularida. *Lethaia*, **28**, 229-236.
- Miller, S. A. & Gurley, W. G. E. 1896. New species of Paleozoic invertebrates from Illinois and other States. *Bulletin of the Illinois State Museum of Natural History*, **11**, 1-50.
- Moore, R. C. & Harrington, H. J. 1956a. *Scyphozoa*. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Coelenterata*. (Ed. R.C. Moore). Geological Society of America and University of Kansas Press, New York, Lawrence, Boulder, F, F27-F38.
- Moore, R. C. & Harrington, H. J. 1956b. *Conulata*. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Coelenterata*. (Ed. R.C. Moore). Geological Society of America and University of Kansas Press, New York, Lawrence, Boulder, F, F54-F66.
- Mortin, J. 1985. *The shell structure and zoological affinities of conulariids*. Palaeontological Association Annual Conference Abstracts, University College of Wales, Aberystwyth, 12-13.
- Nudds, J. R. & Sepkoski, J. J., Jr. 1993. Coelenterata. In: *The fossil record 2* (Ed. M.J. Benton). Chapman & Hall, London, 101-124.
- Paeckelmann, W. 1938. Neue Beiträge zur Kenntnis der Geologie, Paläontologie und Petrographie der Umgegend von Konstantinopel. *Jahrbuch für Kongliga Preussischen Geologische Landesanstalt*, **186**, 1-102.
- Richter, R. & Richter, E. 1930. Remarkably preserved conularias and their generic associates in the Hunsrueck Shale (Lower Devonian) of the Rhineland. *Senckenbergiana lethaea*, **12**, 152-171.
- Rodrigues, S.C., Simoes, M.G. & Leme, J.M. 2003. Tafonomia comparada dos Conulate (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **33**, 381-390.
- Sabattini, N. & Hlebszevitch, J. C. 2005. Nueva evidencia sobre el modo de vida de los Conulariida. *Ameghiniana*, **42**, 627-632.
- Salter, J. W. 1852. Appendix A. Description of a few species from Wales and Westmoreland. In: McCoy, F. *A Synopsis of the Classification of the British Paleozoic Rocks*, University Press, Cambridge, Massachusetts, **2**, i-viii.
- Salter, J. W. 1855. Description of a few species from Wales and Westmoreland. In: *A Synopsis of the classification of the British Palaeozoic Rocks with a systematic description of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge* (Ed. A. Sedgwick), Deighton, J. W. Parker; Bell, J. W. & McMillan & Company, Parker, J. W. & son, West Strand, London, Cambridge, **2**, I-VIII + 1-288.
- Salter, J. W. 1859. Siluria. In: Murchison, R. I. *Siluria, A history of the oldest fossiliferous rocks and their foundations*. (3rd ed.), London, John Murray, 1-592.
- Salter, J. W. 1866. Appendix on the fossils. In: *The geology of North Wales* (Ed. Ramsay). *Memoirs of geological survey of Great Britain*, **3**, 239-381.
- Salter, J. W. 1873. *A catalogue of the collection of Cambrian and Silurian fossils contained in the geological museum of the University of Cambridge*. Cambridge University Press, Cambridge, 1-204.
- Salter, J. W. 1881. Appendix on the fossils. In: *The geology of North Wales* (Ed. Ramsay). *Memoirs of Geological Survey of Great Britain*, 2nd ed., 371-567.
- Sayar, C. 1964. Ordovician Conulariids from the Bosphorus Area, Turkey. *Geological Magazine*, **101**, 193-197.
- Sharpe, D. 1856. Descriptions of Paleozoic Mollusca from South Africa. *Transactions of the Geological Society of London, Series 2*, **7**, 206-215.
- Sheeman, P. 1988. Late Ordovician events and the terminal Ordovician extinction. *New Mexico Bureau Mines & Mineral Resources Memoir*, **44**, 405-415.
- Sinclair, G. W. 1940a. The genotype of *Conularia*. *Canadian Field-Naturalist*, **54** (5), 72-74.
- Sinclair, G. W. 1940b. A discussion of the genus *Metaconularia* with descriptions of new species. *Transactions of the Royal Society of Canada, Section IV [3rd series]*, **34**, 101-121.
- Sinclair, G. W. 1941. Notes on *Pseudoconularia* and *P. magnifica* (Spencer). *Transactions of the Royal Society of Canada [3rd series]*, Section IV, **35** (6), 125-129.
- Sinclair, G. W. 1942a. The Chazy Conularida and their congeners. *Annals of Carnegie Museum*, **29** (10), 219-240.
- Sinclair, G. W. 1942b. A new species of "*Conularia*" from Gaspe. *Le Naturaliste Canadien*, **69**, 158-160.
- Sinclair, G. W. 1943a. Notes on *Archaeoconularia* Bouček and *Eoconularia*, new genus. *Proceedings of the royal Society of Canada [3rd series]*, **37**, p. 122.
- Sinclair, G. W. 1943b. A new genus of conulariids. *Canadian Field-Naturalist*, **57** (7-8), p. 123.
- Sinclair, G. W. 1944. Notes on the genus *Archaeoconularia* and *Eoconularia*. *Transactions of the royal Society of Canada, Section IV [3rd series]*, **38** (4), 87- 95.
- Sinclair, G. W. 1946. Three new conulariids from the Ordovician of Quebec. *Le Naturaliste Canadien*, **73** (11-12), 385-390.
- Sinclair, G. W. 1948a. *The Biology of the Conularida*. Ph. D. thesis McGill University, Montreal, 1-442 (inédito).
- Sinclair, G. W. 1948b. Aperture of *Conularia*. *Bulletin of the Geological Society of America*, **59**, p. 1352.
- Sinclair, G. W. 1952. A classification of the Conularida.

- Chicago Natural History Museum, Fieldiana Geology*, **10** (13), 135-145.
- Slater, I. L. 1907. *A Monograph of British Conulariae*. Monograph of Palaeontographical Society, London, **6** (295), 1-41.
- Sowerby, J. 1816-18. *The Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals or Shells which have been Preserved at Various Times and Depths in the Earth*. London, **2**, 1-251.
- Sowerby, J. 1821. *The Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals or Shells, Which Have Been Preserved at Various Times, and Depths in The Earth*. W. Arding Company, London, **3** (46), 1-194.
- Sowerby, J. 1839. Fossil shells of the lower Ludlow age. In: Murchison, R. C. *Silurian system*. Murray, J. (ed.), London, **2**, 579-768.
- Trechmann, C. T. 1918. The Trias of New Zealand. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **73**, 165-246.
- Van Iten, H. T. 1987a. The mode of life of the Conulariida and its implications for conulariid affinities. *Abstracts with Programs - Geological Society of America*, **19** (7), p. 876.
- Van Iten, H. T. 1987b. Conulariid test microstructure and its phylogenetic significance. In: *Geological Society of America, North-Central Section, 21st annual meeting*. Abstracts with Programs – Geological Society of America, Boulder, Colorado, **19** (4), p. 250.
- Van Iten, H. T. 1991. Evolutionary affinities of the conulariids. In: *The Early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa* (Eds. A.M. Simonetta & S. Conway Morris). Cambridge University Press, Cambridge, New York, 145-155.
- Van Iten, H. T. & Cox, R. S. 1992. Evidence of clonal budding in a radial cluster of *Paraconularia crustula* (White) (Pennsylvanian; Cnidaria?). *Lethaia*, **25**, 421-426.
- Van Iten, H. T., Fitzke, A. & Cox, R. S. 1996. Problematical fossil cnidarians from the Upper Ordovician of the north – central EE.UU. *Journal of Paleontology*, **39**, 1037-1064.
- Van Iten, H. T., Zhu, Z. K. & Zhu, M. Y. 2000. Anatomy and systematics of the Devonian conulariids *Changshaconus* Zhu, 1985 and *Reticulaconularia* Babcock & Feldmann, 1986. *Acta Palaeontologica Sinica*, **39**, 466-475.
- Villas, E. *Relación de los carbonatos con la glaciación Hirnantense (Ordovícico Superior): Bioeventos asociados*. [Consultado 30 diciembre 2005]. Disponible en World Wide Web: <<http://www.educarm.es/paleontologia/html/villas.htm>>.
- Villas, E., Vennin, E., Álvaro, J. J., Hammann, W., Herrera, Z. A. & Piovano, E. L. 2002. The late Ordovician carbonate sedimentation as a major triggering factor of the Hirnantian glaciation. *Bulletin Société géologique de France*, **173**, 569-578.
- Walcott, C. D. 1886. Second Contribution to the studies on the Cambrian faunas of North America. *Bulletin of United States Geological Survey*, **30**, 1-369.
- Zittel, K. A. von. & Broili, F. 1924. *Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie)*. Neubearbeitet von Dr. Ferdinand Broili. I Abteilung Invertebrata. Verlag Oldenbourg, München, Berlin, 1-733.

Manuscrito recibido: 13 de Enero, 2006

Manuscrito aceptado: 18 de Octubre, 2006