

# PALEONTOLOGÍA DE INVERTEBRADOS



Editores:

M. Luisa Martínez Chacón  
Pascual Rivas

# Hemicordados: graptolitos

JUAN CARLOS GUTIÉRREZ-MARCO

1. Introducción .....	497	5.4. Orden Dithecoidea .....	513
2. Graptolitos: características generales y conservación .....	500	5.5. Orden Dendroidea .....	513
3. Estructura, composición y afinidades del esqueleto .....	502	5.6. Orden Graptoloidea .....	513
4. Organización y elementos de la colonia .....	506	6. Evolución .....	514
5. Clasificación .....	512	7. Paleoecología .....	516
5.1. Orden Crustoidea .....	513	8. Paleobiogeografía .....	519
5.2. Orden Camaroidea .....	513	9. Interés bioestratigráfico .....	522
5.3. Orden Tuboidea .....	513	10. Bibliografía .....	522

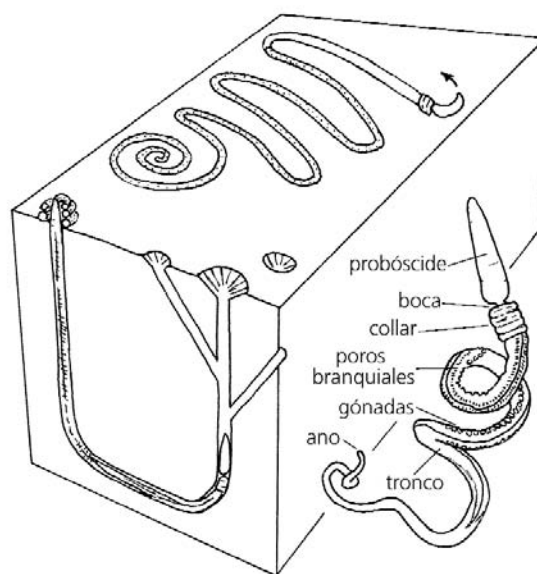
## 1. INTRODUCCIÓN

El filo Hemichordata comprende deuterostomados marinos, vermiformes a coloniales, caracterizados por tener hendiduras branquiales y un exiguo cordón nervioso dorsal, que no es homólogo ni comparable con la notocorda de los cordados.

Los hemicordados fueron divididos tradicionalmente en tres clases: enteropneustos, pterobranquios y graptolitos, siendo la tercera exclusivamente fósil. Algunos autores unificaron las dos últimas en una sola clase *Graptolithoidea*, suma de las subclases Pterobranchia + Graptolithina. Otras opiniones distintas, pero emergentes entre los paleontólogos, elevan por un lado los graptolitoideos al rango de subfilo (Graptolithina), integrado a su vez por varias clases: los pterobranquios y cefalodiscidos actuales, más los antiguos órdenes de graptolitos bentónicos y planctónicos. Una revisión moderna (Rickards & Durman, 2006) considera, sin embargo, la existencia de un **subfilo Pterobranchia** con sólo tres clases: Graptolithina, Rhabdopleurina y Cephalodiscina, la primera de las cuales englobaría los seis órdenes de graptolitos clásicos.

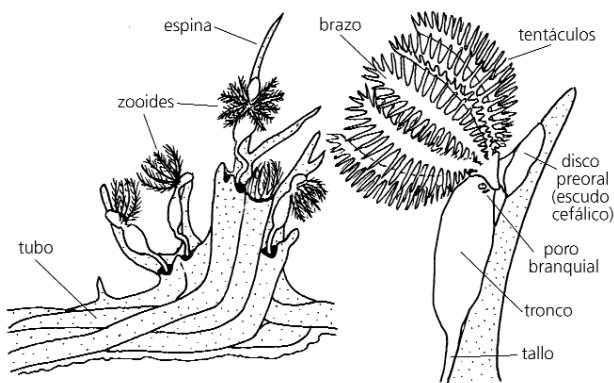
Por su parte, los zoólogos discuten la existencia de otra categoría adicional viviente de hemicordados (las larvas enigmáticas reunidas en el subfilo o clase Planctosphaeroidea), así como la propia entidad monofilética de los representantes actuales de este grupo animal.

Los **enteropneustos** (subfilo Enteropneusta) son animales solitarios y relativamente grandes (2-180 cm de longitud), de hábitos excavadores y frecuentes en todos los mares y océanos actuales. Comúnmente reciben el sobrenombre de “gusanos bellota”, por poseer una neta probóscide anterior, individualizada por un tallo y un cuello cortos, del prominente tronco vermiforme (Fig. 8.1). Estos animales carecen de lofóforos o brazos ciliados, y poseen un cordón nervioso suplementario (ventral). Su registro fósil se limita a un taxón del Cámbrico medio conservado en circunstancias



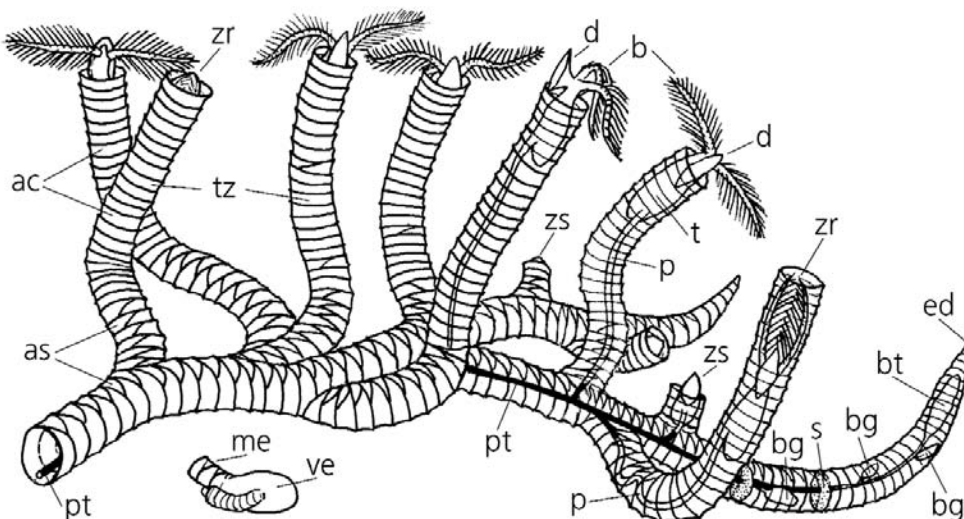
**Figura 8.1.** Cordones fecales (en punteado) y madrigueras de algunos “gusanos bellota” actuales, con detalle de la organización del cuerpo de un enteropneusto (a la derecha, *Saccoglossus*).

excepcionales (yacimiento de *Burgess Shale*), de aspecto muy parecido a las formas actuales. Aunque los enteropneustos carecen de cutícula fosilizable, sus hábitos sedimentívoros y excavadores denotan que muchos icnofósiles de madrigueras verticales en forma de U con varias aberturas (icnogénero *Balanoglossites*, obra también de ciertos poliquetos), o incluso cordones fecales meandríformes en el plano horizontal, podrían imputarse a la actividad de estos hemicordados a lo largo del Fanerozoico (Fig. 8.1).



**Figura 8.2.** Pterobranquios cefalodiscidos: a la izquierda, cenecio pseudocolonial, con espinas individuales y colectivas; a la derecha, detalle de un zooide del género *Cephalodiscus*.

Los **graptolitoideos** (subfilo Pterobranchia) son hemicordados primitivos de dimensiones milimétricas, que viven en tubos secretados por ellos mismos. Éstos se organizan bien en grupos (como pseudocolonias bentónicas) o bien forman auténticas colonias (bentónicas a planctónicas), con todos los zooides interconectados, cuyo tamaño puede ascender a varios decímetros. Sus representantes actuales, algunos carentes de esqueleto, son animales raros y reúnen escasas especies agrupadas en tres géneros y cuatro subgéneros. Dos de ellos, *Cephalodiscus* y *Rhabdopleura*, son claros “fósiles vivientes”, dado que la apariencia externa y la microestructura de sus tubos es prácticamente la misma que la de las especies cámbricas (*C. savitskyi* y *R. obuti*, respectivamente). A su vez, la semejanza existente entre la organización de algunas formas actuales y la interpretación de sus homologías frente a los fósiles de graptolitos, motivó un debate reciente sobre si las mismas son o no graptolitos vivos. En su transcurso se sucedieron títulos como *Graptolites come to life*, *It's alive and it's a graptolite*, *Living non-graptolite*, *When is a graptolite not a graptolite?*, *When is a pterobranch a graptolite?*, *Lebende Graptolithen? - Leider nicht!*, o *Des graptolites vivants, actuels?*, los cuales dan cuenta de la difícil y sutil tarea de la discrimina-



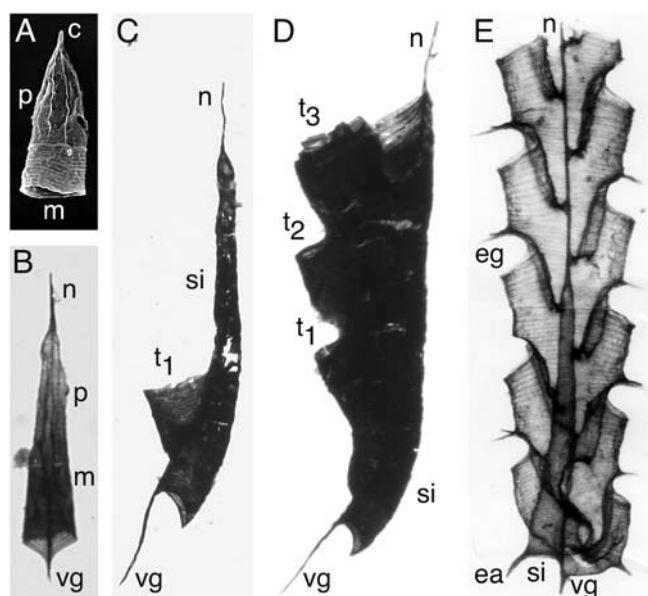
**Figura 8.3.** Pterobranquio rhabdopleúrido actual (*Rhabdopleura*), mostrando la parte rastrera y ramificada del cenecio, y los tubos erguidos de los blastozooides, a su vez representados tanto con los brazos desplegados, como retraídos dentro de su tubo individual. Debajo y en primer término, se representa el domo de un oozooide, de cuyo lateral surge el tubo inicial del primer blastozooide de una nueva colonia. Abreviaturas: ac, anillos completos; as, anillos con sutura oblicua; b, brazo con tentáculos; bg, brote germinal de un nuevo zooide; bt, brote terminal; d, disco (o probóscide) preoral; ed, extremo distal de la rama en crecimiento; me, "metasícula" del oozooide; p, pedúnculo elástico; pt, pectocaulo (o estolón); s, septo interzoooidal; t, tronco o cuerpo del zooide; tz, tubo o teca del zooide; zr, zooide retraído en el tubo; zs, zooide juvenil (estadio secretor del tubo); ve, vesícula embrionaria del oozooide.

ción zoológica dentro de los graptolitoideos (Urbanek, 1986, 1994; Mierzejewski & Kulicki, 2003; Maletz *et al.*, 2005; Rickards & Durman, 2006).

Tanto la mayoría de los pterobranquios actuales como los graptolitos secretan un exoesqueleto colonial o **tubario** de naturaleza orgánica, llamado **cenecio** en el primer grupo y **rabdosome** en el segundo. El tubario se desarrolla a partir de un primer zooide diferenciado, que en estado larvario comienza con una vesícula, inicialmente cerrada en los hemicordados (**domo**) y abierta en los graptolitos (**prosícula**). La larva de este zooide inicial, fruto de reproducción sexual (oozooide), completa su crecimiento con la construcción de un tubo o **metasícula** formado por incrementos anulares, los cuales se corresponden con el **peridermo fuselar** tan típico de todos los graptolitoideos (Figs. 8.3, 8.4).

En los pterobranquios cefalodiscidos (clase **Cephalodiscina**), el zooide inicial genera un largo tubo que se asocia en forma de racimo con otros tubos adyacentes, creando pseudocolonias cuyos individuos llegan a colaborar entre sí para construir, mediante órganos especializados de su probóscide, aberturas comunes y espinas aisladas o múltiples (Fig. 8.2). Cada zooide se fija al interior de su tubo por un largo tallo retráctil, tal vez homólogo de la cola post-anal con la que se anclan al sustrato las crías de los enteropneustos, y de su cuerpo parten de cinco a nueve pares de brazos provistos de numerosos tentáculos ciliados.

Tanto en los pterobranquios rabdopléuridos (clase **Rhabdopleurina**) como en los graptolitos (la clase **Graptolithina** tradicional), el crecimiento colonial se inicia a partir de un segundo individuo que nace por gemación y se desarrolla, ya con peridermo fuselar, a partir de un poro abierto lateralmente (por reabsorción) en la metasícula o incluso en la prosícula. Los restantes individuos de la colonia (**blastozooideos**) brotan por gemación a partir del tallo del zooide que le precede o bien germinan del estolón (= pectocaulo) que relaciona entre sí los tallos de todos los zooides de una misma colonia (Fig. 8.3). Cada blastozooide habita la teca o tubo individual que él mismo secreta, aunque una vez edificada la colonia, si alguno



**Figura 8.4.** Fósiles de graptolitos separados químicamente de la matriz, en cuyo peridermo se distinguen los anillos fuselares, en imágenes de microscopía electrónica de barrido (A), óptica convencional (B-D) y videomicroscopía de infrarrojo (E), que vuelve translúcida una colonia opaca. **A**, sícula inmadura de dicograptóideo (x 6); **B**, sícula de diplográptido (x 3); **C**, sícula de monográptido con crecimiento incipiente de la primera teca (x 2,5); **D**, *idem.* con sícula y tres tecas ascendentes (*Pseudomonoclimacis* del Ludlow báltico, x 2,6); **E**, colonia biserial dipleurale (*Paraorthograptus* del Katiense de Canadá, x 3), con la sícula en la parte izquierda, el nema prolongado en virgula y tecas sigmoides con espinas geniculares. Abreviaturas: c, cauda; ea, espina apertural; eg, espinas geniculares; m, metasícula; n, nema; p, prosícula; si, sícula; t, teca; vg, virgueta. A, cortesía de Roberto Albani; E, tomada de un ejemplar de Mike Melchin.

muere, puede ser reemplazado y el nuevo individuo recién brotado, continuar con el crecimiento o refuerzo de la teca heredada. El cuerpo de los rabdopléuridos tiene una constitución muy similar al de los cefalodiscidos, con un tronco en forma de saco acabado en una probóscide preoral y, por el otro extremo, en un largo tallo retráctil, que en este caso se une al estolón común que interconecta todos los zooides, en vez de a la base de la teca (Fig. 8.3). Sin embargo, del cuerpo sólo parte un par de brazos con tentáculos ciliados, cuya constitución (estructuras huecas en prolongación del mesoceloma) es muy parecida a la de un lofóforo. Además, carecen de hendiduras branquiales.

El registro geológico de rabdopléuridos y cefalodiscidos es bastante discontinuo en el Paleozoico y Mesozoico (Chapman *et al.*, 1995; Mierzejewski & Kulicki, 2002; Rickards & Durman, 2006), sin que existan apenas datos sobre fósiles cenozoicos, confundidos generalmente con restos de algas o de

cnidarios hidroideos. El desarrollo de las modernas tecnologías de retrodispersión electrónica en microscopía de barrido, ha posibilitado el reconocimiento del peridermo fuselar en muchos restos dudosos de conservación carbonosa, reasignables en su mayoría a hemicordados paleozoicos. Por otra parte, los escasos fósiles de *Stolonodendrum*, en principio diferenciados como un orden aparte (“Stolonoidea”) de graptolitos ordovícicos, actualmente se integran en el orden Rhabdopleurida.

En España, Maletz *et al.* (2005) reinterpretaban como posibles pterobranquios cuatro géneros de colonias bentónicas erguidas, procedentes del Cámbrico medio de la Zona Cantábrica, los cuales habían sido descritos por Sdzuy (1974) como graptolitos ancestrales (orden Dithecoidea: Fig. 8.13C-D). Previamente, otros autores habían apuntado una interpretación alternativa para estos fósiles, en el sentido de considerarlos como posibles restos de escifozoos coronados, que incluyen formas actuales de aspecto muy similar al de los ditecoideos, por estar construidas a base de tubos orgánicos con incrementos transversos semejantes a los anillos fuselares. Sin embargo, la revisión reciente de Rickards & Durman (2006) ha detectado evidencias claras del estolón en uno de los géneros del Cámbrico ibérico (*Sotograptus*), lo que, unido a la conservación del peridermo fuselar en muchas formas de ditecoideos, sitúa de nuevo al grupo incuestionablemente entre los graptolitos más primitivos.

## 2. GRAPTOLITOS: CARACTERÍSTICAS GENERALES Y CONSERVACIÓN

Los **graptolitos** son hemicordados coloniales, exclusivamente paleozoicos, cuyo nombre alude al aspecto más habitual que presentan sus fósiles (del gr. *graptós*= escrito, y *lithos*= piedra). El sufijo *-lithos* obliga a que el término correcto en español sea graptolito (pl. graptolitos), al igual que ocurre con las palabras gastrolito, coprolito, monolito, aerolito, etc. Este proceder fue adoptado por las Reales Academias españolas y diversas academias científicas iberoamericanas, descartando la castellanización incorrecta más común (por ejemplo, la traducción de Bates, 1989) como “grapto-

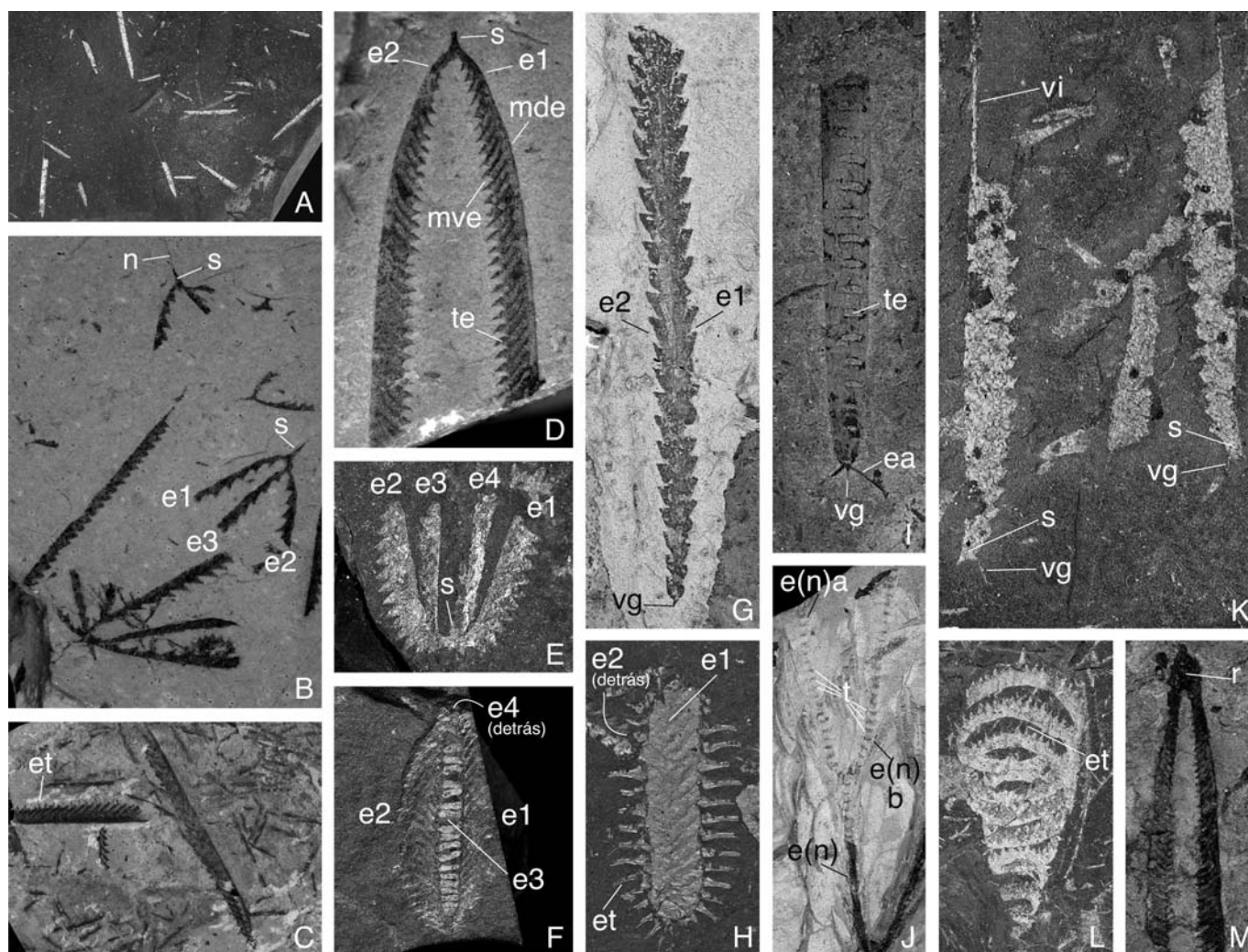
lite”/“graptolites” (-ite es fem. clás.), en vana transliteración vernácula de un anglicismo.

Los fósiles de graptolitos se conservan por lo general como moldes mineralizados o como películas carbonosas aplastadas en pizarras y rocas arcillosas, asemejándose a trazos gráficos por su habitual contraste de color frente a la matriz (Fig. 8.5A-C). A grandes rasgos consisten en varillas de aspecto dentado que corresponden en realidad al esqueleto colonial o **rabdosoma** del graptolito, formado por una o más ramas o **estipes** (Figs. 8.4D-E; 8.5D-M; 8.9A-H) cuyo número varía dependiendo del modo de vida de la colonia (bentónico o planctónico) y su tendencia evolutiva, encaminada en las colonias planctónicas hacia la simplificación morfológica. Cada estipe comprende una fila única o principal de tubos, llamados **tecas**, que crecen de forma consecutiva y se abren en un mismo sentido, por lo que la rama adquiere un aspecto serrado por uno de sus bordes, en tanto que la parte opuesta se mantiene lisa, y cuyo perfil recto o curvado va a depender de la morfología tridimensional del estipe (Fig. 8.5K-L).

Para entender un graptolito conviene tener presente que cada fósil corresponde al esqueleto aplastado de una colonia completa o a parte de ella, que originalmente tuvo un cierto volumen y una composición exclusivamente orgánica, y en la que cada teca fue habitada por un individuo colonial. Esta naturaleza proteica del esqueleto de los graptolitos, carente de impregnaciones minerales, constituyó sin duda un factor limitante para la conservación del mismo, lo que en principio sería contradictorio con la gran abundancia y notoriedad del registro fósil del grupo en las rocas paleozoicas. En efecto, los graptolitos proliferaron en todo tipo de hábitats planctónicos del Ordovícico y Silúrico, y sus esqueletos se acumularon por millones en ubicuos fondos anóxicos, fruto de estancamientos en la circulación profunda de las aguas marinas, vinculados con ciclos eustáticos globales; o bien en áreas de alta productividad, relacionadas con afloramientos (*upwelling*) de masas de agua oceánica rica en nutrientes (Fig. 8.16). Ello explica por qué los fósiles de graptolitos son tan abundantes en ciertos sedimentos oscuros organógenos, en especial las facies de pizarras negras carentes de biotur-

bación (*black shales*), también llamadas sapropelitas o incluso “ampelitas” (de *ampelos*= vid, por su antiguo uso para abonar viñedos merced a sus concentraciones en sulfatos y aluminosilicatos). A la acumulación de los graptolitos en estos sedimentos tan particulares, seguiría el rápido aplastamiento de los esqueletos coloniales durante la compactación diagenética, y su conservación, bien como películas carbonosas (Fig. 8.5D, M) o preferentemente como moldes, en los que el hueco dejado

por la degradación del rabdosoma se rellenó luego por minerales de arcilla de alteración blanquecina (cloritas, pirofilitas: Figs. 8.5A, K, L; 8.6I), sustancias ferruginosas (Fig. 8.5B, G) o incluso cuarzo (variedades metamórficas fibrosas). Con una frecuencia menor, los rabdosomas de graptolitos conservados en pizarras negras mantuvieron cierto grado de su relieve original, hecho relacionado con la precipitación diagenética precoz de piritita por bacterias sulforreductoras, en el hueco interno del



**Figura 8.5.** Aspectos generales y morfología básica de la colonia de los graptoloideos planctónicos. **A-B**, moldes aplastados en pizarras, rellenos por cloritas alteradas (A, x 0,3) u óxidos de hierro (B, x 1); **C**, rabdosomas tridimensionales de composición orgánica en caliza (*Saetograptus* del Ludlow báltico, x 1,8); **D**, colonia con dos estipes pendientes (*Didymograptus* del Darriwiliense de Cáceres, x 2); **E**, colonia con cuatro estipes ascendentes (*Tetragraptus* del Dapingiense de Noruega, x 2,4); **F**, rabdosoma de cuatro estipes ascendentes, unidos dorsalmente (*Phyllograptus* del Dapingiense de EEUU, x 2,1); **G**, colonia biserial dipleural, con los dos estipes unidos dorsalmente (*Eoglyptograptus* del Darriwiliense de Cáceres, x 2,7); **H**, rabdosoma biserial monopleural, con los estipes unidos por una de las caras laterales (*Glossograptus* del Sandbiense de Perú, x 3,5); **I**, colonia biserial en conservación escalariiforme (*Normalograptus* del Aeroniense checo, x 4); **J**, vista ventral de un rabdosoma ramificado en la horizontal, con estipes en conservación escalariiforme (*Clonograptus* del Tremadociense de Huelva, x 1,4); **K**, rabdosomas uniseriales de estipes rectos (*Colonograptus* del Wenlock de León, x 5); **L**, colonia uniserial aplastada, con estipe arrollado en espiral turriculada (*Spirograptus*, Telychiense de Lugo, x 1,7); **M**, *Didymograptus* con membrana peridérmica que envuelve la sicula y las primeras tecas, Darriwiliense de Asturias (x 1,5). Abreviaturas: e, estipe; s, sicula; te, teca; ea, espina adaptural de la sicula; e(n) estipe secundario implicado en una dicotomía; et, espina tecal; mde, margen dorsal del estipe; mve, margen ventral del estipe; n, nema; r, rabdocórtex; vg, virguela; vi, vírgula.

esqueleto (Fig. 8.6E-F, J-K). A veces, la actividad de microorganismos en ambientes de oxigenación normal, combinada con altas tasas de sedimentación y ciertos enriquecimientos minerales, influye también en la piritización o fosfatización temprana de los graptolitos en el interior de nódulos y areniscas finas, que generan fenómenos de conservación tridimensional secundariamente silicificados o desferruginizados (Fig. 8.6B, L).

Por otro lado existen casos frecuentes, sobre todo en pizarras negras, de rabdosomas helicoidales o de cierto volumen, que fueron aparentemente conservados bajo tapices bacterianos, quizá muy extendidos en los fondos marinos del Silúrico (Jones *et al.*, 2002). Tales recubrimientos algales y microbianos dificultaron el enterramiento gradual de aquellos rabdosomas voluminosos que, tras la compactación por la carga sedimentaria acumulada, resultaron aplastados en un solo plano, sin mediación de sedimento intersticial (Fig. 8.5L).

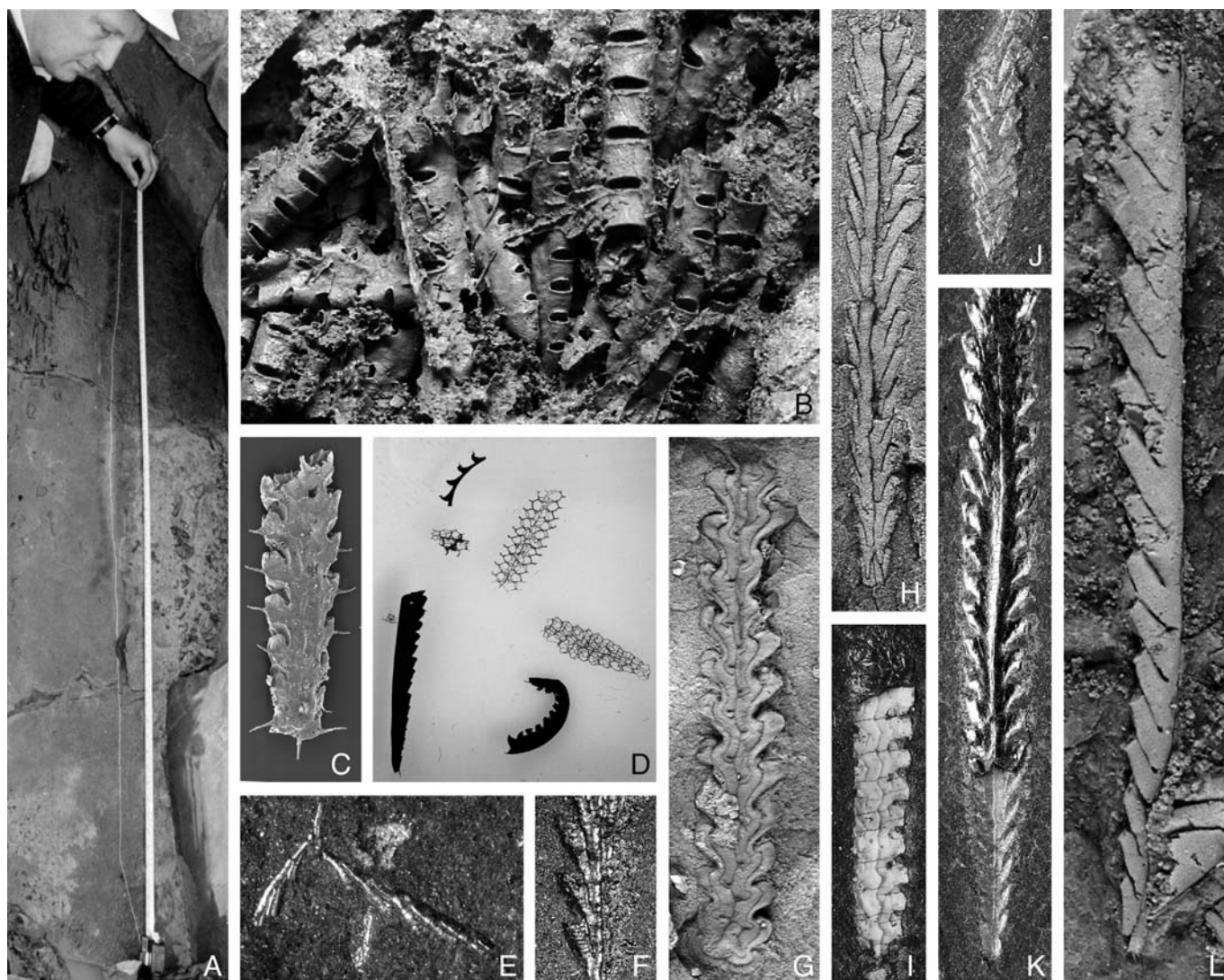
La orientación de los restos de graptolitos en el sedimento, independientemente de la obrada por el oleaje y las corrientes, es importante también para interpretar la morfología de muchos fósiles. Normalmente los estipes individuales tienen una sección ovalada, y cuando caen al fondo reposan sobre uno de sus flancos laterales, por ser ésta la posición más estable (Fig. 8.5A, D, K). En esta común circunstancia, los fósiles aparecen delimitados por el borde dorsal del estipe (recto o curvado), a un lado, y por el perfil ventral de las tecas, a otro (el borde denticulado opuesto). Cuando un mismo graptolito presenta “tecas en ambos lados”, o bien tiene un rabdosoma complejo, configurado en torno a dos o más estipes unidos dorsal o lateralmente entre sí (Figs. 8.4E; 8.5F-H), o bien se trata de casos de superposición casual de estipes de distintas colonias, en orientación opuesta, un caso nada infrecuente en los yacimientos más ricos. Por último, si un estipe no exhibe ninguno de sus dos perfiles denticulados, lo más probable es que se disponga perpendicularmente al sedimento, por lo que estamos ante sus contornos laterales, observables bien en vista dorsal (“de canto”), o bien en vista ventral (el sector al que se abren las tecas). Este segundo caso se denomina vista **escalariforme** cuando las aberturas tecales adoptan una dispo-

sición frontal, parecida a los huecos de una escalera de mano (Figs. 8.5I-J; 8.6B). Las orientaciones escalariformes o subescalariformes son frecuentes en rabdosomas o estipes de sección circular, en los que cualquier posición aleatoria resulta estable sobre el fondo. Las vistas dorsales son comunes entre los rabdosomas cónicos o de aspecto dendroideo, donde las tecas se abren hacia el interior o una de las caras de la colonia (Figs. 8.9A-D, F-H; 8.10A-D), y también en aquellos rabdosomas complejos ramificados en el plano horizontal, cuyo entramado de estipes hace que éstos fosilicen con las aberturas tecales apoyadas sobre el fondo (Fig. 8.10G-H, M). Pero a veces unos estipes que aparentan estar en vista dorsal, porque en ellos no se advierten indicios de las denticulaciones tecales, en realidad corresponden a fosilizaciones laterales de tecas muy elaboradas (por ejemplo, de tipo geniculado), subparalelas al eje del estipe y con las aberturas en forma de ranura (Figs. 8.4E; 8.6B; 8.10N; 8.11B-C, H, J).

Con todo, la conservación más espectacular y fidedigna del esqueleto de los graptolitos se da en ciertas calizas pelágicas, sílex y nódulos, donde el peridermo mantiene su naturaleza orgánica e incluso cierto grado de la flexibilidad original, pudiendo extraerse sus restos de la roca mediante procedimientos químicos (Figs. 8.4; 8.6C-D). Este tipo de material es el que ha permitido analizar la composición e histología del rabdosoma, extraordinariamente significativa a la hora de interpretar las afinidades biológicas de los graptolitos.

### 3. ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y AFINIDADES DEL ESQUELETO

El esqueleto o peridermo del graptolito está formado por una serie de tubos de naturaleza esclero-proteica que, a escala ultramicroscópica, se componen de fibrillas con estriación espiral, posiblemente formadas por **colágeno**, delimitadas por una fábrica granular compleja de proteínas y polisacáridos (Towe & Urbanek, 1972; Crowther & Rickards, 1977; Rickards & Dumican, 1984; Armstrong *et al.*, 1984; Briggs *et al.*, 1995; Bates *et al.*, 2009). El colágeno es la proteína fibrosa que constituye la base de todos los tejidos conjuntivos animales y forma, por ejemplo, los tendones de los



**Figura 8.6.** Fósiles y conservación de los graptolitos. **A**, fragmento de *Monograptus* que ostenta el récord de longitud para una colonia individual (1,45 m, fotografía por cortesía de David Loydell); **B**, rhabdosomas de *Normalograptus*, conservados tridimensionalmente dentro de nódulos ferruginizados en cuarcitas (Llandoverly de Ciudad Real, x 6,2); **C-D**, fragmentos de graptolitos separados químicamente de la matriz (**C**, axil de un *Dicranograptus* del Ordovícico de EEUU, fotografiado con MEB, x 8; **D**, monograptidos y retiolitidos, sumergidos en glicerina, del Wenlock de Polonia, x 1,8); **E-H** y **J-K**, ejemplares pirritizados de *Baltograptus* (**E**, Floiense de Perú, x 6,6), *Eoglyptograptus* (**F** y **H**, Darriwiliense de Asturias, x 10 y x 6 respectivamente: observar anillos fuselares en **F**), *Undulograptus* (**G**, Darriwiliense de Turquía, vaciado en látex del molde externo, x 6), *Parapetalolithus* (**J**, Telychiense de Guadalajara, x 3) y *Hustedograptus* (**K**, Darriwiliense de Noruega, x 3,6); **I**, molde de *Metaclimacograptus* en pirofilita (Telychiense de Guadalajara, x 6); **L**, vaciado en látex del interior de una colonia de *Pristiograptus*, fosfatizada en un nódulo (Sheinwoodiense de Portugal, x 6).

vertebrados, así como el esqueleto de los rhabdopléuridos actuales. Aunque los rhabdosomas aparentemente intactos de muchos graptolitos conservan cierta elasticidad, los estudios moleculares revelan que el peridermo de estos fósiles tiene un componente alifático predominante (similar a un querógeno de tipo II), debido a su polimerización *in situ* consiguiente a la pérdida de ácidos grasos no saturados, que dio paso a la formación de unos agregados lipídicos muy resistentes (Gupta *et al.*, 2006).

Desde el punto de vista histológico, el esquele-

to de los graptolitos consta a grandes rasgos de un **tejido fuselar** de textura esponjosa, con fibrillas diminutas orientadas aleatoriamente, y de un **tejido cortical** formado por haces superpuestos de fibras de mayor grosor, tanto simples como entrelazadas longitudinalmente (Fig. 8.7A). Las fibras corticales se hallan interconectadas externamente por trabéculas transversas, cuyo espaciamiento regular replica, de un modo indirecto, el bandeo interno de las fibras de colágeno. Ambos tipos de tejidos contactan entre sí y con el exterior a través



de una serie de láminas, membranas y huecos (fábricas laminar, crasa, reticulada, verrucosa...; paracórtex, pseudocórtex, brastocripto...; membrana granular, canaliculos, vesículas, etc.), descritos o revisados en los trabajos de Crowther (1981), Urbanek & Mierzejewski (1984) o Rickards & Dumican (1985), entre otros.

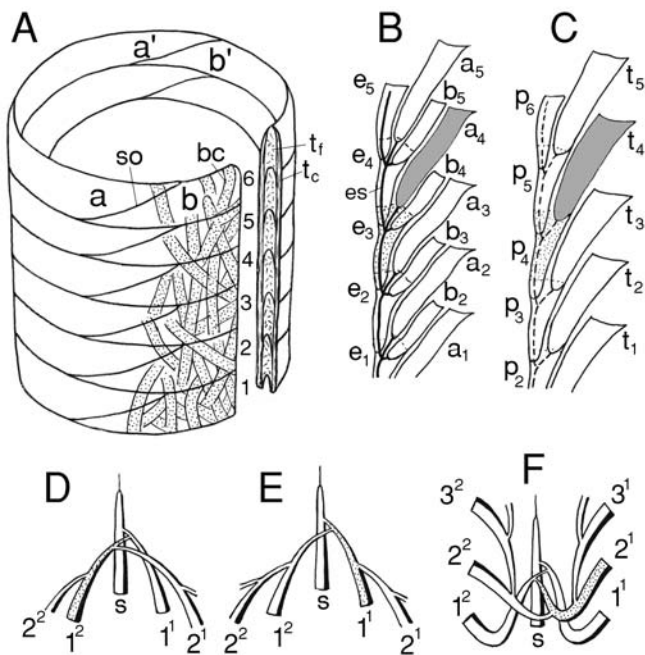
El tejido fuselar es el responsable del crecimiento de la colonia y se desarrolla en **anillos fuselares** (Figs. 8.4, 8.6F, 8.7A) que, en la mayor parte de los graptolitos, están formados a su vez por dos segmentos semicirculares o **fúsulas**, soldados oblicuamente en sus extremos. La sucesión alterna de las suturas oblicuas, a lo largo de anillos consecutivos, conforma las características líneas en zigzag visibles en las caras dorsal y ventral de las tecas. A su vez, cada anillo fuselar tiene una sección longitudinal cóncavo-convexa en el sentido del crecimiento, donde el entrante central alargado del borde inferior de un determinado anillo, encaja en el saliente alargado del borde superior del anillo precedente, y así sucesivamente (Fig. 8.7A). La altura fuselar media es de 20-35 micras, y se va incrementando gradualmente dentro de cada teca. Las partes protecales y las aberturas de morfología compleja, suelen implicar **microfuselos**, que son incrementos más pequeños y discontinuos, de estructura interna mucho más densa que los anillos normales.

El tejido cortical está normalmente superpuesto al fuselar y sirve de refuerzo al mismo (como **ectocórtex** o **endocórtex**), disponiéndose en el exterior del radosoma a modo de **bandas corticales** entrecruzadas de distinto grosor (**eucórtex**: Fig. 8.7A). Con toda probabilidad, éstas fueron secretadas por la probóscide preoral de los zooides, sin duda dotados de un activo movimiento extratecal, únicamente restringido por la longitud y flexibilidad del estolón que los unía al resto de los individuos de la colonia. Pero el tejido cortical no sólo se limita al reforzamiento estructural de las tecas y espinas, sino que a veces genera espesamientos localizados en las porciones más delicadas de las colonias para evitar su ruptura, envolviendo por ejemplo la sícula y las primeras tecas (**rabdocórtex**: Fig. 8.5M). En otras ocasiones crea o refuerza **disepimientos**, desactiva parásitos (encapsulándolos en vainas

protectoras llamadas **tubotecas** -Fig. 8.9B-, cicatriza agallas...) o bien contribuye a la flotabilidad de la colonia mediante la construcción de láminas corticales membranosas entre estipes adyacentes.

Con todo, el esqueleto de los graptolitos se diferencia del de los pterobranquios actuales por su carácter heteromórfico, dado que su material fibroso (fuselar y cortical) está organizado de distinta manera, mientras que en rabdopléuridos y cefalodiscidos, de peridermo homeomórfico, el córtex y fuselos son estructuralmente similares, tras haber sido secretados por el escudo cefálico de la probóscide de los propios zooides. En virtud de estas y otras diferencias, algunos autores apuntaron que el radosoma de los graptolitos pudo haber permanecido encerrado en un tejido blando externo, imaginariamente cubierto de cilios, cuyas únicas aberturas coincidirían con los orificios tecales de los que asomarían los apéndices nutritivo-respiratorios (semejantes a lofóforos), los cuales coadyuvarían a la propulsión de la colonia (Kirk, 1994). Esta discrepancia se debe a que el "modelo pterobranquio" de secreción no explica convincentemente el desarrollo de estructuras complejas en los extremos de la colonia (bases de fijación de formas bentónicas erguidas, vírgulas, nematulario u órganos siculares en planctónicos), algunas de ellas difícilmente aseguibles por unos zooides sujetos por el estolón (Rickards, 1996), ni tampoco el armazón cortical de los retiolítidos, cuya construcción sigue siendo un enigma. Tanto para este último como para los elementos nemales, esencialmente formados por tejido fuselar, se plantea un modo de secreción interna a partir de tejidos blandos que, o bien recurrirían toda la colonia (Kirk, 1994), o bien quedarían restringidos a ciertos bordes en crecimiento (Crowther & Rickards, 1977).

Otras diferencias entre los graptolitos y los pterobranquios actuales, aparte de las adaptaciones relacionadas con su modo de vida (predominantemente planctónico en los primeros, bentónico sésil o incrustante en los segundos), tienen que ver con el polimorfismo tecal tan típico de los graptolitos bentónicos y con el estolón no esclerotizado de las formas planctónicas. A la distinción relativa a la teca embrionaria del oozooide (**sícula**), se suma el hecho de que las formas vivientes, con tubos ergui-



**Figura 8.7.** A, esquema de una abertura tecal con los últimos seis anillos fuselares (cada uno formado por dos fúsulas a-a' y b-b'), y sección parcial de los mismos (grosor exagerado 6 veces). De su fino recubrimiento cortical interno y externo, se han representado algunas bandas corticales (eucórtex punteado). B-C, diferencias entre los estipes de los graptoloideos primitivos (B, con tríadas tecales) y las formas planctónicas evolucionadas (C, sin polimorfismo tecal). En los esquemas se resaltan las homólogías estoloteca-proteca (punteado) y autoteca-metateca (trama gris). D-F, esquema de los tipos básicos de desarrollo proximal de la colonia: isograptido (D), artus (E) y diplograptido (F, en este caso el llamado *patrón A*); la teca dicálica se destaca con puntos. Abreviaturas: a, autoteca; b, biteca; bc, banda cortical; e, estoloteca; es, estolón esclerotizado; p, proteca; t, teca (metateca); s, sícula; so, sutura oblicua entre dos fúsulas; tc, tejido cortical; tf, tejido fuselar.

dos, tienen anillos fuselares esencialmente completos (360°) y sin suturas (salvo en la parte reptante: Fig. 8.3), en vez de estar formados por dos semianillos de 180° como ocurre en la mayoría de los graptolitos. Internamente, las fibrillas fuselares de los pterobranquios son finas y rectas, mientras que en los graptolitos son más irregulares y enmarañadas. No obstante, uno de los grupos más raros de graptolitos bentónicos (orden Crustoidea) comparte con los rabdopléuridos algunos caracteres estructurales, estolonales y el desarrollo de quistes resistentes (**graptoblastos**, presentes también en el orden Camaroidea), que se desconocen en los restantes graptolitos.

Las escasas evidencias directas de zooides graptolíticos proceden de un yacimiento del Tremadociense de Australia (Rickards & Stait, 1984). Los restos fosilizaron en el interior de tecas

adultas y consisten en cuerpos globosos piritizados de menos de medio milímetro, conectados por estolones, que ocupan una longitud equivalente a 20 anillos fuselares, y no conservan los apéndices (Fig. 8.8A). Posteriormente se han descrito otros casos de conservación de tejidos blandos, principalmente estolones de graptoloideos, ditecoideos y sustancias de reserva en graptoblastos de crustoideos, pero sin fosilización de los propios zooides.

Un cálculo indirecto del tamaño de los zooides graptolíticos se basó en comparar las proporciones del órgano secretorio y el cuerpo de los rabdopléuridos actuales, con relación a la altura de los anillos fuselares y a la anchura de las bandas corticales de los graptolitos (Sudbury, 1991; Rigby & Sudbury, 1995). Las dimensiones reconstruidas concuerdan con las de los exiguos fósiles y revelan que la ontogenia de los blastozooides atravesó probablemente por tres estadios: uno inicial de generación del esqueleto, en el que el animal construye una teca desproporcionadamente grande para su tamaño, y dos posteriores, dedicados a la alimentación, el crecimiento (doblando o triplicando las dimensiones del estadio esquelético precedente) y, por último, la reproducción (Fig. 8.8B). En hemicordados actuales, los zooides desarrollan el disco preoral y construyen su tubo antes de concluir el desarrollo operativo del “lofóforo”, dándose la maduración sexual en una minoría de blastozooides hermafroditas, capaces de incubar de uno a tres embriones en sus tecas. En graptolitos, se ha sugerido que la fragmentación accidental de los rabdosomas y la regeneración de nuevas colonias a partir de estipes rotas, fue algo habitual dentro del ciclo vital de las formas planctónicas, además de contar con una reproducción sexual comparable a la de los rabdopléuridos (Urbanek, 1990).

Antes de ser asignados a los hemicordados, los graptolitos habían sido interpretados como fósiles de plantas marinas (siglo XVIII y principios del XIX), briozoos (mediados del s. XIX), cnidarios hidrozoos (desde mediados del s. XIX hasta mediados del s. XX) e incluso animales *incertae sedis* (finales s. XIX a inicios del s. XX). Las primeras opiniones aisladas, que resaltaron sus afinidades con *Rhabdopleura*, se remontan a la segunda mitad del siglo XIX, cuando todavía muchos

zoólogos consideraban a dicho género como un briozoo aberrante. Más tarde se vieron sustanciadas merced a los trabajos de Roman Kozłowski entre 1938 y 1966, y confirmadas sobre todo a partir del decenio de 1970, con la realización de estudios ultraestructurales mediante técnicas de microscopía electrónica tanto en graptolitos como en raddopleúridos (Crowther, 1981; Rickards *et al.*, 1982; Urbanek & Mierzejewski, 1984; Bates, 1987; Mierzejewski & Kulicki, 2003, etc.)

#### 4. ORGANIZACIÓN Y ELEMENTOS DE LA COLONIA

El raddosoma de los graptolitos tiene una organización clonal y modular que recuerda en cierto modo a la del zoario de los briozoos (Urbanek, 2004). El tamaño de la colonia varía normalmente entre 2 y 15 cm, aunque el rango para las formas planctónicas maduras se extiende desde los 0,5-0,8 cm (raddosomas con menos de cuatro zooides agrupados en torno a la sícula) y los 145 cm de longitud por 3 mm de anchura máxima, como es el caso del ejemplar de monográptido de un solo estipe que ostenta el récord mundial (Fig. 8.6A, Loydell & Loveridge, 2001).

El aspecto del raddosoma suele ser irregular en las formas incrustantes y reptantes, aunque los graptolitos bentónicos más comunes desarrollan colonias erguidas de morfologías cónicas, arbustivas o en abanico (Fig. 8.9). Por su parte, los graptolitos planctónicos primitivos tienen raddosomas cónicos, campaniformes o radiados en el plano horizontal (Fig. 8.10A-D, G), en tanto que en las formas más modernas, la colonia queda reducida a un estipe, de trazado recto a curvado (Fig. 8.12A-S).

La **sícula** o teca germinal del raddosoma, habitada por el oozooide zigótico, es muy homogénea estructuralmente y presenta pocos cambios en su forma y dimensiones a lo largo de toda la historia evolutiva de los graptolitos. Las colonias bentónicas tienen una sícula tubular, de cuyo extremo inicial parten ramificaciones corticales que a veces componen un notorio disco basal de fijación. En las formas planctónicas, la sícula es uniforme y está más elaborada, comprendiendo un extremo cónico (**prosícula**) y otro apertural cilíndrico (**metasícula**). La prosícula presenta un alargamiento

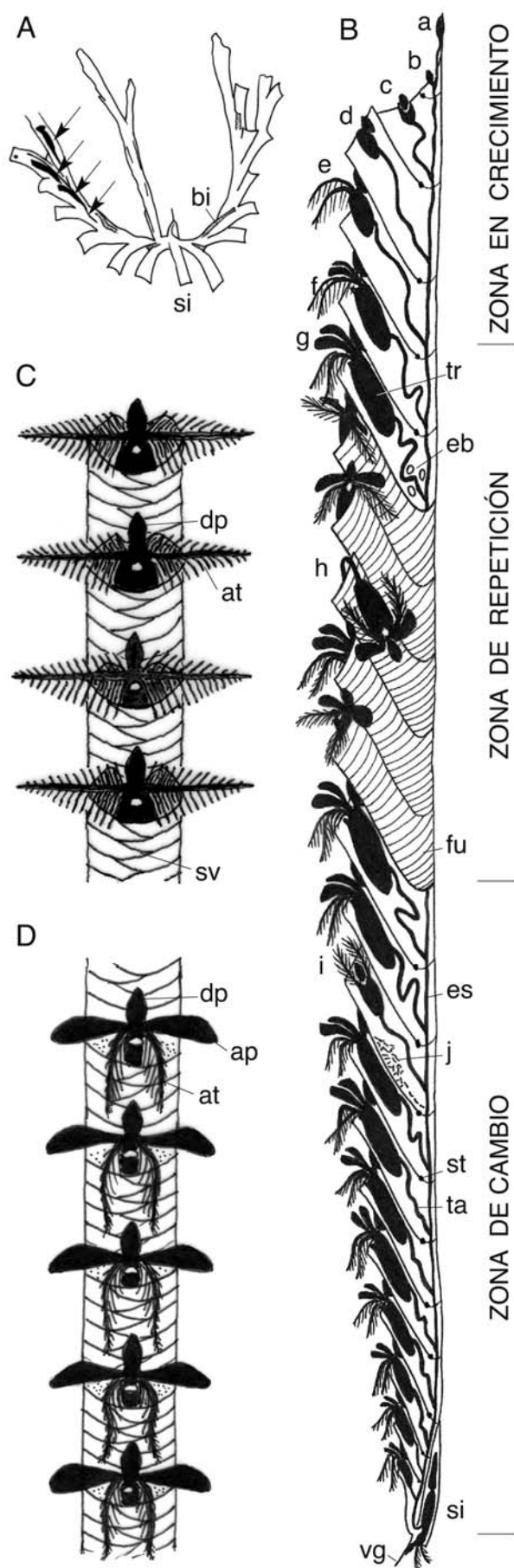
apical (cauda), que se halla separado del resto de la estructura (conus) por una membrana (diafragma), la cual desaparece al completarse el crecimiento de la metasícula. La ornamentación prosicilar consta de una línea espiral y varias crestas longitudinales de refuerzo, que crecen desde el ápice hacia la metasícula (Fig. 8.4A-B). En las colonias planctónicas, el vértice de la sícula se orienta convencionalmente hacia arriba y la cauda puede prolongarse más tarde en una estructura hueca y flexible llamada **nema** (Figs. 8.4C, 8.5B). El extremo de la colonia que engloba o se sitúa cerca de la sícula es la región o parte proximal del raddosoma; en tanto que el extremo opuesto, alejado de la sícula, forma la región distal del mismo.

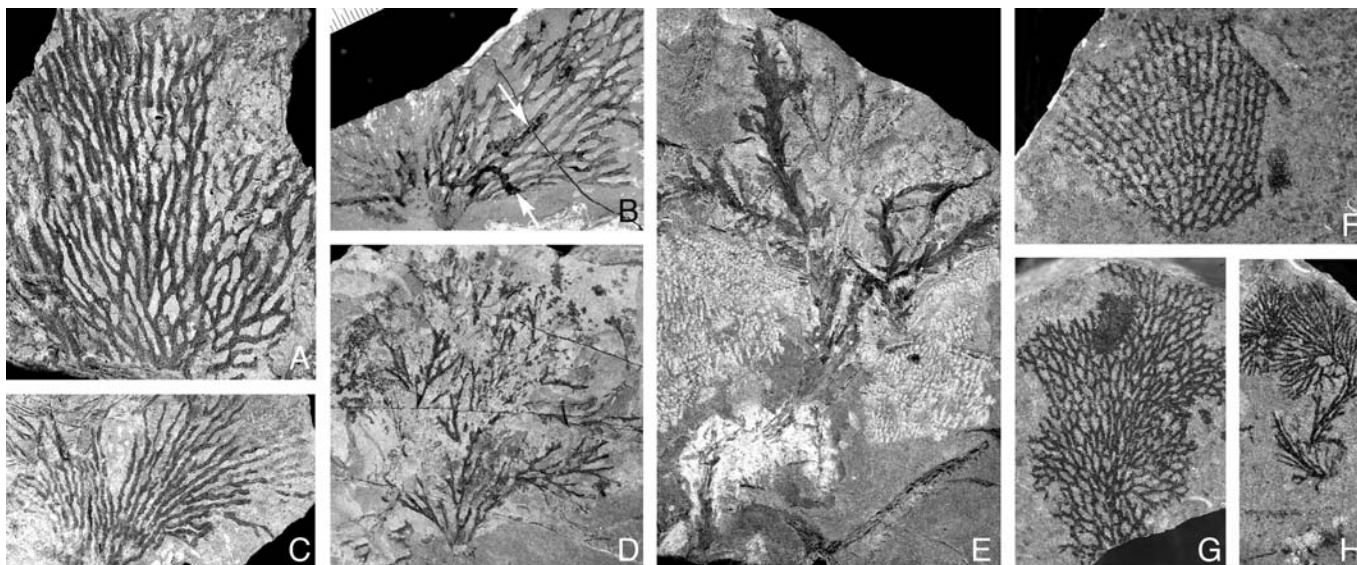
A partir de la sícula se inicia el verdadero desarrollo colonial del raddosoma (**astogenia**), mediante la incorporación de nuevos individuos (blastozooides), interconectados por el estolón, que brotan por gemación asexual y construyen tecas sucesivas. En los graptolitos bentónicos (orden Dendroidea) y primitivos planctónicos (anisográptidos: orden Graptoloidea), las tecas son polimorfas (Fig. 8.7B), diferenciándose en: **estolotecas**, o tecas portadoras de un estolón interno esclerotizado, que se ramifica en triadas a medida que crece la colonia; y **autotecas** y **bitecas**, de forma y tamaño algo distintos, interpretadas como correspondientes a zooides diferenciados sexual o funcionalmente (los de las autotecas, relacionados tal vez con la alimentación, y los de las bitecas, con la reproducción o con la limpieza de la colonia). Este crecimiento se traduce generalmente en la conformación de raddosomas cónicos o arborescentes de ramificación compleja, en los que los estipes se presentan unidos por **disepimentos** (barras corticales transversas, a veces portando bitecas: Fig. 8.9F) o por procesos de **anastomosis** (coalescencia temporal entre estipes adyacentes, con habitual transferencia de tecas: Fig. 8.9A-B), y que llegan a albergar cientos o incluso miles de individuos. En el caso más habitual, las colonias bentónicas tienen **estipes simples**, apreciándose una fila única de autotecas rodeada por delgadas bitecas (Fig. 8.7B); sin embargo, algunos grupos de dendroideos (en especial los acantográptidos) y ciertos Tuboidea llegan a presentar **estipes com-**

**puestas**, que se traducen en ramas masivas con desarrollo simultáneo de varias tríadas tecaes creciendo entrelazadas (Fig. 8.9A, E).

A diferencia de los graptolitos bentónicos y primitivos planctónicos, la estructura de la colonia en la mayoría de Graptoloidea es mucho más sencilla (Fig. 8.7C), al reducirse a una sola clase de tecas, equivalente a la combinación estoloteca+autoteca de los dendroideos, cuya morfología varía en los diferentes grupos, más un estolón blando que no fosiliza. En estos graptolitos típicos, cada teca se subdivide en dos partes: la **proteca** o región inicial, que envuelve el estolón común antes de la gemación del siguiente zooide, y la **metateca** o región distal, ocupada por el cuerpo del zooide adulto, que llega a desarrollar un amplio espectro de morfologías, espinas y procesos aperturales (Figs. 8.5H, L; 8.6C). El estolón blando recorrería las regiones iniciales de las tecas y se extendería a lo largo del llamado **canal común**, adyacente al margen dorsal interno del estipe. Pese a su aparente simplicidad, las tecas de los graptoloideos pueden ser rectas o presentar varios grados de curvatu-

**Figura 8.8.** A, Restos de zooides y estolones fósiles, conservados en el interior de una colonia ramificada y ascendente de *Psigraptus*, del Tremadociense superior de Australia (x 10, adaptado de Rickards & Stait, 1984). B-D, Reconstrucción hipotética de los zooides graptolíticos (blastozooides + oozoide sicular) en una colonia uniserial de tecas simples (*Pristiograptus*), con típica organización clonal y modular. B, vista lateral izquierda; C, aspecto ventral de algunos blastozooides mientras respiran y captan alimento con los brazos extendidos; D, blastozooides con los apéndices nata-torios desplegados, remando coordinadamente para autopropulsar la colonia. El **desarrollo astogenético** esquematizado en B, recopila tres tramos: uno de cambio proximal, en el que los zooides adultos incrementan gradualmente su tamaño; uno de repetición, con tecas y blastozooides idénticos (la colonia crece en longitud sin ganar anchura); y una zona de crecimiento distal. **Ontogenia de los graptolitos:** a, brote terminal; b, brote germinal de un nuevo zooide, nacido por gemación; c-d, zooides inmaduros secretando los anillos fuselares de su teca; e, estadio de alimentación y crecimiento, en el que aparecen los brazos con tentáculos ciliados; f, estadio avanzado de crecimiento, con desarrollo progresivo de los apéndices propulsores; g, zooide adulto sexuado en estadio reproductor, incubando embriones en la base de su tallo; h, zooide fuera de su teca, que limpia o refuerza con incrementos corticales en forma de bandas; i, blastozoide en crecimiento, que reemplaza a un individuo muerto y en descomposición (j), reutilizando la teca preexistente. **Abreviaturas:** ap, apéndices propulsores; at, apéndices nutritivo-respiratorios; dp, probóscide o disco preoral (secreción-fijación); eb, embrión; es, estolón; fu, anillos fuselares; si, sícula; st, arranque de un septo intertecal; sv, sutura ventral de las fúsulas; ta, tallo retráctil; tr, tronco o saco visceral; vg, virguela. Las reconstrucciones B-D adaptan ideas avanzadas por Crowther, Urbanek, Melchin y Rigby, principalmente.





**Figura 8.9.** Graptolitos bentónicos de los órdenes Tuboidea (A-B) y Dendroidea (C-H), del Ordovícico de España (A-E) y EEUU (F-H). A-B, *Reticulograptus* (x 1,2), con dos tubotecas de parásitos indicadas en B (flechas); C, *Callograptus* (x 1,3); D, H, *Dendrograptus* (x 1 y x 1,3, respectivamente); E, *Acanthograptus* (x 1,2); F, *Dictyonema* (x 1,7); G, *Desmograptus* (x 1,3).

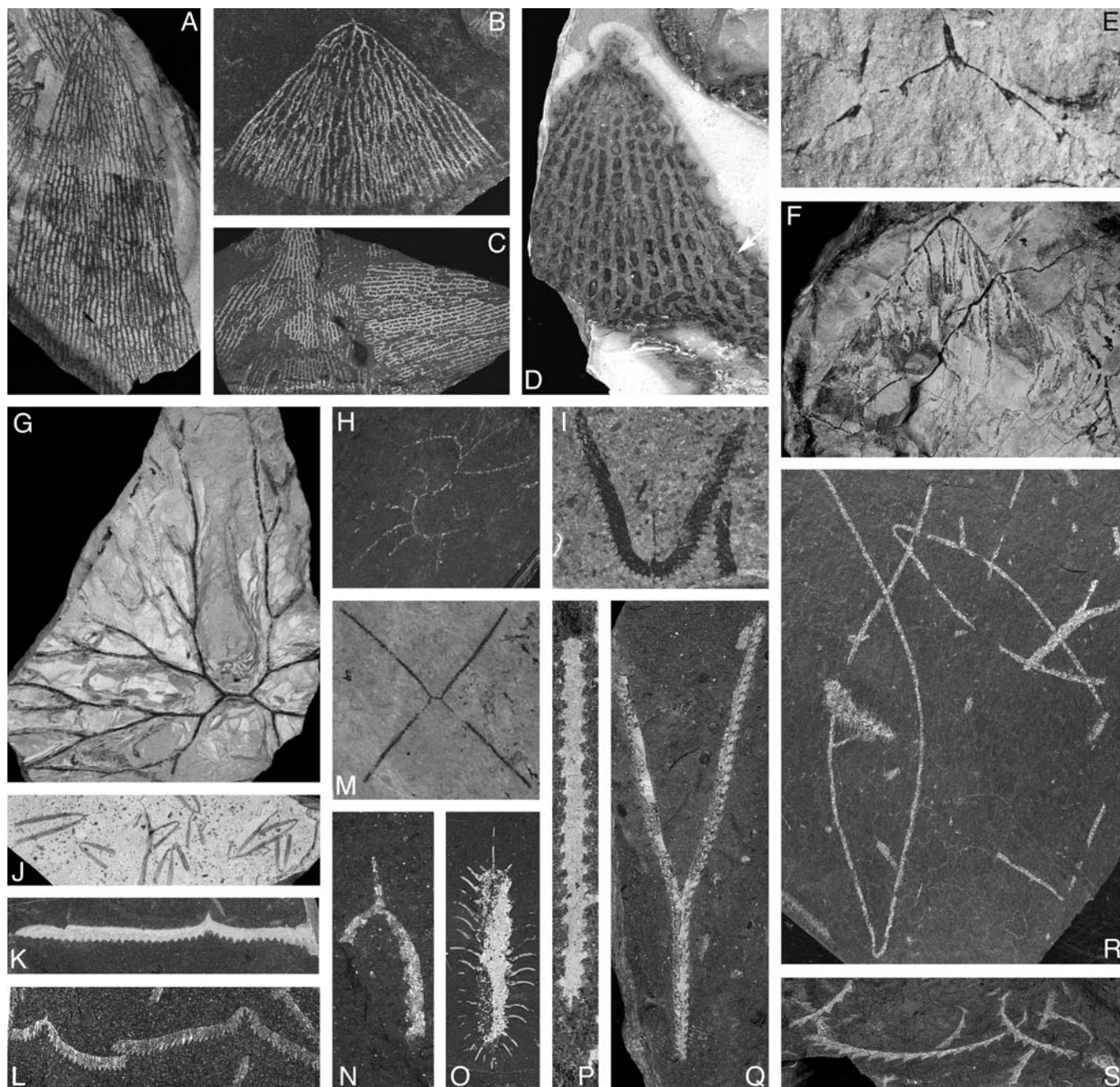
ra (sigmoidea, doble sigmoide con pliegues protecales, ganchudas, geniculadas, lobadas, globosas, etc.: Figs. 8.6 y 8.12); expandirse o estrecharse aperturalmente; solaparse con regularidad con otras tecas de su mismo estipe (la separación se verifica mediante **septos intertecales** entre tecas consecutivas) o bien mostrar metatecas aisladas (Fig. 8.12E-F); tener aberturas orientadas en el sentido de crecimiento (Fig. 8.6L) o en forma **retroversa** (al revés: Fig. 8.12J-L), **introvertida** (hacia el interior del estipe) o **evertida** (perpendicular al estipe); desarrollar aberturas digitadas, con pestañas y rebordes espesos, orejas asimétricas, etc.; y, finalmente, generar una gran variedad de **espinas tecales** (aperturales, geniculares, mesiales, protecales, etc.), orientadas dorsal, ventral o lateralmente, las cuales forman a veces un entramado espinoso muy notorio (la **lacinia** de ciertas formas biseriales) y en otras ocasiones soportan procesos membranosos con peridermo fuselar. También una misma colonia puede desarrollar varios tipos morfológicos de tecas a lo largo de su astogenia, como ocurre entre los monograptidos biformes, en ciertos casos de regeneración, o bien en rabdosomas con estipes secundarias especiales (**cladia**): Fig. 8.12I, V.

Las formas más modernas de Graptoloidea se caracterizan por poseer una o dos series lineales de tecas, que crecen y se abren en sentido opuesto a la

sícula (estipes **ascendentes**, Figs. 8.4D-E; 8.5E-H, K-L; 8.10I, Q-R), variando normalmente entre **uniseriales** (rabdosoma reducido a un solo estipe: Figs. 8.5K-L; 8.6L; 8.12A-S) y **biseriales dipleurales** (rabdosoma con dos estipes ascendentes, unidos dorsalmente y separados -o no- mediante un **septo central**: Figs. 8.6F-K; 8.11A-K), aunque existen también raras formas **cuadriseriales** (con cuatro estipes ascendentes, unidos completamente por el dorso o con septos centrales perforados: Fig. 8.5F) y **biseriales monopleurales** (rabdosoma con dos estipes ascendentes, pero individualizados y unidos por las caras laterales: Figs. 8.5H; 8.10O-P). Al mismo tiempo, el nema hueco de la sícula puede llegar a prolongarse en una varilla fuselar denominada **vírgula**, que contribuye a reforzar y guiar el crecimiento de la colonia (Figs. 8.5K; 8.11J), y que da lugar en algunas formas biseriales al llamado **nematulario** (o **virgulario**), relacionado con una de las adaptaciones al modo de vida planctónico (Fig. 8.14A). La vírgula se localiza en posición dorsal en las formas uniseriales evolucionadas, mientras que en las biseriales permanece en el centro de la colonia o rara vez se adosa a una de sus caras laterales. En el extremo opuesto de la colonia, el borde apertural de la sícula puede generar un denticulo obtuso (**rutelo**), recrecer distalmente en forma tubular (**parasícula**) o bien desarrollar una **virgueta** o espina ventral, además de

una o varias **espinas dorsales** (antivirguetales): Figs. 8.4 y 8.5. La virgueta rara vez aparece ramificada, pero en algunos rabdosomas biserials su ápice distal se bifurca regularmente para formar el **áncora**, una estructura con cuatro varillas perpendiculares al extremo de la virgueta (Fig. 8.15A-B).

En un grupo especializado de graptolitos (los **retiolítidos**: Bates *et al.*, 2005), el áncora de la virgueta se ramifica distalmente para conformar un varillaje en forma de paraguas invertido (corona o *ancora-umbrella*), que se prolonga en sentido ascendente hasta envolver y rodear completamente



**Figura 8.10.** Graptolitos planctónicos primitivos (anisograptidos, A-D) y dicograptóideos del Ordovícico, con un número de estipes variable. **A-C**, *Rhabdinopora*, del Tremadociense de Argentina (A, x 1,3; B, x 1,2) y Noruega (C, x 1,5); **D**, *Araneograptus*, del Tremadociense de Marruecos (la flecha señala autotecas en un estipe en fosilización lateral, x 0,8); **E**, *Paradelograptus*, del Tremadociense de Huelva (x 5); **F**, *Pterograptus*, del Darriwiliense de Zaragoza, con numerosos cladia pendientes (x 1); **G**, *Clonograptus* en vista ventral, del Tremadociense de Huelva (x 0,6); **H**, *Nemagraptus*, del Sandbiense de EEUU (x 1,6); **I**, *Isograptus*, del Dapingiense de EEUU (x 1,3); **J**, *Didymograptus*, del Darriwiliense de Cáceres (x 0,3); **K**, *Expansograptus*, del Dapingiense de Portugal (x 1); **L**, *Baltograptus*, del Floiense de Francia (x 1,3); **M**, *Tetragraptus*, del Floiense de Argentina (x 0,8); **N**, *Aulograptus*, del Darriwiliense de Perú (x 6,6); **O**, *Glossograptus*, del Sandbiense de Perú (x 5,5); **P**, *Cryptograptus*, del Darriwiliense de Bolivia (x 3); **Q**, *Dicranograptus*, del Katiense de Perú (x 1,5); **R**, *Dicellograptus*, del Sandbiense de EEUU (x 1); **S**, *Azygograptus*, del Dapingiense de Portugal (x 1,2).

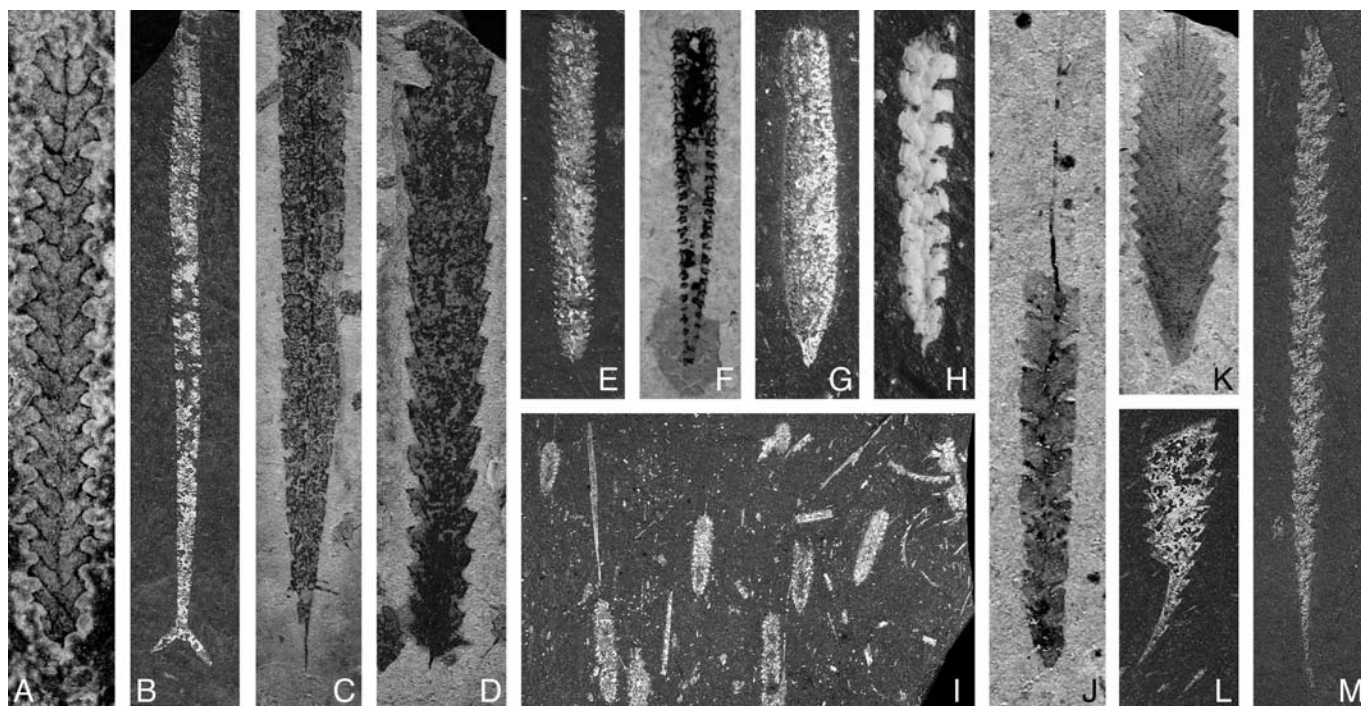
todas las tecas de la colonia, con lo que el rabdosoma pasa a tener dos capas con un espacio hueco intermedio (Fig. 8.15C-K). La capa externa se llama **manga del áncora** (*ancora sleeve*) y consiste en un entramado complejo de varillas corticales (barras septales, transversas, conectivas, pleurales, geniculares, ventrales, laterales en zigzag, etc.) que llega a soportar un retículo y orificios sobreelevados (estomas). Los fósiles de retiolítidos se limitan normalmente al citado armazón exterior, ya que el peridermo fuselar de las tecas propiamente dichas, y el que envolvía la manga del áncora, eran muy tenues, y sólo se conservan en circunstancias excepcionales (Fig. 8.15F-G).

Las formas más primitivas de Graptoloidea carecen de vírgula, y de la sícula (generalmente sin virguela) parten dos estipes primarios que se pueden ramificar más adelante en varios órdenes de dicotomías, dando lugar a un número variable de estipes terminales (de dos a varias decenas). Las primeras tecas del rabdosoma se abren en el mismo sentido que la sícula, o bien se orientan en dirección oblicua o perpendicular con relación al eje de ésta, constituyendo el punto de partida de los llamados estipes **pendientes** (los que “cuelgan” de la sícula: Figs. 8.5B, D, M; 8.10A-D, J, N), **declinados** (divergen con ángulos inferiores a 180°: Figs. 8.6E; 8.10E), **deflexos** (los inicialmente pendientes o declinados, que luego se horizontalizan: Fig. 8.10L), **horizontales** (perpendiculares a la sícula: Fig. 8.10G, M, K), **reflexos** (cambiantes de reclinados a horizontales) o **reclinados** (estipes que ascienden desde la sícula sin llegar a tocarse entre sí: Figs. 8.5E; 8.10I, R). Entre todas estas categorías existen formas compuestas, como rabdosomas de estipes biserials que cambian a reclinados (Fig. 8.10Q: a la parte temporalmente biserial se la llama **axil**) y ascendentes uni-biserials (Fig. 8.11L-M).

El proceso de ramificación de los estipes es complejo y se produce por mediación de las llamadas **tecas dicálicas**, cada una de las cuales origina dos brotes del estolón, de los que germinan las tecas iniciales de un nuevo par de estipes, tanto en la primera **dicotomía** (contada a partir de la sícula) como en las restantes (Figs. 8.5J; 8.7D-F). En el caso de un rabdosoma con varios órdenes de divi-

sión de estipes, las dicotomías pueden ser de tipo **consecutivo**, cuando las tecas dicálicas se hallan separadas por una sola teca normal, o **retardado**, cuando dos o más tecas unicálicas separan tecas dicálicas sucesivas (en la misma dirección de crecimiento). El sistema de notación de las tecas, en el rabdosoma ramificado de un graptoloideo, suele expresarse en términos binomiales, por ejemplo teca 1<sup>1</sup> (primera teca formada en el primer estipe derivado de la sícula), 2<sup>1</sup>, 3<sup>1</sup>, etc.; teca 1<sup>2</sup> (primera teca del segundo estipe), 2<sup>2</sup>, 3<sup>2</sup>, etc. A su vez los estipes siguen una notación polinómica a partir de la teca dicálica n<sup>a</sup> en las dicotomías posteriores a la primera, por ejemplo (n<sup>a</sup>+1)b, (n<sup>a</sup>+1)a, (n<sup>a</sup>+1)<sup>1</sup>, (n<sup>a</sup>+1)<sup>2</sup>..., 3<sup>1</sup> > 4<sup>1</sup>a y 4<sup>1</sup>b, 4<sup>1</sup>b > 5<sup>1</sup>b y 5<sup>1</sup>b, etc., en la que se combina además si el crecimiento es derecho o izquierdo a partir de las tecas dicálicas implicadas en las divisiones. La ramificación en general puede responder a un estilo **progresivo** (aquél que da lugar a estipes que se dividen posteriormente), **monoprogresivo** (sólo se divide uno de los dos surgidos de una dicotomía) o **terminal** (ninguno de los dos estipes vuelve a dividirse). Finalmente y dependiendo de la divergencia a partir del punto de división, los estipes pueden ramificarse en forma **dicótoma** (con separación simétrica: Fig. 8.10G) o **lateral** (cuando uno de los estipes mantiene la dirección de crecimiento y el otro se separa a un lado: Fig. 8.10F, H).

Un modelo alternativo de ramificación en rabdosomas de graptoloideos, en el que no intervienen las tecas dicálicas convencionales, es el que da lugar a las denominadas **cladia**. Éstos son estipes “secundarios” emanados, tanto de la apertura de algunas tecas maduras de un estipe previo, como desde el borde o el interior de la sícula, o incluso surgidos a partir de fragmentos regenerados de colonias que perdieron la sícula. En algunos rabdosomas, la emisión de cladia laterales ocurre de forma regular (Figs. 8.10F, H; 8.12V-Y), mientras que otros presentan cladia sicular única o múltiple (Fig. 8.12T). Alternativamente, ciertas especies tienen la potestad de generar (o inhibir) un solo cladio. Asimismo, la producción de cladia, en rabdosomas uniserials con vírgula, puede ir asociada al desarrollo de **pseudovírgula** en cada cladio creado por las metatecas del estipe principal, un pro-



**Figura 8.11.** Diplogrptoideos (Diplograptina y Monograptina) de rabdosome biserial (A-K) y uni-biserial (L-M). **A**, *Gymnograptus*, del Darriviense de Portugal (x 5); **B-C**, *Climacograptus*, del Sandbiense de EEUU y Katiense de China, respectivamente (B, con espesamientos corticales de las espinas antivirguelares, x 1,6; C, con parasícula descendente en la virguela, x 4,3); **D**, *Anticostia*, del Katiense de China (x 5); **E**, *Pseudamplexograptus*, del Darriviense de Perú (x 1,2); **F**, *Geniculograptus*, del Katiense de EEUU (x 1,9); **G**, *Neodiplograptus*, del Aeroniense de Sevilla (x 1,4); **H y J**, *Metaclimacograptus*, del Telychiense de Guadalajara (x 6,5) y Aeroniense checo (x 10), respectivamente; **I**, *Parapetalolithus*, del Telychiense de Guadalajara (x 0,7); **K**, *Petalolithus*, del Aeroniense checo (x 3,1); **L**, *Dimorphograptus*, del Rhuddaniense de Barcelona (x 2,2); **M**, *Parakidograptus*, del Rhuddaniense de León (x 1,5).

ceso restringido a taxones silúricos y devónicos.

De todos modos, durante la astogenia de los graptolitos se producen otros muchos procesos que dan lugar a estructuras clave para la taxonomía y clasificación de los graptoloideos, los más importantes de los cuales tienen que ver con el modo de **desarrollo proximal** del rabdosome. Dicho término expresa la secuencia de crecimiento de las tecas iniciales de la colonia, que se halla relacionada filogenéticamente en los distintos grupos taxonómicos (Fortey & Cooper, 1986). Para poder reconocer la disposición de los brotes tecales en la primera dicotomía, es necesario orientar el rabdosome por su cara reversa, a fin de observar los “canales” de cruce o tubos protecales que se superponen a la sícula y a las primeras tecas en cada estipe (la cara opuesta de la colonia -anverso- se distingue bien porque en ella la sícula permanece libre durante la mayor parte de su longitud mesio-distal). Básicamente existen tres tipos de desarrollo proximal, llamados **isográpido** (con teca  $1^2$  dicálica y dos o más canales de cruce), **artus** (con teca  $1^1$  dicálica y un canal de cruce), y **diplográpido**

(con teca dicálica  $2^1$ ,  $2^2$  o posteriores): Fig. 8.7D-F. El tipo isográpido es el más primitivo por estar representado en las autotecas de los dendroideos, entre los primeros graptoloideos planctónicos (los anisográptidos) y en numerosos dicograptoloideos ordovícicos, cuyos representantes más profusamente ramificados muestran también el mismo tipo de división en todas las dicotomías de la colonia. Su precedencia temporal revela que a partir del desarrollo isográpido se originaron los otros dos tipos, bien por anticipación (artus) o retardo (diplográpido) en la aparición de la primera teca dicálica, siguiendo procesos que se repitieron separadamente en varias líneas filogenéticas.

Además de los tres tipos básicos de desarrollo inicial, los graptolitos registran numerosas variaciones en la **estructura proximal** de la colonia, siguiendo patrones de gran relevancia para abordar una clasificación más natural de los graptoloideos. Dicha estructura se refiere a la orientación, sentido de crecimiento y disposición de las primeras tecas de la colonia: implica factores como el punto y modo de origen de la teca  $1^1$  en la sícula (posición



prosicular o metasicular, brotada por reabsorción o invaginación del borde sicular, por formación de un poro o *lacuna* en el peridermo, etc.), la orientación primordial de las tecas (tipos estreptoblástico, prosoblástico, pericálica/monopleural, platicálica, etc.), la geometría inicial de la colonia (involucra, por ejemplo, términos como “simetría isograptida” -de la sícula con la teca 1<sup>1</sup>-, “simetría meandrograptida” -de las tecas 1<sup>1</sup> y 1<sup>2</sup> en torno a la sícula-, “asimetría sigma-graptida”, manubrio, etc.), crecimientos dextrales (sentido horario) y sinistral (antihorario), etc. El caso paradigmático de aplicación de los conocimientos derivados de la estructura proximal es la nueva clasificación de los diplograptoides (= “Virgellina”; también llamados *axonóforos*), que reúnen formas extraordinariamente variadas con rabdosomas biseriales, uniseriales, biseriales-declinados, uni-biseriales, birramos horizontales a reclinados, con cladia, con áncora, etc. Hasta hace poco, la clasificación de los diplograptoides atendía a patrones morfológicos generales del rabdosoma y las tecas (Bulman, 1970), los cuales desembocaron en agrupamientos taxonómicos sin correspondencia filogenética. Los nuevos criterios aplicados al desarrollo proximal diplograptido han conducido al establecimiento de catorce diseños básicos de estructura proximal, que contribuyen decisivamente a la distinción cladística de varias superfamilias reunidas en los subórdenes tradicionales Diplograptina y Monograptina, que aglutinan a buena parte de los graptolitos planctónicos ordovícico-devónicos (Mitchell, 1987; Melchin, 1998; Fortey *et al.*, 2005; Mitchell *et al.*, 2007; Maletz *et al.*, 2009). Estas catorce pautas en la astogenia primordial se nombran por letras (A-M, R, U), diagnosticándose cada tipo en función del origen de la teca 1<sup>2</sup>, la ontogenia inicial de las tecas 2<sup>1</sup> y 2<sup>2</sup>, el nivel de aparición de la teca dicálica dentro de cada patrón de diseño y detalles siculares concretos.

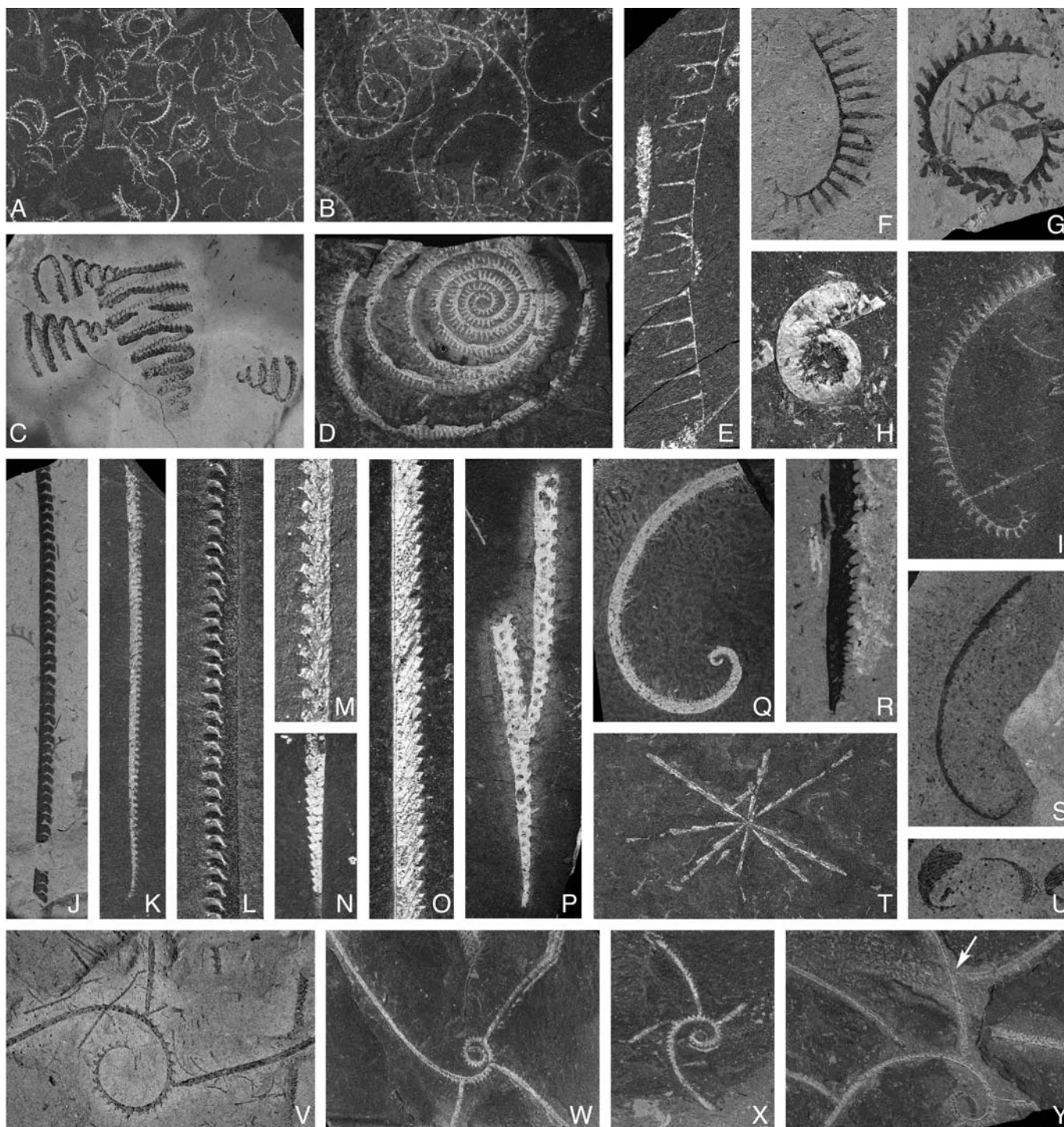
Los nuevos avances en el conocimiento del desarrollo y estructura proximal del rabdosoma de los graptolitos exigen, para poder completar la clasificación, disponer de un material muy bien conservado de los taxones que restan aún por conocerse en detalle. Es por ello por lo que se ha intensificado la búsqueda de material piritizado o susceptible

de preparación química, bien por remoción del peridermo cortical mediante soluciones ácidas hasta hacerlo transparente, o bien por el empleo, en ejemplares opacos, de técnicas de videomicroscopía por infrarrojos (Fig. 8.4E) y de microscopía de barrido con retrodispersión electrónica.

## 5. CLASIFICACIÓN

La clase Graptolithina reúne a más de 3000 especies, que se agrupan en unos 300 géneros y en medio centenar de familias o subfamilias. La clasificación presentada en la última edición del *Treatise* (Bulman, 1970) ha quedado obsoleta, y muchos géneros atribuidos en ella a graptolitos, además del antiguo “orden Stolonioidea”, se reparten ahora entre raddopléuridos, algas e hidrozooos (Rickards & Durman, 2006). Los graptolitos auténticos se dividen en seis órdenes de los cuales sólo dos, Dendroidea y Graptoloidea, alcanzan notoriedad en el registro fósil. Cabe la posibilidad de que en el futuro se opte por elevar cada uno de los órdenes al rango de clase o subclase, y que incluso la mayoría de los subórdenes aquí citados alcance el rango de orden (Mitchell *et al.*, 2007). El análisis cladístico moderno de los graptolitos planctónicos (Maletz *et al.*, 2009) los integra básicamente en una Supercohorta Eugraptoloidea, compuesta por dos cohortes (Pan-Sinograptina y Pan-Reclinata), la segunda de las cuales reúne a la mayoría de las formas del Ordovícico Medio al Devónico Inferior. De todos modos y como la sistemática de los graptolitos dista de estar resuelta, a continuación se expone la morfología y caracteres distintivos de una serie de grupos básicos, reteniéndolos provisionalmente como órdenes tradicionales de la clase Graptolithina.

**5.1. ORDEN CRUSTOIDEA** (Ordovícico Inferior-Silúrico superior). Colonias incrustantes con tríadas tecales; bitecas y estolotecas restringidas a la porción incrustante del rabdosoma; autotecas vesiculares, con suturas en zigzag en la parte superior reptante, previa a unas aberturas erectas de morfología distintiva, con cuello y pliegues lobulares (Fig. 8.13B). Prosícula vesicular. Desarrollo de quistes resistentes (graptoblastos). Peridermo fuselar heteromórfico y homeomórfico con respecto al córtex; estructuras fibrilares polimórficas.



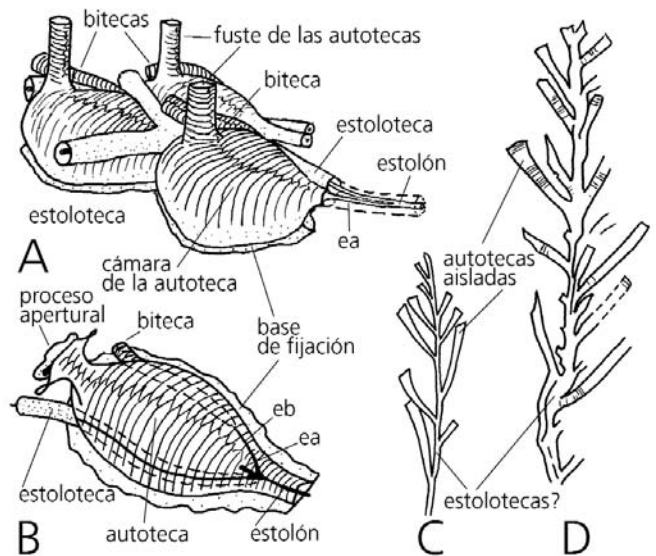
**Figura 8.12.** Graptolitos monograptidos uniseriales del Silúrico, mostrando las amplias variaciones morfológicas del estipe y las tecas, así como la presencia de cladia sicular (T) y metacladia (V-Y, la flecha en Y señala un cladio de segundo orden). **A**, *Torquigraptus*, del Telychiense de Guadalajara (x 0,63); **B**, *Streptograptus*, del Telychiense de Bulgaria (x 1,1); **C**, *Spirograptus*, del Telychiense de Bulgaria (x 1,2); **D**, *Oktavites*, del Telychiense de Bulgaria (x 1,6); **E-F**, *Rastrites*, del Telychiense de Gerona (E, x 1) y Aeroniense checo (F, x 3,4); **G**, *Lituigraptus*, del Aeroniense checo (x 2,3); **H**, *Cochlograptus*, del Telychiense de Guadalajara (x 5,2); **I**, *Demirastrites*, del Aeroniense de Sevilla (x 1,5); **J**, *Campograptus*, del Aeroniense checo (x 1,2); **K-L**, *Monograptus*, del Telychiense de Guadalajara (x 1,1 y x 2,5, respectivamente); **M**, *Stimulograptus*, del Telychiense de Guadalajara (x 2,6); **N-O**, *Pristigraptus*, del Telychiense de Guadalajara (x 1,8 y x 2, respectivamente); **P**, *Monoclimacis*, del Telychiense de Bulgaria (x 1,7); **Q**, *Testograptus*, del Homeriense búlgaro (x 0,75); **R**, *Saetograptus*, del Ludfordiense báltico (x 2,5); **S**, *Bohemograptus*, del Ludfordiense checo (x 1,2); **T**, *Linograptus*, del Ludfordiense de Sevilla (x 2,2); **U**, *Polonograptus*, del Ludlow checo (x 1,3); **V-Y**, *Cyrtograptus*, del Wenlock de la República Checa y Bulgaria (x 1,2, x 0,5, x 0,42 y x 0,6, respectivamente).

**5.2. ORDEN CAMAROIDEA** (Ordovícico Inferior-Medio). Rabdosoma incrustante con desarrollo en díadas; hay grandes autotecas vesiculares (**cámaras**) acabadas en tubos erectos (fustes o *collumae*) de abertura simple, y estolotecas tubulares que forman una malla bifurcada por encima de las cámaras autotecales (Fig. 8.13A). Ocasionalmente presentan bitecas pequeñas, restringidas a la parte incrustante y embebidas en tejido extra-autotecal. Estolón esclerotizado incorporado a la pared externa. Presencia rara de graptoblastos u otras estructuras de enquistamiento. Peridermo fuselar heteromórfico.

**5.3. ORDEN TUBOIDEA** (Cámbrico superior-Silúrico superior). Graptolitos sésiles, con colonias erguidas de aspecto dendroideo y carentes de tallo, o bien incrustantes con disco basal (**tecorriza**) y autotecas erectas. Ramificaciones tecaes espaciadas irregularmente, con división del estolón en díadas y polimorfismo acusado, comprendiendo autotecas helicoidales o modificadas (microtecas, tecas umbeliformes), bitecas y, de forma esporádica, **conotecas** (tecas grandes en forma de embudo invertido, exclusivas de este orden). Estipes uniseriales irregulares o de tipo compuesto, con estolón interno esclerotizado. Prosícula vesicular con línea helicoidal; metasícula fuselar. Peridermo fuselar heteromórfico con relación al cortical. El género *Reticulograptus*, de aspecto dendroideo y estipes compuestas anastomosadas, es común en el Ordovícico Superior de España (Fig. 8.9A-B).

**5.4. ORDEN DITHECOIDEA** (Cámbrico medio-Silúrico inferior). Colonias erectas, formadas por una hilera uniaxial o ramificada de tecas cónicas alargadas o tubulares, con probable desarrollo en díadas (estoloteca axial y autoteca aislada). Estipes sin orientación dorsoventral definida, con tecas insertas irregularmente. Disco basal y tallo reconocible en algunas formas. Presentan estolón esclerotizado. Anillos fuselares irregulares, con sutura en zigzag poco patente. El registro español del Cámbrico medio comprende diversas especies de los géneros *Ovetograptus*, *Tarnagraptus*, *Sotograptus* y *Archaeolafoea* (Fig. 8.13C-D). Las formas avanzadas de dithecoideos, diferenciadas por algunos autores como un orden aparte ("Mastigograptida") desarrollan tríadas tecaes (hay un dimorfismo incipiente, con bitecas pequeñas y estolotecas con envueltas corticales), hábito dendroideo con ramificación irregular y sícula cilíndrica. El peridermo fuselar y cortical es heteromórfico.

**5.5. ORDEN DENDROIDEA** (Cámbrico medio-Carbonífero superior). Comprende graptolitos bentónicos sésiles, con sícula cilíndrica, estructuras de fijación, tallo y rabdosoma profusamente ramificado, con estipes que pueden presentarse unidos mediante diseptos transversos o procesos de anastomosis. Tecas polimorfas de pequeño tamaño, con típico desarrollo en tríadas (autoteca, biteca, estoloteca) y alineadas en estipes simples o compuestos. Estolón interno esclerotizado.



**Figura 8.13.** Graptolitos bentónicos de los órdenes Camaroidea (A, *Bithecocamara*, x 48), Crustoidea (B, *Bulmanicrusta*, x 30) y Dithecoidea (C, *Tarnagraptus*; D, *Sotograptus*; ambos x 3). A y B, del Tremadociense de Polonia; C y D, del Cámbrico medio de Asturias. Abreviaturas: ea, estolón de la autoteca; eb, estolón de la biteca.

El Orden Dendroidea se divide en cinco familias, destacando los Dendrograptidae (Cámbrico medio-Carbonífero), que agrupan las formas dendroideas más típicas, de rabdosoma cónico o flabeliforme aplanado (*Dendrograptus*, *Callograptus*, *Aspidograptus*, *Dictyonema*; Fig. 8.9C-D, F-H); y los Acanthograptidae (Cámbrico Superior-Devónico medio), de estipes compuestos, ramificados o anastomosados irregularmente, con tecas cilíndricas muy alargadas y aberturas evertidas en grupos aislados (*Acanthograptus*; Fig. 8.9E).

**5.6. ORDEN GRAPTOLOIDEA** (Ordovícico Inferior-Devónico Inferior). A diferencia de los graptolitos bentónicos, el rabdosoma de los graptoloideos se compone de pocos estipes, que van disminuyendo progresivamente en número en el transcurso de la evolución, hasta quedar reducidos a un único estipe ascendente. La sícula es cónica y se prolonga en el nema. Sólo existe un tipo de tecas, que pueden presentar gran diversidad morfológica. Todos los graptoloideos formaron colonias planctónicas y comprenden cinco subórdenes, cuya caracterización filogenética aún no ha sido aclarada al detalle.

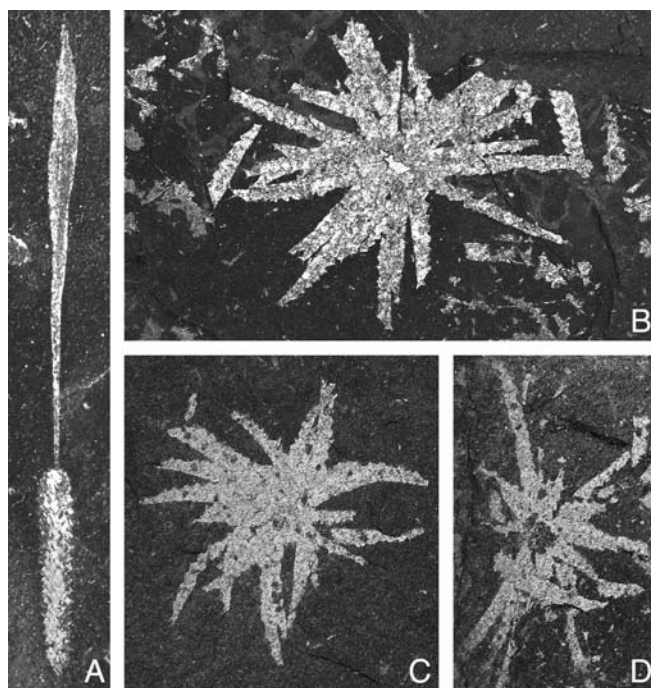
El suborden **Anisograptina** (Ordovícico Inferior) es el más primitivo de todos los graptoloideos e incluye la importante familia de los anisograptidos, en la que se verifica la transición evolutiva de los dendroideos a los graptoloideos. Sus representantes del Tremadociense inferior conservan el desarrollo en tríadas tecaes, pero gradualmente van perdiendo las bitecas y en las formas más evolucionadas éstas se restringen a las autotecas iniciales y, finalmente, a la sícula. El género *Rhabdinopora* (Fig. 8.10A-C) tiene un rabdosoma

ramificado y con diseptos, muy parecido al del dendrográptido *Dictyonema* (Fig. 8.9F), por lo que en un principio se pensó que este último reunía especies bentónicas y planctónicas. Sin embargo, las primitivas formas planctónicas fueron transferidas al grupo de los anisográptidos, en virtud de su sícula cónica provista de nema (Fig. 8.10B), y a la tendencia de algunas subespecies de *Rhabdinopora flabelliformis* a formar sinrabdosomas. Otros géneros importantes son *Anisograptus*, *Adelograptus*, *Kiaerograptus* y *Araneograptus* (Fig. 8.10D).

El suborden **Didymograptina** (= “Dichograptina”) reúne diversas familias de dicograptoides ordovícicos, sin bitecas y con un número variable de estipes. La abertura de la sícula suele prolongarse en un rutelo y de modo ocasional genera una virguela. Las tecas suelen ser simples tubos de abertura normal a denticulada, excepto en una familia (Sinograptidae) que desarrolla pliegues protecales y metatecales. Desarrollo proximal de los tipos isográptido y artus. El suborden comprende formas inicialmente **birradiadas** (con dos estipes de primer orden), susceptibles de ramificarse luego y componer rabdosomas con estipes horizontales, pendientes, declinados, ascendentes o reclinados, cuyo número varía de algunas decenas de estipes a uno solo (Figs. 8.5B, D-F, M; 8.6E; 8.10E-G, J-N, S). De los géneros representados en España, cabe mencionar *Didymograptus*, *Aulograptus*, *Tetragraptus*, *Pterograptus*, *Acrograptus*, *Paradelograptus*, *Clonograptus* y *Azygograptus*, entre otros.

El suborden **Glossograptina** (Ordovícico) incluye formas birradiadas reclinadas a ascendentes, e incluso rabdosomas biserials monopleurales con vírgula y lacinia. Desarrollo proximal y simetría isográptidos. Tecas simples (*Isograptus*, *Oncograptus*), con pequeñas modificaciones aperturales y espinas notorias en géneros típicos (*Glossograptus*, *Cryptograptus*) (Figs. 8.5H; 8.6I, O, P).

El suborden **Diplograptina** (Ordovícico Medio-Superior) aglutina diplograptoides de rabdosoma birramoso, biserial o uniserial, cuya sícula presenta virguela y el nema suele prolongarse en una vírgula, a veces proyectada en el extremo distal de la colonia. Las tecas alcanzan gran variación morfológica (simples, geniculadas, climacográptidas, pseudoclimacográptidas, dicranográptidas, lasiográptidas, etc.). Incluye numerosos géneros agrupados en tres superfamilias, diferenciadas con criterios fundados en la astogenia inicial: Climacograptoides (que incluye formas de tecas muy elaboradas como *Pseudoclimacograptus*, *Haddingograptus*, *Climacograptus*, etc.: Fig. 8.11B-C), Dicranograptoides (con rabdosomas singulares como los de *Dicranograptus*, *Dicellograptus* y *Nemagraptus*: Figs. 8.6C; 8.10H, Q-R) y Diplograptoides, que reúne formas de tecas relativamente simples (*Orthograptus*, *Rectograptus*, *Hustedograptus*, *Paraorthograptus*, *Eoglyptograptus*) a espinosas (*Gymnograptus*, *Lasiograptus*): (Figs. 8.4E; 8.5G; 8.6K; 8.11A, D-F), así como los “arquiritiolítidos” del Ordovícico, con peridermo atenuado y retículo, pero carentes de ánclora y por lo tanto del rabdosoma de doble capa propio de los verdaderos retiolítidos.



**Figura 8.14.** A, colonia biserial de *Parapetalolithus* con nematulario de gran longitud, Telychiense de Checa, Guadalajara (x 1,3); B-D, Sinrabdosomas de *Colonograptus*, Homeriense de Salas de la Ribera, León (x 2, x 1,5 y x 1,4, respectivamente).

Finalmente, el suborden **Monograptina** (Ordovícico Medio-Devónico Inferior) comprende diplograptoides de rabdosoma biserial dipleurale, como los normalográptidos ordovícico-silúricos (entre otros, *Normalograptus*, *Undulograptus*, *Oelandograptus*, *Metaclimacograptus*, *Neodiplograptus*, *Cystograptus*: Figs. 8.6B, G, I; 8.11G, H, J), los petalolítidos (*Petalolithus*, *Parapetalolithus*, *Glyptograptus*, etc.: Figs. 8.11I, K; 8.14A) y los auténticos retiolítidos (*Retiolites*, *Stomatograptus*, *Gothograptus*, *Paraplectograptus*, etc.: Figs. 8.6D; 8.15A-K). También los dimorfográptidos, con rabdosoma uni-biserial (géneros *Dimorphograptus*, *Parakidograptus*, *Akidograptus*: Fig. 8.11L-M), y los conocidos monográptidos, de rabdosomas uniserials y gran variedad de formas (*Monograptus*, *Rastrites*, *Monoclimacis*, *Pristiograptus*, *Oktavites*, *Spirograptus*, *Torquigraptus*, etc.: Figs. 8.5A, C, K, L; 8.6A, L; 8.12A-S, U), con cladia prominentes en ciertos géneros (*Cyrtograptus*, *Linograptus*, *Abiesgraptus*, etc.: Fig. 8.12T-Y).

Desde el punto de vista de la nueva clasificación filogenética propuesta por Maletz *et al.* (2009), la inmensa mayoría de los graptoloideos se agrupa en el clado “reclinátidos” y en el nuevo “Orden Bireclinata”, que incluye los subórdenes “Pan-Glossograptina” (los glossograptinos clásicos) y “Pan-Axonophora” (diplograptinos + monograptinos).

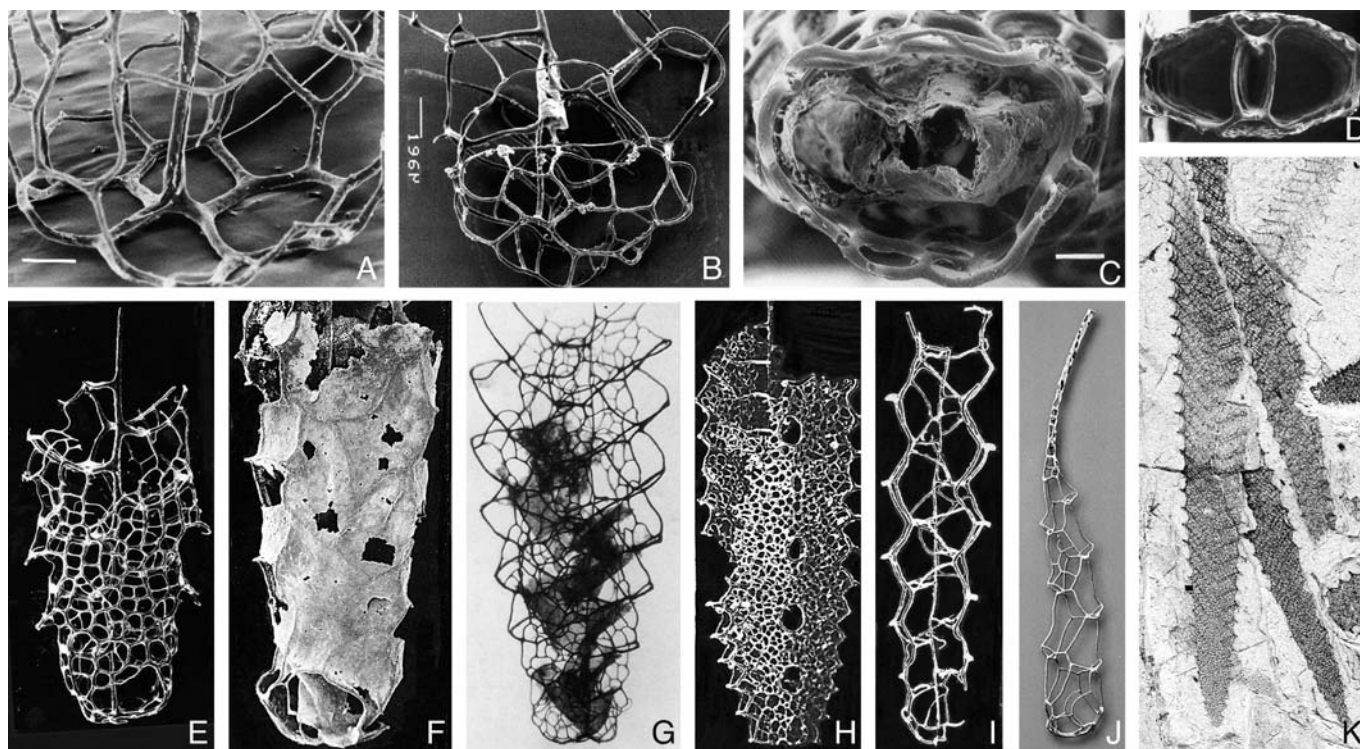
## 6. EVOLUCIÓN

Existen numerosas evidencias de que los pterobranquios rhabdopleúridos fueron los antecesores directos de los graptolitos, tal y como lo describen Urbanek (1986), Urbanek & Dilly (2000) y Rickards & Durman (2006). Los graptolitos más antiguos aparecen ya diversificados en el Cámbrico medio y son todos bentónicos. A partir del Cámbrico superior, se inicia el desarrollo de los dendroideos que, sin alcanzar nunca importancia numérica, mantuvieron una gran uniformidad estructural hasta su desaparición a comienzos del Carbonífero superior. En el Tremadociense basal surgen los graptoloideos planctónicos, cuyos representantes más primitivos y difundidos son morfológicamente idénticos a los dendrográptidos sésiles, excepto por la posesión de un nema que facilitó su adaptación a la vida holoplanctónica. La historia evolutiva posterior de los graptoloideos se caracteriza por una tendencia general hacia el perfeccionamiento en los mecanismos de flotabilidad y autopropulsión de las colonias, lo cual involucra una acusada simplificación estructural y la reducción del número de individuos. El polimorfismo tecal característico de los dendroideos desaparece, y el número de estipes disminuye progresivamente para, al final, quedar reducido a uno solo (rhabdosoma uniserial).

Estos cambios evolutivos se ven claramente reflejados por el registro estratigráfico de los graptoloideos (las conocidas “faunas” anisográptida, dicográptida, diplográptida y monográptida de Bulman, reexaminadas para el Ordovícico por Chen *et al.*, 2006). Así, los anisográptidos (o “graptodendroideos”) del Tremadociense inferior pasan, de tener cuatro estipes primarios (condición proximal cuadrirradiada) a tres (*idem.* trirradiada), y finalmente a dos estipes de primer orden. De un modo comparable, los rhabdosomas birradiados de los anisográptidos más evolucionados, y de sus sucesores los dicograptoloideos cambian, a lo largo del Ordovícico Inferior y Medio, de tener varios órdenes de dicotomías y bastantes estipes (horizontales a pendientes), a un predominio de colonias con pocas ramas, reducidas finalmente a dos estipes terminales (o incluso a uno solo sin vírgula). En el Ordovícico Medio aparecen las formas

con rhabdosoma biserial, que reemplazan a todas las anteriores en el Ordovícico Superior y declinan paulatinamente en el Silúrico (Llandovery), salvo un grupo, los retiolítidos, que pervive hasta el Silúrico superior. De los normalograptáceos ordovícicos con rhabdosoma biserial, evolucionan, a comienzos del Silúrico, los monográptidos uniserials, que alcanzaron un éxito adaptativo inusitado durante ese periodo y perduran hasta finales del Devónico inferior, cuando se verifica la abrupta desaparición de todos los graptolitos planctónicos.

La historia evolutiva de los graptoloideos también estuvo jalónada de acontecimientos de extinción a escala global, relacionados probablemente con cambios climáticos u oceanográficos mundiales (Melchin *et al.*, 1998; Chen *et al.*, 2006; Finney *et al.*, 2007). La glaciación de finales del Ordovícico trajo consigo una drástica extinción entre los graptoloideos (sólo sobrevivieron doce especies); el llamado Evento Lundgreni del Wenlock superior dejó las formas uniserials reducidas a dos especies (acompañadas por algunos retiolítidos que no acusaron la crisis y cuatro taxones Lázaro), y al Evento Transgrediens (límite Silúrico/Devónico) únicamente sobrevivieron tres especies. Tan sólo en el Silúrico se sucedieron diez eventos de extinción a escala global entre los graptolitos planctónicos (Fig. 8.17). Su brusca desaparición del registro, en el Devónico Inferior, no cuenta con una explicación única, aunque probablemente la alteración en las corrientes oceánicas, vinculada con la colisión caledónica, pudo influir decisivamente en la extinción de las escasas especies devónicas. Éstas se encontrarían confinadas a unos biotopos concretos, en donde los graptolitos se habían refugiado tras las sucesivas extinciones del Silúrico superior, pero ya en abierta competencia con nuevos y florecientes grupos pelágicos (dacrioconáridos, pterópodos...). En tales condiciones adversas, los graptolitos no lograron generar una nueva radiación adaptativa que favoreciera la recuperación evolutiva de todo el grupo. Hay autores que piensan que los graptolitos planctónicos no se extinguieron en el Devónico, sino que evolucionaron hacia formas carentes de esqueleto esclerotizado, desconocidas como fósiles (salvo un dudoso ejemplar de *Mazon Creek*), las cuales des-



**Figura 8.15.** Retiolítidos (graptolitos especializados del Silúrico), en imágenes ópticas y electrónicas tomadas de distintas colonias separadas químicamente de la matriz (A-J, del Llandovery y Wenlock de Gran Bretaña y Ártico canadiense), además de varios rabdosomas aplastados en pizarra (K, del Sheinwoodiense de Sevilla, x 1,6). **A**, parte distal de la virguela (varilla vertical) con las cuatro ramificaciones del áncora, prolongada en una corona reticulada; **B**, región proximal de *Stomatograptus*, con prosícula esclerotizada y paraguas del áncora; **C**, Fragmento proximal de *Retiolites* con el peridermo fuselar de la sícula (centro interior) y las primeras tecas, encerradas por la manga del áncora (reducida al retículo externo); **D**, Vista transversa distal de *Retiolites*, para mostrar la sección de la colonia con la vírgula desplazada hacia una de las caras (la de arriba); **E**, *Retiolites* con abertura basal de la manga del áncora y colonia prolongada en la vírgula; **F**, Ejemplar excepcional de *Spinograptus* que conserva la cubierta peridérmica continua de la funda del áncora, así como de las primeras tecas (visibles en la abertura inferior); **G**, *Stomatograptus* con paredes tecales fuselares, encerradas por la funda del áncora; **H**, *Stomatograptus* con aberturas sobreelevadas (estomas) en la cara lateral de la funda del áncora; **I**, *Paraplectograptus*, con una funda del áncora relativamente simple; **J**, *Holoretiolites*, con un apéndice que aloja una teca distal modificada; **K**, Moldes aplastados de *Retiolites* teñidos por óxidos de hierro. Todas las imágenes excepto la K, reproducidas por cortesía de Alf Lenz, Ania Kozłowska y Denis Bates.

aparecieron sin dejar rastro en periodos posteriores de la historia geológica (Kirk, 1994).

Al igual que ocurre con los restantes organismos que comparten con los graptolitos un sistema clonal de desarrollo, los briozoos recopilan en su región proximal los patrones de cambio astogenético, en tanto que la región distal del zoario de las formas más simples se genera por mera repetición modular de zoocios (Urbanek, 2004). Esto acredita a la región proximal de los graptolitos como clave para estudiar los cambios evolutivos y centrar los estudios sistemáticos, pero también sirve para especular sobre los factores genéticos involucrados en el desarrollo colonial. En este sentido, los patrones de crecimiento, regeneración y patologías observados en el rabdosoma de los graptolitos inducen a atribuir su desarrollo a la difusión de un morfogen primario, producido por el oozoide sicu-

lar, cuyo gradiente morfogenético es patente en la zona proximal, luego decae ostensiblemente al alcanzar la zona de repetición astogenética de la colonia, para inducir finalmente el cese en el crecimiento al alcanzarse un determinado tamaño o número de zooides. Los monográptidos biformes, la tendencia al aumento o disminución del tamaño de las tecas en sentido distal, la regeneración de rabdosomas dañados y las isocronías en la producción de cladia, constituyen claros ejemplos para la “teoría del gradiente morfogenético”, que además explica muchos de los cambios evolutivos de los graptoloideos como vinculados con la expresividad fenotípica y la penetrancia de cualquier innovación a escala colonial (Urbanek, 2004).

Las relaciones evolutivas de los hemicordados (incluyendo graptolitos) dentro de los deuterostomados parecen ser mucho más próximas a los equi-

nodermos que a los cordados. En este sentido, los filos Hemichordata y Echinodermata han sido reunidos cladísticamente en el término Ambulacraria, debido a las semejanzas en el desarrollo larvario (ambos poseen larvas tornaria), y a los datos aportados por la genética molecular (Sato *et al.*, 2008).

## 7. PALEOECOLOGÍA

Todos los graptolitos dendroideos eran bentónicos y se fijaban al sustrato mediante el disco basal de la sícula. Éste era reforzado más tarde por numerosas capas secundarias de tejido cortical, que llegaban a envolver toda la región proximal de la colonia, hasta generar un sólido anclaje del que partía el tallo masivo, soporte de las restantes ramificaciones. Los modelos geométricos y los experimentos de flujo realizados sobre graptolitos dendroideos indican que el patrón morfológico del rabdosoma (cónico, arbustivo, en abanico, laminar irregular) representa adaptaciones a diferentes regímenes de paleocorrientes. En las colonias cónicas, por ejemplo, el flujo lateral generaría corrientes aferentes que saldrían por la parte superior del rabdosoma (Melchin & Doucet, 1996), introduciendo nutrientes en el interior de una colonia cuyas **fenéstrulas** (huecos entre estipes) estarían ocupadas por los “lofóforos” extendidos de los zooides de las autotecas, los cuales se dispondrían siguiendo un patrón próximo-distal hasta generar una superficie continua de filtrado (Starcher & McGhee, 2003).

Los graptolitos camaroideos, crustoideos y tuboideos son formas bentónicas incrustantes y reptantes, todo lo más con los extremos distales de las autotecas erguidos (Fig. 8.13A-B). Tan sólo algunas especies del tuboideo *Reticulograptus* desarrollan rabdosomas laminares erectos de cierta entidad, con estipes profusamente anastomosados (Fig. 8.9A-B), y un modo de vida similar al de los dendroideos. Los ditecoideos constituyen colonias bentónicas erguidas de ramas simples y poco o nada divididas, de hábito semejante al de ciertas algas e hidrozoos.

A diferencia de todos los grupos precedentes, los graptolitos típicos (orden Graptoloidea) estaban adaptados a una vida holoplanctónica, atesti-

guada por la distribución cosmopolita de muchas especies y su relativa independencia de las facies sedimentarias. Hasta hace pocos años (y perviviendo aún en dioramas y libros generales), se pensaba que todos los graptoloideos desarrollaban estructuras extratecales de flotación, rellenas de gas o líquido hidrostático, diseñadas bien como vejigas individuales para cada colonia (nematulario, virgulario, virguelario), o bien como un flotador colectivo (“neumatóforo”) al que se adherían decenas de colonias por su vírgula o nema (sinrabdosomas). Sin embargo, tales interpretaciones han quedado descartadas tras la revisión de los fósiles que supuestamente apoyaban ambas hipótesis, así como por la realización de estudios ultraestructurales. Los resultados confirmaron que los flotadores no eran tales (Fig. 8.14): el **nematulario** no es una vesícula cerrada, sino láminas aplanadas de tejido fuselar, que irradian longitudinalmente en sustitución de la vírgula, formando una triple o doble paleta hidráulica (Rickards, 1996); en tanto que los “neumatóforos” de los sinrabdosomas (no los sinrabdosomas en sí), más las supuestas cámaras incubadoras de sículas (“gonotecas”), resultaron ser estructuras puramente imaginarias (Gutiérrez-Marco & Lenz, 1998).

La tendencia actual es considerar a los graptolitos como organismos clonales sencillos, cuyos módulos (blastozooides) comparten el mismo genotipo que el zooide siclar (oozoide), e integran “superindividuos” (los rabdosomas), capaces de realizar de forma coordinada y asumir a escala colonial diversas funciones, tales como la alimentación o la motricidad requerida para la autopropulsión. La integración entre los zooides se canalizaría a través del tejido blando, homólogo del estolón esclerotizado de las formas sésiles (en este caso sin envuelta peridérmica y flexible), que interconectaría entre sí todos los individuos de la colonia y contribuiría a la difusión del gradiente morfo-genético en la astogenia. Cada zooide dispondría de un “lofóforo” bipinado, formado por dos brazos tentaculados y ciliados, dirigidos lateralmente, que cubriría un dominio elíptico perpendicular al eje del estipe (Fig. 8.8C). Con sus “lofóforos”, los individuos coloniales batirían rítmicamente el agua, en un movimiento de respiración y filtrado, para atrapar y

encaminar a la boca las partículas alimenticias (seguramente nanoplancton, bacterias de aguas someras a nitratorreductoras mesopelágicas, y detritos orgánicos). Además de los brazos tentaculados, los zooides debían de poseer otros apéndices carnosos a modo de remos (Fig. 8.8D), formados por extensiones musculares en forma de pala que, movidos coordinadamente, lograrían propulsar la colonia en la columna de agua (Melchin & DeMont, 1995). Por analogía con los hemicordados actuales, la reconstrucción del zooido graptolítico se completa con la presencia de una probóscide preoral (Fig. 8.8B-D), con la que los individuos secretarían el esqueleto colonial y podrían reptar fuera de sus tecas, realizando una serie de actividades que optimizaran la alimentación (por ejemplo, trepar por las espinas hasta alcanzar zonas más energéticas donde extender los brazos tentaculados).

La capacidad de movimiento autónomo de las colonias de graptolitos queda patente por el enrollamiento espiral de muchos radosomas formados por uno o más estipes, siempre con un leve a marcado componente helicoidal (Figs. 8.5L; 8.10H, R; 8.12A-D, G). La flotabilidad de las colonias estaría asegurada por el movimiento coordinado de los lóbulos carnosos de todos los zooides, en tanto que para retardar el descenso o lograr una flotabilidad pasiva, los graptolitos desarrollaron una amplia gama de estructuras tendentes a incrementar la fricción en la masa de agua, tales como espinas laterales y tecales (Figs. 8.5L; 8.6C; 8.10O; 8.12M), láminas corticales desplegadas entre estipes proximales, etc. La experimentación hidrodinámica y aerodinámica en modelos de radosomas biseriales y uniseriales, ha mostrado que las colonias adultas se orientarían paralelas a la dirección del flujo, con la abertura de la sícula enfrentada al mismo (Rickards *et al.*, 1998; Rantell & Rigby, 2002). Las colonias juveniles resultarían estables verticalmente, con la abertura de la sícula hacia abajo, en tanto que la función del nema (vírgula) en los radosomas adultos de estipes ascendentes sería orientar y estabilizar la colonia frente a las corrientes. Los nematularios de tres paletas y los espirales influirían además en la rotación de la colonia, incrementando la capacidad de sus zooides para captar nutrientes.

A un nivel general, los patrones morfológicos de los graptolitos planctónicos responderían a cinco arquetipos básicos (Underwood, 1993): “red de arrastre” (radosomas cónicos o turriculados: Figs. 8.5L; 8.10A-D; 8.12C); “red de deriva” (radosomas con muchos estipes horizontales o en espiral rebajada: Figs. 8.10G-H; 8.12D, G, T-Y); colonias de uno o dos estipes curvos, contorsionados y capaces de rotar sobre su eje (Figs. 8.10R; 8.12A, F, I, Q, S); colonias simétricas bilateralmente, con dos estipes divergentes, tal vez no dispuestos en el mismo plano pero aún así con escasa rotabilidad (Figs. 8.5A, M; 8.10I, Q); y, finalmente, colonias biseriales y uniseriales rectilíneas, que ascenderían en la vertical con la sícula hacia arriba, para luego alimentarse en el descenso, con la colonia oblicua u horizontal, pudiendo eventualmente rotar sobre su eje (Figs. 8.6B, F-L; 8.11; 8.12K-P, R). Del conjunto de estos arquetipos derivan una serie de ecomorfotipos que, a lo largo de la evolución de las formas planctónicas, desaparecen en unos grupos y vuelven a surgir en otros, y representan ejemplos de convergencia morfológica en relación con adaptaciones hidrodinámicas a determinados nichos, en biotopos planctónicos diversos (Underwood, 1998).

El modelo de automovilidad colonial requiere que las tecas permanezcan habitadas permanentemente, con la brotación de nuevos individuos que reemplacen prontamente a los zooides muertos. Esta ocupación sucesiva de las tecas, por distintos zooides, ocurre en las colonias bentónicas de los radosopléuridos y ha sido deducida también en los graptolitos, a través de la identificación de discontinuidades y recrecimientos tecales imputables a nuevos individuos (Rigby, 1994). La longevidad media de cada colonia no se conoce, pero, aplicando el modelo pterobranquio, el monograptido más largo del mundo podría haber vivido 25 años (Loydell & Loveridge, 2001).

Al igual que el resto del zooplancton, los graptolitos tendrían capacidad para migrar verticalmente en la columna de agua, bien siguiendo ciclos diurno-nocturnos para eludir la actividad de predadores o los derivados fotosintéticos tóxicos del fitoplancton, o bien para mantenerse dentro de un rango de profundidad específica para cada especie



o grupo de especies, reduciendo de paso la competencia entre graptolitos de diferentes biotopos.

Un caso particular de adaptación la constituyen los llamados **sinrabdosomas**, agrupaciones mono-específicas de graptolitos, unidos en forma radiada mediante el entrelazamiento de fibras emanadas del extremo del nema o vírgula de cada colonia (rara vez por las virguellas): Fig. 8.14B-D. El número de colonias reunidas en un sinrabdosoma es de una veintena por término medio, y son siempre estructuras muy raras en el registro fósil de los graptolitos, evidenciadas hasta el momento en menos de 40 especies entre el Ordovícico basal y el Devónico inferior. La interpretación más probable es considerar los sinrabdosomas como “estructuras de emergencia”, en virtud de las cuales las colonias de ciertas especies de morfología simple crecerían agregadas, con el fin de explotar los nutrientes presentes en masas de agua disaeróbicas, por coincidir su registro generalmente con tiempos de crisis entre el plancton oceánico (Gutiérrez-Marco & Lenz, 1998). La sustentación pasiva por fricción, en las aguas profundas y densas, aumenta en proporción directa al tamaño, y ésta es la razón por la que tampoco se necesitan los “flotadores” (neumatóforos) con los que se venían representando hasta ahora los sinrabdosomas, en una reconstrucción vital de los graptolitos que, lejos de ser la regla, es claramente la excepción.

En la transición evolutiva de los graptolitos bentónicos sésiles a las primitivas formas planctónicas, algunos géneros, como *Rhabdinopora*, desarrollaron nematulario, sinrabdosomas o bien un largo nema terminado en un sencillo disco de fijación, con el que tal vez se sujetarían a algas flotantes del tipo sargazo, en un hábito pseudoplanctónico, restringido a los estadios astogenéticos iniciales de pocas especies.

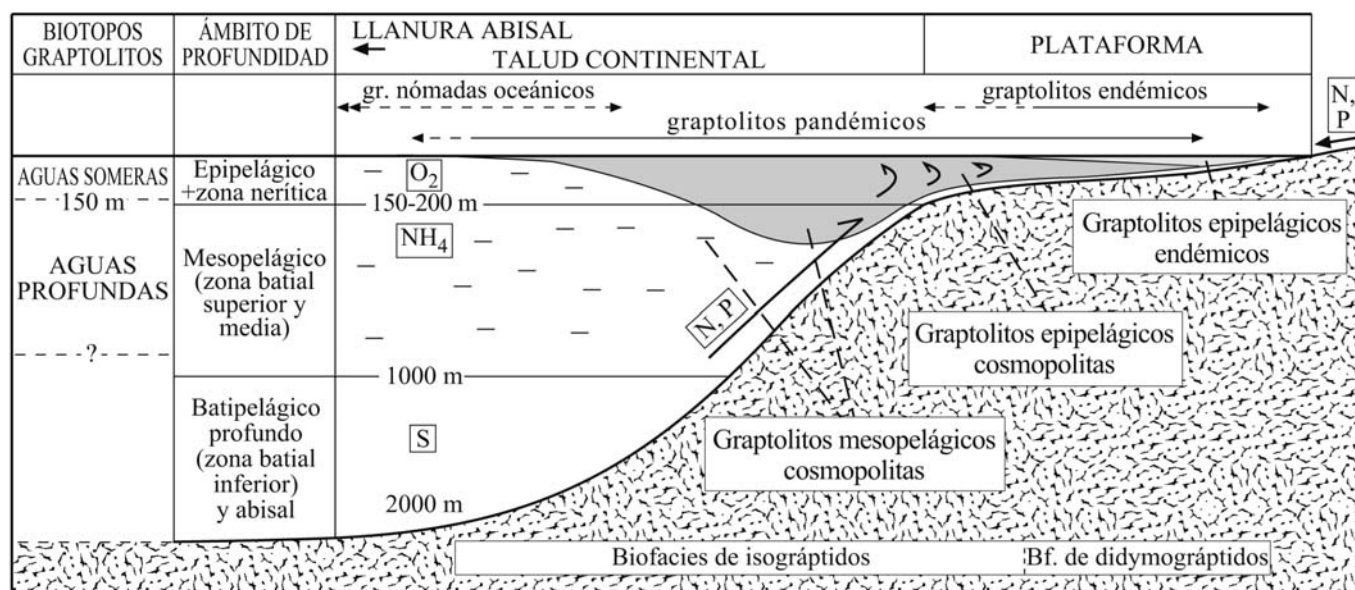
El varillaje estructural reticulado, característico de los retiolítidos (Fig. 8.15), supone la existencia de un espacio de separación entre el armazón externo (manga del áncora) y las paredes tecales a las que envuelve, y ha sido interpretado por algunos autores como un órgano especializado, aunque de funciones todavía poco claras. En ejemplares excepcionales, se comprueba que tanto las paredes tecales internas como el retículo externo estaban

cerrados por tejido fuselar, por lo que sus escasas aberturas funcionarían como orificios aferentes y eferentes, autopropulsando la colonia y componiendo un único aparato nutriente a escala colonial. Ello concuerda con la morfología hidrodinámica de muchos géneros (Fig. 8.15J). Antes de eso, se pensaba que el retículo constituía un refuerzo estructural del rabdosoma, como adaptación a la vida en aguas superficiales turbulentas, lo que podría ser cierto en los falsos retiolítidos del Ordovícico. En cualquier caso, la manga del áncora representó una estructura muy eficaz, dada su homogeneidad y persistencia durante todo el Silúrico, sobreviviendo los retiolítidos a crisis evolutivas importantes que afectaron en forma dramática a otros graptolitos más generalistas.

El hábito nectoplanctónico preponderante en algunos otros graptoloideos podría haberse desarrollado ya en formas primitivas de anisograptidos, como *Araneograptus* (Fig. 8.10D), cuyos rabdosomas cónicos podrían medir 30 cm de longitud y haber generado corrientes aferentes-eferentes encauzadas por unos disepimentos oblicuos a los estipes. Su modo de vida se aproximaría al del tunicado actual *Pyrosoma spinosum*, cuyas colonias cónico-cilíndricas se propulsan lentamente y alcanzan decenas de metros de longitud.

## 8. PALEOBIOGEOGRAFÍA

Por tratarse de organismos mayoritariamente planctónicos, los graptolitos alcanzaron una enorme dispersión en todos los mares ordovícico-devónicos, donde su distribución atravesó periodos de acusado provincialismo faunístico. Éste fue especialmente patente en el Ordovícico Inferior y Medio, cuando se diferenciaron una Provincia Pacífica (de aguas cálidas tropicales) y una Provincia Atlántica (de aguas frías a templadas-frías), mediando zonas de transición en el intercambio de corrientes de uno u otro signo. Este control primario aparente de la temperatura de las aguas marinas sobre la distribución de los graptolitos, se combina, sin embargo, con otros muchos parámetros que regulan la abundancia y diversidad de los seres planctónicos actuales. Los más importantes son la profundidad y la dinámica oceánica,



**Figura 8.16.** Modelo esquemático de la distribución plataforma-océano de los graptolitos planctónicos en un margen continental con alta productividad orgánica (sin escala, modificado de Cooper, 1998, y Egenhoff & Maletz, 2007; con ideas de Finney & Berry, 1997). La proliferación de formas pandémicas de graptolitos estuvo vinculada con aguas hipóxicas y desnitrificadas dentro de la “zona de oxígeno mínimo” (80-400 m), desarrollada en áreas de ascenso y afloramiento (*upwelling*) de masas oceánicas densas y ricas en nutrientes (flechas), lo cual sucede tanto en el margen continental, como en regiones costeras sometidas a fuertes vientos, coincidiendo especialmente con ciclos transgresivos.

las cuales condicionan el quimismo, propiedades físicas y contenido en nutrientes de ciertas masas de agua circundantes a la plataforma. Así, los graptolitos proliferaron en aquellas áreas con mayor productividad para el fitoplancton, en especial, las relacionadas con áreas de afloramiento (*upwelling*) de aguas ricas en nutrientes, localizadas en ciertos márgenes continentales de manera estable o estacional; en tanto que el centro de los océanos constituiría, en líneas generales, un desierto para los graptolitos (Finney & Berry, 1997).

La diferenciación lateral de masas de agua específicas, combinada con la profundidad, establece dos hábitats esenciales para los graptolitos (Fig. 8.16): por un lado, el **biotopo de aguas someras** (hasta 100-150 m), en donde predominaron tanto las formas epipelágicas pandémicas (en océanos y márgenes continentales), como las epipelágicas endémicas (restringidas, en este caso, a las áreas de plataforma interna); y, por otro, el **biotopo de aguas profundas** (150-1000 m), con claro predominio de las colonias mesopelágicas cónicas a multirramosas, de distribución cosmopolita (Cooper *et al.*, 1991; Cooper, 1998; Egenhoff & Maletz, 2007). Así, en los depósitos correspondientes a las zonas neríticas, se registran graptolitos bentónicos a planctónicos epipelágicos, con

una neta proporción de formas endémicas en las áreas de plataforma interna a media (la llamada biofacies de didymograptidos del Ordovícico), cuya composición varía de un paleocontinente a otro dependiendo de la latitud y la temperatura superficial del agua. En los ambientes de plataforma distal y parte alta del talud continental (zonas nerítica externa a batial superior), los graptolitos predominantes son formas epipelágicas cosmopolitas, con mezcla de endémicos en la primera región y de formas mesopelágicas en la segunda. El registro fósil corresponde entonces a la llamada biofacies de isograptidos (Ordovícico), representada también en ambientes aún más profundos de las partes medias y altas del talud continental, donde concurre una mezcla de graptolitos muy diversos, derivados de los diferentes biotopos de aguas someras y profundas, ocasionalmente acompañados por raros fragmentos de graptolitos bentónicos, transportados éstos por corrientes de turbidez a gran distancia de sus ecosistemas neríticos originales. Por último, en los sedimentos batiales profundos a abisales, únicamente se acumulan restos de graptolitos mesopelágicos y raros epipelágicos, con baja diversidad, siendo improbable la existencia de graptolitos batipelágicos (de profundidades superiores a 1000 m).

El desarrollo del modelo plataforma-océano, con biotopos diferenciados por la profundidad, explica bastante bien las fluctuaciones en la composición de las asociaciones de graptolitos registradas en ciertas localidades, sin duda vinculadas con ciclos eustáticos. De este modo, los máximos transgresivos estarían marcados por la penetración de las biofacies de isograptidos en las plataformas marinas y su superposición a las biofacies previas de didymograptidos, y las regresiones, por el retorno de estas últimas y el empobrecimiento en su registro. Por otra parte, el modelo actualista de Finney & Berry (1997) interpreta satisfactoriamente la difícil supervivencia de los graptolitos en los océanos y las áreas costeras, así como la naturaleza cambiante y efímera de sus hábitats más prósperos en términos de abundancia y diversidad, vinculados con las áreas de afloramiento de determinadas masas de agua en los márgenes continentales. La riqueza en nutrientes minerales y orgánicos de aquéllas, favorece la proliferación en su seno del plancton, además del florecimiento bacteriano en aguas fuertemente desnitrificadas en torno a la zona de oxígeno mínimo, que a menudo se estabiliza durante largos periodos bajo las áreas de afloramiento. Tanto aquellos graptolitos epipelágicos que prosperaron favorecidos por los *blooms* de nanoplancton, como los que vivieron a expensas de las bacterias nitratorreductoras, en la zona de oxígeno mínimo, contribuyeron decisivamente a la formación de “lutitas calientes” (*hot-shales*) en el Silúrico del norte de Gondwana, roca madre del 4% de las reservas mundiales de hidrocarburos. Éstas prueban que el desarrollo de fondos anóxicos no es exclusivo de los márgenes continentales, sino que ocurre ocasionalmente también en plataformas marinas someras, por estratificación de masas de agua de diferente densidad, esencialmente durante las etapas transgresivas (Finney *et al.*, 2007). En estas condiciones, las aguas superficiales bien oxigenadas, calentadas por el sol y ricas en nutrientes minerales, fruto tanto del aporte fluvial como de las corrientes ascendentes de *upwelling* creadas por vientos que soplan desde el continente, se combinan con otras capas más densas, disaeróbicas, salinas y frías, que se sitúan por debajo de las anteriores, y en las que se llega a formar una zona desnitrificada. La elevada productividad de esta últi-

ma y de las aguas superficiales, hace que en el fondo se acumulen grandes cantidades de carbono orgánico, hasta el punto de convertirlo en anóxico, lo que favorece la formación de sapropeles y la conservación de los graptolitos pelágicos.

## 9. INTERÉS BIOSTRATIGRÁFICO

Los graptolitos constituyen un grupo fósil de indudable interés geológico, especialmente en los sistemas Ordovícico y Silúrico, cuya subdivisión y estratotipos de límite coinciden a nivel mundial con numerosas biocronozonas de graptoloideos. Ello se debe al hecho de que los graptolitos más comunes reúnen todas las características exigibles a los buenos fósiles-guía: amplia distribución geográfica (relacionada con el modo de vida planctónico), abundancia en el registro (fossilizan en rocas sedimentarias representativas de variados ambientes de plataforma marina, talud y fondo oceánico) y evolución rápida (duración media de las especies relativamente breve). Este último carácter se manifiesta ya a niveles supragenéricos, pudiéndose utilizar la sucesión clásica de “faunas” (anisograptida, dicograptida, diplograptida, monograptida) como guía primaria de edad. La pervivencia temporal de las especies de graptolitos es muy breve, con una media para el Silúrico inferior al millón de años, alcanzando los doscientos cincuenta mil años en muchas especies índices de biozona o subzona. Con ello, la resolución biocronológica alcanzada por los graptoloideos ordovícico-devónicos supera, en precisión y fiabilidad, a la derivada de los métodos geocronométricos disponibles actualmente para estos mismos periodos, cuyo sólo margen de error tiene una duración equivalente por lo menos a dos biozonas de graptolitos silúricas.

**Figura 8.17.** Biocronozonas de graptolitos y cronoestratigrafía global del Ordovícico-Devónico Inferior, con indicación (a la derecha) de los principales acontecimientos de extinción ocurridos entre los graptoloideos planctónicos. Las cifras expresan la antigüedad (en millones de años) establecida por la IUGS para los estratotipos de límite respectivos. Las especies consignadas entre paréntesis denotan alternativas al taxón nominal de biocronozonas concretas, y no se refieren a equivalencias taxonómicas. Cuando una biocronozona combina la extensión de dos taxones, el primero de los citados precede estratigráficamente al segundo. La revisión del límite Llandovery-Wenlock en su estratotipo británico, lo reubicará previsiblemente en la base de la Biocronozona de *C. murchisoni* (línea horizontal discontinua). Abreviaturas de la escala regional del Ordovícico mediterráneo: Ar, Arenigiense; Or, Oretaniense; Dob, Dobrotiviense; Ber, Berouniense; Kld, Kralodvoriense.

PERÍODO	SUBPERÍODO	Edad (Ma)		Especies	Eventos	
		Inicio	Fin			
DEVÓNICO	INFERIOR	397,5 ± 2,7		<i>Monograptus yukonensis</i> - <i>M. atopus</i> <i>Monograptus craigensis</i> <i>Monograptus fanicus</i> <i>Monograptus falcarius</i>	◀ Extinción de los graptolitos planctónicos	
		411,2 ± 2,8		<i>Monograptus hercynicus</i> <i>Monograptus praehercynicus</i> <i>Monograptus uniformis</i>		
SILÚRICO	PRIDOLI	416,0 ± 2,8		" <i>Istrograptus</i> " <i>transgrediens</i> <i>Monograptus bouceki</i> <i>Neocolonograptus lochkovens</i> <i>Neocolonograptus parultimus</i> - <i>N. ultimus</i>	◀ Evento Transgrediens (Extinción 79%, 3 superv.)	
		LUDLOW	418,7 ± 2,7		<i>Formosograptus formosus</i> <i>Bohemograptus tenuis</i> - <i>Neocucullogr. kozlowskii</i> <i>Saetograptus leintwardinensis</i> ( <i>S. linearis</i> )	◀ Ev. Spineus (- 64%, 4 s.) ◀ Ev. Kozlowskii (-70%, 6 s.) ◀ Ev. Leintwardinensis (E. 52%, 13 superv.)
			421,3 ± 2,6		<i>Lobograptus scanicus</i> <i>Lobograptus progenitor</i> <i>Neodiversograptus nilssoni</i>	
		WENLOCK	422,9 ± 2,5		<i>Colonograptus gerhardi</i> - <i>C. ludensis</i> <i>Colonograptus praedeubeli</i> - <i>C. deubeli</i> <i>Pristiograptus parvus</i> - <i>Gothograptus nassa</i> <i>Cyrtograptus lundgreni</i>	◀ Evento Lundgreni (E. 69%, 9 superv.)
	Sheinwoodiense		426,2 ± 2,4		<i>Cyrtograptus ramosus</i> - <i>Cyrtogr. perneri</i> <i>Monograptus belophorus</i> - <i>Cyrtograptus rigidus</i> <i>Pristiograptus dubius</i> <i>Monograptus riccartonensis</i> <i>Cyrtograptus munchisoni</i>	◀ Evento Murchisoni (E. 64%, 12 superv.)
			428,2 ± 2,3		<i>Cyrtograptus centrifugus</i> <i>Cyrtograptus insectus</i> <i>Cyrtograptus lapworthi</i> <i>Oktavites spiralis</i> <i>Torquigraptus tullbergi</i> ( <i>Monoclimacis crenulata</i> ) <i>Monoclimacis griestoniensis</i> <i>Streptograptus crispus</i> <i>Spirograptus turriculatus</i>	◀ Evento Lapworthi (E. 38%, 20 superv.)
	LLANDOVERY		Telychiense	436,0 ± 1,9		<i>Rastrites linnaei</i> ( <i>Spirograptus guerichi</i> ) <i>Stimulograptus sedgwickii</i> <i>Lituigraptus convolutus</i> <i>Pribylograptus leptotheca</i> <i>Demirastrites simulans</i> <i>Demirastrites triangulatus</i> - <i>Dem. pectinatus</i>
		439,0 ± 1,8			<i>Coronograptus cyphus</i> <i>Cystograptus vesiculosus</i>	◀ Evento Acuminatus (E. 65%, 11 superv.)
		Rhuddaniense	443,7 ± 1,5		<i>Akidograptus ascensus</i> - <i>Parakidogr. acuminatus</i> <i>Normalograptus persculptus</i> <i>Normalograptus extraordinarius</i>	◀ Evento Pacificus
		SUPERIOR	Hirnantense	445,6 ± 1,5		<i>Dicellograptus anceps</i> <i>Dicellograptus complanatus</i> <i>Pleurograptus linearis</i>
	Katiense		455,8 ± 1,6	Kld	<i>Dicranograptus clingani</i>	
	Sandbiense	Ber		<i>Climacograptus peltifer</i> - <i>Climacogr. wilsoni</i> <i>Nemagraptus gracilis</i>	◀ Extinción de los didymograptidos	
		MEDIO	Darriwiliense	460,9 ± 1,6	Dob	<i>Hustedograptus teretiusculus</i>
	Or				<i>Didymograptus munchisoni</i> <i>Didymograptus artus</i> <i>Undulograptus austrodentatus</i> - <i>U. dentatus</i> <i>Isograptus gibberulus</i> <i>Isograptus victoriae</i>	◀ Extinción de los anisograptidos
	Dapingiense		468,1 ± 1,6	Ar	<i>Baltograptus minutus</i> ( <i>D. simulans</i> ) <i>Baltograptus vacillans</i> <i>Cymatograptus protobalticus</i> <i>Tetragraptus phyllograptoides</i> ( <i>T. approximatus</i> )	
	Floiense		471,8 ± 1,6		<i>Hunnegraptus copiosus</i> <i>Araneograptus murrayi</i> <i>Bryograptus-Kiaerograptus</i> <i>Adelograptus tenellus</i> <i>Rhabdinopora flabelliformis</i>	◀ Aparición de los graptolitos planctónicos
	INFERIOR	Tremadociense	478,3 ± 1,7			
			488,3 ± 1,7			

En Europa se han definido 23 biozonas de graptolitos para el Ordovícico, 36 para el Silúrico y 7 para el Devónico inferior (Fig. 8.17). En las regiones pacíficas (Norteamérica, Australia), el número de biozonas ordovícicas es aún mayor, y este hecho está relacionado con el provincialismo faunístico del Ordovícico Inferior y Medio, pues a comienzos del Ordovícico Superior las biozonas toman un carácter prácticamente cosmopolita. No obstante, en el Silúrico ibérico se registra también un cierto provincialismo a nivel específico durante el Llandovery y Wenlock, que comparte rasgos biogeográficos con las plataformas perigondwánicas ubicadas en el norte de África y el centro-sur de Europa.

Los principales estudios bioestratigráficos sobre graptolitos españoles muestran la existencia de sucesiones silúrico-devónicas especialmente relevantes en la Zona de Ossa Morena, Pirineos y Cadenas Costeras Catalanas (Jaeger & Robardet, 1979; Julivert *et al.*, 1985; Degardin, 1988; Lenz *et al.*, 1996; Gutiérrez-Marco *et al.*, 1996; Piçarra *et al.*, 1998), así como en el Silúrico de la Cordillera Ibérica (Gutiérrez-Marco & Storch, 1998) y en variadas localidades del Ordovícico en el conjunto del Macizo Hespérico (Gutiérrez-Marco, 1986).

## 10. BIBLIOGRAFÍA

- Armstrong, W.G., Dilly, P.N. & Urbanek, A. 1984. Collagen in the pterobranch coenecium and the problem of graptolite affinities. *Lethaia*, **17**, 145-152.
- Bates, D.E.B. 1987. The construction of graptolite rhabdosomes in the light of ultrastructural studies. *Indian Journal of Geology*, **9**, 1-28.
- Bates, D.E.B. 1989. Los graptolitos. *Mundo Científico*, **9** (88), 148-154 [traducción de *La Recherche*, 1988, **19** (205), 1476-1482].
- Bates, D.E.B., Kozłowska, A. & Lenz, A.C. 2005. Silurian retiolitid graptolites: Morphology and evolution. *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, 705-720.
- Bates, D.E.B., Kozłowska, A., Loydell, D., Urbanek, A. & Wade, S. 2009. Ultrastructural observations on some dendroid and graptoloid graptolites and on *Mastigograptus*. *Bulletin of Geosciences*, **84**, 21-26.
- Briggs, D.E.G., Kear, A.J., Baas, M., De Leeuw, J.W. & Rigby, S. 1995. Decay and composition of the hemichordate *Rhabdopleura*: implications for the taphonomy of graptolites. *Lethaia*, **28**, 15-23.
- Bulman, O.M.B. 1970. *Graptolithina with sections on Enteropneusta and Pterobranchia*. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part V (revised) (Ed. C. Teichert). Geological Society of America and The University of Kansas Press, Lawrence, 163 pp.
- Chapman, A.J., Durman, P.N. & Rickards, R.B. 1995. Rhabdopleuran hemichordates: new fossil forms and review. *Proceedings of the Geologists' Association*, **106**, 293-303.
- Chen, X., Zhang, Y.-d. & Fan, J.-x. 2006. Ordovician graptolite evolutionary radiation: a review. *Geological Journal*, **41**, 289-301.
- Cooper, R.A. 1998. Towards a general model for the depth ecology of graptolites. In: *Proceedings 6th International Graptolite Conference* (Eds. J.C. Gutiérrez-Marco & I. Rábano). Madrid. *Temas Geológico-Mineros ITGE*, **23**, 161-163.
- Cooper, R.A., Fortey, R.A. & Lindholm, K. 1991. Latitudinal and depth zonation of early Ordovician graptolites. *Lethaia*, **24**, 199-218.
- Crowther, P.R. 1981. The fine structure of graptolite periderm. *Special Papers in Palaeontology*, **26**, 1-119.
- Crowther, P.R. & Rickards, R.B. 1977. Cortical bandages and the graptolite zooid. *Geologica et Palaeontologica*, **11**, 9-46.
- Degardin, J.-M. 1988. *Le Silurien des Pyrénées. Biostratigraphie, Paléogéographie*. Société Géologique du Nord, Publication **15**, 525 pp.
- Egenhoff, S. & Maletz, J. 2007. Graptolites as indicators of maximum flooding surfaces in monotonous deep-water shelf successions. *Palaaios*, **22**, 373-383.
- Finney, S.C. & Berry, W.B.N. 1997. New perspectives on graptolite distributions and their use as indicators of platform margin dynamics. *Geology*, **25**, 919-922.
- Finney, S.C., Berry, W.B.N. & Cooper, J.D. 2007. The influence of denitrifying seawater on graptolite extinction and diversification during the Hirnantian (latest Ordovician) mass extinction event. *Lethaia*, **40**, 281-291.
- Fortey, R.A. & Cooper, R.A. 1986. A phylogenetic classification of the graptoloids. *Palaeontology*, **29**, 631-654.
- Fortey, R.A., Zhang, Y.-d. & Mellish, C. 2005. The relationships of biserial graptolites. *Palaeontology*, **48**, 1241-1272.
- Gupta, N.S., Briggs, D.E.G. & Pancost, R.D. 2006. Molecular taphonomy of graptolites. *Journal of the Geological Society, London*, **163**, 897-900.
- Gutiérrez Marco, J.C. 1986. *Graptolitos del Ordovícico español*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 3 vols., 701 pp. (inéd.).
- Gutiérrez-Marco, J.C. & Lenz, A.C. 1998. Graptolite syn-rhabdosomes: biological or taphonomic entities?. *Paleobiology*, **24**, 37-48.
- Gutiérrez-Marco, J.C. & Storch, P. 1998. Graptolite biostratigraphy of the Lower Silurian (Llandovery) shelf deposits of the Western Iberian Cordillera, Spain. *Geological Magazine*, **135** (1), 71-92.

- Gutiérrez-Marco, J.C., Lenz, A.C., Robardet, M. & Piçarra, J.M. 1996. Wenlock-Ludlow graptolite biostratigraphy and extinction: a reassessment from the southwestern Iberian Peninsula (Spain and Portugal). *Canadian Journal of Earth Sciences*, **33**, 656-663.
- Jaeger, H. & Robardet, M. 1979. Le Silurien et le Dévonien basal dans le nord de la province de Seville (Espagne). *Geobios*, **12**, 687-714.
- Jones, H., Zalasiewicz, J. & Rickards, B. 2002. Clingfilm preservation of spiraliform graptolites: Evidence of organically sealed Silurian seafloors. *Geology*, **30**, 343-346.
- Julivert, M., Durán, H., Rickards, R.B. & Chapman, A.J. 1985. Siluro-Devonian graptolite stratigraphy of the Catalan Coastal Ranges. *Acta Geológica Hispánica*, **20**, 199-207.
- Kirk, N.H. 1994. Coordination of construction and functioning of the graptolite colony. In: *Graptolite Research Today* (Eds. X. Chen, B.-D. Erdtmann & Y.-n. Ni). Nanjing University Press, 197-216.
- Lenz, A.C., Robardet, M., Gutiérrez-Marco, J.C. & Piçarra, J.M. 1996. Devonian Graptolites from southwestern Europe: a review with new data. *Geological Journal*, **31**, 349-358.
- Loydell, D.K. & Loveridge, R.F. 2001. The world's longest graptolite?. *Geological Journal*, **36**, 55-57.
- Maletz, J., Carlucci, J. & Mitchell, C.E. 2009. Graptoloid cladistics, taxonomy and phylogeny. *Bulletin of Geosciences*, **84**, 7-19.
- Maletz, J., Steiner, M. & Fatka, O. 2005. Middle Cambrian pterobranch and the Question: What is a graptolite?. *Lethaia*, **38**, 73-85.
- Melchin, M.J. 1998. Morphology and phylogeny of some Early Silurian 'Diplograptid' genera from Cornwallis Island, Arctic Canada. *Palaeontology*, **41**, 263-315.
- Melchin, M.J. & DeMont, M.E. 1995. Possible propulsion modes in Graptoloidea: a new model for graptoloid locomotion. *Paleobiology*, **21**, 110-120.
- Melchin, M.J. & Doucet, K.M. 1996. Modelling flow patterns in conical dendroid graptolites. *Lethaia*, **29**, 39-46.
- Melchin, M.J., Koren, T.N. & Storch, P. 1998. Global diversity and survivorship patterns of Silurian graptoloids. *New York State Museum Bulletin*, **491**, 165-182.
- Mierzejewski, P. & Kulicki, C. 2002. Discovery of Pterobranchia (Graptolithoidea) in the Permian. *Acta Palaeontologica Polonica*, **47**, 169-175.
- Mierzejewski, P. & Kulicki, C. 2003. Cortical fibrils and secondary deposits in periderm of the hemichordate *Rhabdopleura* (Graptolithoidea). *Acta Palaeontologica Polonica*, **48**, 99-111.
- Mitchell, C.E. 1987. Evolution and phylogenetic classification of the Diplograptacea. *Palaeontology*, **30**, 353-405.
- Mitchell, C.E., Goldman, D., Klosterman, S.L., Maletz, J., Sheets, H.D. & Melchin, M.J. 2007. Phylogeny of the Ordovician Diplograptoida. *Acta Palaeontologica Sinica*, **46** (Suppl.), 332-339.
- Piçarra, J.M., Gutiérrez-Marco, J.C., Lenz, A.C. & Robardet, M. 1998. Prídoli graptolites from the Iberian Peninsula: a review of previous data and new records. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **35**, 65-75.
- Rantell, L. & Rigby, S. 2002. The hydrodynamic significance of the graptoloid nema in scandent graptoloids. *Senckenbergiana Lethaea*, **82**, 131-140.
- Rickards, R.B. 1996. The graptolite nema: problems to all our solutions. *Geological Magazine*, **133**, 343-346.
- Rickards, R.B. & Dumican, L.W. 1984. The fibrillar component of the graptolite periderm. *Irish Journal of Earth Sciences*, **6**, 175-203.
- Rickards, R.B. & Dumican, L.W. 1985. Graptolite ultrastructure: evolution of descriptive and conceptual terminology. *Geological Magazine*, **122**, 125-137.
- Rickards, R.B. & Durman, P.N. 2006. Evolution of the earliest graptolites and other hemichordates. In: *Studies in Palaeozoic palaeontology* (Eds. M.G. Basset & V.K. Deisler). National Museum of Wales Geological Series 25, Cardiff, 5-92.
- Rickards, R.B. & Stait, B.A. 1984. *Psigraptus*, its classification, evolution and zooid. *Alcheringa*, **8**, 101-111.
- Rickards, R.B., Crowther, P.R. & Chapman, A.J. 1982. Ultrastructural studies of graptolites - a review. *Geological Magazine*, **119**, 355-370.
- Rickards, R.B., Rigby, S., Rickards, J. & Swales, C. 1998. Fluid dynamics of the graptolite rhabdosome recorded by laser Doppler anemometry. *Palaeontology*, **41**, 737-752.
- Rigby, S. 1994. Hemichordate skeletal growth: shared patterns in *Rhabdopleura* and graptoloids. *Lethaia*, **27**, 317-324.
- Rigby, S. & Sudbury, M. 1995. Graptolite ontogeny and the size of the graptolite zooid. *Geological Magazine*, **132**, 427-433.
- Sato, A., Rickards, B. & Holland, P.W.H. 2008. The origins of graptolites and other pterobranchs: a journey from 'Polyzoa'. *Lethaia*, **41**, 303-316.
- Sdzuy, K. 1974. Mittelkambrische Graptolithen aus NW-Spanien. *Paläontologische Zeitschrift*, **48**, 110-139.
- Starcher, R.W. & McGhee, G.R., Jr. 2003. Fenestrate graptolite theoretical morphology: geometric constraints on lophophore shape and arrangement in extinct hemichordates. *Journal of Paleontology*, **77**, 360-367.
- Sudbury, M. 1991. The dimensions of the graptolite zooid. *Geological Magazine*, **128**, 381-384.
- Towe, K.M. & Urbanek, A. 1972. Collagen-like structures in Ordovician graptolite periderm. *Nature*, **237**, 443-445.
- Underwood, C.J. 1993. The position of graptolites within Lower Palaeozoic planktic ecosystems. *Lethaia*, **26**, 189-202.
- Underwood, C.J. 1998. Population structure of graptolite assemblages. *Lethaia*, **31**, 33-41.

- Urbanek, A. 1986. The enigma of graptolite ancestry: a lesson for a phylogenetic debate. In: *Problematic Fossil Taxa* (Eds. A. Hoffmann & M.H. Nitecki). Oxford Monographs on Geology and Geophysics 5, Clarendon Press, Oxford, 184-226.
- Urbanek, A. 1990. Reproductive strategy and the life cycle in graptoloid colonies. *Lethaia*, **23**, 333-340.
- Urbanek, A. 1994. When is a pterobranch a graptolite?. *Lethaia*, **27**, 324.
- Urbanek, A. 2004. Morphogenetic gradients in graptolites and bryozoans. *Acta Palaeontologica Polonica*, **49**, 485-504.
- Urbanek, A. & Dilly, P.N. 2000. The stolon system in *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) and its phylogenetic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, **45**, 201-226.
- Urbanek, A. & Mierzejewski, P. 1984. The ultrastructure of the Crustoidea and the evolution of graptolite skeletal tissues. *Lethaia*, **17**, 73-91.

Nota: a la hora de componer esta separata, destinada a la difusión personal del capítulo del libro citado en el encabezamiento (la paginación real es la que se indica al comienzo del capítulo), cabría añadir las referencias a otros tres trabajos aparecidos durante su publicación, y que ayudan a profundizar, respectivamente, en el conocimiento de las restricciones ecológicas del plancton graptolítico, nuevas especies de graptolitos del Silúrico español, y en la actualización bioestratigráfica de 698 especies de graptolitos del Ordovícico y Silúrico británico, cuna de la mayoría de los estudios tradicionales sobre este grupo fósil.

Boucot, A.J. & Chen, X. 2009. Fossil plankton depth zones. *Palaeoworld*, **18**, 213-234.

Loydell, D.K., Sarmiento, G.N., Storch, P. & Gutiérrez-Marco, J.C. 2009. Graptolite and conodont biostratigraphy of the upper Telychian-lower Sheinwoodian (Llandovery-Wenlock) shales of the Jabalón River section, Corral de Calatrava, Spain. *Geological Magazine*, **146**, 187-198.

Zalasiewicz, J.A., Taylor, L., Rushton, A.W.A., Loydell, D.K., Rickards, R.B. & Williams, M. 2009. Graptolites in British stratigraphy. *Geological Magazine*, **146**, 785-850.