

Phyllum Hemichordata

El PHYLLUM HEMICHORDATA, comprende organismos marinos vermiformes a coloniales de simetría bilateral, poseen hendiduras branquiales y un poco conspicuo cordón nervioso central, no comparable con la notocorda de los cordados. Su biocrón se extiende desde el Cámbrico al Holoceno.

Este Phyllum incluye a las Clases:

- a- ENTEROPNEUSTA, que reúne hemicordados solitarios de ambiente marino, de hábitos excavadores, frecuentes en mares actuales. Existe un registro fósil incierto en el Cámbrico.
- b- PTEROBRANCHIA, integrada por organismos marinos de 1 a 3 mm de longitud, que viven en tubos autosecretados y con la particularidad de organizarse como pseudocolonias bentónicas o bien como colonias bentónicas a planctónicas, con los zooides interconectados. Se preservan escasos registros fósiles mencionados para el Cámbrico-Ordovícico.
- c- GRAPTOLITHINA, hemicordados marinos coloniales, cuyo biocrón se reduce al Paleozoico (Cámbrico Medio-Carbonífero Tardío). El término graptolito deriva de dos vocablos griegos (*graphein*=escribir y *lithos*=piedra) que hace referencia a la forma más común de preservación de estos fósiles, como películas carbonosas en las pelitas negras.

Clase Graptolithina Bronn, 1846, posee las siguientes características salientes:

Morfología de la colonia

Los graptolitos secretan un exoesqueleto de naturaleza orgánica denominado RABDOSOMA se inicia a partir de la SÍCULA, (Figs. 1a, 1b y Fig. 2) de forma cónica y abierta hacia abajo (PROSÍCULA) donde vivía un primer individuo (ZOOIDE), único producido sexualmente, esta larva inicial completa su desarrollo configurando la metasícula. Del ápice de la sícula crece un nema, estructura tubular delgada, que es denominada vírgula si se encuentra dentro de la colonia. La sícula presenta, en ocasiones, ventralmente una espina llamada virguela. A partir de la sícula se generan estructuras tubulares denominadas tecas habitadas por un individuo colonial o zooides, estas se encuentran interconectadas, constituyendo RAMAS o ESTIPES cuyo número varía de uno a varios, dependiendo del hábitat bentónico o planctónico de la colonia.

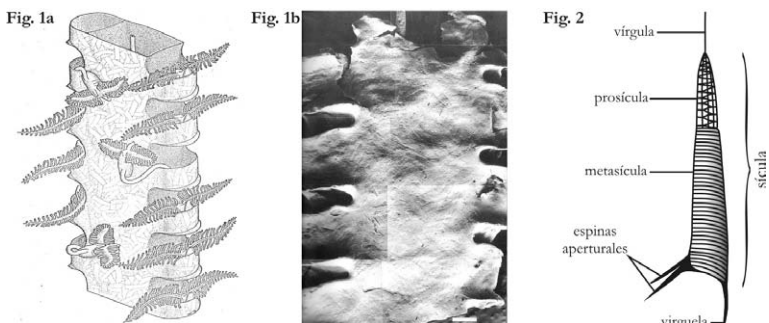


Figura 1a. Reconstrucción del rhabdosoma de *Climacograptus* con la presunta forma de vida de los zooides maduros dentro de la colonia. Se observan ramas ciliadas cuya función sería la de alimentación. Se destacan las bandas corticales en la parte externa del rhabdosoma (tomado de Palmer y Rickards, 1991). **Figura 1b.** Registro fosilizado de la parte superior de la colonia de *Climacograptus typicalis*. Imagen de microscopía electrónica que permite observar las bandas corticales (Modificado de Palmer y Rickards, 1991). **Figura 2.** Morfología de la sícula de un graptoloideo (Modificado de Bulman, 1970).

Las tecas se dividen en una parte proximal o PROTECA y otra distal o METATECA ocupada por el cuerpo del zooide adulto (Fig. 3). Las tecas adoptan morfologías diversas, variando desde rectas a diferentes grados de curvaturas y pueden presentar o no ornamentación (Fig. 4). Presentan tecas de dos tamaños denominadas autotecas (de mayor tamaño) y bitecas (de tamaño menor) (Fig. 5).

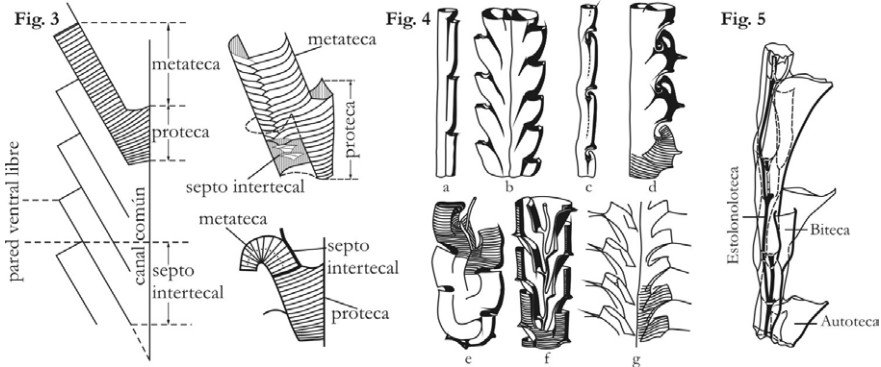


Figura 3. Morfología básica de graptoloides y términos empleados para su descripción (Modificado de Bulman, 1970). **Figura 4.** Variaciones de los rasgos tecales de algunos géneros de graptoloides: a) *Leptograptus*; b) *Glyptograptus*; c) *Dicollograptus*; d) *Dicranograptus*; e) *Pseudoclimacograptus*; f) *Climacograptus* y g) *Lasiograptus* (Modificado de Bulman, 1970). **Figura 5.** Morfología del rhabdosoma del género *Dendrograptus regularis* donde se muestran los detalles de autotecas y bitecas y de la estolonoteca (Modificado de Bulman, 1970).

De acuerdo a la dirección de crecimiento de los estipes a partir del ápice de la sícula, estos pueden ser pendientes, horizontales, reclinados, escandentes, declinados o deflexos (Fig. 6). Los rhabdosomas pueden tener una sola hilera de tecas (uniseriados) por ejemplo formas ramosas pendientes o declinadas o rhabdosomas escandentes monoseriados, en el caso de los monograptidos, o bien tener dos hileras tecales como por ejemplo *Climacograptus*. Menos frecuentes resultan arreglos de tres o cuatro hileras (Fig. 7).

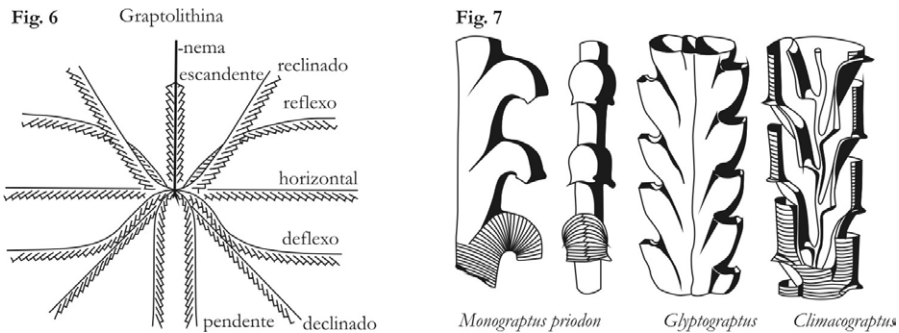


Figura 6. Orientación de estipes de graptoloides con relación a la posición de la sícula. (Modificado de Bulman, 1970). **Figura 7.** Estipes de graptoloides uniseriados (*Monograptus priodon*) y con dos hileras de tecas (*Glyptograptus* y *Climacograptus*) (Modificado de Bulman, 1970)

Naturaleza del esqueleto

El esqueleto o peridermo de los graptolitos es de naturaleza escleroprotéica y se compone de fibrillas similares a las del colágeno. Se reconocen dos tipos de tejidos

peridermales, a-FUSELAR, interno, constituido por semianillos o FUSELOS que sueldan en zigzag y otro, b-CORTICAL, externo constituyendo bandas entrecruzadas cuya función es dar mayor resistencia a la colonia. (Fig. 1a, 1b).

Clasificación

Se reconocen seis órdenes DENDROIDEA, TUBOIDEA, CAMAROIDEA, CRUSTOIDEA, STOLONOIDEA y GRAPTOLOIDEA. En el presente compendio se citan los órdenes DENDROIDEA Y GRAPTOLOIDEA.

ORDEN DENDROIDEA

Graptolitos bentónicos sésiles, de forma cónica y hábito ramoso, con estructura de fijación y tallo. Presentan estipes unidos por dispimientos transversales o procesos de anastomosis. Las tecas son poliformas se reconocen autotecas, bitecas y estolonotecas, éstas últimas contienen el estolón que generan por brotación dos zooides que se alojan en las dos primeras tecas.

Se reconocen cinco familias. Su biocrón se extiende desde el Cámbrico Medio hasta el Carbonífero Tardío. Se mencionan, en el presente catálogo, los géneros *Dendrograptus* y *Callograptus*.

ORDEN GRAPTOLOIDEA

Graptolitos planctónicos donde la colonia puede presentar numerosos estipes o bien tener una sola rama. La reducción en el número de estipes es progresiva a través de su evolución. Presentan una sícula cónica que se prolonga en un nema. Presentan un solo tipo de tecas de variada morfología. Las colonias presentan una gran diversidad en sus formas y en sus tamaños. Su registro se extiende desde el Ordovícico Temprano al Devónico Temprano.

En las últimas décadas, diversos especialistas, han examinado con minuciosidad la clasificación de los graptolitos, adoptando nuevos criterios para realizar la sistemática de los diferentes taxones, estableciendo patrones astogenéticos para su identificación a nivel de subórdenes y familias, cabe mencionar los trabajos efectuados por Fortey y Cooper, (1986); Melchin, (1998); Mitchell, (1987), entre otros. De acuerdo al criterio adoptado por los diferentes autores la misma varía, por ejemplo según Gutiérrez Marco (2009), se reconocen los siguientes subórdenes ANISOGRAPTINA, formas más primitivas de los graptoloideos. Los géneros mencionados en este trabajo son *Adelograptus*, *Kiaerograptus*, *Araneograptus*. DIDYMOGRAPTINA (=Dichograptina), representantes de este suborden son los géneros *Didymograptus*, *Tetragraptus*, *Pterograptus*, *Acrograptus*, *Paradelograptus*, *Clonograptus*, *Azyograptus*. GLOSSOGRAPTINA, con los géneros *Isograptus*, *Oncograptus*, *Glossograptus*, *Cryptograptus*, DIPLOGRAPTINA representado por los géneros *Climacograptus*, *Pseudoclimacograptus*, *Dicellograptus*, *Dicranograptus*, *Nemagraptus*, *Orthograptus*, *Eoghyptograptus*, *Hustedograptus*, *Lasiograptus*, y MONOGRAPTINA, con los géneros *Normalograptus*, *Undulograptus*, *Oelandograptus*, *Metaclimacograptus*, *Neodiplograptus*, *Retiolites*, *Paraplectograptus*, *Parakidograptus*, *Monograptus*, y *Rastrites*.

Bioestratigrafía-Paleobiogeografía-Paleoecología

Los graptolitos son importantes indicadores bioestratigráficos para los Sistemas Ordovícico y Silúrico. La distribución vertical de estos fósiles y su variación en corto

tiempo, junto con una amplia distribución areal los convierten en excelentes fósiles guías para el Paleozoico Inferior, lo que permite realizar correlaciones a nivel intercontinental. Se reconocen numerosas Biozonas graptolíticas que abarcan de 1 a 5 millones de años de duración. Se han podido establecer estratotipos de límite con formas guías.

Resultan también útiles indicadores paleobiogeográficos, ya que al ser organismos mayoritariamente planctónicos alcanzan una gran dispersión. Durante el Ordovícico exhiben un marcado provincialismo faunístico. Así se reconoce una **Provincia Pacífica**, indicadora de baja latitud, de aguas cálidas tropicales, que abarcaba Australia, Nueva Zelanda, América del Norte, Kazakhstán, norte y sur de China y Precordillera Argentina, y una **Provincia Atlántica** de alta latitud, de aguas frías a templadas y una menor diversidad específica con relación a la Provincia Pacífica, englobaba Gran Bretaña, Francia, República Checa, España y norte de África.

Una mezcla de faunas se registra en latitudes intermedias en las regiones de Escandinavia y noroeste argentino (Toro y Brussa, 2003).

La profundidad es otro factor determinante en la distribución de los graptolitos. Se confeccionaron modelos donde se grafican la distribución de los graptolitos planctónicos en un margen continental con alta productividad orgánica junto con otra variable, como la profundidad, permite reconocer biótopos de aguas someras y de aguas profundas. (Fig. 8).

	ZONAS ALTA PRODUCTIVIDAD	ZONAS PROFUNDAS	BIOTOPOS DE GRAPTOLITOS	EJEMPLOS DE ESPECIES
	Fótico, óxica, zona turbulenta, rica en fitoplancton 0-150 m.	Epipelágico	Biotopo de aguas poco profundas (incluye "in-shore")	<i>M.priodon</i> , <i>R.geinitzianns</i> , <i>Monoclimacis</i> , <i>O.quadrimumcronatus group</i> , <i>Dicr.nicoloni</i> , <i>H.teretiusculus</i> , <i>D.decoratus</i> , <i>H.lentus</i> , <i>P.ensiformis</i> , <i>Pseudophyllogr.</i> , <i>Phylograptus</i> , <i>Tserra group</i> , many <i>didymograptids</i> , <i>Arauegraptus</i> , <i>R.f.jlabelformis</i>
	Zona de oxígeno mínimo, rica en nutrientes. 150-1000 m. (Libre de amoníaco)	Mesopelágico	Biotopo de aguas profundas	<i>Pterograptus</i> , <i>Tylograptus</i> , <i>Brachiograptus</i> , <i>H.lentus</i> , <i>Paraglossograptus</i> , <i>Acogr. compressus</i> , <i>Pseudodisograptus</i> , <i>Isogr.victoriae group</i> , <i>Isogr.caduceus group</i> , <i>Goniograptus</i> , <i>Sigmagraptus</i> , <i>Lacograptus</i> , <i>Aorograptus</i> , <i>Paradelograptus</i> , <i>Hnnnegraptus</i> , <i>Anisograptus</i> , <i>Staurograptus</i> , <i>R.f.parabola</i> .
	Anóxica, anaeróbica (sulfuro libre), sin vida.	Batipelágico		

Figura 8. Distribución de algunos graptolitos dentro del perfil esquemático de plataforma y talud, tomando la profundidad como una de las variables y la correspondiente disponibilidad de oxígeno. (Modificado de Cooper et al, 1998)

Bibliografía

- Brussa, E. D., 2008. *Graptolithina*. En: *Los invertebrados fósiles* (Eds. Camacho, H. H. y Longobucco, M. L.). Tomo I, Capítulo 25 (I) : 727-743. Editorial Fundación de Historia Natural.
- 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.
- Cooper, R. A. 1998. *Towards a general model for the depth ecology of graptolites*. In: Gutiérrez-Marco, J. C., and Rábano,

- I. (eds) *Proceedings 6th International Graptolite Conference (GWG-IPA) and 1998 Field Meeting IUGS Subcommittee on Silurian Stratigraphy*. Temas Geológicos Mineros. ITGE, 23: 161-163.
- Cooper, R. A., Fortey, R. A. and Lindholm, K. 1991. *Latitudinal and depth zonation of Early Ordovician graptolites*. *Lethaia*, 24: 199-218
- Crowther, P. and Rickards R. B. 1977. *Cortical bandages and the graptolite zooid*. *Geologica et Palaeontologica*, 11: 9-46.
- Fortey, R. A. and Cooper, R. A. 1986. *A phylogenetic classification of the graptoloids*. *Palaeontology*, 29, 631-654.
- Gutiérrez Marco, J. C., 2009. *Hemicordados: graptolitos*. Capítulo 8, pp. 497-524 in: *Paleontología de Invertebrados* (Eds. M. L. Martínez Chacón y P. Rivas.) Sociedad Española de Paleontología, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada, Instituto Geológico y Minero de España, Oviedo, 524 pp.
- Melchin, M. J. 1998. *Morphology and phylogeny of some Early Silurian "Diplograptid" genera from Cornwalls Island, Arctic Canada*. *Palaeontology*, 41, 263-315.
- Mitchell, C. E: 1987. *Evolution and phylogenetic classification of the Diplograptacea*. *Palaeontology*, 30, 353-405
- Palmer, D. and Rickards, R. B.(eds). 1991. *Graptolites: Writing in the Rocks*. Xiv + 182 PP. Fossils Illustrated Series. Vol 1. Woodbridge: Boydell Press.
- Toro, B. A. y Brussa, E. D., 2003. Graptolites. En: J. L. Benedetto (Ed.), *Ordovician fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. pp. 441-505.