

MODO DE DESARROLLO DEL SUBORDEN DIPLOGRAPTINA (GRAPTOLITHINA) EN EL ORDOVÍCICO SUPERIOR Y EN EL SILÚRICO. IMPLICACIONES TAXONÓMICAS

Philippe LEGRAND

Laboratoires Exploration Groupe TOTAL
218-228 Av. du Haut-Lévêque; 33605 PESSAC CEDEX (FRANCIA)

ABSTRACT

The streptoblastic and prosoblastic types of structure defined by Bulman (1983) are reconsidered, and two new types of structure referred as hypoblastic and keroblastic are proposed. The use of these definitions on the suborder Diplograptina allows to divide it in three sets. It results in the proposition of some new genera, such as *Normalograptus*, *Pseudorthograptus*, and *Neodiplograptus*.

Keywords: Graptolites, Diplograptina, Ontogeny, Taxonomy.

RESUMEN

Se consideran los dos tipos de estructura, estreptoblástica y prosoblástica, reconocidos por Bulman (1963) y se definen dos nuevos: hypoblástico y keroblástico. La aplicación de estas definiciones al suborden Diplograptina obligan a dividirlo en tres conjuntos y ello, a su vez, a la caracterización y distinción de algunos géneros nuevos tales como *Normalograptus*, *Pseudorthograptus* y *Neodiplograptus*.

Palabras clave: Graptolitos, Diplograptina, Ontogenia, Taxonomía.

INTRODUCCIÓN

El suborden Diplograptina *sensu* Lapworth (1880) emend. Bulman (1970) agrupa los graptolitos cuyo rhabdosoma presenta dos hileras de tecas (biseriados) que se hallan dispuestas dorsalmente entre sí (combinación dipleurale).

El estado actual de la taxonomía de este suborden se ha considerado como poco satisfactoria en

las dos reuniones que, sobre este sujeto, han tenido lugar durante la celebración de los Congresos de graptología de Cambridge (1981) y de Copenhague (1985). Durante los mismos, surgió el criterio consensuado de utilizar el modo de desarrollo del rhabdosoma, para modificar esta taxonomía, proporcionándole de este modo una imprescindible significación filogenética.

Sin embargo, mientras unos creen que el modo de desarrollo debe ser el único criterio a tener en

cuenta, otros consideran que, además, se le deben añadir otros criterios más tradicionalmente utilizados (forma de las tecas, etc.). Las proposiciones informales de Kearsley en el Newsletter n.º 6 (1985) de *Graptolite Working Group (International Paleontological Association)*, fueron las primeras tentativas en este sentido. Paralelamente Mitchell (1986) había llegado a distinguir ocho tipos de estructura; éstos le han servido de base para proponer una nueva clasificación filogenética del suborden (en prensa) que ha sido utilizada por Fortey y Cooper (1986) en su propuesta de una nueva clasificación filogenética de los graptolitos.

Es probable que estas modificaciones propuestas, por otro lado tan importantes, darán lugar a numerosas discusiones. Ciertamente no todas las innovaciones tienen el mismo valor y es de desear que estas modificaciones se establezcan poco a poco, con preferencia a que, por razones diversas, den lugar a correcciones contradictorias.

La etapa más importante de la historia del suborden Diplograptina se desarrolla en el Ordovícico y es en base a sus representantes ordovícicos que, esencialmente, se han realizado los trabajos antes

citados. Sin embargo, sus representantes son aún numerosos durante el Silúrico inferior y, en este trabajo, se proponen algunas modificaciones acerca de su taxonomía.

En efecto, se ha observado desde hace tiempo que, en las inmediaciones del límite Ordovícico-Silúrico, el aspecto y la disposición de las tecas de la parte proximal cambia para todas las especies del suborden Diplograptina. Este cambio en la disposición de las tecas había ya aparecido en algunas especies del Ordovícico superior. Esta variación morfológica corresponde, de hecho, a una modificación en la forma de desarrollo a partir de la sícula y de la primera teca $th1^1$. Es precisamente en este caso en que es posible, de manera muy simple, proceder a una rectificación taxonómica y definir géneros cuyo desarrollo corresponda al de las especies que les son atribuidas, contrariamente a lo que ocurre en la actualidad.

FUNCIÓN DE LA SEGUNDA TECA ($th1^2$) EN EL DESARROLLO DE LAS ESPECIES DEL SUBORDEN DIPLOGRAPTINA

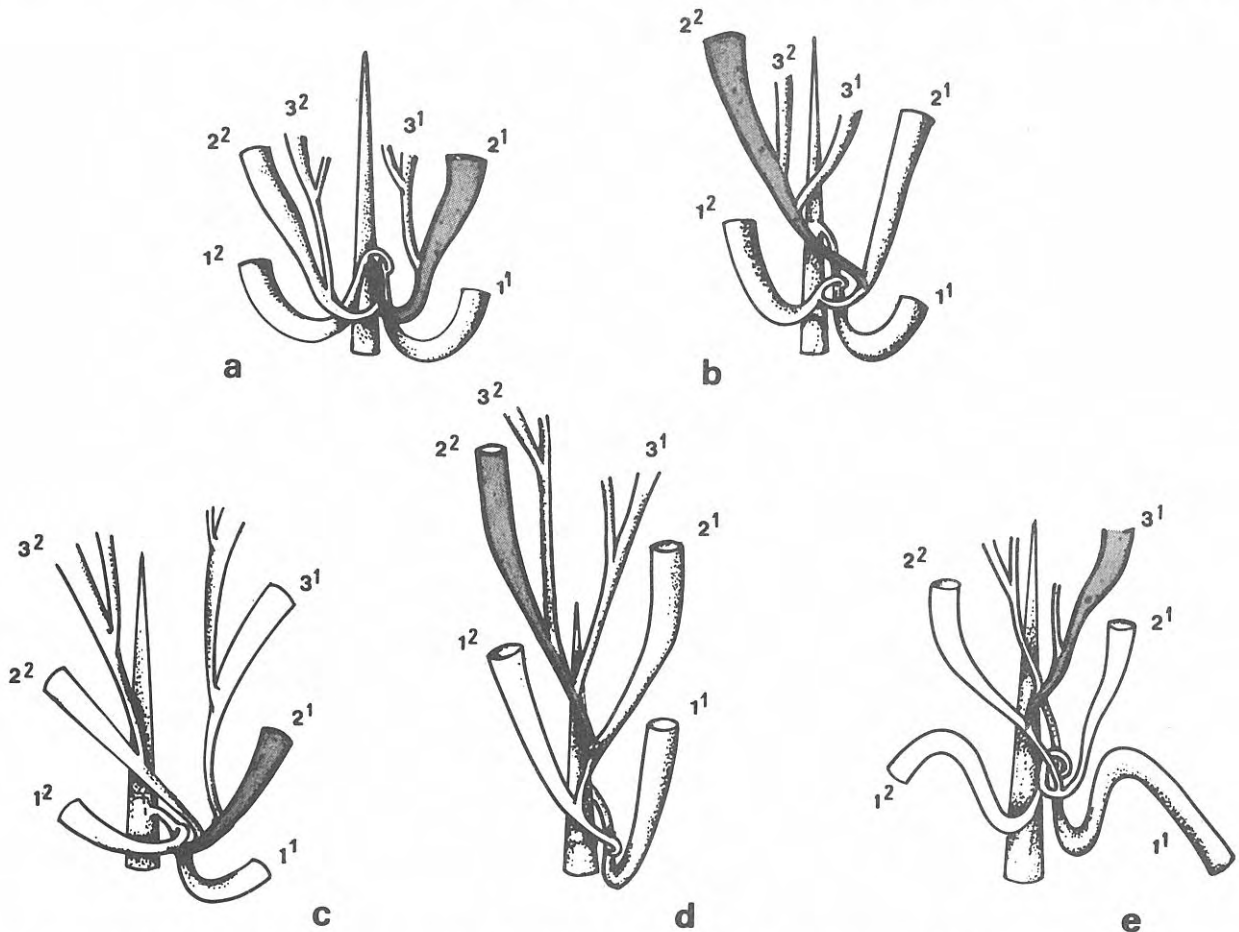


Figura 1. Diferentes modos de estructura según la forma de $th1^2$. a. estreptoblástica: Ej. *Glyptograptus austro-dentatus americanus* Bulman. b. Desarrollo prosoblástico: Ej. *Glyptograptus dentatus* (Brongniart). c. Desarrollo hypoblástico: Ej. *Climacograptus haljalensis* Bulman. d. Desarrollo keroblástico en *Climacograptus brevis* Elles y Wood. e. Desarrollo prosoblástico en *Climacograptus bicornis* Hall. a-b de O.M.B. Bulman 1963, c de O.M.B. Bulman 1932, d-e de O.M.B. Bulman 1947 (en gris la teca dicalical).

Al revisar el grupo de "*Glyptograptus*" *dentatus* (Brongniart), Bulman (1963) ha introducido la noción de "desarrollo" estreptoblástico y de "desarrollo" prosoblástico.

En el "desarrollo" estreptoblástico, cuyo mejor ejemplo según Bulman se observa en el grupo de "*Glyptograptus*" *austrudentatus* Harris y Keble (fig. 1a), la teca $th1^2$ se diferencia relativamente cerca del origen de la $th1^1$ y se desarrolla primero en dirección apical (es decir hacia el ápex de la sícula), antes de doblarse para crecer en dirección apertural (es decir hacia la abertura de la sícula), y luego crece de nuevo lateralmente en dirección apical adoptando así la forma de un doble gancho muy destacado.

En el "desarrollo" prosoblástico, del cual Bulman propone como ejemplo "*Glyptograptus*" *dentatus* (Brongniart) (fig. 1b), la teca $th1^2$ nace fuera del origen de la $th1^1$ y después de iniciar un ligero crecimiento en dirección apical se desarrolla rápidamente sobre todo en dirección apertural y acaba por recurvarse para crecer lateralmente en dirección apical adoptando, de esta manera, la forma de un corto gancho al cual le sigue una amplia curva.

Volviendo al tema, Bulman (1970) da la misma definición para el "desarrollo" estreptoblástico y prosoblástico. Aunque el caso en que la teca $th1^2$ se desarrolla directamente hacia arriba, como se observa en "*Climacograptus*" *brevis* Elles y Wood (fig. 1d) parece que lo considera como un desarrollo prosoblástico extremo.

Es curioso que Bulman se viera obligado a crear dos términos diferentes para definir dos formas de $th1^2$ que son prácticamente iguales y, en cambio, no lo crea para designar una forma tan distinta como la observada en "*Climacograptus*" *brevis*. Ello ha conllevado un caos en la utilización de estos términos. Así, Mitchell (1986) revisando diferentes modelos de estructura en el suborden Diplograptina describe su modelo B, del cual cita como tipo "*Glyptograptus*" *dentatus*, con la $th1^2$ estreptoblástica, refiriéndose, además, al caso en que la $th1^2$ estreptoblástica presenta un ligero crecimiento en dirección apical. En cambio, utiliza la palabra prosoblástico para los casos E, F (similar a E), G y H, cuyo tipo es *Climacograptus brevis*.

Nos parece pues necesario volver a las definiciones originales y crear dos nuevos términos puramente descriptivos en lugar de modificar el sentido de los ya existentes.

Por lo tanto, se propone la siguiente diferenciación:

— Estructura estreptoblástica conforme a la definición original de Bulman, tomando asimismo como ejemplo *Glyptograptus austrudentatus* Harris y Keble, y más específicamente *Glyptograptus austrudentatus americanus* Bulman (fig. 1a).

— Estructura prosoblástica conforme a la definición original de Bulman, tomando también como ejemplo *Glyptograptus dentatus* (Brongniart) (fig. 1b).

— Estructura hypoblástica (del griego hypo: por debajo), donde la $th1^2$ crece al principio en dirección apertural pero se endereza progresivamente en una amplia curva para desarrollarse lateralmente en dirección apical. Como ejemplo de este tipo de desarrollo puede tomarse el de "*Climacograptus*" *haljensis* Bulman (fig. 1c).

— Desarrollo keroblástico (del griego kero: en forma de cuerno) en el cual la $th1^2$ crece directamente en dirección apical como en "*Climacograptus*" *brevis* Elles y Wood (fig. 1d).

APLICACIÓN A LA TAXONOMÍA DEL SUBORDEN DIPLOGRAPTINA

Las estructuras estreptoblástica, prosoblástica e hypoblástica sólo se conocen de las especies ordovícicas conforme a los modelos de desarrollo de A a G de Mitchell, quien añade a sus definiciones datos más detallados que se refieren, por ejemplo, al origen de la $th1^2$ y a la construcción del canal común, o bien datos de otra naturaleza tal como la posición de la sícula y de sus apéndices aperturales. Algunas especies del Ordovícico superior presentan una estructura keroblástica la cual se generaliza en el Silúrico; todas estas especies corresponden al modelo H de Mitchell (1986) o H e I de Mitchell (en prensa). Para ser más exactos, cabe añadir que los verdaderos Retiolitidae (es decir, sin incluir los Archiretiolitidae) constituyen una excepción con un tipo de desarrollo aparentemente a parte ("ancora stage" "corona stage", etc.) (Bulman, 1970).

De una manera muy simplista pero muy práctica parece pues posible, basándose en este hecho astogenético, distinguir en el suborden Diplograptina tres grandes conjuntos:

— Conjunto I: Diplograptina biseriados a lo largo de todo el rhabdosoma o parte de él, con estructura estreptoblástica, prosoblástica o hypoblástica, presencia o ausencia de un septum o bien parcial o bien incompleto, y un peridermo completo o discontinuo. Las tecas pueden ser de tipo climacograptido, glyptograptido, orthograptido o amplexograptido. Este conjunto correspondería aproximadamente a las familias: Dicranograptidae (p.p.), Orthograptidae y Diplograptidae del cladograma de Fortey y Cooper (1986) cuyo contenido será detallado por Mitchell (en prensa).

— Conjunto II: Diplograptina biseriados a lo largo de todo o de parte del rhabdosoma, con desarrollo keroblástico, con un septum presente o ausente o incluso incompleto y un peridermo completo; tecas

de tipo climacograptido, glyptograptido, amplexograptido, petalograptido o cystograptido. Este conjunto correspondería aproximadamente a la familia de los Glyptograptidae del cladograma de Fortey y Cooper (1986) cuya definición será modificada por Mitchell (en prensa).

— Y para finalizar, el Conjunto III, que corresponde a la familia de los Retiolitidae Lapworth, 1873, para los Diplograptina biseriadas con peridermo discontinuo y un desarrollo con "anchora stage".

La distinción de los diferentes modelos de desarrollo como los propuestos por Mitchell (1986) conduce lógicamente a la diversificación de muchos géneros clásicos morfológicos y al reconocimiento de otros nuevos en base a sus características filogenéticas, lo cual, como se ha dicho anteriormente, se hacía cada vez más necesario.

Por lo que se refiere al Conjunto I, Mitchell (en prensa) propone una nueva taxonomía. Por lo referente al Conjunto II, se proponen aquí tres nuevos géneros:

Género *Normalograptus* gen. nov.

Especie tipo: *Climacograptus scalaris normalis* Lapworth, 1877

Derivatio nominis: de la especie tipo.

Diagnosis

Rhabdosoma con sección más o menos circular, con tecas francamente climacograptidas sobre la mayor parte del rhabdosoma. Sícula simple sin espina apertural; estructura keroblástica. La teca dicalical o una teca ulterior es la $th2^1$; presencia o no del septum medio.

Comparación

Este género se diferencia de los otros taxones de Diplograptidos con tecas climacograptidas por su estructura keroblástica y en particular del género *Climacograptus* Hall, 1865, cuya especie tipo es *Climacograptus bicornis* Hall, 1848, el desarrollo de la cual es muy particular (fig. 1e) pero que puede considerarse como prosoblástico (Bulman, 1947). El género *Hedrograptus* Obut, 1949, se fundamenta en su diagnosis en la interpretación errónea de las trazas del septum medio observadas sobre especímenes comprimidos oblicuamente y parece, además, que esto cae, hoy en día, en desuso para su diagnosis. No existe alusión alguna al modo de desarrollo del rhabdosoma y, por lo tanto, no puede ser considerado como un sinónimo anterior de *Normalograptus*.

Observaciones

El desarrollo de *Normalograptus normalis* que

sólo se conoce en especímenes conservados en relieve pero no aislados y observables por transparencia, podrá complementarse con la ayuda de la especie *Normalograptus brevis* (Elles y Wood, 1906), el desarrollo de la cual ha sido descrito por Bulman (1947), aunque difiere ligeramente de la precedente en el trazado de los fuselli al nivel de contacto de $th1^1$ y de $th1^2$.

Género *Pseudorthograptus* gen. nov.

Especie tipo: *Diplograptus insectiformis* Nicholson, 1869

Derivatio nominis

Nombre compuesto de *Orthograptus* y del prefijo griego *pseudo* indicando que no se trata del verdadero género *Orthograptus*.

Diagnosis

Rhabdosoma con sección ovoide o rectangular; tecas orthograptidas con abertura simple o espinosa, oblicua hacia el exterior. Sícula simple sin espina apertural. Es posible la existencia de una red de filamentos al nivel de la virgella y de las espinas aperturales de las tecas, algunas veces de membrana en la extremidad proximal; estructura de tipo keroblástico, dejando aparente la sícula en una gran longitud. La $th2^1$ o una teca ulterior es la teca dicalical. Presencia o no de septum medio.

Comparación

Por su estructura keroblástica, este género se diferencia de los demás taxones de Diplograptidos con tecas orthograptidas y en particular del género *Orthograptus* Lapworth, 1873, cuya especie tipo es *Orthograptus quadrimucronatus* (Hall, 1865), cuya estructura se desconoce en detalle pero que, a juzgar por el aspecto de la parte proximal, debe ser de tipo hypoblástica y nunca keroblástica.

Del mismo modo el género *Dittograptus* Obut y Sobolevskaya, 1968, fundamenta su diagnosis en el hecho de que las tecas no serían adyacentes en su parte media a distal y se diferenciarían pues de los otros taxones con tecas orthograptidas. Además, su estructura no es conocida y tan sólo se ha indicado como afín al observado en el género *Rectograptus* Přibyl, lo cual sorprende pues la especie tipo de este género es *Orthograptus truncatus* Lapworth, cuya estructura es de tipo hypoblástica. *Dittograptus* no puede pues considerarse como un sinónimo más antiguo de *Pseudorthograptus*.

Género *Neodiplograptus* gen. nov.

Especie tipo: *Diplograptus magnus* Lapworth, 1900

Derivatio nominis

Nombre compuesto de *Diplograptus* y del prefijo griego *neo* indicando que se trata de formas más recientes que el verdadero *Diplograptus*.

Diagnosis

Rhabdosoma de sección más o menos rectangular; tecas climacograptidas en la parte proximal y más tarde casi orthograptidas en la parte media a distal. Sícula simple sin espina apertural, estructura de tipo keroblástica, en general presencia de septum medio.

Comparación

Este género se diferencia de los demás taxones de Diplograptidos por una estructura keroblástica, aunque presenta una evolución similar de las tecas desde el tipo climatograptido al orthograptido, y en particular del género *Diplograptus* M'Coy, 1850, cuya especie tipo es *Diplograptus pristis* Hisinger, 1837, cuya estructura es prosoblástica o hypoblástica, a juzgar por las ilustraciones de Skoglund (1963).

Observaciones

La estructura de *Diplograptus magnus* no es conocida por especímenes aislados y observables por transparencia, pero los especímenes particularmente bien conservados en relieve permiten constatar su estructura keroblástica (ver, en particular, Rickards *et al.* 1977, pl. 4, fig. 1).

Las diagnosis de los géneros *Glyptograptus* Lapworth, *Clinoclimacograptus* Bulman y Rickards, *Cystograptus* Hundt, *Lithuanograptus* Paskevicius, *Metaclimacograptus* Bulman y Rickards, *Petalograptus* Suess y *Cephalograptus* Hopkinson continúan igual, pero deberían completarse añadiéndoles el carácter de la estructura keroblástica. Ello es, sobre todo, importante para el primero. Es necesario, en efecto, separar claramente el género *Glyptograptus* Lapworth, 1873, caracterizado por la forma de sus tecas glyptograptidas, cuya especie tipo es *Glyptograptus tamariscus* (Nicholson, 1868) con estructura sin duda keroblástica, y todos aquellos taxones con tecas glyptograptidas del Ordovícico como "*Glyptograptus*" *dentatus* o "*Glyptograptus*" *austrodentatus*, para los cuales el nombre de *Glyptograptus* no es conveniente debido a su modo de estructura. Por otra parte, a nuestro entender, reina una cierta confusión en la clasificación de los Diplograptidos más antiguos y, para resolver estos problemas, se precisan trabajos mucho más detallados. Mitchell (1987, en prensa) propone ya a este respecto mejoras importantes.

CONCLUSIONES

Si tomamos como base la función de $th1^2$ en el

desarrollo del rhabdosoma es posible definir dos conjuntos en el suborden Diplograptina y un tercero que corresponde a los Retiolitidae y que por el momento se deja aparte.

Esta distinción queda reflejada en la evolución con el tiempo del suborden, por lo que deben fomentarse futuras reconstrucciones filogenéticas mucho más precisas. Los tres nuevos géneros propuestos: *Normalograptus*, *Pseudorthograptus* y *Neodiplograptus* tienen el mérito, de inmediato, de integrar el conjunto de los datos morfológicos incluso los relativos a la parte proximal del rhabdosoma y de evitar el tener que atribuir a unos géneros, las especies no demasiado diferentes de sus especies tipos, tal como ocurre en la mayoría de los taxones silúricos cuyo estudio estamos prosiguiendo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. R. B. Rickards la atención que ha tenido en leer nuestro primer manuscrito y al Dr. C. E. Mitchell por habernos dejado consultar muy amablemente el manuscrito de su artículo antes de su publicación.

BIBLIOGRAFÍA

- Bulman, O.M.B. 1932. On the graptolite prepared by Holm. Part I *Arkiv f. Zoologie*, **24A**, n.º 8, 1-46.
- Bulman, O.M.B. 1944-1947. Monograph of Caradoc (Balclatchie) graptolites from limestones in Lagan Burn, Ayrshire. *Palaeontographical Society Monographs*, London, 1-78.
- Bulman, O.M.B. 1963. On *Glyptograptus dentatus* (Brongniart) and some allied species. *Palaeontology*, London, **6**, 665-689.
- Bulman, O.M.B. 1970. Graptolithina with sections on Entropneusta and Pterobranchia. In: Teichert C. (Edit.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America and University of Kansas Press, V, 2e éd., 1-XXXII, 1-163, 109 fig.
- Fortey, R.A. & Cooper, R.A. 1986. A phylogenetic classification of the graptoloids. *Palaeontology*, **29**, 631-654.
- Lapworth, H. 1873. On an improved classification of the Rhabdopora. *Geological Magazine*, London, **10**, 500-504, 555-560.
- Mitchell, C.E. 1986. Morphometric studies of *Climacograptus* (Hall) and the phylogenetic significance of astogeny. In: Hughes C.P. *et al.* (Edit.) *Paleoecology and Biostratigraphy of graptolites*. Geological Society Special Publication, London, **20**, 119-129.
- Mitchell, C.E. 1987. Evolution and phylogenetic classification of the Diplograptacea. *Palaeontology*, **30**, 353-405.
- Obut, A.M. 1949. Polevoi atlas rukovodyashchikh graptoli-

- tov verkhenego silura Kirgizskoi SSR. Akademiya Nauk SSR Kirgizkiy Filial, *Geologicheskii Institut Frunze*, 1-56.
- Obut, A.M., Sobolevskaya, R.F., Merkureva, A.P. 1968. Graptolity Ilandoveri v kernakh burovykh skvazhin Norilskogo in rayona Akademiya Nauk SSSR Sibirskoe Otdelenie, *Institut Geologii i geofiziki*, 1-126, Nauka Press (Moskva).
- Rickards, R.B., Hutt, T.E. and Berry, W.B.N. 1977. Evolution of the Silurian and Devonian Graptoloids. *Bulletin of British Museum (Natural History) Geology*, London, **28**, 1-120.
- Skoglund, R. 1963. Uppermost Viruan and Lower Harjuan (Ordovician) stratigraphy of Västergötland and Lower Harjuan graptolite faunas of Central Sweden. *Bulletin of Geological Institute University of Uppsala*, Uppsala, **XLII**, 1-55.

Manuscrito recibido: 20 de febrero, 1987

Manuscrito aceptado: 17 de junio, 1987