

GRAPTOLITI

Phylum: **Hemichordata**, Classe **Graptolithina**

Range stratigrafico: **CAMBRIANO medio – CARBONIFERO**

Modo di vita: organismi marini coloniali sia **bentonici** che **planctonici**

Parti dure: **sostanza organica (collagene)**

Importanza: **biostratigrafica** e **paleogeografica**



Fig.1. Immagine di un graptolite.

COSA SONO

I graptoliti sono organismi coloniali, marini, esclusivamente paleozoici (quindi estinti) che potevano vivere fissati al substrato o condurre vita pelagica e che hanno lasciato nei sedimenti piccoli esoscheletri di materiale organico.

I Graptolithina sono la sola classe di importanza paleontologica del phylum Hemichordata, uno dei phyla più evoluti tra i metazoi, essendo seguito (in una scala di complessità crescente) solo dal phylum Chordata al quale appartengono anche i Vertebrati. L'appartenenza dei graptoliti agli Hemichordata si basa sull'organizzazione delle colonie e sulla struttura degli scheletri che è molto simile a quella dei raddopleuridi, un gruppo di pterobranchi attuali (Fig.2).

La maggior parte dei graptoliti sono conservati nella roccia sotto forma di sottili pellicole carboniose avendo subito un appiattimento diagenetico e una fossilizzazione per carbonificazione. Conservazioni eccezionali in selci o calcari hanno permesso di ottenere importanti informazioni sulla loro anatomia e quindi sulla loro affinità biologica.

All'interno della classe Graptolithina vi sono diversi ordini dei quali solo due sono particolarmente importanti: i Graptoloidea (Ordoviciano inf.- Devoniano inf.) e i Dendroidea (Cambriano medio - Carbonifero).

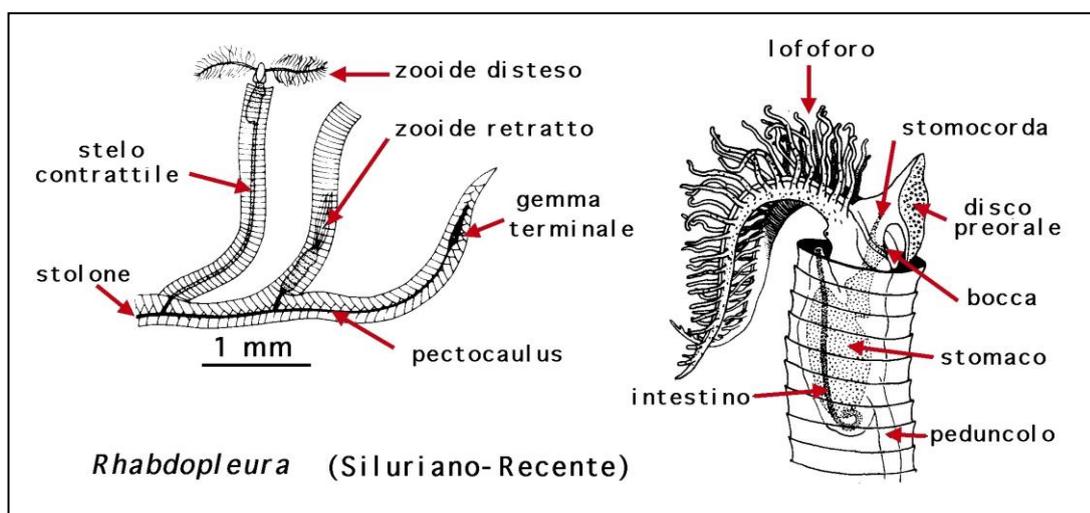


Fig.2. Caratteristiche morfologiche dello pterobranchio attuale *Rhabdopleura*.

MORFOLOGIA

La colonia dei graptoliti viene chiamata **rabdosoma** e può assumere diverse forme, da fittamente ramificate a lineari (a un ramo, bifide, petaloidi, spiralate, ecc.). Le colonie ramificate possono raggiungere i 15 cm di lunghezza circa e in ampiezza possono arrivare fino 5-10 cm. Le colonie lineari sono invece lunghe da pochi mm (3-5) fino a 10 cm ma possono raggiungere anche il metro e oltre; tuttavia non erano mai più larghe di 2 mm.

I singoli individui delle colonie (**zooidi**), di dimensioni al massimo millimetriche, erano alloggiati all'interno di strutture scheletriche tubulari (**teche**) costituite da sostanza organica molto resistente. Ogni serie lineare di teche formava un ramo (detto anche braccio) della colonia; vi sono colonie con uno o più rami. Il numero dei rami per ogni rabdosoma è un importante carattere di identificazione.

Le teche si originavano da una loggia embrionale di forma conica chiamata **sicula** suddivisa in due parti: una parte apicale (**prosicula**) formata da sottile materiale membranoso rinforzato da un filamento spirale, e una parte aperturale (**metasicula**) costituita da anelli ben marcati (detti **fuselle**) che rappresentano incrementi periodici di crescita e si alternano sovrapponendosi parzialmente in modo che le estremità acute si incrocino a formare una sutura a zig-zag sia sulla faccia dorsale sia su quella ventrale (Fig.3). Questa struttura fusellare non è limitata alla metasicula ma è presente nelle pareti di tutte le teche del rabdosoma.

Nella metasicula (ma a volte anche nella prosicula) è inoltre presente poro o una tacca (**foramen**) attraverso il quale fuoriusciva la gemma iniziale che dava poi origine alla prima teca (Fig.3). Dall'apice della sicula si diparte un sottile filamento tubulare, il **nema**, che, qualora sia compreso all'interno della colonia o della parete del rabdosoma, viene detto **virgula** (Fig.3). Sia il nema che la virgula erano probabilmente delle strutture cave nella maggior parte dei graptoliti.

Si ritiene infine che, come nel pterobranco attuale *Rhabdopleura*, anche gli zooidi dei graptoliti fossero provvisti di un lofoforo e collegati tra di loro da uno **stolone** interno (Fig.2). Lo stolone è conservato solo in alcuni gruppi di graptoliti.

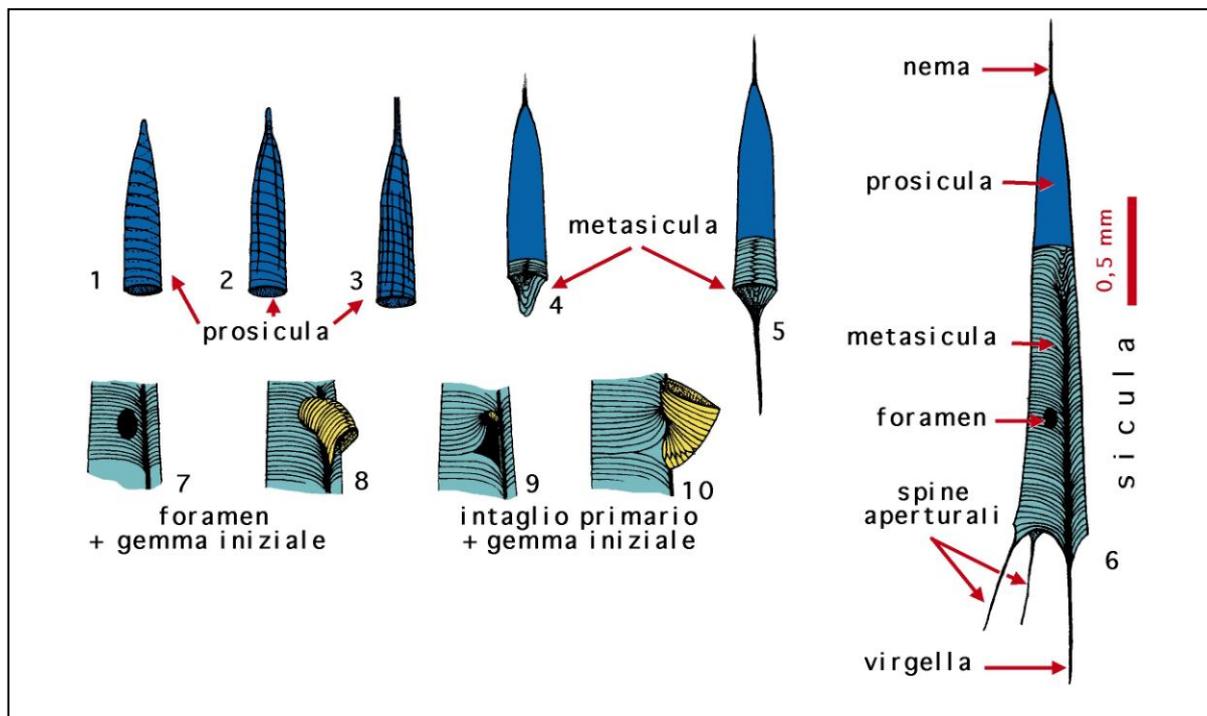


Fig.3. Caratteristiche dei primi stadi di sviluppo dei graptoliti.

Composizione delle parti dure

Il materiale fossilizzato che costituisce la parete delle teche del rhabdosoma viene detto **periderma** ed è riferibile ad una proteina strutturalmente molto simile a fibrille di collagene. Esso è formato da due strati: uno strato interno di tessuto fusellare ed uno esterno di tessuto corticale (Fig.4). Le fuselle della metasicula sono formate da tessuto fusellare. Il tessuto corticale, che ha funzione di rivestimento e di consolidamento, è formato da sottili lamine parallele che si depongono sulla superficie esterna della teca. Come vedremo, il tessuto corticale è maggiormente sviluppato nei dendroidi mentre nei graptoloidi è molto sottile.

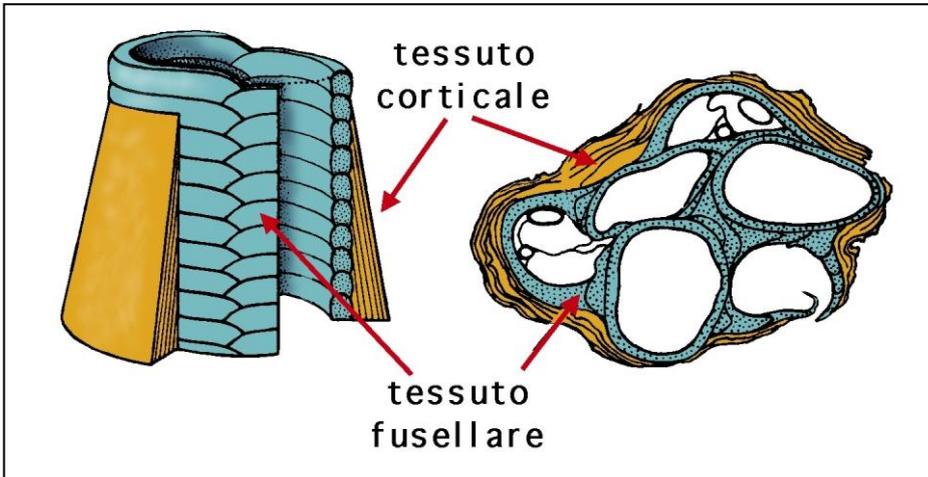


Fig.4. Struttura del periderma dei graptoliti.

DENDROIDEA (Cambriano medio-Carbonifero inf.)

Sono i più antichi tra tutti i graptoliti e anche quelli morfologicamente più complessi. Si tratta di forme in prevalenza fisse (rare quelle pelagiche), a cespuglio, estremamente ramificate (Fig.5), caratterizzate da colonie polimorfiche dove sono presenti due tipi di teche, le autoteche, più grandi, e le biteche, più piccole (Fig.6). La parte di autoteca e di biteca che contiene lo stolone è stata chiamata impropriamente stoloteca, dato che non racchiudeva nessun tipo particolare di zooide. In molte forme lo stolone era racchiuso in una guaina nera di sostanza organica resistente (probabilmente di sostanza proteica) che poteva fossilizzare (stolone nero).

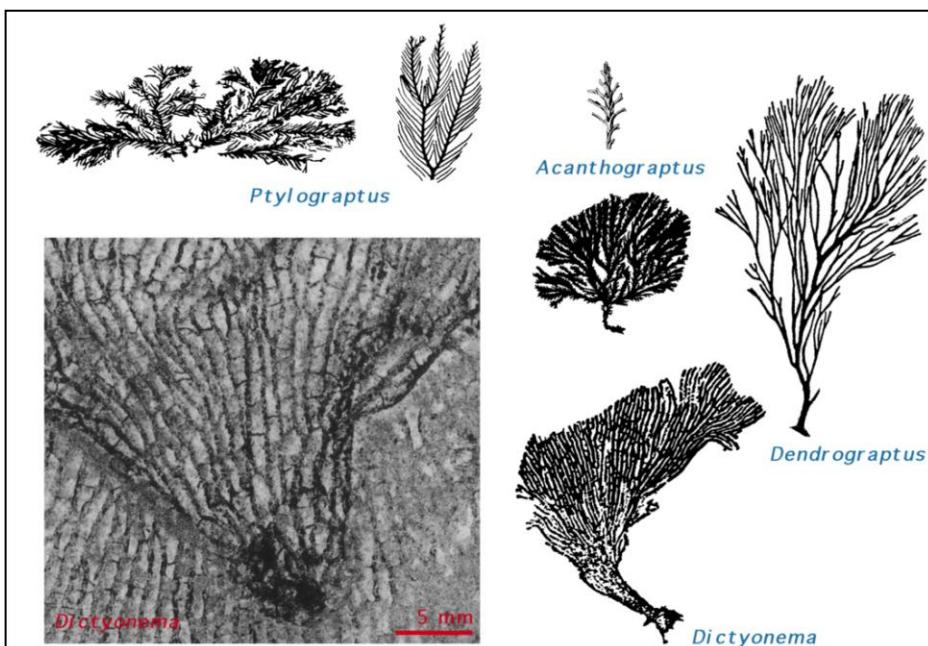


Fig.5. Morfologia delle colonie dei graptoliti dendroidi.

I radosomi sono formati da numerosi rami su ognuno dei quali possono essere presenti diverse centinaia di teche, in genere tubulari e con le aperture contornate da spine o da flange. Fra i rami adiacenti della colonia vi sono spesso delle sottili barre di collegamento (dissepimenti), mentre altre volte si ha una vera e propria anastomizzazione dei rami stessi. Nei dendroidi la sicula, che ha spesso forma tubulare (es. *Dendrograptus communis*), è orientata al contrario rispetto ai graptoloidi, e quindi la colonia era fissata al substrato o con una espansione discoidale apicale, o più raramente, con una appendice che si dipartiva dall'apice della prosicula (Fig.6).

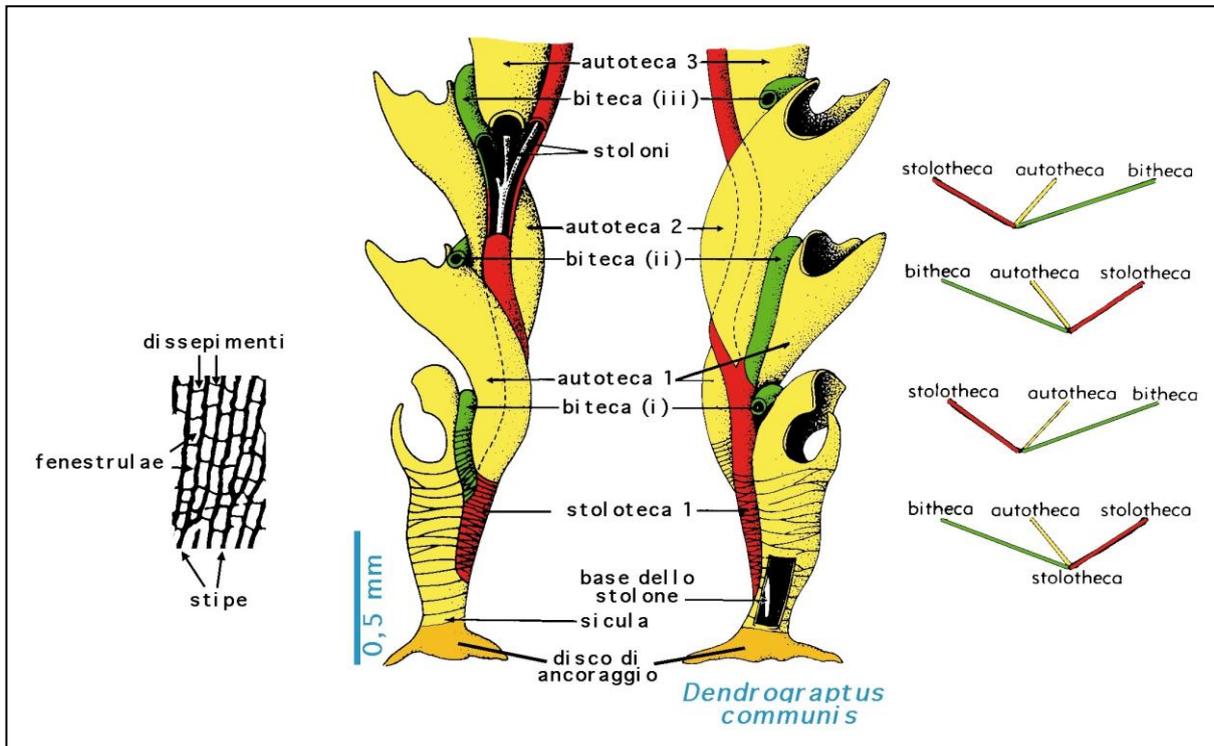


Fig.6. Caratteristiche morfologiche dei graptoliti dendroidi.

GRAPTOLOIDEA (Ordoviciano-Devoniano inf.)

Si tratta di graptoliti planctonici caratterizzati da un solo tipo di teche (autoteche). In alcune colonie la forma delle teche varia notevolmente in quanto esse assumono progressivamente forma e dimensione diversa lungo lo stesso ramo del radosoma; vi può essere quindi una certa differenza tra la parte prossimale e quella distale del radosoma.

La teca più semplice ha la forma di un tubo diritto, quasi cilindrico, in parte ricoperto da quello che lo precede e in parte ricoprente quello che segue (Fig.7). In ogni teca si distinguono due parti, la proteca, prossimale al nema, e la metateca, o porzione distale esterna a volte provvista di spine aperturali, separata dalla proteca da una parete divisoria (setto intertecale). L'insieme di tutte le proteche di un ramo della colonia dà origine ad una cavità tubulare che viene detta canale comune (Fig.7) e che corrisponde alla catena di stoloteche dei dendroidi. Nel canale comune era probabilmente alloggiato lo stolone che nei graptoloidi non doveva essere protetto da materiale organico resistente in quanto non è mai conservato.

La sicula dei graptoloidi mostra sul lato dorsale la caratteristica sutura a ziz-zag tipica di tutti i graptoliti mentre sul lato ventrale la giunzione dei semi-anelli di tessuto fusellare è ricoperta da una robusta appendice radicolare (virgella) che si prolunga oltre il margine aperturale (Fig.7).

Le teche dei graptoloidi, tuttavia, non hanno sempre una forma tubolare semplice. Possono infatti avere anche forma lobata, uncinata, triangolare, o presentarsi allungate e isolate rispetto alle teche adiacenti.

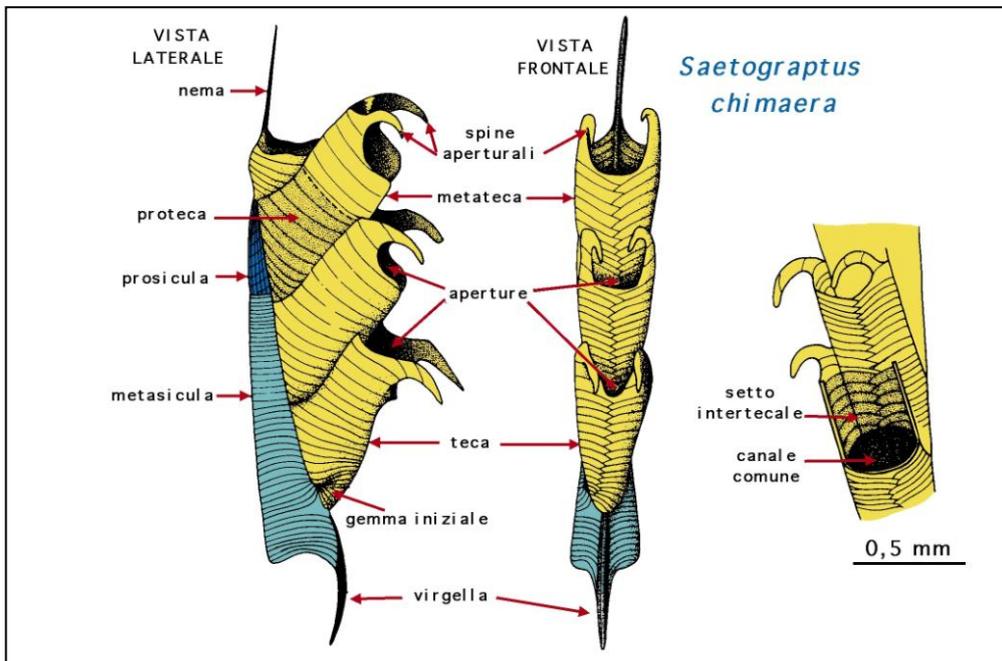


Fig. 7.
Caratteristiche morfologiche dei Graptoloidea.

La forma delle colonie è estremamente varia; vi sono infatti colonie semplici formate da un ramo che può essere dritto, curvo o avvolto a spirale; oppure colonie più complesse formate da più rami fusi che a volte assumono una forma di petalo, oppure rami più o meno divergenti, sempre però mai superiori a quattro.

Il radosoma, con un numero di rami da 1 a 4, viene detto (Fig.8):

1) scandente, quando i rami sono diretti verso l'alto e si toccano inglobando la virgula.

I radosmi scandenti possono essere uniseriali, biseriali o, più raramente, quadriseriali a seconda se presente una, due o quattro file di autoteche.

2) non-scandente, quando i rami crescono separatamente senza toccarsi e non sono mai fusi.

I radosomi non-scandenti possono essere ulteriormente suddivisi in base al rapporto tra la sicula e i rami stessi. Orientando l'apice della sicula verso l'alto, il radosoma viene detto:

a) pendente, quando i rami sono diretti verso il basso e le aperture delle teche sono contrapposte;

b) orizzontale, quando i rami sono perpendicolari alla sicula;

c) reclinato, quando i rami sono diretti verso l'alto e non si toccano.

Tendenze evolutive

Nel corso della filogenesi si assiste:

a) al passaggio da forme sedentarie a forme pelagiche;

b) al raggiungimento di una direzione di accrescimento scandente partendo da una iniziale pendente attraverso direzioni di crescita orizzontale e reclinata;

c) al passaggio da colonie polimorfiche (formate da autoteche e biteche) a colonie monomorfiche (solo autoteche);

d) ad una riduzione del numero dei rami della colonia (da colonie a molti rami a colonie con un solo ramo)

e) alla riduzione del numero di individui che formano la colonia (25.000 teche in un dendroide, 3000 in un dichograptide, 10-20 in certi monograptidi).

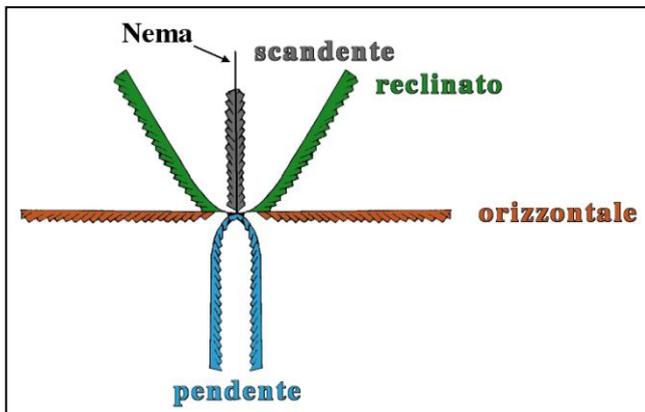


Fig.8. Direzione di crescita e terminologia in diversi tipi di ramosoli nei graptoliti.

IMPORTANZA PALEONTOLOGICA

I graptoloidi, soprattutto in virtù della loro ampia diffusione legata al loro modo di vita planctonico e della loro distribuzione temporale limitata, sono di grande utilità in biostratigrafia in particolare nell'intervallo Ordoviciano-Devoniano inferiore (durato circa 100 milioni di anni) dove sono state riconosciute numerose biozone (20 nell'Ordoviciano, 32 nel Siluriano e 7 nel Devoniano inferiore) che permettono correlazioni a grande scala (Fig.9)

Numerose sono le specie guida soprattutto tra i graptoloidi. Due in particolare vanno ricordate in quanto segnano il limite tra importanti periodi geologici. E' il caso di *Parakidograptus acuminatus* che con la sua prima comparsa segna l'inizio del Siluriano e di *Monograptus uniformis*, che è stato scelto per definire il limite Siluriano / Devoniano nella serie stratotipica di Klouk in Bohemia.

Sebbene molte specie di graptoloidi abbiano una distribuzione mondiale, in alcuni momenti della loro storia presentano, tuttavia, una distribuzione in province faunistiche che rende questi organismi molto importanti anche dal punto di vista paleobiogeografico. Il provincialismo è stato particolarmente evidente durante l'Ordoviciano inferiore con una fauna tipica della Provincia Pacifica ed una della Provincia Atlantica (o Europea).

MODO DI VITA

Si è già detto in precedenza che i dendroidi erano prevalentemente bentonici e che i graptoloidi conducevano invece una vita planctonica (talvolta epiplanctonica). Per quanto riguarda questi ultimi, alcuni autori ritengono che galleggiasse passivamente negli oceani, forse a diversi livelli, alla mercè delle correnti; mentre altri pensano che, dopo uno stadio larvale bentonico, diventassero planctonici attivi, vale a dire fossero capaci di nuotare utilizzando come propellente per muovere la colonia nell'acqua la spinta prodotta dalle correnti alimentari degli zooidi. La riduzione del numero dei rami, l'aumento della simmetria e il cambiamento nella inclinazione dei rami stessi sarebbero tutte risposte evolutive a questo nuovo modo di vita.

Indipendentemente da come fosse il loro comportamento nella massa d'acqua, i graptoloidi sono stati una componente primaria del plancton dei mari paleozoici con preferenza per acque temperate e tropicali. Il fatto che siano normalmente associati a scisti neri (facies a graptoliti) con elevato contenuto di carbone e nei quali è presente molta pirite singenetica, permette di ipotizzare che questi organismi planctonici si siano conservati in ambienti privi di benthos dove non vi era nessuna azione di bioturbatori. L'ambiente di piattaforma esterna e quello di scarpata sembra che fossero quelli preferiti dai graptoloidi dato che nelle rocce formate in questi ambienti raggiungono la massima diversità.

Periodo/ Sistema	Epoca/ Serie	Piano/Età	Biozone		m.a
			GRAPTOLITI	CONODONTI	
SILURIANO	D	D₁	Lochkovian		410
		Pridoli	<i>Monograptus uniformis</i>	<i>Icriodus waschmidti waschmidti</i>	
		Ludlow	Ludfordian	<i>Monograptus transgrediens</i>	<i>Ozarkodina remscheidensis</i>
				<i>Monograptus parvulus</i>	<i>eosteinhornensis</i>
			Gorstian	<i>Bohemograptus</i>	<i>Ozarkodina crispa</i>
				<i>Saetograptus leintwardinensis</i>	<i>Ozarkodina snajdii</i>
		Wenlock	Gleedon	<i>Pristiograptus tumescens</i>	<i>Polygnathoides siluricus</i>
				<i>Saetograptus incipiens</i>	<i>Ancoradella pfoeckensis</i>
			Whitwell	<i>Lobograptus scanicus</i>	
				<i>Neodiversograptus nilssoni</i>	
			Sheinwoodian	<i>Monograptus ludensis</i>	
				<i>Gothograptus nassa</i>	<i>Ozarkodina bohemica bohemica</i>
		<i>Cyrtograptus lundgreni</i>			
		<i>Cyrtograptus ellesae</i>		<i>Ozarkodina sagitta sagitta</i>	
		Llandovery	Telychian	<i>Monograptus flesilis</i>	
				<i>Cyrtograptus rigidus</i>	<i>Ozarkodina sagitta ihenana</i>
				<i>Monograptus riccartonensis</i>	
				<i>Cyrtograptus murchisoni</i>	
			Aeronian	<i>Cyrtograptus centrifugus</i>	
				<i>Monoclimacis crenulata</i>	<i>Pterospathodus amorphognathoides</i>
	<i>Monoclimacis giestaniensis</i>				
	<i>Monograptus crispus</i>			<i>Pterospathodus celloni</i>	
	<i>Spiriograptus turriculatus</i>				
	<i>Monograptus sedgwickii</i>			<i>Distomodus staurognathoides</i>	
	Rhuddanian	<i>Monograptus convalutus</i>			
		<i>Coronograptus gregarius</i>	<i>Distomodus kentuckyensis</i>		
		<i>Coronograptus cyphus</i>			
		<i>Cystograptus vesiculosus</i> = <i>atavus</i>			
	S	Hirnantian	<i>Akidograptus acuminatus</i>		
0			Ashgill	<i>Glyptograptus persculptus</i>	

Fig.9. Biozonazione a graptoliti e conodonti del Siluriano. Notare l'elevato potere risolutivo nella suddivisione stratigrafica; l'intera durata del Siluriano, circa 28 milioni di anni, è suddivisa in 30 biozone.