

Olenidae (Trilobita)-*Rusophycus* isp.: organismo productor-traza fósil resultante. Ejemplos para el análisis en el Cambro/Ordovícico de la Cordillera Oriental Argentina

Guillermo F. ACEÑOLAZA¹

Abstract. OLENIDAE (TRILOBITA)-*RUSOPHYCUS* ISP.: PRODUCER ORGANISM - RESULTING ICHNOFOSSIL. CASES FOR THE ANALYSIS IN THE CAMBRO-ORDOVICIAN OF THE ARGENTINE EASTERN CORDILLERA. Co-occurrence of *Rusophycus* isp. A. and the olenid *Angelina hyeronimi* (Kayser) from the Cambro-Ordovician beds of the Casa Colorada Formation is shown and analyzed. In addition, *Rusophycus polonica* is described from the Upper Tremadoc Coquena Formation, displaying some distinctive cephalic morphological characters of trilobites. Paleoenvironmental considerations are also presented on the basis of the distribution of ichnoassociations within the different lithofacies of northwestern Argentina, supporting a relatively shallow water setting for the Cambro-Ordovician transition. The dominance of elements that characterize the *Cruziana* and *Skolithos* "ichnofacies" support this panorama. Finally, a preliminary attempt to relate the stratigraphical distribution of *Cruziana* and *Rusophycus* with different trilobite families is presented for the region.

Resumen. Se da a conocer y analiza la aparición conjunta de *Rusophycus* isp. A y el trilobite olénido *Angelina hyeronimi* (Kayser) en los niveles cambro-ordovícicos de la Formación Casa Colorada. Asimismo, se presenta y describe *Rusophycus polonica* (Seilacher) con algunos caracteres morfológicos de trilobites en niveles del Tremadociano Superior de la Formación Coquena. Se realizan apreciaciones paleoambientales en base a la distribución de las icnoasociaciones en el contexto de las litofacies típicas de la transición cambro-ordovícica en el noroeste argentino. La dominancia de elementos característicos de las "icnofacies" de *Cruziana* y *Skolithos* sustentan un generalizado marco paleoambiental somero en la región. Por último, se sugieren a ciertos grupos de trilobites como productores de algunas formas icnológicas en base a sus caracteres morfológicos, y se propone una correlación entre la distribución estratigráfica de los diferentes morfotipos de *Cruziana* y *Rusophycus*, y las distintas familias de trilobites representadas en la región.

Key-words. Trilobites. Trace fossils. Cambro-Ordovician. Eastern Cordillera. Argentina.

Palabras clave. Trilobites. Trazas fósiles. Cambro-Ordovícico. Cordillera Oriental Argentina.

Introducción

El hallazgo de cuerpos fósiles asociados a sus trazas es poco frecuente a nivel mundial. En este marco, son dos las alternativas que se pueden presentar: a) - Que el cuerpo fósil se encuentre en directo vínculo a la icnoforma; b) - Que ambos elementos aparezcan asociados sin una relación directa. En la primera situación, que constituye la menos frecuente, generalmente el organismo productor muere repentinamente mientras generaba la traza, quedando el cuerpo fósil en contacto directo con la misma (e.g. fósil en el extremo de una traza de locomoción: Häntzschel, 1975; figura 12; página W26). En el segundo caso, si

bien no hay una asociación directa organismo fósil-traza, mediante la aplicación de ciertos parámetros es posible inferir, con cierto grado de aproximación, la pertenencia de la pista fósil a dicho organismo (Fortey y Seilacher, 1997). Desde otra perspectiva, también se han vinculado morfotipos icnológicos a ciertos organismos mediante un análisis de comunidades que contribuye a un mejor entendimiento de los diferentes aspectos relacionados a los ambientes depositacionales (Mikulás, 1999 con referencias).

En esta comunicación se analiza la asociación de algunos ejemplares de trilobites olénidos con distintos morfotipos asignados al icnogénero *Rusophycus*, en base a hallazgos en las unidades cambro-ordovícicas de la Cordillera Oriental Argentina. Se figuran ejemplares de este icnogénero en asociación con trilobites, y otros donde se aprecian marcas cefálicas. Por último, se destacan algunos aspectos referidos a la distribución estratigráfica de ciertos tipos icnológicos asig-

¹Instituto Superior de Correlación Geológica (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas - Universidad Nacional de Tucumán), Miguel Lillo 205, 4000 Tucumán.
insugeo@unt.edu.ar

nados tanto al icnogénero *Cruziana* como *Rusophycus* en los estratos de igual edad en dicha región.

Planteo del problema y antecedentes

Históricamente y basados en una perspectiva actualista se han asignado a ciertos organismos algunas de las trazas fósiles del registro geológico, interpretando su origen en la interacción actual de taxones equivalentes con el sustrato. Esta metodología puede considerarse correcta para lograr una primera aproximación, sin embargo no necesariamente prueba que sea el mismo organismo quien la realizó en diferentes tiempos geológicos. Ese análisis se complica aún más cuando se trabaja, como en este caso, sobre materiales del Paleozoico Inferior, donde no siempre se pueden aplicar los mencionados métodos de comparación actualísticos.

Un ser vivo deja registrado en el sustrato aspectos que reflejan tanto su morfología como su comportamiento ante determinadas condiciones ambientales, existiendo numerosos factores condicionantes que debieron incidir en la morfología final de la traza. Entre estos últimos pueden mencionarse como destacables, las características litológicas del sustrato (granulometría, contenido en agua, etc.) y el grado energético del ambiente donde quedó registrado. Dadas estas variables, un mismo organismo puede producir trazas diferentes ante un mismo comportamiento dependiendo del medio donde lo realice, así como diferentes organismos pueden producir trazas semejantes bajo las variables anteriormente mencionadas.

En la literatura geológica del Paleozoico Inferior no son frecuentes las situaciones donde se analizan las asociaciones traza-cuerpo fósil, destacándose el trabajo clásico de Osgood (1970), quien entre material logrado en el Ordovícico de Cincinnati figura *Rusophycus pudicum* Hall, asociado directamente al trilobite *Flexicaymene meeki* (Osgood, 1970: lámina 58, figuras 4-5). En esta misma obra, Osgood (1970) interpreta en base a su análisis morfológico y por coincidencia de elementos ventrales, a la icnoespecie *Rusophycus carleyi* (James) como producida por el trilobite *Isotelus maximus* (Locke) (Osgood, 1970, lámina 57, figuras 1,6; lámina 58, figuras 7-8; lámina 59, figura 6).

Desde diversas perspectivas, otros autores asignan distintas icnoespecies de *Cruziana* y *Rusophycus* a algunos géneros y especies de trilobites, entre ellos se menciona a Fenton y Fenton (1937 - *Rusophycus jenningsi/Olenellus*; *Cruziana irregularis/Olenélido*); Osgood (1970 - *Rusophycus cryptolithi/Cryptolithus*); Orłowski *et al.* (1970 - "*Rusophycus polonicus*" /Olénido); Crimes (1970a, 1970b - *Rusophycus/Olénido*); Seilacher (1970 - *Cruziana perucca/Trinucleido*); Bir-

kenmajer y Bruton (1971 - *Rusophycus sp./Boeckaspis*); Orłowski *et al.* (1971 - *Rusophycus polonicus/Olénido*); Bergström (1973a - *Cruziana dispar/Olenélido*); Osgood y Drennen (1975 - *Rusophycus bilobatum/Dalmanites*); Crimes (1975 - *Rusophycus didymus/Olénido*); Garlock e Isaacson (1977 - *Cruziana pudica/Homalonótido*); Baldwin (1977 - *Rusophycus morgati/Plesiomogalaspis*); Pickerill y Forbes (1979 - *Cruziana cf. pudica/Caliménido*); Pickerill y Fillion (1984 - *Rusophycus morgati/Isotelínido-Asáfido*); Brandt *et al.* (1995 - *Rusophycus carleyi/Isotelus*); Hannibal (1996 - *Rusophycus pudicum/Flexicalymene*); Fortey y Seilacher (1997 - *Cruziana semiplicata/Maladioidella cf. colcheni*); Fortey y Owens (1999a - *Rusophycus/Ogygynus armoricanus*); Mángano *et al.* (2001 - Cruzianas del "grupo *rugosa*" /Asáfidos) y Mángano *et al.* (2002 - *Rusophycus moyensis / olenimorfo*).

En esta oportunidad destacaremos el caso de Fortey y Seilacher (1997), quienes mediante el análisis de material logrado en niveles del Cámbrico Superior en la Formación Andam (Omán), mencionan para estos afloramientos al trilobite *Maladioidella cf. colcheni* Shergold *et al.* como productor de la icnoespecie *Cruziana semiplicata* Salter. En dicho trabajo se proponen una serie de elementos a tener en cuenta para asignar, con un cierto grado de seguridad, una traza a un fósil asociado. Sin perjuicio de lo anteriormente señalado, Fortey y Seilacher (1997) destacan el hecho que una misma traza puede ser realizada a la vez por organismos diferentes, ya que *C. semiplicata* Salter también constituye una forma frecuente en el Tremadociano mientras que *Maladioidella* es un género restringido al Cámbrico. En este análisis, concluyen que la icnoespecie *C. semiplicata* cámbrica difiere en ciertos detalles morfológicos menores respecto a su equivalente del Ordovícico, dejando así abierta la posibilidad que un trilobite distinto sea su productor (Fortey y Seilacher, 1997).

En la bibliografía paleontológica del Eopaleozoico argentino y sudamericano no existen situaciones donde se hayan descrito fósiles vinculados a sus trazas. Sí se registra una estructura rusofiforme donde se aprecian algunas impresiones cefálicas y de espinas genales del organismo productor, tal es el caso de *Cruziana bonariensis* (Borrello, 1966: lámina 18) en la Formación La Tinta de las Sierras Australes de Buenos Aires. Con posterioridad y dado que la traza constituye una forma de reposo o nidificación, la asignación fue rectificada por Aceñolaza (1978) quién la nomina *Rusophycus bonariensis* (Borrello).

Mángano *et al.* (2001), siguiendo los parámetros de análisis de Bergström (1973b, 1976), sugieren que los trilobites asáfidos habrían sido productores de

las cruzianas del “grupo *rugosa*” en el Arenigiano del norte argentino, sin contar con cuerpos fósiles asociados a las trazas. De igual manera y más recientemente, Mángano *et al.* (2002) presentan una nueva forma asignada al icnogénero *Rusophycus* que vinculan, siguiendo los esquemas propuestos por Fortey y Owens (1990a, b), a trilobites del tipo olenimorfos.

Los ejemplares estudiados en este trabajo se encuentran depositados en la colección de paleontología de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo (Universidad Nacional de Tucumán) bajo las siglas PIL 14.988 y PIL 14.989.

Descripción y discusión del material

El material analizado en esta oportunidad es diferenciado en dos categorías:

A) Ejemplares de trilobites asignados al olénido *Angelina hyeronimi* (Kayser) en asociación con *Rusophycus* isp. A (figura 2. A, PIL 14.988) y B) *Rusophycus polonica* (Seilacher) con marcas cefálicas y coxales de sus organismos productores (figura 3. B, PIL 14.989).

A) *Angelina hyeronimi* (Kayser) en asociación con *Rusophycus* isp. A

Este material proviene del tramo medio–superior de la Formación Casa Colorada aflorante en la Quebrada de Moya (quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy). Los afloramientos analizados se ubican sobre el flanco oriental de la quebrada de Humahuaca, cruzando el cauce del río Grande, en los alrededores de la localidad del Angosto de Chucalezna (figura 1.A).

La Formación Casa Colorada (Harrington 1957; *emend.* López y Nullo, 1969) reemplaza y categoriza la nominación informal de “*Casa Colorada Shales*” dada por Harrington (1957) a los niveles pelíticos de la comarca de la quebrada de Humahuaca. Esta unidad fue definida en los afloramientos de la quebrada homónima en las Cumbres de Alfarcito, en cercanías a la ciudad de Tilcara. En términos generales litológicamente está representada por areniscas finas y pelitas negras a verdosas, con esporádicas intercalaciones arenosas en bancos amalgamados de hasta 50 cm de espesor. Dichos niveles son más frecuentes, para la sección de la quebrada de Moya, en la parte inferior y superior del perfil. Esta unidad formacional es parcialmente equivalente a la Formación Lampazar (Harrington, 1957; Moya, 1988), y al sector pelítico inferior de la Formación Santa Rosita (Turner, 1960; Moya, 1988).

La totalidad de la unidad se desarrolla dentro de la biozona del trilobite *Parabolina (N.) frequens argentina* (Kayser) de edad cámbrico tardía–ordovícica temprana. Sin perjuicio de lo anteriormente señala-

do, actualmente se asignaría al Cámbrico Superior alto gran parte de la Formación Casa Colorada y unidades equivalentes en base al hallazgo de las biozonas de *Iapetognathus* y *Cordylodus lindstromi* (Conodonts) en los niveles arenosos que se suceden a la unidad aquí analizada, (Aceñolaza, 1998; Rao, 1999; Tortello *et al.*, 1999; Sánchez, 2000).

Descripción. Nivel arenoso fino/medio de 3,5 cm de espesor promedio con una importante bioturbación que aparece asociada a fragmentos de trilobites (figura 2. A, a–b). Las trazas fósiles se asignan a *Rusophycus* isp. A, y presentan una clara diferenciación en dos tamaños. Los de mayores dimensiones, en un número de 4 ejemplares, presentan longitudes de entre 2 y 2,5 cm, un ancho que varía entre 1,4 y 1,8 cm, mientras que profundizan respecto al plano de estratificación entre 0,3 y 0,6 cm. El grupo de menores dimensiones está representado por 3 ejemplares con un ancho variable entre 0,6 y 0,9 cm, longitud entre 0,9 y 1,3 cm y un relieve que no supera los 0,4 cm. En algunos de los ejemplares, tanto pequeños como grandes se aprecian marcas apendiculares escasamente desarrolladas y de un relieve que no supera los 0,05 cm. Dado que en algunos casos existe superposición de morfotipos, los márgenes se aprecian ligeramente difusos. Las trazas anteriormente descritas se asocian a dos ejemplares fósiles asignados al olénido *Angelina hyeronimi* (Kayser) (figura 2.B). El de mayor tamaño, que se interpreta como productor de los *Rusophycus* isp A grandes, constituye un tóraco–pigidio bien conservado (figura 2.A, C/D), mientras que el ejemplar más pequeño se aprecia completo, pertenece a la misma especie, y se interpreta como productor de los *Rusophycus* isp. A de menores dimensiones (figura 2.A, E/F)

Discusión. Fortey y Seilacher (1997) proponen ciertos criterios a seguir para conferirle fiabilidad a una asociación indirecta traza–organismo productor. Ellos son: 1) Asociación cercana en muestras de campo; 2) Rangos estratigráficos concurrentes; 3) Número mínimo de candidatos disponibles que pudieran haber realizado la traza; 4) Coherencia en la relación de tamaño traza / organismo productor; 5) Rangos biogeográficos consistentes tanto para la traza como para el supuesto organismo productor.

Tras el análisis de estos aspectos para la situación aquí descrita, tenemos que:

1) Asociación cercana en muestras de campo: se dispone de material en asociación cercana. Tanto el ejemplar de *Angelina hyeronimi* (Kayser) como *Rusophycus* isp. A se encuentran en una misma pieza de roca y a escasos centímetros unos de otros, hallándose además un segundo ejemplar de diferente tamaño de la misma especie en asociación a una traza semejante y de menor tamaño (figura 2.A, PIL 14.988).

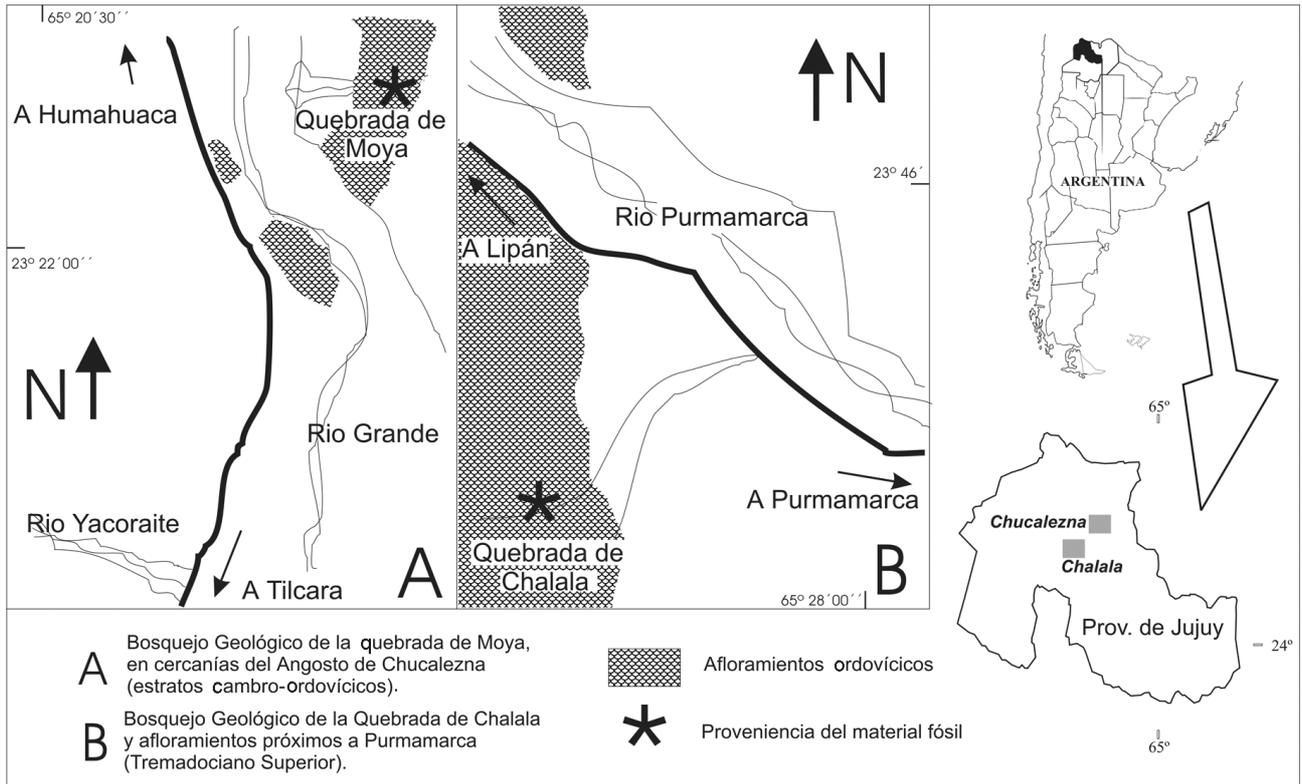


Figura 1. Bosquejo geológico y ubicación de las localidades fosilíferas en la provincia de Jujuy, noroeste de Argentina. **A.** Quebrada de Moya, en cercanías al Angosto de Chucalezna. **B.** quebrada de Chalala, en proximidades del pueblo de Purmamarca / *Location map of fossiliferous localities in Jujuy province, northwestern Argentina. A.* Moya Creek, near Angosto de Chucalezna. *B.* Chalala Creek, close to Purmamarca town.

2) Rangos estratigráficos concurrentes: ambos elementos presentan una concurrencia estratigráfica digna de ser destacable, existiendo una gradual disminución en el número de ejemplares estratigráficamente tanto hacia arriba como hacia abajo. El tipo morfológico de *Rusophycus* isp. A aparece frecuentemente en la base de delgados niveles arenosos interstratificados a las pelitas de la Formación Casa Colorada. No ha sido localizado en los niveles arenoso-cuarcíticos de la suprayacente Formación Alfarcito y se registra en menor proporción en la Formación Rupasca (López y Nullo, 1969), unidad que le sigue a la anterior. El olénido *Angelina hyeronimi* (Kayser) desarrolla su máxima frecuencia de registro en la Formación Casa Colorada, declinando notablemente hasta casi desaparecer en los niveles arenosos de las unidades suprayacentes, a pesar que en otras localidades de la región, el registro se continúa hasta la parte inferior de la biozona de *Kainella meridionalis* Kobayashi.

3) Número mínimo de candidatos disponibles que pudieran haber realizado la traza: este punto puede constituir el elemento de mayor discusión ya que existe un buen número de olénidos con capacidad de realizar este tipo de traza. Esta relativa abundancia de posibilidades constituye el elemento que le confiere algún grado de inseguridad al vínculo que aquí se propone.

4) Relación entre el tamaño de la traza y organismo productor coherentes: no caben dudas que la relación tamaño de traza y organismo productor se verifica correctamente en el caso aquí analizado, situación que se ve ratificada por la existencia de un ejemplar de menores dimensiones en la misma muestra, asociado a su vez a una traza coherente en tamaño con este último. Consideramos que esta situación no hace más que apoyar la asignación propuesta de organismo productor / icnofósil resultante (figura 2).

5) Rangos biogeográficos consistentes para ambos: este punto resulta dificultoso de analizar, ya que no se disponen de otros elementos de control más que con los que aquí se cuenta, al no existir análisis semejantes en otros sectores de la cuenca Central Andina Sudamericana. En el ámbito regional del noroeste argentino podemos señalar que, si bien no hemos localizado otras trazas asociadas a fósiles, es frecuente hallar en unidades equivalentes tanto el morfotipo de *Rusophycus* isp. A como el olénido *Angelina hyeronimi* (Kayser). Concluyendo, podemos interpretar que al menos para los afloramientos de la región noroeste de Argentina, este punto podría considerarse satisfactoriamente cubierto. Esta situación se prevee mejorará junto al avance de los estudios paleontológicos en un ambi-

Figura 2. **A**, Pieza con *Angelina hyeronimi* (Kayser) asociada a *Rusophycus* isp. **A** de la Formación Casa Colorada aflorante en la quebrada de Moya, Jujuy. Trilobites señalados se corresponden a las trazas según tamaño (a–a; b–b) (x 1,2; PIL 14.988). **B**, Ejemplar completo de *Angelina hyeronimi* (Kayser) de los niveles superiores de la Fm. Lampazar (Cámbrico Superior, Sierra de Cajas, Jujuy) (x 1,1). **C**, Ejemplar grande de *Angelina hyeronimi* (Kayser) (x1). **D**, *Rusophycus* isp. **A** asignado al trilobite anterior (x 1). **E**, Ejemplar pequeño de *Angelina hyeronimi* (Kayser) (x 2). **F**, *Rusophycus* isp. B asignado al trilobite anterior (x 2). / **A**, *Angelina hyeronimi* (Kayser) associated to *Rusophycus* isp. **A**. from Casa Colorada Formation at Moya Creek, Jujuy. Pointed trilobites correspond to similar sized trace (a–a, b–b) (x 1,2, PIL 14.988). **B**, Complete specimen of *Angelina hyeronimi* (Kayser) from the upper levels of the Lampazar Formation (Upper Cambrian, Cajas Range, Jujuy) (x 1,1). **C**, Large *Angelina hyeronimi* (Kayser) (x 1). **D**, *Rusophycus* isp. **A** assigned to the last mentioned trilobite (x 1). **E**, Small sized *Angelina hyeronimi* (Kayser) (x 2). **F**, *Rusophycus* isp. **B** referred to the last trilobite (x 2).

to más amplio, como las secuencias cambro–ordovícicas del sur de Bolivia.

Dado que tres de los cinco puntos de análisis pueden considerarse satisfactoriamente cubiertos, se concluye que *Angelina hyeronimi* (Kayser) constituye el organismo productor de *Rusophycus* isp. A. para el material analizado en los estratos cambro–ordovícicos de la Formación Casa Colorada en la quebrada de Humahuaca, Jujuy.

B) *Rusophycus polonica* (Seilacher) con marcas ce-fálicas de sus productores

Este material proviene de los niveles arenoso pelíticos que fueran nominados por Harrington (in Harrington y Leanza, 1957) como “lutitas Coquena”, de amplio desarrollo en el sector inferior y medio de la quebrada de Purmamarca (quebrada de Chalala, Jujuy) (figura 1.B). La secuencia allí aflorante está representada por una sucesión plegada y fallada de

areniscas y lutitas, con esporádicas intercalaciones cuarcíticas, de coloraciones amarillentas y verdosas que contienen una abundante fauna fósil.

Estos niveles fueron ampliamente estudiados por numerosos autores, tales como Keidel (1917), De Ferraris (1940), Kobayashi (1936, 1937) y Harrington (1938). Posteriormente sobre los mismos trabajarían Ramos *et al.* (1967), y más recientemente Tortello (1996). A lo largo del perfil aflorante en la quebrada de Chalala se desarrolla la biozona de *Notopeltis orthometopa* (Trilobita), con elementos que ratifican una edad tremadociana superior para la secuencia allí aflorante (Tortello, 1996).

Taxonomía icnológica

Rusophycus polonica (Seilacher 1970)

1963 *Rusophycus* sp., Radwanski y Roniewicz, lámina 2, figuras 1–8.

1970 "*Rusophycus polonicus*", Orłowski *et al.*, lámina 3, b-c, e. (*nomen nudum*)

1970 *Cruziana polonica* ichnosp. nov., Seilacher.

1971 *Rusophycus polonicus* Orłowski *et al.*

. partim 2002 *Rusophycus moyensis* n. isp., Mángano *et al.* figura 3 A-C, partim figura 4 y figura 6.

Descripción. Nivel arenoso medio de 3,6 cm de espesor ligeramente bioturbado en su base (figura 3.A). Se aprecia la presencia de dos ejemplares bien preservados que se asignan a *Rusophycus polonica* (Seilacher) (figura 3.A-C) y un ejemplar de escasa conservación asignado a *Rusophycus* isp. (figura 3.Ac). Asimismo, en la misma pieza se observa un ejemplar bien preservado y de reducidas dimensiones de *Monomorphichnus* isp. (figura 3.Ad).

Rusophycus polonica (Seilacher) constituye una traza bilobulada lisa, pequeña, con una longitud variable de entre 1,2 a 1,4 cm, ancho entre 0,9 y 1,2 cm, profundizando 0,3 a 0,5 cm bajo el plano de estratificación. Los lóbulos se presentan ligeramente abiertos hacia su sector anterior y están separados por una depresión central subelíptica de hasta 1 mm de profundidad ubicada en la parte medio/anterior de la traza. En dicha depresión pueden observarse ocasionalmente las marcas coxales del organismo productor. El material aquí descrito se destaca por presentar marcas de las espinas cefálicas del trilobite que lo generó. Las mismas se presentan subparalelas y con una longitud de hasta 0,7 cm, y partiendo desde el margen anterior se desarrollan en sentido opuesto distanciándose de la traza (figura 3.A-C).

Discusión. La historia taxonómica de la icnoespecie *Rusophycus polonica* (Seilacher) es compleja e interesante. *R. polonica* (Seilacher) es mencionada y figurada por primera vez como "*Rusophycus* sp." por Radwanski y Roniewicz (1963). Años más tarde y sorprendentemente en una misma publicación (Crimes y Harper, 1970) es presentada de distinta manera por autores diferentes: "*Rusophycus polonicus*" constituye la nominación informal dada por Orłowski *et al.* (1970) (*nomen nudum*); mientras que Seilacher (1970) formaliza correctamente su taxonomía nominándola *Cruziana polonica*. Actualmente el material tipo considerado por Seilacher como *Cruziana* se adscribe al icnogénero *Rusophycus*, situación por la que nominamos el material aquí descrito como *Rusophycus polonica* (Seilacher).

El reducido tamaño de *Rusophycus polonica* (Seilacher), su ubicación estratigráfica en la secuencia tremadociana, y las marcas de espinas cefálicas de considerables dimensiones, similares a las presentes en ciertos asáfidos, ptycopáridos, facópidos y olénidos, hace que se sospechen a dichas familias de trilobites como productores de la traza. A pesar que no se han encontrado asociaciones directas de *Rusophycus polonica* (Seilacher) y trilobites o restos

de ellos, la secuencia en la que se halló el material es reconocida por la abundancia de éstos (Harrington y Leanza, 1957; Tortello, 1996 con referencias). Si bien los trilobites asáfidos, ptycopáridos y facópidos son proporcionalmente más abundantes que los olénidos en la secuencia donde se logró el material, entre cualquiera de ellos podría encontrarse el productor de icnoforma. Tras estudiar las proporciones generales de la traza y las marcas de espinas genales, el espectro de posibles productores disminuye, pudiendo destacar entre los asáfidos a los géneros *Asaphellus*, *Basiliela* y *Notopeltis*. Los caracteres morfológicos de los dos primeros géneros en relación al tamaño general de la traza, permite considerar a ciertos estadios ontogenéticos primigenios de *Asaphellus* y *Basiliela* como posibles productores de *Rusophycus polonica* (Seilacher). Asimismo, es poco probable que *Notopeltis* haya sido el productor de *Rusophycus polonica* (Seilacher) dada su particular morfología cefálica, no coincidente en términos generales con la traza (espinas genales particularmente separadas del tórax). Entre los facópidos sospechados de generar esta traza se encuentra el género *Pliomeroides* Harrington y Leanza, por la presencia de espinas genales de similar morfología y dimensiones. *Apatokephalus* Brogger constituye el único ptycopárido presente en la secuencia, que podría haber realizado la traza. Por último, a pesar de ser los olénidos proporcionalmente minoritarios, y sin que se pueda aproximar más en este aspecto, se mencionan como posibles productores a los géneros *Angelina*, *Bienvillia*, *Parabolinella*, *Parabolinopsis*, *Plicatolina*, *Protopeltura* y *Saltaspis*.

Dada la situación antes mencionada, se destaca la variabilidad de géneros que podrían ser, en primera instancia, los productores de *Rusophycus polonica* (Seilacher), resultando muy necesario contar con la asociación de un cuerpo fósil y una traza fósil para darle un sustento valioso al vínculo. Asimismo, si bien los agnóstidos constituyen una reconocida asociación en la mencionada secuencia, son descartados como productores de la traza ya que se caracterizan, entre otras cosas, por no presentar espinas cefálicas tales como las registradas en esta oportunidad.

Para finalizar con el análisis de esta asociación, se sinonimiza parcialmente el material asignado a *Rusophycus moyensis* por Mángano *et al.* (2002), dado que no existen elementos concretos ni una unidad taxonómica común entre los elementos analizados para la definición de la icnoforma. A esta situación se suma la existencia de la icnoespecie *R. polonica* (Seilacher), que incluye gran parte de los elementos caracterizados en *R. moyensis* Mángano *et al.* En esta icnoespecie, los autores mencionados unifican elementos claramente asignables a *R. polo-*

Figura 3. A, a–b. *Rusophycus polonica* (Seilacher) con marcas del margen cefálico y espinas genales asimilables en sentido amplio a trilobites olenidos. **c. *Rusophycus polonica*** (Seilacher) regularmente conservado. **d.** Traza pequeña asignada a *Monomorphichnus* isp. (x 0,8, PIL 14.989). **B.** Acercamiento del ejemplar b (x 1,2). **C.** Acercamiento del ejemplar a (x 1,2) / **A, a–b. *Rusophycus polonica*** (Seilacher) with mould of cephalic margin and genal spines referred to olenid trilobites. **c.** Regularly preserved *Rusophycus polonica* (Seilacher) **d.** Small trace assigned to *Monomorphichnus* isp. (x 0,8, PIL 14.989).

nica (Seilacher) junto a un espectro de formas que podrían presentar independencia taxonómica.

Se destaca que los autores de *R. moyensis* (Mángano *et al.*, 2002) mencionan la imposibilidad de encontrar en un solo ejemplar todos los rangos morfológicos que caracterizan la icnoespecie, designando por ello una “serie tipo” entre los elementos de la colección de paleontología de invertebrados del Instituto Miguel Lillo (PIL 14.879–14.910), situación que a mi entender facilitó la agrupación de formas diferentes bajo una misma nominación. Asimismo, Mángano *et al.* (2002) destacan que *R. polonicus* (*sic*) suele presentar mayores dimensiones, sin embargo y a la vez, mencionan que los rangos de tamaños más frecuentes coinciden plenamente entre ambas formas. Esta situación de supuesto mayor tamaño se contradice con el material figurado por Radwanski y Roniewicz (1963), donde el espectro de tamaños es amplio e incluye formas de dimensiones análogas a las aquí analizadas. Por último y tal como anteriormente fuera señalado, el carácter variable de tamaño no es considerado, salvo raras excepciones, una buena icnotaxobase (Pickerill, 1994; Bromley, 1996; Mángano *et al.*, 2002).

Los elementos presentados para justificar la independencia icnotaxonómica de *R. moyensis* son el área central menos expuesta (marcas coxales), las nítidas rasguñaduras sobre los lóbulos, el menor tamaño de la traza, y la inexistencia de marcas de espinas pleurales. Esta justificación de Mángano *et al.* (2002) adolece de problemas icnotaxonómicos, ya que la totali-

dad de elementos también se hallan representados con mayor o menor frecuencia en *Rusophycus polonica* (Seilacher).

Por último, y como elemento adicional de análisis, Mángano *et al.* (2002) consideran todos los caracteres de la traza como variables, al mencionar que “En el caso de *R. moyensis* Mángano *et al.*, la variabilidad morfológica fue controlada por el nivel de penetración en el sedimento en relación a la interfase arena–fango, la postura de excavación y la naturaleza del sustrato” (*sic*).

Dado los elementos antes discutidos, se desaconseja el uso de *Rusophycus moyensis* tal cual fuera definido por Mángano *et al.* (2002), para los elementos que presentan las características antes mencionadas, destacando que bajo esta nominación se encuentran unificados elementos diferentes, entre ellos, el correctamente definido *Rusophycus polonica* (Seilacher).

Algunas consideraciones sobre la distribución estratigráfica de *Cruziana* y *Rusophycus* en la Cordillera Oriental Argentina

En esta oportunidad se considera que la mayoría de las trazas de desplazamiento y reposo de artrópodos en las secuencias cambro–ordovícicas del norte argentino fueron realizadas por trilobites. Si bien ésta es una base teórica, partimos del hecho que no se registran en la bibliografía paleontológica de la Cordillera Oriental otros organismos con extremidades que puedan incidir en el sustrato y realizar formas

semejantes a *Cruziana* o *Rusophycus*. Como único antecedente, se menciona que el autor ha podido observar un organismo trilobitomorfo proveniente de las lutitas grisáceas de la Formación Casa Colorada aflorantes en la Sierra de Tilcara, que estaría en capacidad de generar estructuras tipo rusofiformes similares a las aquí analizadas (colección personal Cristian Escudero, Jujuy).

La distribución estratigráfica de las diferentes formas de *Cruziana* y *Rusophycus* en la Cordillera Oriental, vinculadas al desarrollo bioestratigráfico de la zonación de trilobites (Harrington y Leanza, 1957; Waisfeld, 1996, Tortello *et al.*, 1999), nos permite hacer una serie de observaciones que podrían aproximar las relaciones entre los organismos productores y las trazas resultantes. Este análisis se realiza sin perjuicio que algunas trazas fósiles de reducidas dimensiones puedan ser efectuadas por los organismos productores de trazas de mayores dimensiones con estadíos ontogenéticos tempranos. Esta situación no sucede a la inversa, ya que algunos grupos que se asignan como productores de las trazas menores (eg. olénidos), no alcanzan en ningún momento a presentar grandes dimensiones, por lo tanto existe una mayor fiabilidad para las asignaciones de las formas con reducidas dimensiones (figura 4).

Es así que:

* Los organismos productores de las formas de *Rusophycus* y *Cruziana* de pequeñas y medianas dimensiones que se registran en la Formación Campanario (Grupo Mesón) se restringen dentro de la misma clase al Orden Ptychopariida Richter, y dentro de él posiblemente a la Familia Olenidae Burmeister (*Rusophycus leifeirikssoni* Bergström y *Rusophycus* isp. entre los más destacados).

* En el caso de los niveles incluidos en la transición cambro–ordovícica (base de la Formación Santa Rosita), donde coexisten formas de *Rusophycus* y *Cruziana* de reducidas y medianas dimensiones (más frecuentes) con otras más grandes (menos frecuentes), se considera como los probables organismos productores para el primer grupo a las familias Olenidae Burmeister y Hapalopleuridae? Harrington y Leanza [ej. *Rusophycus carbonarius* Dawson, *R. polonica* (Seilacher)]. Para las formas de dimensiones mayores que aparecen por sobre los niveles antes mencionados, se asignan tanto a la familia Olenidae Burmeister como Asaphidae Burmeister (ej. *Rusophycus latus* Webby/Asaphidae–Olenidae?; *Cruziana semiplicata* Salter, *Cruziana omanica* Seilacher /Asaphidae– Olenidae).

* Mientras se asciende estratigráficamente en el Grupo Santa Victoria, y en tiempos post–tremadocianos, son abundantes los niveles con *Cruziana* de grandes dimensiones (asignables en su mayoría al

denominado “grupo *rugosa*”). En esta oportunidad, y tal como fuera anteriormente señalado por Mángano *et al.* (2001), se infieren mayoritariamente producidas por elementos de la familia Asaphidae Burmeister. Es en el Arenig Temprano donde se registra una importante diversificación de los Asáfidos en detrimento de otros grupos, situación que se manifiesta en la adaptabilidad de los primeros a los ambientes marinos marginales.

Consideraciones paleoambientales y paleoecológicas

En las secuencias cambro–ordovícicas del norte argentino se reconocen diferentes posiciones paleobatimétricas así como distintas situaciones paleoambientales que son enmarcados en el borde occidental del Gondwana.

El desarrollo de las diferentes asociaciones icnológicas en la Cordillera Oriental está fuertemente vinculado al contexto anteriormente mencionado, ya que dicha caracterización paleoambiental de la región es la que determina su paleoecología y la presencia de determinadas icnoasociaciones en detrimento de otras.

Durante gran parte del Paleozoico Inferior la región noroeste de Argentina se caracterizaba por la presencia de un elemento positivo que constituía la prolongación norte del Cratón del Río de la Plata (“Cratógeno Central” *sensu* Braccini, 1960 o “Umbral de Lipán” *sensu* Moya, 1988). Éste generaba una gran plataforma somera alrededor de ella, con un variado espectro paleoambiental producto de la interacción de elementos marinos marginales y continentales. Se considera que el mencionado elemento positivo habría presentado exposición subaérea en ciertos períodos y zonas, situación que se ve reflejada tanto por la presencia de grietas de desecación en la Formación Santa Rosita en diferentes localidades (e.g. quebrada de Humahuaca, Angosto de Lampazar), así como por las facies deltaicas descriptas en la Formación Acoite (Astini y Waisfeld, 1993; Astini, 1994).

El mayor conocimiento sobre las asociaciones icnológicas de la región se da en los ambientes litorales someros del mencionado marco paleogeográfico, dispuestos marginalmente al Cratógeno Central. Facies arenosas con una importante impronta mareal han sido ampliamente descriptas para las unidades cambro–ordovícicas de la región (e.g. Sánchez y Salfity, 1999; Mángano *et al.*, 1996; Moya, 1988, 1998), donde habrían existido zonas con cierta restricción que generaban un mayor estrés ambiental. Este tipo de paleoambientes han sido mencionados por Astini y Waisfeld (1993),

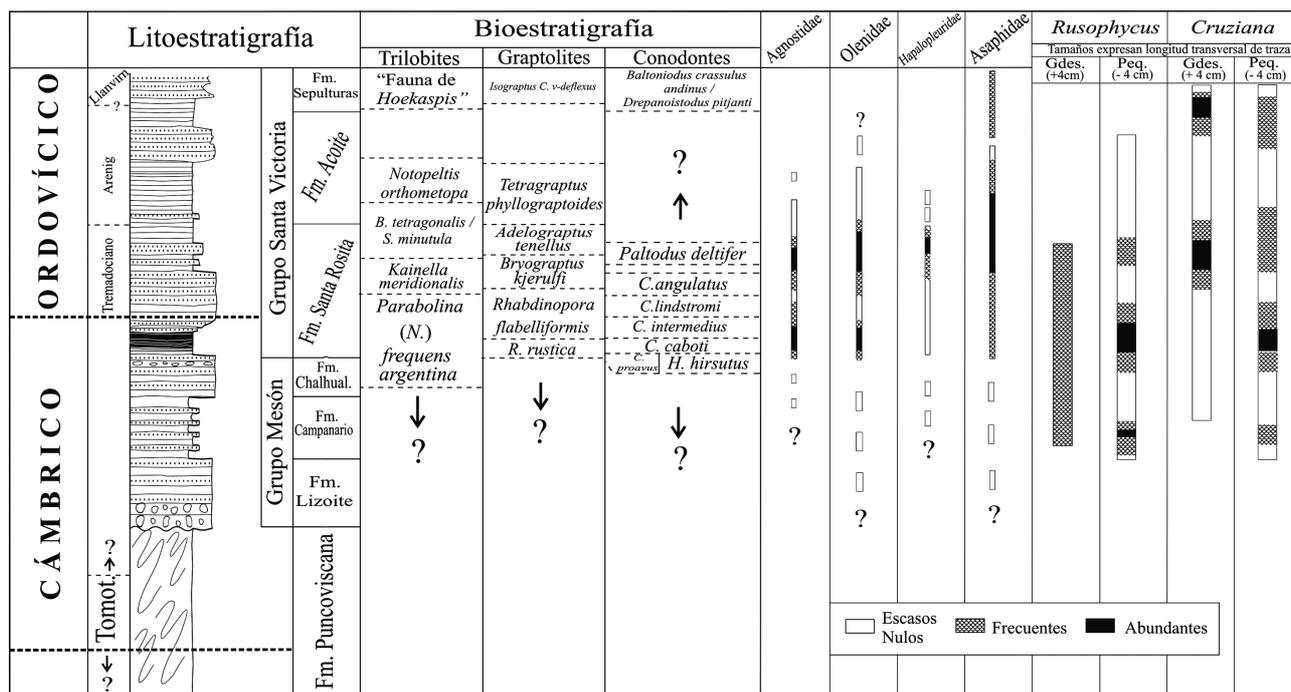


Figura 4. Esquema estratigráfico y bioestratigráfico integrado para el cambro-Ordovícico del sector medio de la Cordillera Oriental Argentina. Distribución estratigráfica y abundancia relativa de familias de trilobites vinculadas a formas y tamaños de algunas de sus trazas fósiles (*Cruziana* y *Rusophycus*). Bioestratigrafía basada en Toro, 1993; Moya *et al.*, 1994; Moya 1988, 1998; Aceñolaza, 1998; Rao, 1999 y Tortello *et al.*, 1999 con referencias / *Integrated stratigraphic and biostratigraphic scheme of Cambrian – Ordovician strata outcropping in the middle sector of the Argentine Cordillera Oriental. Relative abundance and distribution of trilobite families related to different sizes and forms of Rusophycus and Cruziana.* (Biostratigraphy based in Moya 1988, 1998; Moya *et al.*, 1994; Toro, 1993; Aceñolaza, 1998; Rao, 1999 and Tortello *et al.*, 1999 with references).

Astini (1994), Aceñolaza *et al.* (1996), Sánchez (1997), Mángano *et al.* (2001), Mángano y Buatois (2002) y recientemente por Aceñolaza y Aceñolaza (2002).

Asimismo, es destacable el hecho que dicha situación se ve reflejada en una menor diversidad de las asociaciones de trazas fósiles para estos ambientes restrictos.

Por último, la ausencia de clásicas asociaciones icnológicas de aguas profundas en todo el ámbito de la Cordillera Oriental Argentina ratifica la presencia de este contexto somero, marginal y marino, y un espectro paleoambiental poco conocido.

Conclusiones

Las secuencias cambro-ordovícicas de la Cordillera Oriental Argentina son conocidas por la abundancia de trazas fósiles e icnofósiles, destacándose en esta oportunidad el hallazgo de trilobites en asociación a sus trazas fósiles: *Angelina hyeronimi* (Kayser) – *Rusophycus* isp. A (figura 2).

Asimismo se amplía el espectro de posibles generadores de *Rusophycus polonica* (Seilacher), mencionando a los trilobites asáfidos, ptycopáridos, facópidos y olenidos, en base a la aparición de algunos elementos morfológicos típicos de estos grupos en sus trazas (figura 3).

Tanto las asociaciones icnológicas como los caracteres sedimentarios ratifican la existencia, para gran parte de la transición cambro-ordovícica en la región noroeste de Argentina, de ambientes marinos marginales, con profundización esporádica y zonas localizadas de restricción ambiental variable.

Se realizan observaciones respecto a la distribución estratigráfica de diferentes formas de desplazamiento y reposo (asignadas a los icnogéneros *Cruziana* y *Rusophycus*), en relación a la distribución bioestratigráfica de distintas familias de trilobites. Se proponen a algunas de ellas como posibles productoras de ciertas formas icnológicas (*Rusophycus latus* Webby/Asaphidae–Olenidae?; *Rusophycus carbonarius* Dawson, *Rusophycus leifeiriksoni* Bergström, *Rusophycus polonica* (Seilacher), *Cruziana semiplicata* Salter, *Cruziana omanica* Seilacher /Olenidae, Asaphidae, Phacopidae) (figura 4).

Agradecimientos

Se agradece a los árbitros de esta contribución las enriquecedoras observaciones. R. Fortey, A. Seilacher, F. Aceñolaza y S. Esteban contribuyeron con acertados comentarios en diferentes aspectos del manuscrito. D. Ruiz Holgado y E. Gómez realizaron amablemente la parte gráfica de esta comunicación. Este trabajo fue financiado por la Fundación Antorchas y el Instituto Superior de Correlación Geológica (CONICET-UNT).

Bibliografía

- Aceñolaza, F.G. 1978. El Paleozoico Inferior de Argentina según sus trazas fósiles. *Ameghiniana* 15: 15–64.
- Aceñolaza, G.F. 1998. Graptolites, conodonts and trilobites of uppermost Cambrian and Lower Ordovician age from Jujuy Province, northern Argentina. *Temas Geológico-Mineros* 23: 145–147.
- Aceñolaza, G.F. y Aceñolaza, F.G. 2002. Icnología de la Formación Sepulturas (Ordovícico) en el Espinazo del Diablo, Cordillera Oriental Argentina. *Ameghiniana*, 39: 491–499.
- Aceñolaza, G.F., Tortello, M.F. y Esteban, S.B. 1996. Oxygen deficient facies of Lower Paleozoic age in Northwestren Argentina. *Serie de Correlación Geológica* 12: 15–22.
- Astini, R. 1994. Interpretación estratigráfica de la Formación Sepulturas (Ordovícico Inferior) y unidades análogas del noroeste argentino: La aloformación Sepulturas. *5º Reunión Argentina de Sedimentología* (San Miguel de Tucumán): 9–14.
- Astini, R. y Waisfeld, B.G. 1993. Análisis estratigráfico y paleoambiental del Ordovícico Inferior (Formaciones Acoite y Sepulturas) al oeste de Purmamarca, Cordillera Oriental Argentina. *12º Congreso Geológico Argentino* (Mendoza) 1: 96–106.
- Baldwin, C.T. 1977. *Rusophycus morgati*: an asaphid produced trace fossil from the Cambro-Ordovician of Brittany and Northwest Spain. *Journal of Paleontology* 51: 411–425.
- Bergström, J. 1973a. Lower Palaeozoic trace fossils from eastern Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences* 13: 1613–1633.
- Bergström, J. 1973b. Organization, life and systematics of trilobites. *Fossils and Strata* 2: 69 pp.
- Bergström, J. 1976. Lower Palaeozoic trace fossils from Eastern Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences* 13: 1613–1633.
- Birkenmajer, K. y Bruton, D.L. 1971. Some trilobite resting and crawling traces. *Lethaia* 4: 303–319.
- Borrello, A.V. 1966. Fascículo V. Trazas, restos tubiformes y cuerpos fósiles problemáticos de la Formación La Tinta, Sierras Septentrionales – Provincia de Buenos Aires. En: A.V. Borrello (ed.), *Paleontografía Bonaerense*. Provincia de Buenos Aires, Gobernación, Comisión de Investigación Científica: 42 pp.
- Braccini, I.O. 1960. Lineamientos principales de la evolución estructural de la Argentina. *Petrotecnica* 25: 63–94.
- Brandt, D.S., Meyer, D.L. y Lask, P.B. 1995. *Isotelus* (Trilobita) “hunting burrow” from the Cincinnati, Ohio. *Journal of Paleontology* 69: 1079–1083.
- Bromley, R.G. 1996. *Trace fossils-Biology, taphonomy and applications*. Chapman & Hall, London, 361 pp.
- Crimes, T.P. 1970a. The significance of trace fossils in sedimentology, stratigraphy and palaeoecology with examples from Lower Palaeozoic strata. En: T.P. Crimes y J.C. Harper (eds.), *Trace fossils. Geological Journal, Special Issue*, Londres 3: 91–100.
- Crimes, T.P. 1970b. Trilobite tracks and other trace fossils from the Upper Cambrian of North Wales. *Geological Journal* 7: 47–68.
- Crimes, T.P. 1975. The production and preservation of trilobite resting and furrowing traces. *Lethaia* 8: 35–48.
- Crimes, T.P. y Harper, J.C. 1970. Trace Fossils 2. *Geological Journal Special Issue*, 219 pp.
- De Ferraris, C.I.C. 1940. [*Corrimientos de bloques de montaña en los alrededores de Purmamarca (Jujuy)*]. Tesis del Museo de La Plata 1: 68 pp. Inédita].
- Fenton, C.L. y Fenton, M.A. 1937. Trilobite nests and feeding burrows. *American Midland Naturalist* 18: 446–451.
- Fortey R.A. y Seilacher, A. 1997. The trace fossil *Cruziana semiplicata* and the trilobite that made it. *Lethaia* 30: 105–112.
- Fortey, R.A. y Owens, R.M. 1999a. Feeding habits in trilobites. *Palaentology* 42: 429–465.
- Fortey, R.A. y Owens, R.M. 1999b. Evolutionary radiations in the Trilobita. En: P.D. Taylor y G.P. Larwood (eds.). Major evolutionary radiations. *Systematics Association Special Volume*, 42: 139–164.
- Garlock, T.L. e Isaacson, P.E. 1977. An occurrence of a *Cruziana* population in the Moyer Ridge Member of the Bloomsburg Formation (Late Silurian) – Snyder county, Pennsylvania. *Journal of Paleontology* 51: 282–287.
- Hannibal, J.T. 1996. Ichnofossils. En: R.M. Feldmann (ed.), *Ohio Fossils*. Ohio Department of Natural Resources, Division of Geological Survey Bulletin 70: 506–529.
- Häntzschel, W. 1975. Trace fossils and problematica. En: C. Teichert (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, The Geological Society of America and the University of Kansas, Part W, Supplement 1: 269 pp.
- Harrington, H.J. 1938. Sobre las faunas del Ordoviciano inferior del Norte argentino. *Revista del Museo de La Plata* (Nueva Serie), *Sección Paleontología* 1: 209–289.
- Harrington, H.J. 1957. Ordovician Formations of Argentina. En: H.J. Harrington y A.F. Leanza, *Ordovician Trilobites of Argentina*. Department of Geology, University of Kansas, Special Publication 1: 1–59.
- Harrington, H. J. y Leanza, A.F. 1957. *Ordovician Trilobites of Argentina*. Department of Geology, University of Kansas, Special Publication 1: 276 p.
- Keidel, H. 1917. Noticia sobre exploraciones geológicas en la Provincia de Jujuy. *Physis* 3: 112 p.
- Kobayashi, T. 1936. On the *Parabolinitella* fauna from Province Jujuy, Argentina. *Japan Journal of Geology and Geography* 13: 85–102.
- Kobayashi, T. 1937. The Cambro-Ordovician shelly faunas of South America. *Journal of the Faculty of Science*, Imperial University of Tokyo, Section 2, 4: 369–522.
- López, C.R. y Nullo, F.E. 1969. Geología de la margen izquierda de la Quebrada de Humahuaca, de Huacalera a Maimará, Departamento Tilcara, Provincia de Jujuy, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 24: 173–182.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2002. Implicancias paleoambientales de la icnofauna de la Formación Campanario, Cámbrico de la Quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy. *9º Reunión Argentina de Sedimentología* (Córdoba), *Resúmenes*: 30 p.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Aceñolaza, G.F. 1996. Trace fossils and sedimentary facies from a late Cambrian-early Ordovician tide-dominated shelf (Santa Rosita Formation, Northwest Argentina): implications for ichnofacies models of shallow marine successions. *Ichnos* 5: 53–88.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Moya, M.C. 2001. Trazas fósiles de trilobites de la Formación Mojotoro (Ordovícico Inferior-Medio de Salta, Argentina): Implicancias paleoecológicas, paleobiológicas y bioestratigráficas. *Revista Española de Paleontología* 16: 9–28.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Muñoz-Guinea, F., 2002. *Rusophycus moyensis* n. isp. en la transición Cámbrica-Tremadociana del noroeste argentino: implicancias paleoambientales y bioestratigráficas. *Revista Brasileira de Paleontología*, 4: 35–44.
- Mikulás, R. 1999. Joint occurrences of body- and trace -fossil communities (Ordovician, Barrandian area, Czech Republic). *Journal of the Czech Geological Society* 44/1–2: 69–78.
- Moya, M.C. 1988. Lower Ordovician in the southern part of Argentine Eastern Cordillera. En: H. Bahlburg, Ch. Breitenkreuz and P. Giese (eds.), *The Southern Central Andes. Lecture Notes in Earth Sciences*, Springer Verlag: 55–70.
- Moya, M.C. 1998. El Paleozoico Inferior en la Sierra de Mojotoro, Salta-Jujuy. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 53: 219–238.
- Moya, M.C., Malanca, S., Monteros, J.A. y Cuerda, A. 1994. Bioestratigrafía del Ordovícico inferior en la Cordillera Oriental Argentina basada en graptolitos. *Revista Española de Paleontología* 9: 91–104.
- Orlowski, S., Radwanski, A. y Roniewicz, P. 1970. The trilobite ichnocoenoses in the Cambrian sequence of the Holy Cross

- Mountains. En: T.P. Crimes y J.C. Harper (eds.), *Trace Fossils 2. Geological Journal, Special Issue 3*: 345–360.
- Orlowski, S., Radwanski, A. y Roniewicz, P. 1971. Ichnospecific variability of the Upper Cambrian *Rusophycus* from the Holy Cross Mts. *Acta Geologica Polonica* 21: 341–348.
- Osgood, R.G. 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. *Palaeontographica Americana* 6, 41: 281–444.
- Osgood, R.G. y Drennen, W.T., III. 1975. Trilobite trace fossils from the Clinton Group (Silurian) of east-central New York State. *Bulletins of American Paleontology* 67: 299–349.
- Pickerill, R.K. y Fillion, D. 1984. Occurrence of *Rusophycus morganti* in Arenig strata of Bell Island, Eastern Newfoundland. *Journal of Paleontology* 58: 274–276.
- Pickerill, R.K. 1994. Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. En: S.K. Donovan (ed.), *The palaeobiology of trace fossils*. John Wiley and Sons, Chichester, 3–42.
- Pickerill, R.K. y Forbes, W.H. 1979. Ichnology of the Trenton Group in the Quebec City area. *Canadian Journal of Earth Sciences* 16: 2022–2039.
- Radwanski, A. y Roniewicz, P. 1963. Upper Cambrian Trilobite ichnocoenosis from Wielka Wisniówka (Holy Cross Mountains, Poland). *Acta Palaeontologica Polonica* 8: 259–276.
- Rao, R.I. 1999. Los conodontes Cambro-Ordovícicos de la Sierra de Cajas y el Espinazo del Diablo, Cordillera Oriental, República Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 31: 23–51.
- Ramos, V.A., Turic, M.A. y Zuzek, A.B. 1967. Geología de las Quebradas de Huichaira-Pocoya, Purmamarca y Tumbaya Grande en la margen derecha de la Quebrada de Humahuaca (Provincia de Jujuy). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 22: 209–221.
- Sánchez, M.C. 1997. Paleogeografía de la cuenca del Grupo Mesón (Cámbrico), Cordillera Oriental argentina. *13º Jornadas de Paleontología y 5º Reunión Internacional Proyecto IGCP 351, La Coruña* 1: 97–100.
- Sánchez, M.C. y Salfity, J.A. 1999. La cuenca cámbrica del Grupo Mesón en el Noroeste Argentino: desarrollo estratigráfico y paleogeográfico. *Acta Geologica Hispanica* 34: 123–139.
- Sánchez, T.M. 2000. The oldest record of *Rostroconchia* (Mollusca) from western Gondwana (Cordillera Oriental, northwestern Argentina). *Ameghiniana* 37: 265–269.
- Seilacher, A. 1970. *Cruziana* stratigraphy of “non-fosiliferous” Palaeozoic sandstones. En: T.P. Crimes y J.C. Harper (eds.), *Trace Fossils. Geological Journal, Special Issue 3*: 447–476.
- Toro, B.A. 1993. Graptofauna arenigiana de la quebrada del Río Cajas (Formación Acoite), Provincia de Jujuy. *Ameghiniana* 30: 69–76.
- Tortello, M.F. 1996. *Geragnostus nesossii* Harrington y Leanza, 1957 (Trilobita, Agnostida) en el Tremadociano Superior del noroeste argentino. *13º Congreso Geológico Argentino y 3º Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Buenos Aires) 5: 17–25.
- Tortello, M.F., Rábano, I., Rao, R.I. y Aceñolaza, F.G. 1999. Los trilobites de la transición Cámbrico-Ordovícico en la Quebrada Amarilla (Sierra de Cajas, Jujuy, Argentina). *Boletín Geológico y Minero* 110: 555–572.
- Turner, J. M. C. 1960. Estratigrafía de la Sierra de Santa Victoria y adyacencias. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 41 (2): 163–196.
- Waisfeld, B.G. 1996. Revisión de la Zona de “*Hoekaspis schalgintweiti*” Harrington y Leanza, Ordovícico del Noroeste de Argentina. *12º Congreso Geológico de Bolivia, Tarija* 3: 915–921.