

Tesis Premio Dr. Carlos Gordillo

Los trilobites devónicos de Precordillera Argentina: Sistemática, filogenia, bioestratigrafía y paleobiogeografía

Juan José Rustán¹¹Centro de Investigaciones en ciencias de la Tierra (CONICET-UNC), FCEFYN, Argentina

Fecha de recepción del manuscrito: 22/08/2016

Fecha de publicación: 30/09/2016

Resumen—Se reportan estudios sistemáticos, filogenéticos, paleobiogeográficos y bioestratigráficos sobre trilobites devónicos de Precordillera Argentina, con foco en las formaciones Talacasto y Punta Negra (Lochkoviano-Frasniano?). Varios nuevos taxones han sido reconocidos. Una reevaluación de la estratigrafía regional fue conducida gracias a la utilización de un banco guía mencionado por Keidel en 1921. Afloramientos previamente mapeados como Formación Punta Negra se han reconocido como una nueva unidad del Mississippiano (Formación Loma de los Piojos), que constituye los depósitos más antiguos de la cuenca de Paganzo. Un esquema bioestratigráfico basado en trilobites es preliminarmente propuesto. Análisis filogenéticos muestran patrones compartidos de grupos ancestrales escasos ya presentes en el Silúrico, que protagonizaron conspicuas diversificaciones en cuencas de sudoeste de Gondwana durante el Devónico. El comportamiento de muda infaunal sugiere una estrategia de defensa activa. Este carácter, previamente desconocido en trilobites, es explicado como una novedad evolutiva surgida en el contexto del aumento de presión de predación durante la Revolución Marina del Paleozoico Medio. Los análisis paleobiogeográficos llevados a cabo incluyen una evaluación de las afinidades de los trilobites de Precordillera en relación a los mayores dominios reconocidos globalmente para el Devónico y muestran una provincia Andina distintiva en el ámbito malvinocáfrico.

Palabras clave—Trilobites, Devónico, Argentina.

Abstract— Systematic, phylogenetic, paleobiogeographic and biostratigraphic aspects of the Devonian trilobites from the Argentine Precordillera have been studied focusing in the Talacasto and Punta Negra Formations (Lochkovian-Frasnian?). Several new taxa have been recognized. A reevaluation of the regional stratigraphy was addressed employing the marker horizon originally described by Keidel in 1921. Rocks previously mapped as the Punta Negra Formation in the Loma de los Piojos area, were recognized as a new Mississippian unit (Loma de Los Piojos Formation), which is the earliest deposits of the Paganzo Basin. A preliminary biostratigraphic scheme is proposed on the basis of trilobites. Phylogenetic analyses show shared patterns of ancestral stocks of very rare forms, which diversified conspicuously by the Devonian in basins of southwestern Gondwana. An infaunal moult behaviour suggests an active defensive strategy. This character, previously unknown in trilobites, is explained as an adaptive evolutionary strategy risen in the context of the increasing predation pressure during the Mid Paleozoic Marine Revolution. Paleobiogeographic analysis includes an evaluation of the affinities of the trilobites from Precordillera in the context of the main worldwide Devonian paleobiogeographic Realms and show a distinct Andean province in the Malvinokaffric Realm.

Keywords— Trilobites, Devonian, Argentine.

INTRODUCCIÓN

Los mejores registros estratigráficos y paleontológicos de edad devónica en Argentina, corresponden a los afloramientos de sedimentitas marinas de la Precordillera de la provincia de San Juan. Las discusiones más relevantes respecto de sus faunas fósiles incluyen el origen y diferenciación de asociaciones endémicas del sudoeste de Gondwana, sus patrones y procesos evolutivos, eventos de vicarianza y dispersión entre diferentes cuencas a escala regional, la descripción de esquemas internos de

provincialismo y el momento y causas de su desaparición como elementos diagnósticos de una unidad paleobiogeográfica principal en el Devónico (el Dominio Malvinocáfrico).

La incidencia de causas extrínsecas (fundamentalmente climáticas, tectónicas, geográficas, eustáticas y oceanográficas), en contraposición con otras intrínsecas (como la adquisición evolutiva de caracteres adaptativos vinculados con la diversificación taxonómica y morfológica de ciertos grupos), constituyen explicaciones recurrentemente aludidas en los esfuerzos interpretativos de la mayoría de los investigadores inmersos en estas temáticas (p.e. Abe y Lieberman, 2009, 2012).

La relevancia de la información proveniente de trilobites del Devónico de Argentina, en este contexto, fue destacada en una serie de aportes preliminares incluyendo las contribuciones de Padula *et al.* (1967), Baldi (1975b,

Dirección de contacto:

Juan José Rustán, Av. Vélez Sarsfield 1611, edificio CICTERRA piso 1 of. 11, Ciudad Universitaria, X5016 CGA, Córdoba, Argentina, Teléfono / Fax 54 351 5353800 int. 30205, E-mail: juanjorustan@gmail.com

1979), Baldis y González (1981a y b), Baldis y Longobucco (1977), Baldis y Peralta (1991), Edgecombe *et al.* (1994b), Vaccari *et al.* (1994) y Waisfeld *et al.* (1994).

En el marco de la tesis doctoral del autor se retomaron estas problemáticas partiendo de una revisión de los esquemas estratigráficos y bioestratigráficos disponibles, de la sistemática de los taxones reconocidos, de sus relaciones filogenéticas e implicancias evolutivas y de su significación paleobiogeográfica. El presente trabajo constituye una reseña de los avances alcanzados.

MARCO GEOGRÁFICO Y ESTRATIGRÁFICO

Los estudios realizados se encuadran en el ámbito geológico de la Precordillera Argentina (Fig. 1), una unidad morfoestructural con notable registro de sedimentitas marinas paleozoicas que comprende una franja montañosa de unos 500 km de longitud por 110 km de ancho máximo, que se extiende con rumbo submeridional a través de las provincias de La Rioja, San Juan y Mendoza (Ramos, 1988).

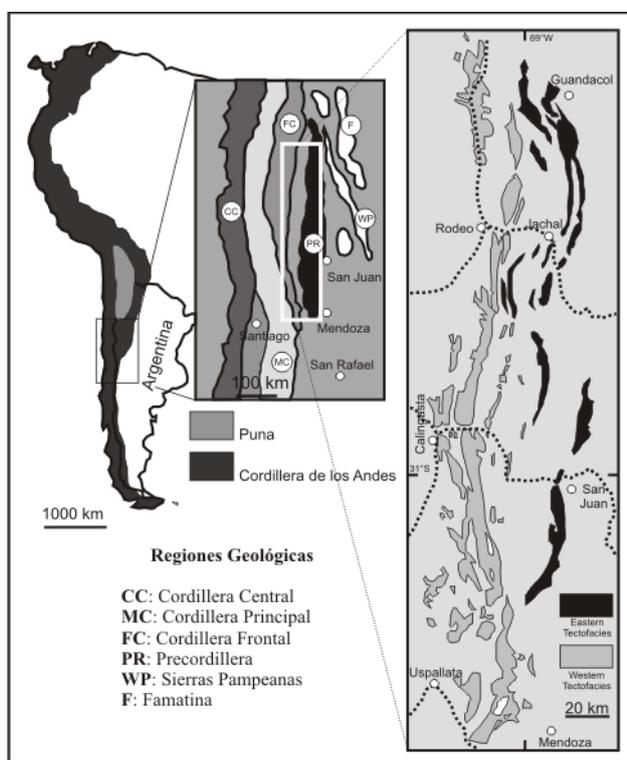


Fig. 1. La Precordillera Argentina en el contexto de Sudamérica.

El área más intensamente relevada comprende la Precordillera Central de la Provincia de San Juan desde unos 20 km al sur del río Talacasto hasta proximidades de Jáchal al norte. Las localidades analizadas se indican en la Fig. 2.

En esta región, el Devónico se encuentra representado por los depósitos silicoclásticos (Fig. 6) del Grupo Gualilán (Devónico Inferior y Medio), que incluye las formaciones Talacasto y Punta Negra (Baldis, 1975a: 59; Padula *et al.*, 1967; Braccini, 1949). La Formación Talacasto (Devónico Inferior) está constituida típicamente por una sucesión que se inicia con un potente tramo pelítico de coloración oscura, pasando a un espeso intervalo váquico o de areniscas limosas gris-verdosas hasta azuladas que

remata en un banco de color ocre con nódulos carbonáticos fosilíferos (Keidel, 1921; Astini, 1991). Hacia arriba de este banco guía reconocido inicialmente por Keidel (Fig.3 y 6), y según la posición norte-sur en la cuenca, se suceden ya sea un tramo de pelitas verdes y moradas apoyadas en concordancia (en las secciones de Talacasto y más al sur) o bien limolitas o fangolitas verdosas, hasta areniscas váquicas muy finas, que hacia el techo se vuelven francamente areniscosas (en las secciones de cerro La Chilca y más al norte, y especialmente en Loma de los Piojos). La Formación Talacasto correspondería a un ambiente de plataforma fangosa y contiene la gran mayoría de registros paleontológicos de edad devónica de Argentina, en ocasiones excepcionalmente preservados. Esta unidad aumenta notablemente de espesor de sur a norte, alcanza los 100 m en el área del río San Juan, ronda los 300 m en su localidad tipo y supera los 1000 m en proximidades de San José de Jáchal. En general, apoya en discontinuidad estratigráfica sobre el Silúrico Superior de la Formación Los Espejos, faltando en general el registro del límite Silúrico-Devónico (Carrera *et al.*, 2013; García Muro *et al.*, 2014). El límite con la suprayacente Formación Punta Negra (Fig. 6), ha sido motivo de interpretaciones dispares.

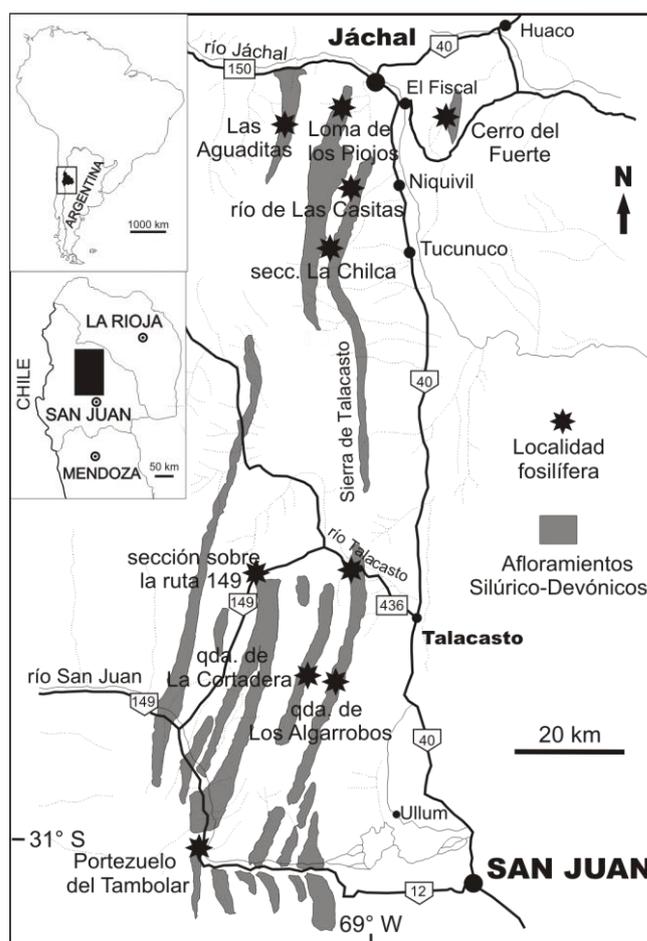


Fig. 2. Área de estudio principal mostrando las localidades fosilíferas.

La Formación Punta Negra (Devónico Inferior a Medio) se encuentra también muy extendida en el ámbito de la Precordillera Central de la Provincia de San Juan, desde el río Jáchal al norte hasta unos 60 km al sur del río San Juan (aproximadamente hasta el paralelo 32°), a partir de donde

fue cartografiada como Formación Villavicencio hacia la Provincia de Mendoza (Harrington, 1954). Aunque exhibe notables variaciones faciales laterales (Baldis, 1973), entre los ríos San Juan y Talacasto típicamente conforma una sucesión rítmica estrato y granocreciente de areniscas y limolitas intercaladas de coloración general verde a verde negruzco, con predominio de capas tabulares. Los espesores generales medidos alcanzan aproximadamente 1000 m (Bustos, 1996). Estas sedimentitas, se relacionaron inicialmente con abanicos submarinos (Baldis, 1973; González Bonorino, 1975a; González Bonorino y Middleton, 1976) y más tarde fueron consideradas depósitos deltaicos (Bustos y Astini, 1997).

Aunque se caracteriza por un abundante registro de briznas vegetales carbonosas, su contenido faunístico se encontraba restringido a reportes discretos provenientes de la sección de río de las Chacritas (Herrera y Bustos, 2001).

En relación a las unidades del grupo Gualilán, las investigaciones desarrolladas durante los trabajos de tesis doctoral, han permitido contribuir con lo siguiente:

1) La Formación Talacasto aflora también en provincia de La Rioja, a juzgar por hallazgos en Sierra de las Minutas, lo que extiende los registros de la cuenca del Devónico Temprano hasta el extremo más septentrional de la Precordillera Argentina (Rustán et al 2011a). La continuidad y regularidad lateral de los depósitos, confirman un ambiente depositacional de plataforma (fangosa) de conformidad con lo previamente sugerido para la unidad (Astini, 1991, Bustos y Astini, 1997).

2) En Precordillera Central, el horizonte guía reconocido por Keidel (1921) y Astini (1991), constituye una excelente referencia de control para interpretar las relaciones estratigráficas entre las unidades integrantes del Grupo Gualilán, y sus esquemas bioestratigráficos (Fig. 3 y 6). Dicho horizonte se considera Emsiano temprano inicial. En las secciones de quebrada de Talacasto y más al sur, la Formación Punta Negra en su facies típica apoya inmediatamente sobre este horizonte, comenzando con un tramo de pelitas verdes y moradas de edad Emsiano temprano (Herrera y Bustos, 2001). En la sección de río de las Casitas y más al norte, la Formación Talacasto continúa por arriba del horizonte de Keidel con depósitos marinos muy fosilíferos, de edad emsiana. La Formación Punta Negra en estas secciones apoya sobre niveles areniscos pardos que constituyen el techo de la Formación Talacasto, y exhibe un marcado cambio lateral de facies: comienza con pelitas verdosas a verde botella que hacia arriba pasan a vaques y areniscas castaño verdoso, con abundante contenido en briznas vegetales. Esta facies de la Formación Punta Negra (típica en la sección de Loma de los Piojos) corresponde a los “estratos postdevónicos” de Keidel (1921), y se ha interpretado como Devónico Medio en base a la presencia de *Acanthopyge (Lobopyge) balliviani* de acuerdo con Rustán y Vaccari (2010b).

De esta manera, el contacto entre las Formaciones Talacasto y Punta Negra resultaría diacrónico en sentido sur a norte: sería Emsiano temprano desde el área de río Talacasto hacia el sur y Emsiano tardío o más joven en el área de río de Las Casitas y más al norte, hasta el río Jáchal al menos.

3) Nuevas localidades fosilíferas se han reconocido en el Devónico Inferior y Medio de la Formación Punta Negra,

incluyendo las secciones de río Talacasto, río de las Casitas y Loma de los Piojos. Reportes preliminares sobre estas faunas incluyen aportes sobre trilobites (Vaccari y Rustán, 2010b, Fig. 4), ostrácodos (Salas et al, 2013) y bivalvos (Sterren et al 2015).

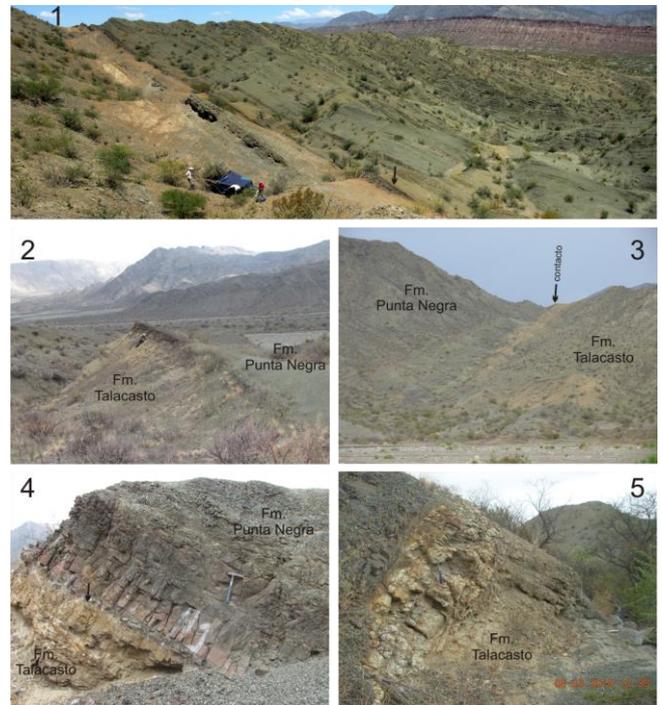


Fig. 3. Las formaciones Talacasto y Punta Negra y el banco guía de Keidel (1921) en el terreno. 1) El banco de Keidel (intervalo de colores ocres) en la parte medio-superior de la sección de Loma de los Piojos (alrededor del Pragiano-Emsiano). Vista hacia el sur. 2) El banco guía de Keidel en el techo de la Formación Talacasto en la localidad tipo de Talacasto. Inmediatamente por encima apoyan las pelitas verdes de la base de la Fm. Punta Negra (Emsiano inferior en esta localidad). Vista hacia el sur. 3) Contacto entre las fms. Talacasto y Punta Negra en la sección de Talacasto. Vista hacia el norte. 4) Detalle del banco de Keidel en la sección de Talacasto 5) Detalle del banco de Keidel en Loma de los Piojos.

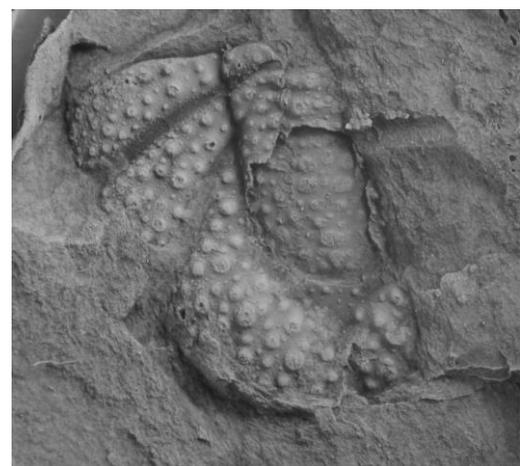


Fig. 4. El trilobite lichéido indicador del Devónico Medio *Acanthopyge (Lobopyge) balliviani* en la Fm. Punta Negra en la localidad de Loma de los Piojos a 250 m por arriba del contacto con la Fm. Talacasto. El fósil ilustrado posee 1,5 cm de largo longitudinal máximo, aproximadamente.

4) El extremo más septentrional de los afloramientos mapeados por Furque (1979) como Formación Punta Negra en el área de Loma de Los Piojos (Hoja Geológica 18c,

Jáchal), corresponden a una nueva unidad litoestratigráfica para el Carbonífero denominada Formación Loma de los Piojos (Balseiro et al., 2009). De acuerdo con su contenido paleoflorístico (Fig. 5), esta unidad es de edad Serpukhoviano (Mississippiano tardío). La unidad contiene la nueva biozona FNC (*Frenguella eximia-Notorhacopteris kellybelenensis-Cordaicarpus cesarii*) que completa un hiato bioestratigráfico previamente existente entre la biozona de *Frenguella-Paulophyton* y la biozona NBG. Por corresponder al cinturón paleoflorístico de Paraca, dicha flora indica condiciones templado-cálidas para el momento de depositación de la unidad, lo que sugiere un período interglacial y una posición paleolatitudinal más baja, que contrastan con lo previamente supuesto para Argentina durante el Mississippiano.

La Formación Loma de los Piojos constituye la primera unidad con contenido paleontológico indudablemente localizada por debajo de los depósitos glaciogénicos de la Formación Guandacol y por lo tanto representa el registro más antiguo de estructuración y funcionamiento de la Cuenca de Paganzo en su ámbito oriental.

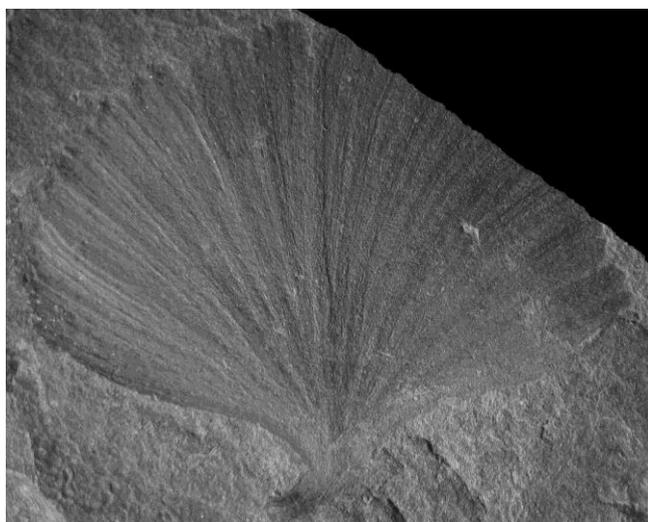


Fig. 5. *Nothorhacopteris kellybelenensis* proveniente de los niveles inferiores de la Fm Loma de los Piojos en la localidad de Loma de los Piojos. Esta planta es típica de floras templado-cálidas del Viseano-Serpukhoviano (Mississippiano) de Gondwana (flora de Paraca). Esta pínula tiene unos 2,5 cm de ancho transversal máximo.

CONTRIBUCIONES TAXONÓMICAS Y BIOESTRATIGRÁFICAS

La fauna de trilobites devónicos previamente conocida en Precordillera Argentina incluía 15 géneros y 18 especies (17 formalmente nominadas y 1 en nomenclatura abierta), a saber: *Punillaspis argentina*, *Viaphacops chavelai*, *Acanthopyge (Lobopyge) balliviani*, *Malimanaspis sarudianskii*, *Bainella sanjuanina*, *B. cooperi*, *Cryphaeoides rostratus*, *Tormesiscus hildae*, *T. gloriae*, *Burmeisteria notica*, *B. herschelii*, *Parabouleia eldredgei*, *Talacastops zarelai*, *Tarijactinoides jarcasensis*, *Deltacephalaspis* sp., *Pennaia?* sp., *Dalmanitoides drevermanni*, *D. boehmi*, *Calmonia chilcaensis* y *C.* sp. A.

A partir de los trabajos de tesis se ha incorporado lo siguiente a este elenco taxonómico:

-7 géneros: 1 nuevo género reportado en nomenclatura abierta (*Calmoniidae* nov. gen. et sp.) y 5 géneros registrados por primera vez en Argentina, incluyendo

aquellos dados en nomenclatura abierta (*Kozlowskiaspis*, *Wolfartaspis*, *Maurotarion*, *Unguliproetus?* y *Echidnops*).

-1 subgénero nuevo: *Maurotarion (Malvinotarion)*.

-12 nuevas especies: 3 formalmente nominadas, *Maurotarion (Malvinotarion) talacastoense*, *M. (M.) haudei*, *M. (M.) gaucho*, *Maurotarion megacephalum*, 8 en nomenclatura abierta *Maurotarion (M.)* n. sp. B, *Maurotarion (M.)* n. sp. C, *P. (Paciphacops)* n. sp. A y *P. (Paciphacops)* n. sp. B, *Kozlowskiaspis* n. sp. A, *Kozlowskiaspis* sp. B, *Tormesiscus* n. sp.? A, y *Tormesiscus* n. sp. B.

Los trabajos taxonómicos publicados sobre estas faunas incluyen el reconocimiento del subgénero endémico *Maurotarion (Malvinotarion)* y sus especies Rustán y Vaccari (2010a); el líchido *Acanthopyge (Lobopyge) balliviani* Rustán y Vaccari (2010b, Fig. 4), la nueva especie *M. megacephalum* Rustán y Vaccari (2012); una revisión del género *Dalmanitoides* Rustán y Vacari (2012) y nuevas especies de *Echidnops* (Rustán y Balseiro, 2016) inicialmente atribuidas a *Paciphacops* (Rustán et al 2011b).

A los fines de evaluar implicaciones bioestratigráficas, se han determinado los rangos estratigráficos de estos taxones en las unidades devónicas estudiadas, a partir de las ocurrencias en cada sección estudiada, como se resume en la Fig. 6 en una columna integrada.

Existe una gran dificultad en este aspecto debido a la ausencia o escasa representación de los principales grupos guía utilizados en el Paleozoico para establecer correlaciones globales, como los graptolitos, conodontes y goniatites. Estas particularidades faunísticas del devónico austral malvinocáfrico, movieron al desarrollo de esquemas de zonación de carácter regional, o aún local (sobre taxones endémicos), basados principalmente en braquiópodos y trilobites, entre los que se cuentan los de Kozłowski (1923), Ahlfeld y Braniša (1960), Braniša (1965), Wolfart y Voges (1968), Cooper (1982) y Herrera (1993, 1995), entre otros. Un mejor ajuste de edades con respecto a la escala estratigráfica global ha sido posible gracias a estudios palinológicos, que contribuyeron a acotar la edad de los rangos estratigráficos de elementos macrofaunísticos considerados guía y a conferir mayor estabilidad a los esquemas, con lo que se vio facilitada la correlación estratigráfica entre cuencas. Trabajos de esta índole, con énfasis en unidades intracratónicas de Sudamérica, incluyen los aportes de Grahn (2002), Loboziak y Melo (2002), Grahn (2005), Troth (2006), di Pasquo (2009), Grahn et al. (2010a,b) y Troth et al. (2011), entre otros.

En Argentina, hasta el momento, únicamente la Formación Talacasto cuenta con un esquema bioestratigráfico, el cual fue desarrollado como resultado de los trabajos de tesis doctoral de Zarela Herrera (1993, 1995), valiéndose de biozonas de asociación a partir de las ricas faunas de braquiópodos de esta unidad y que hasta la fecha se utiliza para definir edades.

Sobre esta base, y considerando que Baldis (1975b) puntualizó la relevancia de los trilobites para desarrollar esquemas bioestratigráficos para el Devónico Inferior de Precordillera, se han identificado preliminarmente las siguientes biozonas de interés para el grupo Gualilán:

a) Biozona de intervalo de *Tormesiscus hildae* que comprende desde la base de la Fm. Talacasto hasta la parte superior del tramo pelítico inferior de la unidad, sin

contacto con la biozona siguiente. Su rango es Lochkoviano (no basal ni terminal).

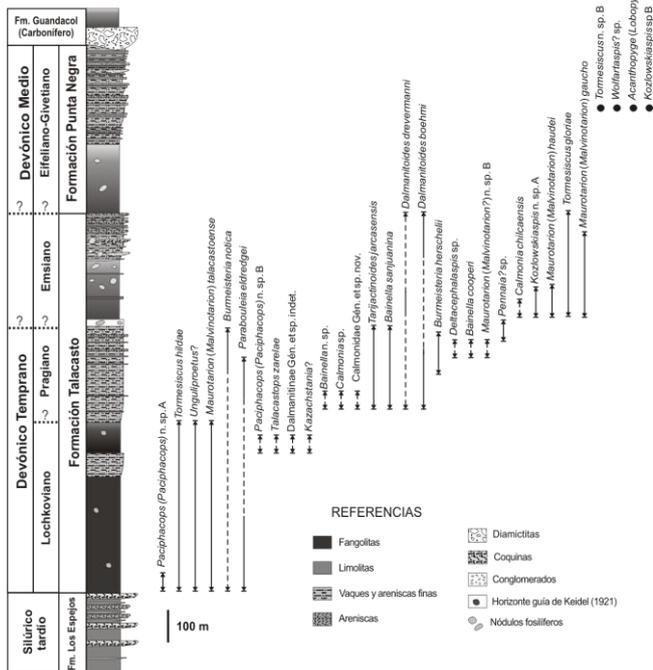


Fig. 6. Columna integrada de las fms. Talacasto y Punta Negra con los rangos de sus trilobites de acuerdo con las courencias en cada sección.

b) Biozona de superposición de rango de *Burmeisteria-Dalmanitoides* que comprende el tramo váquico de la parte media de la Formación Talacasto hasta el horizonte guía de Keidel inclusive, sin contacto con la biozona siguiente. Su rango es Pragiano inferior-Emsiano basal.

Su parte superior (excluyendo el horizonte guía de Keidel) incluiría la biozona de *Reedops bronni* (Pragiano), con registros en Precordillera Central y Sierra de las Minutas, que permite correlacionar con varias unidades de Europa Central, Oriental y Marruecos. Este trilobite representa el primer elemento macropaleontológico del Dominio Malvinocáfrico con importancia bioestratigráfica de nivel global, pero desafortunadamente los escasos materiales disponibles no cuentan con referencias precisas de proveniencia geográfica y estratigráfica (Holloway y Rustán, 2012).

c) Biozona de intervalo de *Tormesiscus gloriose*. Reconocible en la Fm. Talacasto en las secciones de río de Las Casitas y más al norte. Comprende un tramo por arriba del horizonte guía de Keidel (1921) hasta debajo del techo de la Fm Talacasto, sin contacto con la biozona siguiente. Emsiano.

d) Biozona de intervalo de *Acanthopyge (Lobopyge) balliviani*. Reconocible en la Fm. Punta Negra en la sección de Loma de los Piojos., en un nivel de 50 cm, ubicado a 250 m del contacto con la Fm Talacasto. Se registra asimismo en el miembro Chavela de la Fm Chigua y en el Miembro Superior de la Fm Belén en Bolivia. Su rango es Devónico Medio (Eifeliano-Givetiano).

ASPECTOS FILOGENÉTICOS

En general, se han reconocido patrones filogenéticos coincidentes en varios grupos de trilobites (particularmente

familias) en cuencas malvinocáfricas. Estos patrones consisten en una escasa presencia durante el Silúrico, seguida de una radiación durante el Devónico Temprano. A este patrón se ajustan típicamente los calmónidos, dalmanítidos, homalonótidos y aulacopléuridos.

La escasez durante el Silúrico explica que algunos de estos taxones (típicamente los aulacopléuridos) se hayan considerado ausentes en el Dominio silúrico Afro-Sudamericano, y en consecuencia, su presencia en el Devónico Malvinocáfrico se haya atribuido a dispersiones. Entre los Dalmanítidos, el patrón discutido en relación a *Dalmanitoides* podría responder a un sesgo de este tipo (Rustán y Vaccari, 2012).

Los patrones de radiación observados durante el Devónico en los distintos grupos de trilobites, pueden explicarse fundamentalmente en relación a factores extrínsecos abióticos. El caso de *Maurotarion (Malvinotarion)* resulta paradigmático (Rustán y Vaccari, 2010a). Las sinapomorfías que diagnostican este subgénero incluyen bases de espinas genales sumamente expandidas, espinas genales anchas y chatas, y surco posterior distalmente ensanchado y profundizado.

Este taxón incluye *M. (Malvinotarion) dereimsi* del Pragiano temprano de la Formación Icla (Bolivia), *M. (Malvinotarion) talacastoense* del Lochkoviano de la Formación Talacasto, *M. (Malvinotarion) isaacsoni* del Pragiano-Emsiano de la Formación Gamoneda (Bolivia), *M. (Malvinotarion) racheboeufi* del Emsiano de las formaciones Icla y Gamoneda, *M. (Malvinotarion) gaucho* del Emsiano de la Formación Talacasto, *M. (Malvinotarion) haudei* del Emsiano de la Formación Talacasto y *M. (Malvinotarion) legrandi* del Emsiano-Eifeliano de la Formación Belén (Bolivia) y especies en nomenclatura abierta: *M. (Malvinotarion?)* sp A, del Silúrico Temprano de la Formación Lipeón (Jujuy), *M. (Malvinotarion) cf. dereimsi* del límite Silúrico-Devónico de la Formación El Carmen (Bolivia), *M. (Malvinotarion?)* sp. B del Pragiano de la Formación Talacasto y *M. (Malvinotarion)* sp. A del Emsiano-Eifeliano del Grupo Bokkeveld (Sudáfrica).

El patrón observado, indica así una gran radiación devónica del género en el ámbito malvinocáfrico que ha sido relacionada con bajos niveles eustáticos favoreciendo vicarianza y especiación (Rustán y Vaccari, 2010a). Esto fue particularmente señalado para el lapso Pragiano-Emsiano de acuerdo con evidencias de curvas eustáticas globales y locales, ya que este intervalo temporal relativamente breve, muestra la mayor diversidad específica a la vez que la topología filogenética de los taxones involucrados ya totalmente definida, sugiriendo una alta tasa cladogenética.

Dos linajes (Fig. 7) han sido propuestos dentro del subgénero *M. (Malvinotarion)* por Rustán y Vaccari (2010a), de conformidad con sugerencias previas de Adrain y Edgecombe (1996). El linaje *dereimsi* incluye *M. (M.) dereimsi*, *M. (M.) talacastoense*, *M. (Malvinotarion) cf. dereimsi*, *M. (Malvinotarion?)* sp. A, y *M. (Malvinotarion?)* sp. B y se caracteriza por ser conservativo, presentando hasta el Devónico Temprano tardío, rasgos plesiomórficos comunes a las formas silúricas (escaso abovedamiento de la glabela, campo preglabellar subhorizontal y librígenas de espinas no muy anchas con un surco lateral conspicuamente visible). El linaje *isaacsoni*,

incluye la mayoría de las formas devónicas y se caracteriza por glabelas infladas, abrupta inclinación preglabellar, librígenas sin surco lateral conspicuo, espinas genales subtriangulares chatas y a veces muy alargadas y, fundamentalmente, bases de las espinas genales fuertemente expandidas. En este subgrupo, algunas relaciones filogenéticas han sido interpretadas como debidas a procesos heterocrónicos de pedomorfosis, como en el caso de las relaciones entre *M. (Malvinotarion) gaucho* y *M. (Malvinotarion) legrandi*, el segundo de los cuales (estratigráficamente más joven), exhibe adultos cuyas largas espinas genales resultan similares a las de los juveniles del primero.

registro fósil de partes duras, las evidencias de su rol como grupo presa en los ecosistemas marinos resulta comparativamente pobre y se apoya en evidencias de estrategias defensivas pasivas y casos aislados de interacción biótica, como daños por ataques y malformaciones atribuibles a su regeneración (Zamora *et al.*, 2011 y citas allí). Los indicios de conductas de defensa activa, tan sólo incluyen la conocida capacidad de enroscamiento de los trilobites y una serie de evidencias de hábitos crípticos durante la muda. Este último caso incluye registros de trilobites mudando dentro de refugios improvisados, como conchas y cavidades, y aún, caparazones de otros trilobites (Brett, 1977; Brandt, 1993; Davis *et al.*, 2001; Chatterton *et al.*, 2003; Cherns *et al.*, 2006; Chatterton y Fortey, 2008).

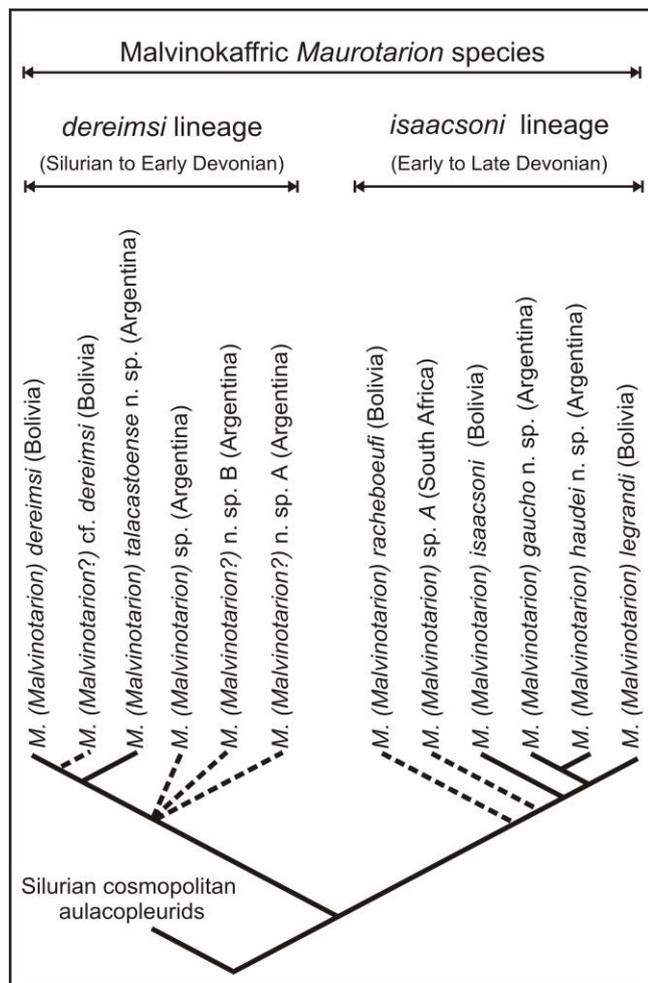


Fig. 7. Relaciones filogenéticas hipotetizadas para las especies del aulacopléurido endémico malvinocáfrico *Maurotarion (Malvinotarion)*. Ancestros silúricos cosmopolitas escasamente representados se diversifican durante el Devónico, como sucede en otros grupos de trilobites en cuencas del sudoeste de Gondwana (malvinocáfricas).

Esta observación ha servido de base para postular una tendencia evolutiva (Rustán y Vaccari, 2010a) fundamentalmente hacia un alargamiento de las espinas genales en el linaje issacsoni, que relaciona las especies progresivamente más jóvenes *M. (Malvinotarion) gaucho*, *M. (Malvinotarion) isaacsoni* y *M. (Malvinotarion) legrandi* (Fig. 8).

EL HÁBITO DE MUDA INFAUNAL Y LA REVOLUCIÓN MARINA DEL PALEOZOICO MEDIO

Aunque los trilobites constituyen el principal grupo de artrópodos del Paleozoico y cuentan con un riquísimo

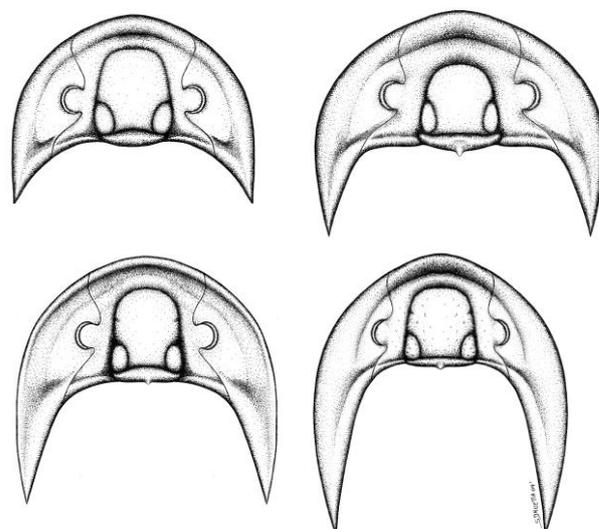


Fig. 8. Arriba a la izquierda *Maurotarion (Malvinotarion)* sp B del Emsiano-Eifeliano de Sudáfrica. Arriba a la derecha *Maurotarion (Malvinotarion) isaacsoni* del Pragiano-Emsiano de Bolivia. Abajo a la izquierda *Maurotarion (Malvinotarion) gaucho* del Emsiano de Argentina. Abajo a la derecha *Maurotarion (Malvinotarion) legrandi* del Emsiano-Eifeliano de Bolivia. Estas especies sugieren una posible tendencia evolutiva hacia el alargamiento de las espinas genales relacionada con procesos heterocrónicos de pedomorfosis. Dibujos de Santiago Druetta escalados al mismo tamaño. El ancho transversal de los céfalos a la altura del lóbulo frontal de la glabela es alrededor de 1 cm.

El infaunalismo como conducta críptica y evasiva, considerado una estrategia antipredatoria activa por excelencia (Madin *et al.*, 2006), ha sido difícil de probar en trilobites.

Las dificultades para confirmar la capacidad de enterrarse de los trilobites obedece a que las evidencias son indirectas, puesto que consisten en inferencias a partir de anatomía funcional, trazas fósiles e individuos encontrados dentro de galerías (Cherns *et al.*, 2006).

En el contexto de los estudios de tesis, se ha reconocido un inusual patrón de muda en especies de los facópodos *Paciphacops* y *Echidnops* (Rustán *et al.*, 2011b; Rustán y Balseiro, 2016). Las especies provienen respectivamente del silúrico Superior la Formación Los Espejos y del tramo pelítico inferior de la Formación Talacasto.

El patrón de muda reconocido (Fig. 9) consiste en toracopigidios perfectamente articulados, extendidos a levemente flexionados en sentido dorsal, con el céfalo

separado anteriormente y localizado por arriba del primer segmento del tórax, tendiendo a quedar invertido por arriba del tórax. El hipostoma se ubica por debajo del primer segmento del tórax, a cierta distancia, separado por sedimento (Rustán et al 2011b).

Esta llamativa configuración tridimensional, constituida por elementos perfectamente articulados, y en particular el céfalo en una porción tan hidráulicamente inestable, no puede explicarse como originada por procesos sedimentarios durante la depositación. Otros agentes tafonómicos, y en particular la bioturbación, tampoco pueden dar cuenta del origen de este patrón, desde que el mismo se integra por más de 20 especímenes exhibiendo gran regularidad en la configuración preservada, y ha sido reconocido en varias especies, en localidades fosilíferas de distintas unidades y en distintas edades.

Este patrón de muda se ha interpretado como generado por el propio trilobite durante un proceso de muda realizado infaunalmente. El patrón se explica suponiendo que el trilobite se entierra en sedimento blando para mudar y una vez completamente enterrado lleva a cabo el siguiente proceso: disloca la unión céfalo-torácica, se desprende del hipostoma, comienza a desprenderse del caparazón emergiendo hacia adelante y haciendo girar hacia arriba el viejo céfalo completo ya desprendido, de modo que éste es arrastrado y rotado hacia atrás como una sola pieza, a medida que individuo con el nuevo caparazón avanza hacia adelante (en los facópidos las suturas faciales no son funcionales en el adulto). Finalmente, el trilobite se libera por completo del viejo caparazón mudado, el cual queda en la configuración descrita. El sedimento blando que encierra el conjunto de partes exoesqueléticas, permite que los elementos de la muda queden sostenidos en posiciones, orientaciones y relaciones geométricas imposibles de generarse sobre el fondo marino (un plano bidimensional), y así se explica el patrón tridimensional y la posición del céfalo vertical y aún rotado (como “flotando”) sobre los primeros segmentos torácicos (para una reconstrucción animada del proceso, consultar www.geosociety.org/pubs/ft2011.htm).

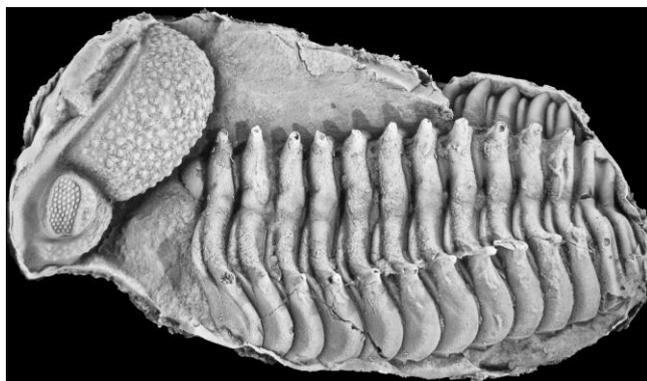


Fig. 9. El patrón de muda infaunal en *Echidnops taphomimus* de la parte superior de tramo basal pelítico de la Fm Talacasto (Lochkoviano) en la sección de Quebrada de las Aguaditas. Note el toracopigidio perfectamente articulado y el céfalo separado, invertido y rotado hacia atrás y ubicado por arriba del primer segmento torácico. El toracopigidio mide alrededor de 5 cm.

Las evidencias tafonómicas apoyan esta interpretación, ya que los individuos exhibiendo este patrón de mudas se

encuentran en sedimentos con alto grado de bioturbación, desarticulación y fragmentación, donde *Paciphacops* y *Echidnops* son dominantes en abundancia, y constituyen los únicos taxones multielementales articulados.

Este caso constituye una evidencia sólida y contundente de infaunalismo en trilobites, puesto que ha sido deducido a partir de información directa e inequívoca proveniente de los propios fósiles corpóreos y no admite explicaciones alternativas hasta el momento.

La conducta infaunal para mudar de caparazón, es interpretada como una estrategia adaptativa frente a la predación. Esta conclusión resulta del hecho de que dicha conducta se observa exclusivamente durante la muda, que es el período de mayor vulnerabilidad frente a predadores en el ciclo vital de un artrópodo adulto. Puede considerarse como un caso extremo de comportamiento críptico, que difiere de otros casos ya mencionados, en que excluye la utilización oportunista de un recurso eventual (como la existencia casual de un refugio cualquiera sobre el fondo marino), sino que representa una novedad evolutiva exclusivamente dirigida al aprovechamiento regular de un recurso completamente nuevo (el sedimento blando como protección), como defensa frente a los enemigos.

En este sentido, este carácter etológico que constituye una defensa activa, representa un típico síndrome de escalación y resulta congruente con el contexto ecológico-evolutivo postulado para el Paleozoico medio (Silúrico-Devónico). Los mares de esta época evidenciaron un evento global de drástica intensificación de las relaciones bióticas antagónicas (Fig. 10), que se conoce como Revolución Marina del Paleozoico Medio (Signor y Brett, 1984; Brett, 2003; Nagel-Myers *et al.*, 2009). Muchos grupos de predadores durófagos (como cefalópodos y peces) radiaron espectacularmente y como consecuencia, la presión de predación resultó extensivamente aumentada en los ecosistemas marinos (Signor y Brett, 1984; Brett, 2003; Nagel-Myers *et al.*, 2009).

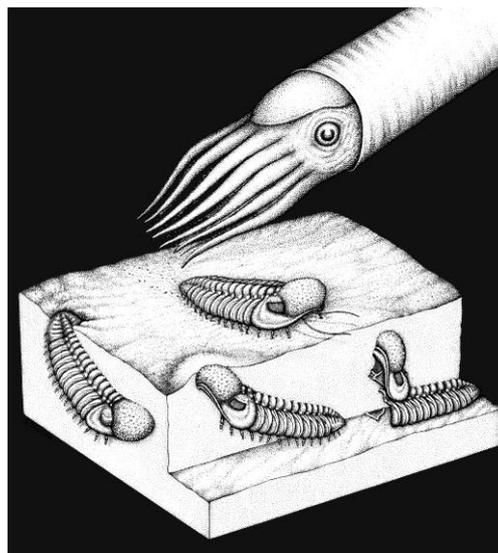


Fig. 10. Recreación de un fondo marino durante el incremento en las interacciones bióticas antagónicas en el contexto de la Revolución Marina del Paleozoico Medio. El aumento en la presión de predación (representada por un nautiloideo ortocónico) habría incentivado la adquisición evolutiva de estrategias defensivas activas de alto coste metabólico (en los trilobites, el hábito de enterrarse para mudar de caparazón). Dibujo de Santiago Druetta.

Las predicciones teóricas en este contexto precisamente contemplaban la aparición de conductas de defensa activa con mayor requerimiento de inversión energética, como ocurre típicamente en las formas que adoptan el enterramiento facultativo como estrategia (Fig. 10). En correspondencia, evidencia de incremento en la predación ha sido concluida en base al registro esclerológico de los principales grupos presa del Paleozoico (braquiópodos, bivalvos y crinoideos entre otros), que muestran tendencias defensivas escaladas (Leighton, 2001; Baumiller y Gahn, 2004; Kowalewski *et al.*, 2005; Nagel-Myers *et al.*, 2009; Baumiller *et al.*, 2010).

De acuerdo con las evidencias reportadas, los trilobites participaron activamente en el drama ecológico suscitado durante el Paleozoico medio, jugando un nuevo y más complejo rol de grupo presa y miembros infaunales activos en los ecosistemas.

ASPECTOS PALEOBIOGEOGRÁFICOS

El Dominio Malvinocáfrico fue formalmente definido por Richter y Richter (1942) como un área paleobiogeográfica mayor para el Devónico, sobre la base de endemismos de trilobites con distribución geográfica coincidente con la "fauna austral" de Clarke (1913). Con posterioridad, y a pesar de algunas objeciones con respecto a la inclusión de las faunas de Bolivia (Baldis, 1979), este ámbito paleobiogeográfico fue reconocido también a partir de evidencias de braquiópodos (Boucot *et al.*, 1967; Boucot, 1971), y de esta manera quedaron configurados los tres clásicos dominios faunísticos reconocidos actualmente para el Devónico Temprano en cuencas marinas: el Dominio del Este Norteamericano, Dominio del viejo Mundo y el Dominio Malvinocáfrico.

El Dominio Malvinocáfrico corresponde a una región austral circumpolar para el Devónico que corresponde al sudoeste de Gondwana (Fig. 11) y se reconoce en las actuales regiones de Sudáfrica, Ghana, Antártida, y Sudamérica (con excepción de Colombia y Venezuela). Tradicionalmente, las faunas de este ámbito han sido caracterizadas como netamente endémicas, de aguas frías, de alta abundancia de individuos y baja diversidad (Boucot, 1971; Boucot, 1974; Boucot, 1975; Copper, 1977).

Los intentos más recientes en orden a reconstruir la historia paleobiogeográfica compartida entre las diferentes cuencas de este ámbito, se han basado en metodologías sustentadas en evidencias filogenéticas de trilobites calmónidos, mediante la utilización de cladogramas de áreas (Edgecombe, 1991) y análisis de parsimonia como el de Brooks (Lieberman, 1993; Lieberman *et al.*, 1991) y su versión modificada (Abe y Lieberman, 2009).

En general, las faunas del Devónico de Precordillera Argentina han sido consideradas típicas del Dominio Malvinocáfrico (Boucot, 1971; Amos, 1972; Cocks, 1972; Boucot, 1974; Boucot, 1975; Copper, 1977). Entre las primeras discusiones específicas acerca de sus afinidades paleobiogeográficas, se cuentan contribuciones sobre trilobites durante los años setenta (Baldis y Longobucco, 1977; Baldis, 1979; Baldis y González, 1981a), y con posterioridad otros sobre corales (García-López y Fernández Martínez, 1995; Rodríguez *et al.*, 2002). Sin embargo, el principal cuerpo de datos proviene de braquiópodos, a partir de los trabajos de Herrera y

coautores publicados durante los años noventa (Herrera, 1993, 1995a y b; Herrera y Racheboeuf, 1997; Racheboeuf y Herrera, 1994; Herrera *et al.*, 1998).

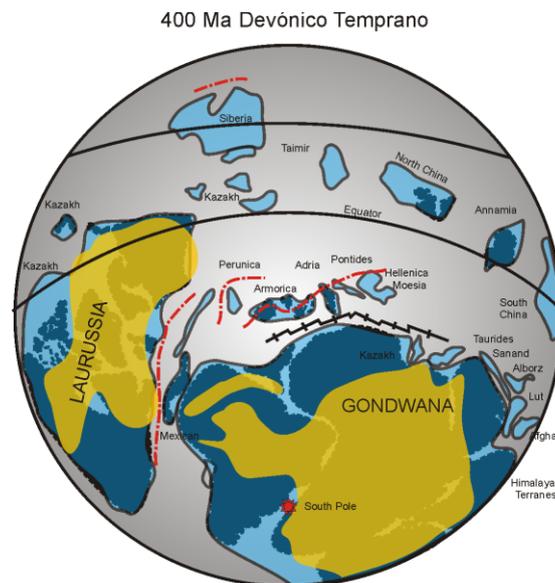


Fig. 11. Mapa paleogeográfico para el Devónico Temprano mostrando la posición del polo sur entre Sudamérica y África del Sur. Las cuencas del Dominio Malvinocáfrico se sitúan en el sudoeste de Gondwana en posición circumpolar. Dibujo gentileza de Rodolfo Foglia.

En estos trabajos se evalúa el porcentaje de géneros correspondientes a los grandes dominios paleobiogeográficos y la variación de estas proporciones en la Formación Talacasto a lo largo del tiempo, concluyéndose que las faunas de braquiópodos muestran una composición mixta (Racheboeuf y Herrera, 1997).

La exploración de la señal paleobiogeográfica contenida en los datos de asociación de trilobites devónicos de Precordillera, resulta complicada por la ausencia de un esquema bioestratigráfico de alta resolución, y por los datos de muestreo previamente disponibles que, salvo excepciones, no se encuentran reportados de colecciones referidas a niveles estratigráficos precisos.

Para determinar el grado de provincialismo de los trilobites devónicos de Precordillera, se analizaron las afinidades a nivel de género en términos porcentuales respecto del total de géneros reportados en cada edad, respectivamente correspondientes al Lochkoviano, Pragiano, Emsiano y Devónico Medio de la cuenca de Precordillera (Fig. 12).

Edad	Total				Malvinocáf.		Este Nortea.		V. Mundo		Cosmopol.	
	géneros (cod.)				n	%	n	%	n	%	n	%
Lochkoviano	1, 2,3,4,15,16,18,20,21				9	55.55	0	0	1	11.1	3	33
Pragiano	2,3,4,5,6,7,8,14,17,18,20				11	81.81	0	0	1	9.09	1	9.1
Emsiano	3,4,9,14,20				5	40	0	0	0	0	1	20
Eifel.-Givet.	9,10,11,12,13,19,20,22				8	62.5	0	0	0	0	3	0.4

Fig. 12. Tabla mostrando 22 géneros de trilobites (codificados con números) y su afinidad paleobiogeográfica con los Dominios paleobiogeográficos del Este Norteamericano, del Viejo Mundo y Malvinocáfrico, durante el Devónico Inferior y Medio.

El patrón biogeográfico resultante indica fuerte endemismo malvinocáfrico, ausencia de formas del

Dominio del Este de las Américas, y registros extramalvinocáfricos constituídos únicamente por formas del Viejo Mundo restringidas al Lochkoviano-Pragianio. Estas evidencias sugieren un máximo grado de aislamiento para el Devónico Temprano, particularmente el Pragianio, y un mayor grado de dispersión para el Devónico Medio. Existe un marcado contraste con respecto a los patrones paleobiogeográficos indicados por los datos de braquiópodos de Herrera, quien comprobó una proporción subordinada de formas malvinocáfricas y una gran participación de géneros extramalvinocáfricos.

En el dendrograma Figura se muestra el patrón de agrupamientos para el Devónico Inferior. En el Emsiano. Bolivia se une con Precordillera y Paraná con Uruguay, y todas estas cuencas integran un grupo mayor separado del grupo conformado por Sudáfrica más Islas Malvinas.

El patrón de agrupamiento (Fig. 13) permite reconocer un área Andina, integrada por las cuencas de Bolivia y Precordillera, estable a través del Devónico Temprano y reconocible hasta el Eifeliano. En contraste, el resto de las cuencas muestran un patrón de asociación más bien inestable, puesto que cuencas faunísticamente afines en una edad no conservan esa relación en la siguiente. Nosotros atribuimos esta inestabilidad a problemas de sesgo de registro sedimentario y/o paleontológico (o su muestreo), que imposibilitan realizar un análisis que incluya todas las cuencas simultáneamente en cada período analizado.

En general, y de acuerdo con las relaciones de afinidad mostradas en todos los estudios, la existencia de un área paleobiogeográfica andina y otra cratónica en Brasil, resultan las mejor soportadas.

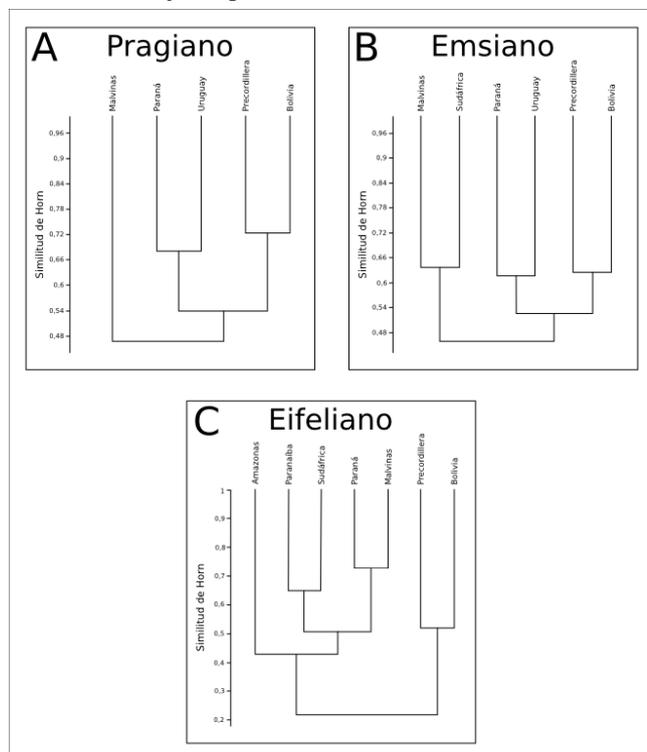


Fig. 13. Análisis de clusters mostrando la similitud faunística entre cuencas malvinocáfricas durante el Pragianio-Eifeliano en base a trilobites. El área con mayor estabilidad corresponde a la región andina representada por Bolivia+Precordillera.

La desaparición del Dominio Malvinocáfrico como región paleobiogeográfica reconocible, fue inicialmente atribuida a un rápido evento de recambio faunístico ocurrido durante el Devónico Superior (Frasniano-Famenniano), ligado a la conocida extinción masiva de este lapso y a un evento regresivo (Copper, 1977; Isaacson, 1978). Sin embargo, para otras opiniones, asociaciones malvinocáfricas típicas no resultan discernibles más allá del límite Eifeliano-Givetiano, a raíz de un atemperamiento de las aguas (Boucot y Theron, 2001; Isaacson, 2007 y citas allí) que habría favorecido el influjo de elementos del Dominio del Este Norteamericano y/o del Viejo Mundo, que desplazaron las formas endémicas.

Recientemente, Pinto Bosetti *et al.* 2010, han postulado la desaparición de asociaciones típicamente malvinocáfricas en el Givetiano más temprano, a partir de un nuevo registro paleontológico de la Formación São Domingos en la cuenca de Paraná, Brasil. La reciente propuesta en este sentido, relaciona la desaparición de asociaciones típicamente malvinocáfricas con el evento transgresivo global Kačák, de fines del Eifeliano.

De acuerdo con nuestros resultados, tanto en Bolivia (parte superior de las Formaciones Icla y Belén), Precordillera (Formación Chigua y Punta Negra), Brasil (Formaciones Maecurú y Pimenteiras) y Sudáfrica (Formación Voorstehoek y suprayacentes), faunas típicamente malvinocáfricas resultan abundantemente reconocibles durante el Devónico Medio. Estas evidencias refutan que el patrón reconocido por Pinto Bosetti y colaboradores resulte extensible a todo el ámbito malvinocáfrico en general, sugiriendo que el registro sobre el cual se ha basado su hipótesis se trata de un caso especial.

Por el momento, la pobreza de registros macrofaunísticos del Devónico Tardío en Argentina, no permite expedirnos respecto de la definición paleobiogeográfica de las faunas de trilobites para este momento.

AGRADECIMIENTOS

Un gran número de personas han colaborado invaluablemente durante los trabajos de tesis doctoral y la realización de las publicaciones posteriores. Particularmente N. E. Vaccari, Diego Balseiro y Rodolfo Foglia y los demás colegas del Centro de Investigaciones Paleobiológicas y el Centro de Estudios en Ciencias de la Tierra. Carlos Gómez realizó una exquisita animación del proceso de muda infaunal. Los dibujos de Santiago Druetta enriquecen varias de las publicaciones. El CONICET ha contribuido con becas y subsidios para que los resultados que se reseñan aquí hayan sido posibles.

REFERENCIAS

- [1] Abe, F.R. y Lieberman, B.S. 2009. The nature of evolutionary radiations: a case study involving Devonian trilobites. *Evolutionary Biology* 36: 225-234.
- [2] Adrain, J.M. y Edgecombe, G.D. 1996. Devonian Aulacopleurid trilobites of the Malvinokaffric realm. *Geobios* 29: 417-436.
- [3] Ahlfeld, F. y Braniša, A.L. 1960. Geología de Bolivia, La Paz, 245 pp.

- [4] Amos, A.J. 1972. Silurian of Argentina. En: W. Berry y A.J. Boucot (eds.), Correlation of South American Silurian. Volume 133, pp. 5-19.
- [5] Astini, R.A. 1991. Sedimentología de la Formación Talacasto: plataforma fangosa del Devónico precordillerano, provincia de San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 44: 277-294.
- [6] Baldis, B.A. 1973. Variaciones de facies en la Formación Punta Negra (Devónico) de la Precordillera sanjuanina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 28: 147-155.
- [7] Baldis, B.A. 1975a. El Devónico Inferior en la Precordillera Central. Parte I: Estratigrafía. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30: 53-83.
- [8] Baldis, B.A. 1975b. Valoración de elementos faunísticos para una zonación y datación de edades en el Devónico Inferior de la Precordillera Argentina, 1° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, 219-240.
- [9] Baldis, B.A. 1979. Paleozoogeografía de los trilobites devónicos en Sudamérica austral. *Ameghiniana* 16: 209-216.
- [10] Baldis, B.A. y Longobucco, M. 1977. Trilobites devónicos de la precordillera noroccidental (Argentina). *Ameghiniana* 14: 145-161.
- [11] Baldis, B.A. y González, S.B. 1981a. Conocimiento actual de la distribución de los trilobites acástidos de Sudamérica. II Congreso Latino-Americano de Paleontología (Porto Alegre), *Anais*: 59-69.
- [12] Baldis, B.A. y Peralta, S.H. 1991. El género *Reedops* Richter and Richter (Trilobita) en el Silúrico-Devónico de la Precordillera de San Juan. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 12: 129-131.
- [13] Balseiro, D., Rustán, J.J., Ezpeleta, M. y Vaccari, N.E. 2009. A new Serpukhovian (Mississippian) fossil flora from western Argentina: Paleoclimatic, paleobiogeographic and stratigraphic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 517-531.
- [14] Baumiller, T.K. y Gahn, F.J. 2004. Testing predator-driven evolution with Paleozoic crinoid arm regeneration. *Science* 305: 1453-1455.
- [15] Baumiller, T.K., Salamon, M.A., Gorzelak, P., Mooi, R., Messing, C.G. y Gahn, F.J. 2010. Post-Paleozoic crinoid radiation in response to benthic predation preceded the Mesozoic marine revolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 5893-5896.
- [16] Bosetti, E.P., Grahn, Y., Horodyski, R.S., Mendlowicz Muller, P., Breuer, P. y Zabini, C. 2010. An earliest Givetian "Lilliput Effect" in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. *Paläontologische Zeitschrift* 85: 49-65.
- [17] Boucot, A.J. 1971. Malvinokaffric devonian marine community distribution and implication for Gondwana. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 43: 23-49.
- [18] Boucot, A.J. 1974. Silurian and Devonian biogeography. En: C.A. Ross (ed.), *Paleogeographic provinces and provinciality*. SEPM Special Publications Volume 21, pp. 165-176.
- [19] Boucot, A.J. 1975. Evolution and Extinction Rate controls. Oxford: Elsevier, Amsterdam, 427 pp.
- [20] Boucot, A.J. y Theron, J. 2001. First *Rhipidothyris* (Brachiopoda) from Southern Africa: Biostratigraphic, Paleocological, biogeographical significance. *Journal of the Czech Geological Society* 46: 155-160.
- [21] Boucot, A.J., Johnson, J.G. y Talent, J.A. 1967. Lower and middle devonian faunal provinces based on Brachiopoda. *Proceeding International Symposium Devonian System II*: 1239-1254.
- [22] Braccacini, O.I. 1949. El perfil de Tambolar. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 4: 165-179.
- [23] Brandt, D.S. 1993. Ecdysis in *Flexicalymene meeki* (Trilobita). *Journal of Paleontology* 67: 999-1005.
- [24] Braniša, L. 1965. Los fósiles guías de Bolivia: I Paleozoico. *Boletín del Servicio Geológico de Bolivia*: 1-282.
- [25] Brett, C.E. 1977. Entombment of a trilobite within a closed brachiopod shell. *Journal of Paleontology* 51: 1041-1045.
- [26] Bustos, U.D. 1996. Modelo sedimentario alternativo para el Devónico de la Precordillera central sanjuanina: Formación Punta Negra. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 3: 17-30.
- [27] Bustos, U.D., Astini, A. R. 1997. Formación Punta Negra: análisis secuencial y evolución de la Cuenca Devónica Precordillerana. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 4: 97-111.
- [28] Carrera, M. G., Montoya, E., Rustán, J. J., y Halpern, K. 2013. Silurian- Devonian coral associations across a sequence stratigraphic boundary in the Argentine Precordillera. *Geological Journal*, 48: 256-269.
- [29] Chatterton, B.D.E. y Fortey, R. 2008. Linear clusters of articulated trilobites from the Lower Ordovician (Arenig) strata at Bini Tinzoulin, north of Zagora, southern Morocco. En: I. Rabano, R. Gozalo y D. Garcia-Bellido (eds.), *Advances in trilobite research*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, España, pp. 73-78.
- [30] Chatterton, B.D.E., Collins, D.H. y Ludvigsen, R. 2003. Cryptic behaviour in trilobites: Cambrian and Silurian examples from Canada, and other related occurrences. En: P.D. Lane, D.J. Siveter y R.A. Fortey (eds.), *Trilobites and Their Relatives*, pp. 157-173.
- [31] Chems, L., Wheeley, J.R. y Karis, L. 2006. Tunneling trilobites: Habitual infaunalism in an Ordovician carbonate seafloor. *Geology* 34: 657-660.
- [32] Clarke, J.M. 1913. Fosséis devonianos do Paraná. *Monografias do serviço geológico e mineralógico do Brasil* 1: 55-79 y 326-332.
- [33] Cocks, L. 1972. The origin of the Silurian *Clarkeia* shelly fauna of South America, and its extension to West Africa. *Palaeontology* 15: 623-630.
- [34] Cooper, M.R. 1982. A revision of the Devonian (Emsian- Eifelian) Trilobita from the Bokkeveld Group of South Africa. *Annals of the South African Museum* 89: 1-174.
- [35] Copper, P. 1977. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 21: 165-207.
- [36] Davis, R.A., Fraaye, R.H.B. y Holland, C.H. 2001. Trilobites within nautiloid cephalopods. *Lethaia* 34: 37-46.
- [37] di Pasquo, M. 2009. Primer registro de megaflores y palinología en estratos de la Formación Tarija (Pennsylvaniano), Arroyo Aguas Blancas, Provincia de Salta, Argentina: Descripción de dos especies nuevas. *Andean geology* 36: 95-123.
- [38] Edgecombe, G.D. 1991. Calmoniid trilobites from the Devonian Fox Bay Formation, Falkland Islands: Systematics and biogeography. *New York State Museum Bulletin* 481: 55-68.
- [39] Edgecombe, G.D., Vaccari, N.E. y Waisfeld, B.G. 1994b. Lower Devonian calmoniid trilobites from the Argentine Precordillera: new taxa of the *Bouleia* group, and remarks on the tempo of calmoniid radiation. *Geological Magazine* 131: 449-464.
- [40] Furque, G. 1979. Descripción geológica de la hoja 18c, Jáchal, Provincia de San Juan: carta geológico-económica de la República Argentina, escala 1: 200.000. República Argentina, Ministerio de Economía, Secretaría de Estado de Minería, Servicio Geológico Nacional.
- [41] García-López, S. y Fernández Martínez, E. 1995. The genus *Parastriatopora* Sokolov, 1949 (Tabulata) in the Lower Devonian of Argentina: Palaeobiogeographic implications. *Geobios* 28: 175-183.
- [42] García-Muro, V. J., Rubinstein, C. V., y Steemans, P. 2014. Palynological record of the Silurian/Devonian boundary in the Argentine Precordillera, western Gondwana. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 274: 25-42.
- [43] González Bonorino, G. 1975a. Acerca de la existencia de la Protoprecordillera de Cuyo, 6° Congreso Geológico Argentino, 107.
- [44] González Bonorino, G. y Middleton, G.N. 1976. A Devonian submarine fan in western Argentina. *Journal of Sedimentary Petrology* 46: 56-69.
- [45] Grahn, Y. 2002. Upper Silurian and Devonian Chitinozoa from central and southern Bolivia, central Andes. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 315-326.
- [46] Grahn, Y. 2005. Devonian chitinozoan biozones of Western Gondwana. *Acta Geologica Polonica* 55: 211-227.
- [47] Grahn, Y., Melo, J.H.G. y Steemans, P. 2010a. Integrated Chitinozoan and Miospore Zonation of the Serra Grande Group (Silurian-Lower Devonian), Parnaíba Basin, Northeast Brazil. *Revista Española de Micropaleontología* 37: 183-204.
- [48] Grahn, Y., Mendlowicz Muller, P., Pereira, E. y Loboziak, E. 2010b. Palynostratigraphy of the Chapada Group and its

- significance in the Devonian stratigraphy of the Paraná Basin, south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 29: 354-370.
- [49] Harrington, H.J. 1954. Descripción Geológica de la hoja 22c, Ramblón, Informe inédito, Dirección Nacional de Geología y Minería, Buenos Aires.
- [50] Herrera, Z.A. 1993. Nuevas precisiones sobre la edad de la Formación Talacasto (Precordillera Argentina) en base a su fauna de braquiópodos, 12 Congreso Geológico Argentino y 2 Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Buenos Aires, 289-295.
- [51] Herrera, Z.A. 1995a. The first notanoplid brachiopod from the South American Devonian sequence. *Geobios* 28: 337-342.
- [52] Herrera, Z.A. 1995b. The Lower Devonian chonetoidean brachiopods from the Argentine Precordillera. En: P. Racheboeuf (ed.), Four contributions to the study of chonetoidean brachiopods. Volume 136. Centre des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard-Lyon I, Lyon, pp. 101-147.
- [53] Herrera, Z.A. y Racheboeuf, P.R. 1997. Afinidades paleobiogeográficas de la fauna de braquiópodos Devónica de la Precordillera. *Jornadas de Paleontología* 13: 83-86.
- [54] Herrera, Z.A. y Bustos, U.D. 2001. Braquiópodos devónicos de la Formación Punta Negra, en el perfil del río de Las Chacritas, precordillera Argentina. *Ameghiniana* 38: 367-374.
- [55] Herrera, Z.A., Salas, M.J. y Giolitti, J.A. 1998. Chilidiopsoidea (Brachiopoda) del Devónico Inferior de la Precordillera Argentina. *Revista Española de Paleontología* 13: 149-166.
- [56] Holloway, D.J., y Rustán, J.J. 2012. The Trilobite Reedops (Phacopidae) in the Lower Devonian of Argentina (Malvinokaffric Realm). *Journal of Paleontology*, 86: 253-257.
- [57] Isaacson, P.E. 1978. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. *Comments. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 24: 359-362.
- [58] Isaacson, P.E. 2007. Mid-paleozoic biogeography of the central andes: Endemic faunas, immigrants and paleogeography, 8: 213-218.
- [59] Keidel, J. 1921. Observaciones geológicas en la Precordillera de San Juan y Mendoza. *Anales del Ministerio de Agricultura, Sección Geología, Mineralogía y Minería* 15: 7-102.
- [60] Kowalewski, M., Hoffmeister, A.P., Baumiller, T.K. y Bambach, R.K. 2005. Paleontology: Secondary evolutionary escalation between brachiopods and enemies of other prey. *Science* 308: 1774-1777.
- [61] Kozłowski, R. 1923. Faune devonienne de Bolivie. *Annales de Paleontologie* 12: 1-112.
- [62] Leighton, L.R. 2001. New example of Devonian predatory boreholes and the influence of brachiopod spines on predator success. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 165: 53-69.
- [63] Lieberman, B.S. 1993. Systematics and biogeography of the "Metacryphaeus group" Calmoniidae (Trilobita, Devonian), with comments on adaptive radiations and the geological history of the Malvinokaffric Realm. *Journal of Paleontology* 67: 549-570.
- [64] Lieberman, B.S., Edgecombe, G.D. y Eldredge, N. 1991. Systematics and biogeography of the "Malvinella group," Calmoniidae (Trilobita, Devonian). *Journal of Paleontology* 65: 824-843.
- [65] Loboziak, S. y Melo, J.H.G. 2002. Devonian miospore successions of Western Gondwana: update and correlation with Southern Euramerican miospore zones. *Review of Palaeobotany and Palynology* 121: 133-148.
- [66] Madin, J.S., Alroy, J., Aberhan, M., Fürsich, F.T., Kiessling, W., Kosnik, M.A. y Wagner, P.J. 2006. Statistical independence of escalatory ecological trends in phanerozoic
- [67] Nagel-Myers, J., Dietl, G.P. y Brett, C.E. 2009. First report of sublethal breakage-induced predation on Devonian bivalves. *Palaios* 24: 460-465.
- [68] Ortiz, A. y Zambrano, J. 1981. La Provincia Geológica Precordillerana Oriental. 13° Congreso Geológico Argentino (San Luis), 3: 59-74.
- [69] Padula, E.L., Rolleri, E.O., Mingramm, A.R.G., Roque, P.C., Flores, M.A. y Baldis, B.A. 1967. Devonian of Argentina. *International Symposium on the Devonian System* 2: 165-199.
- [70] Racheboeuf, P.R. y Herrera, Z.A. 1994. On some new malvinokaffric Silurian and Devonian chonetacean brachiopods and reclassification of others. *Neues Jahrbuch für Geologie et Paläontologie* 9: 541-560.
- [71] Ramos, V.A. 1988. The tectonics of the Central Andes: 30 to 33 S latitude. En: S. Clark y D. Burchfield (eds.), Processes in continental lithospheric deformation. Volume 218. Geological Society of America, pp. 31-54.
- [72] Richter, R. y Richter, E. 1942. Die Trilobiten der Weismes – Shichten am Hohen Venn, mit Bemerkungen über die Malvinokaffriche Provinz. *Senckenbergiana* 25: 156-279.
- [73] Rodríguez, S., Carrera, M.G. y Fernández-Martínez, E. 2002. Corales de la transición siluro-devónica en la Precordillera argentina. *Ameghiniana* 39: 479-489.
- [74] Rustán, J.J. y Vaccari, N.E. 2010a. The aulacopleurid trilobite Maurotarion Alberti, 1969 in the silurian-Devonian of Argentina: systematic, phylogenetic and paleobiogeographic significance. *Journal of Paleontology* 84: 1082-1098.
- [75] Rustán, J.J. y Vaccari, N.E. 2010b. Trilobites de la Formación Punta Negra (Devónico Medio) en la sección de Loma de los Pijos (Precordillera de San Juan, Argentina): nuevos elementos para la datación y correlación de los "estratos postdevónicos" de Keidel, X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata.
- [76] Rustán, J.J. y Vaccari, N.E. 2012. A revision of the Devonian Malvinokaffric dalmanitid trilobite Dalmanitoides Delo, 1935, on the basis of new data from Argentina. *Palaeontologia Electronica*.
- [77] Rustán, J.J. y Vaccari, N.E. 2012. The trilobite Maurotarion megacephalum n. sp (Aulacopleuridae) in the Lower Devonian of Argentina: phylogenetic and paleobiogeographic remarks. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 29: 346-354.
- [78] Rustán, J.J., Vaccari, N.E. y Astini, R.A. 2011a. Early Devonian trilobites from the Sierra de las Minitas, northernmost Precordillera (La Rioja Province), Argentina *Ameghiniana* 48:226-241.
- [79] Rustán, J.J., Balseiro, D., Waisfeld, B.G., Foglia, R.D. y Vaccari, N.E. 2011b. Infaunal molting in Trilobita and escalatory responses against predation. *Geology* 39: 495-498.
- [80] Rustán, J.J. y Balseiro, D. 2016. The trilobite Echidnops taphomimus n.sp. from the Lower Devonian of Argentina: unusual eyes, biogeographic distribution and infaunal molting. *Journal of Paleontology* (en prensa)
- [81] Salas, M. J., Rustán, J. J., y Sterren, A. F. 2013. Lower and Middle Devonian Malvinokaffric ostracods from the Precordillera Basin of San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. 45: 56-68.
- [82] Signor, P.W. y Brett, C.E. 1984. The Mid-Paleozoic precursors to the Mesozoic Marine Revolution. *Paleobiology* 10: 229-245.
- [83] Sterren, A. F., Rustán, J. J., y Salas, M. J. 2015. First Middle Devonian Bivalves from Argentina, New Records from the Punta Negra Formation and Insights on Middle Paleozoic Faunas from the Precordillera Basin. *Ameghiniana*. 52: 334-349.
- [84] Troth, I., Marshall, J.E.A., Racey, A. y Becker, R.T. 2011. Devonian sea-level change in Bolivia: A high palaeolatitude biostratigraphical calibration of the global sea-level curve. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304: 3-20.
- [85] Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G. y Edgecombe, G.D. 1994. Calmonioid Trilobites of the Lower Devonian Scaphioecolia zone in the Argentine Precordillera. *Geobios* 27: 591-608.
- [86] Waisfeld, B.G., Edgecombe, G.D. y Vaccari, N.E. 1994. Tormesiscus, a new blind calmonioid trilobite from the Lower Devonian, Argentine Precordillera. *Geologica et Palaeontologica* 28: 27-43.
- [87] Wolfart, R. y Voges, A. 1968. Beiträge zur Kenntniss des Devon von Bolivien. *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch* 74: 5-201.
- [88] Zamora, S., Mayoral, E., Esteve, J., Gámez Vintaned, J.A. y Santos, A. 2011. Exoskeletal abnormalities in paradoxid trilobites from the Cambrian of Spain, and a new type of bite trace. *Bulletin of Geosciences* 86: 665-673.