



Trilobites epipelágicos del Ordovícico de Perú y Bolivia

Juan Carlos Gutiérrez-Marco¹, Isabel Rábano², Guillermo F. Aceñolaza³, y César A. Chacaltana⁴

¹ Instituto de Geociencias (CSIC, UCM) y Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, José Antonio Novais 12, 28040 Madrid, España (jcgrapto@ucm.es)

² Museo Geominero, IGME, Ríos Rosas 23, 28003 Madrid, España (i.rabano@igme.es)

³ Instituto Superior de Correlación Geológica (CONICET-UNT), Miguel Lillo 205, 4000 Tucumán, Argentina (gfacenolaza@gmail.com)

⁴ INGEMMET, Avda. Canadá 1470, Lima, Perú (<mailto:cchacaltana@ingemmet.gob.pe>)

ABSTRACT

Epipelagic telephinid trilobites rarely occur in the Ordovician of South America, being represented by few specimens recorded from the Argentinian Precordillera, the Famatina Basin, eastern Puna and Cordillera Oriental. We here report the northernmost occurrences of the genera *Carolinites* and *Opsites* in the Central Andean Basin, coming from the Lower Ordovician rocks of the Sella Formation of southern Bolivia (*Carolinites genacinaca* Ross *s.l.*) and from the San José Formation of southwestern Peru (*Opsites* sp. nov). The scarce record of these telephinids has been related to warm water currents, that sporadically moving southwards along the Gondwanan margin, carrying palaeotropical trilobites into more temperate to cool-water higher palaeolatitudes.

RESUMEN

Los telefínidos espipelágicos son trilobites raros en Sudamérica, donde se conocen pocos ejemplares en el Ordovícico de la Precordillera, la cuenca de Famatina, la Puna oriental y la Cordillera Oriental argentina. En este trabajo se presentan los registros más septentrionales de los géneros *Carolinites* y *Opsites* en el Ordovícico Inferior de la cuenca andina central, procedentes de la Formación Sella del sur de Bolivia (*Carolinites genacinaca* Ross *s.l.*) y de la Formación San José del suroeste del Perú (*Opsites* sp. nov). El exiguo registro de estos telefínidos se halla vinculado con corrientes de aguas cálidas, que esporádicamente se dirigían hacia el sur a lo largo del margen gondwánico, transportando trilobites paleotropicales hacia paleolatitudes más elevadas con aguas templadas a frías.

Palabras claves: Trilobites, Ordovícico Inferior, Gondwana, cuenca andina central, paleocorrientes cálidas.

1. Introducción

Hasta mediados del siglo XX, se pensaba que la mayoría de los trilobites ordovícicos eran formas neríticas exclusivamente bentónicas, epifaunales a semi-infaunales, que se alimentaban de un modo detritívoro o suspensívoro. Sin embargo, los estudios posteriores demostraron que, ya desde el Ordovícico Inferior, los trilobites estaban adaptados a una gran diversidad de ambientes y modos de vida: desde formas bentónicas carroñeras, predatoras, filtradoras, sedimentívoras o incluso simbióticas con bacterias quimioautotrófas (en

ambientes disaeróbicos), hasta formas nectobentónicas o nectónicas activas; desarrollando hábitos gregarios o excavadores en las etapas de muda o reproducción (Fortey, 1985, 2000, 2004; McCormick & Fortey, 1998, 1999; Fortey & Owens, 1999; Gutiérrez-Marco et al., 2009, entre otros).

Los trilobites planctófagos, adaptados al modo de vida pelágico, presentan una morfología bastante peculiar, materializada por lo general en: 1) posesión de grandes ojos, que a menudo cuelgan bajo el plano dorsal del

caparazón, u ocasionalmente llegan a hipertrofiarse hasta fundirse en un ojo único, localizado en la parte anterior de la cabeza (tal y como sucede en ciertos ciclopígidios); 2) las pleuras torácicas se acortan y aplanan para facilitar el movimiento activo de los apéndices durante la natación; y 3) el pigidio reduce su tamaño o se torna diminuto.

En la presente nota se examinan los hallazgos más septentrionales para Sudamérica del grupo de los telefínidos, unos trilobites nectónicos ordovícicos muy raros, en base a ejemplares procedentes del Ordovícico Inferior del Perú y Bolivia.

2. Antecedentes

El descubrimiento de trilobites pelágicos en el Ordovícico de Sudamérica se debe a Harrington & Leanza (1957), quienes caracterizaron "*Keidelia*" [= *Carolinites*] *macrophthalmia* en la Precordillera argentina, dentro de niveles imprecisos del Ordovícico Inferior en la Sierra Chica de Zonda (provincia de San Juan). Años más tarde, Baldis & Blasco (1974) describieron seis especies nuevas del género *Telephina* Marek (*sensu stricto*) en materiales del Sandbiense de una sección al suroeste de Jáchal, también en la Precordillera de San Juan (Formación Las Aguaditas), con las formas *Telephina argentina*, *T. frontistriata*, *T. rectisulcata*, *T. jelini*, *T. alejandrina* y *T. aguaditensis*. Poco después, Leanza & Baldis (1975) definieron "*Tafnaspis*" [= *Carolinites*] *iglesiassi* en el Cordón de Escaya, Puna oriental de Jujuy. La secuencia fosilífera se incluye en este último caso en el Grupo Toro Ara, englobado en el Complejo Turbidítico de la Puna (Floiense-Dapingiense).

En la etapa siguiente, el registro de telefínidos epipelágicos se amplió notablemente en la Precordillera de San Juan, con la descripción de dos especies adicionales del género *Carolinites* Kobayashi [*C. killaryensis* (Stubblefield) y *C. constrictus* Benedetto & Cañas], encontradas en el miembro inferior de la Formación Gualcamayo (Dapingiense: Benedetto et al., 1986); y tres nuevas de *Telephina*, las dos primeras (*T. calandria* y *T. chingolo*) localizadas en la parte alta de la Formación San Juan (Floiense medio) y en la inferior de la Formación Las Aguaditas (Darriwiliense), respectivamente, en tanto que la tercera (*T. problematica*) procede de otros niveles más modernos (Sandbiense: Ordovícico Superior) de esta última unidad (Chatterton et al., 1999). También de la Formación Gualcamayo, pero de horizontes de edad Darriwiliense, derivan las especies *Carolinites latus* Tortello & Peralta y *C. aff. pardensis* Legg, descritas por Tortello & Peralta (2004).

Por otra parte, en el terreno del Famatina, Vaccari & Waisfeld (1994) describieron los taxones *Carolinites genacinaca* Ross y *Oopsites* sp. en la parte inferior y media del miembro Loma del Kilómetro (Floiense medio-superior) de la Formación Suri, aunque el primero fue revisado más tarde como *C. cf. genacinaca* por Waisfeld & Vaccari (2003).

Con referencia a la cuenca andina central, al ya citado hallazgo de "*Tafnaspis*" *iglesiassi* Leanza & Baldis, en el Ordovícico Inferior de la Puna Oriental argentina (reassignado al género *Carolinites* por Dean, 1989),

Aceñolaza et al. (1999) sumaron la identificación de un cranidio de *C. genacinaca* en la localidad boliviana de Sella (Departamento de Tarija). Por último, Waisfeld & Vaccari (2003) describieron e ilustraron varios ejemplares de *Carolinites* sp. procedentes de la parte más alta de la Formación Acoite (Floiense superior) de la Cordillera Oriental argentina (quebradas Los Colorados, Chamarra y Los Baños, provincia de Jujuy).

A excepción de la Precordillera argentina, donde los trilobites pelágicos son formas raras pero se reparten en diferentes niveles de variadas formaciones del Ordovícico Inferior, Medio y Superior, el registro de telefínidos (*Carolinites*, *Oopsites*) es francamente exiguo en el Famatina y en la cuenca andina central. El material publicado apenas reúne una treintena de ejemplares, limitados generalmente a escleritos aislados (cranidios, librigenas, pigidios), con la sola excepción del ejemplar completo (y único conocido) de *Carolinites iglesiassi*. Fuera del ámbito argentino de la cuenca andina central, el registro de estos trilobites se restringía a un cranidio de *Carolinites* encontrado en Bolivia (Aceñolaza et al., 1999), al que añadimos ahora nuevos ejemplares de la misma procedencia, así como el descubrimiento de telefínidos en el Ordovícico peruano, que aportan datos de interés paleobiogeográfico para el conjunto de Sudamérica.

En el presente trabajo no se consideran grupos de trilobites mesopelágicos como los ciclopígidios, representados puntualmente en el Tremadociense de Argentina (Esteban, 1996; Tortello & Esteban, 2003).

3. Contexto geológico y estratigráfico

El material peruano consta de un único cranidio, identificado como *Oopsites* sp. nov. Se trata de un molde interno y externo que conserva su relieve original, en una limolita oscura con ligera matriz carbonatada. Procede de la parte inferior de la Formación San José (horizonte K-2) en la quebrada de Cashabireni, 6.5 km al noreste del puente de San Francisco sobre el río Apurímac (Quimbiri, Departamento del Cusco). En asociación con el mismo se encuentran restos de otros trilobites (asáfidos, trinucleidos, *Hypermeccaspis*), y graptolitos. Estos últimos sitúan el horizonte fosilífero en la Biozona de *Baltograptus minutus*, correlacionable con el Floiense superior (Ordovícico Inferior) de la escala global (Begström et al., 2009).

El material boliviano procede de niveles de lumaquelas calcáreas intercalados en el miembro inferior de la Formación Sella, en la quebrada de Rumi Orkho, unos 16 km al noreste de Tarija (sur de la Cordillera Oriental boliviana). De allí procede el cranidio de *Carolinites genacinaca* Ross s.l. ilustrado por Aceñolaza et al. (1999, fig. 2f-g), al que añadimos ahora nuevos ejemplares en mejor estado de conservación. Los restos se acumularon, junto con otros trilobites, braquiópodos, moluscos, equinodermos y ostrácodos, en el relleno arenoso de numerosos "gutter casts" excavados en lutitas verdosas, que a su vez contienen trilobites y graptolitos. Estos últimos caracterizaron la Biozona de *Baltograptus minutus* del Floiense superior (Egenhoff et al., 2004).

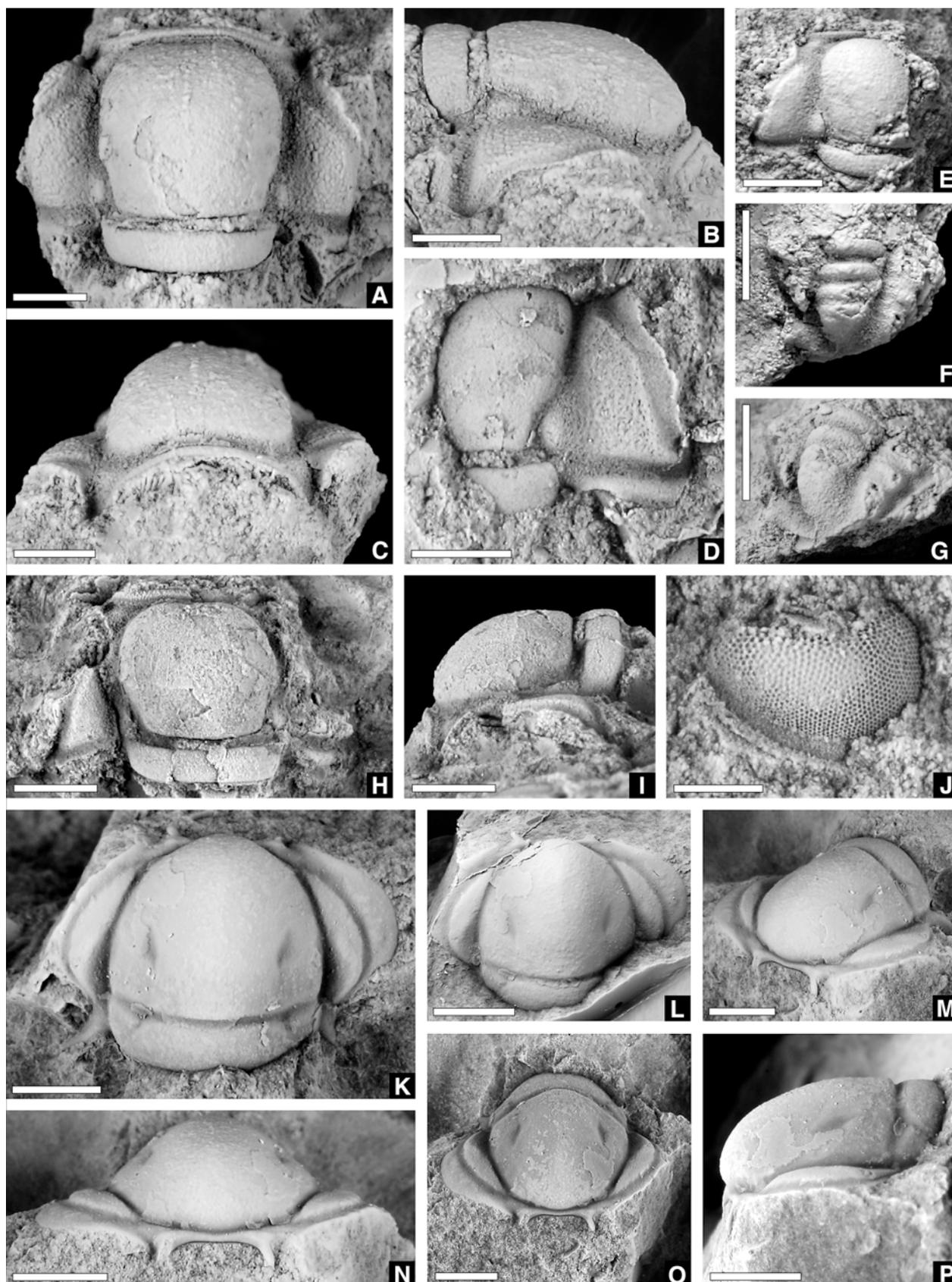


Figura 1. Trilobites telephnidos epipelágicos de la cuenca andina central. A-J, *Carolinites genacinaca* Ross s.l., del Ordovícico Inferior de Sella (Bolivia). - A-C, Molde interno del cráneo MGM-6770X, en vista dorsal (A), lateral derecha (B) y anterior (C); D, vaciado en látex del molde externo parcial del ejemplar anterior; E, cráneo MGM-6771X (molde interno); F-G, molde interno del pigidio MGM-6773X en vista dorsal (F) y lateral oblicua (G); H-I, molde interno del cráneo MGM-6769X en vista dorsal (H) y lateral izquierda (I), correspondiente al ejemplar ilustrado por Aceñolaza et al. (1999, figs. 2f-g); J, superficie visual MGM-6772X, parcialmente recubierta por sedimento. - K-P, *Oopsites* sp. nov., del Ordovícico Inferior de Quimbiri (Perú). Molde interno del cráneo CPI-7427 en vista dorsal (K), anterolateral oblicua (M), anterior (N), anterodorsal oblicua (O) y lateral izquierda (P). L es un vaciado en látex del molde externo del mismo ejemplar, en vista dorsal. La escala gráfica equivale a 2 mm, excepto en la figura J (= 1 mm). Todos los ejemplares fueron blanqueados con vapores de óxido de magnesio.

4. Sistemática

Orden PROETIDA Fortey & Owens 1975
Superfamilia BATHYUROIDEA Walcott 1886
Familia TELEPHINIDAE Marek 1952

Género *Carolinites* Kobayashi 1940

Especie tipo.– *Carolinites bulbosus* Kobayashi 1940, del Ordovícico de Tasmania (Australia).

Carolinites genacinaca Ross 1951, s.l.
(Fig. 1 A-J)

*1951 *Carolinites genacinaca* sp. nov. – Ross, p. 84, lám. 18, figs. 25-26, 28-36.

?1994 *Carolinites* cf. *genacinaca* Ross – Vaccari & Waisfeld, p. 82, lám. 1, figs. 16-18; lám. 2, fig. 12.

v1999 *Carolinites genacinaca* Ross s.l. – Aceñolaza et al., p. 356, fig. 2f-g.

?2003 *Carolinites* cf. *genacinaca* Ross – Waisfeld & Vaccari, p. 312, lám. 16, figs. 4-8.

?2003 *Carolinites* sp. – Waisfeld & Vaccari, p. 319, lám. 21, figs. 15-18.

Material.– Dos cranidios (MGM-6769X; MGM-6770X), un cranidio más un fragmento desarticulado de librigena (MGM-6771X), una superficie visual incompleta (MGM-6772X) y un pigidio (MGM-6773X). Los originales se hallan depositados en el Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España, Madrid).

Observaciones.– El cranidio de los ejemplares bolivianos muestra netos caracteres morfológicos que lo sitúan en la línea evolutiva *Carolinites tasmaniensis* (Etheridge) – *C. genacinaca* Ross – *C. sp. nov.* McCormick & Fortey (Fortey, 1975; McCormick & Fortey, 1999, 2002). De ellos, el tamaño moderado de las báculos, que indentan ligeramente la base de la glabella, y la anchura de las mejillas fijas, que se expanden cerca del margen posterior, flexionando abaxialmente la cresta intra-palpebral, son caracteres muy próximos a los de *C. genacinaca* Ross (*sensu stricto*). En la librigena, la superficie visual destaca por su gran convexidad (long. y exsag.) y el número muy elevado de omatidios, con más de 20 hileras dorsoventrales y 50 anteroposteriores en un ojo de tipo holocroal. El único pigidio disponible muestra vestigios de los tubérculos centrales en el molde interno y la diferenciación de tres anillos axiales, los dos primeros resaltados por fuertes surcos y siendo el tercero más tenue, como ocurre en esta especie. Sin embargo, el material boliviano muestra diferencias menores con *C. genacinaca* que tal vez lo relacionen con un nuevo taxón de nivel subespecífico: crestas intra-pleurales menos marcadas, borde anterior con terminaciones laterales más largas y de aspecto espinoso, e indicios de ornamentación en las mejillas fijas y base de las báculos. La ausencia de tubérculos centrales prominentes en los anillos axiales del pigidio reviste una importancia menor, dado que dichos tubérculos se desarrollan con preferencia en las poblaciones más jóvenes de la especie (Fortey, 1975).

El material boliviano de *Carolinites genacinaca* (*sensu lato*) difiere de otros registros del género en la

Precordillera argentina por el menor tamaño de las báculos, pero guarda notables semejanzas con los ejemplares citados en la Fm. Suri (Famatina) y en la parte alta de la Fm. Acoite (Jujuy), como *C. cf. genacinaca* y *Carolinites* sp., respectivamente (Vaccari & Waisfeld, 1994; Waisfeld & Vaccari, 2003). Sin embargo, todos ellos se conservan aplastados o con deformación tectónica, lo que impide precisar sus relaciones taxonómicas. En la forma puneña *C. iglesiasi* (Leanza & Baldi) los caracteres cefálicos se conocen con insuficiente detalle como para poder compararlo con otros taxones o con el presente material.

Distribución.– Floiense superior, Formación Sella, Bolivia, sur de la Cordillera Oriental.

Género *Oopsites* Fortey 1975

Especie tipo.– *Telephus hibernicus* Reed, 1909, del Ordovícico Inferior de Irlanda.

Oopsites sp. nov.
(Fig. 1K-P)

?1994 *Oopsites* sp. – Vaccari & Waisfeld, p. 82, lám. 2, figs. 13, 16, 17.

?2003 *Oopsites* sp. – Waisfeld & Vaccari, p. 312, lám. 16, figs. 1-3.

Material.– Molde interno y externo de un cranidio bien conservado, CPI-7427 (colección paleontológica del Instituto Geológico Minero y Metalúrgico, Lima).

Descripción.– La anchura máxima del cranidio (8 mm) se sitúa a nivel de los lóbulos palpebrales, representando 1,48 veces la longitud sagital (5,4 mm). El borde anterior se halla poco arqueado y sus extremos laterales se prolongan en un par de espinas, cuya separación (transversa) equivale a algo más de la mitad de la anchura (tr.) del anillo occipital. La glabella es muy convexa y su anchura máxima (4,7 mm) se logra antes de alcanzar el surco occipital. Presenta un par de áreas musculares localizadas en sendos surcos elípticos someros, inclinados 10-15 grados con la línea sagital, sin unión con los surcos axiales. El extremo anterior de estas áreas musculares se localiza a nivel de la mitad de la longitud de la glabella. Los surcos plegabelar, axiales y occipital son relativamente estrechos y profundos, salvo a nivel de las áreas musculares occipitales y adaxiales. El anillo occipital es bastante ancho (medido en el plano sagital) y equivale a alrededor de 1/4 de la longitud glabellar, con sus extremos laterales algo más estrechos (sag.) que en los 2/4 de la parte central restante. Sus facetas musculares anteriores parecen prolongarse en sendos surcos que no alcanzan el borde posterior (exsag.). Las mejillas fijas tienen un aspecto semilunar, por la presencia de largos lóbulos palpebrales que se curvan hacia adentro en sentido posterior, a la vez que se estrechan ligeramente. Los lóbulos palpebrales son casi tan anchos (tr.) como el resto de la fixigena, y se encuentran definidos por unos surcos continuos y uniformemente estrechos. En vista lateral, las mejillas fijas se presentan suavemente inclinadas hacia adelante. En la mitad posterior de las fixigenas se localizan sendas facetas musculares, adyacentes a los

ángulos postero-laterales de la glabella, e inclinadas hacia el surco axial. El sector post-ocular de cada mejilla fija es muy estrecho (tr.), y su borde posterior queda reducido a una espina dirigida postero-lateralmente, formando un ángulo de unos 40 grados con el eje sagital. La superficie externa del cráneo carece de una ornamentación apreciable, conservando vestigios de una granulación muy fina en la glabella y el anillo occipital (salvo en las áreas de inserción muscular), y hasta 4 tenues crestas transversas en el reborde palpebral.

Observaciones.— La morfología del cráneo peruano permite relacionarlo con *Oopsites* Fortey (1975), un género del Ordovícico Inferior situado por su autor en el tránsito entre *Goniophrys* Ross (del Tremadociense superior) y *Telephina* Marek (común en el Ordovícico Medio y Superior). El ejemplar estudiado pertenece a una especie nueva que difiere de *O. hibernicus* (Reed) y *O. squamosus* Fortey por la ausencia de una pronunciada ornamentación de tubérculos, la mayor separación entre las espinas del borde anterior, la menor anchura (tr.) de las mejillas fijas, y por su anillo occipital algo más estrecho (sag.). Entre las formas que ilustran la transición gradual de *Oopsites* a *Telephina*, *Oopsites* sp. nov. recuerda a *Telephina calandria* Chatterton, Edgecombe, Vaccari & Waisfeld por sus mejillas fijas estrechas (tr.) y de borde posterior reducido a una espina, si bien difiere por la ornamentación y el borde anterior del cráneo, que posee unas espinas proporcionalmente más pequeñas y mucho más separadas, razón por la cual optamos por asignar nuestro ejemplar al género *Oopsites* en lugar de a *Telephina*. Chatterton et al. (1999) consideran a *T. calandria* como una de las formas más antiguas del género (Floiense medio a superior de la Precordillera argentina), cuyas características se solapan con las de *Oopsites*. Algo parecido ocurre con *T. bicuspis* (Angelin), cuyo borde anterior guarda semejanzas con el de *Oopsites*, si bien los extremos laterales espinosos se hallan en la especie más próximos a la línea sagital que en las formas del segundo género (Fortey, 1975; Ahlberg, 1995). El borde posterior de las mejillas fijas de *Oopsites* sp. nov. recuerda al de *T. americana* (Billings), por presentarse reducido a una espina, y tampoco alcanza la anchura post-ocular de las formas típicas de *Oopsites*. Finalmente, el ejemplar peruano es una forma indudablemente próxima a *Oopsites* sp., descrita por Vaccari & Waisfeld (1994) y Waisfeld & Vaccari (2003) en el Dapingiense del Sistema de Famatina (Argentina), y considerada además como una forma intermedia con *Telephina*. Las principales semejanzas residen en la ausencia de una ornamentación apreciable, el anillo occipital corto (sag.) y porque el borde posterior de las fixigenas aparece reducido a una simple espina. Sin embargo, esta última es más larga y se halla dirigida lateralmente, las mejillas fijas parecen algo más anchas y, sobre todo, el borde anterior es arqueado y ligeramente más estrecho (tr.) en la forma argentina que en la peruana.

Fortey (1976) correlacionó la estrechez del borde posterior en los cráneos del género *Oopsites*, con la migración adaxial de su borde anterior arqueado, con el fin de que los ojos pudieran incrementar su tamaño y ganara espacio la superficie visual, al crecer hacia adelante y hacia atrás en cada librigena. Dado que el

borde anterior de *Oopsites* sp. nov. es bastante ancho (tr.), el incremento de tamaño de sus ojos se produciría básicamente en sentido posterior, con lo que el segmento post-ocular de cada fixigena se torna muy estrecho y el borde posterior queda reducido a una corta espina retrodirigida.

Distribución.— Floiense superior, Formación San José, Perú, Cordillera Oriental.

5. Interés paleobiogeográfico y conclusiones

El nuevo material de telefínidos pelágicos obtenido en el Perú y Bolivia ofrece gran interés paleobiogeográfico, por cuanto estos trilobites son formas muy raras y de distribución frecuentemente restringida a los márgenes continentales. *Carolinites genacinaca* Ross fue una especie tropical cosmopolita durante el Ordovícico, ampliamente distribuida en Laurentia, Baltica y el margen australoasiático de Gondwana (McCormick & Fortey, 1999). Su presencia en la cuenca andina central ayuda a entender los registros individuales de *Carolinites* en contextos perigondwánicos de elevada paleolatitud, tales como el sur de Francia (*C. "vizcainoi"* Pillet, 1988, 1990: = *C. genacinaca* de acuerdo con McCormick & Fortey, 1999) y Turquía (*Carolinites* sp. de Dean, 1973). En este sentido, el descubrimiento de *C. genacinaca* (s.l.) en el noroeste argentino y sur de Bolivia denota la existencia de corrientes de aguas cálidas superficiales que, descendiendo por el margen de Gondwana, podrían haber alcanzado episódicamente las regiones peri-polares del suroeste de Europa y Asia Menor, en paralelo con otras masas de agua más estables y mejor conocidas que, operando en el mismo sentido, facilitaron la dispersión de elementos del Cámbrico terminal al Floiense sudamericano, en el Dapingiense a Sandbiense europeo y norteafricano (trilobites, braquiópodos, moluscos, etc.). En el margen opuesto de Gondwana, algunas especies asiáticas de *Carolinites* como mucho podrían haber llegado a alcanzar paleolatitudes intermedias como las del centro de Irán, donde Bruton et al. (2014) citaron el hallazgo de *C. cf. ichangensis* Lu en materiales del Ordovícico Inferior.

El registro peruano de *Oopsites* representa el primer hallazgo del género en la cuenca andina central, dado que previamente se conocía tan sólo en Laurentia, Caledónides europeas y el sistema de Famatina del noroeste argentino. Aparte de reforzar los vínculos perigondwánicos del Famatina, el material estudiado muestra una transición gradual con el género *Telephina*, considerado por algunos autores como un trilobite de aguas cálidas a templadas, e incluso de ambientes profundos o disaeróbicos (Ahlberg, 1995).

Los nuevos datos son importantes para sumarlos al conocimiento paleobiogeográfico del margen gondwánico sudamericano, sintetizado recientemente por Benedetto et al. (2009).

Agradecimientos

Agradecemos a Carlos Alonso (Universidad Complutense de Madrid), por las ilustraciones fotográficas. Este trabajo es una contribución a los proyectos CGL2012-39471/BTE, del Ministerio de Economía y Competitividad español e IGCP 591 (IUGS-UNESCO).

Referencias

- Aceñolaza, G.F., Gutiérrez-Marco, J.C., Rábano, I., Díaz Martínez, E. 1999. Las lumaquelas de la Formación Sella (Ordovícico de la Cordillera Oriental boliviana) y su interés paleobiogeográfico. Actas XIV Congreso Geológico Argentino, Salta, v. 1, p. 355-358.
- Ahlberg, P. 1995. Telephinid trilobites from the Ordovician of Sweden. *Palaeontology*, v. 38, p. 259-285.
- Baldis, B.A., Blasco, G. 1974. Trilobites ordovícicos de la comarca de Jáchal, Precordillera argentina. I. Telephinidae. *Ameghiniana*, v. 11, p. 71-87.
- Benedetto, J.L., Cañas, F., Astini, R. 1986. Braquiópodos y trilobites de la zona de transición entre las formaciones San Juan y Gualcamayo en el área de Guandacol (La Rioja, Argentina). Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, v. 1, p. 103-111.
- Benedetto, J.L., Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G., Sánchez, T.M., Foglia, R.D. 2009. Cambrian and Ordovician biogeography of the South American margin of Gondwana and accreted terranes. In Basset, M.G. (ed.), *Early Palaeozoic Peri-Gondwana terranes: New insights from tectonics and biogeography*. Geological Society, London, Special Publications, v. 325, p. 201-232.
- Bergström, S.M., Chen, X., Gutiérrez-Marco, J.C., Dronov, A.V. 2009. The new chronostratigraphic classification of the Ordovician System and its relations to major regional series and stages and $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy. *Lethaia*, v. 42, p. 97-107.
- Bruton, D.L., Wright, A.J., Hamed, M.A. 2004. Ordovician trilobites of Iran. *Palaeontographica A*, v. 271, p. 111-149.
- Chatterton, B.D.E., Edgecombe, G.D., Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G. 1989. Ontogenies of some Ordovician Telephinidae from Argentina, and larval patterns in the Proetida (Trilobita). *Journal of Paleontology*, v. 73, p. 219-239.
- Dean, W.T. 1973. The Lower Palaeozoic stratigraphy and faunas of the Taurus Mountains near Beyseir, Turkey. III. The trilobites of the Sobova Formation (Lower Ordovician). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Geology, v. 24, p. 279-348.
- Dean, W.T. 1989. Trilobites from the Survey peak, Outram and Skoki formations (Upper Cambrian-Lower Ordovician) at Wilcox Pass, Jasper National Park, Alberta. *Geological Survey of Canada Bulletin*, v. 389, p. 1-141.
- Egenhof, S.O., Maletz, J., Erdtmann, B.-D. 2004. Lower Ordovician biozonation and lithofacies of southern Bolivia: relevance for palaeogeographic interpretations. *Geological Magazine*, v. 141, p. 287-299.
- Esteban, S.B. 1996. Los primeros trilobites ciclopígidos en el Ordovícico de Argentina (Formación Volcancito, Sistema de Famatina). *Ameghiniana*, v. 33, p. 57-64.
- Fortey, R.A. 1975. The Ordovician trilobites of Spitsbergen. II. Asaphidae, Nileidae, Raphiophoridae and Telephinidae of the Valhallfonna Formation. *Norsk Polarinstitutt Skrifter*, v. 162, p. 1-207.
- Fortey, R.A. 1985. Pelagic trilobites as an example of deducing the life habits of extinct arthropods. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, v. 76, p. 219-230.
- Fortey, R.A. 2000. *Trilobite! Eyewitness to Evolution*, HarperCollins, London & Knopf, New York [traducción española, 2006: ¡Trilobites! Testigos de la evolución. Ed. Laetoli, Pamplona, 309 p.].
- Fortey, R.A. 2004. The lifestyles of the trilobites. *American Scientist*, v. 92, p. 446-453 (traducción española: Trilobites. *Investigación y Ciencia*, abril 2005, p. 66-73).
- Fortey, R.A., Owens, R.M. 1975. Proetida - A new order of trilobites. *Fossils and Strata*, v. 4, p. 227-239.
- Fortey, R.A., Owens, R.M. 1999. Feeding habits in trilobites. *Palaeontology*, v. 42, p. 429-465.
- Gutiérrez-Marco, J.C., Sá, A.A., García-Bellido, D.C., Rábano, I., Valério, M. 2009. Giant trilobites and trilobite clusters from the Ordovician of Portugal. *Geology*, v. 37, p. 443-446.
- Kobayashi, T. 1940. Lower Ordovician fossils from Junee, Tasmania. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania (for 1939)*, p. 61-66.
- Leanza, A.F., Baldis, B.A.J. 1975. Tafnaspidae, nueva familia de Komaspidae (Trilobita) del Ordovícico del norte de Argentina. Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, v. 1, p. 125-132.
- Marek, L. 1952. Contribution to the stratigraphy and fauna of the uppermost part of the Králův Dvůr Shales (Ashgillian). *Sborník Ústředního Ústavu Geologického*, v. 19, p. 429-455.
- McCormick, T., Fortey, R.A. 1998. Independent testing of a paleobiological hypothesis: the optical desing of two Ordovician pelagic trilobites reveals their relative paleobathymetry. *Paleobiology*, v. 24, p. 235-253.
- McCormick, T., Fortey, R.A. 1999. The most widely distributed trilobite species: Ordovician *Carolinites genacina*. *Journal of Paleontology*, v. 73, p. 202-218.
- McCormick, T., Fortey, R.A. 2002. The Ordovician trilobite *Carolinites*, a test case for microevolution in a macrofossil lineage. *Palaeontology*, v. 45, p. 229-257.
- Pillet, J. 1988. Quelques trilobites rares de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, v. 124, p. 89-99.
- Pillet, J. 1990. A propos de *Carolinites vizcainoi* Pillet 1988. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, v. 126, p. 97.
- Reed, F.R.C. 1909. Palaeontological appendix. In Gardiner, C.I., Reynolds, S.H.: *On the igneous and associated sedimentary rocks of the Tourmakeady district (County Mayo)*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, v. 65, p. 104-153.
- Ross, R.J. Jr. 1951. Stratigraphy of the Garden City Formation in northeastern Utah, and its trilobite faunas. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*, v. 14, p. 1-161.
- Tortello, M.F., Esteban, S.B. 2003. Lower Ordovician stratigraphy and trilobite faunas from the southern

- Famatina Range, La Rioja, Argentina. *Special Papers in Palaeontology*, v. 70, p. 213-239.
- Tortello, M.F., Peralta, S.H. 2004. Trilobites del miembro inferior de la Formación Gualcamayo (Llanvirniano temprano) en el cerro La Chilca, Precordillera de San Juan, Argentina. *Boletín Geológico y Minero*, v. 115, p. 665-682.
- Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G. 1994. Nuevos trilobites de la Formación Suri (Ordovícico temprano) en la región de Chaschuil, Provincia de Catamarca. Implicancias bioestratigráficas. *Ameghiniana*, v. 31, p. 73-86.
- Waisfeld, B.G., Vaccari, N.E. 2003. Chapter 9, Trilobites. *In* Benedetto, J.L. (ed.), *Ordovician fossils from Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba, p. 295-409.
- Walcott, C.D. 1886. Second contribution to the studies on the Cambrian Fauna of North America. *Bulletin of the United States Geological Survey*, v. 30, p. 1-369.