

Asociación trilobites - *Rusophycus* en el Tremadociano Superior del noroeste argentino

G.F. Aceñolaza

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

RESUMEN

Se da a conocer la asociación indirecta del trilobites olenido *Leptoplastides marianus* (Hoek) y *Rusophycus* isp. A en el Tremadociano Superior de la Cordillera Oriental Argentina. Mediante la aplicación de ciertos parámetros que analizan integralmente los diferentes aspectos del vínculo, se propone a *L. marianus* (Hoek) como el probable organismo productor de la traza. El material proviene de los niveles arenoso-pelíticos fosilíferos de la Formación Rupasca (Tremadociano Superior) aflorante en el Angosto de Chucalezna, provincia de Jujuy, Argentina. Se realizan apreciaciones etológicas y se propone que la asociación podría estar vinculada al proceso de muda (ecdisis) del trilobites.

Palabras clave: Argentina, asociación, icnofósil, Ordovícico, Trilobites

Trilobite - Rusophycus association in the Upper Tremadocian of northwestern Argentina

ABSTRACT

The association of the olenid trilobite Leptoplastides marianus (Hoek) and Rusophycus isp. A from the Upper Tremadocian levels of the Eastern Cordillera of Argentina is described and analysed. By means of the application of several parameters involving different aspects of the association, Leptoplastides marianus (Hoek) is proposed as the most probable producer of Rusophycus isp. A. Sampled material comes from the fossiliferous shales and sandstones of Rupasca Formation (Upper Tremadocian) cropping out in the Angosto de Chucalezna locality, Jujuy province, Argentina. Some ethologic aspects are also discussed, proposing that the association could be related to the moulting process of the trilobitee.

Key words: Argentina, association, ichnofossil, Ordovician, Trilobite

Introducción

En la literatura paleontológica mundial no son frecuentes las situaciones donde se registra un cuerpo fósil vinculado a su traza. En este marco, se puede dar el caso que el mismo aparezca con un vínculo directo (eg. *Limulus* sp. en el extremo de su traza de locomoción: Häntzschel, 1975, figura 12, página W26; Trilobites *Flexicalymene meeki* y *Rusophycus* isp.: Osgood 1970, lámina 58, figuras 4, 5) o bien donde lo haga de manera indirecta (eg. Fortey y Seilacher, 1997 con referencias). Estos últimos autores son quienes proponen y aplican una serie de parámetros que permiten una aproximación ajustada sobre la pertenencia o no de la traza a un determinado organismo.

Desde la definición del icnogénero *Cruziana* en Bolivia (D'Orbigny, 1842), se puso de manifiesto la existencia y buena conservación tanto de fósiles como de icnofósiles en la Cuenca Central Andina Sudamericana, sin que hasta el momento se hayan analizado aspectos que vinculen ambos registros.

Los icnofósiles retratan las diferentes actividades de los primitivos organismos en un determinado paleoambiente, en relación a sus desplazamientos, alimentación, reposo o morada. Entre estos últimos, el icnogénero *Rusophycus* Hall constituye una forma frecuente en el registro paleontológico de las secuencias, tanto del sur boliviano como del norte argentino, y se interpreta como una traza de reposo, morada, nidificación u ocultamiento.

Es en esta última región donde son numerosas las icnoespecies descritas vinculadas a un desarrollo bioestratigráfico de diferentes zonaciones trilobíticas (Aceñolaza y Durand, 1978; Alonso y Marquillas, 1981; Moya, 1988; 1998; Moya *et al.*, 1994; Waisfeld, 1996; Mángano *et al.*, 1996), sin que hasta el momento se hayan reconocido asociaciones directas o indirectas de un organismo productor, con el icnofósil producido por el mismo.

En esta oportunidad se analiza, mediante la aplicación de los parámetros propuestos por Fortey y Seilacher (1997), la pertenencia de un morfotipo frecuente de *Rusophycus* al olénido *Leptoplastides marianus* (Hoek), hallados en una misma pieza de roca y en cercanías uno de otro, realizándose así también, algunas apreciaciones de índole etológica sobre el vínculo propuesto.

Procedencia del material

La asociación analizada fue colectada en una sección aflorante en El Angosto de Chucalezna, ubicado en el sector medio/superior de la Quebrada de Humahuaca, Provincia de Jujuy (Fig. 1). Esta localidad constituye un perfil clásico para el estudio de

icnofósiles en el noroeste argentino (Aceñolaza, 2001). En ella aflora una potente secuencia discontinua, de más de 200 metros de espesor, donde se encuentran parcialmente representadas tanto las areniscas y cuarcitas del Grupo Mesón como las pizarras y areniscas de la base del Grupo Santa Victoria (Turner, 1960, 1964). Las unidades antes mencionadas presentan una amplia distribución en la Cordillera Oriental Argentina, y en ellas se identifica la transición entre los sistemas Cámbrico y Ordovícico (Aceñolaza, 1996).

La asociación trilobites/*Rusophycus* proviene de un perfil parcial de la Formación Rupasca (Harrington, 1957; emmend. López y Nullo, 1969), limitado por fallas y localizado en el sector norte del Angosto de Chucalezna (Aceñolaza y Poiré, 1998; Aceñolaza, 2001) (Fig. 1).

La secuencia allí aflorante se encuentra litológicamente representada por 39 m de lutitas y areniscas de coloración amarilla parduzca, de características estrato y granocrecientes, presentando tres litofacies claramente diferenciadas: una basal caracterizada por lutitas y areniscas finas con niveles arenosos esporádicos; una media caracterizada por una sucesión heterolítica de areniscas y lutitas de hasta 10 cm de espesor ampliamente bioturbadas; y una superior con areniscas medias a gruesas y cuarcitas de hasta 40 cm de potencia, con intercalaciones esporádicas de niveles coquinoideos (lumaquelas de braquiópodos y trilobites).

El perfil es altamente fosilífero, con trilobites, braquiópodos, equinodermos y conodontes que acotan su edad al Tremadociano Superior (Biozona de *Paltodus deltifer* de conodontes) (Aceñolaza y Albanesi, 1996). La riqueza icnológica del perfil está representada por su abundante icnofauna caracterizada por *Arenicolites* isp., *Bergaueria* isp., *Cruziana furcifera*, *Cruziana simplicata*, *Cruziana* isp. A, *Didymaulichnus* isp., *Dimorphichnus* isp., *Monocraterion* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes* isp., *Planolites* isp., *Rusophycus latus*, *Rusophycus polonica*, *Rusophycus* isp. A, *Rusophycus* isp., *Skolithos linearis* y abundantes ejemplares de *Teichichnus rectus* y *Trichophycus venosus* (Aceñolaza y Poiré, 1998; Aceñolaza y Aceñolaza, 2002).

Repositorio, descripción y discusión

Material

El material analizado fue obtenido en la década del 1980 y está depositado en la colección paleontológica

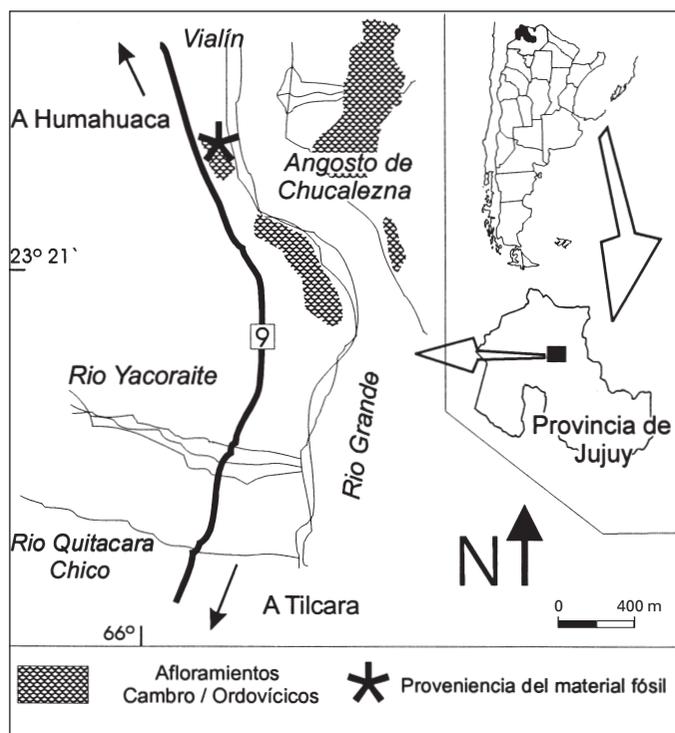


Fig. 1. Mapa de ubicación y procedencia del material
 Fig. 1. Location map and extent of Cambro-Ordovician outcrops (in grey). The fossil locality is indicated by an asterisk

de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, bajo la sigla PIL 13.212 (Paleontología Invertebrados Lillo).

Descripción

La pieza analizada es un nivel arenoso de hasta 1,8 cm de espesor, abundantemente bioturbado en su base, donde se aprecia un toraco-cranidio regularmente preservado dispuesto en posición invertida. Las trazas fósiles halladas en la base de la pieza son asignadas a los icnogéneros *Monomorphychnus* isp., *Palaeophycus* isp. y *Rusophycus* isp. A. Asimismo, el ejemplar de trilobites es asignado al olénido *Leptoplastides marianus* (Hoek). Éste último presenta una longitud de 3,4 cm, mientras que transversalmente mide 2,3 cm. La traza fósil que se asigna a éste olénido es un solo ejemplar (*Rusophycus* isp. A.), aislado y de dimensiones destacablemente similares, con una longitud máxima de 3,2 cm y un ancho de 2,5 cm, profundizando 0,65 cm. El ejemplar de *Rusophycus* isp. A. constituye una forma variable del icnogénero, presenta dos lóbulos no muy bien delimitados, surcados transversalmente por rasguñaduras parcialmente bien definidas y dispuestas transversalmente en dirección al incipiente surco intralobular.

Discusión

Históricamente han llamado la atención las asociaciones de organismos fósiles y trazas fósiles. Fortey y Seilacher (1997) proponen ciertos criterios a seguir para conferirle fiabilidad a una asociación indirecta traza-organismo productor.

Estos criterios son aplicados al caso que nos compete en esta oportunidad, resultando en las siguientes consideraciones:

Asociación cercana en muestras de campo

Tanto el ejemplar del trilobites olénido *Leptoplastides marianus* (Hoek) como *Rusophycus* isp. A se ubican en la misma pieza de arenisca y a escasos centímetros uno de otro. Si bien se dispone de una sola pieza con la asociación, se destaca lo excepcional de los hallazgos de este tipo en tareas de campo.

Rangos estratigráficos concurrentes

Ambos elementos presentan concurrencia estratigrá-

fica. Si bien *Leptoplastides marianus* (Hoek) se registra desde los niveles inferiores de la Formación Casa Colorada (Cámbrico Superior), su frecuencia máxima se da en los estratos del Tremadociano donde frecuentemente se observa el morfotipo de *Rusophycus* isp. A aquí descrito, con marcas de rasguñaduras con un destacable relieve. Así también se menciona que, sumado a la menor frecuencia de *Leptoplastides marianus* (Hoek), en los niveles subyacentes a los aquí descritos, existe una gradual disminución en el número de ejemplares hacia arriba de la misma. Para el caso de la icnoforma asociada, aparece frecuentemente en la base de delgados niveles arenosos interstratificados a las pizarras de la Formación Rupasca, especialmente en los tramos heterolíticos. Si bien en las unidades subyacentes aparecen formas de *Rusophycus* de similares dimensiones, son menos frecuentes los característicos surcos transversales sobre los lóbulos de la traza (Fig. 2, B-C).

Número mínimo de candidatos disponibles que pudieran haber realizado la traza

Existe un número considerable de olénidos de tamaño similar a *Leptoplastides marianus* (Hoek) con capacidad de realizar este tipo de traza. Este relativo espectro de potenciales organismos responsables de la traza es el elemento que le confiere un cierto grado de incertidumbre al vínculo aquí propuesto.

Coherencia entre el tamaño de la traza y del organismo productor

Las dimensiones de *Leptoplastides marianus* (Hoek) apoyan la posible relación entre organismo productor-icnofósil resultante. La relación tamaño de traza / organismo productor es destacablemente coherente en el caso aquí analizado, tal como hemos indicado en la descripción.

Rangos biogeográficos consistentes para ambos

No se disponen de otros elementos de control de la asociación en la totalidad del Paleozoico Inferior de la Cuenca Central Andina Sudamericana, sin embargo en el ámbito regional del noroeste argentino podemos señalar que es frecuente hallar en unidades equivalentes tanto el morfotipo de *Rusophycus* isp. A, aquí descrito, como el olénido *Leptoplastides marianus* (Hoek). Concluyendo, se interpreta que al menos para los afloramientos de la Cordillera Oriental Argentina, este punto se encuentra satisfactoriamente cubierto. Esta situación se prevé mejorará junto al

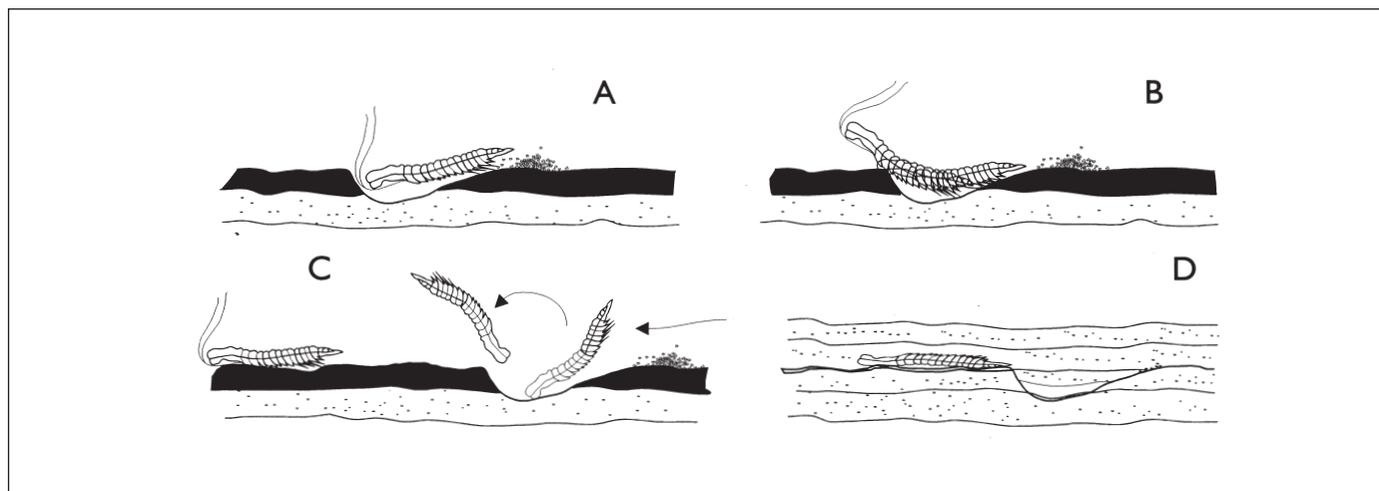


Fig. 2. Esquematación etológica sobre el vínculo entre *Rusophycus* isp. A y *Leptoplastides marianus* (Hoek). A. El trilobites cava el sustrato en búsqueda de un lugar más seguro antes de iniciar la ecdisis. B. *Leptoplastides marianus* (Hoek) mudando. C. Las corrientes voltean los exuvios del trilobites. D. Recubrimiento sedimentario de la muda y la estructura biogénica

Fig. 2. Ethological scheme of the proposed *Rusophycus* isp. A and *Leptoplastides marianus* (Hoek) association. A. The trilobite burrows the sediment searching for a protected/hidden place before starting ecdisis. B. *Leptoplastides marianus* (Hoek) moulting. C. Trilobite moult is turned up-side down by current. D. Sedimentation of sand "freeze" biogenic structures and exuviae of trilobite

avance de los estudios paleontológicos en un ámbito más amplio, como el de las secuencias Cambro-Ordovícicas de la Cordillera Oriental Boliviana.

Tras el análisis de los aspectos antes señalados, puede considerarse que tres de los cinco puntos de control propuestos por Fortey y Seilacher (1997) están satisfactoriamente cubiertos. Por ellos se propone tentativamente que el olénido *Leptoplastides marianus* (Hoek) como el organismo productor más probable de *Rusophycus* isp. A, para el material analizado en los estratos del Tremadociano Superior de Formación Rupasca (Quebrada de Humahuaca, Jujuy, Argentina).

Algunas consideraciones etológicas sobre la asociación

El icnogénero *Rusophycus* Hall pertenece al selecto grupo de trazas fósiles que históricamente han generado interesantes debates. Actualmente se restringe el uso de *Rusophycus* Hall a trazas bilobuladas cortas de relieve variable, etológicamente interpretadas como de reposo, morada, alimentación o caza (Seilacher, 1953, 1985; Osgood, 1970; Schmalfuss, 1981; Bergström, 1973; Levi-Setti, 1993; Jensen, 1990, entre otros).

Osgood (1970), Osgood y Drennen (1975) y, más recientemente, Fillion y Pickerill (1990), Jensen (1997) y Schlirf *et al.* (2001), abordan diferentes aspectos tanto de la morfología del icnogénero como de su

interpretación y taxonomía, por lo que remite a dichos autores por una lectura más profunda.

Si bien en los afloramientos del noroeste argentino es raro observar asociaciones de mudas de trilobites con ejemplares de *Rusophycus* Hall, no se descarta que la generación de la icnoforma aquí analizada esté vinculada al proceso de ecdisis del artrópodo. En este proceso, se ha interpretado una liberación de las suturas cefálicas, asociada a una flexión dorsoventral que permitía un desplazamiento frontal con liberación del exoesqueleto antiguo, tal como fuera descrito por Fortey y Owens (1999). Se conoce que los artrópodos tienden a buscar lugares protegidos para el inicio del proceso de muda, dada la vulnerabilidad que presentan en los momentos inmediatos y posteriores a la misma (Barnes *et al.*, 1993). La situación antes descrita podría encontrarse representada en el material aquí analizado, con la generación de una traza del tipo rusoficiforme generada como medio de protección y/o ocultamiento. El hallazgo de las mejillas libres asociadas en cercanías a *Leptoplastides marianus* (Hoek), y a la vez separadas del resto del exoesqueleto, sustenta un posible caso de muda vinculada a la generación de *Rusophycus* isp. A.

Henningsmoen (1975), McNamara y Rudkin (1984) y Whittington (1990) describen situaciones similares donde las mejillas libres permanecen asociadas, aunque levemente desplazadas del resto del exoesqueleto, interpretando que esta configuración constituye el producto del proceso de ecdisis, con un desplazamiento del trilobites hacia adelante y afuera de su

antiguo caparazón. Si bien en los casos antes mencionados no se han descrito trazas asociadas, para la situación analizada en esta oportunidad se interpreta que la irregularidad en el desarrollo de *Rusophycus* isp. A estaría vinculada a la muda del caparazón de una forma similar a la antes descrita (figura 2).

Por último se destaca a Speyer (1985), quien analiza una asociación de mudas articuladas en los planos de estratificación del Grupo Hamilton (Devónico de Ontario, Canadá), concluyendo que algunos trilobites habrían utilizado una amplia variedad de técnicas de exuviación, entre las que incluye una muda subvertical dentro de trazas etológicamente similares a *Rusophycus* Hall.

Conclusiones

Las secuencias cambro-ordovícicas de la Cordillera Oriental Argentina son conocidas por la abundancia de trazas fósiles e icnofósiles, destacándose en esta oportunidad el hallazgo de un trilobites olénido en asociación a su traza fósil.

Tras el análisis de diferentes aspectos tanto morfológicos, estratigráficos y bioestratigráficos del material, se propone al olénido *Leptoplastides marianus* (Hoek) como el probable organismo productor de *Rusophycus* isp. A, para la situación descrita en esta oportunidad en la Formación Rupasca del Tremadociano Superior del noroeste argentino.

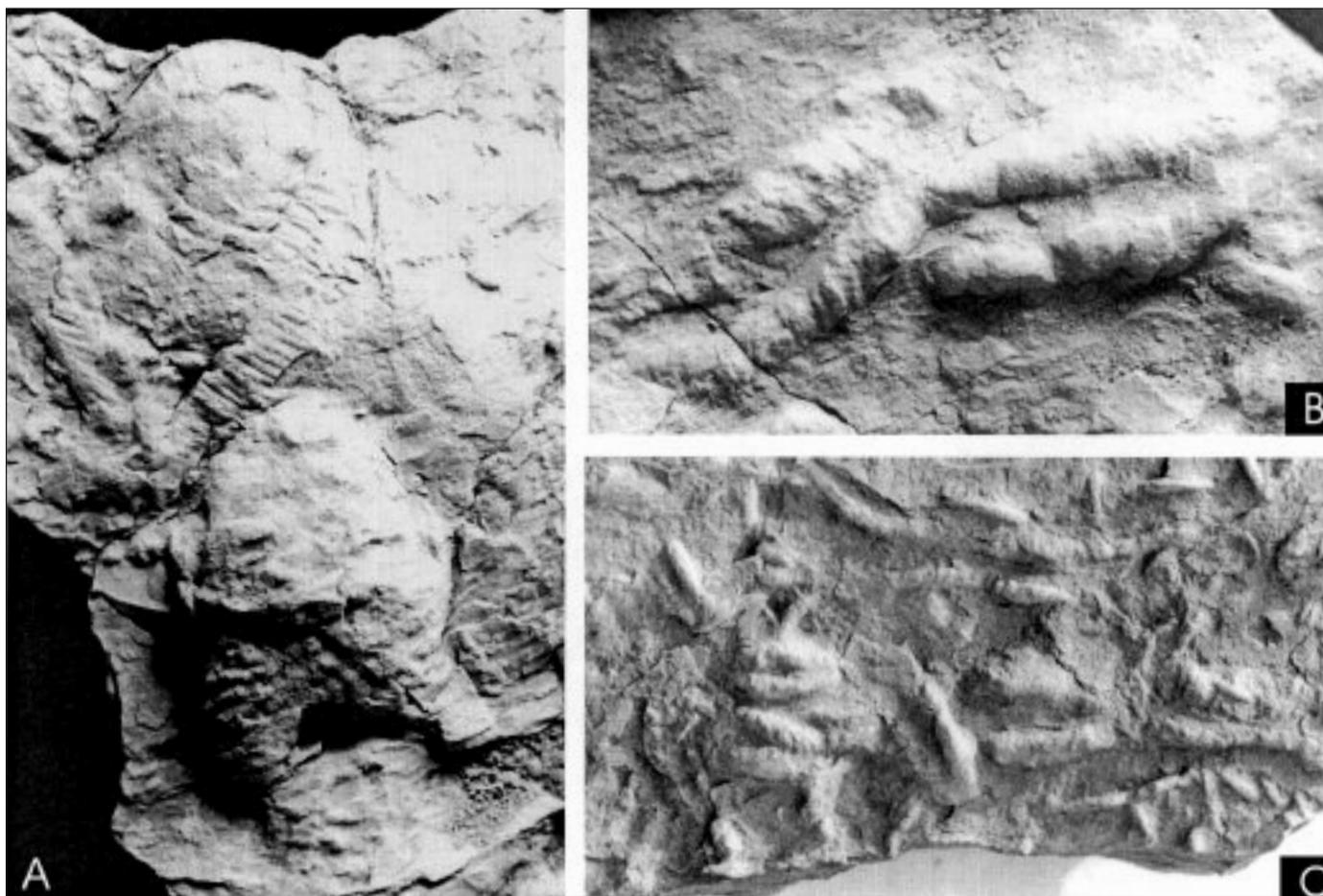


Fig. 3. Asociación *Leptoplastides marianus* (Hoek) y *Rusophycus* isp. A de los niveles arenoso-pelíticos de la Formación Rupasca (Tremadociano Superior), Cordillera Oriental del norte argentino. A. Base de arenisca con un ejemplar de *Rusophycus* isp. A (abajo) y el exuvio del olénido *Leptoplastides marianus* (Hoek) (arriba) (x 2; PIL 13.212). B,C. *Rusophycus* isp. A. Formas someras y profundas con surcos transversales bien definidos sobre los lóbulos. Este morfotipo pequeño del icnogénero se interpreta como generado por olénidos, siendo característico en el Tremadociano Superior del norte argentino (B. x 2, C. x 0,5)

Fig. 3. *Leptoplastides marianus* (Hoek) associated to *Rusophycus* isp. A from the sandstones and shales of the Rupasca Formation (Upper Tremadocian) Eastern Cordillera of Northern Argentina. A. Sandstone sole with *Rusophycus* isp. A (below) and exuvium of the olenid *Leptoplastides marianus* (Hoek) (above) (x 2; PIL 13.212). B,C. Characteristic shallow and deep small olenid generated *Rusophycid* traces., with well defined scratch marks from the Upper Tremadocian of the eastern Cordillera of northern Argentina (*Rusophycus polonica* associated to *Rusophycus* isp.) (B. x 2; C. x 0,5)

En base a las características preservacionales de los restos de *Leptoplastides marianus* (Hoek), se interpreta que la misma constituye una muda de éste trilobites, y se propone una relación entre la generación irregular de la traza (*Rusophycus* isp. A) y el proceso de ecdisis del artrópodo. Si bien, la asociación aquí propuesta no resulta un caso frecuente en el registro fosilífero de las secuencias Cambro-Ordovícicas del noroeste argentino, se propone que ocasionalmente algunos olénidos habrían generado estructuras rusofíciformes para mudar, tal cual la interpretada en esta oportunidad.

Agradecimientos

Se agradece a F.G. Aceñolaza, F. Tortello, y a los revisores J.C. García Ramos y J.C. Gutiérrez-Marco las valiosas sugerencias que contribuyeron a mejorar sustantivamente el manuscrito. D. Ruiz-Holgado realizó amablemente la parte gráfica de esta comunicación.

Referencias

- Aceñolaza, F.G. y Durand, F.R., 1978. Trazas de trilobites en los estratos del Ordovícico basal de la Puna argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 15, 5-12.
- Aceñolaza, G.F. 1996. *Bioestratigrafía del límite Cámbrico-Ordovícico y Ordovícico Basal en la Quebrada de Humahuaca, Provincia de Jujuy, República Argentina*. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán, 245 pp.
- Aceñolaza, G.F. 2001. El Angosto de Chucalezna: Una localidad clásica para el estudio de icnofósiles en el noroeste argentino. *IV Reunión Argentina de Icnología y II Reunión de Icnología del Mercosur*, Tucumán. Resúmenes, 19.
- Aceñolaza, G.F. y Aceñolaza, F.G. 2002. Ordovician Trace fossils of Argentina. *INSUGEO, Serie de Correlación Geológica*, 16, 177-194.
- Aceñolaza, G.F. y Albanesi, G. 1996. Conodont-Trilobite biostratigraphy of the Santa Rosita Formation from Chucalezna, Cordillera Oriental, Northern Argentina. Reunión de Comunicaciones, Asoc. Paleont. Argentina, Sede Córdoba. Resúmenes. *Ameghiniana*, 34 (1), 114.
- Aceñolaza, G.F. y Poiré, D.G. 1998. Trace fossils and sedimentology of Rupasca Formation (Lower Ordovician) from Jujuy, northern Argentina. *Acta Universitatis Carolinae-Geologica*, 43 (1/2), 159-161.
- Alonso, R.N. y Marquillas, R.A. 1981. Trazas fósiles de la Formación Campanario (Grupo Mesón, Cámbrico) en el norte argentino, consideraciones ambientales y geocronológicas. *Revista del Instituto de Geología y Minería de Jujuy*, 4, 95-111.
- Barnes, R.S.K., Calow, P. y Olive, P.J.W. 1993. *The invertebrates: a new synthesis*. 2nd Edition, Blackwell Science, 488 pp.
- Bergström, J. 1973. Organization, life and systematics of trilobites. *Fossils and Strata*, 2, 69 pp.
- D'Orbigny, A. 1839/1842. *Voyage dans l'Amerique meridionale-le Brésil, la république orientale de l'Uruguay, la république argentine, la Patagonie, la république du Chili, la république de Bolivia, la république du Pérou-exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833*. Paléontologie. Pitois-Leverault, Paris. Ve. Leverault, Strasbourg. Tome 3, 1842, 188 pp.
- Fillion, D. y Pickerill, R.K. 1990. Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of eastern Newfoundland, Canada. *Palaeontographica Canadiana*, 7, 121 pp.
- Fortey, R.A. y Seilacher, A. 1997. The trace fossil *Cruziana semiplicata* and the trilobite that made it. *Lethaia*, 30, 105-112.
- Fortey, R.A. y Owens, R.M. 1999. The trilobite exoskeleton. Chapter 37. In: Savazzi, E. (ed.). *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*. John Wiley & Sons, 537-562.
- Häntzschel, W. 1975. Trace fossils and problematica. In: Teichert, C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, The Geological Society of America and the University of Kansas Press, Part W, Supplement 1, 269 pp.
- Harrington, H.J. 1957. Ordovician Formations of Argentina. En: H.J. Harrington y A.F. Leanza, *Ordovician Trilobites of Argentina*. Department of Geology, University of Kansas, Special Publication 1, 1-59.
- Henningmoen, G. 1975. Moulting in trilobites. *Fossils and Strata*, 4, 179-200.
- Jensen, S. 1990. Predation by early Cambrian trilobites on infaunal worms-evidence from the Swedish Mickwitzia Sandstone. *Lethaia*, 23, 29-42.
- Jensen, S. 1997. Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone, south-central Sweden. *Fossil and Strata*, 42, 111pp.
- Levi-Setti, R. 1993. *Trilobites*. The University of Chicago Press, 2nd Edition, 342 pp.
- López, C.R. y Nullo, F.E. 1969. Geología de la margen izquierda de la Quebrada de Humahuaca, de Huacalera a Maimará, Departamento Tilcara, Provincia de Jujuy, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 24, 173-182.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Aceñolaza, G.F. 1996. Trace fossils and sedimentary facies from a Late Cambrian-Early Ordovician tide-dominated shelf (Santa Rosita Formation, northwest Argentina): Implications for ichnofacies models of shallow marine successions. *Ichnos*, 5, 53-88.
- McNamara, K.J. y Rudkin, D.M. 1984. Techniques of trilobite exuviation. *Lethaia*, 17, 153-136.
- Moya, M.C. 1988. Lower Ordovician in the southern part of the Argentine Eastern cordillera. In: Bahlburg, H., Breitkreuz, Ch. and Giese, P. (eds.), *The Southern Central Andes*. Springer Verlag, Lecture Notes in Earth Sciences, 17, 55-69.
- Moya, M.C. 1998. El Paleozoico Inferior en la Sierra de

- Mojotoro, Salta-Jujuy. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 53 (2), 219-238.
- Moya, M.C., Malanca, S., Monteros, J.A. y Cuerda, A. 1994. Bioestratigrafía del Ordovícico Inferior en la Cordillera Oriental Argentina basada en graptolitos. *Revista Española de Paleontología*, 9, 91-104.
- Osgood, R.G. 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. *Palaeontographica Americana*, VI, 41, 281-444.
- Osgood, R.G. y Drennen III, W.T. 1975. Trilobite trace fossils from the Clinton Group (Silurian) of east-central New York State. *Bulletins of American Paleontology*, 67 (287), 299-348.
- Schlirf, M., Uchman, A. y Kümmel, M. 2001. Upper Triassic (Keuper) non-marine trace fossils from the Hassberge area (Franconia, south-eastern Germany) *Paläontologische Zeitschrift*, 75 (1), 71-96.
- Schmalfuss, H. 1981. Structure, patterns and function of circular terraces in trilobites. *Lethaia*, 14, 331-341.
- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie 2. Die fossilen Ruhespuren (Cubichnia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 98, 87-124.
- Seilacher, A. 1985. Trilobite palaeobiology and substrate relationships. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh (Earth Sciences)*, 76, 231-237.
- Speyer, S.E. 1985. Moulting in phacopid trilobites. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh (Earth Sciences)*, 76, 239-254.
- Turner, J.M.C. 1960. Estratigrafía de la Sierra de Santa Victoria y adyacencias. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba, 41 (2), 163-196.
- Turner, J.M.C. 1964. Descripción Geológica de la Hoja 2c, Santa Victoria. *Boletín del Instituto Nacional de Geología y Minería*, 104, 99 pp.
- Waisfeld, B.G. 1996. Revisión de la Zona de *Hoekaspis schlagintweiti* Harrington y Leanza, Ordovícico del noroeste de Argentina. *Memorias del XII Congreso Geológico de Bolivia*, Tarija, 1, 915-921.
- Whittington, H.B. 1990. Articulation and exuviation in Cambrian trilobites. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 329, 27-46.

Recibido: Diciembre 2002

Aceptado: Septiembre 2003