

Rusophycus leiferikssoni Bergström en la Formación Campanario: implicancias en la paleoecología de planicies mareales cámbricas

M. Gabriela MÁNGANO¹ y Luis A. BUATOIS¹

Abstract. *RUSOPHYCUS LEIFERIKSSONI* BERGSTRÖM IN THE CAMPANARIO FORMATION: IMPLICATIONS IN PALEOECOLOGY OF CAMBRIAN TIDAL FLATS. The ichnospecies *Rusophycus leiferikssoni* Bergström is recorded in tidal flat deposits of the Cambrian Campanario Formation of northwest Argentina. This occurrence is the first of this ichnospecies outside its type locality. Specimens from the Campanario Formation, previously compared with *Rusophycus jenningsi* and various plug-shaped burrows (e.g., *Conostichus*), are relocated in *Rusophycus leiferikssoni*. Detailed morphologic features of *Rusophycus leiferikssoni* suggest a head-down (prosocline) position, involving the instrumentation of the cephalon, strong endopodal and posterior exopodal appendages in the construction of these structures. The behavior recorded by this ichnospecies is debatable. Associated facies indicate periodic subaerial exposure difficulting a domichnial interpretation. Localized occurrence in tidal flat deposits, the tendency to form clusters, gross morphology and the association with worm structures (e.g., *Syringomorpha*) suggest either nesting or feeding behavior. Although very little is known on trilobite reproductive behavior, limulid nesting behavior in recent shorelines provides valuable evidence for analogy. Alternatively, an opportunistic feeding strategy related to the exploitation of high microbial concentration due to the activities of other animals in the intertidal area is proposed. Trilobite excursions to Cambrian tidal flats support an early colonization of marginal marine environments and record the landward expansion of the agronomic revolution.

Resumen. La icnoespecie *Rusophycus leiferikssoni* Bergström es registrada en depósitos de planicies mareales de la Formación Campanario, Cámbrico del noroeste de Argentina. Esta es la primera mención de esta icnoespecie fuera de su localidad tipo. Los especímenes de la Formación Campanario Formation, previamente comparados con *Rusophycus jenningsi* y con diversos tipos de trazas en tapón (e.g., *Conostichus*), son reubicados en *Rusophycus leiferikssoni*. Los rasgos morfológicos detallados de *Rusophycus leiferikssoni* sugieren una posición cabeza-abajo (prosoclina), que involucra la instrumentación del céfalo, potentes apéndices endopodales y apéndices exopodales posteriores en la construcción de estas estructuras. El comportamiento registrado por esta icnoespecie es debatible. Las facies asociadas indican periódica exposición subaérea dificultando una interpretación como estructura de habitación. Su presencia en depósitos de planicies mareales, la tendencia a formar agrupamientos, la morfología general y su asociación con estructuras vermiformes (e.g., *Syringomorpha*) sugieren comportamiento de nidificación o una estrategia oportunista de alimentación. Aunque se conoce poco acerca de los hábitos reproductivos de los trilobites, el comportamiento de nidificación de los limúlidos en costas recientes proporciona evidencias valiosas para una analogía. Alternativamente, se propone una estrategia oportunista de alimentación relacionada con la explotación de concentraciones microbiales a partir de la actividad de otros organismos en la zona intermareal. Las excursiones de trilobites en planicies mareales cámbricas sustentan la idea de una colonización temprana de ambientes marinos marginales y registran la expansión hacia el continente de la revolución agronómica.

Keywords. Trace fossils. *Rusophycus*. Trilobites. Tidal flats. Cambrian. Argentina.

Palabras clave. Trazas fósiles. *Rusophycus*. Trilobites. Planicies mareales. Cámbrico. Argentina.

Introducción

La presencia de icnofósiles en estratos cámbricos asignados a la Formación Campanario (unidad media del Grupo Mesón) es conocida desde principios del siglo XX (e.g., Hausen, 1925). La gran mayoría de los estudios icnológicos sobre esta unidad se han centrado en aspectos descriptivos y bioestratigráficos (Aceñolaza, 1978; Alonso y Marquillas, 1978, 1981; Aceñolaza *et al.*, 1982; Manca, 1986, 1989). La

presente contribución forma parte de una serie de estudios en curso que intentan explorar las implicancias paleobiológicas y paleoecológicas de la icnofauna de la Formación Campanario, la cual constituye una ventana tafonómica a los ecosistemas marinos marginales de inicios del Fanerozoico (Mángano *et al.*, 2000; Mángano y Buatois, 2000, 2002a,b,c; Buatois y Mángano, 2001). El contenido icnológico de la Formación Campanario registra la denominada "revolución agronómica" (Seilacher y Pflüger, 1994), con la aparición de nuevos modos de explotación del sustrato que contrastan con los estilos de vida del Precámbrico (Seilacher, 1999). En la Formación

¹Conicet-Insugeo. Casilla de correo 1 (CC), 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina
ichnolog@infovia.com.ar

Campanario, las trazas fósiles son localmente abundantes, pero la diversidad es baja tanto para asociaciones particulares como para la totalidad de la icnofauna registrada.

El presente estudio se centra en estructuras asignadas a *Rusophycus leiferikssoni* e interpretadas como el producto de la excavación de trilobites o trilobito-morfos en depósitos de planicie mareal. El material analizado proviene de once afloramientos (Hornadita, Quebrada de Moya, Angosto del Morro de Chucalezna, Huacalera, Quebrada de la Huerta, Angosto de Perchel, Cordón de Alfarcito, Maimará, Purmamarca, Huachichocana, León) de la Formación Campanario en la Quebrada de Humahuaca y zonas aledañas (figura 1) que muestran un excelente desarrollo de la variabilidad facial de esta formación. Las inferencias paleoecológicas se basan en secciones levantadas capa a capa, donde se efectuó un relevamiento de detalle de la totalidad de las estructuras biogénicas presentes. Un estudio morfológico de detalle constituye también el fundamento de asignaciones icnotaxonómicas confiables que permitan reanalizar, en integración con otras evidencias geológicas, el problema de la edad de esta formación.

Los objetivos de este trabajo son: (1) describir en detalle el material procedente de la Formación Campanario asignado a *Rusophycus leiferikssoni*, (2) analizar el modelo de construcción de estas estructuras en base a la morfología fina y variabilidad morfológica, (3) discutir la etología, es decir, intentar descifrar la finalidad con la que fueron construidas estas estructuras y (4) analizar desde la perspectiva de la paleoecología evolutiva los posibles significados de estas estructuras en planicies de mareas a inicios del Fanerozoico.

Metodología de trabajo

El presente estudio se enmarca en una concepción integral de las trazas fósiles que entiende a éstas como estructuras biogénicas íntimamente vinculadas a un ambiente sedimentario. Tradicionalmente las trazas fósiles han sido consideradas objetos paleontológicos, cuyo estudio se centra en aspectos exclusivamente morfológicos. Sin embargo, esta aproximación simplificadora deviene en la pérdida de valiosa información paleoecológica, estratigráfica y evolutiva. Si bien este estudio se focaliza en la descripción e interpretación de una forma discreta, *R. leiferikssoni*, el análisis de las facies portadoras de estas estructuras, su distribución estratigráfica y asociación con otras estructuras biogénicas son aspectos significativos para una apropiada interpretación etológica y funcional. En el presente estudio se levantaron secciones de detalle en cinco localidades del Grupo Mesón, y perfiles a semidetalle en las restantes localidades. El ma-

Figura 1. Mapa de distribución de los afloramientos del Grupo Mesón (basado en Sánchez y Salfity, 1999), mostrando la ubicación de las localidades de donde proviene *Rusophycus leiferikssoni*. 1, Hornadita. 2, Quebrada de Moya. 3, Angosto del Morro de Chucalezna. 4, Huacalera. 5, Quebrada de la Huerta. 6, Angosto de Perchel. 7, Cordón de Alfarcito. 8, Maimará. 9, Purmamarca. 10, Huachichocana. 11, León. / *Map of outcrops of the Mesón Group (after Sánchez and Salfity, 1999), showing location of sections where Rusophycus leiferikssoni was collected 1, Hornadita. 2, Quebrada de Moya. 3, Angosto del Morro de Chucalezna. 4, Huacalera. 5, Quebrada de la Huerta. 6, Angosto de Perchel. 7, Cordón de Alfarcito. 8, Maimará. 9, Purmamarca. 10, Huachichocana. 11, León.*

terial fue colectado precisando su posición estratigráfica y consignando otros datos relevantes, tales como relaciones con otras estructuras biogénicas y con estructuras sedimentarias, distribución y densidad. En aquellos planos con buena exposición se realizaron dibujos de las superficies con el objeto de registrar la distribución relativa de los especímenes, orientación, etc. Este relevamiento sistemático permitió localizar estratigráficamente los niveles portadores de *R. leiferikssoni*, caracterizar la asociación de trazas fósiles que éste integra y apreciar la íntima vinculación con las facies sedimentarias. Surge del presente estudio que una adecuada caracterización de la icnofauna de la Formación Campanario tiene como requisito indispensable una amplia colección que permita filtrar las variaciones preservacionales y evaluar la variabilidad morfológica propia de cada forma. Estos aspectos son particularmente relevantes en el caso de *Rusophycus leiferikssoni*.

La asignación icnotaxonómica fue corroborada mediante el estudio de material topotípico prove-

niente de la Isla Bell, Bahía Concepción, Terranova. Los especímenes analizados (GSC 78213, 78214 y 78215; Fillion y Pickerill, 1990) corresponden a clásicos morfotipos profundos de *R. leiferikssoni* similares a las variantes profundas del material aquí descrito. El análisis morfológico del material incluyó el estudio de los especímenes colectados por los autores, así como del material disponible en las colecciones del Instituto Miguel Lillo.

Las facies portadoras de *Rusophycus leiferikssoni*

Rusophycus leiferikssoni se preserva en dos tipos de facies: areniscas bioturbadas con laminación ondulítica acumuladas en una planicie intermareal arenosa y areniscas y pelitas finamente estratificadas depositadas en una planicie intermareal mixta (Buatois y Mángano, 2001) (figura 2.A). La facies de areniscas bioturbadas con laminación ondulítica comprende areniscas cuarzosas medianas a muy finas, de color

Figura 2. Preservación de *Rusophycus leiferikssoni* y facies asociadas. **A.** Vista general de los depósitos heterolíticos de planicie mareal mixta. Maimará. **B.** Detalle mostrando preservación de *R. leiferikssoni* como hiporelieve positivo en la base de una capa de arenisca. Maimará. **C.** Preservación de *R. leiferikssoni* en límite de capas ocultos en un intervalo dominado por areniscas. Angosto del Morro de Chucalezna. **D.** Preservación de *R. leiferikssoni* como relieve completo en un intervalo pelítico. Angosto del Morro de Chucalezna. Todas las vistas son perpendiculares al plano de estratificación. / Preservation of *Rusophycus leiferikssoni* and associated facies. **A.** General view of heterolithic mixed flat deposits. Maimará. **B.** Close-up showing preservation of *R. leiferikssoni* as positive hyporeliefs at the sole of a sandstone bed. Maimará. **C.** *Rusophycus leiferikssoni* displaying "concealed bed- junction preservation" within a sandstone dominated interval. Angosto del Morro de Chucalezna. **D.** Preservation of *R. leiferikssoni* as full relief structure within a mudstone interval. Angosto del Morro de Chucalezna. All views in cross-section

verde claro o blanco rojizas, base neta o erosiva, geometría tabular a lenticular extendida, estratificadas en capas de 3-24 cm de espesor. En algunos casos, las capas de arenisca pueden estar separadas por láminas de fango milimétricas. Localmente se presentan *gutter casts*. La estructura interna dominante es la laminación ondulítica. La estratificación flaser y las pantallas de fango son también muy comunes, mientras que la estratificación ondulosa es rara. Las grietas de sinéresis son comunes en las láminas de fango. Los topes de las capas son ondulados, observándose óndulas asimétricas y simétricas. Una gran variedad de formas de lecho puede apreciarse en los planos de estratificación, incluyendo óndulas en parches, marcas tipo *wrinkle*, óndulas de interferencia y óndulas aplanadas. Las evidencias de bidireccionalidad son muy comunes. *Skolithos*, *Syringomorpha*, *Arenicolites* y *Diplocraterion* constituyen densas icnofábricas en esta facies. Localmente, *Rusophycus leiferikssoni* es abundante, si bien se encuentra parcialmente obliterado por las estructuras verticales.

La facies de areniscas y pelitas finamente estratificadas consiste en una alternancia de delgadas capas de pelitas moradas y areniscas grises claras o blanco rojizas, finas a muy finas, de base neta o erosiva y geometría tabular. Las capas presentan un espesor de 1-11 cm. La estructura interna dominante en las areniscas es la laminación ondulítica. El tipo de estratificación predominante es la ondulosa, siendo la estratificación flaser también común. Las grietas de sinéresis, y en menor medida, de desecación son muy comunes. Los topes de las capas son ondulados, observándose tanto óndulas asimétricas como simétricas. Las estructuras de deformación sinsedimentaria son abundantes, incluyendo calcos de carga y *ball and pillow*. En esta facies se intercalan areniscas gruesas a medianas, gradadas, con abundantes intraclastos pelíticos de forma plana y comúnmente topes con óndulas simétricas. Si bien las excavaciones verticales (*Skolithos*, *Diplocraterion*, *Syringomorpha*) están presentes en esta facies, localmente *Rusophycus leiferikssoni* aparece formando densas concentraciones como el elemento dominante. Otros icnogéneros tales como *Cruziana*, *Diplichnites*, *Planolites*, *Palaeophycus*, *Bergaueria* y *Helminthoidichnites*, pueden estar presentes, pero son notablemente menos abundantes.

Las facies de areniscas bioturbadas con laminación ondulítica y de areniscas y pelitas finamente estratificadas ocasionalmente se intercalan con depósitos de litología similar, que exhiben estratificación inclinada heterolítica. La presencia de esta estructura sugiere acreción lateral a partir de la migración de canales mareales que se disponen disectando los sectores de planicie (cf., Thomas *et al.*, 1987).

Las facies descritas se disponen formando parasecuencias grano y estratodecrescentes, que registran

Figura 3. Parasecuencia idealizada de la Formación Campanario mostrando la distribución y abundancia de *Rusophycus leiferikssoni*. Esta icnoespecie se extiende desde la planicie arenosa alta a la planicie mixta, alcanzando un pico de abundancia en esta última. / Idealized parasequence of the Campanario Formation showing distribution and abundance of *Rusophycus leiferikssoni*. This ichnospecies extends from the upper sand flat to the mixed flat, reaching an abundance maximum in this zone.

la progradación de la planicie intermareal (figura 3). La facies de areniscas bioturbadas con laminación ondulítica se dispone comúnmente por debajo de la de areniscas y pelitas finamente estratificadas. En el caso de parasecuencias más completas, capas con estratificación entrecruzada planar y óndulas sobreimpuestas, que representa depósitos acumulados en la transición submareal-intermareal, se disponen por debajo de la facies de planicie arenosa. Del mismo modo, un intervalo pelítico, que registra sedimentación en la planicie intermareal fangosa, puede presentarse por encima de la facies de planicie mixta. La Formación Campanario representa un sistema de tipo macromareal, con desarrollo de extensas planicies mareales y acción subordinada de tormentas (Sánchez y Salfity, 1999; Mángano y Buatois, 2000).

Iconotaxonomía

Iconógeno *Rusophycus* Hall, 1852
 Iconoespecie *Rusophycus leiferikssoni*
 Bergström, 1976

Figuras 4.A,B, 5.A-F, 6.A-D, 7.A-E, 8.A-D y 9.A-B

1970 *Cruziana jenningsi* Fenton y Fenton, Seilacher, pp. 461-462, figura 5.b.

1970 cf. *Cruziana jenningsi* Fenton y Fenton, Seilacher, figura 6.a.

1976 *Rusophycus leiferikssoni* Bergström, pp. 1625-1627, figuras 14.A,B,C

1981 cf. *Cruziana jenningsi*, Carney, figura 317.a.

1985 *Cruziana leiferikssoni*, Seilacher, figura 1.e.

1986 *Rusophycus* cf. *R. jenningsi*, Manca, pp. 81, lámina II, figuras 5.A y 6.A

1986 *Conostichus* sp. Manca, pp. 77-78, lámina II, figuras 5.B y 6.B

?1986 *Conostichus* sp. Manca, pp. 77-78, lámina II, figuras 4, 7 y 8.

1990 *Cruziana leiferikssoni* Fillion y Pickerill, pp. 55-56, lámina 14, figuras 5-12 y lámina 15, figuras 1-4

1990 *Cruziana leiferikssoni*, Seilacher, figura 32.1

1996 *Cruziana leiferikssoni*, Seilacher, figura 7

Material. 30 especímenes en muestras PIL 12794, 12804, 12808 (partim), 12917, 12920, 12923 (partim), 12952, 12953, 12956 (partim), 12957, 12959, 14922, 14923, 14924, 14925, 14926, 14927, 14928, 14930, 14931, 14932, 14933, 14934 y numerosos especímenes identificados en el campo. Aproximadamente 10 especímenes han sido asignados a *Rusophycus* y con dudas incluidos en *R. leiferikssoni* en las muestras PIL 12797, 12808 (partim), 12837, 12916, 12923 (partim), 12954 (partim), 12956 (partim) y 12960.

Diagnosis enmendada. *Rusophycus* moderadamente profundos a muy profundos, en los cuales el ancho y el largo son aproximadamente similares. Área anterior comúnmente más angosta que la posterior, vertical o muy inclinada cubierta por crestas continuas subparalelas al plano de estratificación o por contundentes marcas de rasguadura bifidas o trifidas, que forman un ángulo obtuso. Posteriormente la traza es más ancha y consiste en dos lóbulos levemente divergentes y un surco axial de amplitud variable. Lóbulos posteriores inclinando de 45° a 90°, cubiertos por dos tipos de marcas de rasguadura: gruesas (internas) y finas (externas). Las marcas gruesas forman un ángulo en V que tienden a disminuir en angularidad hacia atrás. Las marcas finas subparalelas al eje del lóbulo, introvertidas o levemente extrovertidas se presentan en grupos de 6 a 8 marcas subparalelas entre sí. La estructura suele ser más profunda en la región anterior o en el quiebre entre la región anterior y la posterior. El contorno de la estructura visto en planta varía de arriñonado a poligonal (modificada de Fillion y Pickerill, 1990).

Descripción. Estructuras con simetría bilateral, preservadas como hiporelieves positivos en la base de capas de areniscas finas (figura 2.B) o como relieves completos aislados en un sustrato fango-arenoso (exichnia *sensu* Martinsson, 1970) (figura 2.D). En algunos casos estas estructuras permiten descubrir lí-

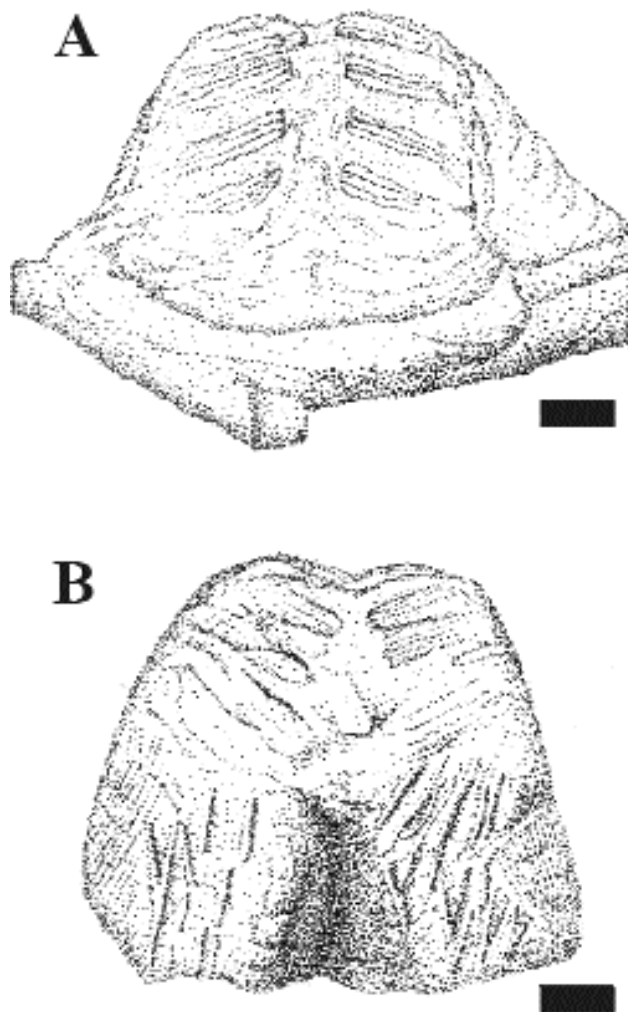


Figura 4. Morfología de *Rusophycus leiferikssoni*. **A.** Vista anterior mostrando marcas de rasguaduras endopodales trifidas, que forman un ángulo obtuso. **B.** Vista posterior mostrando el surco axial y dos lóbulos ligeramente divergentes cubiertos por dos tipos de marcas de rasguaduras: marcas endopodales gruesas y marcas exopodales finas. Material topotípico. Isla Bell, Terranova (Canadá). GSC 78215. Barra = 1 cm. / *Morphology of Rusophycus leiferikssoni*. **A.** Anterior view showing trifid endopodal scratch marks forming an obtuse angle. **B.** Posterior view showing axial groove and two slightly divergent lobes covered by two types of scratch marks: coarse endopodal marks and thin extrovert exopodal marks. Topotype material. Bell Island, Newfoundland (Canada). GSC 78215. Bars = 1 cm.

mites de capas en paquetes arenosos amalgamados (*concealed bed-junction preservation* de Simpson, 1957) (figura 2.C). En otros casos, en los techos de las capas de arenisca se observan secciones arriñonadas contrastantes con la roca hospedante, que corresponden al corte en planta de relieves completos (figura 9). En general, la preservación de los especímenes es pobre a moderada. La longitud máxima varía entre 16,0 y 47,5 mm. El ancho máximo varía entre 16,4 y 45,5 mm. El ancho es muy similar a la longitud, pero esta relación varía con la profundidad. Las secciones en planta son típicamente en forma de riñón (figuras 6.A,B), volviéndose más subtriangulares a poligonales en secciones superiores (figuras 6.C,D). La pro-

fundidad medida en especímenes colectados varía entre 12,5 y 34,5 mm, si bien debe tenerse en cuenta que al estar muchos especímenes adosados a capas de areniscas, la profundidad original fue probablemente mayor (figuras 7.A,B). Las formas profundas presentan una morfología y ornamentación distintiva, semejante a la observable en el material de Terranova (figuras 4.A,B; 5.A,B,E,F y 7.A,B,D). Sin embargo, algunas variantes son menos profundas y muestran modificaciones en la morfología general (e.g. no presentan una región anterior más profunda) y en el patrón de distribución de las marcas de rasguñadura (figuras 7C,E). En el morfotipo profundo, la región anterior de la estructura es vertical o muy inclinada, comúnmente más angosta que la posterior, y se encuentra cubierta por prominentes marcas de rasguñadura bifidas o trifidas comúnmente discontinuas en la región axial, que definen un ángulo obtuso (130° - 170°) (cf. figuras 4.A con 5.E). En algunos especímenes, la cara anterior es mayormente lisa (e.g., PIL 14876) o presenta crestas transversales continuas (figuras 5.D y 7.E). El sector posterior de la estructura es sutil o marcadamente bilobulado, con un surco axial de variable amplitud (figuras 4.B; 5.A,B,C,F y 7.B,D). Los lóbulos están ornamentados por dos tipos de marcas de rasguñadura: marcas gruesas (0.5-1.2 mm) comúnmente con una disposición más interna, si bien en algunos especímenes las marcas aparentemente gruesas alcanzan el margen exterior de los lóbulos (figuras 5.B; 7.A y 8.D), y marcas finas (0.3-0.5 mm) que tienden a disponerse subparalelas al eje del lóbulo (figura 7.B,D). Localmente se observan hasta 6 marcas finas subparalelas entre sí. En numerosos especímenes, estas marcas de rasguñadura fina parecen cubrir gran parte de la superficie de los lóbulos posteriores. Ocasionalmente las marcas finas presentan una tendencia a ser convexas hacia afuera (i.e. extroversas, *sensu* Seilacher, 1990). En vista lateral, los ejemplares parecen mayormente lisos, si bien algunos especímenes presentan ocasionalmente crestas subhorizontales u oblicuas o marcas bifidas o trifidas aisladas (figuras 8.B-D). En sección vertical, la morfología varía desde formas aparentemente cilíndricas o

hemisféricas (figuras 8.A,B), que simulan trazas en tapón (*plug-shaped traces*), hasta formas claramente asimétricas con la región anterior más profunda que la posterior (figuras 8.C,D). La ornamentación de las estructuras pseudocilíndricas, sin embargo, se caracteriza por locales marcas de rasguñadura particularmente conspicuas en la región anterior. Por otra parte, una vista posterior de estas estructuras permite visualizar dos lóbulos levemente divergentes, elementos claves para descubrir una tenue simetría bilateral. Algunas estructuras presentan una forma más irregular y comúnmente exhiben una pobre ornamentación. En numerosos casos, estas morfologías anómalas corresponden a múltiples especímenes de *Rusophycus leiferikssoni* parcialmente superpuestos (e.g., PIL 12837, 12956 partim). Estas estructuras pueden presentar también algunos rasgos morfológicos adicionales, tales como la presencia de marcas de rasguñadura subcirculares en la región basal, que sugieren una técnica de construcción más compleja. Otros especímenes presentan una morfología fina comparable a *R. leiferikssoni*, pero corresponden a formas de moderada profundidad en las cuales la simetría bilateral es comúnmente más evidente, o a formas inusualmente elongadas. Estas últimas presentan la región anterior muy extendida caracterizada por sucesivas crestas prominentes perpendiculares al eje, que sugieren cierto movimiento de translación en la generación de la estructura (figura 7.E). En numerosos casos se han observado dos o más especímenes contiguos, pudiendo corresponder a ejemplares de tamaño comparable o de distinto tamaño (figuras 7.D y 9). En algunos niveles estratigráficos, *R. leiferikssoni* presenta alta densidad y comúnmente es cortado por *Syringomorpha* y *Skolithos*.

Observaciones. Las estructuras rusoficiformes analizadas son asignables a *Rusophycus leiferikssoni*, de acuerdo a su forma y estudio detallado de sus rasgos morfológicos finos (Bergström, 1976; Fillion y Pickerill, 1990). Esta forma fue propuesta por Bergström (1976) para incluir ejemplares de *Rusophycus* con longitud y ancho prácticamente idénticos ($L/A = 1$), muy profundos, provenientes de las

Figura 5. *Rusophycus leiferikssoni*. **A.** Vista posterior de un espécimen profundo mostrando la morfología general típica. Nótese que el ejemplar cruza más de una capa. Angosto de Perchel. PIL 14930. **B.** Vista posterior mostrando un surco axial ancho con crestas perpendiculares pobremente preservadas y lóbulos divergentes cubiertos con marcas de rasguñaduras longitudinales (exopodales?). Huachichocana. PIL 12959. **C.** Especimen pequeño mostrando morfología posterior típica. Quebrada de Moya. PIL 12952. **D.** Vista anterior del ejemplar pequeño ilustrado en C mostrando crestas transversales que registran la acción de paleo del escudo cefálico. **E.** Vista anterior mostrando marcas de rasguñaduras endopodales, formando un ángulo obtuso con el eje. Quebrada de Moya. PIL 14992. Comparar con vista anterior de material topotípico en la figura 4.A. **F.** Vista posterior de un espécimen pobremente preservado, cortado por *Skolithos*. Angosto de Perchel. PIL 14925. Barras = 1 cm. / **A.** Posterior view of a deep specimen displaying typical general morphology. Note that the specimen crosses more than one bed. Angosto de Perchel. PIL 14930. **B.** Posterior view showing wide axial groove with poorly preserved perpendicular ridges and divergent lobes covered with longitudinal (exopodal?) scratches. Huachichocana. PIL 12959. **C.** Small specimen displaying typical posterior morphology. Quebrada de Moya. PIL 12952. **D.** Anterior view of small specimen illustrated in C showing transversal ridges recording cephalic shield shovelling action. **E.** Anterior view showing endopodal scratch marks forming an obtuse angle at the axis. Quebrada de Moya. PIL 14992. Compare with anterior view of topotypic material in figure 4.A. **F.** Posterior view of poorly preserved specimen crossed-cut by *Skolithos*. Angosto de Perchel. PIL 14925. Bars = 1 cm.

areniscas y pelitas inferiores de la Formación Beach en la Isla Bell, Terranova (Bergström, 1976, p. 1626). La caracterización morfológica de *Rusophycus leiferikssoni* fue ampliada sustancialmente por el estudio de material topotípico por parte de Fillion y Pickerill (1990). Estos autores enmendaron la diagnosis, cambiando la polaridad de la estructura (*i.e.*, la región más profunda corresponde a la región anterior) y adicionando las prominentes marcas de rasguñadura bifidas o trífidas comúnmente presentes en la región anterior y la presencia de dos tipos de marcas de rasguñadura, gruesas y finas, en la región posterior (Fillion y Pickerill, 1990, p. 55). Las marcas finas exo-

podales son claramente introversas (*sensu* Seilacher, 1990) en el material de la Isla Bell. Los ejemplares de *Rusophycus leiferikssoni* en la Formación Campanario representan la primera cita de esta icnoespecie fuera de su localidad tipo. La comparación con material topotípico indica que las principales diferencias morfológicas entre el material de Terranova y el de la Formación Campanario corresponden al rango de tamaño, visiblemente menor en ésta última, y a las marcas de rasguñaduras exopodales más contundentes y levemente extroversas en el material de la Formación Campanario. La variabilidad morfológica parece ser mayor en los ejemplares de la Formación Campanario. Si bien Fillion y Pickerill (1990) mencionaron la presencia de dos morfotipos, los profundos y los someros, dichos autores no destacaron la existencia de especímenes que simulen trazas en tapón o con formas particularmente irregulares con marcas de rasguñadura circulares, comunes en la Formación Campanario. Las diferencias morfológicas señaladas podrían eventualmente sustentar una diferenciación a nivel icnosubespecífico. En el caso del material del noroeste Argentino la similitud con estructuras en tapón puede deberse a un problema preservacional o tener un origen construccional. Los especímenes de la Formación Campanario tienen una calidad de preservación que varía de muy pobre a moderada, contrastando con la relativamente buena preservación del material de Terranova. Por otra parte, los especímenes procedentes de la Formación Campanario que son anormalmente poco profundos corresponden en muchos casos a ejemplares fragmentados o incompletos (*e.g.*, exichnias en pelitas intercaladas con areniscas de las cuales se colectó sólo parte de la estructura) y en otros parecen corresponder a estructuras que exhiben cierto comportamiento translacional, modificando mínimamente la técnica de excavación. En cuanto a la abundancia, no existen referencias en los trabajos de Bergström (1976) y Fillion y Pickerill (1990) que indiquen la existencia de niveles estratigráficos con alta densidad de formas y agrupaciones de *Rusophycus leiferikssoni* como los descritos en el presente trabajo (figura 9).

Manca (1986) incluyó en *Rusophycus* cf. *R. jenningsi* a aquellos especímenes asignables al icnogénero *Rusophycus* provenientes de la Formación Campanario, a los que caracterizó como “formas cortas, muy prominentes en las cuales se observan preferentemente las estrias del extremo anterior” (Manca, 1986, p. 81). Cabe notar, sin embargo, que *R. jenningsi* no presenta estrias en el extremo anterior sino marcas cefálicas (*cf.*, Fenton y Fenton, figura 1). *Rusophycus jenningsi* fue originalmente descrito por Fenton y Fenton (1937) para estratos del Cámbrico Inferior de Canadá, quienes lo interpretaron como una forma prosoclina excavada por paleo cefálico,

Figura 6. Vistas en sección de *Rusophycus leiferikssoni* paralelas al plano de estratificación. **A, B.** Típica forma arriñonada en secciones inferiores. **C.** Contorno subtriangular en secciones superiores. **D.** Vista poligonal en secciones al tope. / *Rusophycus leiferikssoni* cross-sectional views at the bedding plane. **A, B.** Kidney-shaped typical lower cross-sectional views. **C.** Subtriangular outline of some upper cross-sections. **D.** Polygonal cross-sectional uppermost view.

Figura 7. Variabilidad morfológica de *Rusophycus leiferikssoni*. **A.** Espécimen profundo de *R. leiferikssoni* preservado como hiporelieve positivo en la base de la capa de arenisca. Vista lateral mostrando la parte anterior (derecha) más profunda que la parte posterior (izquierda). León. PIL 12794. **B.** Vista posterior mostrando surco axial ancho y marcas de rasguñaduras longitudinales en los lóbulos. Nótese la presencia de *Skolithos* atravesando la capa suprayacente. León. PIL 12794. **C.** Espécimen mostrando una forma hemisférica y una distribución más irregular de las marcas de rasguñaduras. Marcas de rasguñaduras endopodales trífidas formando un ángulo obtuso hacia abajo a la izquierda (anterior), que definen la simetría bilateral sutil. Quebrada de la Huerta. PIL 12808. **D.** Vista posterior de dos especímenes adyacentes mostrando rasgos morfológicos típicos. Nótese marcas de rasguñaduras exopodales sutiles longitudinales y subparalelas, cubriendo los lóbulos posteriores del espécimen más pequeño. Angosto de Perchel. PIL 14928. **E.** Vista lateral de un espécimen mostrando un área anterior extendida (izquierda) con crestas transversales registrando marcas cefálicas. Quebrada de la Huerta. PIL 12808. Barras = 1 cm. / *Morphologic variability of Rusophycus leiferikssoni*. **A.** Deep specimen of *R. leiferikssoni* preserved as positive hyporelieve at the base of a sandstone bed. Lateral view showing anterior part (right) deeper than posterior part (left). León. PIL 12794. **B.** Posterior view showing wide axial groove and longitudinal scratches on lobes. Note the presence of *Skolithos* crosscutting the overlying bed. León. PIL 12794. **C.** Specimen showing an hemispherical shape, and more irregular distribution of scratch marks. Trifid endopodal scratches forming an obtuse angle on the lower left (anterior) define the subtle bilateral symmetry. Quebrada de la Huerta. PIL 12808. **D.** Posterior view of two adjacent specimens displaying typical morphological features. Note subtle longitudinal subparallel exopodal scratch marks covering the posterior lobes of the smaller specimen. Angosto de Perchel. PIL 14928. **E.** Lateral view of an specimen showing extended anterior area (left) with transverse ridges recording cephalic marks. Quebrada de la Huerta. PIL 12808. Bars = 1 cm.

que se caracteriza por la presencia de prominentes crestas transversales al eje en la región anterior (ver Fenton y Fenton, 1937, figuras 1 y 3). Por otra parte, de acuerdo a la descripción e ilustraciones originales, *R. jenningsi* no presenta numerosos rasgos morfológicos de *R. leiferikssoni*, tales como tener un ancho muy próximo a la longitud de la estructura, una región anterior más angosta que la posterior y lóbulos poste-

riores levemente divergentes separados por un surco que tiende a abrirse posteriormente (cf., Fenton y Fenton, 1937, figura 2 con figuras 4.A,B de este trabajo). Si bien Fenton y Fenton (1937, p. 447-448) no señalaron la presencia de dos tipos de marcas de rasguñadura, la figura 2 de dichos autores permitiría detectar la presencia de marcas prominentes que forman un ángulo en V y de marcas más finas, que tien-

den a disponerse subparalelas al eje en la región posterior externa de la estructura.

Más recientemente, Jensen (1997) asignó a *R. jenningsi* formas algo distintas al material tipo, provenientes del Miembro Mickwitzia Sandstone de la Formación File Haidar (Cámbrico Inferior de Suecia). Estas estructuras profundas muestran una tenue simetría bilateral, sección vertical en forma de U y dos tipos de marcas de rasguñadura (Jensen, 1997, figura 58.a-c). *Rusophycus jenningsi* y *R. leiferikssoni* corresponden a formas rusoficiformes profundas con algunas similitudes en morfología general, posiblemente explicables en términos de convergencia de comportamiento. Interesantemente, Seilacher (1970, p. 461) mencionó la aparente semejanza morfológica entre los especímenes del Cámbrico Inferior procedentes de las Rocallosas canadienses y el material del Cámbrico Superior de Terranova. Lamentablemente, los intentos de relocalizar el material tipo de *R. jenningsi* han sido infructuosos y el material se encuentra en la actualidad perdido (Sören Jensen, comunicación escrita, 2002), imposibilitando una comparación más precisa. La relocalización del material de Fenton y Fenton y la colección de nuevo material topotípico de *R. jenningsi* es una tarea pendiente que permitirá definir más claramente el rango morfológico de cada una de estas icnoespecies.

Cruziana (Rusophycus) acacensis sandaliana Seilacher 1996, una forma prosoclina profunda, presenta ciertas similitudes con *R. leiferikssoni*, si bien existen claras diferencias de forma y morfología fina entre ambos icnotaxones. Esta icnosubespecie del Silúrico de las Montañas Acasus también muestra una región anterior casi vertical, más angosta que la posterior, pero presenta una forma elongada (i.e., más larga que ancha), caracterizada por marcas gruesas (endopodales) múltiples y ausencia de marcas finas (exopodales) (Seilacher, 1996, figura 4).

Figura 8 *Rusophycus leiferikssoni* mostrando variabilidad en su morfología general en vista lateral. Todos los especímenes orientados con la parte anterior a la derecha. **A.** Cerro Gólgota. PIL 12917. **B.** Quebrada de Moya. PIL 14922. Especímenes en A y B exhibiendo un perfil simétrico que superficialmente semeja a excavaciones tipo *plug-shaped*. Nótese, sin embargo, la presencia de marcas de rasguñaduras endopodales trifidas (exageradas). **C.** Isla Bell, Terranova (Canadá). GSC 78213. **D.** León PIL 12794. Especímenes en C y D con clásico perfil asimétrico mostrando la parte anterior ligeramente más profunda que la posterior. Nótese, sin embargo, la presencia de marcas de rasguñaduras gruesas (endopodales?) cubriendo los lóbulos posteriores en D. Barras = 1 cm. / *Rusophycus leiferikssoni* displaying gross morphology variability in lateral view. All specimens with anterior part to the right. **A.** Cerro Gólgota. PIL 12917. **B.** Quebrada de Moya. PIL 14922. Specimens in A and B exhibit symmetrical profile superficially resembling plug-shaped burrows. Note, however, presence of trifold endopodal scratch marks (exaggerated). **C.** Bell Island, Newfoundland (Canada). GSC 78213. **D.** León PIL 12794. Specimens in C and D with classic asymmetric profile showing anterior part slightly deeper than posterior part. Note, however, the presence of coarse (endopodal?) scratch marks covering the posterior lobes in D. Bars = 1 cm.

Los ejemplares de *Rusophycus leiferikssoni* provenientes de la Formación Campanario presentan como rasgo distintivo dos tipos de marcas de rasguñadura, correspondientes por su posición y morfología a marcas endopodales (marcas más gruesas) producidas por los apéndices caminadores (predominantes en la región anterior y media) y exopodales (marcas finas) visibles en la región posterior. La región ante-

rior presenta ocasionalmente marcas continuas transversales al eje, ocasionalmente también visibles en caras laterales, que son interpretadas como producidas por paleo cefálico (figura 5.D y 7.E). Más comúnmente la región anterior registra marcas de rasguñadura bifidas o trifidas, que evidencian el uso de potentes apéndices endopodales anteriores o cefálicos, posiblemente con tres pinzas terminales. Los especímenes de la Formación Campanario permiten analizar la variabilidad morfológica de *R. leiferikssoni*. Si bien en la diagnosis original de esta icnoespecie, se la caracteriza como "excavaciones rusoficiformes comparativamente profundas", muchos ejemplares constituyen variedades de moderada profundidad, que pueden representar las etapas iniciales en la construcción de estructuras profundas o incluso formas con un mínimo componente translacional. El material estudiado, al igual que el de la Isla Bell, incluye un morfotipo de moderada profundidad y un morfotipo notablemente profundo, éste último es el fácilmente confundible con trazas en tapón.

Si bien *Rusophycus* es comúnmente atribuido a la actividad de trilobites en sucesiones marinas del Paleozoico inferior, es ampliamente reconocido que este icnogénero puede ser el producto de la actividad de otros artrópodos acuáticos (cf. Bromley y Asgaard, 1972). En el caso de *Rusophycus leiferikssoni*, la técnica de construcción y su morfología fina son ciertamente sugestivos de trilobites (cf. Bergström, 1973; Seilacher, 1985) o de otros artrópodos con modos de vida y mecanismos motrices similares.

Rusophycus leiferikssoni no se encuentra comúnmente asociado a estructuras de locomoción (e.g., *Cruziana*). La muestra PIL12553, colectada por Manca en la localidad del Angosto del Morro de Chucalezna y asignada a *Rusophycus* sp., en realidad corresponde a dos ejemplares superpuestos de *Cruziana*. Ambos ejemplares son relativamente profundos y uno de ellos muestra la terminación axial de la estructura. La preservación es muy pobre, pero parece estar presente un lóbulo externo liso y localmente una cresta marginal. Lamentablemente, las marcas de rasguñadura se encuentran muy pobremente preservadas, dificultando una asignación confiable. Los dos ejemplares están rellenos por intraclastos pelíticos que sugieren un evento posterior de relleno, posiblemente vinculado a un evento de tormenta. Manca (1986, Lám. 1, figura 4) describió un espécimen asignado a *C. semiplicata* procedente de Huacalera. Si bien este espécimen corresponde indudablemente a *C. semiplicata*, es consignado como un "fragmento suelto al pie del afloramiento". A su vez, en un trabajo previo (Manca, 1981) dicho material es mencionado como hallado en el afloramiento de Angosto de Perchel. Teniendo en cuenta la potente sucesión de la suprayacente Formación Santa Rosita en la región y las ca-

racterísticas de la roca, la procedencia de este espécimen es dudosa y no puede ser considerada como un elemento de juicio para la edad del Grupo Mesón como se ha hecho en estudios posteriores casi invariablemente (e.g., Durand, 1998). La escasez de *Cruziana* en la icnofauna de la Formación Campanario puede evidenciar un problema tafonómico. La presencia de comunes depósitos conglomerádicos de intraclastos pelíticos aplanados y de estructuras erosivas (e.g., gutter casts) sugieren que sólo las estructuras relativamente profundas fueron capaces de superar la barrera de fosilización. *Rusophycus leiferikssoni* es comúnmente cortado por estructuras profundas tales como *Syringomorpha nilssoni*, *Diplocraterion* isp. y *Skolithos linearis*, localmente obliterando las estructuras de escalones (tiers) más superficiales.

Rusophycus leiferikssoni es considerada una estructura de edad cámbrica tardía-tremadociana (Bergström, 1976; Fillion y Pickerill, 1990). Los cuerpos fósiles son sumamente escasos en las sedimentitas del Grupo Bell, con algunos niveles con braquiópodos articulados y acritarcas (Bergström, 1976; Fillion y Pickerill, 1990). Bergström (1976) sugirió que la presencia de *R. leiferikssoni* y de *C. semiplicata* en las Pelitas y Areniscas inferiores del Grupo Bell podría indicar una posible edad tremadociana, aunque una edad cámbrica tardía no es descartable considerando que el rango estratigráfico de la bien conocida *C. semiplicata* es Cámbrico Superior-Tremadociano. Por otra parte, Bergström (1976) no consiguió que ambas estructuras biogénicas fueran encontradas en asociación directa y bien podrían corresponder a distintos niveles estratigráficos. Fillion y Pickerill (1990) no discutieron en particular la edad de *R. leiferikssoni*, si bien mencionaron la presencia de *R. leiferikssoni* asociado a *Gyrolithes saxonicus*, *Palaeophycus beverleyensis* y *Planolites montanus*, asignando a la secuencia del Grupo Bell una edad cámbrica superior-tremadociana. Por otra parte, la asociación directa de *R. leiferikssoni* con *Syringomorpha* plantea un interesante problema a resolver, sugiriendo una edad incluso más antigua que cámbrica tardía; o bien *Syringomorpha* tiene un rango estratigráfico mayor que el actualmente aceptado (i.e., Cámbrico Inferior), o bien el rango de *R. leiferikssoni* se extiende desde el Cámbrico Inferior hasta el Cámbrico Superior-Tremadociano. Una edad tremadociana queda totalmente descartada para los estratos de la Formación Campanario portadores de *R. leiferikssoni*, dado que el límite cámbrico-ordovícico se encuentra dentro de la Formación Santa Rosita. Por otra parte, como fue señalado, existen diferencias entre el material de Terranova y el del noroeste Argentino que claramente indican un organismo productor distinto. Estas variaciones morfológicas podrían sustentar la existencia de una

nueva icnosubespecie, con un rango estratigráfico distinto. El problema de la edad del Grupo Mesón, y en particular de la Formación Campanario, debe ser analizado integrando todas las evidencias geológicas disponibles y una discusión exhaustiva se encuentra fuera del alcance del presente trabajo.

Conostichus, Bergaueria o Rusophycus?

La escasa comprensión del modo de generación de estas estructuras de la Formación Campanario, sumado a su pobre preservación, derivó en confusiones icnotaxonómicas, tales como la asignación de parte del material en colecciones a *Conostichus*, y frecuentes referencias en numerosos trabajos al icnogénero *Bergaueria* en las sedimentitas de la Formación Campanario (e.g., Alonso y Marquillas, 1981; Aceñolaza *et al.*, 1982; Aceñolaza, 2001). Con la excepción de Manca (1986), estas estructuras no han sido descritas en detalle y las ilustraciones no permiten confirmar las asignaciones taxonómicas. Si bien *Bergaueria* es una forma sumamente común en sucesiones marinas del Paleozoico Inferior, en las colecciones del Instituto Miguel Lillo y en el material por nosotros colectado son llamativamente escasas las estructuras en tapón.

Los especímenes estudiados por Manca (1986), asignados a *Conostichus* sp. e inventariados como PIL 12797, 12804, 12808, 12837, 12916, 12923, 12953, 12954 (*partim*), 12956 y 12957, son aquí reclasificados como *Rusophycus leiferikssoni* o *R. leiferikssoni*. En principio, dicho material carece de la simetría duodecadecimial que es diagnóstica de *Conostichus* y que se refleja en la clásica ornamentación de este icnogénero (cf., Häntzschel, 1975, p. W146; Pemberton *et al.*, 1988). *Conostichus* integra el grupo de los denominadas trazas en tapón, estructuras cilíndricas o hemisféricas clásicamente interpretadas como el producto de la penetración en el sedimento de cnidarios actinarios o ceriántidos por medio de movimientos peristálticos (Pemberton *et al.*, 1988; Bromley, 1996). Los ejemplares ilustrados por Manca (1986) permiten reconstruir en todos los casos una simetría bilateral, en la mayoría de los casos evidenciada por la presencia de un surco posterior de variada amplitud. Por otra parte, al analizar en detalle la escasa ornamentación preservada en la casi totalidad de estas estructuras, pueden identificarse claras marcas de rasguñadura. En la muestra PIL 12804, un espécimen asignado a *Conostichus* está visiblemente fracturado en la parte basal (Manca

1982, figura 5.B, superior), pero una de las caras verticales muestra dos crestas subparalelas comparables a las descritas para *Cruziana acacensis sandaliniana* en su región anterior (Seilacher, 1996, figura 4.c), sugiriendo una simetría bilateral, similar a la de los otros especímenes presentes en la misma. El espécimen PIL 12958A tiene una forma particularmente notable; corresponde a una estructura ovooidal, de porte grande (L = 62 mm, A = 54.5 mm), sin presencia de un surco axial y más ancha en la región (anterior?) más profunda (P = 42.5 mm). Localmente se observan marcas de rasguñadura sin una organización clara. Dicha estructura no corresponde a la morfología general de los icnogéneros *Conostichus* ni *Rusophycus*, si bien la presencia de marcas de rasguñadura permitiría atribuirle a un artrópodo. Por su parte, el espécimen PIL 12958B corresponde a una estructura hemiesférica con sutiles crestas radiales y una tenue depresión central. Si bien la estructura no presenta rasgos diagnósticos que permitan su inclusión en *Conostichus*, podría incluirse con dudas en el icnogénero *Bergaueria*. En conclusión, la casi totalidad de las estructuras asignadas a *Conostichus* (a excepción de PIL 12835 y 12958 A y B), presentan simetría bilateral y marcas de rasguñadura, por lo que deben ser excluidas del icnogénero *Conostichus* y atribuidas a un productor artrópodo. Adicionalmente, los detalles de morfología fina (e.g., marcas de rasguñadura bifidas o trifidas) y/o la disposición espacial de los distintos elementos morfológicos son similares a las presentes en especímenes de *R. leiferikssoni* mejor preservados o con morfologías más clásicas. Esto sugiere un mismo productor para el rango de morfologías observadas y en la mayoría de los casos posibilita la asignación de este material a *R. leiferikssoni*.

Algunos ejemplares (e.g., PIL 14929) presentan una forma aparentemente hemiesférica, perfil vertical en U y marcas de rasguñaduras de disposición irregular o con tendencia radial que los asemeja a *Cheilichnus gothicus* Jensen y Bergström 2000. *Cheilichnus gothicus*, sin embargo, presenta como carácter diagnóstico una depresión central ausente en los especímenes bajo estudio. Un análisis detallado de la gran mayoría de estas formas aparentemente cilíndricas o hemisféricas con marcas de rasguñadura aisladas, sin embargo, sugiere que serían el resultado de especímenes de *Rusophycus leiferikssoni* superpuestos, en los cuales el organismo realizó algún tipo de movimiento rotatorio que enmascaró la simetría bilateral primaria.

Figura 9. Vista en planta (tope) de una concentración de *R. leiferikssoni* en facies de planicie mixta. Angosto del Morro de Chucalezna. **A.** Foto. **B.** Dibujo. Nótese estructura compleja formada por especímenes imbricados múltiples de *R. leiferikssoni* (centro derecha) y dominio de especímenes discretos mostrando la típica forma arriñonada. / *Bedding plane view (top) of a concentration of R. leiferikssoni in mixed flat facies. Angosto del Morro de Chucalezna. A. Photo. B. Drawing. Note complex structure formed by multiple imbricated specimens of R. leiferikssoni (central right) and dominance of discrete specimens displaying typical kidney-shaped morphology.*

La construcción de *Rusophycus leiferikssoni*

La producción de *Rusophycus leiferikssoni* ha generado controvertidas interpretaciones. Bergström (1976, p. 1626, figura 13) interpretó a *R. leiferikssoni* como una estructura generada en postura opistoclina por un trilobite que penetra inclinado en el sedimento. Bergström (1973, p. 43-45) ya había propuesto este modo de excavación (*i.e.*, penetrando primero con el pigidio), basado en la morfología esquelética y en el modo de aparición de algunas especies de illaenidos, comúnmente encontrados embebidos en sedimento en una postura inclinada a casi vertical en relación al plano de estratificación. La postura opistoclina del illaenido *Pandera megalophthalma* fue comparada por analogía con la del productor de *R. leiferikssoni* (Bergström, 1976, figura 13). Algunos braquiuros actuales, tales como el cangrejo topo *Emerita* (Trueman y Ansell, 1969; Trueman, 1970), penetran al sedimento con la parte posterior del cuerpo, utilizando los apéndices torácicos como un remo para sacar el sedimento hacia adelante. En el caso de las técnicas de excavación en trilobites, nuestros conocimientos se basan esencialmente en el estudio de estructuras biogénicas (Seilacher, 1970, 1985) y, en menor medida, de la morfología esquelética general y fina (*e.g.*, líneas de terraza) (Bergström, 1973; Seilacher, 1985). Bergström (1976) basó fundamentalmente la interpretación de *R. leiferikssoni* en la morfología general de esta estructura biogénica, con una región más angosta coincidente con la parte más profunda de la excavación. En la argumentación que suministra este autor, dado que no existen trilobites con el céfalo de menor tamaño que el pigidio, podía inferirse una construcción hacia atrás, iniciada por el pigidio. Esta interpretación supone la falsa premisa de que la traza es una fiel copia de la morfología del organismo. *Rusophycus leiferikssoni* no refleja en forma directa la morfología ventral del organismo, es decir no es una simple impresión de la región ventral del productor, como ocurre con otras estructuras rusofisiformes (*e.g.*, *R. pudicus*). *Rusophycus leiferikssoni* registra la instrumentación de las distintas partes del cuerpo (*e.g.*, céfalo, apéndices endopodales y exopodales) en la producción de una excavación. En otras palabras, no es posible una relación directa entre el tamaño del céfalo y del pigidio del trilobite y las dimensiones de la parte anterior y posterior de la estructura biogénica (*cf.*, Fillion y Pickerill, 1990, p. 56). Bergström (1976) no notó el claro dimorfismo en las marcas de rasguadura, la presencia de marcas cefálicas y de prominentes marcas endopodales en la región más angosta y profunda de la traza, ni señaló la existencia de crestas anteriores y laterales atribuibles a marcas cefálicas. La posterior caracterización morfológica de esta icnoespecie por Fillion y Pickerill (1990, p. 55-56), así

como el análisis de los especímenes de la Formación Campanario, amplían la caracterización original y hacen ciertamente inviable una génesis opistoclina.

Seilacher (1970, figura 6.a) ilustró un espécimen que comparó con *Rusophycus jenningsi* proveniente de Terranova, al que interpretó como una domichnia profunda de tipo prosoclina (*i.e.*, producida con la cabeza hacia abajo y por paleo cefálico). Las características morfológicas sugieren que este espécimen correspondería a *Rusophycus leiferikssoni*. De hecho, en posteriores contribuciones (*e.g.*, Seilacher, 1985, 1990, 1996) la misma ilustración es referida como *R. leiferikssoni* y la estructura interpretada como opistoclina. Seilacher adoptó la interpretación de Bergström (1976) y comparó el modo de vida del productor de *R. leiferikssoni* con el del trilobite illaenido *Stenopilus*. El llamado paradigma de las líneas de terraza permite reconstruir con distintos grados de confiabilidad el modo de vida, posición de excavación y funcionalidad de algunas partes del exoesqueleto (*cf.*, Seilacher, 1985). *Stenopilus* presenta líneas aterrazadas en el exoesqueleto dorsal con una posición inversa a la esperable en formas excavadoras prosoclinas (ver Seilacher, 1985, figura 1.a,d). La propuesta de una posición opistoclina puede ser aceptable para *Stenopilus*, pero no es sustentable para *R. leiferikssoni*. Como fue previamente discutido, los rasgos morfológicos de *Rusophycus leiferikssoni* indican claramente una posición prosoclina sin flexión dorsal exagerada. La identificación de un amplio rango de profundidades que representan distintos estados en la construcción de *R. leiferikssoni* permite intentar inferir la técnica de excavación utilizada por el productor. La región anterior de la estructura registra la acción coordinada de paleo cefálico (crestas continuas) y la acción retroversa de potentes apéndices endopodales cefálicos (crestas discontinuas trifidas que forman un ángulo en V obtuso). En algunos especímenes, las marcas cefálicas son claramente visibles, quedando registradas por crestas subparalelas en caras laterales de la estructura. En el sector medio y posterior los principales agentes excavadores fueron los apéndices endopodales. Sin embargo, en el morfotipo profundo la excavación fue terminada por la acción retroversa de apéndices endopodales y la colaboración adicional de los apéndices exopodales posteriores (representados por marcas más finas subparalelas en los lóbulos posteriores). La presencia de formas más complejas, incluso con marcas de rasguadura subcirculares en la base sugiere que el productor era capaz de movimientos rotacionales dentro de la estructura.

La etología de *Rusophycus leiferikssoni* en planicies mareales

Toda estructura sedimentaria biogénica surge de

la interacción de un organismo con el sustrato en que éste habita. Por lo tanto, el análisis etológico supone algo más que la simple descripción icnotaxonómica de la forma. Un estudio tendiente a descifrar el comportamiento del organismo productor debe basarse equilibradamente en distintos pilares: (1) el entendimiento cabal de la morfología de la estructura (que involucre conocimiento paleobiológico acerca de él o los potenciales productores), (2) la reconstrucción de la estructura de escalonamiento que posibilite determinar las relaciones temporales y espaciales con otras estructuras biogénicas presentes, (3) el análisis de otros aspectos, tales como la distribución espacial de dichas estructuras (en relación a un horizonte temporal determinado) y, por último, pero no menos importante, (4) un análisis de facies que permita determinar la naturaleza de las facies portadoras y su significado estratigráfico.

Estructuras rusofíciformes profundas y estructuras cilíndricas o hemisféricas asignables a la actividad de trilobites o trilobitomorfos han sido interpretadas como estructuras de habitación, estructuras de nidada, estructuras de predación o estructuras de alimentación de depositívoros por distintos autores. Esta multiplicidad etológica es un reflejo de la complejidad y variedad de comportamientos desarrolladas por el diverso espectro de artrópodos cámbricos (cf., Briggs y Fortey, 1992). En particular, las actividades de trilobites bentónicos registran la casi totalidad del repertorio de las categorías etológicas (Seilacher, 1970, figura 6).

Rusophycus dispar, del Cámbrico Inferior de Suecia, ha sido interpretada como una estructura de predación (Bergström, 1973; Jensen, 1990), si bien esta interpretación ha sido recientemente cuestionada por Rydell *et al.* (2001). *Rusophycus dispar* presenta una clara bidireccionalidad en las marcas de rasguñadura, proversas en la región anterior y retroversas en la posterior que evidencia una técnica de construcción que involucra flexión dorsal exagerada (Seilacher, 1970, figura 5.C; Jensen, 1990). Las evidencias para interpretar estas estructuras como *hunting burrows* (*sensu* Bergström, 1973) incluyen orientación subparalela entre la estructura vermiforme y el eje del *Rusophycus*, un sólo lóbulo en contacto con la estructura vermiforme, mayor profundidad en donde entran en contacto ambas estructuras, continuidad entre las marcas de rasguñadura del lóbulo y la estructura vermiforme y una correlación positiva entre el tamaño del predador y la presa (Jensen, 1990). Si bien *R. dispar* está preferentemente asociado a estructuras vermiformes horizontales, Jensen (1990, p. 40) discutió brevemente la asociación de *R. dispar* con estructuras verticales, concluyendo que las evidencias eran insuficientes para su interpretación como estructuras de predación. Curiosamente, en los cuatro

casos registrados de asociación con tubos verticales, el tubo se ubica axialmente en coincidencia con la parte más profunda del *Rusophycus* donde las marcas cambian de proversas a retroversas (Jensen, 1990, figura 9).

Cheiichnus gothicus también pertenece a la familia de las estructuras profundas asignables a la actividad de trilobites o trilobitomorfos (Jensen y Bergström, 2000). De hecho, puede haber formas transicionales entre *Cheiichnus* y *R. jenningsi*. Según Jensen y Bergström (2000), la etología de *Cheiichnus* es enigmática. No existen evidencias que sustenten su interpretación como una estructura de predación (Praedichnia). La relación alto/ancho indicaría un animal totalmente sepultado en el sedimento, sugiriendo una estructura de habitación (Jensen y Bergström, 2000).

Como fue previamente señalado, *Rusophycus jenningsi* es una forma con fuertes afinidades morfológicas con *R. leiferikssoni*. Esta estructura fue originalmente interpretada por Fenton y Fenton (1937) como nidos construidos con el propósito de servir como receptáculos donde los trilobites depositarían sus huevos. Interesantemente, Fenton y Fenton (1937, p. 448), compararon el comportamiento de *Olenellus*, el sospechado productor de *R. jenningsi*, con el de *Limulus*.

De acuerdo a la reconstrucción original de Bergström (1976, figura 13), adoptada por Seilacher (1985, 1990, 1996), *R. leiferikssoni* es interpretado como una estructura opistoclina producida por un trilobite de hábito de vida semi-infaunal, cuyo cuerpo se encontraba enterrado y el céfalo emergente sobre el sedimento en posición subhorizontal (Bergström, 1976, figura 13; Seilacher, 1985, figura 1.d,e). En trilobites con una morfología comparable a *Stenopilus*, esta postura permitiría a la vez protección y un circuito de filtración a la altura del céfalo (Seilacher 1992, figura 32.1). En términos etológicos, *R. leiferikssoni* correspondería a una estructura semipermanente a permanente de habitación (domichnion). Sin embargo, como fue previamente señalado, la morfología de *R. leiferikssoni* no es compatible con un modelo de construcción en posición opistoclina (Bergström 1973, 1976; Seilacher 1985, 1992, 1996). Las facies portadoras también son una importante evidencia que hace poco probable el modo de vida clásicamente propuesto para el productor de *R. leiferikssoni*, ya que la planicie mareal representa un ambiente inhóspito, con alto *stress* ambiental para un organismo marino sujeto a desecación, alta temperatura y falta de oxígeno durante la baja marea. En algunos planos, las estructuras parecen mostrar cierta orientación con una dispersión que oscila entre 40° y 80° (figura 9). Sin embargo, en los planos que presentan concentraciones de *R. leiferikssoni* no es fácil determinar la rela-

ción con estructuras físicas (e.g., trenes de óndulas), ya que las superficies expuestas se encuentran muy meteorizadas o corresponden a planos internos de la capa. Si bien esta orientación podría reflejar una disposición preferencial en relación a distintas direcciones de corrientes (comúnmente registradas en estas facies por la presencia de óndulas de interferencia en numerosos planos de estratificación), también podría registrar la dirección de ingreso de los organismos a la zona intermareal. Por ejemplo, las estructuras de nidada producidas por limúlidos suelen formar alineamientos aproximadamente perpendiculares a la línea de costa, ya sea en línea recta o en zigzag (Sekiguchi, 1988).

En las sedimentitas de la Formación Campanario *Rusophycus leiferikssoni* se encuentra íntimamente asociado a estructuras vermiformes verticales (e.g., *Skolithos*, *Syringomorpha*). En numerosos casos, los ejemplares de *R. leiferikssoni* se encuentran claramente atravesados por las excavaciones verticales, evidenciando que éstas corresponden a escalones (*tiers*) más profundos. En contados ejemplares, secciones de *Skolithos* son sólo observables en la parte inferior de *R. leiferikssoni*, sin ser detectables en la parte superior del mismo (i.e., no atraviesan la estructura), sugiriendo que *R. leiferikssoni* es posterior a *Skolithos*. Estas relaciones deben ser entendidas en el contexto de icnofábricas compuestas, que registran distintas condiciones energéticas regidas por la dinámica mareal. La presencia de *R. leiferikssoni* asociado a *Gyrolithes saxonicus*, *Planolites beverleyensis* y *P. montanus* llevó a Fillion y Pickerill (1990) a interpretar a *R. leiferikssoni* como una posible estructura de predación. Sin embargo, el relativamente pequeño rango de tamaño de los ejemplares de *R. leiferikssoni* de la Formación Campanario en relación al tamaño de los estructuras vermiformes hacen en principio improbable la hipótesis de la predación.

Uno de las particularidades de *R. leiferikssoni* es su distribución areal restringida, contrariamente a lo que ocurre con los estratos portadores de *Skolithos* o *Syringomorpha*, que suelen presentar una distribución relativamente homogénea a lo largo de la capa. Además, *Skolithos* y *Syringomorpha* están ampliamente distribuidos en la Formación Campanario, estando presentes en depósitos de barras y canales submareales, tempestitas y planicie mareal arenosa, mientras que *R. leiferikssoni* presenta una distribución mucho más acotada, estando fundamentalmente presente en facies de planicie arenosa y planicie mixta, donde aparece comúnmente en forma gregaria. En algunos planos de estratificación bien expuestos, *R. leiferikssoni* se presenta como secciones con su característico contorno ariñonado a subtriangular, formando concentraciones de hasta 40 individuos por metro cuadrado (figuras 9.A,B). Las evidencias para interpretar

R. leiferikssoni como "nidos" son difíciles de establecer. Nuestro conocimiento acerca del comportamiento reproductivo de los trilobites es indirecto y sumamente limitado. Un notable ejemplo de evidencia reproductiva son las denominadas cámaras de incubación (*brood pouches*) que utilizaban algunos olénidos y otros grupos convergentes, que servirían para garantizar un nivel de oxígeno estable para el desarrollo de las larvas (Fortey y Hughes, 1998; Fortey, 2000). En otros casos, sin embargo, dependemos de la analogía con formas actuales. Distintos autores han explorado esta aproximación. Eldredge (1970) estudió el comportamiento excavador de *Limulus polyphemus* en relación a la morfología del exoesqueleto e infirió que rasgos similares en trilobites facópidos (e.g., arco anterior) podrían cumplir una función semejante en la excavación. En este sentido, Fenton y Fenton (1937) relacionaron el comportamiento reproductivo de *Limulus polyphemus* en playas del este de Norteamérica con el comportamiento de trilobites, atribuyendo *R. jenningsi* a estructuras de nidificación. Esta analogía entre el comportamiento reproductivo de limúlidos y trilobites fue también explorada por Mángano *et al.* (1996), quienes interpretaron como nidos a agrupamientos de *Rusophycus* en facies de planicie mareal de la Formación Santa Rosita. Recientes análisis cladísticos sostienen que trilobites y limuloides se encuentran cercanamente emparentados, próximos a la base del gran clado de los arácnidos (Briggs y Fortey, 1989). Esta proximidad filogenética promueve la comparación entre estos grupos (e.g., Eldredge, 1970; Fortey y Hughes, 1998) para descifrar el significado funcional de algunas estructuras y eventualmente realizar inferencias del programa etológico. En tal sentido, el comportamiento reproductivo de los limúlidos bien podría ser primitivo y comparable al de algunos trilobites. A excepción de *Carniscorpius rotundicauda*, las otras tres especies vivientes de limúlidos, *Tachypleus tridentatus*, *Tachypleus gigas* y *Limulus polyphemus*, se aproximan a las playas durante la estación reproductiva, donde realizan excavaciones en la arena para depositar sus huevos (Sekiguchi, 1988). En todas las especies, la fecundación es externa y es realizada por el macho una vez que los huevos han sido depositados. La técnica de excavación de *Limulus polyphemus* ha sido observada en acuario y detalladamente descrita por Eldredge (1970). El proceso de excavación consta de 4 fases de duración variable que resultan en el total ocultamiento del organismo bajo una delgada capa de arena. Las fases activas del proceso incluyen el paleo frontal mediante la flexión hacia abajo del prosoma, quedando el opistosoma en posición subhorizontal (Fase 1), y la fase que completa el enterramiento mediante la acción de los apéndices caminadores que movilizan sedimento hacia atrás a lo largo del opis-

tosoma y el arqueamiento del telson sobre el sustrato que pone en suspensión sedimento, que luego se deposita sobre la parte posterior del cuerpo. Este mecanismo, reproducido en acuario, es utilizado en ambientes de *offshore* para crear depresiones temporarias donde protegerse durante las horas del día (los limúlidos son de hábitos nocturnos), así como para producir las estructuras de nidificación durante la estación reproductiva en la zona intermareal. En *Tachypleus tridentatus*, la hembra y el macho se aproximan acoplados a la playa, la hembra produce excavaciones en donde deposita los huevos, que son fertilizados por el macho. A continuación la hembra se mueve unos 10 a 20 cm y repite el procedimiento. Al excavar el nuevo nido, la arena que es movida hacia atrás por los apéndices cubre los huevos del nido previamente construido. Una pareja de esta especie construye hasta 10 nidos y luego retorna con la marea saliente a su habitat en mar abierto. Los nidos de *Limulus polyphemus* y *Tachypleus tridentatus* en playas actuales del este de Norteamérica y Japón, respectivamente, muestran una clara tendencia al agrupamiento. En *Tachypleus tridentatus*, los nidos (*egg clusters*) presentan una disposición levemente en zigzag, perpendicular a la línea de costa. Si bien los ejemplares de *Rusophycus leiferikssoni* de la Formación Campanario presentan una distribución no lineal, el modo de construcción, presencia de agrupamientos locales y las facies asociadas sugieren ciertas similitudes entre la técnica de excavación de limúlidos y la del productor de *R. leiferikssoni* (i.e., el uso del prosoma/céfalo como instrumento excavador) e invitan a explorar posibles analogías en el comportamiento reproductivo.

El pequeño tamaño de algunos especímenes de *R. leiferikssoni* (<1.5 cm de diámetro), sin embargo, parece atentar en contra de interpretar a estas estructuras como receptáculos de huevos construidos por individuos adultos. Los ejemplares pequeños son particularmente abundantes en algunos planos, si bien en muchos casos se encuentran como componentes minoritarios en los mismos niveles estratigráficos que los ejemplares de mayor tamaño. En numerosos casos, se trata de estructuras que corresponden al morfotipo menos profundo y que registran sólo las primeras fases en la construcción de la excavación. Profundizando la analogía con el comportamiento de *Tachypleus tridentatus*, los ejemplares de *R. leiferikssoni* de pequeño tamaño podrían representar estructuras de protección de juveniles que habitan la planicie mareal próximos a los nidos. En *Tachypleus tridentatus*, los juveniles pequeños habitan la planicie intermareal próximos a su lugar de nacimiento, alimentándose en los *pools* durante la baja marea y sepulcándose en la arena durante la alta marea (Sekiguchi, 1988, p. 51). En este sentido, las planicies mareales

cámbricas, al igual que las recientes, podrían haber funcionado como grandes criaderos (*nurseries*) para numerosos grupos de organismos (Little, 2000).

Si bien la mayoría de las estructuras analizadas son discretas y reflejan excavación *in situ*, algunas muestran un claro componente transitorio y ciertas modificaciones al modelo constructivo básico presentado. En el plano ilustrado en la figura 9.A,B, se observa una concentración de *R. leiferikssoni* constituida por especímenes discretos y por una estructura compleja de contorno irregular, formada por numerosos especímenes conectados por groseros meniscos. Algunos de los ejemplares recuperados corresponden a morfotipos de poca profundidad, otros corresponden al clásico morfotipo profundo de *R. leiferikssoni*. En numerosos casos, las estructuras del mismo tamaño están muy próximas o parcialmente superpuestas, sugiriendo que un mismo productor pudo ser responsable de múltiples estructuras. La estructura central, de morfología irregular, registra la actividad de al menos dos productores (figura 9). El grosero "menisco" que une sucesivos *Rusophycus* evidencia el movimiento transitorio del productor entre sucesivas estructuras estacionarias. Esta morfología es incompatible con una estructura de habitación que sirva de circuito de filtración. El diseño de la estructura, y en particular la participación de un componente transitorio, sugieren una estrategia de alimentación. Por otra parte, estos planos con concentraciones de *R. leiferikssoni*, se encuentran caracterizados por una densa fábrica de *Syringomorpha*, ocasionalmente con otras estructuras verticales (e.g., *Skolithos*) como componentes minoritarios. Una hipótesis a analizar es la posibilidad de que los trilobites visitaran la planicie mareal, densamente habitada por organismos vermiformes no para predear sobre la megafauna, sino en busca de cierto beneficio indirecto a partir de la actividad de estos organismos. Este tipo de relación podría fundarse en un proceso de promoción (*sensu* Reise, 1985). La actividad de la megafauna, en particular de algunos poliquetos y bivalvos, trae aparejado un incremento substancial de la micro y meiofauna en la estructura biogénica y en el sedimento circundante. Algunos poliquetos, tales como *Abearenicola pacifica*, favorecen el desarrollo de una compleja comunidad microbiana que le sirve de alimento, y en tal sentido esta especie es cultivadora de bacterias. Otras especies no encuentran beneficio directo en la promoción de la comunidad microbiana, sino que ésta es un resultado no buscado de sus actividades en el sustrato. Así, por ejemplo, *Macoma baltica* promueve el desarrollo de la meiofauna y microfauna en sus proximidades, sin recibir a cambio ningún efecto beneficioso, ya que se alimenta mediante el uso de un sifón inhalante que se extiende sobre el sedimento. Es esperable que la profusa acti-

vidad endobentónica en las planicies mareales cámbricas produjera un efecto similar de concentración de microfauna y meiofauna. El amplio *spreite* de *Syringomorpha* podría sustentar a una comunidad microbial, especialmente atractiva para otros integrantes de la megafauna, en particular algunos trilobites. En este sentido, las altas concentraciones de *R. leiferikssoni* en facies de planicie de marea podría registrar incursiones de algunos trilobites a sectores costeros particularmente ricos en nutrientes. Si bien esta interacción ecológica es ciertamente probable, las complejas relaciones de corte entre *Rusophycus* y *Syringomorpha* dificultan corroborar esta hipótesis.

Incursiones de trilobites en sistemas marinos marginales: La expansión ambiental de la radiación cámbrica

El problema de la etología de *R. leiferikssoni* puede ser analizado desde la perspectiva actualista de las categorías etológicas clásicas y de la ecología moderna. Sin embargo, es importante recordar que los ecosistemas cámbricos eran en gran medida anaactualistas. Muchas relaciones hoy poco representadas o restringidas a ecosistemas marginales, pudieron cumplir un rol significativo en ecosistemas del Precámbrico superior y de inicios del Fanerozoico (Seilacher, 1999).

La presencia de *R. leiferikssoni* en facies de planicies mareales indica que los trilobites, posiblemente para distintas funciones, accedían a sectores marinos marginales. Estas incursiones sugieren la colonización temprana de los ambientes marginales, que posiblemente fueron primeramente habitados por las faunas vendianas, tal como lo sugiere la presencia de una icnofauna de baja diversidad en depósitos perimareales portadores de grietas de desecación en el Miembro 1 de la Formación Chapel Island, en Nova Scotia (Narbonne *et al.*, 1987). Del mismo modo, icnofaunas tomotianas asociadas en forma directa a grietas de desecación han sido documentadas en el Subgrupo Fish River de Namibia (Geyer y Uchman, 1995).

Las planicies mareales actuales representan zonas particularmente ricas en detritos orgánicos provenientes del mar y del continente, con una importante productividad y significativa biomasa donde se congregan especies marinas y terrestres (Reise, 1985; Levinton, 1995; Little, 2000). En las planicies actuales la marea entrante transporta fito y zooplancton con abundante representación de larvas así como juveniles y adultos. Los habitantes de la planicie incluyen no sólo la macrofauna, sino también los invisibles representantes de la micro y meiofauna. La dinámica de la comunidad intermareal es regida por la superposición de distintos tipos de ciclos que controlan las

actividades de los habitantes y visitantes de la zona intermareal (Palmer, 1995). Algunos organismos (*e.g.*, *Eurydice pulchra*) son regidos por un ciclo aproximadamente similar al de las mareas (*i.e.*, circamareal), otros como *Talitrus saltator*, por ritmos de aproximadamente 24 horas (*i.e.*, circadiano), en muchos casos con actividades nocturnas. A su vez, otros organismos se rigen por ritmos vinculados con el ciclo lunar, con picos cada 14 días (*i.e.*, circasemilunares) o por ciclos estacionales, como las actividades predatorias de peces y pájaros. Las migraciones mareales incluyen a algunos crustáceos decápodos y peces, que visitan la planicie donde realizan actividades predatorias mayormente sobre la macrofauna, y regresan a la zona submareal con la marea saliente. Numerosos organismos nidifican en la planicie mareal y habitan temporariamente durante estadios juveniles (*e.g.*, limúlidos, peces pequeños) para luego regresar a distintos ambientes submareales donde habitan durante la adultez. Los principales visitantes desde el continente son los pájaros, quienes regidos por un control estacional, juegan un rol significativo en la cadena trófica como importantes, sino como principales, predadores de las planicies recientes (Reise, 1985). Las planicies mareales también son ricas en detritos vegetales provenientes del continente. Como contracara, estos ambientes representan ecosistemas fuertemente controlados por significativas variaciones en factores físicos, incluyendo drásticos cambios de temperatura, desecación, suministro de oxígeno y nutrientes en suspensión.

El ecosistema de planicies marinas cámbricas difería sustancialmente en composición y estructura con respecto a los ecosistemas intermareales recientes. Sin embargo, ya desde inicios del Fanerozoico las planicies pudieron funcionar como importantes comederos (*feeders*) concentrando una gran abundancia de nutrientes en el sedimento y como sitios vinculados a actividades reproductivas de especies marinas (*nurseries*). Si bien las complejas icnofábricas escalonadas, dominadas por bivalvos y crustáceos estuvieron ausentes en las comunidades de las planicies mareales cámbricas, estos ambientes albergaron una significativa fauna residente, mayormente registrada por las estructuras profundas de organismos vermiformes (*e.g.*, *Skolithos*, *Syringomorpha*, *Gyrolithes*). La asociación de estructuras biogénicas en sedimentitas de planicies cámbricas sugiere que, así como peces, crustáceos y pájaros son asiduos visitantes de las planicies mareales recientes, diversos artrópodos y, en particular, los trilobites, visitaban con distintos objetivos la planicie mareal. Los móviles para migrar a la planicie pudieron estar vinculados a una alta concentración de alimento, ya sea en forma de megafauna (hipótesis de la predación), de meiofauna o microfauna (hipótesis de los jardines microbiales) o, análo-

gamente al comportamiento de numerosos invertebrados, a actividades reproductivas (hipótesis de la nidificación). El análisis de *R. leiferikssoni* sugiere que estas estructuras no correspondían a estructuras permanentes que servirían de habitáculo (domichnia), sino que registrarían las incursiones periódicas de trilobites a ambientes marginales posiblemente para nidificar, o alternativamente registrarían un comportamiento oportunista para explotar los jardines microbiales asociados a la actividad de la profusa megafauna vermiforme. Si bien las condiciones físicas debieron ser particularmente rigurosas, las planicies cámbricas representaron lugares seguros ante la ausencia de predadores terrestres y fuera del alcance de temibles predadores marinos. Estas incursiones a ambientes marginales indican que la revolución agronómica no estuvo restringida a ambientes marinos abiertos de plataforma, sino que se habría extendido a zonas marinas marginales.

Agradecimientos

Sören Jensen y Ron Pickerill facilitaron especímenes de *Rusophycus leiferikssoni* de Terranova y promovieron con su constante interés la realización de este estudio. Los árbitros del presente trabajo, Adolf Seilacher, Sören Jensen y Andy Rindsberg, aportaron significativas sugerencias. Agradecemos también la asistencia técnica de Rodolfo Aredes en la preparación del material. Noelia Carmona, sobre la base de primitivos esquemas, dibujó artísticamente *Rusophycus leiferikssoni* en las figuras 4 y 8. Los fondos para la realización del proyecto del cual es parte este trabajo fueron otorgados por la Fundación Antorchas, la Agencia Nacional de Promoción Científica, The Percy Sladen Memorial Fund, Sigma Delta Epsilon (Women in Science) y los Consejos de Investigación de las Universidades Nacionales de Salta y Tucumán.

Bibliografía

- Aceñolaza, F.G. 1978. El Paleozoico inferior de Argentina según sus trazas fósiles. *Ameghiniana* 15: 15-64.
- Aceñolaza, F.G., Fernández, R.I. y Manca, N. del V. 1982. Caracteres bioestratigráficos y paleoambientales del Grupo Mesón (Cámbrico Medio-Superior), centro-oeste de América del Sur. *Estudios Geológicos* 38: 385-392.
- Aceñolaza, G.F. 2001. El Angosto de Chucalezna: Una localidad clásica para el estudio de icnofósiles en el noroeste argentino. *4° Reunión Argentina de Icnología y 2° Reunión de Icnología del Mercosur* (San Miguel de Tucumán), *Resúmenes*, p. 19.
- Alonso, R. N. y Marquillas, R. A. 1978. El Grupo Mesón: Contenido paleontológico y edad. *Suplemento de Acta Geológica Lilloana*, 14: 5-6.
- 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* 4: 95-110.
- Bergström, J. 1973. Organization, life and systematics of trilobites. *Fossils and Strata* 2: 1-69.
- Bergström, J. 1976. Lower Palaeozoic trace fossils from eastern Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences* 13: 1613-1633.
- Briggs, D.E.G. y Fortey, R.A. 1992. The Early Cambrian radiation of arthropods. En: J.H. Lipps y P.W. Signor (eds.), *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. Plenum Press, Nueva York y Londres, pp. 336-373.
- Bromley, R.G. 1996. Trace fossils. Biology, taphonomy and applications. Chapman & Hall, Londres, 361 p.
- Bromley, R.G. y Asgaard, U. 1972b. Freshwater *Cruziana* from the Upper Triassic of Jameson Land, East Greenland. *Grønlands Geologiske Undersøgelse Rapport* 49: 15-21.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2001. Ichnology, Sedimentology and Sequence Stratigraphy of the Cambrian Mesón Group in Northwest Argentina. En: L.A. Buatois y M.G. Mángano (eds.), *Ichnology, sedimentology and sequence stratigraphy of selected lower Paleozoic, Mesozoic and Cenozoic units of northwest Argentina. Fourth Argentinean Ichnologic Meeting and Second Ichnologic Meeting of Mercosur. Field guide*, pp. 8-16.
- Carney, R.S. 1981. Bioturbation and Biodeposition. En: A.J. Boucot, *Principles of Benthic Marine Paleocology*. Academic Press, New York, pp. 357-399.
- Durand, F.R. 1998. Cámbrico Superior: Formación Candelaria. En Gianfrancisco, M., Puchulu, M.E., Durango de Cabrera, J. y Aceñolaza, G.F. (eds.), *Geología de Tucumán*. Colegio de Graduados en Ciencias Geológicas de Tucumán, p. 79-82.
- Eldredge, N. 1970. Observations on burrowing behavior in *Limulus polyphemus* (Chelicerata, Merostomata), with implications on the functional anatomy of trilobites. *American Museum Novitates* 2436: 1-17.
- Fenton, C.L. y Fenton, M.A. 1937. Trilobite "nests" and feeding burrows. *American Midland Naturalist* 18: 446-451.
- Fillion, D. y Pickerill, R.K. 1990. Ichnology of the Lower Ordovician Bell Island and Wabana Groups of eastern Newfoundland. *Palaeontographica Canadiana* 7: 1-119.
- Fortey, R.A. 2000. Olenid trilobites: The oldest known chemoautotrophic symbionts? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 6574-6578.
- Fortey, R.A. y Hughes, N.C. 1998. Brood pouches in trilobites. *Journal of Paleontology* 72: 638-649.
- Geyer, G. y Uchman, A. 1995. Ichnofossil assemblages from the Nama Group (Neoproterozoic-Lower Cambrian) in Namibia and the Proterozoic-Cambrian boundary problem revisited. *Beringeria Special Issue* 2: 175-202.
- Hall, J. 1852. *Palaeontology of New York, Volume II. Containing descriptions of the organic remains of the Lower Division of the New York System (equivalent in part to the Middle Silurian rocks of Europe)*. C. van Benthuysen, Albany, 362 p.
- Häntzschel, W. 1975. Trace fossils and Problemática. En: C. Teichert (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W, Miscellanea, Supplement 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press, pp.1-269.
- Hausen, J. 1925. Sobre un perfil geológico del borde oriental de la Puna de Atacama. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 36: 140-229.
- 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. *Fossils and Strata* 42: 1-111.
- Jensen, S. y Bergström, J. 2000. *Cheichnus gothicus* igen. et isp. n., a new Bergaueria-like arthropod trace fossil from the Lower Cambrian of Västergötland, Sweden. *Geologiska Föreningens I Stockholm Förhandlingar*, 122: 293-296.
- Levinton, J.S. 1995. *Marine Biology. Function, Biodiversity, Ecology*. New York, Oxford University Press. 420 p.
- Little, C. 2000. *The Biology of Soft Shores and Estuaries*. New York, Oxford University Press. 252 p.
- Manca, N. 1981. *Contribución al conocimiento geológico de la zona Angosto de Perchel*. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Trabajo de Seminario, 98 p.
- Manca, N. 1986. Caracteres icnológicos de la Formación Campanario (Cámbrico superior) en Salta y Jujuy. *Ameghiniana*, 23: 75-87.
- Manca, N. 1989. La presencia de *Daedalus labechei* (traza fósil) en

- la Formación Campanario (Cámbrico Superior) de la provincia de Jujuy. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas*, 4: 131-138.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2000. Ichnology, sedimentary dynamics, and sequence stratigraphy of the Mesón Group: A Cambrian macrotidal shallow-marine depositional system in northwest Argentina. En *Cambrian from the southern edge*, *Miscelánea* 6, Instituto Superior de Correlación Geológica, p. 109-110.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2002a. Implicancias paleoambientales de la icnofauna de la Formación Campanario, Cámbrico de la Quebrada de Huamahuaca, provincia de Jujuy. 9° Reunión Argentina de Sedimentología (Córdoba), *Resúmenes*, p. 30.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2002b. Ichnology of the Cambrian Campanario Formation in northwest Argentina and the reconstruction of early Phanerozoic intertidal ecosystems. *First International Palaeontological Congress* (Sydney), *Abstract*, p. 106.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2002c. Mángano, M.G. and Buatois, L.A. 2002. Estructura de escalonamiento y explotación del ecosistema infaunal en planicies mareales cámbricas, Formación Campanario, noroeste argentino. 8° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Corrientes), *Resúmenes*, p. 107-108.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Aceñolaza, G.F. 1996. Trace fossils and sedimentary facies from an Early Ordovician tide-dominated shelf (Santa Rosita Formation, northwest Argentina): Implications for ichnofacies models of shallow marine successions. *Ichnos* 5: 53-88.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Esteban, S.B. 2000. Ichnology of subtidal sandwave complexes and intertidal flats: the Cambrian Mesón Group, northwest Argentina. *31st International Geological Congress* (Rio de Janeiro), *Abstract*. En CD-room.
- Martinsson, A. 1970. Toponymy of trace fossils. En T.P. Crimes y J.C. Harper, J.C. (eds.), *Trace Fossils. Geological Journal Special Issue* 3: 323-330.
- Narbonne, G. M., Myrow P. M. y Anderson, M. M. 1987. A candidate stratotype for the Precambrian-Cambrian boundary, Fortune Head, Burin Peninsula, southeastern Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences* 24: 1277-1293.
- Palmer, J.D. 1995. *The Biological Rhythms and Clocks of Intertidal Animals*. New York, Oxford University Press, 217 p.
- Pemberton, S.G., Frey, R.W. y Bromley, R.G. 1988. The ichnotaxonomy of *Conostichus* and other plug-shaped ichnofossils. *Canadian Journal of Earth Sciences* 25: 886-892.
- Reise, K. 1985. Tidal Flat Ecology. An experimental approach to species interactions. *Ecological Studies* v. 54. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag, 191 p.
- Rydell, J., Hammarlund, J. y Seilacher, A. 2001. Trace fossil associations in the Swedish Mickwitzia sandstone (Lower Cambrian): Did trilobites really hunt for worms? *Geologiska Föreningens I Stockholm Förhandlingar* 123: 247-250.
- Sánchez, M.C. y Salfity, J.A. 1999. La cuenca cámbrica del Grupo Mesón en el Noroeste Argentino: Desarrollo estratigráfico y paleogeográfico. *Acta Geológica Hispánica* 34: 123-139.
- Seilacher, A. 1970. *Cruziana* stratigraphy of "non-fossiliferous" Palaeozoic sandstones. En: T.P. Crimes y J.C. Harper, J.C. (eds.), *Trace Fossils. Geological Journal Special Issue* 3: 447-476.
- Seilacher, A. 1985. Trilobite paleobiology and substrate relationships. *Royal Society of Edinburgh Transactions: Earth Sciences* 76: 231-237.
- Seilacher, A. 1990. Paleozoic trace fossils. En R. Said (ed.), *The Geology of Egypt*. A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfield, pp. 649-670.
- Seilacher, A. 1996. Evolution of Burrowing Behaviour in Silurian Trilobites: Ichnosubspecies of *Cruziana acacensis*. En: M.J. Salem (ed.), *The Geology of the Sirt Basin*, volumes I-III. Elsevier, Amsterdam, pp. 523-530.
- Seilacher, A. 1999. Biomat-related lifestyles in the Precambrian. *Palaios* 14: 86-93.
- Seilacher, A. 2000. Ordovician and Silurian arthropycid ichnology. En: M.A. Sola, M.A. y D. Worsley (eds.), *Geological exploration in Murzuq Basin*. Elsevier, Amsterdam, pp. 237-258.
- Seilacher, A. y Pflüger, F. 1994. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution. En: W.E. Krumbein, D.M. Peterson y L.J. Stal (eds.), *Biostabilization of sediments*. Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität Odenburg, pp. 97-105.
- Sekiguchi, K. 1988. Ecology. En: K. Sekiguchi (ed.), *Biology of horseshoe crabs*. Science House, Tokyo, pp. 50-68.
- Simpson, S. 1957. On the trace fossil *Chondrites*. *Quarterly Journal Geological Society of London* 112: 475-479.
- Thomas, R.G., Smith, D.G., Wood, J.M., Visser, J., Caverley-Range, E.A. y Koster, E.H. 1987. Inclined heterolithic stratification - terminology, description, interpretation and significance. *Sedimentary Geology* 53: 123-179.
- Trueman, E.R. 1970. The mechanism of burrowing of mole crab, *Emerita*. *Journal of Experimental Biology* 53: 701-710.
- Trueman, E.R. y Ansell, A.D. 1969. The mechanism of burrowing into soft substrates by marine animals. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 7: 315-366.

Recibido: 7 de enero de 2002.