

INTERÉS PALEOBIOGEOGRÁFICO DE LA PRESENCIA DE TRILOBITES PELÁGICOS EN EL ORDOVÍCICO DEL PERÚ Y BOLIVIA

Juan Carlos Gutiérrez-Marco¹, Isabel Rábano², Guillermo F. Aceñolaza³, César Chacaltana⁴ y Robert Monge⁵

¹ Instituto de Geociencias (CSIC-UCM), Facultad CC. Geológicas, José Antonio Novais 2, 28040 Madrid (España) jcgprpto@geo.ucm.es; ² Museo Geominero, IGME, Ríos Rosas 23, 28003 Madrid (España) i.rabano@igme.es; ³ Instituto Superior de Correlación Geológica (CONICET-UNT), Miguel Lillo 205, 4000 Tucumán (Argentina); acecha@webmail.unt.edu.ar; ⁴ INGEMMET, Avda. Canadá 1470, Lima (Perú) cchacaltana@ingemmet.gob.pe; ⁵ Volcan Cia. Minera, Unidad Vinchos, Av. Gregorio Escobedo 710, Jesús María, Lima (Perú) rmonge@volcan.com.pe

INTRODUCCIÓN

Hasta hace pocos años, se pensaba que la mayoría de los trilobites ordovícicos eran formas neríticas exclusivamente bentónicas, epifaunales a semi-infaunales, que se alimentaban de un modo detritívoro o suspensívoro. Sin embargo, más tarde se comprobó que, ya en el Ordovícico Inferior, los trilobites estaban adaptados a una gran diversidad de ambientes y modos de vida: desde formas bentónicas carroñeras, predadoras, filtradoras, sedimentívoras o incluso simbióticas con bacterias quimioautotrófas (en ambientes disaeróbicos), hasta formas nectobentónicas o nectónicas activas; desarrollando hábitos gregarios o excavadores en las etapas de muda o reproducción (Fortey, 1985, 2000, 2004; McCormick y Fortey, 1998, 1999; Fortey y Owens, 1999; Gutiérrez-Marco *et al.*, 2009, entre otros).

Los trilobites planctófagos, adaptados al modo de vida pelágico, presentan una morfología bastante peculiar, materializada por lo general en: 1) posesión de grandes ojos, que a menudo cuelgan bajo el plano dorsal del caparazón, u ocasionalmente llegan a hipertrofiarse hasta fundirse en un ojo único, localizado en la parte anterior de la cabeza (tal y como sucede en ciertos ciclopidos); 2) las pleuras torácicas se acortan y aplanan para facilitar el movimiento activo de los apéndices durante la natación; y 3) el pigidio reduce su tamaño o se torna diminuto.

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

En la etapa siguiente, el registro de telefinidos epipelágicos se amplió notablemente en la Precordillera de San Juan, con la descripción de dos especies adicionales del género *Carolinites* Kobayashi (*C. killaryensis* (Stubblefield) y *C. constrictus* Benedetto y Cañas), encontradas en el miembro inferior de la Formación Gualcamayo (Dapingiense: Benedetto *et al.*, 1986); y tres nuevas de *Telephina*, las dos primeras (*T. calandria* y *T. chingolo*) localizadas en la parte alta de la Formación San Juan (Floiense medio) y en la inferior de la Formación Las Aguaditas (Darriviense), respectivamente, en tanto que la tercera (*T. problematica*) procede de niveles más modernos (Sandbiense: Ordovícico Superior) de esta última unidad (Chatterton *et al.*, 1999).

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

Con referencia a la Cuenca Andina central, al ya citado hallazgo de “*Tafnaspis*” *iglesi* Leanza y Baldis, en el Ordovícico Inferior de la Puna Oriental argentina (reassignado al género *Carolinites* por Dean, 1989), Aceñolaza *et al.* (1999) sumaron la identificación de un cranidio de *C. genacinaca* en la

localidad boliviana de Sella (departamento de Tarija). Por último, Waisfeld y Vaccari (2003) describieron e ilustraron varios ejemplares de *Carolinites* sp. procedentes de la parte más alta de la Formación Acoite (Floiense superior) de la Cordillera Oriental argentina (quebradas Los Colorados, Chamarra y Los Baños, provincia de Jujuy).

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

EL REGISTRO PERUANO

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

Desde el punto de vista morfológico, el cranidio estudiado (Fig. 1, 1-3) se caracteriza por mostrar su máxima anchura (8 mm) a nivel de los lóbulos palpebrales, representando 1,48 veces la longitud sagital (5,4 mm). El borde anterior se halla poco arqueado y sus extremos laterales se prolongan en un par de espinas, cuya separación (transversa) equivale a algo más de la mitad de la anchura (tr.) del anillo occipital. La glabela es muy convexa y su anchura máxima (4,7 mm) se logra antes de alcanzar el surco occipital. Presenta un par de áreas musculares localizadas en sendos surcos elípticos someros, inclinados 10-15 grados con la línea sagital, sin unión con los surcos axiales. El extremo anterior de estas áreas musculares se localiza a nivel de la mitad de la longitud de la glabela. Los surcos plegabelar, axiales y occipital son relativamente estrechos y profundos, salvo a nivel de las áreas musculares occipitales y adaxiales. El anillo occipital es bastante ancho (medido en el plano sagital) y equivale a alrededor de 1/4 de la longitud glabellar, con sus extremos laterales algo más estrechos (sag.) que en los 2/4 de la parte central restante. Sus facetas musculares anteriores parecen prolongarse en sendos surcos que no alcanzan el borde posterior (exsag.). Las mejillas fijas tienen un aspecto semilunar, por la presencia de largos lóbulos palpebrales que se curvan hacia adentro en sentido posterior, a la vez que se estrechan ligeramente. Los lóbulos palpebrales son casi tan anchos (tr.) como el resto de la fixigena, y se encuentran definidos por unos surcos continuos y uniformemente estrechos. En vista lateral, las mejillas fijas se presentan suavemente inclinadas hacia adelante. En la mitad posterior de las fixigenas se localizan sendas facetas musculares, adyacentes a los ángulos postero-laterales de la glabela, e inclinadas hacia el surco axial. El sector post-ocular de cada mejilla fija es muy estrecho (tr.), y su borde posterior queda reducido a una espina dirigida postero-lateralmente, formando un ángulo de unos 40 grados con el eje sagital. La superficie externa del cranidio carece de una ornamentación apreciable, conservando vestigios de una granulación muy fina en la glabela y el anillo occipital (salvo en las áreas de inserción muscular), y hasta 4 tenues crestas transversas en el reborde palpebral.

La morfología del cranidio peruano permite relacionarlo con *Oopsites* Fortey (1975), un género del Ordovícico Inferior situado por su autor en el tránsito entre *Goniophrys* Ross (del Tremadociense superior) y *Telephina* Marek (común en el Ordovícico Medio y Superior). El ejemplar estudiado pertenece a una especie nueva que difiere de *O. hibernicus* (Reed) y *O. squamosus* Fortey por la ausencia de una pronunciada ornamentación de tubérculos, la mayor separación entre las espinas del borde anterior, la menor anchura (tr.) de las mejillas fijas, y por su anillo occipital algo más estrecho (sag.). Entre las formas que ilustran la transición gradual de *Oopsites* a *Telephina*, *Oopsites* n. sp. recuerda a *Telephina calandria* Chatterton, Edgecombe, Vaccari y Waisfeld por sus mejillas fijas

estrechas (tr.) y de borde posterior reducido a una espina, si bien difiere por la ornamentación y el borde anterior del cranidio, que posee unas espinas proporcionalmente más pequeñas y mucho más separadas, razón por la cual optamos por asignar nuestro ejemplar al género *Oopsites* en lugar de a *Telephina*. Chatterton *et al.* (1999) consideran a *T. calandria* como una de las formas más antiguas del género (Floiense medio a superior de la Precordillera argentina), cuyas características se solapan con las de *Oopsites*. Algo parecido ocurre con *T. bicuspis* (Angelin), cuyo borde anterior guarda semejanzas con el de *Oopsites*, si bien los extremos laterales espinosos se hallan en la especie más próximos a la línea sagital que en las formas del segundo género (Fortey, 1975; Ahlberg, 1995). El borde posterior de las mejillas fijas de *Oopsites* n. sp. recuerda al de *T. americana* (Billings), por presentarse reducido a una espina, y tampoco alcanza la anchura post-ocular de las formas típicas de *Oopsites*. Finalmente, el ejemplar peruano es una forma indudablemente próxima a *Oopsites* sp., descrita por Vaccari y Waisfeld (1994) y Waisfeld y Vaccari (2003) en el Dapingiense del Sistema de Famatina (Argentina), y considerada además como una forma intermedia con *Telephina*. Las principales semejanzas residen en la ausencia de una ornamentación apreciable, el anillo occipital corto (sag.) y porque el borde posterior de las fixigenas aparece reducido a una simple espina. Sin embargo, esta última es más larga y se halla dirigida lateralmente, las mejillas fijas parecen algo más anchas y, sobre todo, el borde anterior es arqueado y ligeramente más estrecho (tr.) en la forma argentina que en la peruana.

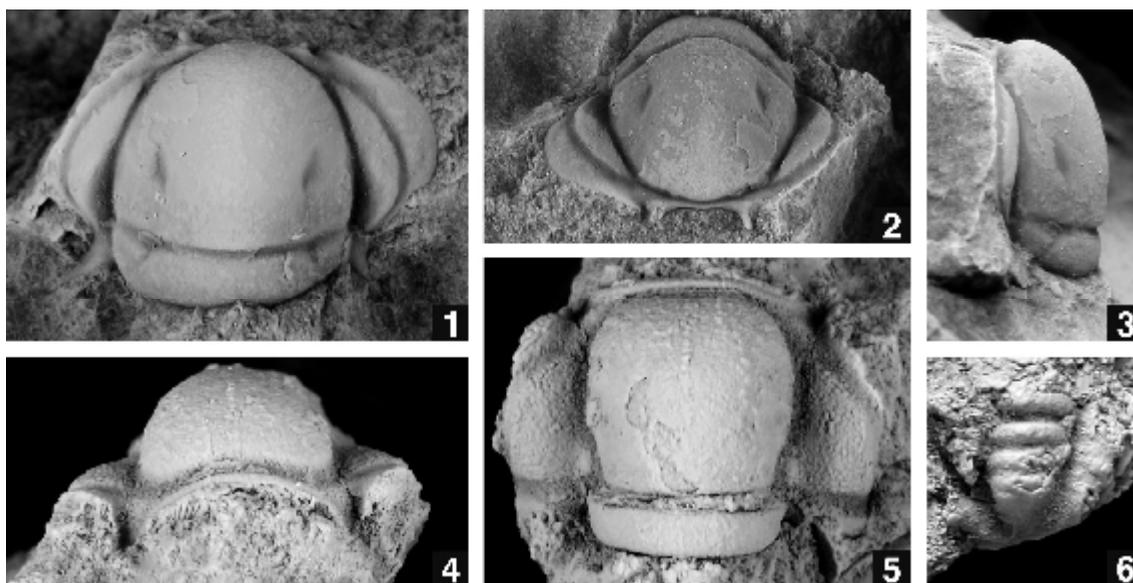


Figura 1.- Trilobites telefinidos pelágicos de la Cuenca Andina central. 1-3, *Oopsites* n. sp., del Ordovícico Inferior de Quimbiri (Perú). Molde interno de un cranidio en vista dorsal (1, x 6,5), anterior oblicua (2, x 5,6) y lateral izquierda (3, x 6,3); 4-6, *Carolinites genacinaca* Ross *s.l.*, del Ordovícico Inferior de Sella (Bolivia). Molde interno de un cranidio en vista anterior (4, x 6) y dorsal (5, x 6), y de un pigidio, en vista dorsal ligeramente oblicua (6, x 7).

Fortey (1976) correlacionó la estrechez del borde posterior en los cranidios del género *Oopsites*, con la migración adaxial de su borde anterior arqueado, con el fin de que los ojos pudieran incrementar su tamaño y ganara espacio la superficie visual, al crecer hacia adelante y hacia atrás en cada librigena. Dado que el borde anterior de *Oopsites* n. sp. es bastante ancho (tr.), el incremento de tamaño de sus ojos se produciría básicamente en sentido posterior, con lo que el segmento post-ocular de cada fixigena se torna muy estrecho y el borde posterior queda reducido a una corta espina retrodirigida.

EL REGISTRO BOLIVIANO

Aceñolaza *et al.* (1999, fig. 2f-g) descubrieron un cranidio del telefinido *Carolinites genacinaca* Ross *s.l.* en niveles de lumaquelas calcáreas del miembro inferior de la Formación Sella, en la

quebrada de Rumi Orkho, unos 16 km al noreste de Tarija (sur de la Cordillera Oriental boliviana). La reinvestigación de la localidad posibilitó el hallazgo de nuevos ejemplares en mejor estado de conservación, incluyendo un pigidio del mismo género (Fig. 1, 4-6). El material se acumuló, junto con restos de otros trilobites, braquiópodos, moluscos, equinodermos y ostrácodos, en el relleno arenoso de numerosos “gutter casts” excavados en lutitas verdosas, que a su vez contienen trilobites y graptolitos. Estos últimos caracterizaron la Biozona de *Baltograptus minutus* del Floiense superior. (Egenhoff *et al.*, 2004).

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

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

INTERÉS PALEOBIOGEOGRÁFICO

El nuevo material de telefinidos pelágicos obtenido en el Perú y Bolivia ofrece gran interés paleobiogeográfico, por cuanto estos trilobites son formas muy raras y de distribución frecuentemente restringida a los márgenes continentales. *Carolinites genacinaca* Ross fue una especie tropical cosmopolita durante el Ordovícico, ampliamente distribuida en Laurentia, Baltica y el margen australo-asiático de Gondwana (McCormick y Fortey, 1999). Su presencia en la Cuenca Andina central ayuda a entender los registros individuales de *Carolinites* en contextos perigondwánicos de elevada paleolatitud, tales como el sur de Francia (Pillet, 1988, 1990: *C. genacinaca* de acuerdo con McCormick y Fortey, 1999) y Turquía (*Carolinites sp.* de Dean, 1973). En este sentido, el descubrimiento de *C. genacinaca* (*s.l.*) en el noroeste argentino y sur de Bolivia denota la existencia de corrientes de aguas cálidas superficiales que, descendiendo por el margen de Gondwana, podrían haber alcanzado episódicamente las regiones peri-polares del suroeste de Europa y Asia Menor, en paralelo con otras masas de agua más estables y mejor conocidas que, operando de oeste a este, facilitaron la dispersión de elementos del Cámbrico terminal al Floiense sudamericano, en el Dapingiense a Sandbiense europeo y norteafricano (trilobites, braquiópodos, moluscos, etc.).

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

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

AGRADECIMIENTOS

A Carlos Alonso y Esther Martínez (Madrid) por las ilustraciones fotográficas. Este trabajo es una contribución al proyecto “Paleobiogeografía del Ordovícico del norte de Sudamérica y sus relaciones con la cuenca central andina y el margen mediterráneo de Gondwana” (PN I+D+I, código CGL2009-09583/BTE), del Ministerio de Economía y Competitividad español.

REFERENCIAS

- Aceñolaza, G.F., Gutiérrez-Marco, J.C., Rábano, I. & Díaz Martínez, E. 1999. Las lumaquelas de la Formación Sella (Ordovícico de la Cordillera Oriental boliviana) y su interés paleobiogeográfico. *Actas XIV Congreso Geológico Argentino*, Salta, 1, 355-358.
- Ahlberg, P. 1995. Telephinid trilobites from the Ordovician of Sweden. *Palaeontology*, 38, 259-285.
- Baldis, B.A. & Blasco, G. 1974. Trilobites ordovícicos de la comarca de Jáchal, Precordillera argentina. I. Telephinidae. *Ameghiniana*, 11 (1), 71-87.
- Benedetto, J.L., Cañas, F. & Astini, R. 1986. Braquiópodos y trilobites de la zona de transición entre las formaciones San Juan y Gualcamayo en el área de Guandacol (La Rioja, Argentina). *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Mendoza, 1, 103-111.
- Benedetto, J.L., Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G., Sánchez, T.M. & Foglia, R.D. 2009. Cambrian and Ordovician biogeography of the South American margin of Gondwana and accreted terranes. In Basset, M.G. (ed.), *Early Palaeozoic Peri-Gondwana terranes: New insights from tectonics and biogeography*. Geological Society, London, *Special Publications*, 325, 201-232.
- Chatterton, B.D.E., Edgecombe, G.D., Vaccari, N.E. & Waisfeld, B.G. 1989. Ontogenies of some Ordovician Telephinidae from Argentina, and larval patterns in the Proetida (Trilobita). *Journal of Paleontology*, 73 (2), 219-239.
- Dean, W.T. 1973. The Lower Palaeozoic stratigraphy and faunas of the Taurus Mountains near Beyseir, Turkey. III. The trilobites of the Sobova Formation (Lower Ordovician). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 24 (5), 279-348.
- Dean, W.T. 1989. Trilobites from the Survey peak, Outram and Skoki formations (Upper Cambrian-Lower Ordovician) at Wilcox Pass, Jasper National Park, Alberta. *Geological Survey of Canada Bulletin*, 389, 1-141.
- Egenhof, S.O., Maletz, J. & Erdtmann, B.-D. 2004. Lower Ordovician biozonation and lithofacies of southern Bolivia: relevance for palaeogeographic interpretations. *Geological Magazine*, 141 (3), 287-299.
- Fortey, R.A. 1975. The Ordovician trilobites of Spitsbergen. II. Asaphidae, Nileidae, Raphiophoridae and Telephinidae of the Valhallfonna Formation. *Norsk Polarinstitutt Skrifter*, 162, 1-207.
- Fortey, R.A. 1985. Pelagic trilobites as an example of deducing the life habits of extinct arthropods. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, 76, 219-230.
- Fortey, R. 2000. *Trilobite! Eyewitness to Evolution*, HarperCollins, London & Knopf, New York (traducción española, 2006: ¡Trilobites! Testigos de la evolución. Ed. Laetoli, Pamplona, 309 pp.).
- Fortey, R.A. 2004. The lifestyles of the trilobites. *American Scientist*, 92, 446-453 (traducción española: Trilobites. *Investigación y Ciencia*, abril 2005, 66-73).
- Fortey, R.A. & Owens, R.M. 1999. Feeding habits in trilobites. *Palaeontology*, 42 (3), 429-465.
- Gutiérrez-Marco, J.C., Sá, A.A., García-Bellido, D.C., Rábano, I. & Valério, M. 2009. Giant trilobites and trilobite clusters from the Ordovician of Portugal. *Geology*, 37 (5), 443-446.
- Leanza, A.F. & Baldis, B.A.J. 1975. Tafnaspidae, nueva familia de Komaspidae (Trilobita) del Ordovícico del norte de Argentina. *Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Tucumán, 1, 125-132.
- McCormick, T. & Fortey, R.A. 1998. Independent testing of a paleobiological hypothesis: the optical desing of two Ordovician pelagic trilobites reveals their relative paleobathymetry. *Paleobiology*, 24, 235-253.
- McCormick, T. & Fortey, R.A. 1999. The most widely distributed trilobite species: Ordovician *Carolinites genacina*. *Journal of Paleontology*, 73 (2), 202-218.
- McCormick, T. & Fortey, R.A. 2002. The Ordovician trilobite *Carolinites*, a test case for microevolution in a macrofossil lineage. *Palaeontology*, 45 (2), 229-257.
- Pillet, J. 1988. Quelques trilobites rares de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 124, 89-99.
- Pillet, J. 1990. A propos de *Carolinites vizcainoi* Pillet 1988. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 126, 97.
- Vaccari, N.E. & Waisfeld, B.G. 1994. Nuevos trilobites de la Formación Suri (Ordovícico temprano) en la región de Chaschuil, Provincia de Catamarca. Implicancias bioestratigráficas. *Ameghiniana*, 31 (1), 73-86.
- Waisfeld, B.G. and Vaccari, N.E. 2003. Chapter 9, Trilobites. In Benedetto, J.L. (ed.), *Ordovician fossils from Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba, 295-409.