



Diversidad taxonómica y distribución de los morfotipos de braquiópodos en la Zona de *Ahtiella argentina* (Ordovícico Medio), Formación San Juan, Precordillera Argentina

Leonor SORRENTINO¹, Juan L. BENEDETTO² y Marcelo G. CARRERA²

Abstract. BRACHIOPOD TAXONOMIC DIVERSITY AND MORPHOTYPE DISTRIBUTION IN THE *AHTIELLA ARGENTINA* ZONE (MIDDLE ORDOVICIAN), SAN JUAN FORMATION, ARGENTINA. The upper part of the San Juan Formation in the Cerro Viejo area (NE of Jáchal city) was deposited in a middle to distal carbonate ramp setting during the lower Darriwilian. This interval, c. 24 meters thick, shows a general deepening upwards trend, ranging from bioclastic packstones-wackestones in the base to nodular mudstones in the upper part. Most of the fossiliferous levels have yielded rich rhychonelliformean brachiopod assemblages. The dominant forms are the plectambonitoids *Ahtiella argentina* (the index fossil of the biozone), *Leptella (Petroria) rugosa*, *Taffia (Chaloupskia) anomala*, and the orthoids *Paralenorthis vulgaris* and *Orthidium geniculatum*. Other taxa, such as *Productorthis cienagaensis*, *Martellia mesocosta*, *Inversella (Reinversella) arancibiai* and *Sanjuanella plicata* are less common and display more restricted stratigraphic ranges. In order to evaluate the correlation between the mode of life of brachiopods and lithofacies (reflecting a set of environmental parameters), species were grouped into four general morphotypes: pedunculate erect, pedunculate recumbent, semi-infaunal, and liberosessile. The umbo-down, permanent-attached pedunculate species are distributed throughout the section, whereas liberosessile, semi-infaunal and recumbent forms are dominant or common in the nodular mudstones and wackestones. This implies that the low-attached permanent pedunculate forms (i.e. *Paralenorthis*) were more ubiquitous ecologically than the liberosessile and semi infaunal forms, which inhabited preferably soft-bottom, low-energy substrates. Overall brachiopod species richness attains higher values in the nodular mudstone levels, which were deposited during a high stand sea level episode. Such an increase of richness may have resulted from a pulse of immigration coupled with newly evolved species during this interval.

Resumen. Los niveles cuspidales de la Formación San Juan en el cordón del Cerro Viejo (NE de Jáchal) corresponden a depósitos de rampa carbonática media a distal. Este intervalo, del Darriwiliano inferior, muestra una tendencia general transgresiva variando desde *packstones-wackestones* microbioclasticos en la parte inferior hasta *mudstones* nodulares en la parte superior. La mayoría de las capas contienen una rica fauna de braquiópodos rinconelliformes. Las formas dominantes son los plectambonitoideos *Ahtiella argentina*, *Leptella (Petroria) rugosa* y *Taffia (Chaloupskia) anomala* y los ortoideos *Paralenorthis vulgaris* y *Orthidium geniculatum*. Otros taxones, tales como *Productorthis*, *Martellia*, *Inversella (Reinversella)* y *Sanjuanella plicata*, son menos abundantes y están restringidos a ciertos niveles estratigráficos. Para evaluar las posibles relaciones entre el modo de vida de los braquiópodos y las litofacies que los contienen se agruparon en cuatro morfotipos básicos: pedunculados erectos, pedunculados reclinados, semi-infaunales y liberosésiles. Las especies que vivían erectas adheridas por el pedúnculo están distribuidas en todo el intervalo estudiado, mientras que las formas liberosésiles, semi-infaunales y recumbentes son dominantes o más frecuentes en los *wackestones* y *mudstones* nodulares. Los pedunculados permanentes (e.g. *Paralenorthis*) eran formas ecológicamente más ubicuas mientras que las restantes tenían preferencia por substratos blandos y bajos niveles de energía. La riqueza de los braquiópodos alcanza sus valores más altos en el intervalo de *mudstones* nodulares depositados durante un evento de mar alto. Este aumento sería producto de un pulso migratorio coincidente con la profundización de la rampa carbonática sumado a la aparición de nuevas especies que evolucionaron a partir de taxones preexistentes en la cuenca.

Key words. Diversity. Morphotypes. Brachiopods. Ordovician. Precordillera Argentina.

Palabras clave. Diversidad. Morfotipos. Braquiópodos. Ordovícico. Precordillera Argentina.

Introducción

La Formación San Juan es una unidad carbonática de edad ordovícica de 300-360 m de espesor, am-

pliamente distribuida en la Precordillera de La Rioja, San Juan y Mendoza. Sucede en forma paraconcordante a las facies perimareales de la Formación La Silla, de la cual se distingue por la presencia de calizas esqueletales con abundante fauna indicativa de condiciones marinas de salinidad normal (Keller *et al.*, 1994). Se compone de *wackestones* y *packstones* esqueletales bioturbados, *grainstones* intra-bioclasticos, *boundstones*, y *mudstones-wackestones* nodulares. Cañas (1999) interpretó a esta unidad como depósitos de rampa carbonática en la que la su-

¹School of Geosciences, Monash University, PO Box 28E, Victoria 3800, Australia. leonor.sorrentino@sci.monash.edu.au

²CICTERRA-CONICET. Centro de Investigaciones Paleobiológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Av. Vélez Sarsfield 299, 5000 Córdoba. jbeneditto@arnet.com.ar

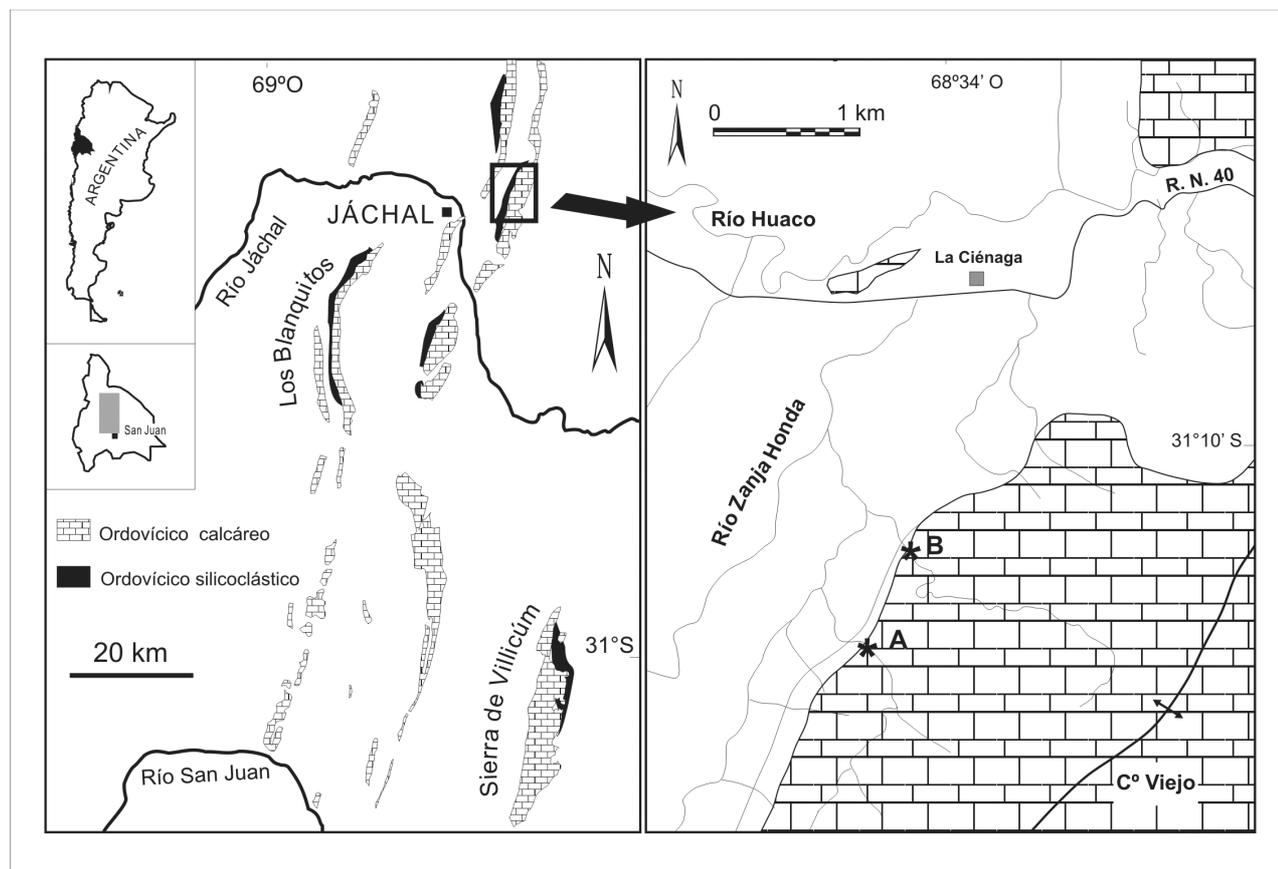


Figura 1. Mapa de ubicación de las localidades estudiadas / location map of the studied area.

cesión de facies refleja ciclos eustáticos de segundo orden.

Las calizas de la parte superior de la Formación San Juan fueron referidas a la Zona de *Ahtiella argentina* (Herrera y Benedetto, 1991; Benedetto, 2002), esencialmente de edad Darriwiliana temprana. Por la abundancia de fósiles, continuidad de los niveles fosilíferos y la variada tipología de calizas, este intervalo es particularmente adecuado para el estudio de las interacciones entre las faunas bentónicas y las fluctuaciones ambientales durante la última etapa de construcción de la plataforma carbonática (Sánchez *et al.*, 1996; Cañas, 1999; Carrera *et al.*, 1999, Carrera 2001, Benedetto, 2007). Si bien los braquiópodos están asociados a una diversa fauna de poríferos, nautiloideos, trilobites, gastrópodos, crinoideos y briozoos, se los ha escogido para este estudio por su abundancia, riqueza, nivel de conocimiento taxonómico y, especialmente, por la variedad de tipos adaptativos.

El objetivo central de este trabajo es explorar la relación existente entre la dominancia de los distintos clados de braquiópodos (orthoideos, pentaméridos, plectambonitoideos, etc.) y el tipo de facies donde se encuentran. La hipótesis de trabajo es que debería haber una correlación entre el modo de vida y las va-

riaciones de los parámetros ambientales (*e.g.* naturaleza del sustrato, energía del medio, profundidad, etc.). Para el presente trabajo se escogieron secciones estratigráficas situadas en el flanco occidental del Cerro Viejo, al noreste de la ciudad de Jáchal (provincia de San Juan) en las que el contacto con las pelitas negras de la Formación Los Azules suprayacente está claramente expuesto (figura 1). Con esto se tiene la certeza de que los niveles cuspidales de la Formación San Juan están totalmente preservados. Por otra parte, de estos afloramientos proviene el material tipo de *Ahtiella argentina*, y allí fue definida la biozona epónima.

Edad y distribución de la biozona de *Ahtiella argentina*

La Zona de *Ahtiella* fue definida originalmente por Herrera y Benedetto (1991) como una asociación de braquiópodos característica del tramo superior de la Formación San Juan, con un espesor variable entre los 16 m y 24 m. Dada la existencia de otras especies de *Ahtiella* dentro y fuera de la cuenca precordillerana, esta asociación fue redefinida como una biozona

de extensión ('*taxon-range*') caracterizada por la especie *Ahtiella argentina* Benedetto y Herrera, lo que acotó su distribución estratigráfica y geográfica (Benedetto, 2002). Esta biozona está separada de la infrayacente Zona de *Monorthis cumillangoensis* por un tramo de 50-80 m de calizas con fauna muy escasa y poco diversa. La biozona de *A. argentina* comienza con el primer registro de esta especie y culmina, en la mayor parte de la cuenca, con un brusco decrecimiento de la diversidad de los braquiópodos rinconelliformes ('articulados') concomitante con el inicio de la sedimentación de pelitas negras con graptolitos de la Formación Los Azules/Gualcamayo. En algunas localidades donde continúa la sedimentación carbonática, como el Cordón de las Chacritas, la Zona de *A. argentina* es sucedida por la Asociación de *Skenidiodes* n. sp. caracterizada por ésta y otras especies aún no publicadas, incluyendo una especie diferente de *Ahtiella* (Benedetto, 2002; 2003: 201, lám. 9, figuras 16-18).

La biozona de *A. argentina* abarca esencialmente el Darriwiliano inferior. En las secciones del Cerro Viejo los conodontes de las capas cuspidales de la Formación San Juan corresponden a la Zona de *Lenodus variabilis*, Subzona de *P. horridus* (Albanesi y Ortega, 2002; Albanesi *et al.*, 1995), mientras que la base de la Formación Los Azules ha sido referida a la Zona de *Undulograptus dentatus* (Darriwiliano, Da2), equivalente al Llanvirniano basal de las series británicas (Brussa *et al.*, 2003).

Metodología y localización de las secciones estudiadas

Se estudiaron las secciones estratigráficas de las quebradas Los Gatos y Honda (figura 1). El muestreo se realizó nivel por nivel a intervalos más o menos regulares de alrededor de un metro, dependiendo de la exposición de las calizas. Se tomaron además muestras de roca para su tratamiento en laboratorio con el fin de recuperar ejemplares silicificados mediante la disolución de la caliza con ácido clorhídrico diluido al 10%. Como resultado se obtuvieron cerca de 3000 ejemplares de braquiópodos, los que se encuentran depositados en el repositorio paleontológico del Centro de Investigaciones Paleobiológicas (CIPAL) de la Universidad Nacional de Córdoba (CEGH-UNC 21919 al 22080).

Los parámetros evaluados fueron la densidad faunística (cantidad de restos esqueléticos por nivel muestreado), la riqueza (diversidad taxonómica) y la abundancia relativa (porcentual) de cada especie en cada nivel de la biozona. Las especies fueron agrupadas de acuerdo a sus caracteres morfofuncionales con el fin de definir grupos con similares estrategias

adaptativas ('morfortipos') y calcular luego su abundancia relativa en cada uno de los horizontes muestreados. Para agrupar niveles litológicos que comparten similares asociaciones de braquiópodos se utilizó análisis de agrupamiento (modo Q) usando el coeficiente de Jaccard.

Estratigrafía del área del Cerro Viejo

En la Formación San Juan se reconocieron cinco asociaciones litofaciales, todas indicativas de ambientes de plataforma marina abierta (Cañas, 1999). Las asociaciones basales y del tramo medio de la formación corresponden en general a ambientes submareales someros con frecuente intercalación de capas de tormenta, ejemplificadas por niveles de *grainstone* intraclástico de base erosiva, normalmente lenticulares. El tramo superior de la Formación San Juan estudiado en el presente trabajo corresponde a la asociación de facies de *wackestone* nodular y *mudstone*. Estos depósitos se acumularon debajo del nivel de base de las olas de tormenta, en un ambiente de rampa externa. Sobre la Formación San Juan se desarrolla generalmente un intervalo formado por una alternancia de pelitas negras graptolíticas, margas y calizas laminadas, de 10-35 m de espesor, correspondiente a la base de la Formación Los Azules-Gualcamayo (Astini 1993). El ambiente de estos niveles fue disóxico o anóxico, como lo indican la disminución de bioturbación y presencia de piritita diseminada. Esta asociación de facies indica una rápida profundización desde depósitos de rampa media-externa a depósitos de cuenca profunda.

En la quebrada Los Gatos la biozona de *Ahtiella argentina* se inicia 16 m debajo del contacto con la Formación Los Azules. A partir del análisis petrográfico de las calizas se reconocieron en ambas secciones cuatro intervalos litológicos claramente diferenciados. La descripción que sigue y la columna de la figura 2 corresponden a la sección de la quebrada Los Gatos. La sección de la quebrada Honda se usó como perfil de control y es muy similar a ésta.

El tramo basal de la biozona está constituido por 4 m de *packstones* bioclásticos y *wackestones* con micro-biointraclastos. En los *packstones* dominan componentes esqueléticos, mayoritariamente braquiópodos, fragmentos de equinodermos y esponjas. Los litoclastos también son frecuentes y corresponden a fragmentos de la misma litofacies. En corte delgado, algunos niveles de *wackestones* muestran micro-bioclastos muy fragmentados y la textura se presenta marcadamente bioturbada, con escasos cristales de glauconita y algunos intraclastos levemente redondeados. La fábrica desordenada que presenta podría deberse a bioturbación o a moderada energía del

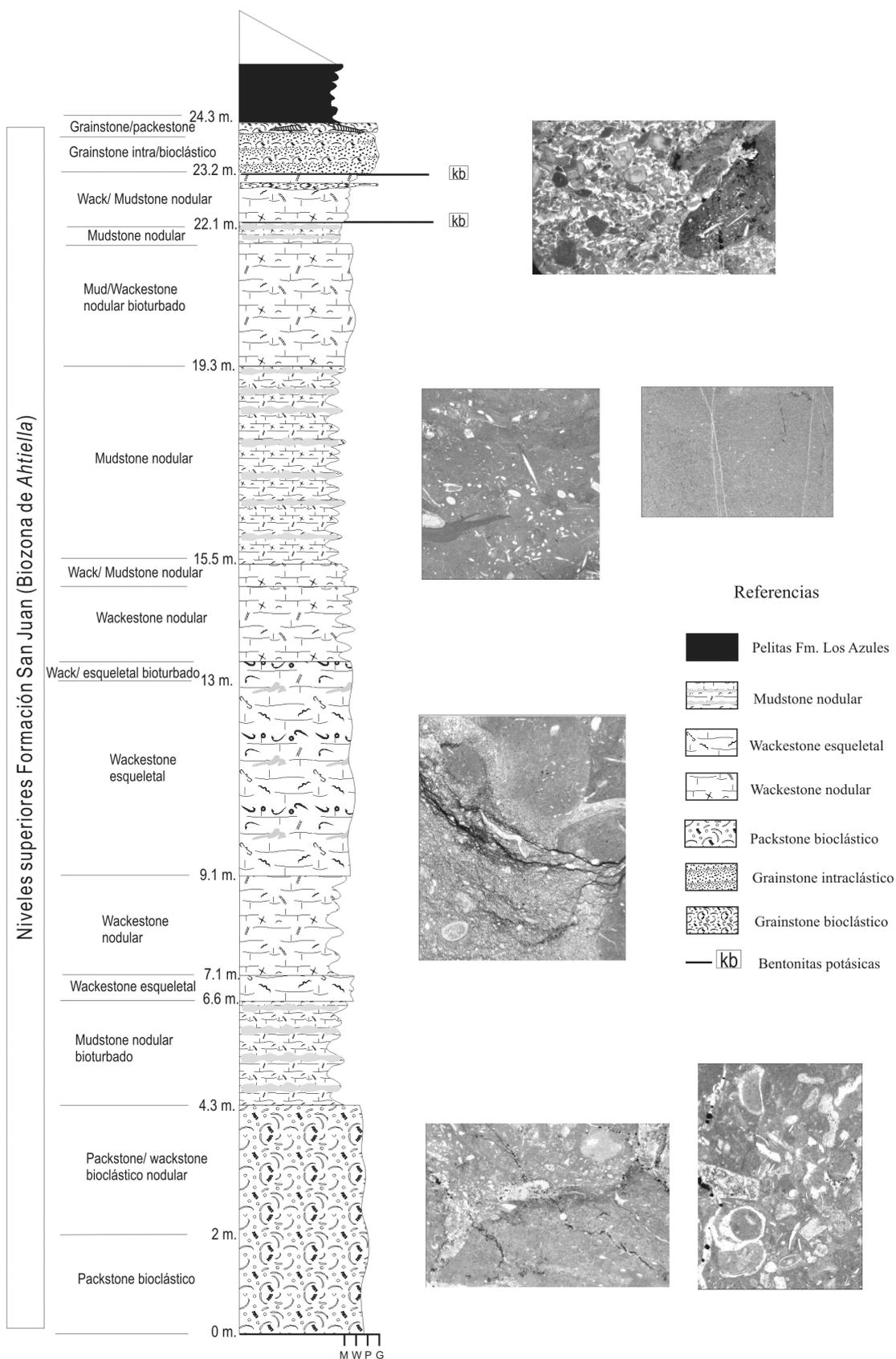


Figura 2. Columna estratigráfica del intervalo superior de la Formación San Juan en el Cerro Viejo de Huaco / stratigraphic column of the upper part of the San Juan Formation in the Cerro Viejo section.

agua, la que produjo el leve redondeamiento de los granos.

El intervalo medio, de aproximadamente 10 m de espesor, corresponde a *mudstones* nodulares bioturbados e intercalaciones de *wackestones* esqueletales y niveles margosos. Se observan braquiópodos, gastrópodos, trilobites y esponjas litfistidas. En corte delgado son abundantes los micro-bioclastos, espículas, espinas de trilobites y abundantes valvas bien preservadas de braquiópodos articulados. Entre las láminas de *mudstone* abundan los cristales de glauconita. Hacia los niveles superiores se incrementan los depósitos fango-sostenidos, mayoritariamente *wackestones* a *mudstones* nodulares y esqueletales. Estas capas contienen restos bien preservados de trilobites, esponjas, artejos de crinoideos y algunas valvas articuladas de braquiópodos. La naturaleza fangosa del depósito indica condiciones de baja energía. Si bien la abundancia de granos de glauconita sugiere un ambiente con tenor de oxígeno relativamente bajo, la diversa fauna bentónica presente permite inferir que los niveles de oxígeno por encima de la interfase agua-sedimento eran cercanos a los normales.

El siguiente intervalo está constituido por 4 m de *mudstone* nodular. En sección delgada se observa una laminación fina, con micro-bioclastos y escasos micro-intraclastos, cristales de glauconita, abundantes espículas de esponjas y escasos fragmentos de equinodermos. Comienzan aquí intercalaciones de cenizas volcánicas (bentonitas potásicas) reconocidas previamente para esta sección (Huff *et al.*, 1995). Las zonas nodulares están originadas por la gradual concentración de suturas de presión-disolución (Cañas, 1995, 1999), común en calizas arcillosas (Bathurst, 1991; Clari y Martire, 1996) a diferencia de las calizas puras que reaccionan a la presión generando estilolitos o juntas estilolíticas. Se ha especulado que la depositación de las cenizas volcánicas puede haber aumentado la turbidez. Paralelamente, puede haber contribuido al aporte de nutrientes que facilitó en parte el desarrollo y diversificación de algunos grupos (Carrera y Astini, 1998).

El intervalo superior (1,5 m) está constituido por bancos gruesos de *grainstone* y *grainstone/packstone* bioclástico con abundantes restos de equinodermos y nautiloideos ortocónidos. La sección culmina con 0,10 m de *grainstone/packstone* y una superficie costriada en el contacto con la Formación Los Azules. En estos niveles calcareníticos, situados inmediatamente por debajo del contacto con la Formación Los Azules, hay concentraciones de nautiloideos que forman un pavimento característico (Cañas, 1995; Carrera y Astini, 1998).

La abundancia de fango, la ausencia de evidencias de exposición subaérea y de estructuras o litologías de ambientes someros y la fauna diversa indican

que el tramo superior de la Formación San Juan en el Cerro Viejo se depositó en un ambiente de plataforma marina abierta, por debajo de la acción de las olas de buen tiempo, y afectada raramente por las olas de tormentas, como lo evidencian los escasos niveles de calcarenitas o *grainstones* intraclásticos. La ausencia de las algas *Nuia* o *Giroanella*, comunes en los niveles medios de la formación e incluso en otras localidades con afloramientos coetáneos (Cañas, 1995, 1999; Carrera, 2001), indicaría al menos condiciones subfóticas. Las calizas esqueletales representarían depósitos de una rampa media, las calizas fangosas nodulares del tramo superior corresponderían a un ambiente de rampa distal o externa, y los depósitos del tope (*grainstone-packstone*) a depósitos de barras arenosas asociados al evento transgresivo que pone fin a la sedimentación carbonática. La sucesión de litofacies indica una profundización de la cuenca que culminó con la depositación de las lutitas de la Formación Los Azules (Sánchez *et al.*, 1996; Cañas, 1995, 1999; Carrera y Astini, 1998; Keller, 1999).

Características paleoecológicas generales de la biozona

El intervalo correspondiente a la biozona de *Ahtiella argentina* fue incluido en la biofacies de esponjas por Carrera (2001). Presenta la mayor riqueza de especies, principalmente de poríferos (24 especies; véase Carrera, 1997, 2003) y braquiópodos (21 especies, véase Benedetto, 2003, 2007). Los elevados valores de diversidad α (intra-comunidad), de tipos tróficos y de grupos funcionales indican un significativo aumento en la utilización del ecoespacio respecto de las otras biozonas (Waisfeld y Sánchez, 1996). La composición de la biozona de *Ahtiella argentina*, además, varía notablemente dentro de la cuenca, especialmente entre localidades de aguas más someras (e.g. Talacasto) y de rampa media a distal, como las del Cerro La Chilca y la aquí estudiada (Sánchez *et al.*, 1996, Carrera, 1997, 2001, Benedetto 2007), lo que demuestra una importante diversidad β (inter-comunidad).

El resto de los grupos también son muy diversos, habiéndose registrado nueve especies de trilobites, tres de briozoos, diferentes grupos de moluscos (gastrópodos, nautiloideos y rostroconchos) y equinodermos. Los trilobites corresponden a la 'Asociación de Ilaénidos y Cheirúridos' (Vaccari, 1995). Aunque el número de ejemplares de esponjas es sensiblemente menor al de los braquiópodos, en términos de biovolumen constituyen los elementos dominantes en la biofacies (Sánchez *et al.*, 1996; Carrera, 2001). Al igual que los braquiópodos, los poríferos difieren según las localidades (Carrera, 1997). Por ejemplo, las for-

mas discoidales de gran tamaño, como *Patellispongia* y *Psarodictyum*, son comunes en localidades centrales como Talacasto o Villicum pero están ausentes hacia el norte, como en el Cerro Viejo, donde dominan los poríferos elongados como *Archaeoscyphia*, *Rhopalocoelia* o *Calicocoelia*. Por último, hay que destacar la abundancia de briozoos y bases de crinoideos adheridos como epibiontes a la superficie de las esponjas (Carrera, 2000), principalmente en la sección en estudio, lo que fue interpretado como indicio de un sustrato no consolidado lo que dificulta la instalación de organismos bentónicos con bases pequeñas.

Las asociaciones faunísticas de la Formación San Juan son similares a las presentes en los ambientes carbonáticos de la franja tropical a subtropical de otras regiones del mundo. Waisfeld *et al.* (2003) incluyeron a estas asociaciones en la asociación tipo ('*type-assembly*') de braquiópodos y demosponjas. En términos más generales, Alberstad y Repetski (1989) refirieron a las asociaciones de este tipo de América del Norte a la 'facies de esponjas y algas', incluyendo en su definición, además, a las características litofaciales de las rocas calcáreas generadas en ambientes someros (oolitas, granos agregados, oncoides, algas verdes, etc.). No obstante, como se mencionó anteriormente, en las calizas de la sección del Cerro Viejo no se registran elementos de aguas someras como los que tipifican a otros intervalos de la formación.

Análisis de la distribución de los braquiópodos

Densidad faunística

Este parámetro se refiere al número de individuos presentes en cada nivel muestreado y sirve para dar una idea de la cantidad de braquiópodos, de cualquier especie, que habitaban el sustrato en un momento dado. Para estimar la densidad faunística se realizó un recuento del número total de valvas de todas las especies recuperadas en cada nivel. Tratándose de organismos bivalvos, el número de ejemplares se determinó sumando la valva más abundante (ventral o dorsal) entre las valvas desarticuladas y el número de ejemplares articulados (con ambas valvas unidas). En cada nivel se obtuvo aproximadamente la misma cantidad de muestras para su procesamiento. En líneas generales, los resultados se corresponden con las observaciones de campo, que indican que en ciertos tramos los fósiles son más abundantes que en otros, y que esta mayor densidad faunística no obedece a un sesgo en la toma de muestras sino que probablemente refleje la densidad de la biota que colonizaba el sustrato. Sin embargo, no debe descartarse cierta distor-

AMEGHINIANA 46 (3), 2009

sión en los datos por un efecto tafonómico, como por ejemplo una mayor preservación de las valvas en algunos niveles donde la silicificación es más completa. La mayor densidad de restos de braquiópodos se verifica entre los niveles LG4 y LG9. Estos intervalos se corresponden con niveles de wackestone esquelético a nodular notablemente ricos en fósiles.

Variación de la riqueza

La riqueza, también llamada 'diversidad taxonómica', mide el número de taxones presentes en una asociación determinada y es independiente del número de ejemplares con que participa cada especie. En nuestro caso, se calculó la riqueza de cada nivel fosilífero. La figura 3 muestra la variación de este parámetro y la distribución vertical de las especies de braquiópodos a lo largo de la zona de *A. argentina*.

En las dos secciones estudiadas se observa una notable variación de la riqueza. En los 8 m basales la diversidad es muy baja y se registran solamente dos especies, *Leptella (Petroria) rugosa* Wilson y *Paralenorthis vulgaris* Herrera y Benedetto. Esta asociación de baja diversidad se corresponde a la biofacies de *Petroria - Paralenorthis* definida por Carrera *et al.* (1999), reconocida en la mayor parte de la cuenca. Entre los niveles LG16 y LG10 la asociación es algo más diversa e incluye entre 5 y 7 taxones. Las especies presentes son *Orthidium geniculatum* Herrera y Benedetto, *Phragmorthis* sp., *Tritoechia azulensis* Benedetto, *Ahtiella argentina* Benedetto y Herrera, *Taffia (Chaloupskia) anomala* Benedetto y Herrera y *Sanjuanella plicata* Benedetto y Herrera. Todas estas especies tienen amplia extensión en la biozona, con excepción de *Sanjuanella plicata* que está restringida a este tramo. A partir del nivel LG9 y hasta el LG4 (c. 4 m de espesor) se evidencia un brusco incremento en el número de taxones (entre 7 y 11 especies), constituyendo el intervalo estratigráfico con mayor riqueza de la biozona. En este tramo están presentes las especies *L. (Petroria) rugosa*, *Paralenorthis vulgaris*, *Orthidium geniculatum*, *Ahtiella argentina*, *T. (Chaloupskia) anomala*, *Phragmorthis* sp. y *Tritoechia azulensis*, todas presentes en la asociación previa, a las que se incorporan *Porambronites* sp., *Nanorthis* sp., *Productorthis cienagaensis* Herrera y Benedetto, *Desmorthis? bifurcata* Benedetto, *Ffynnonia minuta* (Benedetto y Herrera), *Martellia mesocosta* (Benedetto) e *Inversella (Reinversella) arancibiai* Herrera y Benedetto. Este segundo grupo incluye taxones de rango corto y restringidos a este intervalo. En los últimos 2,5 m la riqueza disminuye nuevamente. Las especies que subsisten son *L. (Petroria) rugosa*, *Paralenorthis vulgaris*, *Orthidium geniculatum* y *Ahtiella argentina*, todas de rango extenso, incluyendo la que nomina la biozona.

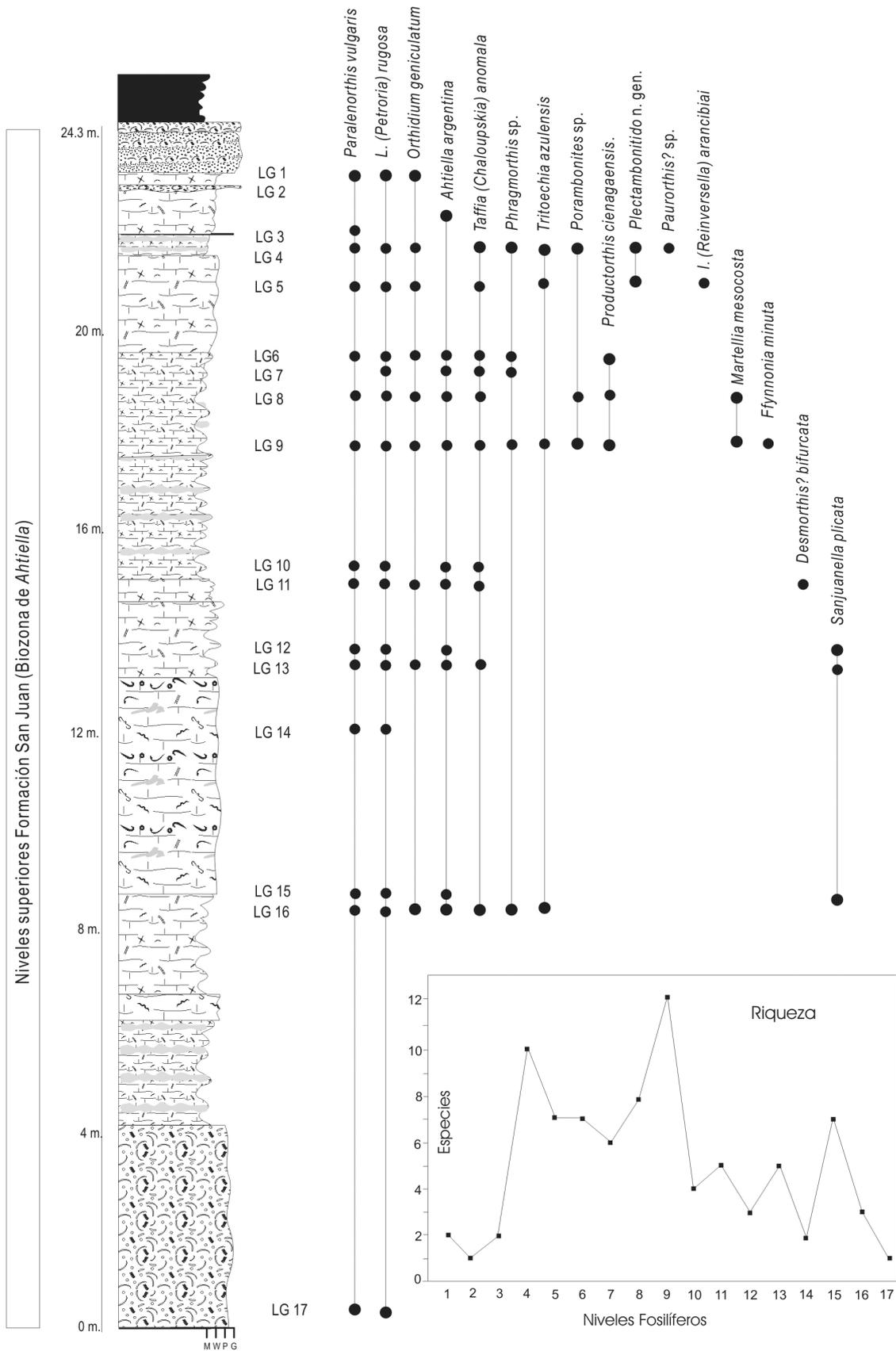


Figura 3. Variación de la riqueza de las especies de braquiópodos y distribución vertical de los taxones en la sección estudiada / richness variation and brachiopod species distribution in the studied section.

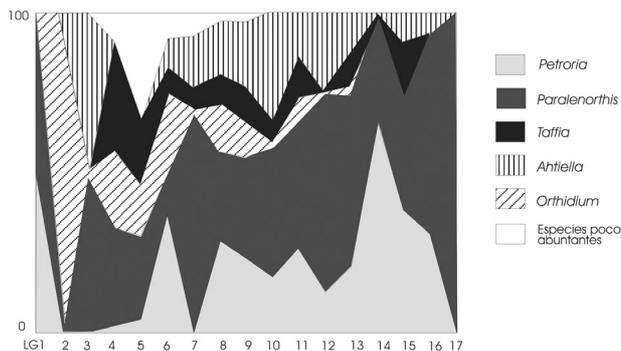


Figura 4. Variación de la abundancia relativa de las especies de braquiópodos en la sección estudiada. Las especies poco representadas incluyen *Tritoechia azulensis*, *Phragmorthis* sp., *Inversella* (R) *arancibiai*, *Martelia mesocostata* y *Ffynnonia minuta* / relative abundance of the brachiopod species in the studied section. Less common or rare species include *Tritoechia azulensis*, *Phragmorthis* sp., *Inversella* (R) *arancibiai*, *Martelia mesocostata* and *Ffynnonia minuta*.

Abundancia relativa de especies y tipos adaptativos

Para normalizar los datos de abundancia de cada especie se calcularon los porcentajes de cada una a partir del número de individuos discriminado por nivel. Este parámetro no depende de la intensidad del muestreo dado que mide la frecuencia con que aparece cada especie en cada capa muestreada. Los resultados se muestran en la figura 4. En primer lugar, se observa que los mayores porcentajes corresponden a las especies *Paralenorthis vulgaris*, *Leptella* (*Petroria*) *rugosa*, *Ahtiella argentina*, *Taffia* (*Chaloupskia*) *anomala* y *Orthidium geniculatum*. Además, estas especies están presentes en la mayor parte de la biozona. Las restantes especies son menos frecuentes o raras y están acotadas estratigráficamente, como se mencionó previamente.

El modo de vida de los braquiópodos puede ser inferido a partir de la morfología de las valvas, partiendo de la premisa de que la forma de la conchilla está relacionada con el medio donde habitan, especialmente con el tipo de sustrato (fangoso, arenoso, consolidado) y movimiento del agua de fondo (corrientes, oleaje). La morfología de cada especie representa una solución particular en pos de lograr mayor estabilidad sobre el sustrato, una adecuada separación de las corrientes inhalantes ricas en nutrientes de las corrientes exhalantes con productos de desechos metabólicos y, finalmente, para lograr una mayor eficiencia en la alimentación, lo que está relacionado con la capacidad de filtración. Varios autores han tratado los aspectos morfofuncionales de los braquiópodos y su posible relación con el sustrato, (Fursich y Hurst, 1974; Bassett, 1984; Alexander, 1990; AMEGHINIANA 46 (3), 2009

Leighton y Savarese, 1996; Richardson, 1997; Sánchez y Tóffolo, 1996; Sánchez *et al.*, 1996; Waisfeld *et al.*, 2003; Hermoyian *et al.*, 2002; Benedetto y Cech, 2006; Benedetto *et al.*, 2008, entre muchos otros). Aunque en líneas generales la morfología de las valvas de los braquiópodos es útil para analizar las condiciones hidrodinámicas del ambiente, algunos estudios muestran que no siempre es así (cf. Sánchez y Tóffolo, 1996; Sánchez *et al.*, 1996), siendo el tipo de sustrato el factor físico de más relevancia (Ausich, 1983; Richardson, 1997). Ello se debe a que los organismos bentónicos, como los braquiópodos, interactúan con el sedimento con el cual forman un sistema dinámico. Es por ello que resulta de interés realizar una comparación entre las formas de vida (basado en características morfológicas de las valvas) y los diferentes tipos de sustratos (litología).

Para interpretar el significado de esta distribución porcentual de las especies se procedió a agruparlas en cuatro tipos adaptativos que representan grupos funcionales mayores (figura 5).

El primer grupo incluye los braquiópodos semi-infaunales *Tritoechia azulensis* y *Martelia mesocosta*. Están caracterizados por una interárea ventral muy desarrollada, lo que determina la forma semi-piramidal de la valva ventral. Sánchez y Tóffolo (1996) infirieron que estos clitambonítidos vivían con el ápice de la valva ventral parcialmente enterrado en el sustrato. En estas especies el pedúnculo parece haber tenido sólo una función complementaria, quizás como una estructura adicional de fijación.

El segundo grupo incluye a los pedunculados erectos y comprende las especies *Paralenorthis vulgaris*, *Desmorthis bifurcata*?, *Nanorthis* sp., *Phragmorthis* sp. y *Paurorthis*? sp. Son formas que se infiere se mantenían erguidas en forma permanente a escasa distancia del sustrato, con el umbón dirigido hacia abajo. Están caracterizados por conchas subigualmente biconvexas con el deltirio abierto en todas las etapas ontogenéticas, lo que supone la existencia de un pedúnculo permanente para adhesión al sustrato (sedimento, rocas, organismos diversos) y la orientación del organismo respecto de las corrientes. La especie *Orthidium geniculatum* puede incluirse también en este grupo dado que los ejemplares adultos poseen deltirio abierto, aunque su valva ventral relativamente globosa no permite descartar una posición reclinada en la etapa adulta.

El tercer grupo lo integran los pedunculados reclinados, es decir que apoyaban una de sus valvas (generalmente la ventral) sobre el sustrato, al menos en el estadio adulto. Incluyen las especies *Productorthis cienagaensis* y *Ffynnonia minuta*. *Productorthis cienagaensis*, que posee un perfil fuertemente ventribiconvexo, debe haber vivido con la zona umbonal parcialmente enterrada en el sedimento, lo que pro-

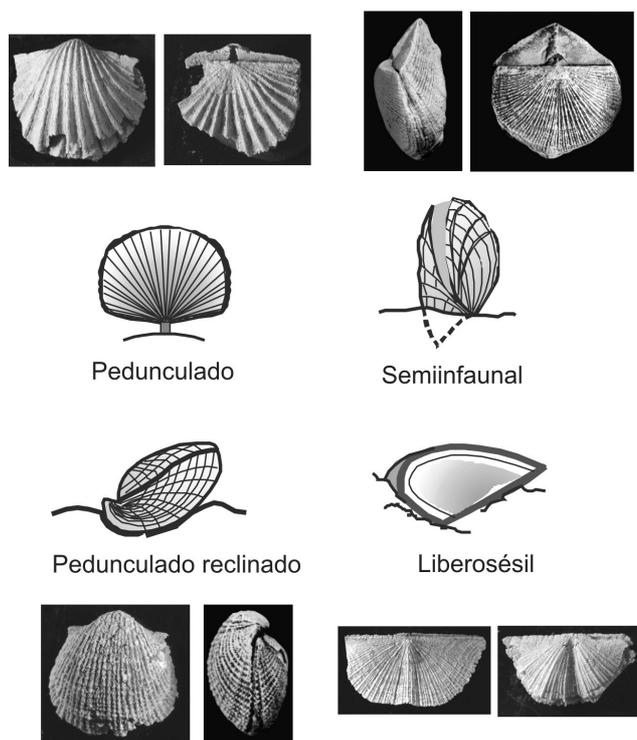


Figura 5. Principales morfotipos en los que se han agrupado a las especies de braquiópodos / four main brachiopod shell morphotypes.

ducía la elevación de la comisura anterior sobre el sustrato evitando su enterramiento. La especie *F. minuta* está caracterizada por un perfil biconvexo con un pronunciado pliegue y surco. Este último carácter ayudaría a la separación de las corrientes exhalantes e inhalantes evitando así la contaminación del agua que ingresa al lofóforo con elementos de desecho metabólico. Esto sería esencial en ambientes donde las corrientes de fondo son débiles. Ambos taxones pueden haber sido ambitópicos, pues el pedúnculo debió atrofiarse en el adulto convirtiéndose en un órgano que cumpliría sólo funciones de fijación secundarias.

El cuarto y último grupo lo componen los librósésiles y está formado por *Ahtiella argentina*, *Taffia* (*Chaloupskia*) *anómala*, *Leptella* (*Petroria*) *rugosa*, *Sanjuanella plicata* e *Inversella* (*Reinversella*) *arancibiai*. Las especies integrantes de este grupo generalmente poseen conchillas cóncavo-convexas a plano-convexas (*Taffia*, *Leptella*) o resupinadas (*Ahtiella*, *Sanjuanella*). En la etapa adulta vivían apoyadas sobre el fondo sin anclaje peduncular, como lo revela la notable reducción del deltirio (o su cierre completo), lo que indica una paulatina pérdida de funcionalidad del pedúnculo. Una forma notable es *Inversella* (*Reinversella*) *arancibiai*, que posee una conchilla doblemente geniculada. La segunda geniculación es más prominente y habría contribuido a elevar la co-

misura sobre el fondo, por donde ingresaría el agua con nutrientes (Benedetto *et al.*, 2008).

Relación con el sustrato y otros factores físicos

El presente análisis muestra que la distribución entre los pedunculados y el resto de los tipos adaptativos, en particular los librósésiles (figura 6), tiende a ser antagonica o inversa, es decir que cuando unos son abundantes (en términos porcentuales) los otros disminuyen correlativamente. Esto es particularmente evidente en los niveles de la base y del tope de la sección de la Quebrada Los Gatos, en los que dominan pedunculados. Estos niveles corresponden a *packstones* bioclásticos/esqueletales y *grainstone* bioclásticos. En el resto de los niveles dominan alternativamente unos y otros. Para comparar los distintos modos de vida con las variaciones litológicas a lo largo de la sección (Quebrada Los Gatos) se elaboró una matriz en la que se volcó el porcentaje de cada uno de los cuatro modos de vida según los cuatro tipos litológicos. La relación entre la distribución de los tipos adaptativos de los braquiópodos y la litología se muestra en la figura 7.

De un modo general, el porcentaje de los pedunculados erectos es mayor que el resto de los modos adaptativos. Sin embargo, cuando la litología está enriquecida en componentes margosos (*mudstone* o *wackestone*), se incrementa la participación de los librósésiles, los semi-infaunales y los pedunculados reclinados, lo que sugiere que estos tipos adaptativos proliferaron en ambientes de baja energía, sustratos finos y poco consolidados. Por el contrario, los pedunculados erectos tuvieron más independencia respecto del sustrato ya que, como se dijo previamente, cualquier superficie firme podía servir como apoyo (sedimentos o restos esqueletales de otros organismos). Adicionalmente, la configuración del pedúnculo puede haberse desviado del típico 'cilindro' y haber sido una estructura delgada, ramificada, profundamente enterrada en el sustrato y adherida a pequeños granos de arena o restos esqueletales (Sánchez y Tóffolo, 1996). Esta relativa independencia del sustrato explicaría su registro continuo y abundante a lo largo de todo el intervalo, si bien tienden a ser más abundantes en las capas de *packstone* y *grainstone*.

Por otra parte, y con el fin de corroborar la distribución anterior, se verificó el grado de asociación entre grupos de especies (prescindiendo de los morfotipos) respecto de los niveles muestreados. El análisis de agrupamiento (figura 8) muestra tres grupos bien definidos (tomando aquellos con índice de similitud mayor a 0,5). El primer agrupamiento incluye los

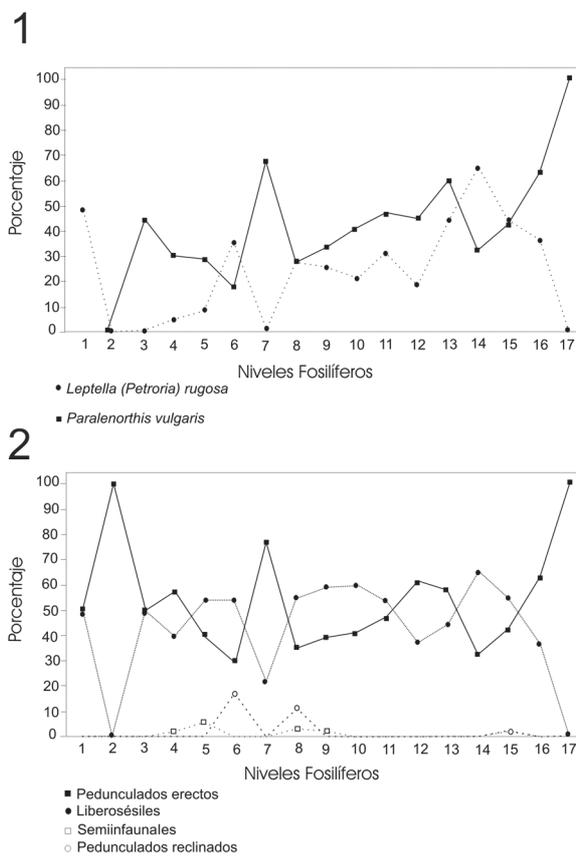


Figura 6. 1, Gráfico de la variación porcentual de los morfotipos a lo largo de la sección. **2,** Relación antagónica entre las especies más representativas de los pedunculados (*Paralenorthis*) y liberosésiles (*Rugostrophia*). / **1,** Percentage variation of brachiopod morphotypes through the stratigraphic section. **2,** Contrasted relationship between the most representative species of pedunculates (*Paralenorthis*) and liberosésiles (*Rugostrophia*).

puntos LG1, LG3, LG12, LG14 y LG16 (véase figura 8 y columna en figura 3). Las asociaciones de este conjunto se pueden considerar de baja riqueza y están compuestas por sólo tres especies (*P. vulgaris*, *L. (Petroria) rugosa* y *Ahtiella argentina*), siendo las dos últimas liberosésiles. Los niveles estratigráficos portadores de esta asociación son *packstones* y *wackestones* nodulares.

El siguiente agrupamiento es de riqueza media-alta (más de 7 especies) y está representado por los niveles LG4 y LG5. Se caracteriza por taxones semiinfaunales y liberosésiles tales como *L. (Petroria) rugosa*, *O. geniculatum*, *T. (Chaloupskia) anómala* y *T. azulensis*, *Paurorthis* sp. e *Inversella (Reinversella) arancibiai*, y un solo pedunculado erecto (*P. vulgaris*). Ambos niveles estratigráficos están compuestos por *mudstone* micro-bioclásticos finamente laminados.

El último agrupamiento con índice superior a 0,5 incluye numerosos niveles (LG 11, LG 13, LG 15) algunos de los cuáles se agrupan con índices de simi-

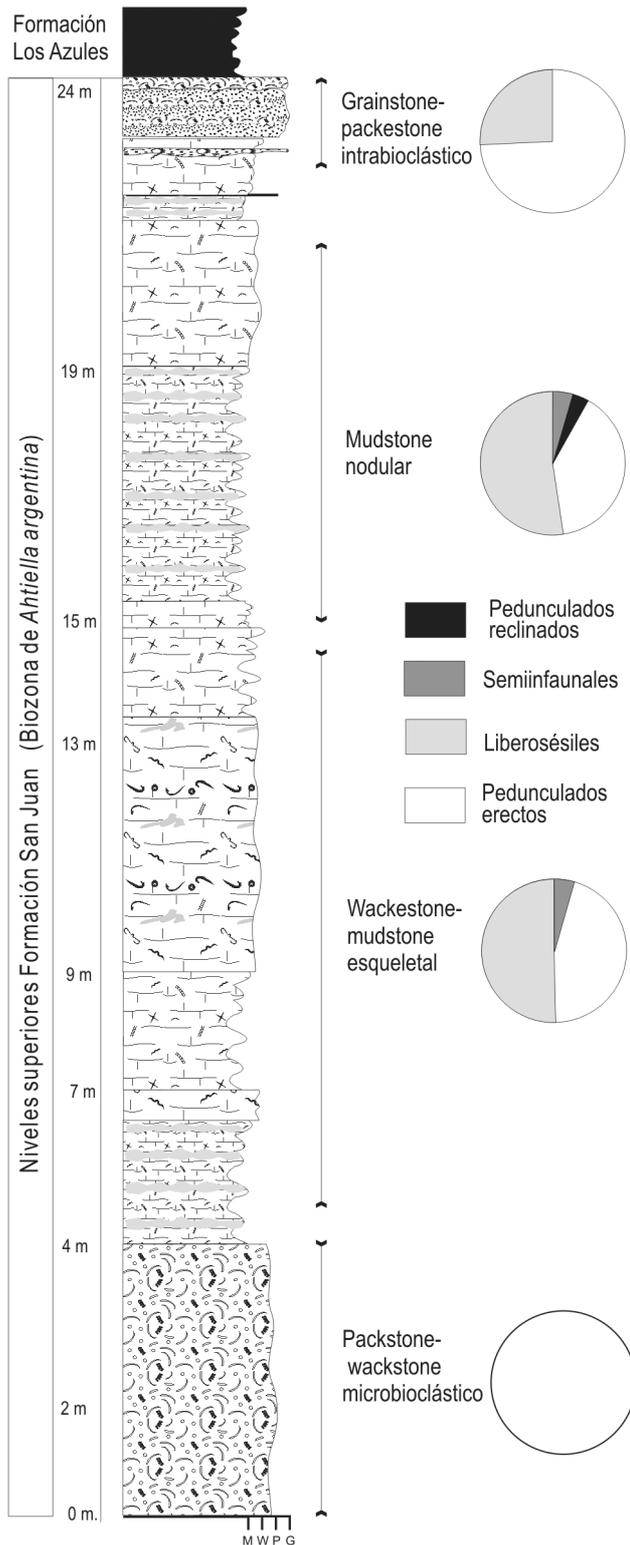


Figura 7. Columna estratigráfica y relación porcentual de los morfotipos relacionados con los intervalos litológicos reconocidos. / stratigraphic column showing variation of brachiopod morphotypes percentages and its relationship with lithology.

litud superiores a 0,8 (LG 10, LG 11 y LG 13). Son niveles de alta riqueza (8 a 12 especies) y en su mayo-

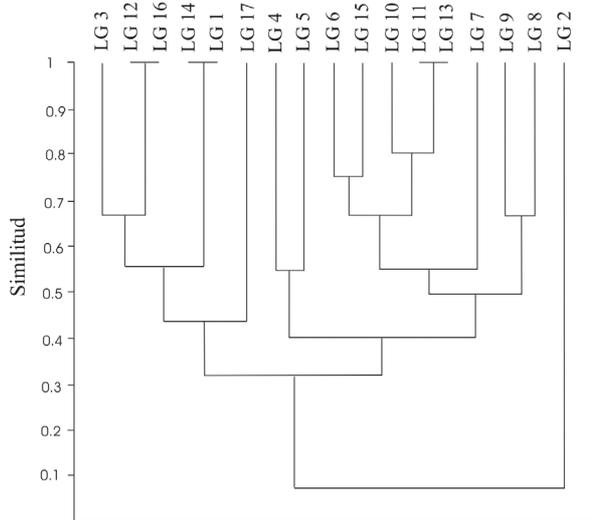


Figura 8. Análisis de agrupamiento en modo Q relacionando las especies de braquiópodos y los niveles litológicos muestreados / *Q mode cluster dendrogram showing relationships between brachiopod species and sampled levels.*

ría corresponden a formas infaunales, liberosésiles y pedunculados reclinados. La litología corresponde en su mayoría a *mudstones/wackestones* nodulares. Los puntos de muestreo LG17 y LG2 aparecen claramente separados en el dendrograma y corresponden a los niveles donde predominan los pedunculados y las litologías son *packstones* bioclásticos y *grainstones*. Estos resultados son consistentes con la relación señalada anteriormente entre morfotipos y litología.

Variaciones faunísticas y fluctuaciones eustáticas

Cañas (1999) reconoció en la plataforma carbonática ordovícica de la Precordillera (Formación San Juan) dos sistemas transgresivos con sus correspondientes eventos regresivos formando un ciclo de segundo orden. Los límites de secuencia mayores son claramente detectables por el desarrollo de horizontes arrecifales cerca de la base y en la parte media de la unidad (Cañas, 1999; Cañas y Carrera, 2003). Sin embargo, los ciclos de menor magnitud son difíciles de reconocer por la homogeneidad que presentan las litofacies calcáreas en los sectores de rampa interna a rampa media durante leves cambios en la profundidad. Cech y Carrera (2002) y Carrera (2007) reconocieron ciclos de variación del nivel del mar menores a los de segundo orden basados en las distribución de las comunidades y de las asociaciones de poríferos de la Formación San Juan. En general, la asociación de esponjas, braquiópodos leptelíni-

dos y trilobites illaénidos ocurre en los intervalos de mar alto, mientras que las comunidades dominadas por gastrópodos se registran en etapas regresivas. Cañas y Aguirre (2005) han reconocido también una ciclicidad menor a partir del estudio cuantitativo (en microfacies) de asociaciones de algas y calcimicrobios.

En las secciones del cordón el Cerro Viejo se observa un aumento gradual de la riqueza desde los niveles inferiores hacia los superiores, con una declinación marcada en la parte cuspidal. La riqueza alcanza un máximo de 11 especies en el tramo comprendido entre los 6,5 m y los 2,5 m (LG 4 a LG 9) debajo del techo de la Formación San Juan. Este pulso de diversificación fue producto tanto de un aumento de la tasa de origen de especies por cladogénesis de taxones pre-existentes como de la introducción en la cuenca de nuevas especies por inmigración desde otras regiones. De acuerdo a Holland (1995) la aparición de nuevos taxones en una sección estratigráfica no es aleatoria sino que la mayoría de las primeras apariciones (*FAD*) ocurren durante el cortejo transgresivo (*'transgressive systems tract'*) y, a menudo, están ligadas o suceden inmediatamente a las superficies de inundación mayores (*'MFS'* o *'maximum flooding surface'*). Las últimas ocurrencias (*'LAD'*) también están relacionadas con tales intervalos. Otra característica de estas superficies es que allí los taxones más comunes tienden a ser más abundantes y se incrementa la proporción de formas estenotópicas.

Si se tiene en cuenta que los niveles que preceden el inicio de la Zona de *Ahtiella argentina* carecen prácticamente de fauna, al igual que los niveles basales de la zona, se puede concluir que la colonización de este sector de la plataforma fue gradual, por introducción sucesiva de nuevos taxones, alcanzando un máximo de riqueza, como se dijo, hacia el tercio superior de la sección (figura 3). En este intervalo también se registra el mayor número de primeras apariciones y extinciones de los taxones. De acuerdo a los datos litológicos, el enriquecimiento de la fauna de braquiópodos ocurre durante la sedimentación de *mudstones* a *wackestone*-nodulares depositados en ambientes submareales relativamente profundos correspondientes a una rampa distal (Cañas, 1999).

Si bien, para poder establecer ciclos de menor orden a los reconocidos, se requiere un estudio más detallado de toda la fauna en general de este intervalo, puede mencionarse que la diversificación de los braquiópodos, en especial formas reclinadas o liberosésiles, y su asociación con los eventos de radiación de los poríferos están relacionadas con etapas de mar alto, como ha sido sugerido para los tramos inferiores a medios de la Formación (Cech y Carrera, 2002; Carrera, 2007).

Conclusiones

El estudio realizado permitió evaluar conceptos e hipótesis planteadas a partir de la morfología funcional de los braquiópodos. Se confirma que uno de los factores principales que condicionó la distribución del grupo es el tipo de sustrato, por lo que en los estudios paleoecológicos la diferenciación de tipos adaptativos es un elemento importante que ayuda a la determinación del ambiente sedimentario en el que vivieron.

La abundancia relativa de los distintos morfotipos está estrechamente ligada a las condiciones del sustrato. En particular, los liberosésiles y semi-infaunales dependen del estado de consolidación del mismo. Por el contrario, los pedunculados erectos fueron menos dependientes de la naturaleza del sustrato y por ello su registro es continuo en todos los niveles muestreados, aunque dominan principalmente en las capas de *packstone* y *grainstone*.

Hacia el tercio superior de la sección se verifica un pulso de máxima diversidad taxonómica, el que coincide también con el mayor número de primeras apariciones y extinciones de taxones. De acuerdo a los datos litológicos, este máximo coincide con la sedimentación de *mudstones* y *wackestones* nodulares en un ambiente submareal relativamente profundo dentro de una rampa distal. En este intervalo hay un incremento de los braquiópodos liberosésiles, semi-infaunales y pedunculados reclinados, lo que sugiere que estos tipos adaptativos proliferaron en regímenes energéticos relativamente bajos y sustratos finos poco consolidados. La diversificación de los braquiópodos aparece asociada, al igual que en otros grupos, con eventos de nivel del mar alto.

Agradecimientos

Los autores desean expresar el agradecimiento a P. Racheboeuf y M. Bassett por la revisión del manuscrito y las sugerencias aportadas para el mejoramiento de este trabajo. Este estudio se realizó con el apoyo económico del CONICET (PIP 5599), PIP (112-200801-00861) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 16-21857).

Bibliografía

- Alexander, R.R. 1990. Mechanical strength of shells of selected extant articulate brachiopods. *Historical Biology* 3: 169-188.
- Albanesi, G.L. y Ortega, G. 2002. Advances on conodont-graptolite biostratigraphy of the Ordovician System of Argentina. En: F.G. Aceñolaza (ed.), *Aspects of the Ordovician System in Argentina*. INSUGEO Serie Correlación Geológica 16: 143-166.
- Albanesi, G.L., Hünicken, M. y Ortega, G. 1995. Review of Ordovician conodont-graptolite biostratigraphy of the Argentine Precordillera. En: J.D. Cooper, M.K. Droser, y S.C. Finney

- (eds.), *Ordovician Odyssey*, Society for Sedimentary Geology, Book 77: 31-36.
- Alberstad, L. y Repetsky, J.E. 1989. A Lower Ordovician sponge/algal facies in the southern United States and its counterparts elsewhere in North America. *Palaiois* 4: 225-242.
- Astini, R. 1993. Secuencias deposicionales y niveles del mar en el Sistema Ordovícico de la Precordillera Argentina. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 88: 113-126.
- Ausich, W.I. 1983. Component concept for the study of paleocommunities with an example from the Early Carboniferous of Southern Indiana (U.S.A.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 44: 251-282.
- Bathurst, R.G. 1991. Pressure-dissolution and limestone bedding: the influence of stratified cementation. En: G. Einsele, W. Ricken y A. Seilacher (eds.), *Cycles and Events in Stratigraphy*, pp. 450-463. Springer-Verlag, Berlin.
- Bassett, M.G. 1984. Life strategies of Silurian brachiopods. En: M.G. Bassett y J. Lawson (eds.), *Autoecology of Silurian organisms*, Special Papers in Palaeontology 32: 237-263.
- Benedetto, J.L. 2002. The Ordovician brachiopod faunas of Argentina: Chronology and biostratigraphic succession. En: F.G. Aceñolaza (ed.), *Aspects of the Ordovician System in Argentina*. INSUGEO, Serie Correlación Geológica 16: 87-106.
- Benedetto, J.L. 2003. Brachiopods. En: J.L. Benedetto, (ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*, Secretaría de Ciencia y Técnica, Universidad Nacional de Córdoba, pp. 187-272.
- Benedetto, J.L. 2007. Brachiopod succession in the Lower-Middle Ordovician carbonate platform of the Precordillera terrane, western Argentina: an example of interplay between environmental, biogeographic and evolutionary processes. *Acta Palaeontologica Sinica* 46 (Suppl.): 28-36.
- Benedetto, J.L. y Cech, N. 2006. An outer-shelf brachiopod assemblage from the uppermost San Juan Formation (middle Arenig), northern Argentine Precordillera: paleoecologic and biogeographic implications. *Ameghiniana* 43: 27-44.
- Benedetto, J.L., Sorrentino, L., Cech, N. y Sánchez, T.M. 2008. Functional morphology of the Ordovician plectambonitoid brachiopod *Inversella* (*Reinversella*) *arancibiai* Herrera & Benedetto from the San Juan Formation, Argentine Precordillera. *Alcheringa* 32: 53-64.
- Brussa, E., Toro, B.A. y Benedetto, J.L. 2003. Biostratigraphy. En: J.L. Benedetto (ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*, Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba, pp. 75-90.
- Cañas, F.L. 1995. Early Ordovician carbonate platform facies of the Argentine Precordillera: restricted shelf to open platform evolution. En: J.D. Cooper, M.K. Droser, y S.C. Finney (eds.), *Ordovician Odyssey*. Society for Sedimentary Geology, Book 77: 221-224.
- Cañas, F.L. 1999. Facies and sequences of the Late Cambrian-Early Ordovician carbonates of the Argentine Precordillera: A stratigraphic comparison with Laurentian platforms. En: V. Ramos y D. Keppie (eds.), *Gondwana-Laurentia connections before Pangea*. Geological Society of America, Special Paper 336: 43-62.
- Cañas, F.L. y Carrera, M.G. 1993. Early Ordovician microbial-sponge-receptaculitid bioherms of the Precordillera, western Argentina. *Facies* 29: 169-178.
- Cañas, F.L. y Aguirre, H. 2005. Estratigrafía de alta resolución de la Formación San Juan (Ordovícico inferior de la Precordillera de Cuyo, San Juan, Argentina): Resultados preliminares. 16° Congreso Geológico Argentino (La Plata), *Actas* 3: 365-370.
- Carrera, M.G. 1997. Significado paleoambiental de los poríferos y briozoos de la Formación San Juan (Ordovícico), Precordillera Argentina. *Ameghiniana* 34: 179-199.
- Carrera, M.G. 2000. Sponge-epizoon interactions in the Early Ordovician limestones of the Argentine Precordillera. *Palaiois* 15:261-272.
- Carrera, M.G. 2001. Análisis de la distribución y composición de las biofacies de la Formación San Juan (Ordovícico temprano), Precordillera Argentina. *Ameghiniana* 38: 169-184.

- Carrera, M.G. 2003. Sponges and bryozoans. En: Benedetto, J.L. (ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*, Secretaría de Ciencia y Técnica, Universidad Nacional de Córdoba, pp. 155-186.
- Carrera, M.G. 2007. Sponges as sea-level markers: an example from the Ordovician limestones of the Argentine Precordillera. *Acta Palaeontologica Sinica* 46 (supp): 71-76.
- Carrera, M.G. y Astini, R.A. 1998. Valoración de las restricciones ambientales durante la transición Arenigiano-Llanvirniano, Ordovícico de la Precordillera Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 53: 41-56.
- Carrera, M.G., Sánchez, T.M. y Benedetto, J.L. 1999. Paleo-environmental controls on biofacies in the Early Ordovician limestones of the Argentine Precordillera. En: P. Kraft y O. Fatka (eds.), *Quo vadis Ordovician?* *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 43: 475-478.
- Cech, N. y Carrera M.G. 2002. Dinámica de las comunidades arenigianas de la Formación San Juan (Ordovícico) Precordillera Argentina. *Ameghiniana* 39: 21-40.
- Clari, P.A. y Martire, L. 1996. Interplay of cementation and mechanical compaction in nodular limestones of the Rosso Ammonitico Veronese (Middle-Upper Jurassic, northeastern Italy). *Journal of Sedimentary Research* 66: 447-458.
- Fursich, F.T. y Hurst, J.M. 1974. Environmental factors determining the distribution of brachiopods. *Palaeontology* 17: 879-900.
- Hermoyian, C., Leighton L. y Kaplan, P. 2002. Testing the role of competition in fossil communities using limiting similarity. *Geology* 30: 15-18.
- Herrera, Z.A. y Benedetto, J.L., 1991. Early Ordovician brachiopod faunas from the Precordillera basin, western Argentina: biostratigraphy and paleobiogeographical affinities. En: D.I. MacKinnon, D.E. Lee y J.D. Campbell (eds.), *Brachiopods through time*, pp. 283-301. Balkema, Rotterdam..
- Huff, W., Bergström, S., Kolata, D. Cingolani, C. y Davis, D. 1995. Middle Ordovician K-bentonites discovered in the Precordillera of Argentina: Geochemical and paleogeographical implications. En: J.D. Cooper, M.K. Droser, y S.C. Finney (eds.), *Ordovician Odyssey*. Society for Sedimentary Geology, Book 77: 343-349.
- Holland, S.M. 1995. The stratigraphic distribution of fossils. *Paleobiology* 21: 92-109.
- Keller, M. 1999. Argentine Precordillera: Sedimentary and plate tectonic history of a Laurentian crustal fragment in South America. *Geological Society of America Special Paper* 341: 1- 131.
- Keller, M., Cañas, F.L., Lehnert, O, y Vaccari, N.E. 1994. The Upper Cambrian and Lower Ordovician of the Precordillera (western Argentina): some stratigraphic reconsiderations. *Newsletters on Stratigraphy* 31: 115-132.
- Leighton, L. y Savarese, M. 1996. Functional and taphonomic implications of Ordovician stromatolite brachiopod valve morphology. En: P. Copper y J. Jin (eds), *Brachiopods*, pp. 161-168. Balkema, Rotterdam.
- Richardson, J.R. 1997. Ecology of articulated brachiopods. En: R.C. Moore y R.L. Kaesler (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, (revised)*, Geological Society of America and University of Kansas, pp. 441-462.
- Sánchez, T.M. y Tóffolo, S. 1996. Morfología funcional de braquiópodos articulados del Ordovícico temprano (Formación San Juan, Precordillera Argentina). *Ameghiniana* 33: 385-395.
- Sánchez, T.M., Carrera, M.G. y Benedetto, J.L. 1996. Variaciones faunísticas en el techo de la Formación San Juan (Ordovícico temprano, Precordillera Argentina): Significado paleoambiental. *Ameghiniana* 33: 185-200.
- Vaccari, N.E. 1995. Early Ordovician trilobite biogeography of Precordillera and Famatina, western Argentina: preliminary results. En: J.D. Cooper, M.K. Droser, y S.C. Finney (eds.), *Ordovician Odyssey*. Society for Sedimentary Geology, Book 77: 193-196.
- Waisfeld, B.G., Sánchez, T.M., Benedetto, J.L. y Carrera, M.G. 2003. Early Ordovician (Arenig) faunal assemblages from western Argentina. Biodiversification trends in different geodynamic and palaeogeographic settings. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 196: 343-373.
- Waisfeld, B. y Sánchez, T. M. 1996. "Fauna Cámbrica" versus "Fauna Paleozoica" en el Ordovícico temprano del Oeste de Argentina. Interacción entre provincialismo y ambiente. *Geobios* 29: 401-416.

Recibido: 1 de diciembre de 2008.

Aceptado: 9 de mayo de 2009.