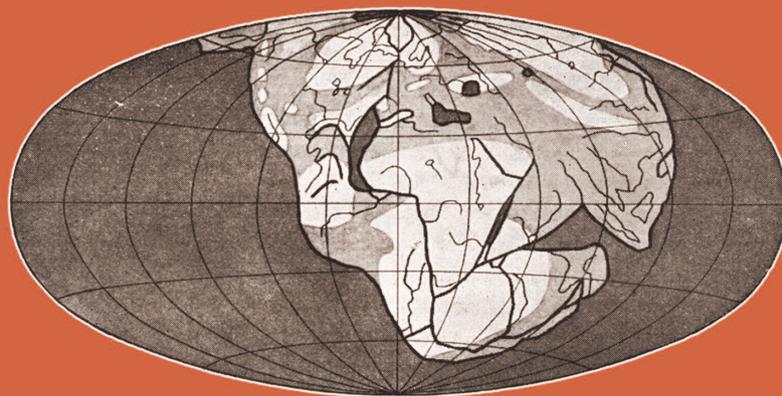


3^o EDICIÓN

EL CONTINENTE DE GONDWANA A TRAVÉS DEL TIEMPO

Una introducción a la Geología Histórica

Juan L. Benedetto



4
CAP

ACADEMIA NACIONAL DE CIENCIAS
Córdoba, Argentina

2018

LOS SISTEMAS CÁMBRICO Y ORDOVÍCICO

-
- 4.1. Introducción
 - 4.2. El problema del límite Proterozoico-Cámbrico
 - 4.3. La sección de Gales y la subdivisión de los Sistemas Cámbrico y Ordovícico
 - 4.4. Modelos paleogeográficos globales
 - 4.5. El clima y los patrones de circulación oceánica
 - 4.6. La explosión faunística del Cámbrico: la Lutita Burgess de Canadá y el yacimiento chino de Chengjiang
 - 4.7. La radiación biótica Ordovícica
 - 4.8. El provincialismo de los trilobites y los braquiópodos
 - 4.9. Terranova, Báltica y la historia del Océano Iapetus
 - 4.10. El margen continental pasivo del este de Norteamérica y la orogenia Tacónica
 - 4.11. El sur de Europa: Armórica, Perúnica y otros terrenos menores
 - 4.12. El Cámbrico y Ordovícico de los Montes Anti-Atlas del Norte de África
 - 4.13. La glaciación del Hirnantiano y el evento de extinción
 - 4.14. La región tropical de Gondwana
 - 4.15. Las cuencas del norte de Sudamérica
 - 4.16. Las cuencas intracratónicas de Brasil y Paraguay
 - 4.17. La cuenca Andina Central
 - 4.18. Los sistemas de Tandilia y del Cabo (Sudáfrica)
 - 4.19. Historia acrecional del margen proto-Andino
 - La región de la Puna
 - El sistema de Famatina
 - El terreno Precordillera (Cuyania)
-

4.1 INTRODUCCIÓN

El **Eón Fanerozoico** abarca los últimos 541 Ma de la historia de la Tierra. A pesar de que representan sólo alrededor de 1/8 de la misma, las rocas fanerozoicas afloran en gran parte de la superficie terrestre formando parte de los orógenos paleozoicos (Caledónico, Apalachiano, Hercínico, Uraliano, etc.) y las grandes cadenas montañosas modernas, como los Andes, los Alpes y los Himalaya. Además, las rocas sedimentarias fanerozoicas constituyen la cobertura sedimentaria de los extensos cratones precámbricos como las plataformas de Yangtze del Sur de China, Siberiana y Brasiliana. También son fanerozoicas – y mayormente postpaleozoicas – las rocas que yacen en el subsuelo de las plata-

formas marinas de los márgenes continentales y en las cuencas oceánicas profundas, incluyendo las dorsales mesoceánicas y las numerosas islas volcánicas generadas sobre puntos calientes, como Hawaii o Juan de Fuca.

La división del Fanerozoico en tres eras, Paleozoica, Mesozoica y Cenozoica no es simétrica (Fig. 4.1). Su duración va declinando a medida que nos acercamos al presente: 290 Ma, 186 Ma y 65 Ma, respectivamente. El Cenozoico, por ejemplo, es 4 ½ veces más breve que el Paleozoico. La lógica de esto es que el grado de resolución de los métodos analíticos y el detalle de las interpretaciones tiende a ser mayor a medida que las rocas son más jóvenes pues las secuencias son más completas y están menos afectadas por eventos de deformación y metamorfismo (aunque este no siempre es el caso). En

| Presente | EÓN | ERAS | PERÍODOS |
|----------|-------------|------------|-------------|
| | FANEROZOICO | CENOZOICA | Neógeno |
| | | | Paleógeno |
| 65,5 Ma | | MESOZOICA | Cretácico |
| | | | Jurásico |
| | | | Triásico |
| 251 Ma | | PALEOZOICA | Pérmico |
| | | | Carbonífero |
| | | | Devónico |
| | | | Silúrico |
| | | | Ordovícico |
| | 541 Ma | | Cámbrico |

Figura 4.1. Subdivisión del Eón Fanerozoico en eras y períodos y edad de los límites.

los sedimentos depositados en los últimos millones de años, por ejemplo durante el Pleistoceno, es posible detectar eventos sedimentarios o paleoclimáticos ocurridos en lapsos de sólo decenas de miles de años o aun de miles de años, escala inimaginable en rocas del Paleozoico o del precámbrico.

Los geólogos europeos que en el siglo 19 sentaron las bases de la columna estratigráfica patrón (Capítulo 1), dividieron a la Era Paleozoica en seis sistemas cuyos nombres se siguen utilizando en la actualidad (Fig. 4.1). Su persistencia en el tiempo se debe a que los límites sistémicos fueron trazados allí donde se detectaron marcados recambios en las faunas y floras fósiles. Si bien tales relevos bióticos fueron observados primero en secciones estratigráficas de Europa, pronto se demostró que podían reconocerse en otras partes del mundo y fueron adoptados unánimemente como criterios de correlación global.

A la Era Paleozoica se la suele dividir en dos partes, inferior y superior, pero estos términos, además de ser informales (por eso se escriben en minúscula), son bastante ambiguos. Por ejemplo, la reunión del Cámbrico, Ordovícico y Silúrico en el Paleozoico inferior no deja de ser arbitraria ya que el Silúrico, desde el punto de vista paleontológico, tiene más afinidades con el Devónico que con el Ordovícico. En todo caso, es preferible una división tripartita en la que se reconoce un 'Paleo-

zoico medio' que abarca el Silúrico y Devónico. En este libro seguiremos este criterio y trataremos en forma separada los sistemas Cámbrico y Ordovícico (Capítulo 4), Silúrico y Devónico (Capítulo 5) y Carbonífero y Pérmico (Capítulo 6). Esta división triple es más lógica si tenemos en cuenta que a fines del Ordovícico, a fines del Devónico y a fines del Pérmico tuvieron lugar tres importantes extinciones masivas (numeradas 1, 2 y 3 en la Figura 4.2) acompañadas de otros tantos recambios de la biota. Estas crisis bióticas, por otra parte, tuvieron relación con distintos eventos geológicos de alcance global que serán analizados en detalle en los próximos capítulos.

Durante el Paleozoico ocurrieron una serie de fenómenos geológicos, climáticos y biológicos de gran trascendencia. A principios de esta era se fragmentó el supercontinente ensamblado a fines del Proterozoico, dando inicio a una compleja cinemática de placas litosféricas que involucró la apertura y cierre de cuencas oceá-

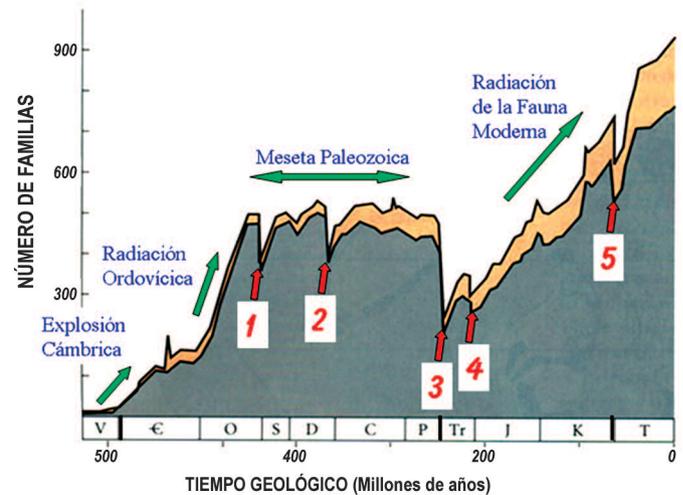


Figura 4.2. Variación de la diversidad de las faunas marinas a través del Fanerozoico. Los números rojos indican las cinco extinciones masivas mayores: 1, fin del Ordovícico; 2, fin del Devónico; 3, fin del Pérmico; 4, fin del Triásico; 5, fin del Cretácico.

nicas y la colisión de bloques continentales de variada magnitud. Por primera vez un ciclo de Wilson completo pudo ser documentado (ver § 4.9). Al final del Paleozoico, la mayoría de los bloques se amalgamaron nuevamente para formar el supercontinente **Pangea**.

Los movimientos de los continentes en el transcurso del Paleozoico quedaron reflejados en las curvas de deriva polar aparente (CDPA), cuyo trazado varía de acuerdo a los polos magnéticos elegidos por cada autor como más confiables. En la Figura 4.3 se observa que el Polo Sur residió en el continente de Gondwana durante gran parte del Fanerozoico. En el Ordovícico,

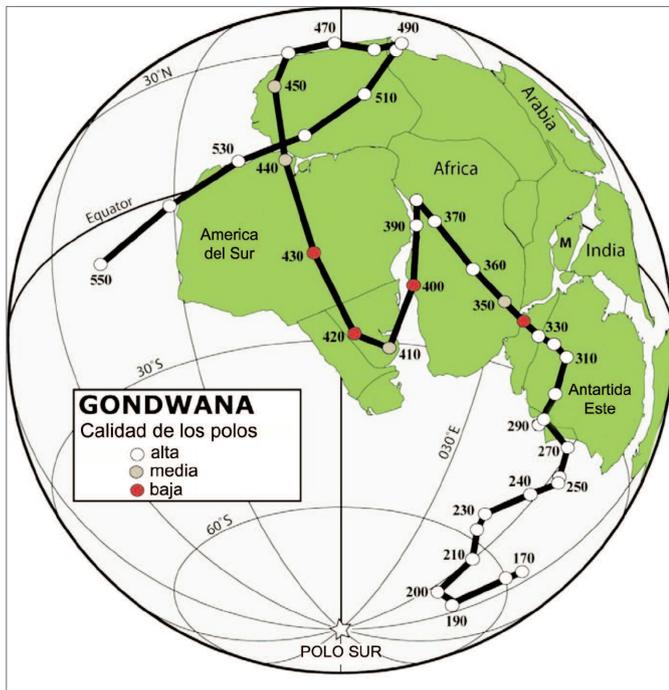


Figura 4.3. Curva de deriva polar aparente de Gondwana (vista polar oblicua) para el lapso Ediacariano-Jurásico (550-170 Ma). Modificado Torsvik y Cocks, 2013.

por ejemplo, se situó cerca del norte de África, mientras que en el Pérmico lo hizo sobre Antártida, demostrando que Gondwana literalmente ‘cruzó’ sobre el polo Sur desde un extremo al otro en el lapso de ~300 Ma. Los cambios paleoclimáticos producto del movimiento de los continentes a través de las bandas latitudinales pueden detectarse por la naturaleza de las sucesiones litológicas y sus fósiles. Por la lenta deriva de los continentes y terrenos, estos cambios ocurren lapsos de tiempo del orden de decenas de millones de años y son evidentes sólo en aquellos continentes que se movieron a través de las bandas latitudinales.

A estas variaciones de largo plazo se les superponen otras de distinto origen y de menor magnitud temporal como los cambios climáticos globales inducidos por factores astronómicos o por alteraciones de los patrones de circulación oceánica (Frakes et al., 1992; Scotese et al., 1999). En el Fanerozoico se han reconocido cuatro períodos cálidos y fríos alternantes. Los primeros (estado *greenhouse*) prevalecieron durante alrededor del 70% del tiempo y constituyen el estado climático ‘normal’ de la Tierra (Fig. 4.4). Se caracterizan por la escasez de hielo en los polos y una débil circulación oceánica termohalina dado el escaso hundimiento de agua fría y oxigenada en los polos. Un estado extremo es el denominado *hothouse* en el que los polos carecen totalmente de hielo y se establece una circulación oceánica de tipo halino en la cual las aguas profundas son salinas, cálidas, relativa-

mente anóxicas y con escasos nutrientes. Se cree que este estado climático pudo desencadenarse por las grandes erupciones volcánicas (LIPs o *Large Igneous Provinces*) actuando en forma combinada con una serie de ‘amplificadores’ como la disociación de metano (Kidder y Worsley, 2010). En los períodos fríos (*icehouse*), como el presente, hay una cobertura de hielo permanente en los polos, glaciares en las zonas montañosas altas y una enérgica circulación oceánica termohalina debida al marcado gradiente térmico entre los polos y el trópico. En el Paleozoico hubo dos intervalos glaciares importantes, uno hacia fines del Ordovícico y otro durante el Permo-Carbonífero. El final del Pérmico, en cambio, fue extremadamente cálido y encaja en el modo climático *hothouse* (Kidder y Worsley 2010). Es

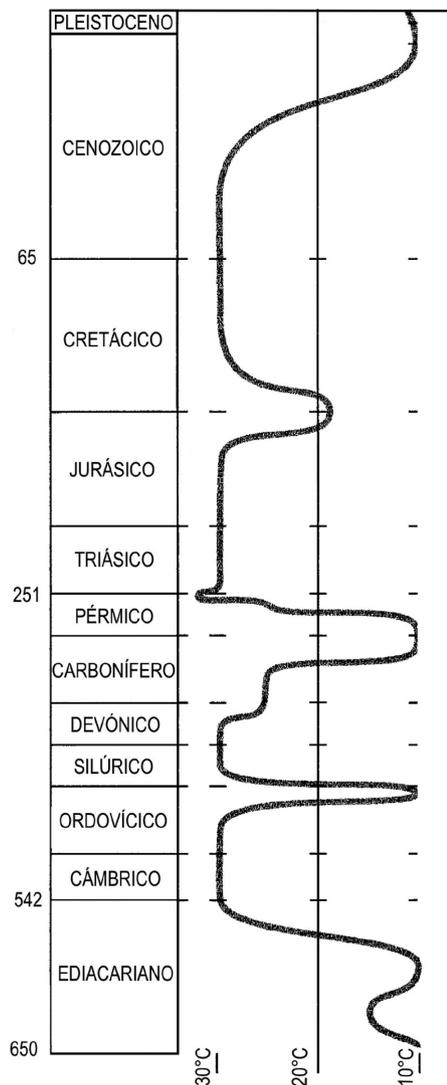


Figura 4.4. Variación de la paleotemperatura durante el Neoproterozoico superior (Ediacariano) y Fanerozoico. Nótese los cuatro pulsos de glaciación y los intervalos prolongados de clima notablemente más cálido que el actual (modificado de Scotese et al., 1999).

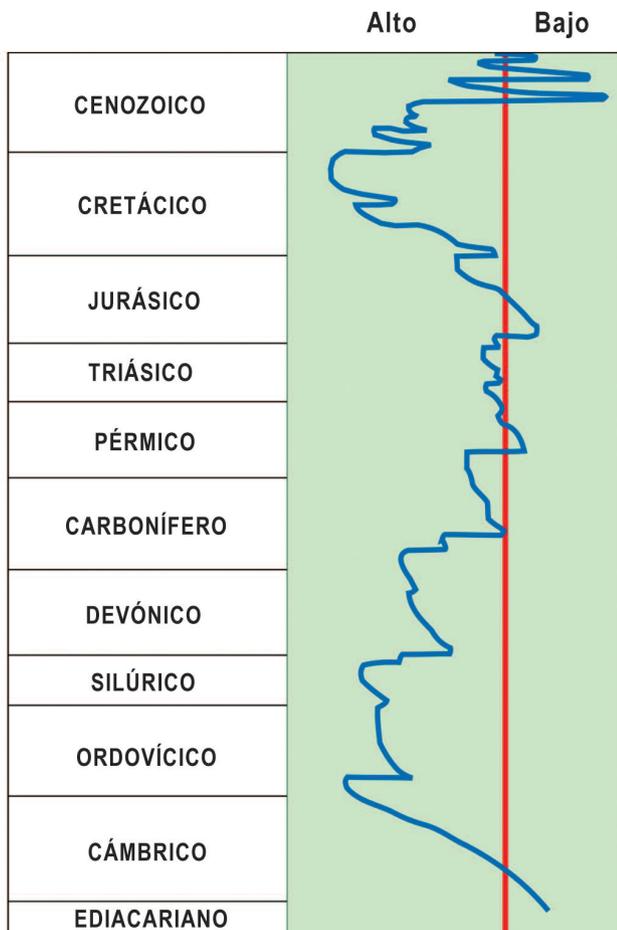


Figura 4.5. Variaciones eustáticas a través del Fanerozoico. La línea roja marca el nivel promedio actual.

importante tener en cuenta que ciertos eventos geológicos y/o biológicos pueden inducir el pasaje de un estado a otro en forma relativamente rápida.

El nivel del mar también experimentó marcados cambios a través del Fanerozoico. En la curva eustática de primer orden de la Figura 4.5 se observa que el máximo nivel se alcanzó durante el Cámbrico-Ordovícico para luego decrecer paulatinamente hasta un mínimo durante la transición Paleozoico/Mesozoico. Estas megaoscilaciones eustáticas influenciaron tanto la extensión geográfica de las cuencas como la naturaleza de su relleno. Los intervalos de nivel de mar alto estuvieron caracterizados por transgresiones que penetraron profundamente en los continentes mientras que en los de mar bajo (como en el Pérmico y Triásico) predominó la sedimentación continental, quedando los depósitos marinos confinados a las regiones marginales de los continentes. Las épocas de 'mar alto' y 'mar bajo' suelen denominarse talasocráticas y geocráticas, respectivamente. Un buen ejemplo de las primeras son las vastas transgresiones que inundaron los continentes en el

Paleozoico inferior. Hacia fines del Cámbrico, por ejemplo, cerca de la mitad de la superficie cratónica de Laurentia estuvo sumergida (Fig. 4.38) y en el Ordovícico Superior se alcanzó el nivel más alto de todo el Eón Fanerozoico. Estos mares epicontinentales de escasa profundidad (no más de 60-80 metros), muy bajo gradiente (inclinación respecto de la horizontal) de la superficie de sedimentación, y gran extensión geográfica, suelen denominarse **mares epíricos**. Se ha descartado que estas megaoscilaciones marinas tengan relación con una adición o sustracción de agua de los océanos. Esto sólo es aplicable a las variaciones de menor magnitud y duración, como los períodos glaciales, en los que parte del agua de mar queda retenida como hielo en los polos y luego es devuelta a los océanos durante el deshielo. Por otra parte, si comparamos la curva de paleotemperaturas (Fig. 4.4) con la de variaciones eustáticas (Fig. 4.5), no hay una correlación evidente. En lo que sí hay una llamativa coincidencia es entre épocas de nivel de mar alto y marcada fragmentación continental y, viceversa, entre épocas de mar bajo y amalgama de bloques continentales formando supercontinentes. De allí que se ha especulado que estos megaciclos fueron regulados por factores geodinámicos a escala planetaria. Una posible causa de los ascensos eustáticos de primer orden es el incremento de la actividad de las dorsales mesoceánicas durante las etapas de ruptura continental por la acción de superplumas del manto. El aumento del volumen y de la longitud de las dorsales puede producir el desplazamiento del agua sobre los continentes. Los cálculos indican que el volumen de agua que es necesario desplazar para que ocurra un ascenso de 100-200 m respecto del nivel actual es consistente con un fuerte crecimiento de las cadenas volcánicas mesoceánicas. Por el contrario, al cerrarse las cuencas oceánicas durante la colisión de continentes, la actividad de las dorsales se reduce a un mínimo y el nivel del mar desciende nuevamente. Además, a medida que envejece, la corteza oceánica se va enfriando, se hace más densa y subside, lo que determina una ampliación de la capacidad de la cuenca oceánica y un descenso generalizado del nivel del mar.

La geoquímica de los océanos también experimentó variaciones a lo largo del Fanerozoico. Por ejemplo, la mineralogía de los carbonatos muestra oscilaciones a gran escala, del orden de 100-200 Ma, con períodos en los que prevaleció la precipitación de carbonatos ricos en Mg (los 'mares aragoníticos') y empobrecidos en Mg ('mares calcíticos'). Tales variaciones seculares en la relación Mg/Ca en el agua de mar se reflejan no sólo en los carbonatos inorgánicos (cemento, oolitas) sino especialmente en los esqueletos secretados por los organismos. Estos incluyen a las formas 'hipercalcificadas'

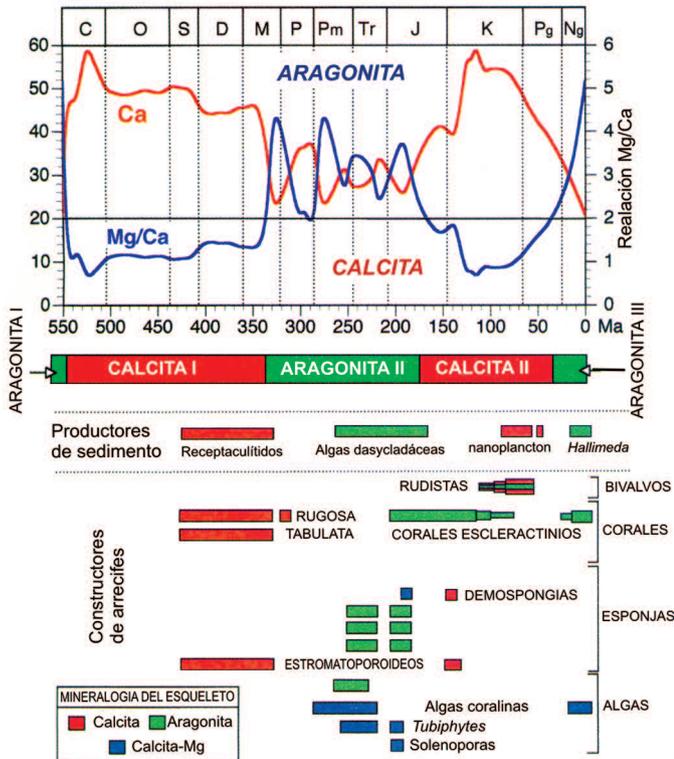


Figura 4.6. Variaciones seculares en la mineralogía de los carbonatos de los taxones dominantes en cada período. En el Neógeno los océanos son de tipo Aragonítico, al igual que a comienzos del Cámbrico.

representadas por los constructores de arrecifes (corales, briozoos, algas, esponjas) y también a aquellos organismos cuya abundancia es tal que su acumulación origina importantes depósitos calcáreos, como los nanofósiles que forman la creta. La Figura 4.6 muestra que desde principios del Cámbrico hasta fines del Carbonífero dominaron organismos de esqueleto calcítico, como los receptaculítidos, los corales rugosos y tabulados, y los estromatoporoideos (considerados actualmente como un grupo de esponjas). Un segundo intervalo de mares calcíticos abarcó desde fines del Período Jurásico hasta mediados del Cenozoico, en los que dominaron el nanoplancton calcítico, las demosponjas y los bivalvos rudistas. Entre ambos hubo un lapso con alta relación Mg/Ca (mares aragoníticos) durante el cual los organismos secretores de carbonato fueron distintos tipos de algas (o probables algas), los calcimicrobios y los corales modernos, de esqueletos de aragonita o de calcita rica en Mg. Las causas de estas oscilaciones geoquímicas son materia de debate. Una hipótesis sostiene que podrían estar relacionadas con la tasa de expansión de las dorsales oceánicas. Una tasa más rápida produce un flujo de aguas hidrotermales con alta concentración de calcio (por metamorfismo del basalto) y, a la inversa, bajas tasas de expansión (por ejemplo durante la existencia

del supercontinente Pangea) se asocian a aguas hidrotermales más ricas en magnesio (Stanley y Hardie, 1999). También jugaría un rol importante la temperatura, pues las aguas cálidas (más de 25°C) favorecen la precipitación de aragonita. Otros plantean que la relación Mg/Ca es fuertemente dependiente del SO₄ disuelto en el agua de mar (Bots et al., 2011).

Finalmente, el Paleozoico fue el tiempo de la diversificación de los grandes grupos de animales en los mares y la posterior colonización de los continentes. La biota paleozoica marina fue muy variada e incluye numerosos fósiles que fueron exclusivos de esta era, como los trilobites, los corales tabulados y rugosos, los conodontes, los graptolitos y varios grupos de braquiópodos y equinodermos, además de una peculiar fauna de ostracodermos y peces acorazados (placodermos). En los continentes se produjo la expansión de los vegetales hacia la tierra firme culminando en el Paleozoico superior con los espectaculares bosques de helechos que poblaron las regiones tropicales. Casi al mismo tiempo, los continentes fueron invadidos por los primeros vertebrados tetrápodos y durante el Carbonífero y el Pérmico ya estaban poblados por un variado elenco de anfibios y reptiles. A fines del Paleozoico, en el Pérmico Superior, ocurrió la extinción más severa de todos los tiempos, conocida como ‘la madre de todas las extinciones’ (Fig. 4.2). Este abrupto recambio faunístico y florístico puso fin a la ‘vida antigua’, o paleozoica, y dio comienzo a la ‘vida intermedia’ o mesozoica. Si bien el límite entre estas dos eras nunca ha sido cuestionado, las causas de esta catástrofe biológica siguen siendo objeto de debate. Este tema se desarrolla en detalle en el capítulo 6 de este libro.

4.2 EL PROBLEMA DEL LÍMITE PROTEROZOICO-CÁMBRICO

En base a los fechados radioisotópicos más recientes, el Sistema Cámbrico se extiende entre los 541 Ma y los 488 Ma. Su subdivisión no es sencilla, especialmente la de su mitad inferior, siendo éste uno de los pocos sistemas en los que hay varios pisos que aún no han sido definidos formalmente. La razón es la dificultad de encontrar marcadores bioestratigráficos que permitan correlaciones globales confiables entre los pisos/edades. Los criterios para fijar el límite inferior del Cámbrico han ido cambiando con el tiempo. Años atrás se lo trazaba allí donde aparecían los primeros restos de trilobites olenéllidos. Actualmente se sabe que entre la desaparición casi total de la fauna de Ediacara a fines del Proterozoico y la primera aparición de los trilobites a fines del Terranoviano (Atdabaniano de las series siberianas) media un lapso de cerca de 15 Ma en el cual el registro

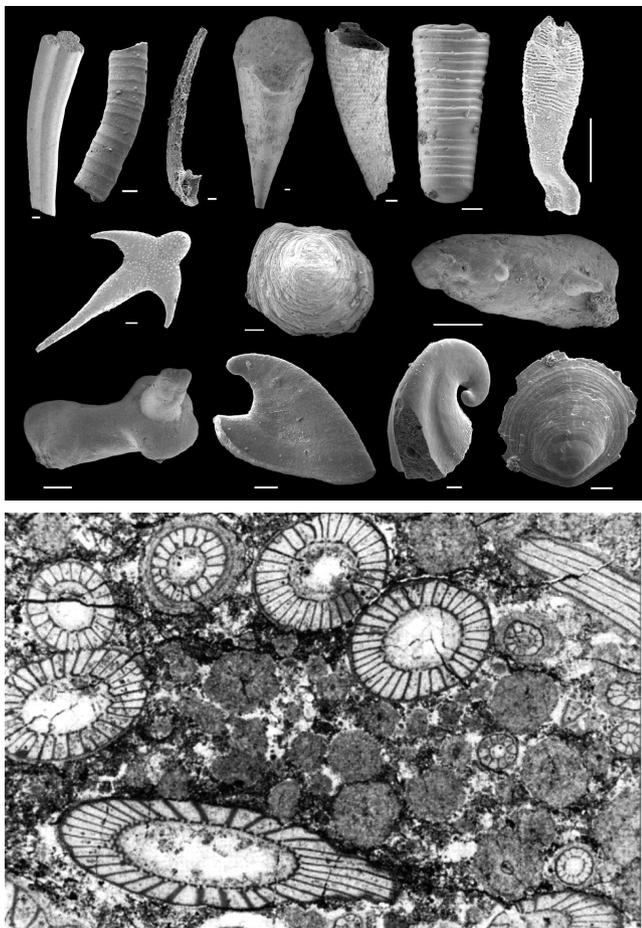


Figura 4.7. Arriba: diversas formas características de las pequeñas faunas conchíferas (SSF) del Cámbrico Inferior. Abajo: cortes transversales de arqueociátidos mostrando su característica pared doble unida por septos (Cámbrico Inferior de Mongolia).

paleontológico está limitado a microfósiles (acritarcas, ya presentes en el Proterozoico), escasas trazas fósiles y minúsculos esqueletos calcáreos que colectivamente constituyen las **pequeñas faunas conchíferas** (*small shelly faunas* o SSF, por su sigla en inglés) (Fig. 4.7). Las SSF son particularmente abundantes en el intervalo ‘pretrilobítico’, considerado años atrás como ‘infracámbrico’ por los estratígrafos franceses o como ‘eocámbrico’ por los ingleses. Desde hace varios años este lapso de tiempo es incluido en la parte inicial del Período Cámbrico. Las pequeñas faunas conchíferas están formadas por diminutos tubos, espinas, conos y placas de 1-5 mm de longitud, de composición calcárea o fosfática, cuya relación con los organismos mineralizados ediacarianos del tipo de *Cloudina* es aún incierta. Algunos son elementos de organismos mayores (escleritos, espinas) pero otros son moluscos enigmáticos no clasificables en las clases conocidas, para los cuales se han creado nuevos grupos (helcionélidos, halkiéridos, tommótidos, hiolitomorfos, anabarítidos, etc.).



Figura 4.8. *Treptichnus pedum*, la traza que marca convencionalmente el inicio del Sistema Cámbrico. Ejemplar proveniente del Cámbrico Inferior de Suecia (foto de J. Vannier).

Convencionalmente se hace coincidir la base del Sistema Cámbrico con la primera aparición (FAD) de la traza *Treptichnus pedum* (Fig. 4.8). Aunque la elección de una traza como marcador bioestratigráfico es bastante inusual, en este caso se justifica porque constituye la primera aparición de animales metazoos con anatomía y comportamiento suficientemente complejos como para cavar galerías 3D, ausentes en el Proterozoico. Por otra parte, se ha demostrado que el productor de esta traza ocupó un amplio rango ambiental, desde el *offshore* de baja energía hasta las zonas intermareal y submareal (Buatois et al., 2013) por lo que es bastante frecuente en el registro estratigráfico. Un dato importante es que *Treptichnus* se registra en casi todo el mundo en las capas situadas justo por encima de la fauna de Ediacara y apenas por debajo de las primeras SSF. El límite también coincide con una excursión negativa de la relación δC^{13} a escala global. En Omán, en la península Arábiga, este evento está asociado con una capa de ceniza volcánica que fue datada mediante U-Pb en circones en $542 \pm 0,3$ Ma, edad que se adoptó para la base del Cámbrico. En la carta publicada por la ICS en 2018, sin embargo, se la corrigió a 541 ± 1 Ma.

La sección elegida formalmente en 1991 por la Subcomisión Internacional de Estratigrafía del Cámbrico es la de Fortune Head, en la península de Burin al sudeste de Terranova, en el sector marítimo de Canadá (Fig. 4.9). Del punto de vista paleogeográfico esta región pertenece al paleocontinente Avalonia. En esta localidad puede integrarse una sucesión estratigráfica que, de abajo hacia arriba, se compone de 1) tilitas de la glaciación Gaskiers, la más joven del Neoproterozoico, 2) rocas volcánicas con fauna de Ediacara, 3) rocas con asociaciones de trazas fósiles cada vez más complejas (incluyendo *Treptichnus pedum*), 4) capas con abundantes SSF y 5) capas con los primeros trilobites olenélidos correspondientes a la Zona de *Callavia*.

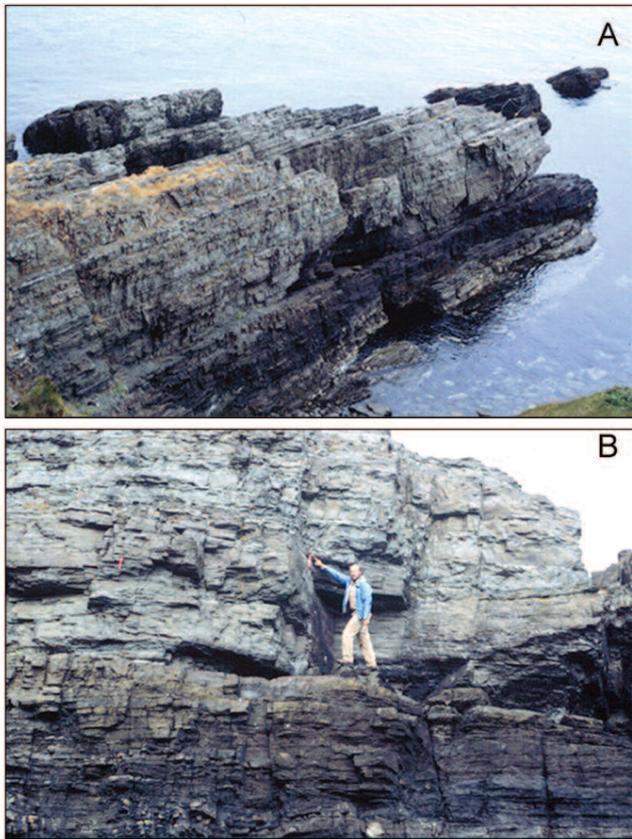


Figura 4.9. Sección estratigráfica de Fortune Head, en la península de Burin, sudeste de Terranova. A: vista general de la sección; B: posición del límite Proterozoico-Cámbrico, indicada por el brazo extendido.

4.3 LA SECCIÓN DE GALES Y LA SUBDIVISIÓN DE LOS SISTEMAS CÁMBRICO Y ORDOVÍCICO

El **Sistema Cámbrico** fue establecido en 1835 por Adam Sedgwick, geólogo de la Universidad de Cambridge, en alusión a *Cambria*, el nombre romano de Gales. En ese mismo año otro geólogo, Roderick Murchison, del Servicio Geológico de Inglaterra, definió por arriba del Cámbrico el Sistema Silúrico. El límite entre ambos sistemas, tal como cada uno lo fijó de acuerdo a sus propias observaciones de campo – Sedgwick en el norte de Gales y Murchison en el sur – resultó no ser coincidente, lo que generó una agria controversia que los enemistó de por vida, involucrando en la polémica a otros científicos ingleses. La disputa se zanjó recién en 1879 cuando Charles Lapworth, de la Universidad de Birmingham, adoptó la salomónica decisión de crear un nuevo sistema entre el Cámbrico y el Silúrico al que denominó Ordovícico, que deriva de *Ordovices*, nombre que los romanos le daban a los celtas que habitaban el norte de Gales.

En la región de Gales las rocas que Sedgwick asignó al Cámbrico están fuertemente plegadas y afloran sólo

| | | SERIES | SIBERIA | LAURENTIA |
|----------|--------------|--------|--------------------|-------------|
| CÁMBRICO | FURONGIANO | | | Ibexiano |
| | | | | Sunwaptiano |
| | | | | Steptoiano |
| | SERIE 3 | | | Marjumiano |
| | | | Amgano | |
| | SERIE 2 | | Toyoniano | |
| | | | Botomiano | |
| | | | Atdabaniano | |
| | TERRANOVIANO | | Tommotiano | |
| | | | Nemakit-Daldyniano | |

Figura 4.10. Pisos locales del Cámbrico en Siberia (mitad inferior) y Laurentia (mitad superior) y su equivalencia con las series de la escala global.

en los núcleos de los anticlinales. Se trata de sucesiones enteramente clásticas, conglomerádicas en la base y pelítico/arenosas hacia arriba. Del punto de vista ambiental incluyen areniscas deltaicas, pelitas de plataforma marina y turbiditas proximales, con escasos trilobites y braquiópodos lingúlidos en las facies litorales (*Lingula flags*). Parte de las rocas ‘cámbricas’ de la sección de Sedgwick fueron luego referidas al Ordovícico y otras se incluyeron en el Silúrico. De este modo, la localidad donde se reconoció originalmente el Sistema Cámbrico hoy en día tiene sólo valor histórico.

Una de las regiones del mundo donde la parte inferior del Sistema Cámbrico está mejor representada es la plataforma Siberiana, en las clásicas secciones de los ríos Lena y Aldan. Allí se definieron los pisos locales Nemakit-Daldyniano (o Manikaiano), Tommotiano, Atdabaniano, Botomiano y Toyoniano (Fig. 4.10). Son depósitos marinos de aguas cálidas formados por dolomías intermareales, arrecifes de arqueociátidos y calizas, calizas bituminosas y lutitas de plataforma. En la parte inferior del Nemakit-Daldyniano aparecen las primeras pequeñas faunas conchíferas, pero recién hacia el techo de ese piso y en el Tommotiano se hacen más abundantes (Malooft et al., 2010). En el Tommotiano también hacen su primera aparición los braquiópodos, cuya diversificación temprana está ligada al desarrollo de los ecosistemas arrecifales formados por arqueociátidos y calcimicrobios (cianobacterias calcificadas) del tipo de *Renalcis* y *Epiphyton*. Los arqueociátidos (Fig. 4.7) fueron habitantes de las plataformas carbonáticas tropicales durante el inicio del Cámbrico, extinguiéndose al final

| | SERIES | PISOS |
|----------|--------------|---------------|
| CÁMBRICO | FURONGIANO | Piso 10 |
| | | Jiangshaniano |
| | | Paibiano |
| | MIAOLINGIANO | Guzhangiano |
| | | Drumiano |
| | | Wuliuano |
| | SERIE 2 | Piso 4 |
| | | Piso 3 |
| | TERRANOVIANO | Piso 2 |
| | | Fortuniano |
| 485,4 | | |
| 487,0 | | |
| 509,0 | | |
| 521,0 | | |
| 541,0 | | |

Figura 4.11. Subdivisión formal del Sistema Cámbrico en series y pisos aceptada por la Subcomisión Internacional de Estratigrafía del Cámbrico y edades de los límites (en millones de años). Actualizada carta ICS 2018.

de la Serie 2 (Toyoniano). Los más antiguos registros de trilobites están en la base del Atdabaniano (biofacies de fallotáspidos), pero recién en el Botomiano se diversificaron y expandieron a todos los continentes.



Figura 4.12. *Glyptagnostus reticulatus*, especie de agnóstido elegida para indicar la base del Piso Paibiano, que a la vez es la base del Fortuniano.

La mitad superior del Cámbrico ha sido bien estudiada en Laurentia donde las rocas de este sistema se disponen en



Figura 4.13. Afloramientos de las calcipelitas de aguas relativamente profundas de la Formación Huaqiao sobre el Río Youshui en las montañas de Wuling, Provincia de Hunan, Sur de China, correspondientes al GSSP del Piso Guzhangiano. La línea roja marca la base del mismo coincidente con el FAD del agnóstido *Lejopyge laevigata*. Los estratos por debajo corresponden al Piso Drumiano (modificado de Peng et al., 2009).

forma periférica al escudo canadiense (Fig. 4.38) formando tres cinturones faciales. De ellos, el más interno y próximo al escudo comprende facies clásticas litorales, luego sigue el cinturón carbonático formado por calizas intermareales y de plataforma y, finalmente, el llamado ‘cinturón detrítico externo’ que comprende sedimentos pelíticos de aguas abiertas. Las sucesiones del cinturón carbonático son potentes, continuas y muy ricas en trilobites. En la región cordillerana del oeste de Estados Unidos, en los estados de Utah y Nevada, y más hacia el norte, en las Rocallosas canadienses de Alberta, no lejos del extraordinario yacimiento de Paso Burgess (§ 4.6), las calizas cámbricas alcanzan cerca de 3000 m de espesor. En algunos niveles de aguas profundas del Steptoaño hay lutitas negras con concreciones calcáreas en las que se han preservado centenares de ejemplares completos de trilobites. Allí se redefinieron los pisos de la parte superior del Cámbrico norteamericano (Fig. 4.10), los que a su vez fueron subdivididos en más de 12 biozonas de trilobites, muchas de las cuales se han reconocido en las calizas de la Precordillera Argentina.

En varios continentes donde está representado el Sistema Cámbrico se han adoptado subdivisiones en pisos locales. El esquema tradicional de tres series (Inferior, Medio, Superior) ha sido cuestionado por la desigual división del sistema: el Inferior tiene 29 Ma de duración, el Medio 12 Ma y el Superior 13 Ma. La mayor duración del ‘inferior’ se debe a que incorporó el intervalo pre-trilobítico arriba mencionado. En 2005 la Subcomisión Internacional del Sistema Cámbrico de la ICS adoptó la subdivisión en cuatro series de duración similar y diez pisos (Fig. 4.11) (Ogg, 2007; Peng et al., 2012). Los fósiles más utilizados para definir los límites de series y pisos dentro del Cámbrico son los trilobites agnóstidos (Fig. 4.12) dado que por tener un hábito de vida pelágico posibilitan correlaciones intercontinenta-

les bastante precisas (Babcock y Peng, 2007)

De la series, la primera (Terranoviano), la tercera (Miolingiano) y la cuarta (Furongiano) ya han sido nominadas, y de los diez pisos del Cámbrico todavía cuatro tienen *status* informal. Nótese que muchos de los pisos que se encontraban en discusión así como la serie 3 (Miaolingiano) terminaron definiéndose en el Sur de China donde las sucesiones carbonáticas de la plataforma de Yangtze gradan lateralmente a las facies más profundas del talud de Jiangnan (Fig. 4.13; 4.52).

Lapworth incluyó en el **Sistema Ordovícico** una sucesión de rocas expuestas en los montes Arenig, en el norte de Gales, que eran claramente distinguibles del resto por sus faunas de braquiópodos, trilobites y graptolitos. Años más tarde sus discípulas Gertrude Elles y Ethel Wood elaboraron un detallado esquema de biozonas de graptolitos que sentó las bases para establecer correlaciones con otras regiones del mundo. En Gales, el Ordovícico comienza con las lutitas de Tremadoc portadoras del graptolito dendroideo *Rhabdinopora flabelliformis* el cual, como veremos más adelante, es un buen indicador de la base del sistema. El piso siguiente, el Arenigiano (definido en la sección galesa de Arenig Fawr) yace en ligera discordancia sobre las lutitas de Tremadoc, razón por la cual originalmente se situó el límite Cámbrico/Ordovícico entre estos dos pisos. El Arenigiano, al igual que los dos pisos siguientes (Llanvirniano y Llandeiliano) está formado por limolitas y espesas sucesiones de lavas riolíticas, cineritas y tufitas.

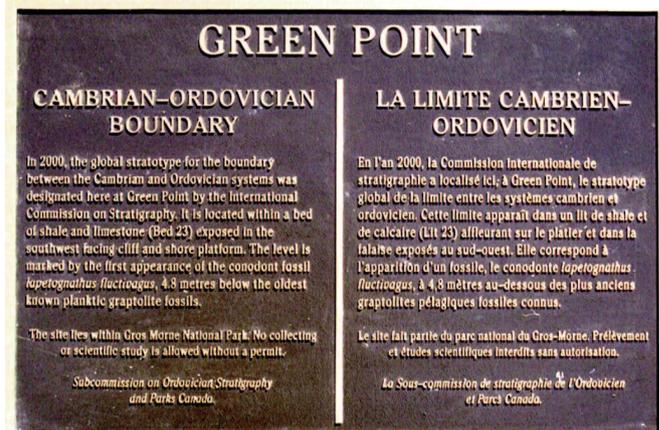


Figura 4.15. Arriba: GSSP de la base del Piso Tremadociano (y a la vez base del Sistema Ordovícico) en la sucesión de pelitas y calizas de Green Point, Oeste de Terranova. La sección está invertida, con el techo hacia la izquierda. La capa 23 señala el límite. Abajo: placa indicativa del límite Cámbrico-Ordovícico en inglés y francés (de la página web de la ICS ordovician.stratigraphy.org)

| | SERIES | PISOS |
|------------|----------|--------------|
| ORDOVÍCICO | SUPERIOR | Hirnantiano |
| | | Katiano |
| | | Sandbiano |
| | MEDIO | Darriwiliano |
| | | Dapingiano |
| | INFERIOR | Floiano |
| | | Tremadociano |

443,8
458,4
470,0
485,4

Figura 4.14. Subdivisión formal del Sistema Ordovícico en series y pisos aceptada por la Subcomisión Internacional de Estratigrafía del Ordovícico y edades de sus límites (en millones de años) (version ICS 2018).

Estas volcánicas, que al norte de Gales forman el pico Snowdon, el más alto de las Islas Británicas, permiten inferir la existencia de una zona de subducción activa marginal a Avalonia durante el Ordovícico. Le siguen los depósitos transgresivos del Caradociano (la sección tipo está sobre el río Onny, en el distrito de Shropshire, al este de Gales) formados por más de 1000 metros de pelitas con graptolitos, cenizas volcánicas (bentonitas K) y algunas calizas con trilobites y braquiópodos. La sucesión culmina con la caliza negra Hirnant, que da nombre al Piso Hirnantiano, el último del Sistema Ordovícico.

Si bien los pisos ingleses han sido la base de la subdivisión del Ordovícico en Europa – y aún hoy se los continúa utilizando en muchos países del mundo, incluyendo América del Sur – sus faunas no permiten correlaciones intercontinentales ajustadas. Además, las secuencias están fuertemente afectadas por la orogenia Caledónica. Por ello, la Subcomisión Internacional del

Sistema Ordovícico se abocó al estudio de secciones alternativas y, luego de varios años de evaluación de las propuestas (entre ellas el perfil argentino de Niquivil, en la Precordillera de San Juan), oficializó una nueva subdivisión (Fig. 4.14). La base del Tremadociano señala el inicio del Ordovícico (y, por consiguiente, el fin del Cámbrico). El estratotipo global de límite (GSSP) está en la localidad de Green Point, en el oeste de Terranova, (Fig. 4.15) designándose al conodonte *Iapetognathus fluctivagus* como indicador del inicio del Sistema Ordovícico. La edad absoluta de estas capas aceptada por la ICS es de 485,4 Ma, aunque hay otras dataciones que difieren en ± 2 Ma (Landing et al., 2015). Recientemente, nuevos estudios de esta sección demostraron que este conodonte no está presente justo en el límite sino que hace su primera aparición por arriba del primer registro del graptolito *Rhabdinopora flabelliformis*, lo que obligará a reemplazarlo por alguna otra especie (Terfelt et al., 2011).

El Ordovícico Medio comienza con el Dapingiano, cuyo estratotipo está en el Sur de China, en la localidad de Huanghuachang (Fig. 1.49). Su base está definida por la primera aparición del conodonte *Baltoniodus triangularis*. El graptolito *Undulograptus austrodentatus*, a su vez, señala el comienzo del piso Darriwiliano, cuyo nombre proviene de la localidad australiana donde fue definido originalmente, aunque su GSSP también fue establecido en el sur de China. Por último, se acordó que el Ordovícico Superior se inicie con la primera ocurrencia del graptolito *Nemagraptus gracilis*, fijándose el estratotipo en Fågelsång, en el sur de Suecia.

Como se ve, la correlación mundial de las sucesiones ordovícicas está basada en la comparación de las biozonas de conodontes y graptolitos y, en menor medida, de quitinozoos y acritarcas. Los braquiópodos y trilobites, si bien son muy abundantes, tienen una importancia limitada debido a su provincialismo. También hay que advertir que los GSSP fijados por las respectivas subcomisiones internacionales no son completamente estables sino que deben ser adecuados a las nuevas evidencias que van surgiendo, como en el caso del límite Cámbrico/Ordovícico comentado antes.

4.4 MODELOS PALEOGEOGRÁFICOS GLOBALES

Hacia fines del Proterozoico y comienzos del Cámbrico el supercontinente Pannotia comenzó a fragmentarse. La edad, geometría y naturaleza de las zonas de ruptura es especulativa y existen diversas interpretaciones. La ruptura se habría iniciado a partir de un punto triple situado entre Báltica, NE de Laurentia y NO de Sudamérica (Fig. 4.16) (Hartz y Torsvik, 2002). Una de las ramas del rift separó Laurentia de Gondwana y hacia



Figura 4.16. Inicio de la fragmentación en el límite Ediacarano-Cámbrico (~550 Ma). A: Avalonia; C: Ibero-Armórica (Cadomia); F: Florida; P: Perúrica (simplificado de Hartz y Torsvik, 2002).

los 550 Ma dio inicio a la apertura del **Océano Iapetus** (en la mitología griega, *Iapetus* es el hijo de Urano – el Cielo – y de *Gea* – la Tierra). Otra de sus ramas comenzó como una falla transformante y luego evolucionó a un sistema de rift que separó la placa Báltica de Laurentia y abrió el sector norte del Océano Iapetus. La tercera rama de la triple unión desplazó Báltica respecto del norte de Gondwana abriendo el Mar de Ran (*Ran* es la esposa de *Aegir*, dios del océano en la mitología escandinava). Una nueva zona de ruptura se desarrolló entre Báltica y Siberia, donde se abrió el Mar de Aegir.

En la Figura 4.17 se muestra un mapa paleogeográfico global del Ordovícico Medio. Como puede apreciarse, Gondwana fue un continente de grandes dimensiones, a tal punto que abarcó más de 100° de latitud, desde el Polo Sur hasta cerca de los 30° de latitud Norte, y más del 70% de las áreas continentales de la Tierra (10^7 km²). Estaba constituido por América del Sur, África, Arabia, India, Antártida, Australia y Nueva Zelanda, además de otros continentes y micropalacas de posición periférica, los llamados **terrenos perigondwánicos**. Gondwana puede ser subdividido en dos sectores de acuerdo a la paleolatitud: un sector occidental localizado a latitudes altas en el hemisferio austral, con el polo Sur centrado en lo que hoy en día es el Norte de África (**Gondwana Oeste** o ‘frío’) y un sector oriental cruzado por el Ecuador (**Gondwana Este** o ‘tropical’). En una posición intermedia estaba el sector ‘templado’ de Gondwana. En Amé-



Figura 4.17. Mapa paleogeográfico para el Ordovícico Medio. A: Afganistán; AP: Apulia; AR: Armórica; FA: Famatina; FL: Florida; N.CH: Norte de China; K: Kazakhstán; L: Lut (Irán); PE: Perúnica; PRE: Precordillera (Cuyania); T: Táurides; TA: Tarim; TAS: Tasmania; TI: Tibet (de Benedetto, 2003, basado en varias fuentes).

rica del Sur, por ejemplo, este último abarcó el noroeste de Argentina, Bolivia y Perú.

En latitudes altas, además del norte de África, estaban el continente de **Avalonia**, que desde el Ordovícico formó un continente independiente integrado por el sur de Inglaterra (Gales), Irlanda y sectores del este de América del Norte (Terranova), **Armórica** (o Ibero-Armórica), formado por el Macizo Armoricano y la Montaña Negra de Francia y la península Ibérica (o parte de ella), y **Perúnica**, que abarcaba la región Bohémica de Europa central. El **Mar de Tornquist** separó Gondwana de Báltica, mientras que el **Océano Rheico** (de *Rhea*, hermana de Iapetus en la mitología griega) separó Avalonia del norte de Gondwana (Figs. 4.17, 4.36, 5.9, 5.11).

El sector tropical de Gondwana estuvo formado esencialmente por Australia y Antártida. Otras paleoplacas, como **China del Sur**, **Annamia** (Indochina) y **Sibumasu** (Tailandia, Malasia, Sumatra, Burma) estaban

próximas a Gondwana y algunos las consideran parte integrante de este continente. **Siberia** fue un continente independiente, de gran extensión, situado a bajas latitudes, al igual que **China del Norte**.

Kazakhstania, que antes era representado como un bloque de regulares dimensiones, es considerado ahora como un complejo de terrenos ubicado entre Báltica y Siberia cuya acreción habría tenido lugar recién en el Paleozoico medio a superior (Fortey y Cocks, 2003). Esto, sin embargo, ha sido cuestionado por Popov et al. (2009) quienes establecieron que las afinidades biogeográficas del terreno Chu-Ili, uno de las mayores de Kazakhstan, no son con Siberia sino con la región cálida del este de Gondwana. Por otra parte, los trilobites de las calizas del terreno de Karatau-Naryn son similares a los del Sur de China, lo que sugiere una ubicación original a latitudes bajas en el hemisferio Sur, en las proximidades de Gondwana de donde se habría desprendido.

4.5 EL CLIMA Y LOS PATRONES DE CIRCULACIÓN OCEÁNICA

La transición Neoproterozoico/Cámbrico estuvo signada por intensos cambios climáticos y ambientales, tal como lo revelan las evidencias sedimentológicas y los registros de isótopos estables. Los eventos más significativos fueron un calentamiento global, un marcado ascenso eustático y una extensa fosfogénesis en los mares. Se cree que estos cambios tuvieron relación tanto con la orogenia Panafricana/Brasiliana que condujo a la amalgama de Gondwana como con la subsiguiente ruptura de Pannotia. Este último evento determinó la formación de nuevos océanos y dorsales submarinas y vastas transgresiones marinas sobre las áreas cratónicas, lo que debió haber afectado no sólo la signatura química de los mares y de la atmósfera sino también los patrones de circulación oceánica. En este marco de cambios físicos y climáticos de la superficie terrestre tuvo lugar la rápida diversificación de los organismos a principios del Cámbrico.

Respecto de cómo y por qué ocurrió el pasaje del clima glacial del Período Criogeniano de fines del Proterozoico al clima cálido del Cámbrico hay opiniones encontradas. La presencia de calizas, evaporitas y arrecifes de arqueociátidos en Marruecos y en el sur de Europa a paleolatitudes cercanas a los 70° ha puesto en duda la posición subpolar del norte de Gondwana en los albores del Cámbrico. Dado que las latitudes fueron inferidas a partir de datos paleomagnéticos, una posible causa de esta anomalía es un error en la datación de las rocas utilizadas para medir el paleomagnetismo. Otra explicación es que los continentes hayan derivado desde latitudes altas a bajas con una velocidad más rápida que la normal (Gurnis y Torsvik, 1994). Una postura más extrema es la de Kirschvink et al. (1997) quienes sostienen que en la transición del Proterozoico al Cámbrico ocurrió una redistribución de la masa de la Tierra. En este evento, la parte externa rígida de la Tierra habría girado en bloque (no como placas independientes) alrededor de 90° de modo tal que los continentes que antes estaban en el ecuador pasaron a ocupar los polos, todo esto en un lapso no mayor de 15 Ma. Mientras esto ocurría, el eje de la Tierra no fue afectado, manteniendo su inclinación normal respecto del plano de rotación alrededor del Sol. Esta hipótesis, conocida como **deriva polar verdadera** (TPW es la sigla en inglés) parece poco verosímil y ha sido cuestionada alegando que se basó en datos cronológicos poco precisos. En las compilaciones más recientes (por ej. Cocks y Torsvik, 2006) el sector norte de Gondwana es ubicado entre los 30° y 40°S, latitud suficiente como para dar cuenta de las faunas y facies de clima cálido. Recién a fines del Cámbrico las calizas dieron

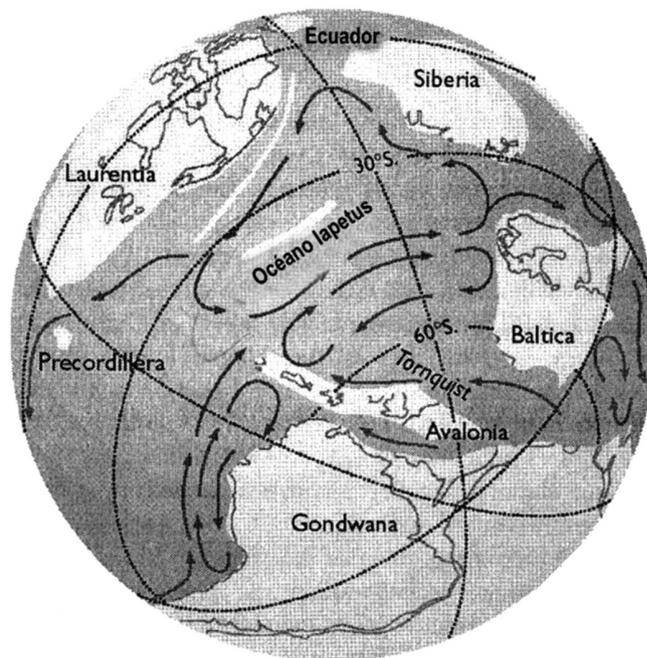


Figura 4.18. Patrones de circulación oceánica inferidos para el Ordovícico Temprano (simplificado de Christiansen y Stouge, 1999).

paso a sedimentos clásticos reflejando un movimiento de deriva del norte de Gondwana hacia latitudes más altas, posiblemente combinado con un cambio en el patrón de circulación oceánica.

Se ha postulado que entre el clima glacial del Neoproterozoico y el cálido del Cámbrico hubo un período de transición relativamente templado caracterizado por un fuerte gradiente de temperatura entre los polos y el ecuador. Este gradiente, como se sabe, es el motor de la circulación oceánica termohalina y promueve el aporte de nutrientes hacia las aguas superficiales mediante el fenómeno de *upwelling* o surgencia (Tucker, 1992; Eero-la, 2001). Los depósitos fosfáticos son muy frecuentes en el inicio del Cámbrico (varios de ellos revisten importancia económica), especialmente en los paleocontinentes situados en latitudes medias y altas, mientras que en la franja subtropical se formaron extensos depósitos evaporíticos (yeso, anhidrita, halita) que reflejan un clima árido y seco. Luego, a partir del Fortuniano tardío (Atdabaniano de la escala de Siberia), los depósitos carbonáticos se hacen más frecuentes, al igual que los organismos constructores de arrecifes tales como los calcimicrobios y los arqueociátidos. A fines del Cámbrico Inferior sobrevino una regresión mayor, conocida como evento *Hawke Bay*, durante la cual se desarrollaron facies marinas someras. En las dos series superiores del Cámbrico la sedimentación calcárea domina ampliamente en los continentes situados en la región ecuatorial (Laurentia, Este de Gondwana). Se supone que la

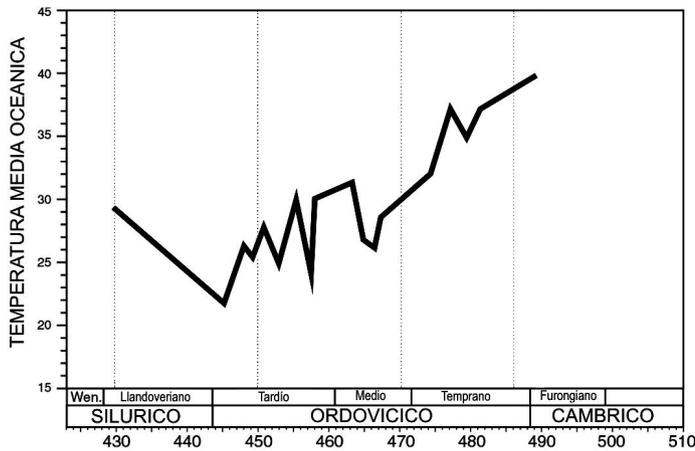


Figura 4.19. Variación de la temperatura oceánica superficial basada en diferentes fuentes (Basset et al., 2007; Trotter et al., 2008; Buggisch et al., 2010). Según Nardin et al. (2011) las temperaturas del Furongiense/Ordovícico Temprano pueden haber sido más bajas de las que muestra el gráfico.

corriente Norecuatorial que fluía hacia el oeste debe haber girado hacia el norte a lo largo de la costa de Laurentia como una corriente cálida, mientras que la corriente Sudecuatorial lo habría hecho a lo largo de Siberia y el margen de Laurentia para chocar finalmente con el margen oriental de Gondwana (Australasia). La deriva hacia el norte de Báltica y de algunos continentes menores, así como el surgimiento de una serie de islas volcánicas, debe haber fragmentado o bloqueado tal patrón de circulación oceánica dando lugar a un sistema más complejo en el Ordovícico (Fig. 4.18) (Wilde, 1991; Christiansen y Stouge, 1999; Barnes, 2004). Se especula que en el interior del Iapetus hubo una circulación anticiclónica alrededor de un centro de alta presión localizado hacia los 30°S. Las costas de la región sudamericana estaban bañadas por sistemas de circulación ciclónica de aguas templadas provenientes de la región tropical de Gondwana. Como veremos más adelante, la

presencia de algunos géneros de afinidades australianas en las cuencas ordovícicas argentinas apoya este patrón de dispersión faunística a lo largo del margen gondwánico. El norte de América del Sur y el noroeste de África, en cambio, deben haber experimentado los efectos de la corriente fría de Gondwana Occidental proveniente del Polo Sur, cuya trayectoria puede ser comparada con la actual corriente fría de Humboldt que se desplaza a lo largo de las costas chilenas y peruanas. Cálculos recientes de paleotemperaturas en los mares del Paleozoico inferior basados en las relaciones isotópicas δO^{18} en apatita de conodontes indican valores muy elevados (de hasta 42°C) a fines del Cámbrico, lapso que estuvo caracterizado por altos niveles de CO_2 atmosférico.

A partir de ese momento se constata un paulatino pero sostenido descenso de la temperatura oceánica durante todo el Ordovícico, con un pico de máximo enfriamiento en el Hirnantiano y Llandoveryano (Bassett et al., 2007; Trotter et al., 2008) (Fig. 4.19) y un nuevo repunte entre el Silúrico Medio y el Devónico Temprano. Las causas de estas oscilaciones no están muy claras. Nardin et al. (2011) encararon la respuesta mediante simulaciones con el modelo climático/biogeoquímico GEOCLIM en el que intervienen como variables el movimiento de los continentes, la meteorización en función de la latitud y su relación con el ciclo del carbono, especialmente su impacto en los niveles de CO_2 atmosférico. Estos autores postularon que el clima glacial de fines del Ordovícico y comienzos del Silúrico se debió al incremento del volcanismo combinado con el movimiento de los continentes a través de la Zona de Convergencia Intertropical. Esto produjo un aumento de la meteorización, que a su vez fue responsable del decrecimiento del CO_2 atmosférico y del enfriamiento (Fig. 4.20).

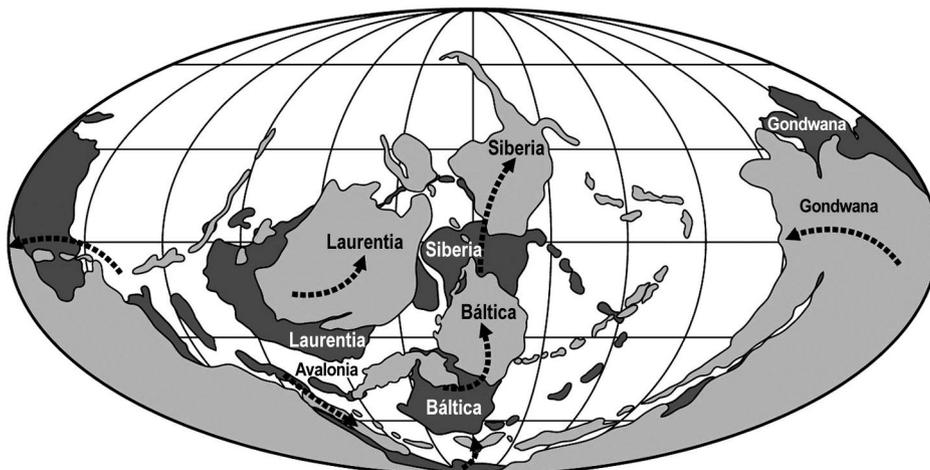


Figura 4.20. Principales movimientos de los continentes entre el Furongiense (gris oscuro) y el Ordovícico Tardío (gris claro). Las flechas indican las probables trayectorias. Nótese la deriva general hacia la franja tropical/subtropical (simplificado de Nardin et al., 2011).

Pohl et al. (2015) plantearon modelos de circulación oceánica para el Ordovícico en los que se incluye como variable el nivel de CO₂ atmosférico. Como se señaló previamente, en ese período llegó a ser hasta 16 veces más alto que el nivel preindustrial (conocido por la sigla PAL). Estos autores demostraron que hubo una fuerte dependencia entre los patrones de circulación oceánica y la concentración de dióxido de carbono atmosférico. En los modelos del Ordovícico Temprano, por ejemplo, si se pasa de 16 PAL a 4 PAL ocurren marcados cambios en el sentido e intensidad de las corrientes oceánicas alterando el intercambio de las masas de agua entre continentes y, por consiguiente, las vías de migración faunística.

Cherns et al. (2013), basados en indicadores litofaciales y geoquímicos, detectaron que entre el Cámbrico tardío y fines del Silúrico hubo 32 eventos de enfriamiento seguidos de rápidos cambios a condiciones de *greenhouse* con una frecuencia media de 2,6 Ma. En el registro estratigráfico los cambios glacioeustáticos están indicados por la depositación generalizada de lutitas negras anóxicas (transgresiones) alternantes con pelitas bioturbadas o calizas de aguas más oxigenadas (regresiones). Su frecuencia muestra una alta correlación con forzantes climáticas de tipo orbital, en particular con ciclos de excentricidad de largo término.

4.6 LA EXPLOSIÓN FAUNÍSTICA DEL CÁMBRICO: LA LUTITA BURGESS DE CANADÁ Y EL YACIMIENTO CHINO DE CHENGJIANG

Cuando Darwin publicó *El Origen de la Especies* en 1859 nada se sabía de los fósiles precámbricos. En la visión de la época, los organismos más antiguos, como los trilobites, aparecían abruptamente en los ‘estratos primordiales’, por arriba de rocas estériles. En un notable ejemplo de honestidad intelectual, Darwin destacó este hecho como una *objeción manifiesta* a su teoría de la evolución, que suponía que cada organismo deriva de una forma ancestral preexistente a través de una serie de modificaciones graduales. El descubrimiento por Charles D. Walcott, a principios del 1900, de las ricas faunas cámbricas de la *Burgess Shale* (Figs. 4.23, 4.24) acentuó la percepción de una aparición súbita de la vida y llevó a este investigador a plantear que el registro estratigráfico donde ocurrió la diversificación de la vida no quedó preservado, y denominó a este lapso Intervalo Lupaliano. La sucesión de descubrimientos paleontológicos en estratos Proterozoicos, incluyendo la extraordinaria fauna de Ediacara, sumado a los nuevos datos de la genética (relojes moleculares), han ido cerrando cada vez más esta brecha, aunque persiste el debate acerca de por qué los organismos se diversificaron tanto en un lapso de tiempo tan breve (geológicamente hablan-



Figura 4.21. Vista de los afloramientos de la Lutita Burgess en Walcott Quarry (la cantera de Walcott) en las montañas Rocallosas de la Columbia Británica, oeste de Canadá. A la derecha el Monte Wapta.

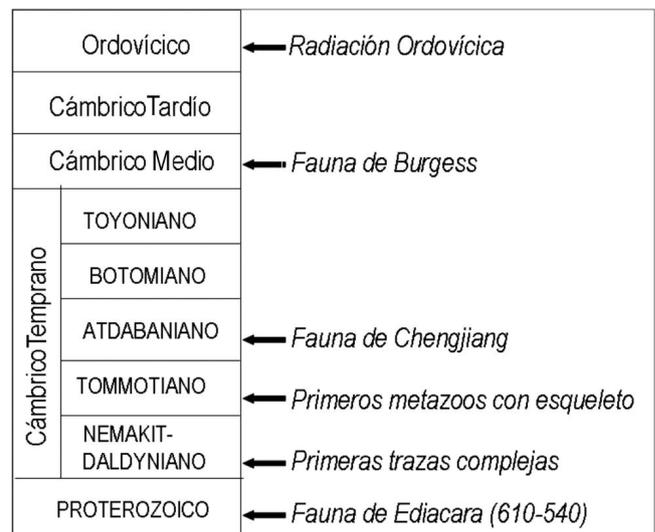


Figura 4.22. Cronología de los principales eventos bióticos del Proterozoico tardío, Cámbrico y Ordovícico y posición cronológica de las faunas de Changjiang y Burgess. Notese que la escala utilizada para el Cámbrico es la tripartita, actualmente en desuso.

do), por qué esta diversificación ocurrió justo en ese momento y por qué no volvió a repetirse en el resto del Fanerozoico. Si bien escapan a los objetivos de este libro, algunos de estos temas serán discutidos brevemente a continuación. El estado actual de este debate es tratado en profundidad en los trabajos de Conway Morris (2006) y Marshall (2006).

En paleontología se suele hablar de ‘ventanas al pasado’ cuando se está en presencia de yacimientos de fósiles que, por su excepcional preservación y diversi-

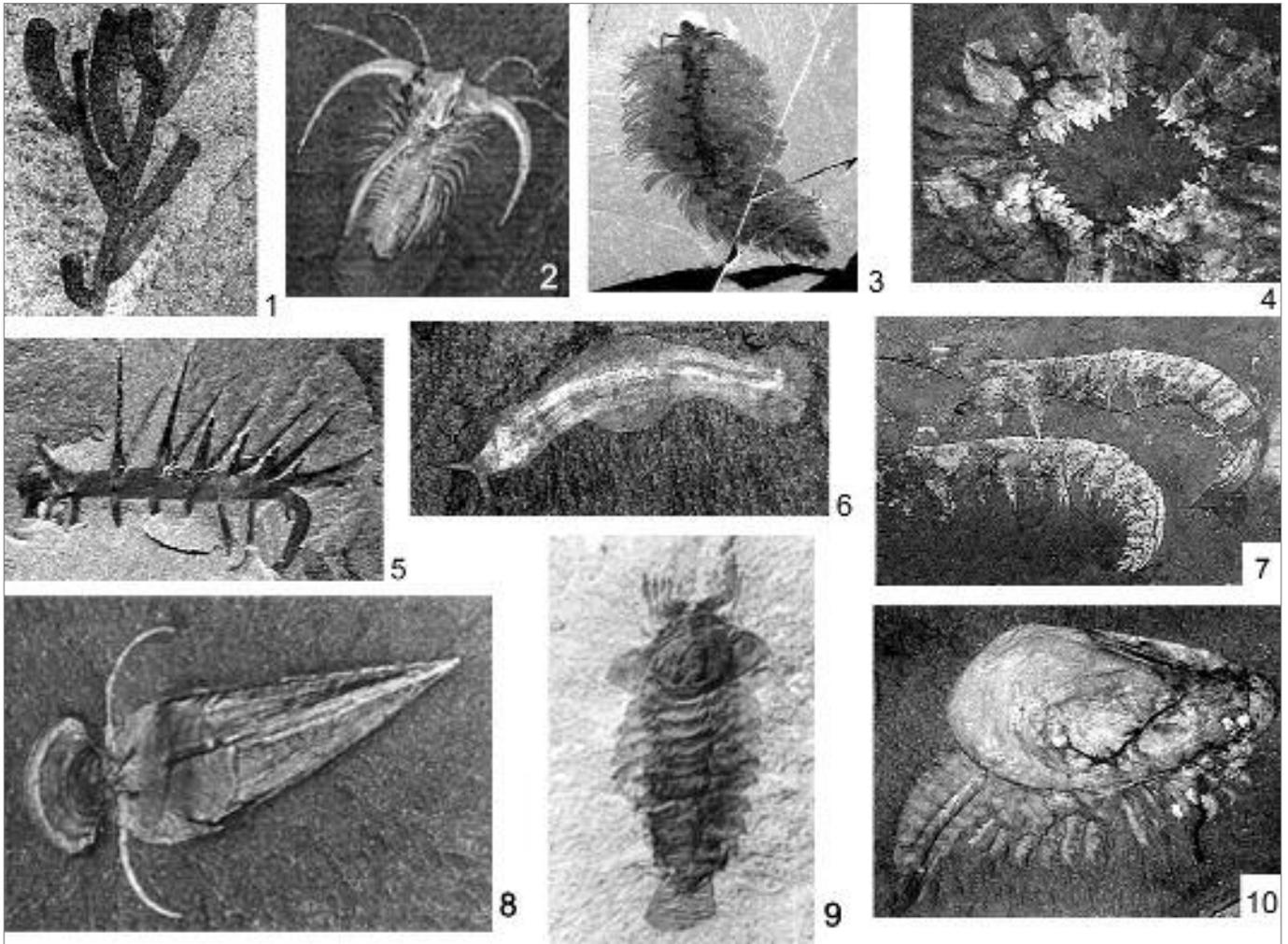


Figura 4.23. Algunos fósiles típicos de la Lutita Burgess. 1. *Vauxia* (esponja); 2. *Marella* (artrópodo); 3. *Canadia* (anélido poliqueto); 4. región mandibular de *Anomalocaris* (artrópodo dinocárido); 5. *Hallucigenia* (lobópodo); 6. *Amiskwia* (probable quetognato); 7: patas de *Anomalocaris*; 8. *Haplophrentis* (molusco hyolitido); 9. *Sanctacaris* (quelicerado); 10. *Canadaspis* (crustáceo).

dad, reflejan con bastante aproximación la biota que vivió en cierto momento de la historia de la Tierra. Son los *konservat-lagerstätten* en su denominación alemana original. Clásicos ejemplos de este tipo de preservación son las faunas de la Lutita Burgess (*Burgess Shale*) de Canadá, de Chengjiang del sur de China, de Sirius Passet de Groenlandia y de Orsten de Suecia, todas de edad cámbrica (Fig. 4.22). También hay casos de preservaciones excepcionales en otros períodos geológicos, como el célebre yacimiento alemán de Solenhoffen, del Jurásico Superior, que ha brindado varios esqueletos del ave primitiva *Archaeopteryx* en los que se preservaron las impresiones de las plumas, y la sorprendente Formación Santana de Brasil, del Cretácico Superior, famosa por sus restos de pterosaurios articulados y con algunas partes blandas preservadas (ver Capítulo 8).

La **Lutita Burgess** es una formación del Cámbrico 'medio' (actualmente Serie 3) aflorante en las Rocallosas

canadienses (Columbia Británica). Son pelitas finamente laminadas depositadas en un ambiente marino relativamente profundo (Fig. 4.21). Se especula que la mayor parte de la fauna no habría vivido en ese sitio sino en el tope de una plataforma carbonática arrecifal adyacente que se cubrió de fango calcáreo a causa de un ascenso del nivel del mar. Los sedimentos – junto a sus habitantes – fueron arrastrados episódicamente a la cuenca profunda por efecto de tormentas, sismos o, simplemente, por inestabilidad gravitacional. La fosilización se produjo en un ambiente virtualmente anóxico. Una prueba de que ese no era su hábitat natural es la absoluta ausencia de bioturbación en las capas que contienen los fósiles, lo que revela que el fondo marino estaba despoblado (Gaines y Droser, 2010). La falta de oxidación de la materia orgánica, la ausencia de predadores que destruyeran las presas y de organismos que disturbaran el sustrato, junto a la escasa o nula energía del medio, contri-

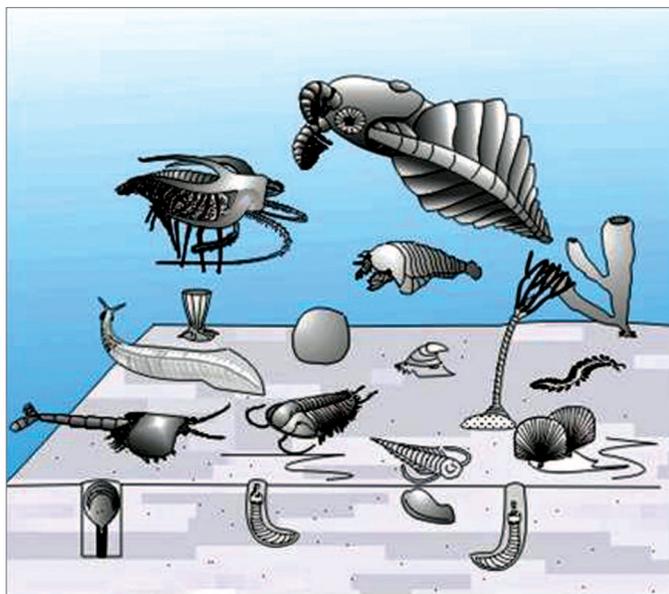


Figura 4.24. Reconstrucción de un ecosistema marino del Cámbrico Medio basado en la fauna de la Lutita Burgess. El predador de gran talla es el artrópodo *Anomalocaris* (de Sánchez, 2009).

buyeron a la fosilización no sólo de los exoesqueletos completos y articulados sino también de las partes blandas: tegumento, sistema digestivo y otros órganos internos, paquetes musculares, apéndices (patas, aletas, antenas) y branquias. Más de la mitad de la fauna está representada por impresiones de organismos de cuerpo blando, lo que abona la idea de que bajo condiciones ambientales ‘normales’ (en oposición a condiciones ‘excepcionales’) solamente se fosiliza la fracción de organismos que poseen partes resistentes, perdiéndose el resto.

Desde el descubrimiento de los primeros fósiles en la Lutita Burgess por Charles Walcott en 1909 se han obtenido más de 60.000 especímenes clasificados en decenas de géneros y especies. En 1981 este yacimiento paleontológico fue designado Patrimonio de la Humanidad. Su fauna fue objeto del libro *La vida maravillosa* de Stephen J. Gould, un ensayo sobre la gran disparidad un inicial de los animales (es decir la aparición de nuevos patrones morfológicos), y el rol del azar en la evolución, libro que sirvió de inspiración y enseñanza a innumerables estudiantes y científicos. En la Figura 4.23 se muestran algunos organismos típicos de la Lutita Burgess y la Figura 4.24 es una reconstrucción del fondo marino de esa época. Una completa reseña de la fauna puede verse en el libro de Briggs y otros autores publicado en 1994. Entre los vegetales hay diversos tipos de algas verdes y rojas. Los animales incluyen esponjas, cnidarios, ctenóforos, braquiópodos, moluscos (hyolítidos y monoplacóforos), priapúlidos, anélidos poliquetos, lobópodos (parientes extinguidos del ‘gusano’ onicóforo *Peripatus*), artrópodos diversos (crustáceos, trilobites y los extraños

dinocáridos), equinodermos y cordados. Entre estos últimos está *Pikaia*, considerado hasta hace poco como nuestro más lejano antecesor directo. Hay también restos de organismos enigmáticos en forma de hoja (¿cnidarios?) que podrían ser sobrevivientes de la fauna de Ediacara. Es notable en estos ecosistemas la presencia de grandes

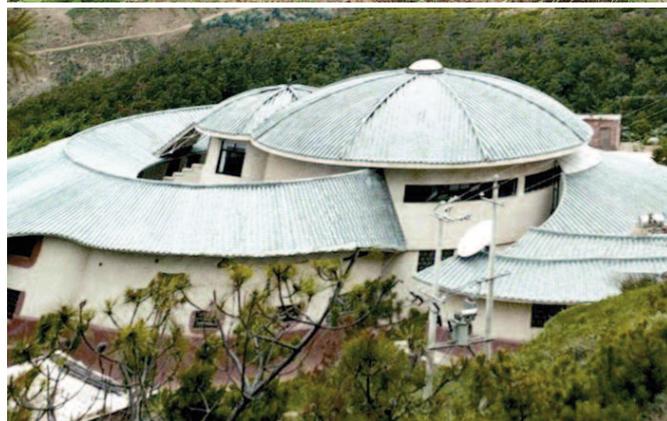


Figura 4.25 Arriba: Una de las localidades fosilíferas de las lutitas de Chengjian en la serranía de Maotianshan, Provincia de Yunnan, sur de China. Centro y abajo: Un museo construido sobre el sitio fosilífero donde el visitante puede recorrer los afloramientos y ver ejemplares y reconstrucciones de la biota cámbrica del lugar. En 2012 el sitio fue declarado Patrimonio Mundial de la UNESCO.

predadores, como el dinocárido *Anomalocaris*, un artrópodo de alrededor de 60 cm de longitud con una boca ventral provista de poderosos dientes para triturar las presas.

La fauna de **Chengjiang**, encontrada en el Sur de China, se la conoce desde la década del '40, pero trascendió hace relativamente poco tiempo, no sólo por la escasez de estudios paleontológicos sino, principalmente, por el hermetismo de la ciencia china de esos años: las publicaciones científicas tenían poca difusión al exterior y estaban escritas íntegramente en chino! Desde que se reiniciaron las exploraciones se exhumaron alrededor de 20.000 ejemplares correspondientes a más de 100 especies. La calidad de la preservación es igual o superior a la de los fósiles de la Lutita Burgess, con el atractivo adicional de que estos organismos son alrededor de 20 Ma más antiguos que los canadienses (Fig. 4.26). Una edad isotópica en lutitas dio 534 Ma, es decir, la parte superior del Terranoviano (Chang et al., 2007), pero hay otras edades Rb-Sr algo más jóvenes (525 Ma). Uno de los hallazgos notables de esta fauna es *Myllokunmingia*, un auténtico vertebrado de algunos centímetros de longitud con aletas, hendiduras branquiales y paquetes musculares semejantes a los de los peces. Probablemente estaba cercano al linaje que condujo a los agnatos y a los vertebrados con mandíbulas. Un compendio magníficamente ilustrado de los fósiles de Chengjiang fue publicado en el año 2004 por Xiang-guang Hou – el redescubridor del yacimiento en el año 1984 – y otros autores.

El yacimiento excepcional de Sirius Passet, expuesto en algunos fiordos de la costa norte de Groenlandia a 82° de latitud, en pleno Círculo Polar Ártico, fue descubierto recién en 1984. Los fósiles están contenidos en pelitas negras y tienen una preservación muy similar a la de la Lutita Burgess de Canadá y, al igual que en ésta, la fauna está dominada por trilobites. Los fósiles de Sirius Passet, sin embargo, son de la base de la Serie 2, es decir, tienen casi la misma edad que los de Chengjiang (Peel e Ineson, 2011).

Pero la diversificación faunística cámbrica no solamente quedó registrada en estos yacimientos excepcionales sino también en las extensas plataformas carbonáticas de aguas cálidas de Siberia y en las facies mixtas carbonáticas/clásticas de Báltica, Laurentia y Australia. La gran variedad de fósiles descubiertos en estas regiones confirma que los ecosistemas microbianos y las monótonas comunidades ediacarianas compuestas casi exclusivamente por filtradores fijos fueron reemplazados desde el inicio del Cámbrico por asociaciones bentónicas mucho más diversas (Fig. 4.24).

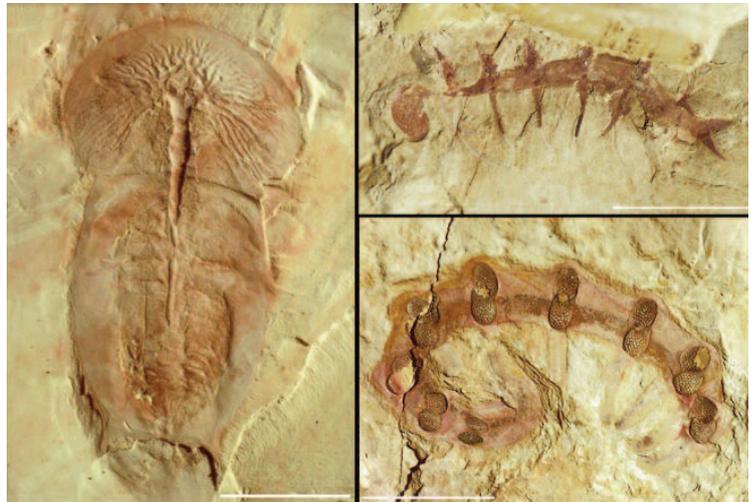


Figura 4.26. Preservación excepcional de la fauna de Chengjiang. A la izquierda el artrópodo trilobitomorfo ciego *Naraoia*, una de las formas emblemáticas de este yacimiento. A la derecha dos lobópodos; arriba: *Hallucigenia* con su hilera dorsal de escleritos con espinas; abajo: *Microdictyon*, caracterizado por poseer nueve pares de escleritos redondos en el dorso y diez pares de apéndices.

Ya en los albores del Cámbrico, en la base del Terranoviano (o 'Nemakit-Daldyniano' de la escala siberiana) se asiste a un episodio generalizado de mineralización de los animales reflejado en la rápida diversificación de las faunas con diminutos esqueletos aragoníticos y calcíticos (SSF) antes mencionadas (Fig. 4.7). Hay que recordar que en el Ediacariano los metazoos con esqueleto mineralizado eran todavía muy escasos (*Cloudina*, *Namapoikia*). En el Cámbrico se diversificaron organismos epifaunales con esqueleto calcificado de mayor tamaño, ya sea fijos al sustrato o móviles, los que construyeron los primeros complejos arrecifales. Entre las formas sésiles había esponjas (incluyendo los arqueociátidos), braquiópodos, equinodermos y diversos moluscos mientras que las móviles estaban representadas por una gran variedad de artrópodos, lobópodos y anélidos (Fig. 4.22). También se diversificaron rápidamente los organismos de hábitos infaunales, tanto móviles como sésiles, lo que marca la transición de sustratos cubiertos de tapices microbianos (*matgrounds*) a sustratos bioturbados por la acción de los cavadores, fenómeno que se identifica como la 'revolución agronómica' (ver § 3.12). En la base del Cámbrico hacen su aparición icnogéneros como *Rhizocorallium* y *Chondrites* que van a perdurar durante todo el Fanerozoico. Del punto de vista de los hábitos alimentarios, ya había filtradores, detritívoros, carnívoros, raspadores y carroñeros. Sin dudas, en el Cámbrico la ocupación del *ecoespacio* o espacio adaptativo fue mucho mayor que en épocas previas (Zhuravlev y Riding, 2001).



Figura 4.27. Especimen de *Apankura machu*, de 38 mm de longitud, en el que se observan claramente la cabeza, los segmentos torácicos con los apéndices locomotores y la región abdominal (de Vaccari et al., 2004).

En Argentina, el primer resto con una preservación excepcional ‘tipo Burgess’ es *Apankura*, un artrópodo encontrado cerca de Tilcara, en la quebrada de Humahuaca, en las lutitas negras de la Formación Santa Rosita del Cámbrico más superior (Furongiano). En el único ejemplar hallado se preservaron las patas, las antenas y las mandíbulas, entre otras estructuras (Fig. 4.27). Se trata de un artrópodo primitivo que estaría en la base de la evolución de otros grupos actualmente muy diversos, como los crustáceos, los miriápodos y los hexápodos (Vaccari et al., 2004). Un hecho sorprendente es que las trazas producidas por este tipo de artrópodos ya habían sido identificadas en capas de ambiente eólico del Cámbrico/Ordovícico de Canadá lo que indica que, mientras la vida se diversificaba en los mares, ya se había iniciado la colonización del medio terrestre. También las aguas dulces estaban siendo pobladas, como lo revela la presencia de excavaciones de metazoos en forma de tubos verticales o en U hallados en areniscas fluviales del Cámbrico Inferior de California (Kennedy y Droser, 2011).

Una conclusión importante es que a principios del Cámbrico la mayoría de los grupos de metazoos ya estaban diferenciados. En consecuencia, puede inferirse que todos los **planes corporales** básicos (menos uno, el de los briozoos, que apareció en el Ordovícico) se originaron en el intervalo de 20-25 Ma que media entre el Ediacario

riano y la fauna de Chengjiang. Este fenómeno, que ocurrió una sola vez en la historia de la vida, se conoce como la **explosión cámbrica**, un verdadero *big-bang* evolutivo. En tiempos posteriores sólo se originaron unas pocas clases de animales y diversos órdenes, pero ningún phylum nuevo y esto plantea uno de los grandes interrogantes de la paleobiología moderna: ¿Cómo se explica que no hayan aparecido nuevos planes corporales en el resto del Fanerozoico?

La **hipótesis ambiental** da mayor peso a los cambios en determinados factores físicos del medio, entre los cuales los más decisivos serían la mayor oxigenación de la atmósfera y océanos, las fluctuaciones en el ciclo del carbono (marcada excursión negativa del δC^{13} cerca del límite Ediacario/Cámbrico) y el calentamiento que se produjo después del último pulso glacial del Proterozoico (glaciación Marinoana). El incremento de O_2 se debería al efecto ultra-invernadero posglacial lo que produjo un catastrófico incremento de la meteorización que no sólo consume CO_2 sino que produce el rápido enterramiento de la materia orgánica inhibiendo su oxidación. Otra causa de la meteorización, según Maruyama et al. (2013) fue el descenso del nivel del mar causado por la hidratación generalizada de la litósfera que subduce (esto asumiendo, como se vio en el capítulo 2, que la subducción de tipo moderno arrancó a fines del Proterozoico). En ambos casos el resultado habría sido un masivo aporte de nutrientes al océano (P, K, Fe) lo que habría incrementado el fitoplancton productor de oxígeno fotosintético. El aumento de oxígeno, además, habría determinado la formación de la capa ozono que protege a los seres vivos de la radiación UV. El problema de estas hipótesis es que la glaciación Marinoana terminó cerca de 100 Ma antes de la explosión cámbrica y que ya en el Ediacario había suficiente oxígeno para sostener organismos de gran talla, por lo que este factor puede considerarse una condición necesaria pero no suficiente para la brusca expansión de la vida.

Otros autores como Campbell y Allen (2008) enfati-

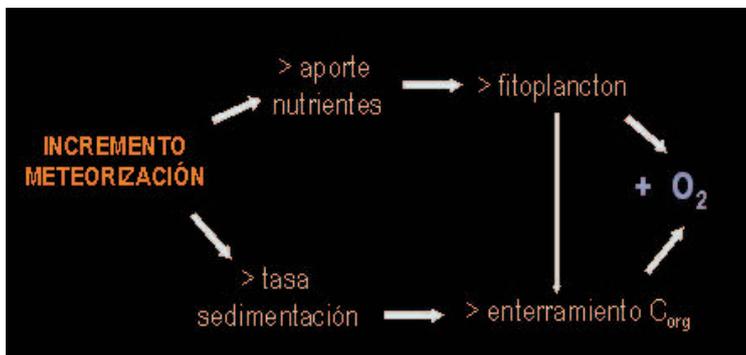


Figura 4.28. Relaciones entre el aumento de la tasa de meteorización y el incremento del oxígeno atmosférico.

zaron el papel de los grandes orógenos, en particular de las llamadas ‘supermontañas transgondwánicas’ de 8000 km de longitud y 1500 km anchura formadas durante la amalgama de Gondwana entre fines del Proterozoico y comienzos del Paleozoico (ver capítulo 3). Estos autores se basan en que las tasas más altas de erosión global ocurren durante las colisiones de grandes continentes. Las montañas emergidas son erosionadas con rapidez produciendo un gran influjo de nutrientes en los océanos lo que produce un aumento de algas y cianobacterias productoras de O₂ por fotosíntesis.

Respecto de estos y otros disparadores físicos y/o ambientales hay que destacar que ninguno de ellos por si mismo puede ser el causante de la explosión cámbrica dado que incrementos de temperatura, cambios en la geoquímica del agua oceánica, aportes de nutrientes por meteorización masiva (ya sea producto de ruptura o de colisión de grandes continentes) se han repetido a lo largo de la historia de la Tierra antes y después del Cámbrico. Además, se trata de eventos de larga duración cuya correlación con la explosión cámbrica es difícil de demostrar (ver Fig. 4.28). A lo sumo pueden haber brindando condiciones ambientales favorables para que actuaran factores biológicos como los que vamos a ver a continuación.

La **hipótesis ecológica** postula que en la transición Proterozoico/Cámbrico había un vasto ecosistema disponible para ser ocupado por los metazoos dado que los únicos habitantes de los mares eran las bacterias, las algas multicelulares y la extraña biota de Ediacara. Esta última, además, experimentó una extinción masiva a fines del Ediacarano por lo que los fondos marinos ofrecían oportunidades para sustentar las más variadas formas de vida. En definitiva, no había competencia con otros seres para ocupar un determinado nicho ecológico. Esta situación no volvió a repetirse en la historia de la vida pues los ecosistemas nunca más volvieron a quedar totalmente despoblados, ni siquiera después de las extinciones más severas como la de fines del Pérmico.

Un factor fundamental que impulsó la ocupación de nuevos hábitats habría sido el surgimiento de los predadores carnívoros, los que se alimentaban de la fauna del fondo marino. Algunos fueron de gran talla, como *Anomalocaris*. La predación favoreció selectivamente la mayor movilidad como forma de escape y, con ello, el desarrollo de una visión más perfeccionada. También favoreció por selección natural el incremento de la talla y el desarrollo de mecanismos defensivos tales como los

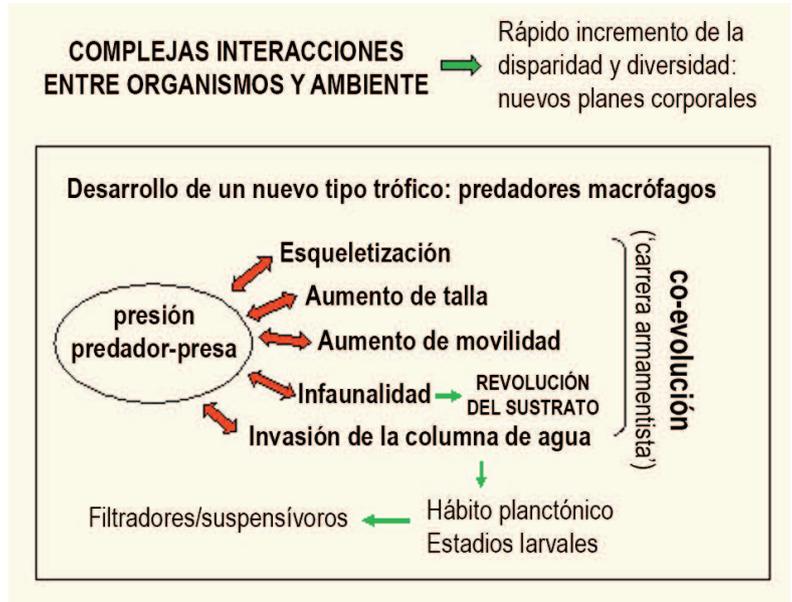
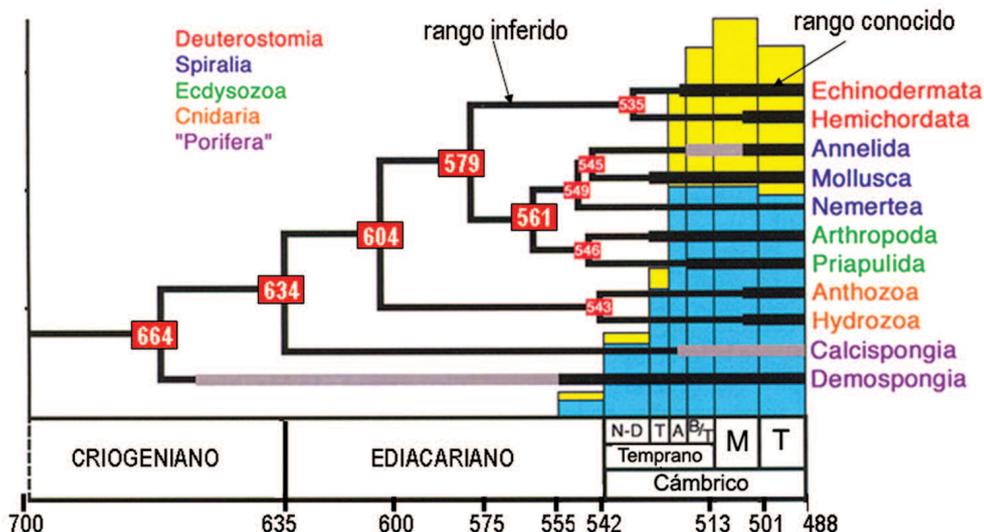


Figura 4.29. Hipótesis ecológica de la explosión evolutiva cámbrica. Las flechas rojas indican posibles interacciones (retroalimentación positiva o *feedback*) y las flechas verdes señalan algunas consecuencias de las mismas.

esqueletos mineralizados. En este marco, el desarrollo del hábito infaunal no sólo fue una estrategia de protección sino que además permitió el aprovechamiento de recursos alimentarios hasta ahora no utilizados. Esto dio lugar a una verdadera ‘carrera armamentista’ biológica (mayor predación → mejor defensa → mejores técnicas de predación, y así sucesivamente) la que, en definitiva, generó mecanismos de coevolución. Por otra parte, puede haber impulsado el hábito planctónico y el desarrollo de una etapa larvaria pelágica en las formas bentónicas. Las larvas habrían marcado el inicio del zooplankton, el que por su tamaño es el alimento de los invertebrados filtradores grandes como los cnidarios, briozoos y braquiópodos. Las complejas interacciones entre todos estos factores (*feedback*) se representan esquemáticamente en la Fig. 4.29.

La **hipótesis genómica** es radicalmente distinta pues tiene una base enteramente ‘biológica’ y no ‘ambiental’, aunque no es incompatible con las anteriores dado que los factores ecológico/ambientales y biológicos pueden haber operado en forma conjunta. La hipótesis genómica sostiene que los organismos fueron desarrollando, a través de la evolución, sistemas de control del desarrollo embrionario, una adquisición que apareció recién con la multicelularidad. Actualmente, se sabe que los llamados genes *homeóticos* producen proteínas que determinan no sólo la función que van a cumplir las nuevas células que se están formando sino también la posición que van a ocupar en el cuerpo. Los genes *hox*, por ejemplo, controlan la posición de las estructuras a lo

Figura 4.30. Filogenia y edad de la divergencia de los grandes grupos de animales (indicada por los rectángulos rojos). Las edades fueron calculadas a partir de secuencias de ADN de los grupos vivientes. En amarillo las clases y en azul los órdenes que aparecen en cada intervalo de tiempo (modificado de Peterson et al., 2004).



largo del eje anteroposterior del organismo. Una alteración (o mutación) de estos genes puede inducir, por ejemplo, el desarrollo de una pata en el lugar donde debía formarse una antena. Se infiere que, al principio, cuando el sistema homeótico era todavía incipiente, podían ocurrir alteraciones drásticas del plan corporal, pero una vez que los patrones de desarrollo terminaron de estructurarse, es decir se volvieron más inflexibles, el rango de innovaciones posibles quedó muy acotado. De este modo, una vez que en el comienzo del Cámbrico se establecieron los planes corporales típicos de cada phylum (esponjas, moluscos, equinodermos, artrópodos, etc.) los caminos de la evolución quedaron definitivamente marcados y las innovaciones evolutivas posteriores se limitaron a la 'invención' de nuevas funciones para órganos o estructuras ya existentes, como la transformación de los miembros anteriores de los tetrápodos en alas. Las principales novedades evolutivas estuvieron ligadas a adaptaciones clave que sirvieron para invadir nuevos nichos ecológicos, como la transformación de la vejiga natatoria de los peces (un órgano de flotación) en un pulmón para tomar oxígeno del aire, o la transformación de las aletas natatorias pares en miembros locomotores. En todos los casos, esta 'reinención' de la función de ciertos órganos tuvo una extraordinaria trascendencia evolutiva pues permitió la colonización de ambientes deshabitados o, en otros casos, el regreso al ambiente acuático de animales cuyos antecesores remotos fueron formas marinas.

En la biología moderna los **relojes moleculares** se están utilizando cada vez más para fechar los momentos de divergencia entre grupos de organismos emparentados (clados), sean estos animales, bacterias o plantas, y permiten verificar el grado de correspondencia que hay entre este dato biológico obtenido en formas vivientes

y las evidencias paleontológicas. El método consiste en detectar las pequeñas mutaciones que ocurrieron en las secuencias de proteínas de los ácidos nucleicos, como el ARN. Dado que son selectivamente neutras, la selección natural no las elimina y se fijan en el genoma. La teoría del reloj molecular sostiene que estas mutaciones (o sustituciones) ocurren, en promedio, a una tasa constante, por lo que la magnitud de las diferencias entre los ácidos nucleicos de dos taxones es función del tiempo transcurrido desde el momento en que se produjo la divergencia evolutiva.

Los primeros datos sugerían que la separación inicial de los grandes grupos de animales ocurrió hace alrededor de 1000 Ma, pero estimaciones más recientes indican que los planes corporales básicos se diferenciaron en el Ediacariano, entre los 600 Ma y los 535 Ma (Peterson et al., 2005) (Fig. 4.30). Primero se produjo la separación de los poríferos (parazoos) de los restantes grupos (metazoos). Luego, hacia los 579 Ma, inmediatamente después de la glaciación Gaskiers, se separó el linaje de los organismos con simetría bilateral (Bilateria). Los cordados y los vertebrados se habrían separado en la base del Cámbrico, a los 535 Ma. Así, tanto las evidencias moleculares de los organismos vivientes como el registro paleontológico señalan que los distintos phyla se originaron en el lapso Neoproterozoico-Cámbrico basal, confirmando la explosión evolutiva cámbrica. Recordemos que los embriones de metazoos y los pequeños organismos de Doushantuo tienen 575-550 Ma, y que en ese momento ya hay registro de trazas fósiles dejadas por organismos bilaterales relativamente complejos.

A modo de síntesis se puede decir que las principales innovaciones evolutivas producidas durante la explosión cámbrica (tomando como referencia la fauna de Ediacara) fueron el desarrollo de esqueletos minera-

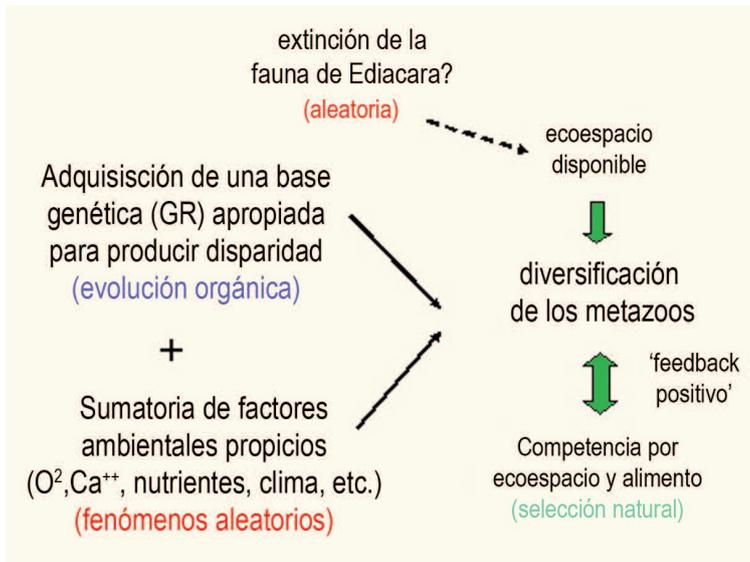


Figura 4.31. Hipótesis integrada de los factores que habrían promovido la explosión cámbrica GR: Genes reguladores

hipótesis biológicas como la revolución del sustrato y la presión predador-presa, que pueden hacer caer en la trampa del ‘huevo y la gallina’ al considerar a las ‘consecuencias’ como ‘causas’ (Zhang et al., 2014). La pregunta final, para complicar un poco más el tema es ¿por qué la explosión cámbrica ocurrió justamente en ese momento?. La respuesta no es para nada sencilla, pero la que aparece como más lógica es que fue en ese lapso de tiempo y no en otro cuando se combinaron de manera aleatoria una serie de factores ambientales y biológicos propicios. O sea que puede entenderse como el resultado fortuito de la sumatoria de un cúmulo de procesos estocásticos (Fig. 4.31). Hay que tener en cuenta que en la naturaleza hay fenómenos que suman sus efectos cuando entran en fase produciendo un resultado cualitativamente distinto a la mera suma de cada fenómeno tomado por separado. Esto es muy claro en climatología pero de algún modo es aplicable a todas las ciencias naturales.

lizados, la aparición de los predadores, la invasión del dominio pelágico y la adquisición de hábitos infaunales. La aparición de un esqueleto rígido fue una innovación evolutiva clave pues, además de servir de defensa frente a los predadores, constituyó el sostén de los órganos y brindó puntos de apoyo al sistema muscular permitiendo un rápido incremento del tamaño corporal. Otra forma de protección del ataque de los predadores fue el hábito de vida infaunal. Los fondos del Cámbrico inferior fueron fuertemente bioturbados por organismos cavadores (radiación de los bilingües), lo que ventiló los sedimentos y cambio los gradientes redox.

En un balance final sobre **las causas de la explosión cámbrica**, las hipótesis de mayor poder explicativo son las de base biológica, probablemente una síntesis entre la hipótesis genómica y la ecológica. Entre los factores físicos el oxígeno debe haber jugado un papel importante haciendo habitables ambientes anóxicos como los fondos marinos y también proporcionando suficiente combustible para el incremento de tamaño. Esto implicó la aparición de diferentes estrategias para su captación del medio (branquias, sistema circulatorio, etc.). El mejoramiento climático posglacial no sólo no ofrece una explicación del aumento de disparidad sino que ni siquiera hay sincronismo pues fue 70-100 Ma anterior a la explosión cámbrica. En todo caso el desenglazamiento brindó un ambiente más favorable para la vida dado que la diversificación fue más marcada en las plataformas calcáreas tropicales. Las fuertes fluctuaciones del ciclo del carbono, por otra parte, indicarían interrupciones ambientales y serían el resultado de la actividad de la biota y no la causa. Esto también es válido para algunas

4.7 LA RADIACIÓN BIÓTICA ORDOVÍCA

Así como la explosión cámbrica condujo a un incremento de la **disparidad** (aparición de nuevos planes corporales) la subsiguiente tendencia de la evolución fue al aumento de la **diversidad**, o sea la multiplicación de géneros, familias y superfamilias, raramente de clases y órdenes, ningún filum. Durante el Ordovícico el número de familias se triplicó en pocos millones de años y el de las especies se cuadruplicó. Este incremento exponencial de la biodiversidad se conoce como la **Radiación Ordovícica** (Fig. 4.2) y constituye el punto de partida de la llamada ‘Fauna Evolutiva Paleozoica’. En la bibliografía a menudo aparece mencionada como GOBE, acrónimo del inglés *Great Ordovician Biodiversification Event*. No se trata de un evento independiente de la explosión cámbrica sino de su continuación en el tiempo. En el Ordovícico se diversificaron los organismos epifaunales fijos y filtradores, como los briozoos, los braquiópodos articulados, los bivalvos y los equinodermos (Fig. 4.33). También lo hicieron los organismos epifaunales móviles herbívoros y carnívoros como los gastrópodos. Una completa reseña de las variaciones de la diversidad de los distintos grupos de organismos durante esta radiación fue editada por Webby et al. (2004).

Aun cuando a fines del Cámbrico se extinguieron algunos órdenes de trilobites, en el Ordovícico siguieron siendo importantes tanto en el número de individuos como en la variedad de tipos morfológicos, especialmente dentro del heterogéneo grupo de los pticopáridos. Los trilobites ocuparon los roles de epifaunales carnívoros e

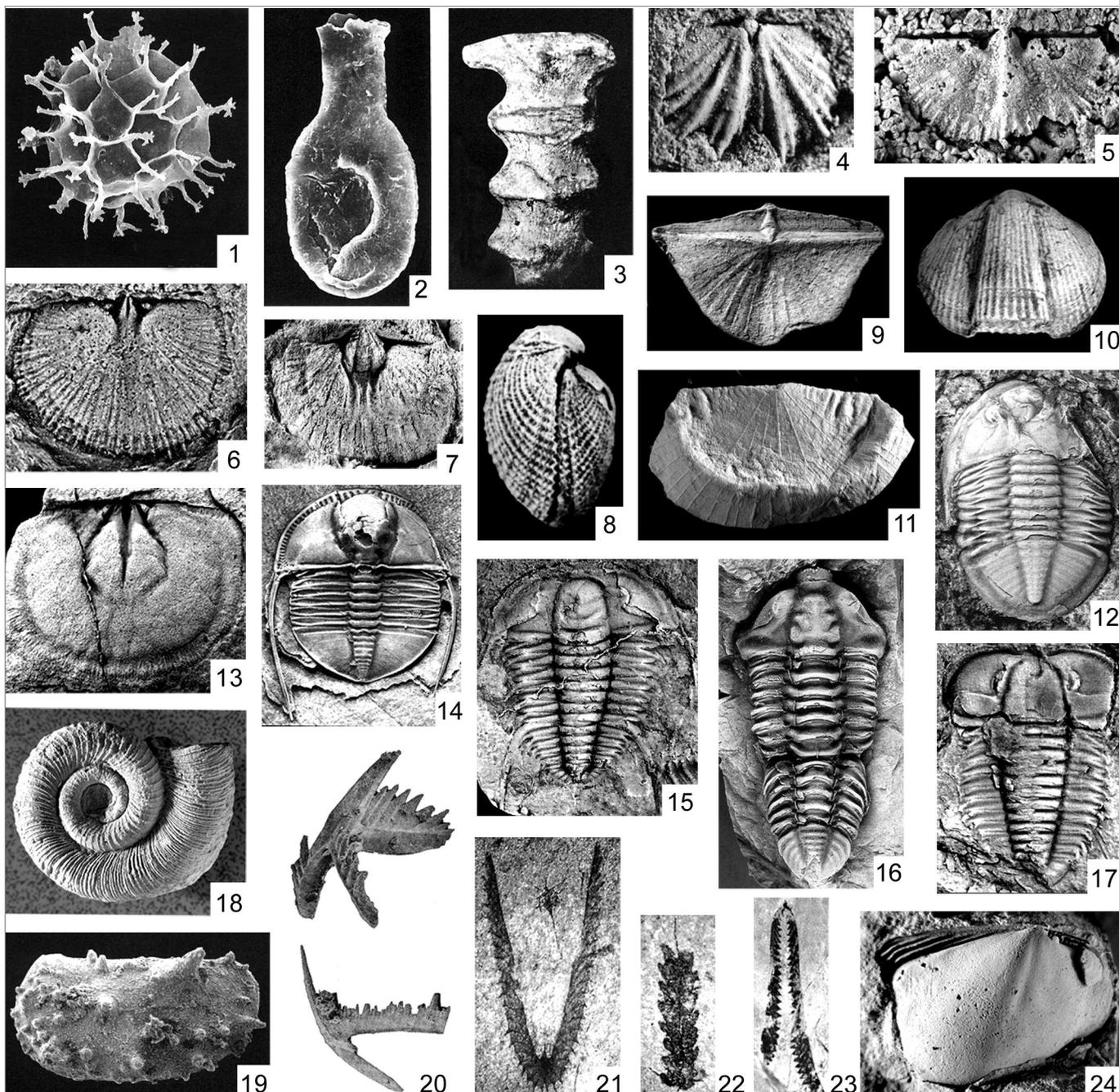


Figura 4.32. Algunos fósiles típicos del Cámbrico Tardío y Ordovícico. 1. *Timofeevia phosphoritica* (acritarco del Cámbrico Superior de España); 2. *Lagenochitina obeligitis* (quitinozoo de la Formación Barrios, Ordovícico Medio de España); 3. *Archaeoscyphia pulchra* (esponja del Ordovícico Medio de la Formación San Juan, Argentina); 4. *Kvania primigenia* (braquiópodo del Cámbrico Superior, Formación Lampazar, NO Argentina); 5. *Monorthis* sp. (braquiópodo del Ordovícico Inferior, Formación Quebrada Grande, Cordón de Lila, N de Chile); 6. *Tissintia simplex* (braquiópodo de la Formación Contaya, Darriwiliano, Perú); 7. *Ffynnonia famatinensis* (braquiópodo del Ordovícico Inferior de la Sierra de Famatina, NO Argentina); 8. *Productorthis cienagaensis* (braquiópodo del Darriwiliano de la Precordillera Argentina); 9. *Leptella alata* (braquiópodo de la Formación San Juan, Ordovícico Medio, Precordillera de Argentina); 10. *Bicuspina deflecta* (braquiópodo de la Formación Las Plantas, Sandbiano, Precordillera de Argentina); 11. *Inversilla* (Reinversella) *arancibiai* (braquiópodo de la Formación San Juan, Darriwiliano, Precordillera Argentina); 12. *Merlinia megacantha* (trilobite del Ordovícico Medio, Dapingiano, Sierra de Famatina); 13. *Heterorthis alternata* (braquiópodo del Ordovícico Superior de Marruecos); 14. *Incaia deormacheai* (trilobite del Ordovícico Medio de la Precordillera de Argentina); 15. *Parabolina* (Neoparabolina) *frequens* (trilobite del Furongiano del NO de Argentina y Bolivia); 16. *Neseuretus tristani* (trilobite del Ordovícico Medio de Ibero-Armórica); 17. *Jujuyaspis keideli* (trilobite del Ordovícico Inferior, Tremadociano, del NO de Argentina y Bolivia); 18. *Malayaspira* sp. (gastropodo del Ordovícico Medio de la Precordillera de San Juan); 19. *Sohniella spinosa* (ostrácodo del Ordovícico Medio de la Precordillera Argentina); 20. Elementos del conodont *Oepikodus evae* (Ordovícico Inferior, Floiano); 21. *Parisograptus caduceos* (graptolito del Ordovícico Medio de la Precordillera Argentina). 22. *Undulograptus austrodentatus* (graptolito del Ordovícico Medio de la Precordillera Argentina). 23. *Didymograptellus bifidus* (graptolito del Ordovícico Inferior del NO de Argentina); 24. *Catamarcaia chaschuilensis* (bivalvo del Ordovícico Medio de la Sierra de Famatina).

infaunales detritívoros y algunos incluso adoptaron la vida pelágica. Otros, como los nautiloideos, desempeñaron el rol de predadores pelágicos, mientras que los conodontes y los graptolitos adoptaron el hábito planctónico. Estos últimos, que eran formas coloniales, probablemente tuvieron la capacidad de controlar la profundidad a la cual vivían, ya sea en forma activa o pasiva (Cooper et al., 2012). Finalmente, los corales y los estromatoporoides reemplazaron a los arqueociátidos en el rol de constructores de arrecifes, aun cuando durante la primera parte del Ordovícico los principales formadores de biohermos fueron las esponjas y los calcimicrobios.

Como consecuencia de esta diversificación, las comunidades ordovícicas fueron más complejas que las del Cámbrico y la cantidad de nichos ecológicos ocupados fue mayor. En la Figura 4.33 se muestra la reconstrucción de una típica comunidad marina de aguas cálidas (el ejemplo corresponde a la plataforma carbonática de la Precordillera argentina) y de comunidades distintivas de los ambientes clásticos y volcanoclásticos de aguas

frías y templadas. Nótese que estas últimas eran notablemente menos diversas y estaban dominadas por trilobites, por lo que eran más similares a las comunidades cámbricas que a las comunidades ordovícicas de aguas cálidas (Sánchez y Waisfeld, 1995; Waisfeld et al., 2003).

La diversificación de los organismos con esqueleto se percibe también en los estudios tafonómicos: en el transcurso del Ordovícico se verifica un claro aumento del espesor, extensión lateral y complejidad interna de las concentraciones de esqueletos fósiles (comúnmente llamadas coquinas). Del punto de vista de su composición, las concentraciones pasaron de ser dominadas por trilobites en el Cámbrico a ser dominadas por braquiópodos en el Ordovícico. Otra tendencia bien definida a través del Ordovícico es al aumento en la intensidad y profundidad de la bioturbación, lo que revela una diversificación creciente de los organismos infaunales con el fin de ocupar una porción del ecoespacio aún poco explotada (Droser y Bottjer, 1989; Sheehan, 2001).

A partir del Neoproterozoico, pero especialmente a partir del Cámbrico, hay una rápida expansión del **fito-**

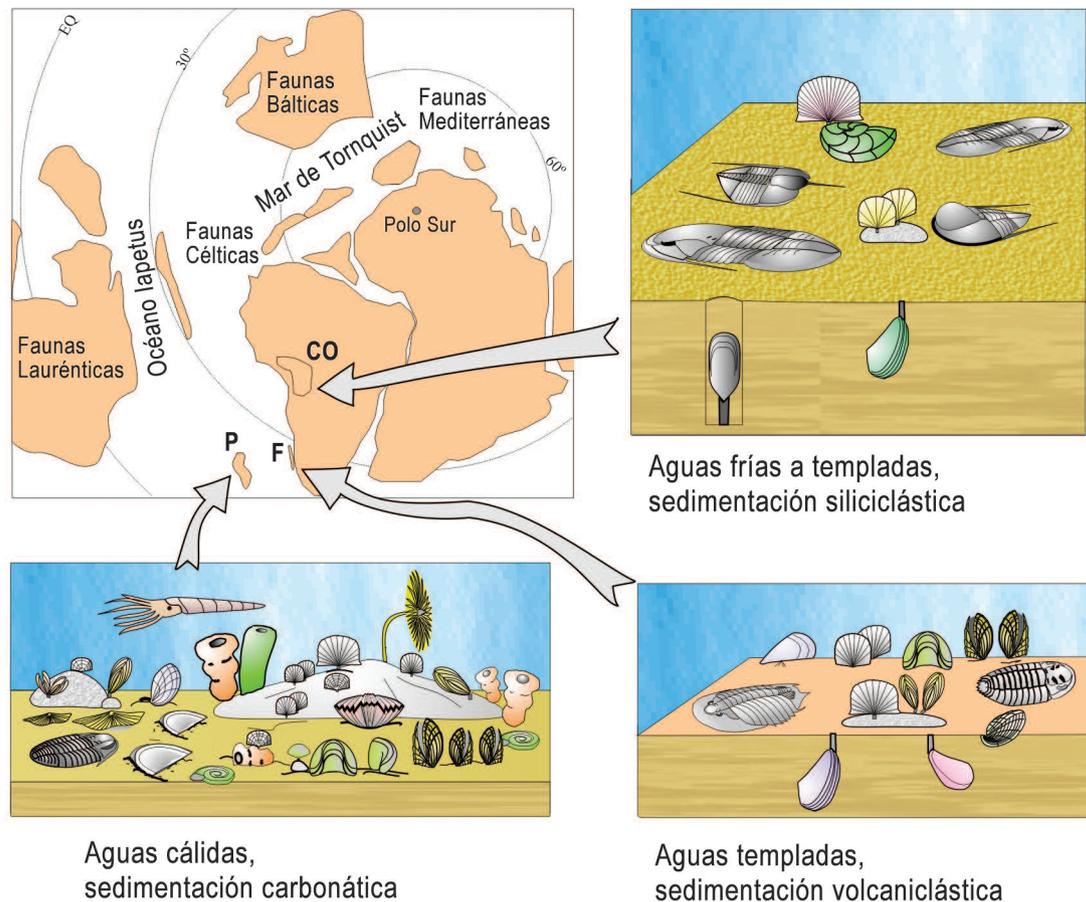


Figura 4.33. Principales provincias de braquiópodos durante el Ordovícico Medio. Los diagramas muestran reconstrucciones de comunidades típicas de la Precordillera argentina (P), cuenca de Famatina (F) y Cordillera Oriental del NO de Argentina y Bolivia (CO) (de Sánchez et al., 2003).

plancton, esencialmente de las acritarcas, nombre informal que incluye microorganismos de pared orgánica de afinidades desconocidas, probablemente emparentados con los actuales dinoflagelados (Fig. 4.32). El fitoplancton constituye la base de la cadena trófica de los océanos, de allí su enorme importancia para el desarrollo de otros grupos de organismos que se alimentan de ellos. El Ordovícico se caracterizó por un clima cálido, niveles del mar altos e intensa actividad orogénica y volcánica, lo que produjo un alto influjo de nutrientes hacia los océanos. La combinación de estos factores fue favorable para la proliferación del fitoplancton, que alcanzó su clímax en el Ordovícico Medio (Darriwiliano) con casi 500 especies. Esto habría producido importantes cambios en la cadena trófica al posibilitar el desarrollo del zooplancton, representado por los quitinozoos (posibles huevos de un organismo planctónico desconocido, el ‘animal quitinozoo’), los graptolitos planctónicos y los artrópodos filocáridos. La proliferación del fitoplancton también permitió la aparición de la etapa larvaria en algunos animales bentónicos, en particular en los gastrópodos y braquiópodos, pues les sirvió de alimento.

Otra consecuencia importante de la abundancia de fito y zooplancton fue la rápida diversificación de los organismos suspensívoros (por ej. braquiópodos y briozoos) que se alimentan de las partículas de materia orgánica que se decantan en el fondo marino. Según algunos, la expansión del fitoplancton actuó como disparador de la radiación faunística ordovícica (Servais et al., 2008), aunque es probable que no haya habido un único factor clave sino una conjunción de diversos eventos físicos y biológicos (evolutivos) que interaccionaron en cierto momento produciendo la rápida diversificación de la vida marina.

En el Ordovícico también se produjo la radiación sobre tierra firme de las **plantas terrestres** o embriófitas. Hasta no hace mucho, las evidencias más antiguas de plantas terrestres eran del Silúrico Medio, pero luego se encontraron restos de esporangios y criptosporas en el Ordovícico Superior de Omán, en la Península Arábiga. Cabe aclarar que el hallazgo de esta clase de esporas, por sus características morfológicas, indica por sí sola la presencia de plantas terrestres, aun cuando no se hayan preservado las hojas u otros restos macroscópicos. Recientemente, se descubrieron las criptosporas más antiguas del mundo en estratos del Ordovícico Medio de la Sierra de Zapla, en el NO de Argentina (Rubinstein et al., 2010). El origen de las plantas terrestres hay que rastrearlo en algún grupo de algas verdes multicelulares que habitaron cuerpos de agua dulce al comienzo del Paleozoico, pero su antecesor directo sería algún grupo emparentado con las briófitas (musgos) vivientes.

La terrenalización de las plantas tuvo como consecuencia la aceleración de los procesos de meteorización, la estructuración de los suelos y el desarrollo de comunidades microbianas. Además, la radiación de las plantas afectó el ciclo del carbono y produjo un rápido incremento del oxígeno en la atmósfera alterando el clima de forma irreversible. Esto está reflejado en las características de los sistemas aluviales paleozoicos en los que hay un claro incremento en la proporción de sedimentos finos (fangolitas, limolitas) a partir del Ordovícico Medio. Esto indica un paulatino reemplazo de ríos de tipo entrelazado con abundante carga de lecho por ríos de cauces más sinuosos. Se infiere que este cambio se produjo por la fijación de los suelos por las raíces vegetales y el entrapamiento de los sedimentos finos. Sin embargo, recién alrededor del límite Silúrico/Devónico aparecen en el registro estratigráfico evidencias de ríos típicamente meandriformes con clara acreción lateral. El desarrollo de sistemas aluviales asociados con capas de carbón estuvo directamente relacionado con la diversificación de las plantas vasculares de porte arbóreo en el Carbonífero y Pérmico (Davies y Gibling, 2010).

4.8 EL PROVINCIALISMO DE LOS TRILOBITES Y LOS BRAQUIÓPODOS

Uno de los mayores problemas para establecer correlaciones intercontinentales en el Cámbrico es el marcado provincialismo que experimentaron los trilobites desde sus inicios. Ya en el Cámbrico basal se pueden reconocer dos dominios faunísticos bien definidos, el de los **olenéllidos** y el de los **redlíchidos**, cuyos nombres provienen de los dos subórdenes de trilobites que los caracterizan (Fig. 4.34). El hecho de que a poco de comenzado el Cámbrico ambos grupos ya estaban diferenciados permite inferir que el origen de los trilobites y su radiación temprana ocurrieron antes, muy posiblemente en el Proterozoico terminal. La separación de los dominios de los olenéllidos y los redlíchidos se interpreta como producto de un evento de vicarianza (ver § 1.12) inducido posiblemente por la ruptura de Pannotia hacia los 550-600 Ma (Fig. 4.16). Como consecuencia, el linaje de los olenéllidos quedó restringido a Laurentia, Siberia y Báltica, mientras que el de los redlíchidos quedó confinado a las plataformas de Australia, Antártida y China. Unas pocas áreas, como el norte de África y el sur de Europa, contienen faunas mixtas. El análisis filogenético de los trilobites permite deducir que la extensa área habitada por el Dominio de los olenéllidos comenzó, a su vez, a separarse, generándose nuevas barreras geográficas. Por un lado, se separaron Norteamérica y Groenlandia originando la *Provincia Pacífica*. Por el otro lado, Báltica, el norte de África (Marruecos), Avalonia, Armó-

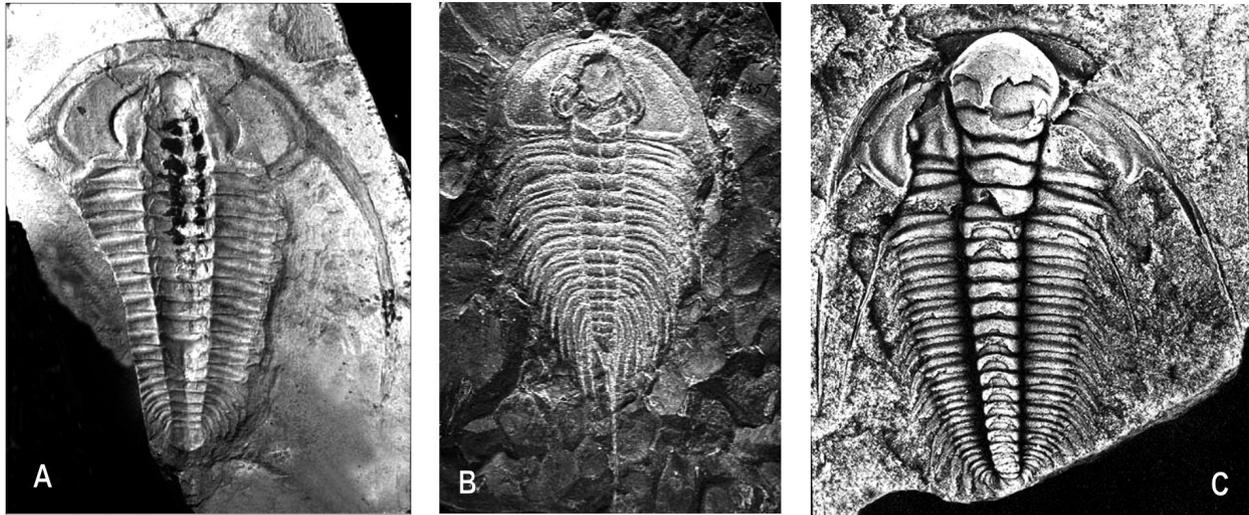


Figura 4.34. Trilobites representativos de las regiones paleobiogeográficas del Cámbrico Temprano. A. *Eoredlichia* (Dominio de Redlichidos), B. *Olenellus* (Provincia Pacífica) y C. *Paradoxides* (Provincia Acadobáltica).

rica (España, Cerdeña, Montaña Negra) y Perúnica forman otra entidad distintiva por sus trilobites, la *Provincia Acadobáltica* (Meert y Lieberman, 2004). Las faunas Bálticas, sin embargo, muestran afinidades más estrechas con las del este y noroeste de Laurentia, por lo que su separación debió ser algo posterior.

Los braquiópodos son muy escasos en el Cámbrico y sólo alcanzaron una moderada diversificación hacia fines de ese sistema, especialmente en áreas tropicales. Durante el **Ordovícico**, tanto los trilobites como los braquiópodos desarrollaron un endemismo marcado, al igual que otros organismos bentónicos como las esponjas, briozoos y bivalvos. Incluso, formas planctónicas como los graptolitos se segregaron en dos grandes provincias faunísticas, la **Pacífica**, relegada a los mares tropicales, y la **Atlántica**, a latitudes mayores de 30°. En este caso es evidente que el factor primario que reguló su distribución fue la temperatura de las aguas superficiales. El provincialismo en las faunas bentónicas fue más marcado y complejo debido a la gran fragmentación continental. En los braquiópodos, por ejemplo, se pueden reconocer al menos cuatro entidades biogeográficas distintas (Fig. 4.33). Una de ellas es la Provincia **Báltica**, caracterizada por ciertas familias que son casi enteramente endémicas de esta región. Los trilobites que la habitaron también fueron marcadamente endémicos, especialmente los asáfidos, de allí el nombre de 'provincia de Asáfidos' con que se la definió originalmente, aun cuando incluye numerosos géneros distintivos pertenecientes a otras familias de trilobites. Otra provincia de braquiópodos es la **Céltica**. Los géneros endémicos que la caracterizan están presentes en las sucesiones volcánicas que se supone son vestigios de islas volcánicas interiores al Océano Iapetus o cadenas insulares cer-

canas a sus márgenes, en latitudes intermedias y altas. También están presentes en unidades clásticas y aún carbonáticas (Neuman, 1984; Neuman y Harper, 1992). La localidades típicas de la provincia Céltica son Gales (parte de Avalonia) y la región central de Terranova (también parte de Avalonia). Como veremos más adelante, braquiópodos de este tipo están presentes en el Sistema de Famatina y en la Precordillera de Cuyo, en el oeste de Argentina (§ 4.16). Una tercera entidad paleobiogeográfica es la Provincia **Toquima-Table Head**, cuyo nombre proviene de las localidades de Laurentia donde fue definida: Toquima en el *Great Basin* de Nevada y Table Head en los Apalaches canadienses. Esta provincia estuvo confinada a aguas cálidas e incluye las ricas faunas que habitaron las plataformas carbonáticas que bordearon Laurentia en el Ordovícico Inferior y Medio, aunque elementos de esta provincia también están presentes en otros continentes de posición ecuatorial, como Australia o Siberia, o en microplacas como el terreno Precordillera. Laurentia se caracterizó, además, por numerosos géneros de trilobites de la familia Bathyruridae (de allí el nombre de Provincia de Batiúridos), los que estuvieron confinados a la región de aguas más someras de las plataformas carbonáticas.

La región peripolar de Gondwana está caracterizada por asociaciones de braquiópodos de baja diversidad, ricas en linguliformes (inarticulados) y con relativamente pocos taxones endémicos de 'articulados', como por ejemplo *Nereidella* y *Poramborthis* en Armórica y Perúnica e *Incorthis* en Marruecos, Bolivia y Argentina. Recién en el Ordovícico Medio se definió claramente la Provincia **Mediterránea** (también llamada Bohémica) que abarca Ibero-Armórica, Cerdeña, Perúnica, norte de África, Bolivia y noroeste de Argentina, Bolivia y

sur de Perú. Sus localidades más típicas son la cuenca de Praga de la República Checa y los montes Anti-Atlas de Marruecos (Fig. 4.33). Los braquiópodos mediterráneos son referidos también a la Fauna de *Drabovia-Aegiromena*, nombre que alude a dos de los géneros más distintivos de esta provincia (Havlíček y Branisa, 1980; Havlíček, 1986). En las facies clásticas litorales, los trilobites y los braquiópodos fueron poco diversos. Estas asociaciones suelen referirse a la Fauna de *Neseuretus*, en alusión a uno de los géneros que caracterizó el sector de aguas frías de Gondwana (Fig. 4.33). En el transcurso del Ordovícico, el número de trilobites endémicos de la región Mediterránea (denominada también Provincia de *Selenopeltis*) se incrementó notablemente, en especial de los caliménidos y dalmanítidos, que fueron los grupos más distintivos.

En el Ordovícico Tardío el endemismo de las faunas bentónicas decreció paulatinamente. En el Sandbiano-Katiano se desarrolló a escala global una comunidad especial de braquiópodos de aguas profundas conocida como Fauna de *Foliomena*. Pero a fines del Ordovícico, en el Hirnantiano, floreció una fauna de braquiópodos muy peculiar, la **Fauna de *Hirnantia*** (el nombre alude al género más característico), que alcanzó su clímax durante la glaciación de fines del Ordovícico (Fig. 4.38). Esta fauna habitó aguas frías a templadas, bien oxigenadas, en una amplia gama de sustratos (fangosos, arenosos o carbonáticos). Su diversidad, sin embargo, decreció notablemente en las zonas peripolares, como por ejemplo en Marruecos, en el norte de África. En las regiones próximas al ecuador, como Laurentia y Báltica, por el contrario, proliferaron comunidades de braquiópodos mucho más diversas, las que son referidas a la Provincia Edgewood.

En general, las facies clásticas portadoras de la fauna de *Hirnantia* son sucedidas por pelitas negras de la biozona de *Glyptograptus persculptus*, la última del sistema Ordovícico. Esto llevó a especular, como se discute más adelante, que una de las razones de la extinción del Ordovícico terminal fue la creciente anoxia de las aguas de las plataformas debida al rápido ascenso del nivel del mar por efecto del deshielo.

4.9 TERRANOVA, BÁLTICA Y LA HISTORIA DEL OCÉANO IAPETUS

Las secciones estratigráficas del Cámbrico y Ordovícico de Inglaterra y sur de Escocia yacen en discordancia angular debajo del *Old Red Sandstone* (Viejas Areniscas Rojas) de edad Devónica (Fig. 5.14). Esa discordancia es producto de la **orogenia Caledónica**. En Europa, esta orogenia afectó, además de Gran Bretaña, el sector norte de la península Escandinava, donde recibe el nombre de orogenia Escándica. Sus efectos son también patentes

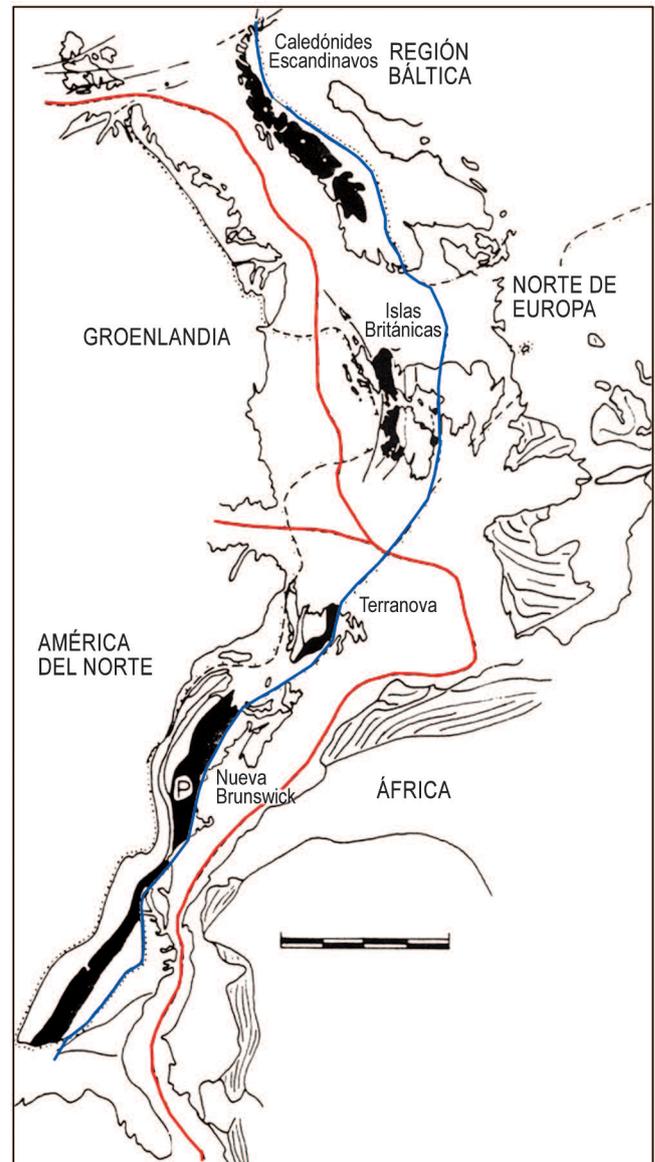


Figura 4.35. Distribución geográfica del orógeno Caledónico-Apalachiano (en negro). La línea azul señala la probable zona de sutura del cierre del Océano Iapetus. La línea roja corresponde a la zona de apertura del Océano Atlántico en el Mesozoico. Nótese que en Terranova una parte de Avalonia quedó soldada a América del Norte mientras el sector norte de las Islas Británicas es un remanente de Laurentia (modificado de Neuman y Max, 1989).

en el NE del actual continente Norteamericano, especialmente en la península de Terranova y, hacia el sur, en Nueva Brunswick y Nueva Inglaterra hasta Cape Cod. Dado que estas áreas están situadas a lo largo de los Apalaches, este cinturón de deformación se conoce como 'Orógeno Caledónico-Apalachiano' (Fig. 4.35).

El geólogo canadiense Tuzo Wilson, de la Universidad de Toronto, fue el primero en advertir que en la región de Avalon, situada en el sector oriental de Terra-

nova (*Newfoundland*), las rocas cámbricas tienen afinidades faunísticas y litofaciales con Gondwana y no con la adyacente plataforma carbonática norteamericana, como indicaría la lógica. Otro hecho que llamó su atención fue que entre esta plataforma y la región de Avalon hay un cinturón de ofiolitas coronado por turbiditas, chert y rocas volcánicas con fósiles marinos correspondientes a arcos volcánicos desarrollados sobre corteza oceánica (es la Zona de Dunnage). Además, en esta zona central de Terranova hay potentes *mélanges* tectónicas o complejos olistostrómicos con bloques de más de 1 km de longitud que representarían antiguos complejos de subducción. Este conjunto de evidencias llevó a Tuzo Wilson a publicar en 1966 un trabajo en la revista *Nature* denominado *Did the Atlantic close and then re-open?* (El Atlántico ¿se cerró y luego se reabrió?). El postulado básico de ese trabajo es que entre el margen de Laurentia y el terreno Avalon hubo una cuenca oceánica que se cerró en el Paleozoico. El océano desaparecido se denominó, al principio, 'Océano Proto-Atlántico' pero luego se adoptó la denominación de **Océano Iapetus** dado que este océano paleozoico no tuvo relación con la historia del Atlántico actual. En definitiva, la zona de Dunnage representaría la sutura entre los dos continentes que colisionaron: Avalonia (parte de Europa) y Laurentia. La zona de ruptura que abrió el Atlántico norte en el Jurásico (línea roja de la Fig. 4.35) no coincidió exactamente con el recorrido de la sutura paleozoica (línea azul), razón por la cual el bloque 'europeo' Avalonia pasó a formar parte del continente norteamericano. Haber comprendido que los océanos pueden cerrarse consumiéndose en las zonas de subducción y luego abrirse nuevamente por una ruptura continental es uno de los conceptos más profundos y explicativos de las ciencias geológicas. Este fenómeno recibió el nombre de **ciclo de Wilson** en homenaje a quien propuso la hipótesis.

Las Islas Británicas también son un *collage* de terrenos. Hacia el sur, Gales y regiones vecinas comparten con la región de Avalon de Terranova los mismos trilobites cámbricos de tipo Europeo y por ello se las considera parte del continente de **Avalonia**. Estas faunas indican, además, que durante el Cámbrico – y al menos hasta comienzos del Ordovícico – Avalonia fue parte del norte de Gondwana, si bien es difícil establecer el sitio exacto de su procedencia. En cambio, en el norte de Irlanda y noroeste de Escocia hay lutitas calcáreas y calizas de aguas cálidas con faunas de trilobites olené-

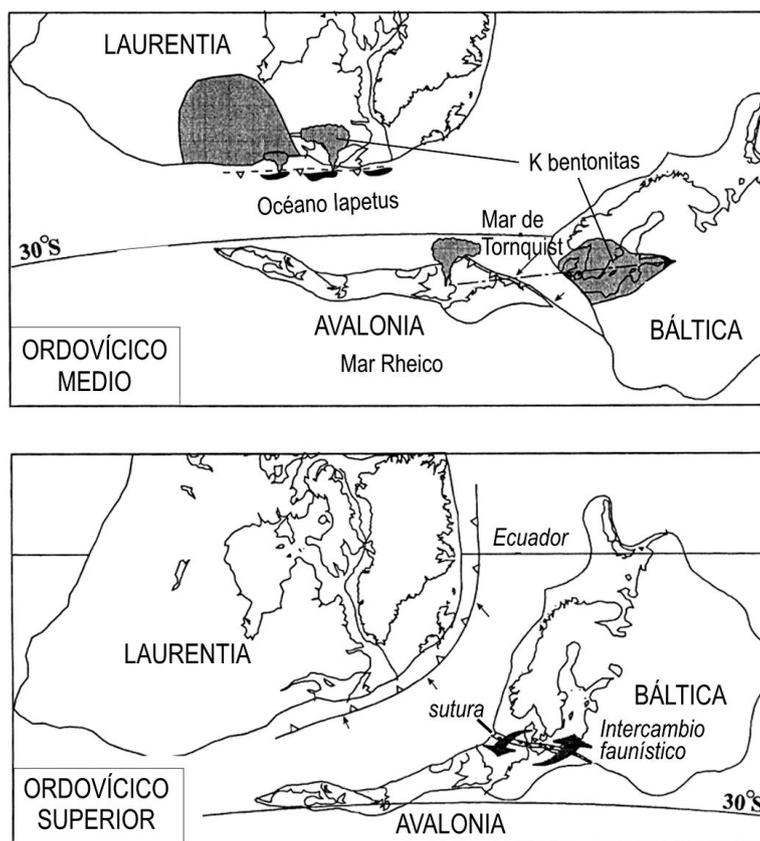


Figura 4.36. Cierre del Mar de Tornquist (arriba) y colisión de Avalonia con Báltica (abajo). En gris: áreas cubiertas por cenizas volcánicas (bentonitas K) en Laurentia, Báltica y Avalonia (simplificado de Torsvik y Rehnström, 2003).

lidos de la Provincia Pacífica sucedidas por faunas ordovícicas también de tipo lauréntico. Estas notables diferencias en los fósiles y las facies llevaron a plantear la existencia de una sutura que divide a las Islas Británicas en dos terrenos: el del norte fue originalmente parte de la plataforma carbonática de Laurentia y el del sur fue parte de la Europa peri-Gondwánica. A la inversa de lo que ocurrió en Terranova, este sector de Avalonia quedó del lado europeo al abrirse el Atlántico Norte (Fig. 4.35).

Las reconstrucciones paleogeográficas muestran Avalonia separándose gradualmente de Gondwana a partir del Ordovícico Temprano (Floiano) y el Mar Rheico abriéndose progresivamente entre ambos continentes (Fig. 4.36). Esta separación se infiere por la aparición en Avalonia de un conjunto de trilobites endémicos diferentes de los que habitaron en esa época las plataformas del noroeste de Gondwana (Fortey y Cocks, 2003). A partir del Darriwiliano tardío y durante el Sandbiano las faunas de Avalonia se hacen cada vez más similares a las de Báltica y Laurentia. Además, la sucesión de facies (Fig. 4.37) muestra un pasaje de areniscas glauconíticas

a carbonatos de aguas templadas y finalmente a calizas de aguas cálidas, lo que refleja el movimiento de Báltica hacia el Ecuador. Finalmente, los datos paleomagnéticos (Fig. 1.60) también coinciden en indicar un movimiento gradual de este continente hacia latitudes más bajas culminando con su colisión con Báltica. La línea de sutura que marca el cierre del Mar de Tornquist es parte de la Zona de Sutura Trans-Europea (TESZ es el acrónimo inglés), una extensa zona de cizalla cortical que fue reactivada durante las orogénias Hercínica y Alpina. Como se verá en el capítulo siguiente, el conjunto Báltica/ Avalonia terminó colisionando con Laurentia durante el Silúrico, determinando el cierre definitivo del Iapetus.

Durante este desplazamiento, el margen 'norte' de Avalonia fue un margen activo, lo que está evidenciado por las potentes asociaciones volcanoclásticas provenientes del arco magmático. Este volcanismo produjo durante el Ordovícico Medio depósitos de bentonitas potásicas (bentonitas K) de hasta 2 m de espesor que se extendieron sobre el oeste de Báltica y norte de Inglaterra, otra evidencia clave de la proximidad geográfica de ambos continentes. Finalmente, a fines del Ordovícico y sobre todo durante el Silúrico se produjo el cierre definitivo del Océano Ipaetus y la colisión con Laurentia, como veremos en el próximo capítulo.

Báltica permaneció como un continente-isla hasta su colisión con Avalonia (Fig. 4.36). Entre el Cámbrico y el Ordovícico rotó más de 120° y derivó hacia el norte desde latitudes altas a intermedias, ubicándose cerca del Ecuador en el Silúrico (Cocks y Torsvik, 2005). El norte de la placa Báltica fue un margen convergente durante el Cambro-Ordovícico. Como consecuencia de su colisión con Laurentia en el Silúrico se formó una cadena montañosa con extensos corrimientos, los caledónides escandinavos (Fig. 4.35). Allí se han hallado trilobites y braquiópodos distintos de los de la plataforma Báltica y, a su vez, muy semejantes a los de Laurentia, lo que ha llevado a suponer que estas faunas habitaron islas oceánicas dentro del Iapetus (Otta, Smøla), cercanas al margen Lauréntico, las que se acrecionaron a la placa Báltica al cerrarse ese océano. El resto de Báltica fue una plataforma tectónicamente estable, cubierta por secuencias continuas, poco deformadas y extremadamente fosilíferas por lo que constituyen secciones clásicas para el estudio del Cámbrico y Ordovícico. Las rocas cámbricas, bien expuestas en la región de Oslo, son pelitas negras ricas en trilobites depositadas en aguas poco oxigenadas. Allí, el límite entre el Cámbrico y el Ordovícico se localiza dentro de una monótona sucesión de pelitas negras con nódulos calcáreos fosilíferos. Durante el Ordovícico dominaron los carbonatos de aguas someras cuyas facies estuvieron reguladas por las fluctuaciones del nivel del mar (Dronov y Holmer, 1999; Dronov y

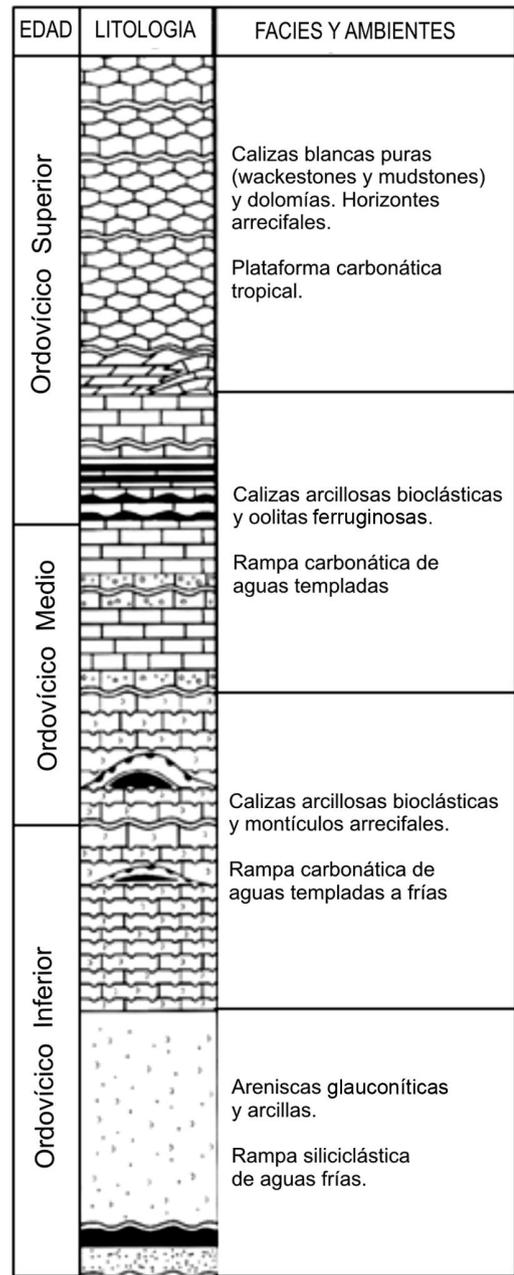


Figura 4.37. Columna estratigráfica generalizada del Ordovícico de la plataforma Báltica con indicación de las litofacies, paleoambientes y paleotemperaturas (modificado de Dronov y Rozhnov, 2006).

Rozhnov, 2006) (Fig. 4.37). Las mejores secciones estratigráficas están localizadas al este del Mar Báltico, en el norte de Estonia y en el área de San Petersburgo, donde se han reconocido al menos diez secuencias depositacionales que corresponden a ciclos de cambios relativos del nivel del mar de tercer orden (5-10 Ma de años de duración). Dado que Báltica fue un continente-isla durante gran parte del Cámbrico y el Ordovícico, sus faunas desarrollaron un fuerte endemismo. Los trilobites

y braquiópodos, por ejemplo, pertenecen a familias exclusivas de este paleocontinente, conformando la Provincia Báltica.

En el sur de los Apalaches y en la región del Golfo de México hay otros terrenos exóticos de probable origen gondwánico. Los más conspicuos son los **terrenos Carolina y Florida** (Suwannee) en América del Norte y Oaxaquia, Yucatán y Chortis en México y América Central (Hibbard et al., 2002; Murphy et al., 2004). Las evidencias de la aloctonía de estos terrenos son de diversa índole. El basamento del terreno Carolina, por ejemplo, está formado por volcánicas de arco de edad Neoproterozoica, cubiertas discordantemente por una sucesión de plataforma marina del Cámbrico Medio conteniendo trilobites (*Paradoxides*) del tipo de los que habitaron las aguas frías perigondwánicas (Armórica, Báltica) (Samson et al., 1990). Es posible que este terreno haya formado parte de Rodinia, en el sector próximo al noroeste de Gondwana, al menos hasta los 700 Ma y se haya acrecionado a Laurentia recién en el Devónico. En el caso de los terrenos mexicanos, se considera que son fragmentos desprendidos de Rodinia dado que poseen basamento de edad grenvilliana.

En el sureste de México (estado de Oaxaca) afloran calizas y pelitas del Cámbrico (Furongiano) y Tremadociano referidas a la Formación Tiñu, cuyas faunas de tri-

lobites tienen afinidades gondwánicas. Por ello se interpreta que el terreno **Oaxaquia** fue parte del margen gondwánico durante el Paleozoico inferior. La posición original de este terreno no está del todo resuelta. Hay autores que lo ubican al sur de los terrenos exóticos colombianos y al norte del terreno de Arequipa, y recién en el Paleozoico superior se habría amalgamado a Laurentia, al igual que el terreno Florida (Keppie y Ortega Gutiérrez, 1999; Ramos y Aleman, 2000). Keppie y Ortega-Gutiérrez (2010), en cambio, lo posicionan adyacente al margen norte de Amazonia.

4.10 EL MARGEN CONTINENTAL PASIVO DEL ESTE DE NORTEAMÉRICA Y LA OROGENIA TACÓNICA

Los Montes Apalaches se extienden desde Terranova hasta Alabama a lo largo del Este de América del Norte. Actualmente su relieve es relativamente bajo debido a la profunda erosión que han sufrido desde el Triásico. En el Paleozoico, sin embargo, los Apalaches fueron una cadena montañosa de gran envergadura y orogénicamente muy activa, similar a los Alpes actuales. Es interesante notar que los conceptos tan difundidos de *geosinclinal* y *ciclo orogénico* fueron elaborados por Hall en 1859 y luego por Dana en 1873 en base a la geología apalachiana. Otros conceptos como los de *faja plegada* y *corri-*

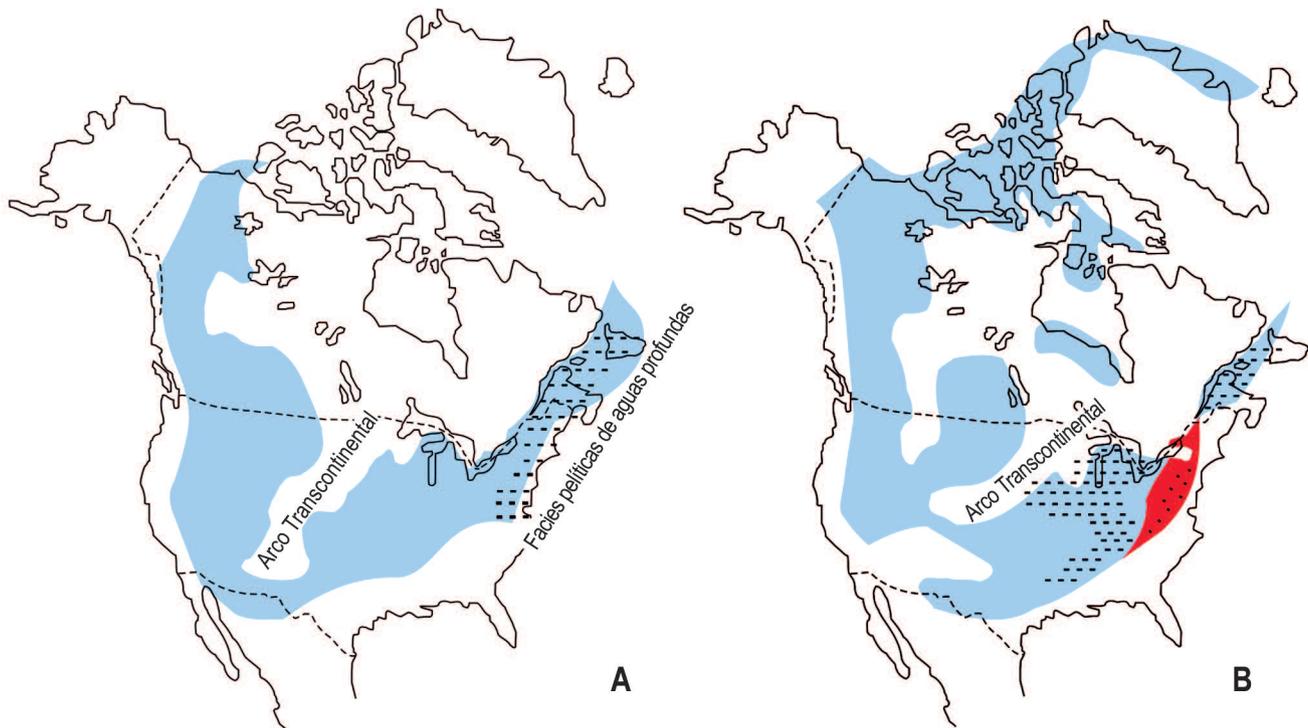


Figura 4.38. Transgresiones marinas (en azul) sobre Laurentia en el Cámbrico Tardío (A) y Ordovícico Tardío (B). En rojo: facies deltaicas y fluviales (cuña clástica del 'delta de Queenston').

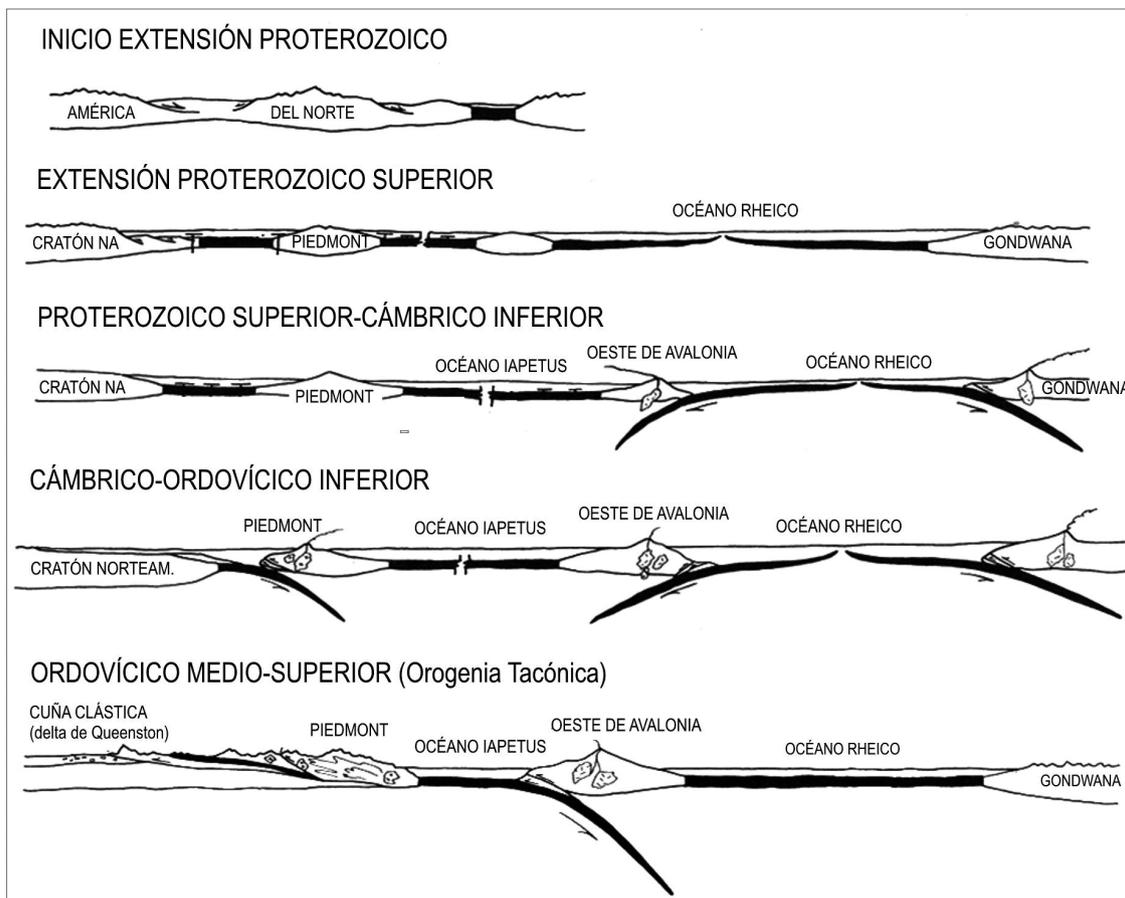


Figura 4.39. Interpretación de la evolución geodinámica del margen apalachiano desde el Proterozoico al Ordovícico Tardío (modificado de Hatcher, 1987).

da y el ya mencionado ciclo de Wilson también surgieron de este extraordinario laboratorio geológico natural. Además, los ya clásicos trabajos de John F. Dewey (1969) sobre el orógeno Caledónico-Apalachiano y el de Bird y Dewey (1970) sobre los Apalaches del Norte, fueron las primeras interpretaciones de la evolución de un orógeno basadas en la naciente teoría de la tectónica de placas.

La **cuenca apalachiana** comenzó su historia a partir de la ruptura continental que separó Laurentia de su contraparte (NO África-Amazonia-Báltica) hacia fines del Proterozoico (Fig. 4.16) Los primeros sedimentos se depositaron sobre el basamento deformado durante la orogenia Grenville. Al comienzo se formaron extensos sistemas de grábenes limitados por fallas transformantes que fueron rellenados con potentes sucesiones de rocas clásticas inmaduras intercaladas con volcánicas de composición basáltica/riolítica, incluyendo flujos de lava, tufitas y brechas (Fig. 3.2). También se acumularon espesas sucesiones de areniscas litorales que gradan a lutitas negras de aguas más profundas, lo que revela que estas cuencas de rift eran fuertemente subsidentes y tenían abundante provisión de sedimentos desde las

áreas próximas. En la región más externa del margen se acumularon rocas máficas y ultramáficas, parte de las cuales corresponden a complejos ofiolíticos. Las facies de *sinrift* son sucedidas por areniscas cuarzosas y pelitas marinas del Cámbrico Inferior que traslapan el basamento y marcan la transición *rift-drift*, como se observa claramente en el corte de la Figura 3.2. Esta etapa involucró cambios mayores en la dinámica de la cuenca: se pasó del fallamiento de bloques producido por extensión a una etapa de subsidencia generalizada controlada por enfriamiento litosférico y la carga de sedimentos. Esta fase de subsidencia termotectónica dio lugar a la acumulación de cerca de 2000 metros de carbonatos entre el Cámbrico Inferior y el Ordovícico Medio, conformando una típica sucesión de plataforma de margen pasivo de latitudes bajas.

El margen **oeste de Laurentia** se comportó de manera muy similar a la de su contraparte del este. Presenta extensos depósitos de rift del Neoproterozoico seguidos de rocas carbonáticas de margen pasivo que alcanzan más de 5000 m de espesor en las montañas Rocallosas de la Columbia Británica. Como se vio en el

capítulo anterior, este margen pasivo se formó al desmembrarse Rodinia, varios millones de años antes de que se formara el margen apalachiano.

Los mapas de la Figura 4.38 muestran que la mayor parte de Laurentia fue inundada por el mar durante el Cámbrico y el Ordovícico Inferior. La máxima inundación se produjo en el Katiano (Richmondiano inferior de la escala Norteamericana) cuando la mayor parte del escudo Lauréntico quedó sumergida y la tierra firme quedó restringida a una angosta franja denominada arco Transcontinental (Zhang, 2011). En el Ordovícico Tardío el Ecuador cruzaba desde la actual Groenlandia hasta el Golfo de México atravesando el continente en toda su extensión lo que explica la dominancia de rocas carbonáticas. El recorrido del paleoecuador pudo ser definido con precisión a partir de las calizas dominadas por la traza *Thalassinoides* en las que no hay evidencias de depósitos de tormenta. Estos depósitos se equiparan a los que actualmente se forman en la franja comprendida entre los 10°N y 10°S donde no hay tormentas severas (huracanes) (Jin et al., 2013). Por otra parte este dato es coincidente con las estimaciones paleomagnéticas.

La sedimentación carbonática en la cuenca apalachiana llegó a su fin con el influjo de abundante material clástico y grandes olistolitos desde el sector oriental en respuesta a la **orogenia Tacónica**. Este evento, que alcanzó su clímax en el Ordovícico Superior, es muy importante pues puso fin a la prolongada etapa de margen pasivo y dio paso a la formación de una extensa **cuenca de antepaís**. Al principio, la carga litostática generada por los corrimientos desde el este produjo una rápida subsidencia del sector de la cuenca próximo a la zona orogénica activa, depositándose turbiditas finas en

el sector sur (Formación Sevier) y pelitas negras de aguas profundas en la región central (Formación Martinsburg). Este rápido pasaje a facies de aguas profundas se debió a que la tasa de subsidencia fue claramente mayor que la de sedimentación (las llamadas ‘cuencas hambrientas’ o subalimentadas). En cambio, en las áreas cercanas al cratón (y, por consiguiente, más alejadas del orógeno) la sedimentación continuó siendo carbonática y de aguas someras. En los Apalaches, la sucesión culmina con las potentes cuñas clásticas de ambiente fluvio-deltaico y continental que progradan sobre las facies marinas (el llamado Delta de Queenston) (Fig. 4.38B). Del punto de vista geodinámico, la deformación del margen pasivo Cambro-Ordovícico se produjo por la colisión con el terreno **Piedmont**, interpretado como un fragmento separado de Laurentia en el Proterozoico tardío y nuevamente acrecionado en el Ordovícico (Fig. 4.39). La acreción de este terreno estuvo asociada a un extenso magmatismo. Como veremos en el capítulo siguiente, otros fragmentos corticales colisionaron contra este margen a lo largo del Paleozoico y fueron responsables, a su vez, de importantes orogenias. Entre ellos está el terreno Carolina, de origen gondwánico, acrecionado probablemente en el Paleozoico medio (Hatcher, 1987).

4.11 EL SUR DE EUROPA: ARMÓRICA, PERÚNICA Y OTROS TERRENOS MENORES

Europa continental, al igual que otros continentes, está formada por un mosaico de placas de diferente tamaño y origen que se amalgamaron en el transcurso del Paleozoico. A principios del Paleozoico la litósfera que actualmente constituye el sur y centro de Europa estaba diseminada en diversos terrenos independientes. Había dos microcontinentes principales, Armórica y Perúnica, y un conjunto de fragmentos corticales menores marginales a Gondwana, razón por la que se los conoce como terrenos perigondwánicos (Fig. 4.40). A lo largo del margen de Gondwana entre Turquía y la India había una serie de terrenos que fueron parte de ese continente hasta su separación en el Pérmico y muchos sufieron una fuerte deformación durante la orogenia Himalaya en el Cenozoico. Estos terrenos incluyen los **Táurides** del Sur de Turquía y los terrenos **Sanand, Alborz y Lut** localizados en Irán (Fig. 4.40). Los llamados ‘fragmentos Alpinos’ (Fig. 4.17) incluyen una serie de pequeñas placas las que, de acuerdo a sus fósiles, tienen un claro origen norgondwánico. Las rocas son principalmente volcánico-clásticas y están localizadas en los actuales Alpes

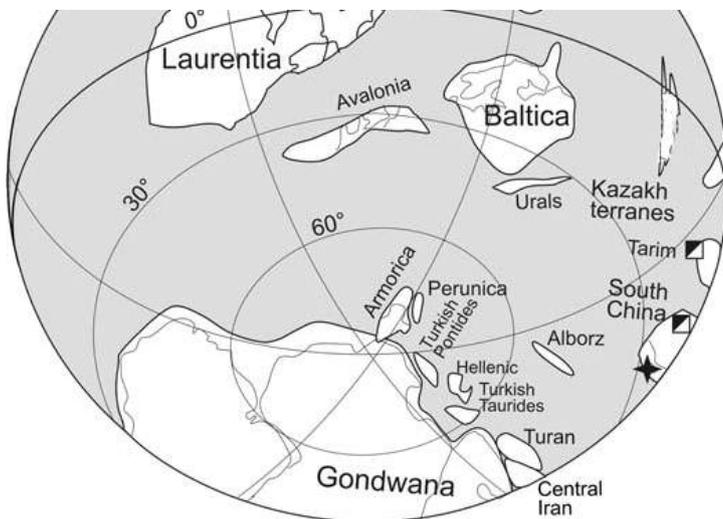


Figura 4.40. Vista polar de Gondwana con los principales terrenos perigondwánicos (modificado de Popov et al., 2009).

austriacos. Otras microplacas son las de **Apulia** (sur de Italia), **Adria** (mar Adriático y áreas adyacentes) y **Helenia-Moesia** (Grecia, área del río Danubio de Rumania, península de los Balcanes, Serbia-Macedonia y sur de los montes Cárpatos). La acreción de estos fragmentos a la placa europea ocurrió recién a fines del Paleozoico.

Armórica comprende el Macizo Armoricano de la Bretaña francesa, el Macizo Central, la Montaña Negra del sur de Francia y la península Ibérica (solamente su parte norte o su totalidad, según los autores). Esta última es considerada, a veces, como un terreno independiente denominado Iberia. El conjunto suele ser referido al 'Ensamble de Terrenos Armoricanos' (ATT, acrónimo de *Armorican Terrane Assemblage*), o también a la *Plataforma de Eurtopa Occidental* (Fig. 4.57), una especie de archipiélago formado por microcontinentes separados por brazos de mar.

En Iberia el Cámbrico se inicia con sucesiones detríticas fluviales, deltaicas y marinas litorales, seguidas por depósitos de plataforma mixta carbonática/clástica con bioconstrucciones de arqueociátidos y calcimicrobios. El Cámbrico medio se desarrolló sobre una topografía irregular producto de una fase distensiva y está caracterizado por la interrupción de la sedimentación calcárea y su reemplazo por facies clásticas regresivas litorales y deltaicas. El Ordovícico comienza en la mayor parte de Ibero-Armórica con una sucesión muy característica de areniscas cuarzosas con algunas intercalaciones de pelitas de ambiente marino somero conocidas como *Grés Armoricaïn* (Arenisca Armoricana). Las areniscas están muy bioturbadas y tienen muchos icnofósiles (por ej. *Cruziana*). Los fósiles son escasos y están representados principalmente por braquiópodos lingúlidos, bivalvos, trilobites y graptolitos que indican una edad Ordovícica Temprana. En el Macizo Armoricano estas cuarcitas son sucedidas por pelitas ricas en trilobites, antiguamente llamadas 'Lutitas con caliménidos' o 'Capas con *Tristani*' en alusión al trilobite *Neseuretus tristani* (Fig. 4.32), las que culminan con tufitas calcáreas del Sandbiano. En la Zona Cantábrica del norte de España la sucesión es similar: se inicia con areniscas blanquecinas con *Cruziana* y *Skolithos* e intercalaciones de lutitas micáceas (Formación Barrios) del Ordovícico Inferior (Fig. 4.41), las que yacen en discordancia sobre areniscas glauconíticas del Cámbrico Medio. Sobre estas cuarcitas siguen pelitas negras fosilíferas (formaciones Sueve y Luarca) depositadas por debajo de la acción de olas de tormenta. La sección culmina con rocas volcanoclásticas de edad ashgilliana. Todo la sucesión, ricamente fosilífera, es atravesada por el llamado Túnel Ordovícico del Fabar, de 1,5 km de longitud, por donde pasa la autovía del Cantábrico. Esta obra vial constituye un

ejemplo de preservación del patrimonio paleontológico y geológico en áreas que son objeto de obras civiles de gran envergadura (Gutiérrez-Marco y Bernárdez, 2002) (Fig. 4.41).

Una característica compartida por todas las secciones de Armórica es el desarrollo en el Ordovícico Superior (Katiano) de facies calcáreas bioclásticas ricas en equinodermos y briozoos, como la Caliza Rosan en el Macizo Armoricano o las 'Calizas con Cistídeos' en las Cadenas Ibéricas. Estos horizontes carbonáticos se correlacionan con niveles similares en Avalonia, Marruecos y Báltica (por ej. la Caliza Boda de Suecia). Se ha sugerido que el desarrollo de facies calcáreas en el norte de Gondwana, en latitudes relativamente altas, corresponde a un evento de calentamiento global (Villas et al., 2002; Fortey y Cocks, 2005).

El microcontinente **Perúncia** comprende esencialmente la región central europea, es decir la región Bohémica (República Checa) y la región alemana de Bavaria (Saxo-Turingia) (Havlíček y Fatka, 1994) (Fig. 4.40). El Cámbrico inferior está representado por 2000 m de con-

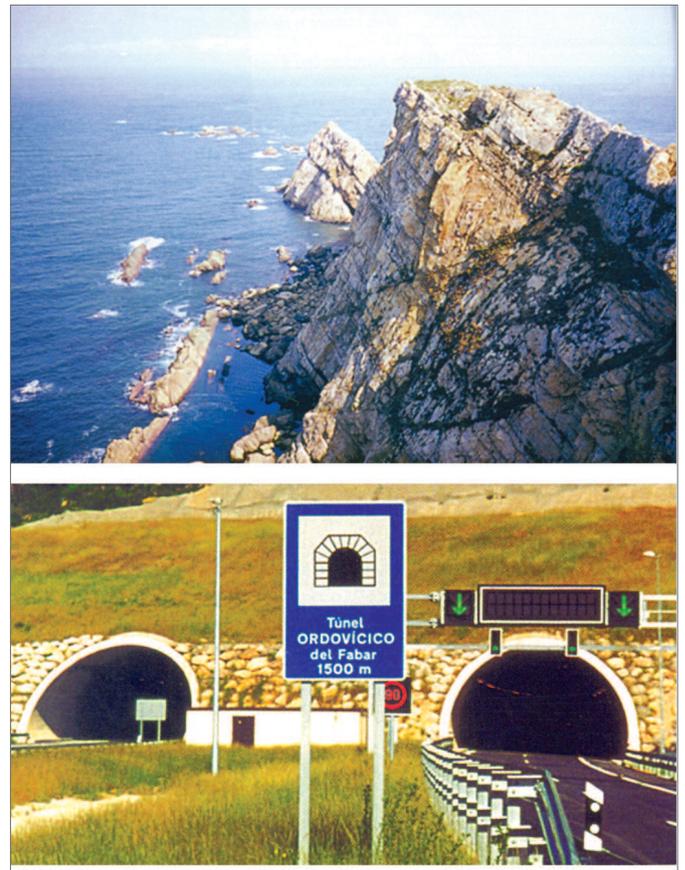


Figura 4.41. Arriba: cuarcitas de la Formación Barrios en el Cabo Peñas, zona Cantábrica del Macizo Ibérico, norte de España. Abajo: entrada de la autovía del Cantábrico al Túnel Ordovícico del Fabar (de Gutiérrez Marco y Bernárdez Rodríguez, 2002).

glomerados y areniscas continentales sucedidas por lutitas marinas (Formación Jince) portadoras de trilobites (*Paradoxides*, *Ellipsocephalus*) y braquiópodos (*Pompekiium*, *Jamesella*). Las faunas de Perúnica son similares a las norgondwánicas lo que sugiere que esta región del centro de Europa estuvo geográficamente conectada con Gondwana durante el Cámbrico y no constituyó, como suponen algunos, un bloque separado. El Cámbrico culmina con lavas y rocas piroclásticas de composición riolítica que denotan un intenso período de volcanismo en la cuenca.

El Ordovícico es claramente transgresivo y se apoya tanto sobre rocas proterozoicas como cámbricas. Las mejores exposiciones están en la cuenca de Praga en cuya parte central alcanzan espesores del orden de los 2500 m. La cronoestratigrafía establecida para el Ordovícico Medio y Superior de la región Bohémica es muy utilizada en Europa continental, en especial en el ámbito de la provincia faunística Mediterránea. El Tremadociano comienza con areniscas inmaduras y conglomerados (Formación Trenice) seguidos de limolitas rojizas con chert de ambiente marino somero que contienen asociaciones de braquiópodos linguliformes de baja diversidad (Formación Mílina). El tope de esta secuencia es regresivo y corresponde al descenso eustático global conocido como CRE, iniciales de *Ceratopyge Regressive Event* (en alusión a uno de los trilobites típicos del intervalo). El Floiano-Dapingiano está representado por la Formación Klabava, constituida por lutitas verdosas y oscuras en la parte central de la cuenca y por facies arenosas someras y volcánicas retrabajadas en la región marginal de la misma. Esta formación es muy fosilífera y contiene quitinozoos, trilobites, graptolitos y braquiópodos. El Darriwiliano coincide con una rápida transición a litofacies de pelitas negras con concreciones silíceas fosilíferas (Formación Šárka) que señalan una transgresión marina generalizada. Durante el Darriwiliano superior (Serie Dobrotivá) continuó la sedimentación pelítica, aunque con una mayor participación de areniscas. Le sigue la Serie Beroun (que dio origen al piso local Berouniano), constituida por una potente sucesión de lutitas negras, areniscas y rocas piroclásticas aproximadamente equivalentes en edad al Caradociano de las Islas Británicas. El Berouniano es extremadamente fosilífero y está caracterizado por la asociación de braquiópodos *Drabovia-Aegiromena* típica de la Provincia Mediterránea. Si bien su área típica es el sur de Europa y norte de África, sus registros se extienden hasta Bolivia y Argentina (ver § 4.16). Las series Kralodvor y Kosov que le siguen equivalen en conjunto al Katiano e Hirnantiano de la escala cronoestratigráfica global. La serie inferior está constituida por limolitas verdes con niveles calcáreos, mientras que el Kosoviano señala un abrupto cambio

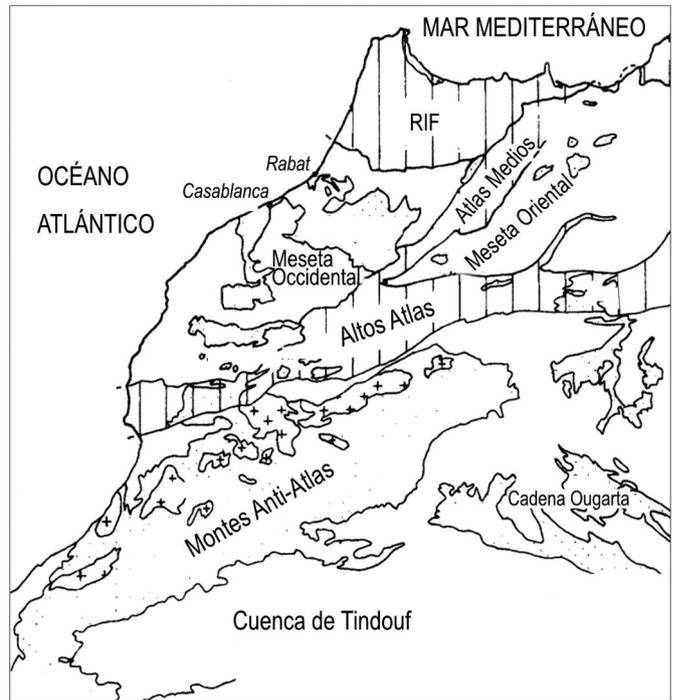


Figura 4.42. Sistemas montañosos del noroeste de África y ubicación de la cuenca sedimentaria de Tindouf.

de las condiciones de sedimentación relacionado con un descenso eustático y un enfriamiento general del clima (§ 4.13). Se inicia con niveles de diamictitas glaciales y facies marinas someras con cantos caídos y estriados y culmina con facies de arcilitas grises portadoras de la Fauna de *Hirnantia*.

4.12 EL CÁMBRICO Y ORDOVÍCICO DE LOS MONTES ANTI-ATLAS DEL NORTE DE ÁFRICA

Los **Anti-Atlas** son un sistema montañoso de más de 800 km de longitud que se extiende oblicuamente desde el Océano Atlántico a través del norte de África, en su mayor parte en territorio de Marruecos, tocando el norte de Argelia. Esta cadena limita al norte con los Altos Atlas, un sistema montañoso plegado durante la orogenia Hercínica del Paleozoico tardío. En los Anti-Atlas y en la cuenca de Tindouf adyacente (Fig. 4.42) el basamento está formado por rocas precámbricas plegadas durante la orogenia Panafricana. La cobertura sedimentaria, de más de 10.000 m de espesor, está poco tectonizada por haberse depositado sobre el dominio cratónico norgondwánico. Las rocas cámbricas y ordovícicas están excepcionalmente expuestas debido a la escasa vegetación propia de un clima casi desértico (Fig. 4.43). La variedad de facies, la continuidad del registro estratigráfico y la abundancia de fósiles convierten a esta región en un sitio óptimo para el estudio del Paleozoico



Figura 4.43. Afloramiento de la Formación Tachilla (pelitas) y Areniscas del Primer Bani (las areniscas que forman el resalto en el tope), Montes Anti-Atlas al noreste de Zagora, Marruecos (foto del autor).

inferior del NO de Gondwana. La sucesión de edad neoproterozoica-eocámbrica comienza con conglomerados de *fandelta* asociados a niveles de tufitas (Formación Adoudou), seguidos por limolitas rojo-moradas de ambiente intermareal o estuarino que gradan a calizas y dolomías de plataforma restringida (Formación Lie de Vin). Durante el Cámbrico Inferior (Atdabaniano-Botomiano) se desarrolló en los Anti-Atlas marroquíes un complejo de arrecifes barrera que alcanzó cerca de 400 km de longitud, una extensión mucho mayor que la de las otras regiones del norte y noroeste de Gondwana, como España, Francia y Cerdeña. La barrera arrecifal estaba formada por arqueociátidos y calcimicrobios y protegía la región post-arrecifal donde proliferaban los estromatolitos. El enfriamiento de las aguas relacionado con la deriva gradual de Gondwana hacia el Polo Sur produjo primero la declinación y luego la desaparición de estos biohermos (Alvaro y Debrenne, 2010). La sucesión sigue con una alternancia de lutitas y carbonatos (Formación Amousek) que culminan con areniscas entrecruzadas litorales regresivas. El Cámbrico Medio comienza con la 'Brecha con *Micmacca*', un nivel guía formado por microconglomerados, coquinas de trilobites (donde domina el género *Micmacca*) y hierro oolítico, al que le sigue una sucesión marina monótona de ~700 m de espesor correspondiente a llanuras de marea y barras arenosas, cuya edad se extiende hasta el Cámbrico Tardío. Estas sucesiones de Marruecos están entre las más completas y fosilíferas del mundo. Un análisis de agrupamiento de más de 200 especies de trilobites reveló que las faunas marroquíes del Cámbrico Inferior poseen afinidades estrechas con las faunas de Avalonia y la región de Ossa Morena de la península Ibérica (Álvaro et al., 2003), áreas que se infiere estaban próximas en ese tiempo. En casi todos los Anti-Atlas los estratos

ordovícicos yacen en discordancia sobre areniscas del Cámbrico medio (Fig. 4.45). La Formación Fezouata se compone de arcilitas verdosas ricas en graptolitos del Tremadociano seguidas de depósitos de plataforma afectados por tormentas. En las pelitas se han encontrado fósiles con las partes blandas excepcionalmente preservadas (Fig. 4.44). Los componentes de esta fauna son llamativamente similares a los de la *Burgess Shale* del Cámbrico de Canadá mencionada previamente, lo que demuestra que las faunas de tipo Burgess no se extinguieron a fines del Cámbrico sino que continuaron sien-



Figura 4.44. Artrópodo marelomorfo de la Formación Fezouata, valle de Draa al norte de Zagora, Montes Anti-Atlas de Marruecos (de Van Roy et al., 2010) (comparar con *Marella splendens* de la Burgess Shale, Fig. 4.21- 2).

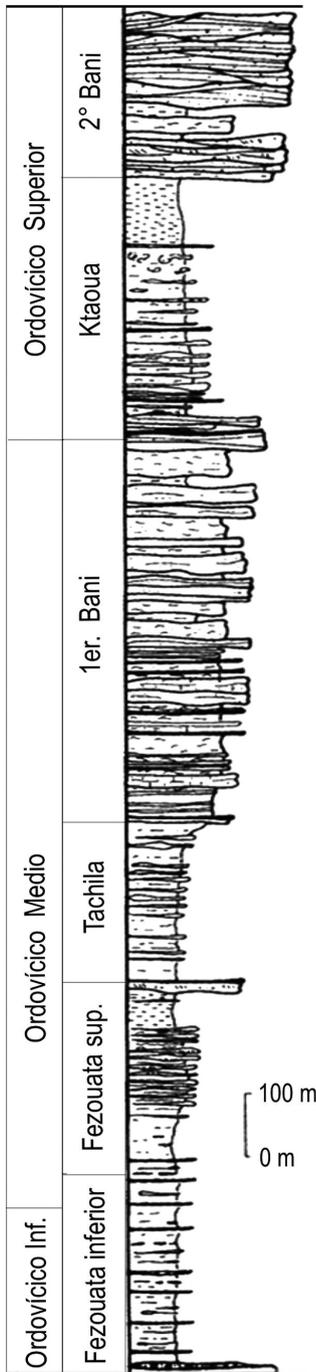


Figura 4.45. Columna estratigráfica del Ordovícico de los montes Anti-Atlas en la región de Zagora, Marruecos (modificado de Hamoumi, 1994).

do un componente importante de las comunidades del Ordovícico Inferior, y que su escasez a escala global se debería a la falta de condiciones tafonómicas (procesos de soterramiento y fosilización) adecuadas (Van Roy et al., 2010). Recientemente se encontraron en la misma formación restos casi completos de un anomalocárido de

alrededor de 1 metro de longitud, mayor aún que los de la *Lutita Burgess*, lo que sitúa a este grupo de artrópodos como los predadores más grandes de los ecosistemas ordovícicos. Además, esto demuestra que tuvieron una distribución geográfica muy amplia, desde las regiones tropicales hasta peripolares, como Marruecos (Van Roy y Briggs, 2011).

El Darriwiliano (Formación Tachila) es transgresivo y se apoya tanto sobre rocas cámbricas como sobre la Formación Fezouata (Fig. 4.45); está constituido por varios cientos de metros de arcilitas bioturbadas gris-azuladas coronadas por un intervalo de areniscas (*Grès du 1er Bani* o Areniscas del Primer Bani), identificables en los perfiles de meteorización como un primer resalto erosivo (Fig. 4.43). La estratificación cruzada y las ondulitas escalonadas (*climbing*) sugieren un ambiente deltáico. Actualmente, esta sucesión es dividida en al menos cinco formaciones (Gutiérrez Marco et al., 2003). El Sandbiano/Katiano (Grupo Ktaoua) señala una nueva transgresión marina caracterizada por más de 300 m de arcilitas que gradan a un conjunto de pelitas y areniscas amalgamadas con coquinas correspondientes a facies de cara de playa (*shorface*) y plataforma afectadas por tormentas (Hamoumi, 1999). La sucesión Ordovícica culmina con las diamictitas y lutitas con clastos caídos de origen glacial (Segundo Bani) portadoras de una fauna de *Hirnantia* poco diversa (Villas et al., 2006).

4.13 LA GLACIACIÓN DEL HIRNANTIANO Y EL EVENTO DE EXTINCIÓN

Las evidencias paleomagnéticas coinciden en señalar que durante el Ordovícico Tardío el Polo Sur estuvo localizado sobre el centro-oeste de África, en un sitio próximo al Golfo de Guinea y la saliente de Brasil adyacente (latitud de Natal-Recife). El descubrimiento de depósitos de origen glacial en numerosas regiones del noroeste de África y Sudamérica llevó a admitir la existencia de un extenso casquete glaciario sobre parte de Gondwana occidental hacia fines del Ordovícico (Fig. 4.46), tal como lo había inferido el geólogo danés Nils Spjeldnaes en 1961 basado en otro tipo de datos (patrones de circulación oceánica, distribución de los fósiles, etc.). Dado que los depósitos glaciogénicos aparecen en forma abrupta sobre capas del Katiano libres de evidencias de hielo (e incluso con indicadores de clima cálido, como las calizas mencionadas más arriba) se considera que en el Ordovícico terminal ocurrió un enfriamiento climático comparable al del último período glacial. El manto de hielo se habría extendido hasta los 40° de latitud y los hielos flotantes podrían haber alcanzado los 30°. Evidencias más recientes, sin embargo, señalan que a comienzos del Katiano las condiciones de *greenhouse* dieron

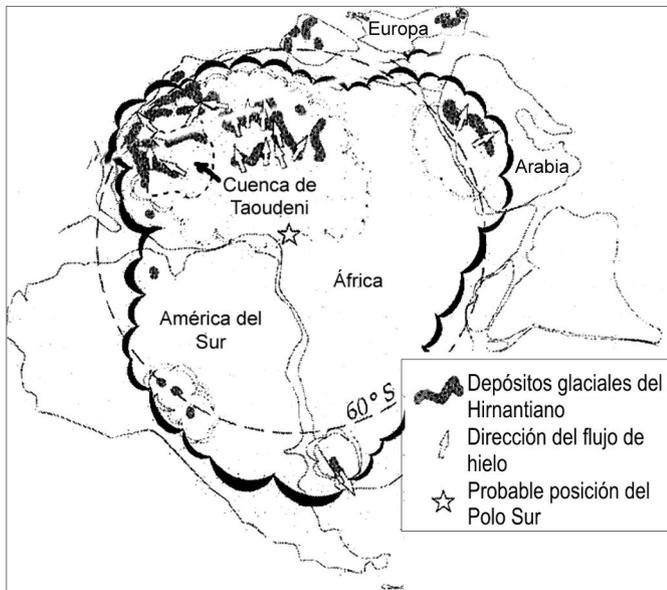


Figura 4.46. Extensión inferida del casquete glaciario del Hirnantiano (modificado de Ghienne, 2003).

paso a un enfriamiento gradual, con diversos pulsos de clima frío alternantes con otros de clima más benigno. Durante estas oscilaciones climáticas el casquete glaciario del Polo Sur se retrajo y expandió hasta alcanzar su mayor volumen en el Hirnantiano. La cantidad relativa de hielo en cada momento fue inferida a partir de la magnitud de las oscilaciones eustáticas medidas en secuencias del norte de África (Loi et al., 2010) (Fig. 4.47).

En los continentes situados a latitudes menores de 40°, tales como Siberia, Laurentia, Báltica y Avalonia, la glaciación sólo está evidenciada por un fuerte descenso eustático, estimado en el orden de 100 m. Esta caída del nivel del mar produjo discontinuidades en las facies someras, superficies de karstificación en las plataformas carbonáticas y activación de abanicos turbidíticos en las aguas profundas (Brenchley y Newall, 1984; Woodcock y Smallwood, 1987; Calner et al., 2010). La temperatura media de las aguas superficiales en los mares tropicales se habría mantenido por arriba de los 30°C, con sólo un ligero enfriamiento (alrededor de 5°C) durante el máximo de la glaciación, lo que implica que hubo un fuerte gradiente entre los polos y el trópico (Finnegan et al., 2011).

El registro estratigráfico de la glaciación es elocuente por la variedad de evidencias litofaciales y su gran extensión geográfica. Desde que el geólogo francés Jacques Destombes y otros colegas reportaron en 1968 rocas de origen glacial y pavimentos estriados en el Ordovícico Superior de Marruecos (Fig. 4.48) se sucedieron nuevos hallazgos en otras regiones de África (Mau-

ritania, Argelia, Nigeria, Libia, Sudáfrica), Asia (Arabia Saudita, Jordania, Turquía, Irán), Europa (Macizo Armónico, Cadenas Ibéricas, Cerdeña, Alemania, Alpes Cárnicos de Austria, Alpes Búlgaros) y Sudamérica (Argentina, Brasil, Perú y Bolivia). Los registros europeos corresponden casi enteramente a sedimentos pelíticos glaciarios, lo que revela su posición relativamente alejada del frente glaciario (Fig. 4.46). Una completa reseña bibliográfica figura en los trabajos de Robardet y Doré (1988) y Ghienne (2003).

En la cuenca de Taoudeni del NO de África (Fig. 4.46) hay un registro muy completo de depósitos glaciarios y glacioluviales, de hasta 200 m de espesor, referidos al Grupo Tichitt, que culminan con lutitas transgresivas posglaciales. Lo más significativo es que se reconocieron al menos cuatro unidades glaciogénicas sepa-

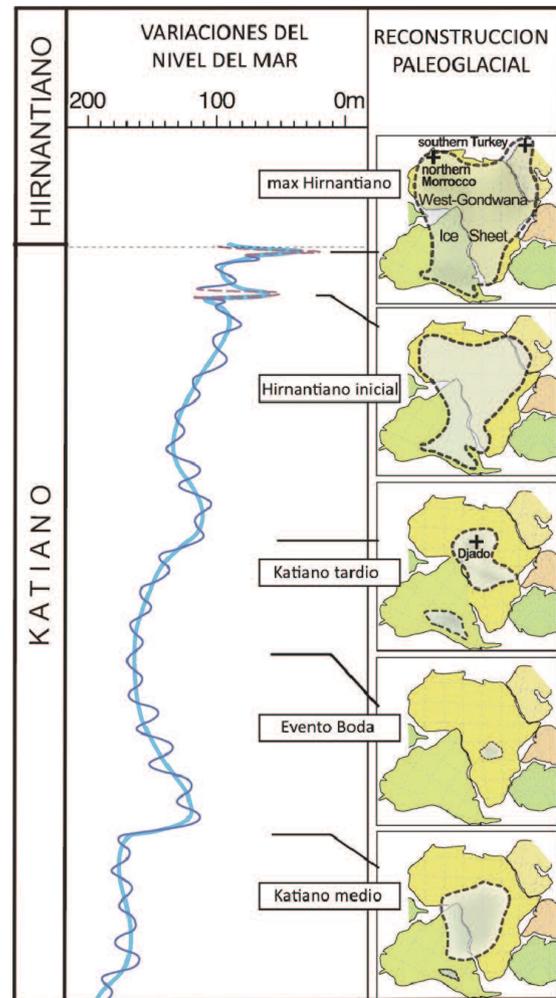


Figura 4.47. Curva eustática de diversos órdenes (baja y alta frecuencia) y su relación con la extensión del casquete polar durante el Katiano y el Hirnantiano. Los episodios de caída del nivel del mar varían desde 40 m en el Katiano hasta más de 80 m durante el máximo glacial del Hirnantiano (modificado y simplificado de Loi et al., 2010).



Figura 4.48. Pavimento estriado de la glaciación del Hirnantiano en el Sahara Argelino (de Boeuf et al., 1971).

radas por discontinuidades (Ghienne, 2003). Cada una de ellas comienza con una superficie erosiva basal que coincide con el desarrollo de paleovalles y continúa con el relleno de sedimentos glaciales en las regiones proximales y deltaicos en los sectores distales, donde la influencia marina fue más notable. Cada unidad corresponde a un ciclo de avance y recesión del frente glaciar. El ascenso eustático producido por el derretimiento del hielo generó suficiente espacio de acomodación para que los ciclos quedaran preservados. En los Montes Taurus de Turquía se han reconocido tres avances y retrocesos bien definidos y un posible cuarto (Monod et al., 2003). En Jordania se estima que los sedimentos se depositaron a menos de 100 km del frente glaciar. Allí se han reconocido dos etapas de avance y retroceso, siendo la segunda de ellas responsable de la incisión de un valle en U de alrededor de 4 km de anchura y 70 km de longitud. Este paleovalle fue el depocentro de las lutitas negras posglaciales (Armstrong et al., 2005). En los Montes Zagros de Irán se han identificado tres ciclos glaciales progradacionales/retrogradacionales. La región englazada estaba localizada hacia el oeste, en la actual península Arábiga, donde hay numerosos valles glaciales (Ghavidel-Syooki et al., 2011). Al igual que en la

mayor parte de las áreas englazadas, las diamictitas son sucedidas por pelitas negras ricas en materia orgánica producto de las condiciones reductoras del fondo oceánico. En ellas se concentraron elementos radioactivos que producen un salto característico en las diagramas de rayos gamma, de allí el nombre de *hot shales* con que se las conoce.

En América del Sur hay extensos depósitos glaciogénicos en la cuenca Andina Central del sur de Perú, Bolivia y NO de Argentina (Crowell, 1983; Schönian et al., 1999; Díaz-Martínez et al., 2001; Díaz-Martínez y Grahn, 2007) y en la Precordillera de San Juan (Peralta y Carter, 1990; Astini, 1993, 2001) (Fig. 4.49, 4.50). En Bolivia, las diamictitas de la Formación Cancañiri superan los 1000 metros de espesor en el depocentro de la cuenca (Fig. 5.44). Según algunos autores, se trata de depósitos glacioterrestres, es decir, verdaderas tilitas depositadas a partir de la fusión de la base del glaciar en contacto con el sustrato (*grounded ice sheet*), asociadas con depósitos proglaciales (Schönian y Egenhoff, 2007). Estas tilitas se habrían acumulado durante tres pulsos de avance-retroceso del frente glaciar. Otros, basados en su intercalación con turbiditas y pelitas marinas se inclinan por un origen mayormente glacialmarino y consideran que gran parte del material fue redepositado en una cuenca marina relativamente profunda, por lo que su génesis original es una incógnita (Díaz-Martínez et al., 2001). En el norte de Argentina, niveles equivalentes a los de Bolivia fueron referidos en 1943 por el geólogo alemán Otto Schlagintweit al 'Horizonte Glacial de Zapla'. Estas diamictitas están bien expuestas en la sierra homónima de la provincia de Jujuy, algunos metros por debajo de los niveles ferríferos que se explotaron hasta hace algunos años (Fig.4.50). Su edad Hirnantiana ha sido confirmada por el descubrimiento de fósiles de la fauna de *Hirnantia* cerca del techo de la misma (Benedetto et al., 2015).

En la Formación Don Braulio de la Precordillera argentina, bien expuesta en la Sierra de Villicum, al norte de la ciudad de San Juan, se reconocieron al menos tres fases de avance y retroceso (Astini, 2001). La arquitectura de estos depósitos es marcadamente lenticular, variando de 20-25 m a unos pocos centímetros de espesor (Fig. 4.49). La base de la sucesión es una superficie fuertemente erosiva sobre la que yacen tilitas correspondientes a un till subglacial próximo a la zona de formación de hielos flotantes. Esta diamictita presenta en el tope una superficie estriada que revela el avance del hielo sobre sedimentos glaciales aún no del todo consolidados. Hacia arriba hay un nuevo intervalo de fangolitas con clastos caídos a partir de la ablación de hielos flotantes (*rain-out till*) (Fig. 4.49). La retracción de la glaciación está marcada por el depósito de limolitas con escasos clastos caídos y lentes calcáreas ricos en bra-

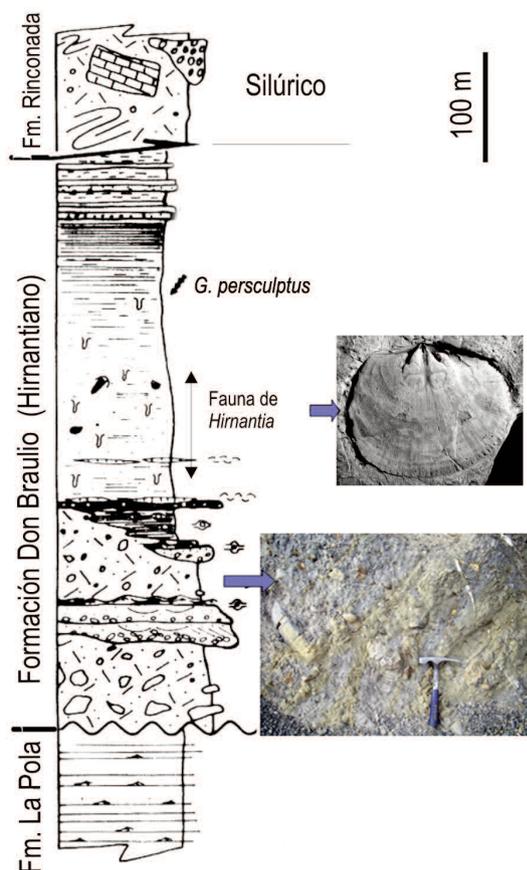


Figura 4.49. Columna estratigráfica de la Formación Don Braulio (Hirnantiano). Nótese el miembro inferior de origen glacial y el superior formado por limolitas con braquiópodos y trilobites seguidas de pelitas negras graptolíticas. A la derecha, clastos caídos en pelitas y ejemplar del braquiópodo *Hirnantia sagittifera* (modificado de Astini, 1993, 2001).

quiópodos, trilobites, bivalvos y briozoos. Estos depósitos marinos someros gradan a pelitas graptolíticas ligadas al ascenso eustático posglacial.

La edad de la glaciación está acotada al Hirnantiano en base a la fauna marina asociada. Los elementos más distintivos son los graptolitos de las biozonas de *Normanograptus extraordinarius* y *Glyptograptus persculptus* y los braquiópodos de la fauna de *Hirnantia*. Se estima que la glaciación en su conjunto abarcó entre 0,5 y 1 Ma y cada uno de los ciclos identificados tendría una duración de alrededor de 100.000 años. Si bien las diamictitas de la Precordillera son de indudable edad Hirnantiana, la edad de las diamictitas de la cuenca Andina Central es aún materia de discusión. Trabajos recientes han reflatado la vieja idea de que allí la glaciación se extendió al Silúrico y fue más joven que en África (Grahn y Caputo, 1992; Grahn y Gutiérrez, 2001; Díaz-Martínez y Grahn, 2007). Sin embargo, el reporte de trilobites y braquiópodos del Hirnantiano cerca del techo de la Formación Zapla del norte de Argentina confirma que la gla-

ciación en estas regiones es, al menos en parte, del Ordovícico Superior, y es probable que los quitinozoos silúricos sean redepositados por flujos de gravedad (Benedetto et al., 2015). La interpretación de las diamictitas del sector boliviano y peruano de la Cuenca Andina Central se discuten con más detalle en el capítulo siguiente (§ 5.3).

Tanto en la Precordillera como en las cuencas Andina Central y de Paraná se han reconocido niveles ferruginosos, algunos de importancia económica como los de la Sierra de Zapla (Figs. 4.50, 4.58). Su formación sería resultado de fluctuaciones eustáticas y paleoclimáticas y se habrían depositado durante el inicio de la transgresión posglacial cerca del límite Ordovícico/Silúrico. Estos niveles están asociados con bajas tasas de sedimentación e intervalos condensados. El enriquecimiento en hierro podría deberse al clima más cálido posglacial, el incremento de CO_2 atmosférico y la presencia de una incipiente vegetación que habría favorecido la meteorización de los depósitos glaciogénicos. En la mayoría de las secciones estratigráficas el descenso glacioeustático está marcado por la incisión de paleovalles y una fuerte discontinuidad subglacial. Por su parte, los sistemas transgresivos comienzan con sedimentos fluvioestuarinos acumulados en los valles incisos seguidos de una generalizada depositación de pelitas submareales ricas en materia orgánica que traslapan rocas del basamento. Estos marcadores estratigráficos permiten una correlación más ajustada no sólo entre las cuencas australes de Sudamérica sino también con la Cuenca del Cabo de África del Sur (ver § 4.16 y § 4.18).

Hay dos aspectos que merecen un comentario aparte: 1) las causas de la glaciación hirnantiana, y 2) el rol que jugó este cambio climático en la extinción masiva de fines del Ordovícico. Respecto de las **causas de la glaciación**, hay que tener presente que las evidencias geoquímicas muestran una marcada excursión positiva en la curva isotópica δC^{13} , la que estaría relacionada con el gradual crecimiento de la cobertura de hielo. Esta anomalía isotópica, conocida como HICE (*Hirnantian Isotopic Carbon Excursion*) ha sido identificada en muchas localidades y puede servir como criterio adicional para establecer la sincronía del evento glacial (Delabroye y Vecoli, 2010) (Fig. 4.51). En el estratotipo del sur de China esta excursión tiene dos picos, uno en el Hirnantiano inferior y otro mayor en el medio, aunque el inicio del ascenso ocurre a fines del Katiano (Xu et al., 2006). La curva isotópica del δC^{13} también muestra una excursión positiva como respuesta a la glaciación. Estos datos son importantes a la hora de interpretar las causas de la glaciación. Brenchley et al. (1994) postularon que la excursión positiva del δC^{13} es reflejo de un fuerte incremento en la productividad marina a causa de la activa-

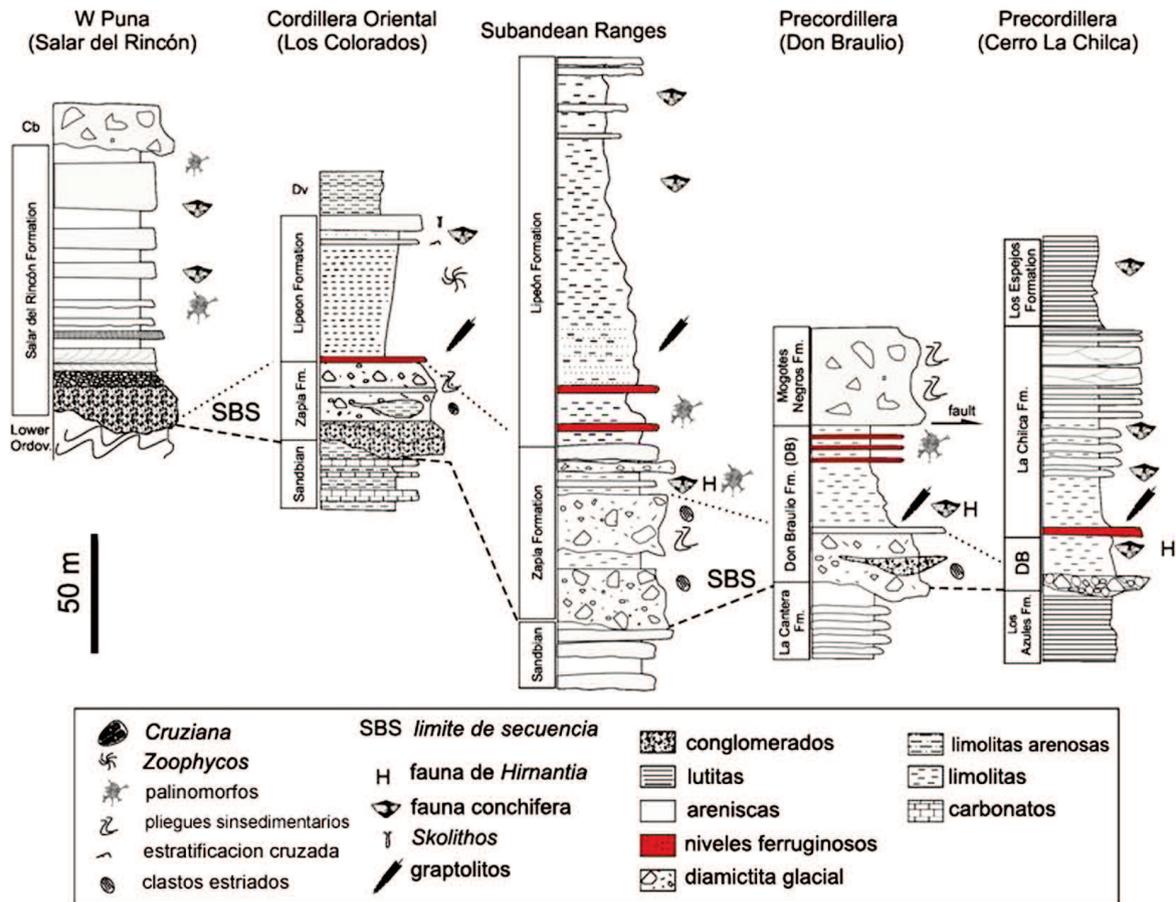


Figura 4.50. Correlación de las columnas estratigráficas del Noroeste de Argentina y de la Precordillera de San Juan. Nótese que donde no se han preservado las diamictitas el evento de glaciación está indicado por un fuerte descenso eustático y la generación de una discontinuidad que corresponde a la base de la secuencia depositacional (SSB), la que está presente en todas las secciones estratigráficas. Modificado de Benedetto et al. (2015).

ción de la circulación oceánica termohalina (ver Capítulo 9). El subsiguiente enterramiento del carbono produjo una disminución del CO₂ atmosférico y con ello la disminución de la temperatura, lo que condujo a la glaciación. Una hipótesis alternativa es la de Kump et al. (1999) quienes sugirieron que la variación del carbono en el Hirnantiano fue consecuencia de la meteorización de las extensas plataformas carbonáticas que quedaron expuestas durante el descenso glacioeustático. Si bien el disparador de la glaciación también fue la disminución del CO₂ atmosférico, según esta hipótesis el enfriamiento habría sido causado por un incremento en la tasa de meteorización de los silicatos (proceso que consume CO₂), la que a su vez tendría correlación con las importantes orogenias ocurridas a fines del Ordovícico. Siguiendo este razonamiento, la glaciación finalizó debido a que la cobertura de hielo protegió a las rocas superficiales de la meteorización, restituyendo así el CO₂ atmosférico a los niveles de *greenhouse*. Hay que subrayar, sin embar-

go, que dada la corta duración de la glaciación es difícil admitir una relación de causa-efecto entre variación climática y fenómenos orogénicos, siendo la duración de éstos últimos notablemente mayor. Además, hay una evidente falta de sincronismo entre el clímax de la glaciación y las orogenias mencionadas por estos autores. La orogenia Caledónica, por ejemplo, es claramente posterior y la Tacónica comenzó bastante antes, en el Katiano.

Una tercera hipótesis, propuesta por Villas et al. (2002), postula una relación – que en principio parece contradictoria – entre la formación de extensos depósitos carbonáticos en el Ordovícico Superior (Katiano) de Laurentia, Báltica y norte de Gondwana y el subsiguiente período glacial Hirnantiano. La acumulación de calizas marinas implicó el ‘secuestro’ de CO₂ atmosférico por parte de las cuencas oceánicas, lo que produjo una disminución del CO₂ en la atmósfera. Como resultado, la temperatura comenzó a descender y, al sobrepasar cierto umbral, se desencadenó la glaciación. Este mode-

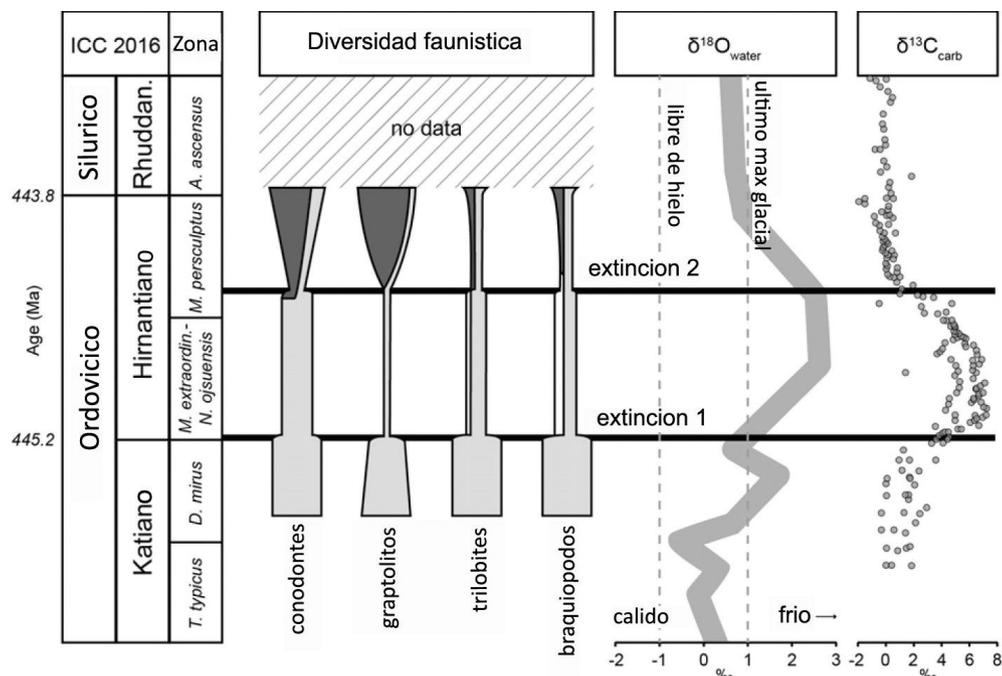


Figura 4.51. Cambios geoquímicos y climáticos durante los dos pulsos principales de la extinción de fines del Ordovícico. La diversidad faunística está indicada por la anchura de las barras de cada grupo fósil. En gris claro se indica la fauna previa, en blanco los cambios respecto de la anterior y en negro las faunas post-hirnantianas. La curva de $\delta^{18}\text{O}$ marca las variaciones de temperatura y el clímax de la glaciación. La curva de $\delta^{13}\text{C}$ muestra una excursión positiva importante durante el Hirnantiano temprano (HICE, *Hirnantian Isotope Carbon Excursion*). Modificado de Hammarlund et al. (2012) y Bond y Grasby (2017).

lo también ofrece una explicación simple para el fin de la glaciación, pues el descenso glacioeustático determinó el cese de la formación de carbonatos, recuperándose los niveles anteriores de CO_2 por el aporte de las emanaciones volcánicas. La excursión positiva de C^{13} durante la glaciación sería el resultado de la meteorización de los carbonatos – enriquecidos en este isótopo – expuestos en las plataformas. No obstante, si este fuera el mecanismo, queda abierto el interrogante de por qué no se desencadenaron eventos glaciales luego del desarrollo de las extensas plataformas carbonáticas del Cámbrico y Ordovícico Inferior. Una explicación plausible es que ese lapso de tiempo fue significativamente más cálido que el Ordovícico Superior, tal como lo indican los altos niveles de CO_2 atmosférico (fuerte efecto invernadero) deducidos a partir de la curva isotópica del carbono y los valores de O^{18} (Herrmann et al., 2004). Sin embargo, la reciente identificación de ciclos de tercer orden en la Formación Península de Sudáfrica, interpretados como de origen glacioeustático, no sería compatible con este escenario ‘cálido’. Por el contrario, sugiere que hacia fines del Ordovícico Inferior ya se estaba desarrollando una incipiente cobertura de hielo en las regiones polares (Turner et al., 2011).

Finalmente, algunos autores (Barnes, 2004; Lefebvre et al., 2010) relacionan la disminución de CO_2 atmosférico (que desencadenó la glaciación) con el emplazamiento de una hipotética superpluma mantélica. El modelo especula que si los derrames basálticos hubieran ocurrido a bajas latitudes sería factible explicar tanto el calentamiento previo a la glaciación (el evento Boda) como la subsecuente glaciación. La meteorización de los silicatos en un clima muy cálido y húmedo habría consumido suficiente CO_2 como para superar el umbral que disparó la glaciación sobre la región polar de Gondwana. Una relación similar entre enfriamiento y erupciones volcánicas masivas (LIP) fue postulada por Jones et al. (2017) en base a la detec-

ción de fuertes anomalías de Hg en estratos marinos de China y Laurentia antes, durante y después del máximo glacial Hirnantiano. El mayor inconveniente de ambas hipótesis es, obviamente, la falta de registro de esos grandes eventos eruptivos.

Respecto de la **extinción del Ordovícico terminal**, lo primero que hay que tener presente es que no fue un evento instantáneo (en términos geológicos) sino que ocurrió en dos pulsos principales, uno en la base (en el límite con el Katiano) y otro hacia fines del Hirnantiano, mediando entre ambos cerca de 2 Ma (Fig. 4.51). Los grupos más afectados en la primera fase de extinción fueron el plancton marino (incluyendo los graptolitos y quitinozoos) y los invertebrados bentónicos como los trilobites y los braquiopodos. Entre estos últimos es llamativa la desaparición de una peculiar fauna cosmopolita de aguas profundas conocida como Fauna de *Foliomena*. Este primer pulso coincidió con el inicio de la glaciación, la que trajo aparejado un enfriamiento del agua oceánica, una caída del nivel del mar, cambios en el ciclo del carbono y en la geoquímica de los océanos. La fauna de *Hirnantia* habitó aguas templadas/frías, someras y bien oxigenadas y se hizo dominante en latitudes medias y altas hasta que sobrevino la segunda fase

de extinción que afectó no sólo a los braquiópodos sino también a los trilobites y a los conodontes. Hay cierta coincidencia en que este segundo y definitivo pulso de extinción estuvo ligado al ascenso posglacial del Hirnantiano a raíz del cual se produjo el ingreso de aguas disóxicas o anóxicas sobre las plataformas y también en los fondos marinos. Esto está evidenciado por el depósito generalizado de pelitas negras graptolíticas y una serie de indicadores geoquímicos de las condiciones redox en los sedimentos (Hammarlund et al., 2012). Las lutitas ricas en materia orgánica se habrían formado en una columna de agua estratificada, con una capa superior con abundante agua de fusión glacial (y por lo tanto menos densa) separada de la inferior, más salada, por un brusco salto de salinidad (haloclina). Esta estratificación habría impedido la oxigenación normal de las aguas del fondo. Recientemente Zou et al. (2018) demostraron que en la plataforma de Yangtzedel sur de China hubo dos pulsos de euxinia que se corresponden con las dos fases de extinción. Esto sugiere una relación causal entre las aguas sulfurosas, que son altamente tóxicas, y la extinción Ordovícica. El hecho de que la fauna de *Hirnantia* haya persistido en algunas localidades hasta la base del Silúrico revela que el proceso de extinción fue diacrónico, lo que lleva a suponer que el cambio en las condiciones oceánicas no fue simultáneo en todo el mundo (Rong et al., 2002).

4.14 LA REGIÓN TROPICAL DE GONDWANA

En sentido estricto, el sector periecuatorial de Gondwana comprende Antártida, Australia y Nueva Zelanda (Fig. 4.17). El bloque de China del Sur es a menudo considerado parte de este supercontinente dada la similitud de sus faunas con las de Gondwana oriental. Sin embargo, los datos paleomagnéticos indican que habría estado separado del núcleo de Gondwana por un mar relativamente amplio por lo que actualmente se lo considera como un bloque separado. Otros continentes menores vinculados a Gondwana son los terrenos **Sibumasu** y **Annamia** (Fig. 4.17). El primero de ellos, también denominado Shan-Thai, abarca el este de la península Malaya, Sumatra, Myanmar (Burma) y el extremo sudeste de China (Fig. 4.52). El terreno Annamia (Indochina) abarca los actuales territorios de Laos, Tailandia occidental, Camboya y Vietnam. Si bien actualmente ambas regiones son adyacentes, la estratigrafía y los fósiles del Paleozoico inferior a ambos lados de la sutura que los limita son diferentes. Por ejemplo, las faunas de la sucesión carbonática Cambro-Ordovícica de Sibumasu revelan semejanzas con las del Sur de China, lo que sugiere proximidad entre ambos bloques. En Annamia, en cambio, las rocas son mayormente clásticas y sus

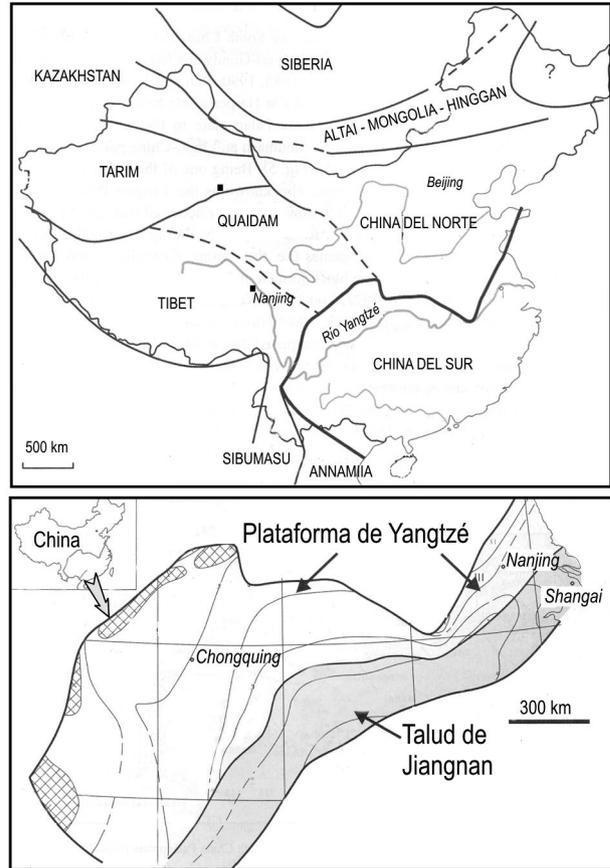


Figura 4.52. Paleoplacas que conforman la región asiática (arriba) y detalle del SE de la placa China del Sur (abajo) mostrando las facies marinas de la plataforma de Yangtze y las facies profundas del talud de Jiangnan. En cuadrículado: áreas emergidas (modificado de Zhan y Jin, 2007).

faunas son más similares a las del sector templado de Gondwana (Turquía, Himalaya) e incluso a las de latitudes más altas, como Avalonia y norte de África (Fortey y Cocks, 2003). Por esa razón Annamia es ubicada en los paleomapas del Ordovícico cerca de los 50°S.

La paleoplaca **China del Sur**, también llamada Yangtze por estar recorrida por el río homónimo, es el bloque perigondwánico de mayor extensión, con alrededor de 3000 km en sentido E-O y 2000 km en sentido N-S. Inicialmente fue parte del continente de Rodinia y hasta los 610 Ma fue parte de Gondwana, del cual se separó gradualmente durante el Paleozoico. Esta placa fue tectónicamente estable durante el Cámbrico y gran parte del Ordovícico. Las rocas del Cámbrico y del Ordovícico Inferior que cubren la extensa plataforma de Yangtze son típicamente carbonáticas, pero hacia el SE dominan facies clásticas de aguas más profundas, en el denominado cinturón externo o ‘talud de Jiangnan’ (Fig. 4.52). En el Cámbrico basal, las rocas dominantes en la plataforma de Yangtze son dolomías y calizas (Fig.

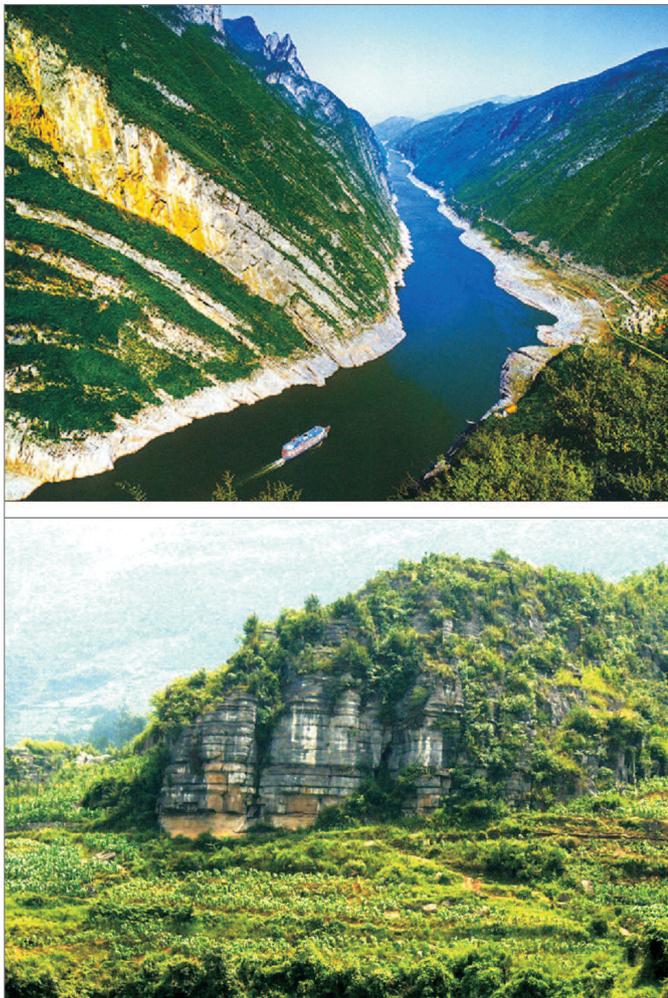


Figura 4.53. Arriba: vista panorámica de una de las gargantas del río Yangtzé cortando una sucesión de calizas Cambro-Ordovícicas. Abajo: afloramiento de la Formación Pagoda en la plataforma de Yangtze, Distrito de Yichang (foto del autor).

4.53) seguidas de fosforitas y limolitas que contienen la célebre fauna de Chengjiang (§ 4.6). En las facies externas dominan las pelitas y calizas negras. En la plataforma, la sedimentación estuvo regulada por los cambios eustáticos, pero también fue afectada por fases tectónicas locales, por lo que la distribución de litofacies es relativamente compleja. En general, el Ordovícico Inferior está representado por calizas bioclásticas con biohermos de esponjas y calcimicrobios, pero a partir del Ordovícico Medio (Dapingiano) se tornan más frecuentes los depósitos mixtos y clásticos, especialmente de calizas nodulares y limolitas fosilíferas, como las formaciones Dawan y Meitan, ampliamente conocidas por la riqueza de sus faunas. El Ordovícico Superior se caracteriza por pelitas oscuras de aguas más profundas. Un rasgo notable es el depósito en toda la cuenca de una unidad calcárea distintiva, la Formación Pagoda, forma-

da por calizas (Fig. 4.53) que contienen nautiloideos y trilobites (algunos pelágicos) llamativamente similares a los de la Formación Pa Kae de Tailandia, por lo que se infiere que el terreno Sibumasu se encontraba todavía relativamente próximo a China del Sur. La glaciación del Hirnantiano sólo está reflejada por una caída del nivel del mar seguida de facies mixtas con graptolitos y fauna de *Hirnantia*. Recordemos que en estas capas de la plataforma de Yangtzé se definió el estratotipo de límite (GSPP) del Piso Hirnantiano.

Australia, una de las mayores piezas de Gondwana, presenta dos regiones muy diferentes del punto de vista de su evolución geológica (Fig. 4.54): 1) la región centro-oeste, cratonizada hacia fines del Proterozoico y 2) el sector oriental, conocido como el cinturón plegado de Tasmania (los Tasmánides), que fue una zona de convergencia de placas desde fines del Proterozoico hasta fines del Paleozoico (es parte del orógeno *Terra Australis* mencionado previamente). La región cratónica experimentó dos fases de distensión hacia fines del Proterozoico, generándose las cuencas de Amadeus, Georgina, Canning y Officer, además de otras menores. Su relleno corresponde a una cobertura de plataforma carbonática que yace en continuidad o en ligera discordancia sobre el Proterozoico Superior (portador de las cuarcitas con la Fauna de Ediacara). Al igual que en otras regiones de Australasia, las faunas de trilobites del Cámbrico pertenecen a la provincia de los Redlíchidos (§ 4.8).

Durante el Ordovícico se desarrollaron extensos mares epíricos que conectaban parcialmente las cuencas entre sí. En la **cuenca Canning** el Ordovícico Inferior-Medio totaliza más de 2000 m de calizas y pelitas, las que en su mayor parte yacen en subsuelo. Los depósitos de plataforma se extienden hacia el sur, en el oeste de Tasmania, donde aflora una completa sucesión de rocas que abarcan el lapso Cámbrico Superior/Ordovícico Superior, compuesta por areniscas someras seguidas de calizas fosilíferas. Las faunas del Ordovícico Medio de la plataforma australiana muestran afinidades con otras faunas de aguas cálidas, como las del Sur de China y, en alguna medida, con las del terreno Precordillera de Argentina. Sin embargo, la presencia de numerosos fósiles endémicos indica que el bloque australiano estuvo aislado de otras placas de posición ecuatorial durante el Cambro-Ordovícico (Webby et al., 2000).

Los **Tasmánides** del este de Australia (Nueva Gales del Sur y Victoria) y Tasmania, a diferencia de la región cratónica, involucran varios ciclos de ruptura, acreción y deformación que se remontan a la ruptura de Rodinia. Los registros del Cámbrico son casi enteramente de rocas volcánicas y sedimentarias metamorizadas. El Ordovícico está representado por basaltos toleíticos de corteza oceánica, secuencias volcánicas que corres-

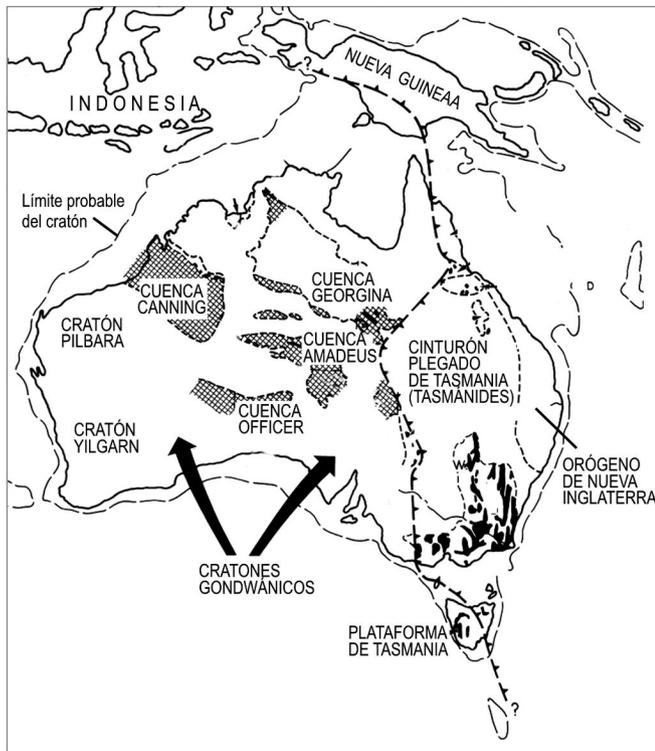


Figura 4.54 Principales cuencas Cámbrico-Ordovícicas de Australia y cinturón plegado de Tasmania (Tasmánides) (simplificado de Webby et al., 1999).

ponden a arcos insulares acrecionados al margen australiano a fines del Ordovícico y bloques de caliza resedimentados que se supone habrían coronado dichas islas volcánicas (Glen, 2005). Las faunas de estas calizas tienen un marcado provincialismo (más del 70% de los géneros de esponjas son endémicos!), tal como ocurre con las faunas que habitan actualmente islas oceánicas (Webby, 1992).

Finalmente, en la Isla Sur de Nueva Zelanda aflora una sucesión de carbonatos del Cámbrico Superior-Ordovícico y rocas clásticas del Silúrico que fueron deformados en el Devónico, cuando este terreno (Takaka) se acrecionó a Gondwana. La evidencia de que se trata de un terreno es que al este de las mencionadas sucesiones sedimentarias hay volcánicas con signatura de arco intraoceánico y remanentes de prismas de acreción. Estas rocas se corresponden con las de los Tasmánides y su separación geográfica actual es resultado de la apertura del Mar de Tasmania en el Cretácico.

En el este de **Antártida** se encuentran fragmentos de terrenos similares bordeando el extenso orógeno Ross, que a lo largo de 3000 km atraviesa gran parte de este continente en los Montes Transantárticos. En Victoria Land se ha identificado un *collage* de al menos tres terrenos. El más interno está formado por turbiditas muy

deformadas y el intermedio es un complejo de basaltos en almohadilla interdigitados con areniscas con trilobites cámbricos que culmina con una sucesión de más de 2500 m de espesor de areniscas deltaicas y marinas con trazas de la icnofacies de *Cruziana*, de edad Cambro-Ordovícica. Esta unidad cuarcítica es interesante porque se correlaciona con unidades de los Montes Ellsworth, Pensacola y Shackleton de Antártida, del cinturón plegado del Cabo de Sudáfrica, de las Islas Malvinas y de las Sierras Australes de Buenos Aires. El terreno más externo se compone de turbiditas con algunos bloques exóticos de calizas con trilobites, braquiópodos y conodontes del Tremadociano, los que constituyen el único registro de Ordovícico fosilífero de Antártida (Curtis, 2001; Parica, 2002; Tessensohn y Henjes-Kunst, 2005).

En los Montes Ellsworth afloran calizas con excelentes faunas de trilobites del Cámbrico comparables a las del Sur de China, Australia y otras regiones gondwánicas. Esto es importante, como se verá más adelante, para establecer el sitio de origen de uno de los terrenos más notables de América del Sur, el terreno Precordillera (§ 4.19).

4.15 LAS CUENCAS DEL NORTE DE SUDAMÉRICA

En el extremo **norte de Sudamérica** las rocas del Paleozoico inferior yacen en gran parte en el subsuelo de la cuenca de los Llanos Orientales de Colombia y su continuación en Venezuela (Llanos de Barinas-Apure) (Fig. 4.55). También han sido detectadas en la cuenca petrolífera del Orinoco, en la región oriental de Venezuela, donde se perforaron más de 2000 m de conglomerados, areniscas y principalmente lutitas, cuya edad Cambro-Ordovícica fue establecida mediante acritarcas (Pimentel de Bellizzia, 1992). En el subsuelo de los llanos orientales de Colombia se han perforado rocas metamórficas de bajo grado con acritarcas del Ediacario (Cáceres et al., 2003). También se han detectado areniscas y lutitas negras con graptolitos, escasos braquiópodos y trilobites del Ordovícico Inferior, referidas a la Formación Negritos (Ulloa et al., 1982). Los afloramientos de rocas Cambro-Ordovícicas en el norte de Sudamérica son dispersos y reducidos, en parte debido a las dificultades que plantea la exploración geológica en zonas selváticas. En **Venezuela**, los afloramientos se restringen al Macizo del Baúl y a un reducido sector de los Andes de Mérida (Fig. 4.55). En la primera localidad hay asomos de lutitas oscuras con bajo grado metamórfico en las que se han preservado trilobites del género *Parabolina* que indica una edad Cámbrica Tardía (Furongiano). En el flanco sudeste de los Andes de Mérida, en la región del río Caparo, afloran lutitas, limolitas calcáreas y areniscas finas verdosas con trilobites, graptolitos y braquiópodos del Ordovícico Medio (Formación Caparo). Hacia la

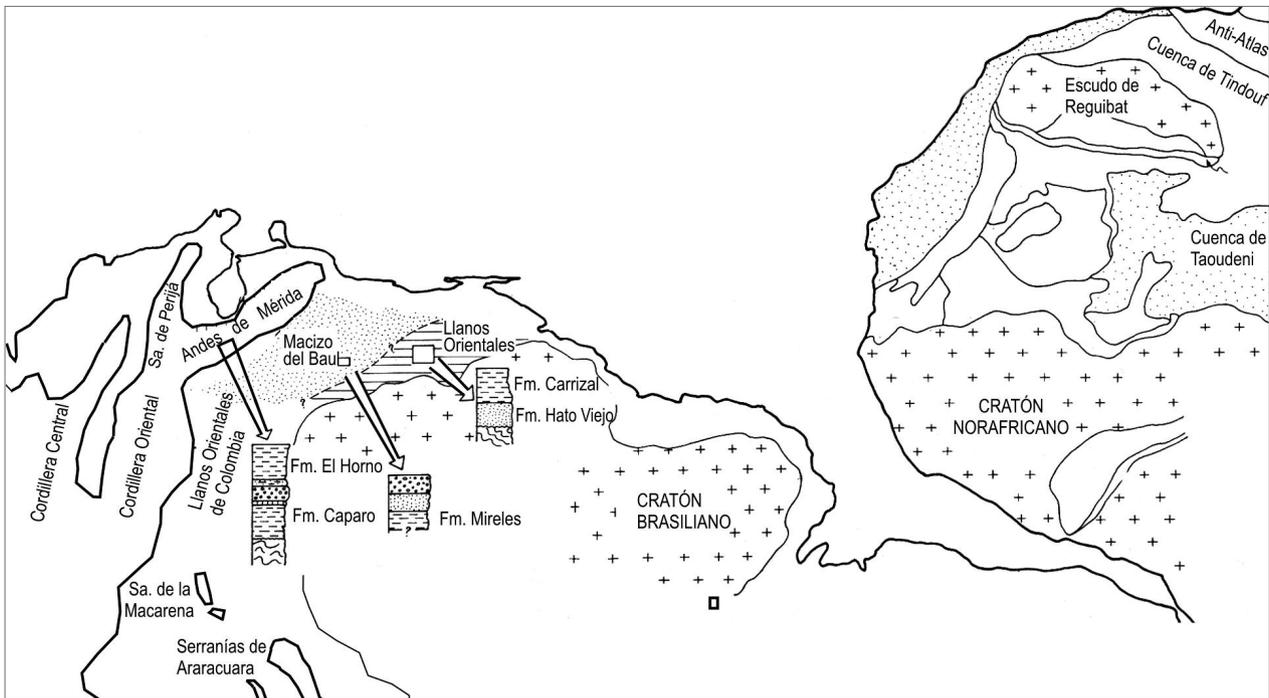


Figura 4.55. Principales sistemas orográficos y distribución de las rocas sedimentarias del Cámbrico y Ordovícico en Venezuela y Colombia (de Benedetto y Ramírez Puig, 1982).

parte superior hay algunas decenas de metros de diamictitas que podrían ser de origen glacial (Benedetto y Ramírez Puig, 1982).

En Colombia se encontraron rocas fosilíferas del Cámbrico Medio en la Sierra de la Macarena, situada al este de la Cordillera Oriental (Fig. 4.55). Si bien sus faunas son todavía imperfectamente conocidas, es relevante la presencia en esta región de calizas con *Paradoxides*, un trilobite representativo de la provincia Acadobáltica, con registros en Europa y norte de África. En otros puntos de esta serranía se encontraron areniscas y pelitas fosilíferas del Ordovícico Inferior, depositadas en aguas relativamente profundas, pero no se han podido establecer las relaciones estratigráficas entre las distintas localidades. Es muy probable que estas rocas clásticas se correlacionen con las del subsuelo de los Llanos Orientales antes mencionadas. Hacia el extremo SE de Colombia, al sur del río Guaviare, en plena selva amazónica, se eleva la serranía de Araracuara. Allí se han descubierto conglomerados, areniscas y limolitas color violáceo con *Cruziana*, *Skolithos*, braquiópodos linguloideos y acritarcas del Ordovícico Inferior. Estas facies litorales yacen sobre gneises y migmatitas del escudo de Amazonas y representan posiblemente el borde de la cuenca ordovícica (Ulloa et al., 1982; Théry et al., 1984; Mojica y Villarroel, 1988).

En la Cordillera Central de Colombia las rocas ordovícicas se localizan en su flanco oriental, a lo largo

del valle del río Magdalena. En el valle superior aflora la Formación El Hígado, consistente en areniscas con lentes bioclásticas y pelitas negras con graptolitos, trilobites y conodontes del Darriwiliano (Gutiérrez Marco et al.

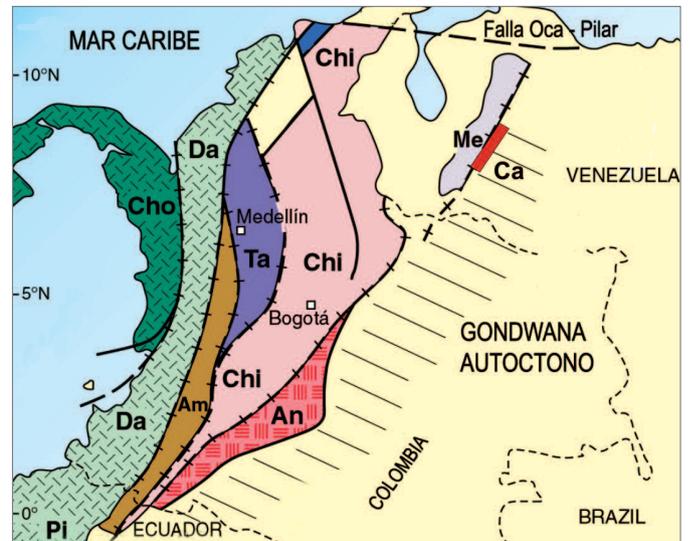


Figura 4.56. Principales terrenos alóctonos en la esquina noroeste de América del Sur. Los terrenos Chibcha (Chi), Mérida (Me) y Tahani (Ta) se acrecionaron en el Paleozoico. Los terrenos Amaime (Am), Dagua (Da), Piñón (Pi) y Choco (Cho) lo hicieron en el Meso y Cenozoico. El terreno Andaqui (An) es probablemente autóctono y Caparo (Ca) es un bloque autóctono (modificado de Ramos, 2009).

2007). Hay que destacar que esos niveles contienen conodontes tremadocianos redepositados, lo que indica la presencia de depósitos sedimentarios del Ordovícico Inferior en ese sector de la cuenca.

La **evolución geodinámica** del extremo noroeste de Sudamérica durante el Paleozoico es compleja y aún no ha sido totalmente resuelta. Benedetto y Sánchez (1979) notaron que las faunas del Cambro-Ordovícico de la región periférica al escudo son de tipo europeo mientras que las faunas Devónicas de la Sierra de Perijá tienen fuertes afinidades apalachianas, por lo que asumieron que ambas regiones se amalgamaron recién a fines del Paleozoico. En 1982, el geólogo venezolano Alirio Bellizzia postuló la existencia de al menos dos provincias con historias geológicas distintas, el bloque autóctono Caparo y el terreno Mérida. La observación clave es que las rocas Cambro-Ordovícicas de los Llanos Orientales y del flanco sur de los Andes de Mérida carecen de metamorfismo, mientras que las que forman el núcleo de la Cordillera de Mérida fueron deformadas y metamorfizadas durante el Carbonífero. Dado que ambas regiones están actualmente en contacto a través de la falla Caparo (y la falla Icoitea en el lago Maracaibo) se infiere que las mismas evolucionaron en contextos geodinámicos y paleogeográficos distintos, debiéndose su posición adyacente actual a un emplazamiento posterior. De este modo, el terreno Caparo representa la sedimentación sobre la periferia del escudo de Guayana (parte norte del escudo Brasileño) mientras que el terreno Mérida sería un bloque alóctono acrecionado a fines del Pérmico proveniente, según Bellizzia (1982), del bloque Maya o Yucatán de América Central. La historia geológica de esta región será retomada en el Capítulo 6 referido al Paleozoico superior.

En el sector Colombiano, las calizas cámbricas con *Paradoxides* y las sucesiones Ordovícicas clásticas de los Llanos Orientales y de la Sierra de Araracuara representan sucesiones autóctonas de margen pasivo depositadas en la periferia del escudo Brasileño, mientras que las rocas metamórficas del Macizo de Quetame, situadas al oeste, son interpretadas como parte de un terreno alóctono, el terreno Chibcha, que colisionó con Gondwana en el Ordovícico Medio. Las lavas en almohadilla asociadas se interpretan como un vestigio de la sutura. También formaron parte de este mismo terreno las rocas metamórficas del Macizo de Santa Marta, actualmente desplazadas por grandes sistemas de fallas transcurrentes (Fig. 4.56). Adyacente al oeste del terreno Chibcha está el terreno Tahami, que se interpreta como un fragmento del orógeno Apalachiano que quedó soldado a Gondwana al separarse Laurentia en el Triásico (Restrepo y Toussaint, 1988; Alemán y Ramos, 2000; Ordóñez-Carmona et al., 2006; Ramos, 2009).

4.16 LAS CUENCAS INTRACRATÓNICAS DE BRASIL Y PARAGUAY

En el sector noroccidental de Brasil, en la región del alto río Amazonas, la **cuenca de Solimoes** representa la continuación hacia el sur de la sedimentación marginal al escudo Brasileño. El depocentro está situado al oeste del arco de Purus, un alto estructural que separa las cuencas de Solimoes y de Amazonas. Allí se han detectado en el subsuelo cerca de 150 m de areniscas finas y pelitas con acritarcas del Ordovícico Inferior (Formación Benjamín Constant) que transgreden sobre el basamento precámbrico del escudo.

En ese tiempo comenzó a definirse al este del arco de Purus la **cuenca de Amazonas**, posiblemente como una zona de alivio a la compresión final de la orogenia Brasileña del Neoproterozoico. Estos esfuerzos habrían

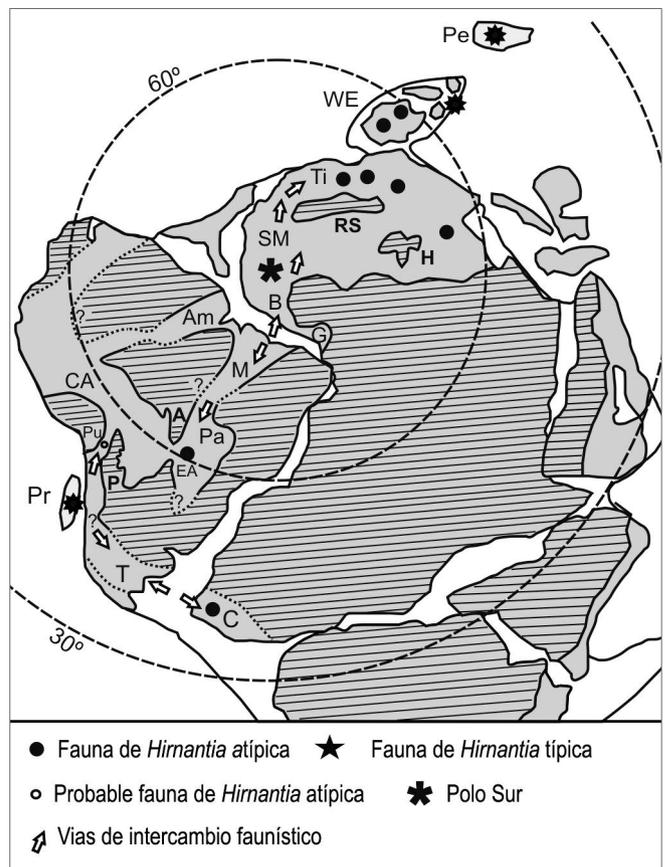


Figura 4.57. Paleogeografía de Gondwana a fines del Ordovícico mostrando la distribución de la fauna de *Hirnantia* típica y la de baja diversidad (atípica) y las probables vías de conexión marina. Am: Cuenca de Amazonas; B: Cuenca de Bové; C: Cinturón del Cabo; CA: Cuenca Andina Central; M: Cuenca de Maranhao; EA: Fm. Eusebio Ayala (Paraguay); G: Cuenca de Gabón; H: Escudo de Hoggar (Ahaggar); P: Puna; Pe: Perúnica; Pr: Precordillera; RS: Escudo de Reguibat; SM: cuenca de Senegal-Mauritania; T: Tandilia; Ti: Cuenca de Tindouf; WE: Plataforma de Europa Occidental (modificado de Benedetto et al., 2013).

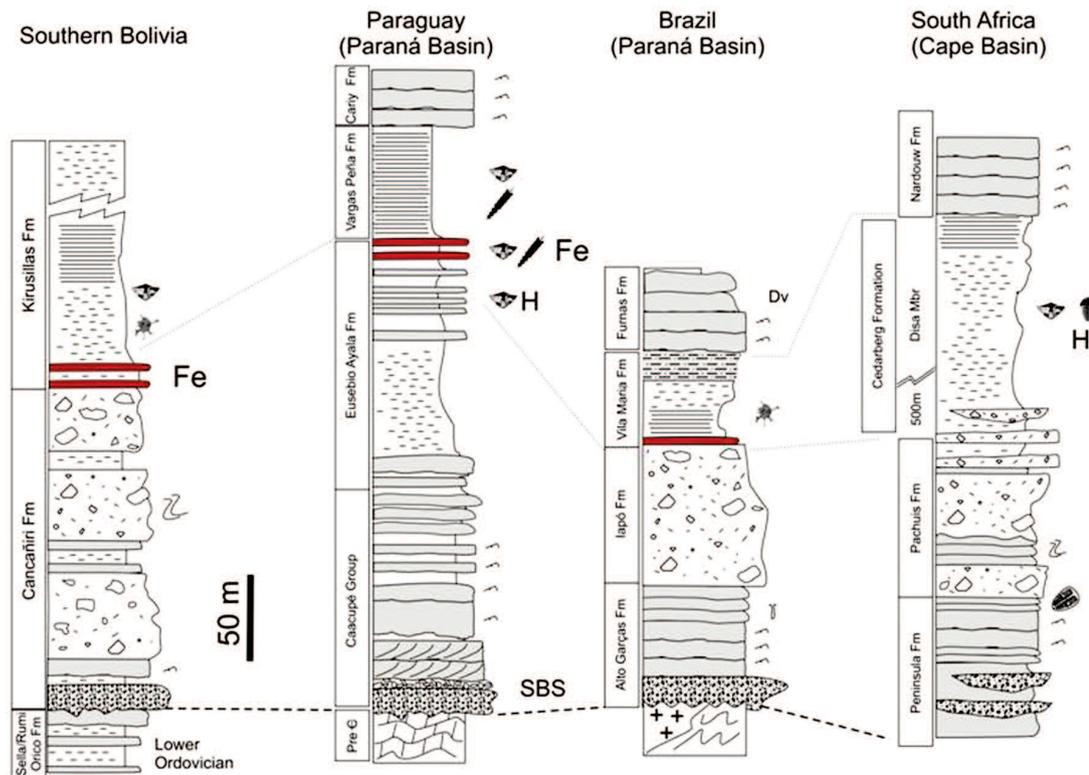


Figura 4.58. Correlación de las columnas estratigráficas de Bolivia, Cuenca de Paraná (Paraguay y Brasil), y Sudáfrica. Ver referencias en la Figura 4.5 (modificado de Benedetto et al., 2015).

generado un sistema de rift de dirección este-oeste a lo largo de zonas de debilidad cortical. En la cuenca de Amazonas el relleno sedimentario se inicia con el Grupo Trombetas, cuya base está formada por pelitas y areniscas marinas del Ordovícico Superior a las que le siguen rocas glacimarinas del eoslúrico (Grahn, 2005).

En la **cuenca de Paraná** (Fig. 4.57) la sedimentación también comienza con facies marinas (areniscas con *Skolithos*) seguidas de un horizonte de diamictitas (Formación Iapó) que por su gran extensión geográfica constituye un buen nivel guía. Las rocas del borde occidental de la cuenca de Paraná afloran en las cercanías de la ciudad de Asunción, en Paraguay. En 1950, el eminente geólogo argentino Horacio J. Harrington las refirió al Grupo Itacurubí y describió sus principales rasgos estratigráficos y contenido fosilífero. Si bien esta sucesión fue tradicionalmente referida al Silúrico, actualmente se infiere que al menos su tramo inferior (Formación Eusebio Ayala) es del Hirnantiano (4.58). Esta edad está basada en la probable presencia del graptolito guía *G. persculptus* (Alfaro et al., 2010) y de una fauna de braquiópodos similar a las del Hirnantiano del norte de África (Benedetto et al., 2013). Ambas faunas son de baja diversidad y tienen en común el braquiópodo *Arenort-his*. La semejanza entre las faunas de Marruecos y Paraguay indica que ambas cuencas debieron estar interconectadas por un brazo de mar. Como muestra la Figura

4.57, la conexión más directa entre la cuenca de Paraná y el oeste de África es a través de la cuenca de Maranhao. La inundación de estas áreas cratónicas fue resultado del ascenso del nivel del mar causado por el desenglazamiento de los polos a fines del Hirnantiano. Su magnitud fue tal que el mar transgredió por primera vez en el Fanerozoico sobre estas vastas áreas de basamento que se habían mantenido emergidas desde fines del Proterozoico.

4.17 LA CUENCA ANDINA CENTRAL

Al sur de Ecuador, donde los datos estratigráficos y paleontológicos del Paleozoico inferior son casi inexistentes, los afloramientos de rocas Cámbricas y Ordovícicas son cada vez más extensos, culminando en Bolivia y el NO de Argentina con sucesiones continuas y de varios kilómetros de espesor. Esta vasta cuenca sedimentaria, denominada Cuenca Andina Central (o 'Proto-Andina'), es clave para conocer la historia sedimentaria y las faunas que habitaron esta región de Gondwana. Actualmente, esta cuenca está desmembrada por eventos tectónicos posteriores, principalmente por la orogenia Andina. Sus afloramientos están en el altiplano, Cordillera Oriental y Sierras Subandinas de Perú, Bolivia, y NO de Argentina, y también en la Puna de Atacama del norte de Chile (Fig. 4.59). En la Cordille-

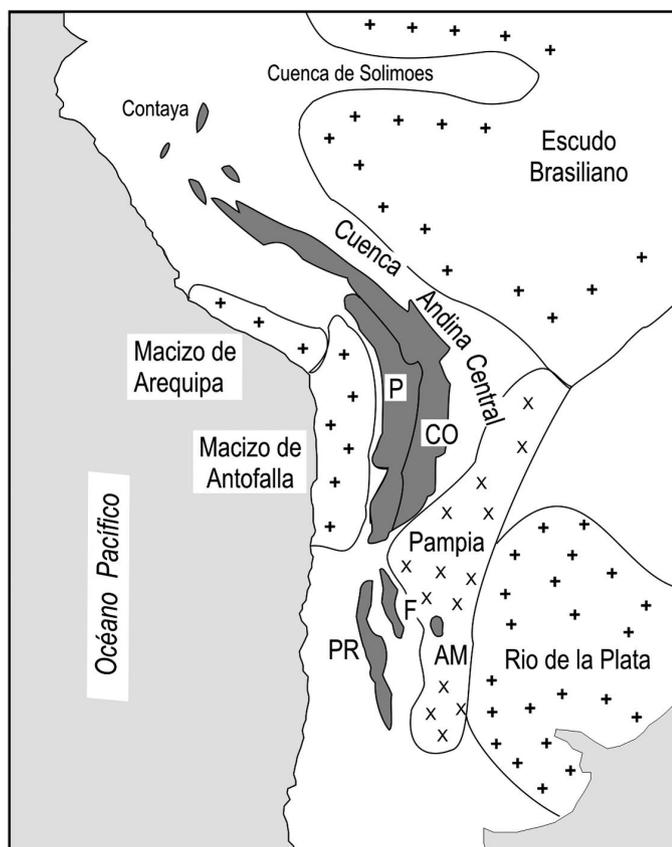


Figura 4.59. Distribución de las rocas sedimentarias Cambro-Ordovícicas en los Andes centrales (en gris). AM: Sierra de Ambato; CO: Cordillera Oriental y Sierras Subandinas; F: Sierra de Famatina; P: Puna; PR: Precordillera.

ra Oriental del sur de Bolivia la columna estratigráfica alcanza un espesor cercano a los 9000 m, de los cuales la mayor parte corresponden al Ordovícico. La sucesión es esencialmente continua desde el Cámbrico Superior al Ordovícico Medio, aunque localmente puede haber algunas discontinuidades internas. La discordancia mayor se sitúa entre el Sandbiano y el Hirnantiano y es producto de un evento de deformación de alcance regional conocido como orogenia Oclóyica. En Bolivia, este intervalo limitado por discordancias fue denominado secuencia Tacsara (Sempere, 1995). En Perú los afloramientos son discontinuos. En la región noreste, en las cabeceras del río Ucayali, cerca de la frontera con Brasil, afloran areniscas y lutitas fosilíferas (Formación Contaya) cuya fauna de trilobites, braquiópodos y graptolitos es de edad Darriwiliana y tiene afinidades con las faunas Mediterráneas. Esta unidad también fue identificada hacia el este en el subsuelo de la cuenca de Ucayali. En la Cordillera Oriental del sur de Perú, en la región de Cuzco, la sucesión ordovícica supera los 4000 m de espesor (Fig. 4.60). Se inicia con cuarcitas, ignimbritas, tufitas y lutitas negras con graptolitos referidas a la Formación

Ollantaytambo (Bahlburg et al., 2006). Puesto que estas rocas tienen afinidades geoquímicas con volcánicas de arco, se infiere que hacia el oeste había una zona de subducción activa inclinada debajo del margen proto-Andino, al igual que en la Puna Argentino-Chilena y en la Sierra de Famatina. Las vulcanitas son sucedidas en concordancia por la Formación San José, formada por limolitas grises, lutitas negras y algunos niveles de areniscas, con un espesor aproximado de 2000 m. Su tramo inferior contiene una fauna de braquiópodos que sugiere una conexión paleogeográfica con la cuenca de Famatina del oeste de Argentina (Gutiérrez-Marco y Villas, 2007). Por encima yace la Formación Sandia, una potente sucesión de cuarcitas con escasos fósiles cuya edad no se conoce con precisión. Finalmente, al igual que en el resto de la cuenca Andina Central, la sucesión culmina con diamictitas glaciogénicas que en la región de Cuzco reciben el nombre de Formación San Gabán.

En la **Cordillera Oriental** del noroeste argentino la columna se inicia con alrededor de 3000 m de areniscas rosadas y rojizas con estratificación cruzada a gran escala con abundantes trazas subverticales (*Skolithos*), areniscas bioturbadas con *Cruziana* y otras formas, y limolitas rojizas. Esta sucesión, referida al Grupo Mesón, yace en

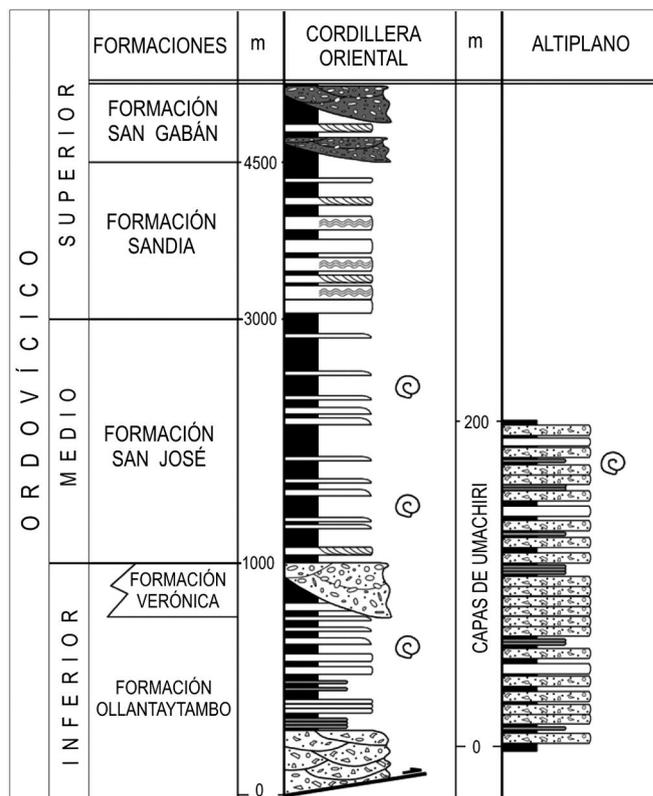


Figura 4.60. Columnas estratigráficas del Ordovícico volcániclastico de la Cordillera Oriental y del Altiplano peruano (modificado de Bahlburg et al., 2006).

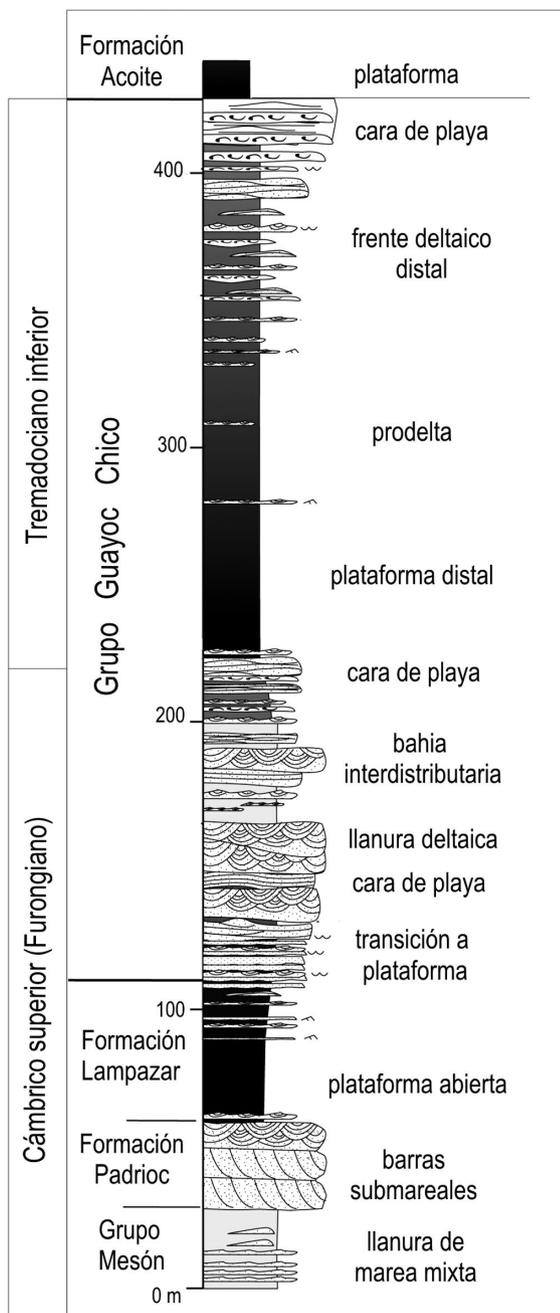


Figura 4.61. Columna estratigráfica del Furongiano-Tremadociano de la Cordillera Oriental del noroeste de Argentina (Angosto del Moreno) y ambientes sedimentarios (de Astini, 2003).

discordancia sobre la Formación Puncoviscana discutida en el capítulo anterior. En el sur de Bolivia, una unidad arenosa equivalente, aunque menos potente, se asignó al Grupo Sama. El Grupo Mesón se depositó en una zona litoral afectada por mareas, incluyendo barras de arena submareales, canales submareales y llanuras de marea arenosa, mixta fangosa/arenosa y fangosa (Kumpa y Sánchez. 1988; Mángano y Buatois, 2004).

Dada la ausencia de fósiles diagnósticos, la edad de esta secuencia queda comprendida entre el Cámbrico basal (edad mínima de la Formación Puncoviscana) y el Cámbrico Tardío (edad de la base de la unidad suprayacente). Un dato interesante es que en esta unidad se obtuvo el primer polo magnético para el Cámbrico del noroeste argentino. Este indica una paleolatitud de ~26°S para esta región (Spagnuolo et al., 2008), más baja de la que aparece en la mayoría de los mapas paleogeográficos, que es de alrededor de 40°S.

La sucesión continúa con más de 4000 m de depósitos clásticos marinos referidos al Grupo Santa Victoria, cuya edad se extiende desde el Cámbrico más tardío (Furongiano) hasta el Ordovícico Medio (Figs. 4.61, 4.63). La distribución de facies dentro de este grupo es compleja, tanto en sentido vertical como lateral, reflejando variaciones en las tasas de subsidencia, aporte de sedimentos y nivel del mar, a lo que se suma la heterogeneidad fisiográfica propia de la cuenca. Por eso es difícil establecer una correlación regional de las numerosas formaciones que se han creado. Un enfoque moderno del problema consiste en la integración de los datos sedimentológicos y bioestratigráficos en el marco de la estratigrafía secuencial (Buatois et al., 2006). Un buen ejemplo de la aplicación de esta metodología es la sucesión del Cámbrico Superior/ Tremadociano de la Cordillera Oriental. Esta unidad se inicia con depósitos estuarinos que rellenan un paleovalle inciso en el infrayacente Grupo Mesón (Fig. 4.61). Sus facies más típicas son areniscas con estratificación cruzada en 'espinas de pez' y



Figura 4.62. Escudo cefálico y espinas del marelomorfo *Mimetaster florestaensis* proveniente de la parte inferior de la Formación Floresta (Tremadociano), Sierra de Mojotoro, Provincia de Salta (Aris et al., 2017).



Figura 4.63. Afloramientos del Grupo Santa Victoria (Formación Santa Rosita) en la Quebrada de Humahuaca, noroeste Argentino.

sigmoidal depositadas en complejos de barras submareales sometidas a corrientes de marea, y areniscas y fangolitas con estratificación ondulada (*wavy*) o lenticular, laminación ondulática y grietas de desecación correspondientes a llanuras de marea. El valle estuarino fue posteriormente inundado a raíz de un ascenso eustático, generándose facies de plataforma abierta representadas por fangolitas laminadas verdosas fosilíferas (Formación Santa Rosita). Estos depósitos son sucedidos por intervalos heterolíticos ricos en trazas fósiles y por areniscas amalgamadas con estratificación *hummocky* depositadas en una plataforma somera y en la cara de playa bajo la acción del oleaje de buen tiempo y de tormenta. La sucesión refleja repetidos eventos transgresivos/ regresivos y al menos dos eventos de inundación de carácter regional. Por ejemplo, la transgresión que se inicia en el Cámbrico Superior (Biozona de *Parabolina frequens argentina*) se la puede reconocer en las distintas secciones estratigráficas de la Cordillera Oriental de Argentina (lutitas negras de la Formación Lampázar y equivalentes), Bolivia (Formación Iscayachi), Puna oriental (Formación Taique) y Sierra de Famatina (Formación Volcancito). En las pelitas tremadocianas la Formación Floresta de la Provincia de Salta se descubrió un artrópodo marelomorfo (Fig. 4.62) que está más estrechamente emparentado con una forma de Marruecos (Fig. 4.44) y con otra de Bohemia que con *Marella* (Fig. 4.21), una de las especies emblemáticas de la Lutita Burgess (Aris et al., 2017), lo que confirma la conexión biogeográfica entre el Norte de Gondwana y la Cuenca Andina Central.

En el lapso siguiente (Floiano-Dapingiano) se depositaron más de 2000 m de sedimentos marinos. Este

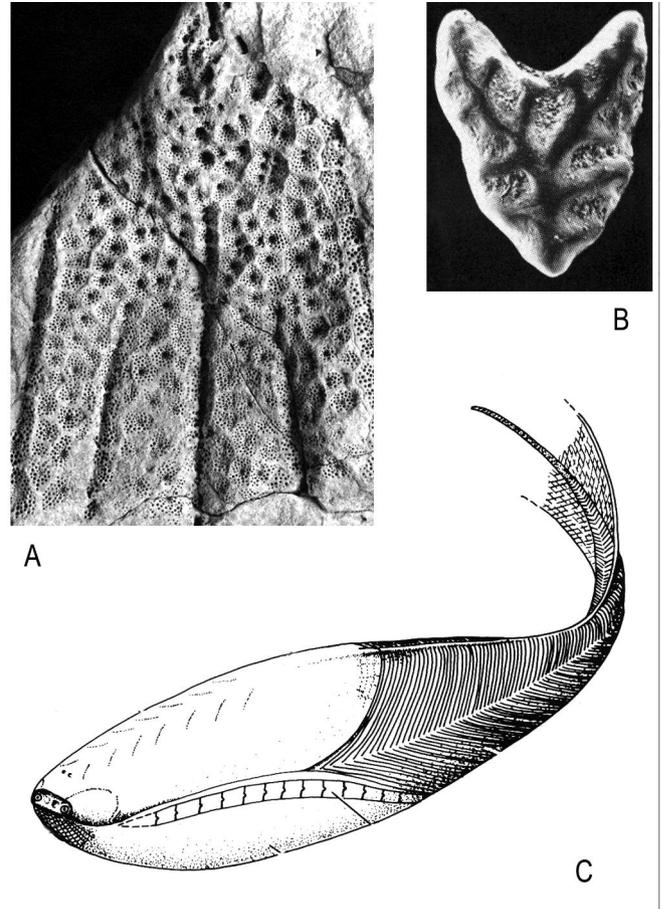


Figura 4.64. Vertebrados agnatos ordovícicos. A. Parte del escudo dorsal de *Astraspis desiderata*, Ordovícico Superior de América del Norte; B. Placa del escudo dorsal (tesserae) de *Sacabambaspis janvieri*, Ordovícico Medio de la Precordillera argentina; C. Reconstrucción de *Sacabambaspis janvieri* en base a los ejemplares encontrados en Sacabambilla, Bolivia. (A, C. de Elliot et al., 1991; B, de Albanesi et al., 1995).

intervalo es referido a la Formación Acoite y está bien representado en la Sierra de Santa Victoria, donde fue definida la formación, y en numerosas localidades de la Cordillera Oriental. Su tercio inferior está dominado por pelitas laminadas de color gris oscuro ricas en graptolitos, depositadas en una plataforma externa con fondos poco oxigenados, como lo sugiere la ausencia de faunas bentónicas. Hacia arriba gradan a limolitas bioturbadas fosilíferas que indican una progresiva oxigenación del sustrato. En algunos niveles hay depresiones erosivas acanaladas (*gutters*) producidas durante eventos de tormenta, las que fueron rellenadas por densas concentraciones de braquiópodos, trilobites, nautiloideos, bivalvos y gastrópodos. Hacia la mitad superior de la secuencia se destacan varios ciclos grano/estratocrecientes de 10-80 m de espesor que se inician con limolitas y culminan con areniscas cuarzosas, a veces amalgamadas, con estructuras en domo (*hummocky*) y abundantes

coquinas. Estas capas arenosas son interpretadas como depósitos de cara de playa con influencia de oleaje de tormenta. La sucesión en su conjunto revela una progradación de la línea de costa causada por el desarrollo de un sistema deltaico, donde los ciclos mayores representarían complejos de lóbulos y barras de desembocadura afectadas por tormentas (Astini y Waisfeld, 1993). Sucesiones similares a la descrita están ampliamente expuestas en el sur de Bolivia, en la región de Tarija, donde se asignan a la Formación Sella.

En ciertas localidades de la Cordillera Oriental la sucesión culmina con algunas decenas de metros de areniscas rosadas y limolitas moradas con típicas estructuras de ambiente estuarino (estratificación sigmoidal y bimodal, grietas de desecación, etc.) y una fauna de baja diversidad dominada por bivalvos. Esta unidad, denominada Formación Alto del Cóndor, refleja una caída generalizada del nivel del mar. Hacia arriba siguen depósitos de plataforma pelítico-arenosos con algunos niveles calcáreos cuyos fósiles indican una edad cercana al límite Darriwiliano/Sandbiano (Formación Capillas). Esta vasta transgresión marina también ha sido registrada en la Cordillera Oriental de Bolivia donde está representada por areniscas y pelitas depositadas en la zona costera. Lo más notable de estas rocas (Formación Anzaldo) es que contienen restos completos de un vertebrado pisciforme sin mandíbulas (agnato) denominado *Sacabambaspis* (por la localidad de Sacabambilla, al este de Cochabamba, el lugar del primer hallazgo) (Fig. 4.64). Este descubrimiento es significativo pues se trata de uno de los agnatos más antiguos del mundo, apenas superado en

edad por el género *Arandaspis* de la cuenca Amadeus de Australia. Placas aisladas de *Sacabambaspis* también se han encontrado en la Precordillera argentina. Dado que este vertebrado habitaba aguas someras debía tener una limitada capacidad para realizar largas migraciones por lo que su presencia en ambas cuencas sugiere una conexión geográfica estrecha entre ellas.

La sucesión continúa con areniscas cuarcíticas de amplia distribución en toda la cuenca (Formación Sandia en Perú, San Benito en Bolivia, Centinela en Argentina). Es importante señalar que tanto estas unidades como las que están inmediatamente por debajo – como la ya mencionada Formación Capillas – contienen trilobites (*Huemacaspis*), braquiópodos (*Drabovinella*, *Eorhipidomella*, *Tissintia*) y bivalvos (*Cadomia*) muy similares a los del norte de África y centro de Europa (Fig. 4.32). La presencia de estas faunas Mediterráneas en la cuenca Andina Central demuestra que no existían barreras geográficas que restringieran el intercambio faunístico con el sector norte de Gondwana y terrenos periféricos como Armórica y Perúnica (Havlíček y Branisa, 1980; Benedetto y Sánchez, 1996; Benedetto, 1998).

El Ordovícico culmina con diamictitas referidas a las formaciones San Gabán (en Perú), Cancañiri (en Bolivia) y Zapla (en Argentina), generadas durante la glaciación del Hirnantiano/Llandoveryano (§ 4.13). Esta glaciación abarcó la totalidad de la cuenca Andina Central, cubriendo un área de más de 1500 km de longitud y 250 km de anchura. En la base de estas unidades hay un hiato originado por un fuerte descenso glacioeustático, la erosión glacial y una fase de plegamiento de variable

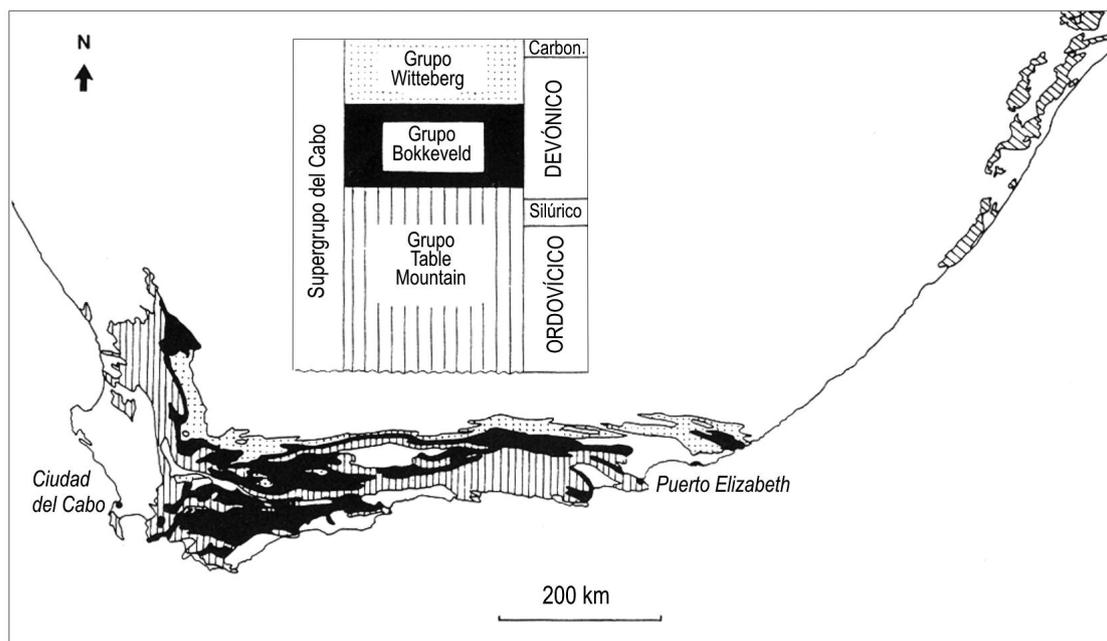


Figura 4.65. El Supergrupo del Cabo en Sudáfrica. Las rocas Ordovícicas (Grupo Table Mountain) están indicadas con rayado vertical.

intensidad debida a la orogenia Oclóyica. Por ello, es muy frecuente que las diamictitas se apoyen sobre unidades de diferente edad. Por ejemplo, en el sur de Bolivia lo hacen directamente sobre la Formación Sella, del Ordovícico Medio, pero en el norte de Argentina yacen en paraconcordancia sobre unidades del Ordovícico Superior. La superficie erosiva basal explica la presencia en la diamictita de bloques de distintas unidades infrayacentes.

4.18 LOS SISTEMAS DE TANDILIA Y DEL CABO (SUDÁFRICA)

Dada la conformación paleogeográfica de Gondwana, todo indica que los sedimentos marinos someros de edad Cambro-Ordovícica aflorantes en la Sierra de Tandil de la Provincia de Buenos Aires y en el cinturón plegado del Cabo del extremo sur de África estuvieron conectados entre sí. De allí el nombre de Cuenca de Nama-La Tinta, en alusión a las cuarcitas del Grupo Nama de Sudáfrica y la Formación La Tinta de Tandilia (ver Capítulo 3).

En la **Sierra de Tandil** una sucesión heterolítica de areniscas finas y pelitas de ambiente marino litoral (formaciones Cerro Negro y Punta Mogotes) se apoya en discordancia sobre el Grupo Sierras Bayas, del Proterozoico Superior (§ 3.12). La unidad más característica es la Formación Balcarce, compuesta de areniscas cuarzosas con estratificación cruzada a gran escala interpretadas como depósitos litorales con influencia de mareas y ocasionalmente de tormentas (Poiré et al., 2003; Poiré y Spalletti, 2005). Otra característica notable de esta unidad es su riqueza en trazas fósiles, especialmente de grandes ejemplares de *Arthropycus*. En su conjunto, la asociación icnológica sugiere una edad próxima al lími-

te Cámbrico/Ordovícico. En la Sierra de Tandil también aflora una diamictita glacial (Formación Sierra del Volcán) que fue correlacionada con las glaciaciones del Neoproterozoico. La datación U-Pb de los circones detríticos indica una edad más joven, por lo que ahora es considerada correlativa de los niveles glaciales del Hirnantiano expuestos en el Sistema del Cabo de Sudáfrica (van Staden et al., 2010).

El **Sistema del Cabo** es un cinturón orogénico en forma de L plegado en el Paleozoico superior que se sitúa en el extremo austral de Sudáfrica (Fig. 4.65) (Hiller, 1992; Shone y Booth, 2005). La sucesión Cambro-Ordovícica, de más de 2000 m de espesor, es referida al Grupo Table Mountain (Fig. 4.58). Al igual que en Tandilia, la columna se inicia con conglomerados rojizos que yacen en discordancia sobre basamento Proterozoico, seguidos de una sucesión heterolítica con estructuras de marea y abundantes trazas (*Skolithos*, *Arthropycus*). La unidad más notable de este grupo es la Formación Península, formada por varios cientos de metros de areniscas con estratificación cruzada y grandes superficies erosivas de origen fluvial intercaladas con delgados niveles con *Cruziana* que denotan influencia marina (Fig. 4.66). Hacia el tope del Grupo Table Mountain hay dos niveles de tilitas intercalados entre areniscas con estructuras de deformación por hielo, y otras que señalan un movimiento de los glaciares hacia el sur (coordenadas presentes). El grupo culmina con la Formación Cedarberg, una unidad pelítico/arenosa que constituye un horizonte guía en toda la comarca. Lo más significativo de esta formación es que contiene fauna de edad Hirnantiana, corroborando que las diamictitas infrayacentes son producto de la glaciación de fines del Ordovícico. La historia de deformación de esta cuenca se retomará en los próximos capítulos.



Figura 4.66. Vista panorámica del Grupo Table Mountain, cuyos estratos subhorizontales dominan la Ciudad del Cabo.

4.19 HISTORIA ACRECIONAL DEL MARGEN PROTO-ANDINO

Hasta aquí hemos analizado los rasgos salientes del relleno de las cuencas autóctonas, es decir, aquellas desarrolladas sobre o en la periferia de la región cratónica gondwánica (escudo Brasileño, terreno Pampia) durante el Cámbrico-Ordovícico. La historia depositacional de las cuencas autóctonas, sin embargo, no está desvinculada de la evolución geodinámica del margen continental sudamericano. Este sector del margen se lo denomina **proto-Andino** por ser su historia previa a la de la cadena Andina, que es esencialmente Meso y Cenozoica.

Con excepción de la etapa distensiva ligada a la separación de Laurentia y la apertura del Océano Iapetus Sur a fines del Proterozoico, el margen sudamericano de Gondwana fue un margen activo durante el resto del Fanerozoico. Esta configuración perduró hasta el presente, como lo demuestra la extensa zona de subducción instalada a lo largo del margen Pacífico. Por su prolongada historia de subducción y convergencia de placas, este es un típico ejemplo de margen acrecional. A lo largo de su historia se han acrecionado bloques continentales paraúctonos (como los terrenos Arequipa, Antofalla y Pampia), terrenos alóctonos (como Precordillera y Chileña), fragmentos de corteza oceánica y arcos magmáticos marginales al mismo. Como resultado, las cuencas sedimentarias asociadas al margen tienen una historia compleja. Para intentar resolverla se han utilizado evidencias provenientes de campos tan dispares como la geoquímica, la petrología, la paleontología, la estratigrafía y el paleomagnetismo. En los puntos siguientes se analizará brevemente su evolución geológica en el lapso Cámbrico-Ordovícico.

LA REGIÓN DE LA PUNA. La Puna o altiplano es el segmento más ancho de la región andina actual, con una elevación promedio sobre el nivel del mar del orden de 3700 m. Si bien su estructuración es cenozoica, ya en el Paleozoico inferior esta región se caracterizó por poseer un particular registro estratigráfico. Las principales diferencias con la Cordillera Oriental adyacente son: 1) la participación creciente hacia el oeste de rocas de origen volcánico y 2) un cambio notable en las facies y ambientes sedimentarios. Desde hace más de 30 años se han reconocido dos cinturones subparalelos orientados en sentido N-S: la faja eruptiva Oriental y la faja eruptiva Occidental. La faja eruptiva Oriental tiene en común con la Cordillera Oriental las facies de plataforma de edad Cámbrica-Tremadociana, pero difiere notablemente de esta última por el desarrollo de grandes espesores de turbiditas (Formación Chiquero, Fig. 4.67). Entre ellas



Figura 4.67. Arriba: afloramiento de las turbiditas del Ordovícico Inferior (Formación Chiquero) cerca de Susques, Puna oriental de Argentina (foto del autor). Abajo: rocas clásticas marinas del Ordovícico Inferior (Formación Quebrada Grande) en el Cordón de Lila, sur del Salar de Atacama, altiplano chileno (foto gentileza de Hans Niemeyer).

se intercalan algunas capas de tufitas que llegaron a la zona como cenizas volcánicas provenientes del magmatismo silíceo explosivo localizado hacia el oeste de la cuenca. También se intercalan en la pila sedimentaria unidades volcánicas de 50-150 m de espesor formadas por flujos de lava, hialoclastitas y diques de composición dacítica correspondientes a volcanismo submarino no explosivo (Coira et al., 1999). De acuerdo a los graptolitos encontrados en las turbiditas, la edad de esta sucesión volcanosedimentaria abarca el lapso Tremadociano tardío/Darriwiliano.

En la **faja eruptiva Occidental** de la Puna Argentino-Chilena aflora una potente sucesión de rocas volcánicas y volcánicas cuyas mejores exposiciones están en el paso fronterizo de Huaitiquina y en el Cordón de Lila, al sur del Salar de Atacama, en el norte de Chile (Fig. 4.67). Las rocas volcánicas permiten inferir la existencia de un sistema de arcos de islas volcánicas y cuen-

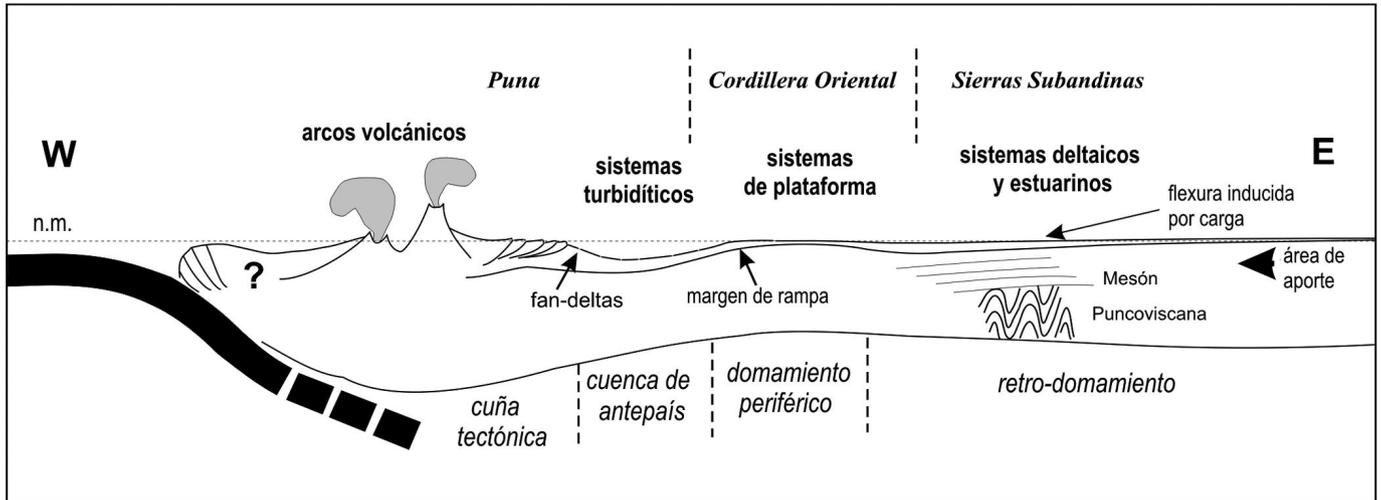


Figura 4.68. Interpretación geodinámica del margen proto-Andino a la latitud del altiplano chileno-argentino (de Astini et al., 2002).

cas de trasarco desarrolladas sobre corteza oceánica o corteza continental adelgazada, aunque algunos opinan que el arco volcánico se emplazó sobre el margen continental. Este volcanismo se inició en el Tremadociano temprano (o Cámbrico más tardío), como lo revelan los trilobites y otros fósiles presentes en la parte basal de la sucesión (Formación Las Vicuñas) y continuó hasta el Darriwiliano inferior con la Formación Aguada de la Perdiz, expuesta tanto del lado chileno como argentino. El área de aporte de esta potente sucesión volcanoclástica (~4000 m) hay que buscarla en el arco volcánico activo situado hacia el oeste. Por arriba se depositó el denominado 'Complejo Turbidítico de la Puna' consistente en alrededor de 3000 m de turbiditas sin evidencias de volcanismo asociado, del Ordovícico Medio-Superior (?). Se interpreta que estos sedimentos provinieron de la destrucción progresiva del arco volcánico situado al oeste (Bahlburg, 1991).

Tratemos ahora de reconstruir la **evolución del margen continental proto-Andino** durante el Cambro-Ordovícico a la latitud de la Puna, integrando los datos geológicos de esta región con los de la Cordillera Oriental y las Sierras Subandinas. Resulta evidente que a partir del Ordovícico basal se desarrolló una zona de subducción a lo largo del margen protoandino (Fig. 4.68). Como consecuencia, la litósfera continental adyacente comenzó a adelgazarse formándose una cuenca distensiva de trasarco. Al principio se rellenó de sedimentos marinos someros pero luego, a medida que la subsidencia térmica progresaba, comenzó a recibir depósitos turbidíticos de aguas más profundas aportados tanto desde el este (sector de la faja oriental) como desde el arco magmático situado al oeste (en la faja occidental). La actividad magmática en el sector oriental estuvo repre-

sentada por volcanismo submarino no explosivo. En la faja occidental argentino/chilena, en cambio, hubo una intensa actividad volcánica explosiva evidenciada por los grandes espesores de rocas volcánicas de arco y plutones asociados. En el sector sur de la Puna es posible que se haya generado corteza oceánica, como lo sugiere la presencia de peridotitas, gabros y lavas basálticas en almohadilla que se interpretan como complejos ofiolíticos desmembrados.

Mientras esto ocurría en la región de la Puna, en el antepaís situado hacia el este (Cordillera Oriental y Sierras Subandinas actuales) se depositaban sucesiones sin influencia volcánica (Fig. 4.68). Las areniscas y pelitas litorales del Cámbrico (Grupo Mesón) se acumularon en cuencas limitadas por fallas relacionadas con extensión, posiblemente debido a la separación del terreno Arequipa-Antofalla. Luego, los depósitos marinos epicontinentales del Grupo Santa Victoria transgredieron sobre el Grupo Mesón. Su litología y arquitectura fueron controladas, en esencia, por las variaciones del nivel del mar, produciendo repetidas transgresiones y progradaciones de la línea de costa. Dado el carácter activo del margen, es difícil identificar cuáles de estas variaciones fueron de origen eustático y cuáles fueron inducidas tectónicamente.

De acuerdo al modelo elaborado por Bahlburg (1990) y Bahlburg y Furlong (1996), la cuenca de trasarco de la Puna se transformó en una cuenca de antepaís como resultado del cabalgamiento hacia el este del edificio volcánico (que dejó de funcionar como tal). Coira y otros (1999) especularon que este fenómeno compresivo fue resultado de un cambio en el movimiento relativo de las placas (¿convergencia oblicua?, ¿margen transtensional?). Cualquiera sea la razón, la subsidencia térmica previa –



Figura 4.69. Sucesión ordovícica en la región de Chaschuil, en el extremo norte de la Sierra de Famatina. En primer plano rocas volcanosedimentarias fosilíferas intercaladas entre rocas volcánicas (hacia atrás, de color violáceo). Foto del autor.

sumada probablemente a la carga pasiva del arco volcánico – dio paso a una subsidencia inducida por carga tectónica, lo que permitió la acomodación del potente Complejo Turbidítico de la Puna. Como consecuencia, en el Darriwiliano temprano se generó hacia el este un domamiento periférico que produjo la virtual emersión del sector de la cuenca actualmente expuesto en la Cordillera Oriental. Los sistemas de plataforma de este sector se desarrollaron principalmente sobre el frente (flanco occidental) del domamiento y sus movimientos de ascenso produjeron repetidas discontinuidades en la secuencia, llegándose incluso a la exposición subaérea (Astini et al., 2002). Basados en la teoría flexural elástica, estos autores concluyeron que las completas sucesiones sedimentarias de las Sierras Subandinas se depositaron por detrás del domamiento (*back-bulge*). Esta región estuvo sujeta a subsidencia flexural, a la que se sumó la subsidencia por la carga de sedimentos producida por la progradación de sistemas deltaicos desde la región cratónica (Fig. 4.55).

EL SISTEMA DE FAMATINA. El cinturón de volcanismo de arco no estuvo restringido a la Puna argentino-chilena sino que se prolongó hacia el norte en la Cordillera Oriental de Perú donde está representado por la Formación Ollantaytambo (Fig. 4.48) y en el altiplano peruano (zona de Puno), donde aflora la Formación Umachiri (Bahlburg et al., 2006). Hacia el sur, el mejor exponente del volcanismo Ordovícico es la Sierra de Famatina, de allí el término ‘magmatismo Famatiniano’ ampliamente utilizado para aludir a las rocas volcánicas y los cuerpos intrusivos de esa edad expuestos no sólo en la Sierra de Famatina sino también en otros cordones montañosos que

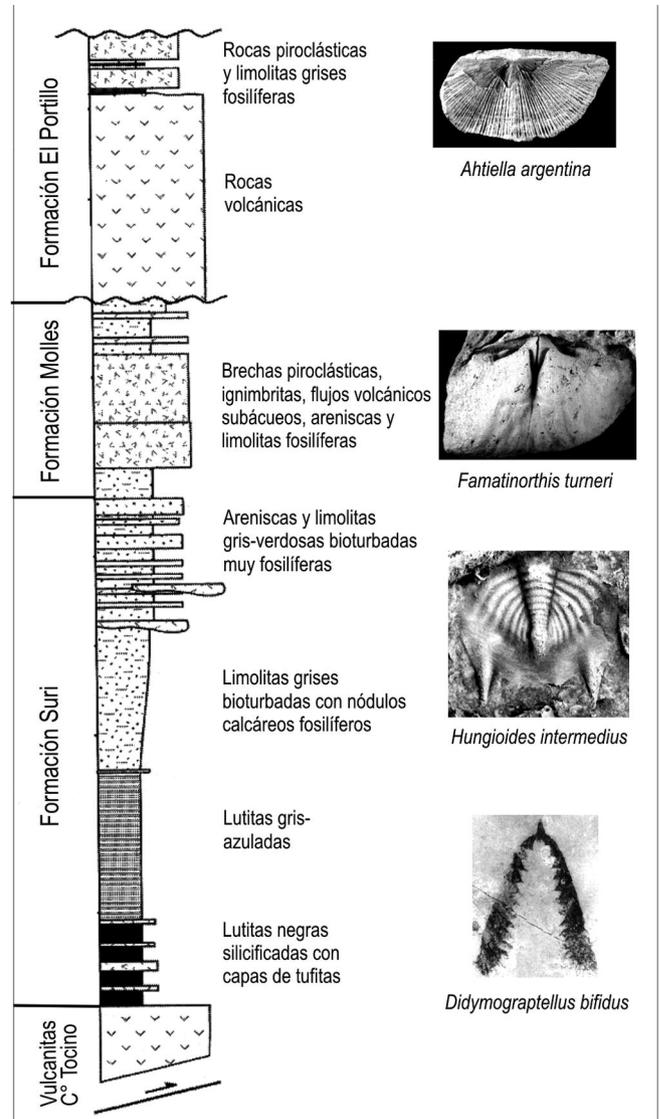


Figura 4.70. Columna estratigráfica del Ordovícico volcánico-clástico de la Sierra de Famatina y fósiles distintivos de cada tramo (simplificado y modificado de Mángano et al., 2002).

forman las Sierras Pampeanas. Datos recientes demuestran que intrusivos de la misma edad continúan hacia el sur en las provincias de La Pampa y Río Negro, en el norte de la Patagonia argentina (Pankhurst et al., 2006).

El **Sistema de Famatina** comprende la Sierra de Famatina y otros cordones montañosos menores. Con una altitud que supera los 6000 m, se extiende en sentido submeridional en las provincias argentinas de La Rioja y Catamarca (Fig. 4.72). Se trata de un arco magmático continental formado sobre una corteza atenuada y adelgazada vinculada a un régimen extensional (Pankhurst et al., 1998; Miller y Sóllner, 2005; Otamendi et al., 2017). El volcanismo es de tipo bimodal y tuvo lugar en condiciones subácueas y subaéreas subordinadas con fases



Figura 4.71. Fósiles en las rocas metamórficas de la Formación La Cébila, Sierra de Ambato. Abajo a la izquierda: molde interno de valva ventral de *Ffynnonia* (foto del autor).

eruptivas y explosivas, las que se intercalan con las sucesiones sedimentarias ordovícicas, de modo similar a las rocas volcánicas de la Puna (Cisterna et al., 2010; Armas et al., 2018). La signatura geoquímica y los patrones de tierras raras indican que la fuente de estas rocas volcánicas son basaltos tipo dorsal meso-oceánica (MORB) y son compatibles con el emplazamiento en una cuenca de tras-arco (back-arc) que se prolongó hacia el norte formando el arco magmático Puna-Famatina (Cisterna et al., 2017). El modelo más aceptado es que el complejo plutónico-volcánico Famatiniano se formó al Este de cinturón Pampeano donde por *rifting* se generó una cuenca de trasarco que luego se cerró, por lo que del punto de vista paleogeográfico el arco de Famatina es parautoctono.

El relleno sedimentario se inicia en el Cámbrico con el relleno de una cuenca de *foreland* adyacente al cinturón Pampeano, actualmente deformado y con metamorfismo de bajo grado (Formación Negro Peinado) (Collo et al., 2009). Las rocas sedimentarias más antiguas son areniscas calcáreas, coquinas y calcipelitas del Cámbrico Superior/Tremadociano inferior depositadas en una plataforma somera de aguas templado-cálidas, seguidas por pelitas negras con graptolitos y trilobites del Ordovícico Inferior. Por su extensión geográfica, potencia y variado contenido paleontológico, la unidad estratigráfica más distintiva es el Grupo Famatina, formado por las formaciones Suri y Molles (Fig. 4.70). Se trata de una sucesión volcanoclástica de alrededor de 2000 m de espesor que se inicia con facies marinas deficientes en oxígeno, continúa con areniscas y limolitas de plataforma con influencia de tormentas y culmina con areniscas rojizas, tufitas, brechas volcánicas e

ignimbritas acumuladas en aguas poco profundas en la región marginal al arco volcánico. Del punto de vista paleoambiental, la sucesión en su conjunto se someriza hacia el tope debido al incremento de los aportes volcanogénicos y, probablemente, a la gradual emersión de las islas volcánicas. Los sucesivos ciclos transgresivos/regresivos que jalonan la secuencia también serían producto de la dinámica propia de los ambientes volcánicos, sujetos a episódicos movimientos de levantamiento y subsidencia térmica. Sobre estas unidades yace en discordancia el Grupo Cerro Morado, formado por volcánicas ácidas e ignimbritas seguidas de rocas volcanoclásticas fosilíferas. Una reseña sobre el Ordovícico de este sistema montañoso puede verse en Mángano et al. (2002).

Las facies marinas profundas y disóxicas de la parte inferior de la Formación Suri contienen graptolitos y numerosas concreciones que encierran ejemplares magníficamente preservados de trilobites, mientras que

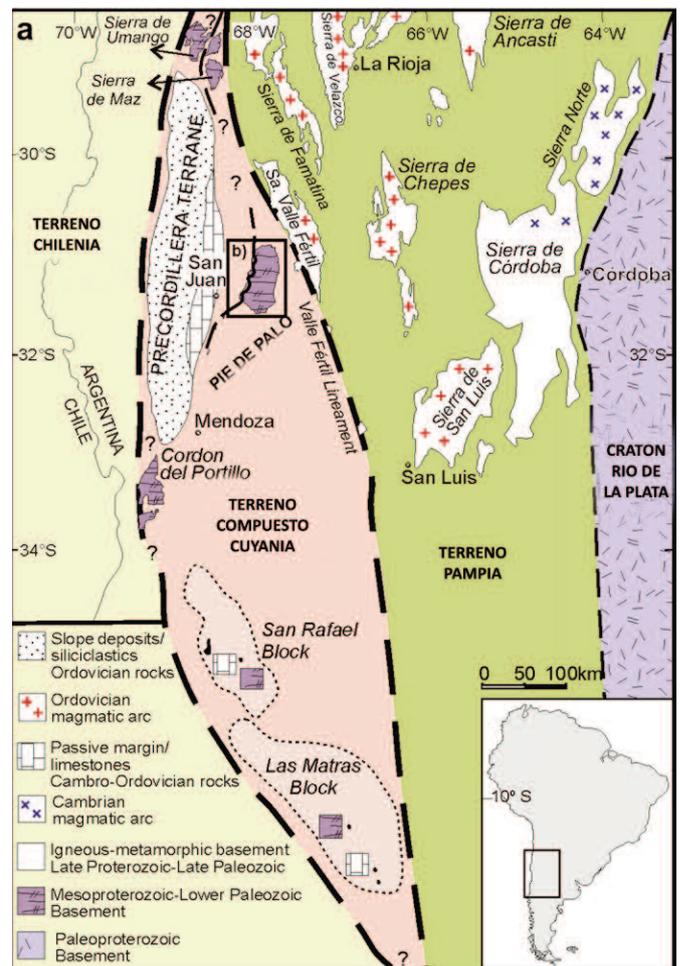


Figura 4.72. Terrenos de la región centro-oeste de Argentina y Chile. Nótese que la Precordillera es parte del terreno compuesto Cuyania.

las facies más someras de la parte superior son ricas en braquiópodos, trilobites y bivalvos de edad Dapingiana y Darriwiliana (Fig. 4.70). Los braquiópodos (*Ffynnonia*, *Famatinorthis*, *Monorthis*, *Rugostrophia*, *Ahtiella*, etc.) tienen afinidades tanto con los de la Puna occidental argentino/ chilena como con los de la Formación San José de Perú, también asociados a depósitos volcánico-clásticos. Este largo cinturón volcánico que durante el Ordovícico bordeó el margen proto-Andino se lo conoce como el **arco volcánico de Puna-Famatina**. A escala global, las faunas que lo habitaron se asemejan a las que poblaron las islas volcánicas marginales o interiores al Iapetus referidas a la Provincia Céltica (ver § 4.8). Estas comunidades también se caracterizan por un endemismo marcado en los braquiópodos y en los bivalvos, tal como cabría esperar en zonas de arcos insulares. Un buen ejemplo es el bivalvo *Catamarcaia*, un género típico de Famatina (Fig. 4.32). Los trilobites, por otra parte, indican claras afinidades con las faunas perigondwánicas.

El sorprendente hallazgo de fósiles ordovícicos relativamente bien preservados en las **Sierras Pampeanas** de Catamarca (Formación La Cébila), en rocas que alcanzaron la facies metamórfica de hornfels/hornblenda (~600 - 650°C) (Fig. 4.71) demuestra que al menos parte de la región central de Argentina, considerada como un área cratónica emergida, fue cubierta por un mar epicontinental durante el Ordovícico (Verdecchia et al., 2007). La fauna está dominada por el braquiópodo *Ffynnonia*, presente también en las cuencas de Famatina y Precordillera, por lo que es lícito suponer que esta ingresión marina estuvo conectada con esas cuencas.



Figura 4.73. Calizas cámbricas en la quebrada de Zonda en las proximidades del autódromo del mismo nombre, Provincia de San Juan.

EL TERRENO PRECORDILLERA (CUYANIA). La Precordillera de Cuyo (Fig. 4.72) es una provincia geológica muy particular por sus más de 2000 m de rocas carbonáticas del Cámbrico y Ordovícico que se acumularon en una extensa plataforma de 400.000 a 440.000 km² (restaurada palinspásticamente), con profundidades estimadas entre 30 y 90 m de acuerdo a la pendiente regional de la misma (Gómez y Astini, 2015) (Figs. 4.73, 4.74). A escala regional, estas rocas se truncan abruptamente en el contacto con la adyacente Sierra de Famatina formada, como se vio en el punto anterior, por rocas clásticas y volcánoclasticas.



Figura 4.74. Afloramiento de las calizas de plataforma de la Formación San Juan en el río Talacasto, provincia de San Juan, Argentina (foto del autor).



Figura 4.75. El trilobite olenéllido *Arcuolenellus* encontrado en la parte superior de la Formación Cerro Totorá (Cámbrico, Serie 4). Aparte de la Precordillera este género se conoce solamente en Lurentia.

Un rasgo llamativo es que no hay este tipo de carbonatos de plataforma del Paleozoico inferior en ninguna otra cuenca sudamericana. Los límites de la Precordillera también son peculiares: el límite oriental coincide con una faja muy tectonizada que incluye potentes secuencias olistostrómicas del Paleozoico inferior, mientras que en su margen occidental hay una franja de olistostromas boirdeada más al oeste por rocas marinas de aguas profundas (pelagitas, turbiditas). Estas, a su vez, se intercalan con rocas máficas y ultramáficas interpretadas como cortejos ofiolíticos (Fig. 4.76), lo que permitió inferir la existencia de un talud continental y un océano abierto al oeste de la Precordillera durante el Paleozoico inferior. Basado en estas evidencias, el geólogo argentino Víctor Ramos y otros colegas plantearon que la Precordillera de Cuyo es un terreno alóctono con evidentes similitudes estratigráficas y paleontológicas con Norteamérica. También postularon que este terreno se acrecionó a Gondwana durante el Paleozoico. El término ‘terreno compuesto **Cuyania**’ utilizado por estos autores tiene una connotación similar al de ‘terreno Precordillera’ utilizado por autores anteriores pero es más amplia, pues además de la faja plegada y corrida de la Precordillera incluye la Sierra de Pie de Palo y otras áreas del sur de Mendoza y oeste de La Pampa donde se han reconocido remanentes de la plataforma carbonática que caracteriza este terreno. Así concebido, el terreno Cuyania tiene una longitud del orden de los 1000 km y una anchura cercana a los 250 km (Fig. 4.72).

Un aporte significativo a la **hipótesis de la aloc-tonía** de la Precordillera provino de los fósiles. En las décadas de 1950-1960, en pleno apogeo de la teoría geosinclinal, el geólogo Ángel V. Borrello, de la Universidad Nacional de La Plata, y otros investigadores notaron la gran semejanza entre los trilobites Cámbricos de la Precordillera y los de América del Norte (Fig. 4.75). Esto planteó un dilema paleogeográfico de difícil resolu-



Figura 4.76. Basaltos con disyunción columnar (arriba) y lavas en almohadilla (centro) intercaladas en la Formación Alcaparrosa (Ordovícico Superior), Cuesta del Viento, Precordillera occidental. Las capas están en posición subvertical (fotos del autor). Abajo: lavas en almohadilla del fondo oceánico actual.

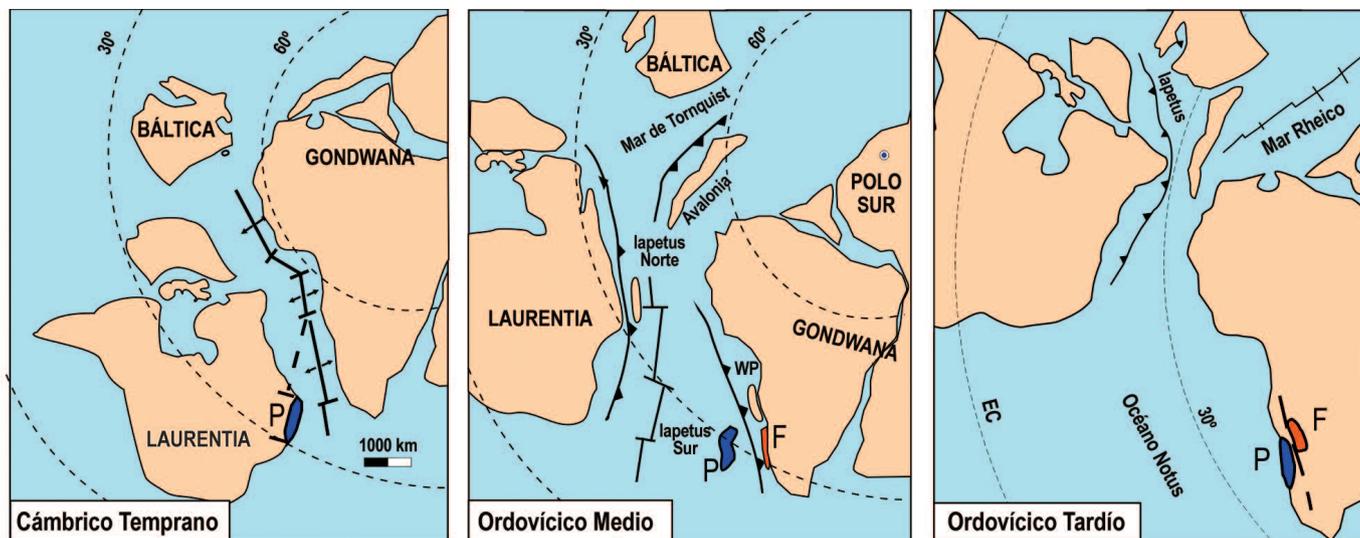


Figura 4.77. Reconstrucciones paleogeográficas en las que se muestra el rifting, deriva y colisión del terreno Precordillera según la hipótesis microcontinental.

ción dada la gran separación entre Gondwana y Laurentia. A esta inconsistencia paleogeográfica se sumó el hecho, bastante obvio, de que una plataforma carbonática de la envergadura de la precordillerana sólo pudo desarrollarse en mares cálidos, ubicación que resulta incompatible con la paleolatitud calculada para esta región de Gondwana mediante datos paleomagnéticos.

Uniendo las piezas, Bond y otros autores dieron a conocer en 1984 una impactante reconstrucción para el límite Proterozoico/Cámbrico en la cual el margen andino de Gondwana estaba adyacente al este de Laurentia. Según esta hipótesis, las plataformas carbonáticas de Precordillera y Laurentia se formaron sobre márgenes pasivos que quedaron enfrentados (márgenes conjugados) al separarse ambos continentes por la apertura del Océano Iapetus. Luego de la ruptura, Gondwana derivó hacia latitudes más altas y Laurentia permaneció dentro del cinturón tropical. Nótese que esta reconstrucción no implica la aloctonía de la Precordillera, sino que simplemente afirma su carácter de cuenca de margen pasivo ubicada en latitudes bajas y próxima a Laurentia durante el Cámbrico.

Siguiendo esta línea de razonamiento, Dalla Salda et al. (1992) sostuvieron que, al comienzo, la Precordillera fue parte integrante del margen pasivo lauréntico (no su margen conjugado) y que su posición actual en América del Sur es producto de la colisión entre Laurentia y el margen andino de Gondwana. La consecuencia de esa colisión continental fue, de acuerdo a esta hipótesis, la orogenia Tacónica en Norteamérica y el orógeno Famatiniano en Sudamérica. Cuando ambos continentes se separaron en el Ordovícico Superior, un fragmento de Laurentia – denominado Occidentalía (que incluye a la

Precordillera) – quedó ‘adherido’ a la placa gondwánica. Esto explicaría el abrupto truncamiento de los Apalaches a la altura del Golfo de México. Esta hipótesis, aunque atrayente, no es del todo congruente con los datos paleontológicos del Ordovícico y tampoco con ciertas evidencias geológicas. El razonamiento es el siguiente: si la plataforma precordillerana realmente fue parte de la apalachiana, entonces las faunas de ambas cuencas deberían ser idénticas o, al menos, muy similares, hasta el momento de la separación. Esto se basa en que, actualmente, las faunas bentónicas pueden migrar libremente a lo largo de un mismo margen continental como lo hacen, por ejemplo, las faunas de moluscos que habitan la plataforma patagónica. En todo caso, la única barrera es la temperatura de las aguas, que se van haciendo más cálidas hacia el norte, en dirección de las costas brasileñas. Sin embargo, durante el Ordovícico hacen su aparición en la Formación San Juan de la Precordillera numerosos géneros de braquiópodos típicos de las provincias Báltica y Céltica (ver § 4.8), nunca registrados en la plataforma carbonática de Laurentia (Herrera y Benedetto, 1991). Lo mismo ocurre con los trilobites y otros grupos: las faunas del Ordovícico Inferior son similares a las laurénticas, pero hacia arriba aparecen faunas de mezcla que señalan un libre intercambio con otros paleocontinentes (Vaccari, 1995; Vaccari et al., 2006; Benedetto et al., 1999, 2007). Finalmente, las formas típicamente gondwánicas se incrementan en el Ordovícico Medio/Superior, haciendo su aparición braquiópodos y bivalvos de la Provincia Mediterránea, trilobites provenientes tanto del sector frío como tropical de Gondwana, el vertebrado agnato *Sacabambaspis*, etc.

Así, el contenido paleontológico permitió llegar a

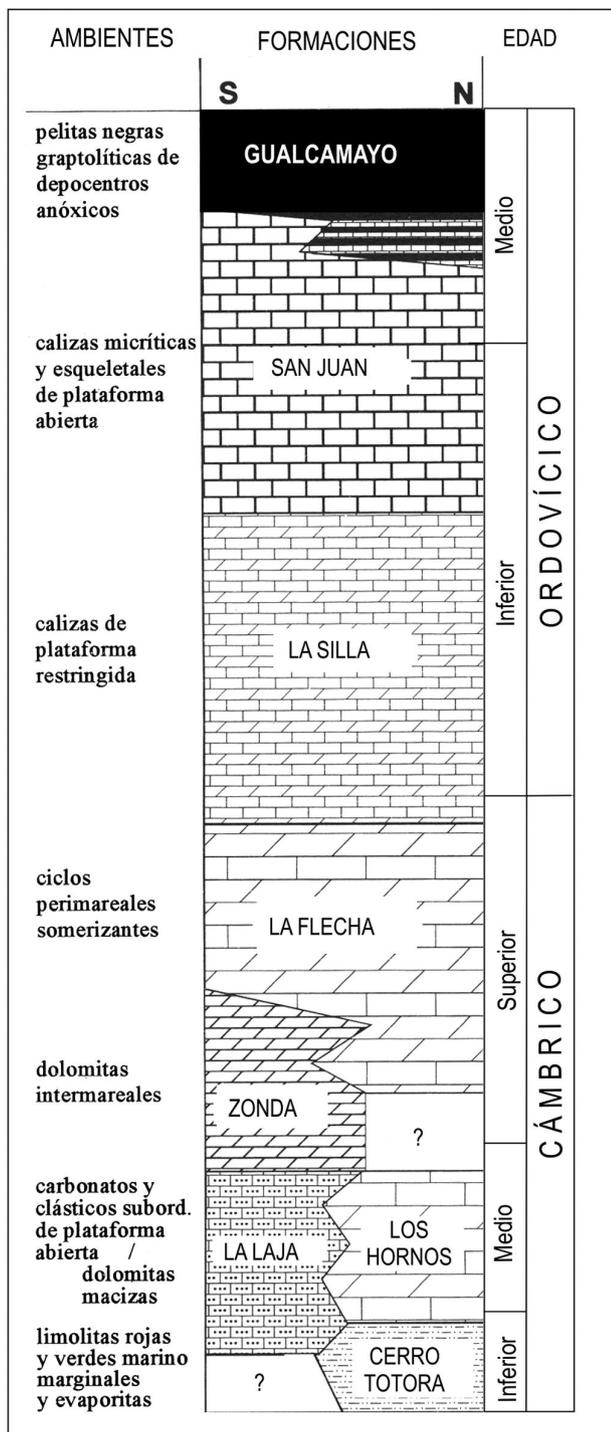


Figura 4.79. Unidades estratigráficas del intervalo Cámbrico Inferior - Ordovícico Medio de la Precordillera de San Juan y La Rioja (sector oriental).

de realizar migraciones transoceánicas. Por esta razón, la explicación de que estos trilobites llegaron a la Precordillera desde Laurentia transportados por corrientes marinas a través del Océano Iapetus, que en ese momento habría alcanzado cerca de 2000 km de anchu-

ra, es difícil de sostener, aun cuando dichas corrientes tuvieran la dirección apropiada. Sólo algunos trilobites de hábitos pelágicos presentes en facies de plataforma externa, como los agnóstidos, pudieron salvar barreras oceánicas de esa magnitud y alcanzar una distribución casi cosmopolita, lo que les quita valor como indicadores paleogeográficos (ver § 1.13). El hallazgo reciente de bloques de caliza del Cámbrico Inferior en conglomerados del norte de la Patagonia argentina (Sierra Grande) conteniendo arqueociátidos similares a los de Antártida y Australia (González et al., 2010) es otra confirmación a la regla de que los terrenos que estuvieron próximos entre sí (Patagonia se supone que estuvo cerca de Antártida; ver Capítulo 6) poseen faunas similares. Una discusión más detallada sobre los inconvenientes del modelo parautóctono puede verse en Astini y Rapalini (2003), Benedetto (2004) y Benedetto et al. (2009).

Consideremos ahora brevemente la **historia sedimentaria** de la Precordillera a la luz del modelo de la aloctonía. Se puede reconocer una fase inicial de *rifting* en la que se depositaron las evaporitas y estratos rojos de la Formación Cerro Totorá en una cuenca marina de circulación restringida. En la reconstrucción realizada por Thomas y Astini (1996) estos depósitos se desarrollaron dentro del rift Ouachita, tanto del lado del terreno Precordillera como sobre el margen de Laurentia (Fig. 4.78). Sobre este último se depositó la Formación Rome, que es muy similar a la Formación Cerro Totorá. Como puede verse en la reconstrucción mencionada, el bloque que va a dar origen al terreno Precordillera se desplazó a lo largo de dos sistemas de fallas transformantes, dejando una entrante en el margen continental lauréntico, la entrante Ouachita. La apertura progresiva de la cuenca (la transición *rift-drift*) quedó registrada por la depositación de las calizas submareales de la Formación La Laja sobre las facies rojas y yesíferas de sinrift que reflejan un clima cálido y árido (Fig. 4.78). A medida que el terreno se alejaba de Laurentia el influjo clástico fue mermando hasta desaparecer. El límite de secuencia que la separa de la Formación Zonda supra-yacente señala el pasaje a la etapa de margen pasivo caracterizada por las dolomías rítmicas de ambiente intermareal y supramareal (formaciones Zonda y La Flecha). Esta transición es comparable a la que se observa en las calizas Cámbricas de Laurentia (Gómez y Astini, 2015). Lo sucesión continúa con las calizas de ambiente marino restringido de la Formación La Silla. Estas últimas son comparables a las que se forman actualmente en las Bahamas, al este de la península de Florida, donde se desarrollan plataformas muy someras bordeadas por barras oolíticas, sin ningún tipo de influjo clástico (Cañas, 1999). Finalmente, los depósitos de **margen pasivo** culminan con las calizas fosilíferas

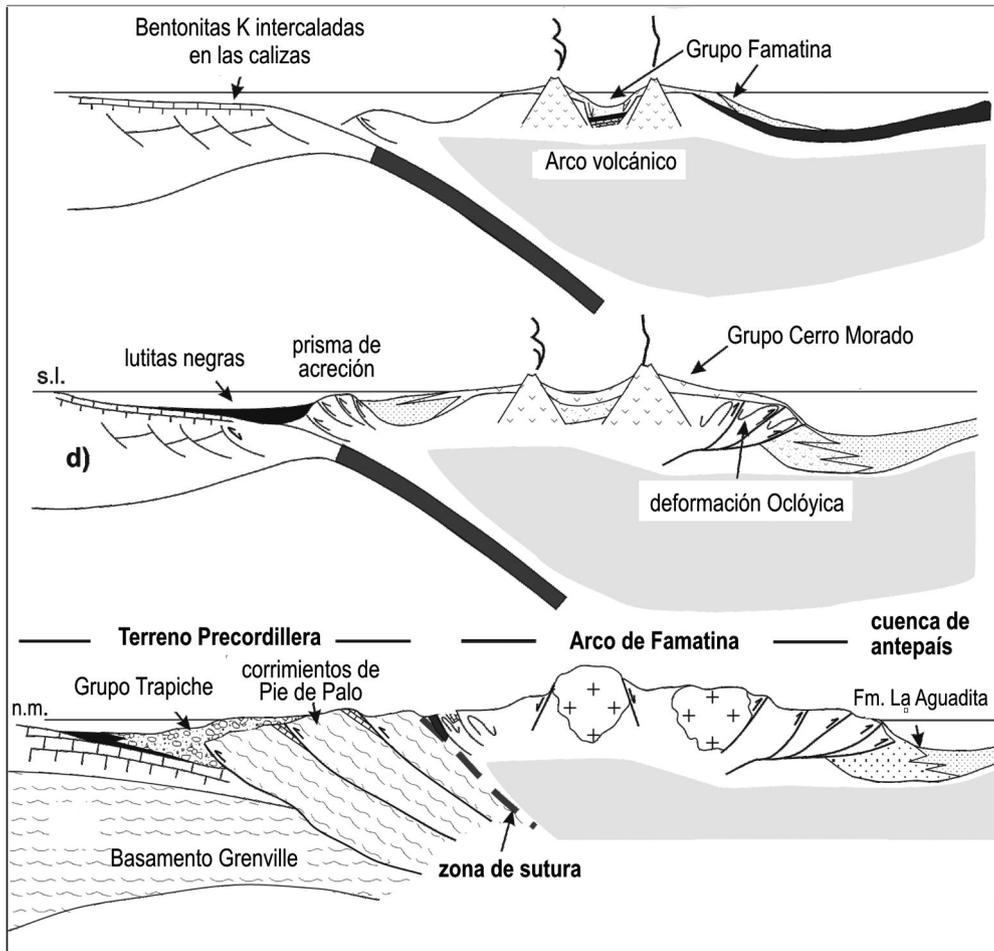


Figura 4.80. Interpretación geodinámica del margen proto-Andino mostrando la evolución del arco magmático de Famatina, la acreción del terreno Precordillera (Cuyania) y las cuencas sedimentarias asociadas (simplificado de Astini, 2003).

de rampa marina abierta de la Formación San Juan (Figs. 4.74, 4.79). Se calcula, restituyendo la cuenca al estado previo a la deformación cenozoica, que la plataforma carbonática en su conjunto alcanzó alrededor de 300 km en sentido E-O y 500 km en sentido N-S.

En la base de la Formación San Juan es notable el desarrollo de **biohermos** en forma de montículos de alrededor de 4 m de espesor y varios cientos de metros de extensión superficial. Los principales constructores del armazón arrecifal fueron comunidades microbianas. Los biohermos fueron habitados, además, por un gran número de esponjas, crinoideos y algas bentónicas. Un segundo nivel biohermal, construido por estromatoporoideos y esponjas, se localiza hacia la mitad de la Formación San Juan (Cañas y Carrera, 2003). Las calizas submareales de la Formación San Juan contienen ricas comunidades de esponjas, braquiópodos, briozoos, trilobites, gastrópodos, nautiloideos y ostrácodos cuyo estudio permitió determinar con precisión cómo variaron las afinidades biogeográficas a través del tiempo. Un aspec-

to por demás interesante es que estas comunidades son muy similares en su estructura a las que habitaron otras plataformas de aguas cálidas del mundo y, a su vez, difieren notablemente de las comunidades dominadas por trilobites y braquiópodos de la cuenca Andina Central (Waisfeld et al., 2003) (Fig. 4.33).

Otro hecho llamativo es que a partir del Ordovícico Medio se intercalan en las calizas numerosas capas de **bentonitas K**. Dado que en edad y composición son muy similares a las rocas volcánicas de la Sierra de Famatina, se asume que provienen del volcanismo explosivo desarrollado en ese arco (Huff et al., 1998). A partir de estos datos se pueden hacer dos inferencias paleogeográficas: la primera es que hacia los 470 Ma el terreno Cuyania ya estaba suficientemente cerca del arco volcánico de Famatina como para recibir sus cenizas volcánicas. De acuerdo a los patrones actuales de dispersión de cenizas volcánicas puede estimarse que la separación entre Cuyania y el margen gondwánico era, en ese momento, de unos pocos cientos de kilómetros.

Un dato adicional, por demás significativo, es que en Laurentia las bentonitas están casi enteramente restringidas al Ordovícico Superior (Sandbiano), al igual que en Báltica, es decir son bastante más jóvenes que las de la Precordillera. Esto permite llegar a una segunda conclusión importante: En el Darriwiliano el terreno Precordillera ya no era parte de Laurentia (hipótesis de Occidentalía), en concordancia con lo que señalan los fósiles.

El pasaje abrupto a las pelitas negras de la Formación Gualcamayo (que también contiene bentonitas potásicas en su base) marca el fin de la vasta plataforma carbonática (Fig. 4.78). El depósito de facies profundas y poco oxigenadas puede explicarse tanto por un ascenso eustático como por un hundimiento de la cuenca por efecto tectónico, si bien la primera causa es menos probable pues el lapso Dapingiano/Darriwiliano basal coincide con un intervalo generalizado de mar bajo (Nielsen, 2003). Una evidencia a favor del hundimiento tectónico es que la transición de calizas a pelitas negras no es uniforme en toda la cuenca sino que es diacrónica, es decir, ocurre primero en el sector norte y luego en la región central.

Como quiera que sea, este cambio de facies marca el fin de la cuenca de margen pasivo y el inicio de la **cuenca de antepaís periférico**. De acuerdo al modelo de aloctonía, la aproximación del microcontinente Cuyania a la zona de subducción y su posterior colisión con el arco de Famatina produjo la flexura de la litósfera por efecto de la carga tectónica (Astini et al., 1995) (Fig. 4.80). Es probable que la colisión no haya sido ortogonal sino oblicua respecto del margen continental, por lo que el sector de la placa más afectado inicialmente fue el septentrional, progresando luego la subsidencia al resto de la Precordillera. La colisión produjo drásticos cambios en la configuración de la cuenca y en la distribución y naturaleza de las litofacies. Por ejemplo, en el sector norte de la misma se intercalan conglomerados entre las pelitas negras, y por encima hay turbiditas y areniscas conteniendo grandes bloques redepositados de caliza (Grupo Trapiche), lo que pone en evidencia la existencia de fuertes resaltos en el relieve producto del fallamiento de bloques. La colisión oblicua pudo haber estado asociada con desplazamientos a lo largo de los márgenes originándose cuencas transtensionales que fueron rellenadas en el Silúrico por depósitos marinos en los que se emplazaron grandes olistolitos de caliza, bien expuestos en la Precordillera oriental (Formación Rinconada).

En la Sierra de Pie de Palo, situada al este de la Precordillera, las rocas del basamento grenvilliano fueron afectadas por un segundo evento metamórfico datado en ~460 Ma que sería producto de la colisión de Cuyania (Casquet et al., 2001). Esta edad coincide, además, con el fin del volcanismo y el cierre de la cuenca de trasarco ordovícica de Famatina. Otro dato relevante es que los

mármoles del Grupo Caucete de la Sierra de Pie de Palo, considerados de edad Proterozoica durante mucho tiempo, poseen una relación isotópica Sr⁸⁷/Sr⁸⁶ similar a la que tenía el agua de mar en el Cámbrico Medio y, a su vez, se corresponde con la relación de Sr de las calizas cámbricas de la Precordillera. La conclusión es que los mármoles de la Sierra de Pie de Palo serían un equivalente metamorfizado de la plataforma carbonática cámbrica precordillerana, y que este metamorfismo sería producto de la colisión (Naipauer et al., 2005, 2010).

REFERENCIAS Y LECTURAS COMPLEMENTARIAS

- Aceñolaza, F.G. y Toselli, A.J. 1988. El Sistema de Famatina: Su interpretación como orógeno de margen continental activo. *5º Congreso Geológico Chileno*, 1: 55-67.
- Aceñolaza, F.G., Miller, H. y Toselli, A.J. 2002. Proterozoic-Early Paleozoic evolution in western South America - a discussion. *Tectonophysics*, 354: 121-137.
- Albanesi, G.L., Benedetto, J.L. y Gagnier, P.Y. 2005. *Sacabambaspis janvieri* (Vertebrata) y conodontes del Llanvirniano temprano en la Formación La Cantera, Precordillera de San Juan, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, 60: 519-543.
- Albanesi, G.L., Beresi, M.S. y Peralta, S.H. (eds.) 2003. *Ordovician from the Andes*. Proceedings of the 9th. International Symposium on the Ordovician System. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 17, 549 p. San Juan.
- Alfaro, M.B., Uriz, N.J., Cingolani, C.A., Bidone, A.R. y Galeano Inchausti, J.C. 2010. Hallazgo de la Biozona de *Persculptograptus persculptus* en la Formación Eusebio Ayala (Ordovícico Superior?-Llandovery), Paraguay oriental. *Actas 10º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, p. 41.
- Alvaro, J.J. y Debrenne, F. 2010. The Great Atlasian Reef Complex: An early Cambrian subtropical fringing belt that bordered West Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 294: 120-132.
- Alvaro, J.J., Elicki, O., Geyer, G., Rushton, A.W. y Shergold, J.H. 2003. Palaeogeographical controls on the Cambrian trilobite immigration and evolutionary patterns reported in the western Gondwana margin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195: 5-35.
- Armas, P., Cristofolini, E.A., Otamendi, J.E., Tibaldi, A.M., Barzola, M.G. y Camilletti, G.C. 2018. Geochronology and facies analysis of subaqueous volcanism of Lower Ordovician, Famatinian arc, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 84: 255-265.
- Aris, M.J., Corronca, J.A., Quinteros, S. y Pardo, P.L. 2017. A new marrellomorph euarthropod from the Early Ordovician of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62: 1-8.
- Armstrong, H.A., Turner, B.R., Makhlof, I.M., Weedon, G., Williams, M., Al Smadi, A. y Abu Salah, A. 2005. Origin, sequence stratigraphy and depositional environments of an Upper Ordovician (Hirnantian) deglacial black shale, Jordan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 220: 273-289.
- Astini, R.A. 1993. Facies glaciogénicas del Ordovícico Tardío (Hirnantense) de la Precordillera Argentina. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, 88: 137-149.
- Astini, R.A. 1999. The Late Ordovician glaciation in the proto-Andean margin of Gondwana revisited: geodynamic implications. En: Kraft, P. y Fatka, O. (eds.) *Quo vadis Ordovician?* Acta Universitatis Carolinae, Geologica, 43: 171-173.
- Astini, R.A. 2001. Pavimentos estriados en la Formación Don Braulio y naturaleza de la glaciación hirnantiana (Ordovícico Tardío) en la

- región andina. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 8: 1-25.
- Astini, R.A. 2003. The Ordovician proto-Andean basins. En: Benedetto, J.L. (ed.) *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba, pp. 1-74.
- Astini, R.A. y Benedetto, J.L. 1996. Paleoenvironmental features and basin evolution of a complex volcanic arc region in the proto-Andean western Gondwana. *3rd International Symposium on Andean Geodynamics*, pp. 755-758. St. Malô.
- Astini, R.A. y Waisfeld, B.G. 1993. Análisis estratigráfico y paleoambiental del Ordovícico medio (Formaciones Acoite y Sepulturas) en el borde occidental de la Cordillera Oriental jujeña. *Actas XIIº Congreso Geológico Argentino y IIº de Exploraciones de Hidrocarburos*, 1: 96-106. Mendoza.
- Astini, R.A. y Rapalini, A.E. 2003. Discussion. 'Proterozoic-Early Paleozoic evolution in western South America - a discussion' in: *Tectonophysics*, 354: 121-137 (2002). *Tectonophysics*, 366: 143-148.
- Astini, R.A., Benedetto, J.L. y Vaccari, N.E. 1995. The Early Paleozoic evolution of the Argentine Precordillera as a rifted, drifted and collided terrane: a geodynamic model. *Geological Society of America Bulletin*, 107: 253-273.
- Astini, R.A., Marengo, L. y Rubinstein, C.V. 2002. The Ordovician stratigraphy of the Sierras Subandinas in Northwest Argentina and its bearing on an integrated foreland basin model for the Ordovician of Central Andean region. En: Albanesi, G.L., Peralta, S.H. y Beresi, M.S. (eds.) *Ordovician from the Andes*. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 17, 381-386.
- Astini, R.A., Ramos, V.A., Benedetto, J.L., Vaccari, N.E. y Cañas, F.L. 1996. La Precordillera: un terreno exótico a Gondwana. *13º Congreso Geológico Argentino y 3º Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, 5: 293-324.
- Babcock, L.E. y Peng S. 2007. Cambrian chronostratigraphy: Current state and future plans. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254: 62-66.
- Bahlburg, H. 1990. The Ordovician basin in the Puna of NW Argentina and N Chile: geodynamic evolution from back-arc to foreland basin. *Geotektonische Forschungen*, 75: 1-107.
- Bahlburg, H. y Furlong, K.P. 1996. Lithospheric modeling of the Ordovician foreland basin in the Puna - NW Argentina: on the influence of the arc loading on foreland basin formation. *Tectonophysics*, 259: 245-258.
- Bahlburg, H., Carlotto, V. y Cárdenas, J. 2006. Evidence of Early to Middle Ordovician arc volcanism in the Cordillera Oriental and Altiplano of southern Perú, Ollantaytambo Formation and Umachiri beds. *Journal of South American Earth Sciences*, 22: 52-65.
- Barnes, C.R. 2004. Was there an Ordovician superplume event? En: Webby, B.D., Paris, F., Droser, M.L. y Percival, I. (eds.) *The Great Ordovician Biodiversification Event*. pp. 77-80. Columbia University Press.
- Barnes, C.R. 2004. Ordovician oceans and climate. En: Webby, B.D., Paris, F., Droser, M.L. y Percival, I. (eds.) *The Great Ordovician Biodiversification Event*. pp. 72-76. Columbia University Press.
- Barnes, C.R. y Williams, S.H. (eds.) 1991. *Advances in Ordovician Geology*. Geological Survey of Canada, Paper 90-9, 336 p. St. Johns, Newfoundland.
- Bassett, D., MacLeod, K.G., Miller, J.F. y Ethington, R.L. 2007. Oxygen isotopic composition of biogenic phosphate and the temperature of the Early Ordovician seawater. *Palaios*, 22: 98-101.
- Benedetto, J.L. 1993. La hipótesis de la aloctonía de la Precordillera: un test estratigráfico y biogeográfico. *12º Congreso Geológico Argentino*, 3: 375-384. Mendoza.
- Benedetto, J.L. 1998. Early Palaeozoic brachiopods and associated shelly faunas from western Gondwana: its bearing on the geodynamic history of the pre-Andean margin. En: Pankhurst, R.J. y Rapela, C.W. (eds.) *The proto-Andean margin of Gondwana*. Geological Society, London, Special Publications, 142: 57-83.
- Benedetto, J.L. (ed.) 2003. *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. 583 p., 114 lám.
- Benedetto, J.L. 2004. The allochthony of the Precordillera ten years later (1993-2003): A new paleobiogeographic test of the microcontinental model. *Gondwana Research*, 7: 1027-1039.
- Benedetto, J.L. y Sánchez, T.M. 1979. Modelo de desarrollo del Océano Protoatlántico en la región norte de Sudamérica. *6º Congreso Latinoamericano de Geología*, 2: 825-844. Trinidad y Tobago.
- Benedetto, J.L. y Ramírez Puig, E. 1982. Las secuencias neoprecámbricas y eopaleozoicas pericratónicas del Norte de Sudamérica y su relación con las cuencas del Noroeste de África. *5º Congreso Latinoamericano de Geología*, 2: 411-425. Buenos Aires.
- Benedetto, J.L., Sánchez, T.M., Carrera, M.G., Brussa, E.D. y Salas, M.J. 1999. Paleontological constraints on successive paleogeographic positions of Precordillera terrane during the early Paleozoic. En: Ramos, V.A. y Keppie, D. (eds.) *Gondwana-Laurentia connections before Pangea*. Geological Society of America Special Papers, 336: 21-42.
- Benedetto, J.L. y 19 autores, 2007. Los fósiles del Proterozoico Superior y Paleozoico Inferior de Argentina. En: Archangelski, S., Sánchez, T.M. y Tonni, E. (eds.) *Ameghiniana 50º Aniversario*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 11: 9-32.
- Benedetto, J.L., Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G., Sánchez, T.M. y Foglia, R.D. 2009. Cambrian and Ordovician biogeography of the South American margin of Gondwana and accreted terranes. En: Bassett, M.G. (ed.) *Early Palaeozoic Peri-Gondwana Terranes: New insights from tectonics and biogeography*. Geological Society, London, Special Publications, 325: 201-232.
- Benedetto, J.L., Halpern, K. y Galeano Inchausti, J. 2013. High-latitude Hirnantian (latest Ordovician) brachiopods from the Eusebio Ayala Formation of Paraguay, Paraná Basin. *Palaeontology*, 56: 61-68.
- Benedetto, J.L., Halpern, K., de la Puente, S. y Monaldi, R.C. 2015. An in situ shelly fauna from the the lower Paleozoic Zapla glacial diamictite of northwestern Argentina: implications for the age of glacial events across Gondwana. *Journal of South American Earth Sciences*, 64: 166-182.
- Bellizzia, A. 1992. Terreno Mérida y Bloque Caparo, Cordillera de los Andes de Venezuela. *3er. Congreso Geológico de España y 7º Congreso Latinoamericano de Geología*, 4: 112-116. Salamanca.
- Beuf, S., Biju-Duval, B., De Charpal, O., Rognon, P., Gariel, O. y Benacef, A. 1971. Les grès du Paléozoïque Inférieur du Sahara-sédimentation et discontinuités, évolution structurale d'un craton. *Institut Français du Pétrole*, 18, 418 p.
- Bond, D.P.G. y Grasby, S.E. 2017. On the causes of mass extinctions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 478: 3-29.
- Bond, G.C., Nickeson, P.A. y Kominz, M.A. 1984. Breakup of a supercontinent between 625 and 555 Ma: new evidence and implications for continental histories. *Earth and Planetary Science Letters*, 70: 325-345.
- Bordonaro, O.L., Banchig, A.L., Pratt, B.R. y Raviolo, M.M. 2008. Trilobite-based biostratigraphic model (biofacies and biozonation) for the middle Cambrian carbonate platform of the Argentine Precordillera. *Geologica Acta*, 6: 111-125.
- Bots, P., Benning, L.G., Rickaby, R.E.M. y Shaw, S. 2011. The role of SO₄ in the switch from calcite to aragonite seas. *Geology*, 39: 331-334.
- Brenchley, P.J. y Newall, G. 1984. Late Ordovician environmental changes and their effect on faunas. En: Bruton, D.L. (ed.) *Aspects of the Ordovician System*. Palaeontological Contributions from the University of Oslo, 295: 65-79.
- Brenchley, P.J., Marshall, J.D., Garden, G.A., Robertson, D.B., Long, D.G., Meidla, T., Hints, L. y Anderson, T.F. 1994. Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived Late Ordovician glaciation in a greenhouse period. *Geology*, 22: 295-298.
- Briggs, D.E.G., Erwin, D.H. y Collier, F.J. 1994. The fossils of the Bur-

- gess Shale. *Smithsonian Institution Press*, 238 p.
- Buatois, L.A., Almond, J. y Germs, G.J.B. 2013. Environmental tolerance and range offset of *Treptichnus pedum*: Implications for the recognition of the Ediacaran-Cambrian boundary. *Geology*, 41: 519-522.
- Buatois, L.A., Zeballos, F.J., Albanesi, G.L., Ortega, G., Vaccari, N.E. y Mángano, M.G. 2006. Depositional environments and stratigraphy of the Cambrian-Tremadocian Santa Rosita Formation at the Alfarcito area, Cordillera Oriental, Argentina: Integration of biostratigraphic data within a sequence stratigraphic framework. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 13: 65-94.
- Buggisch, W. y Astini, R.A. 1993. The Late Ordovician Ice Age: New evidence from the Argentine Precordillera. En: Findlay R.H. et al. (eds.) *Gondwana Eighth*, pp. 439-447. Balkema Ed.
- Buggisch, W., Joachimski, M.M., Lehnert, O., Bergström, S., Repetski, J.E. y Webers, G.F. 2010. Did intense volcanism trigger the first Late Ordovician icehouse? *Geology*, 38: 327-330.
- Cáceres, C., Cediell, F. y Etayo, F. 2003. Mapas de distribución de facies sedimentarias y amazón tectónico de Colombia. *Ingeominas*, 40 p.
- Calner, M., Lehnert, O. y Nölvak, J. 2010. Palaeokarst evidence for widespread regression and subaerial exposure in the middle Katian (Upper Ordovician) of Baltoscandia: Significance for global climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 296: 235-247.
- Campbell, I.H. y Allen, C.M., 2008. Formation of supercontinents linked to increases in atmospheric oxygen. *Nature Geoscience* 1, 554-558.
- Cañas, F.L. 1999. Facies sequences of Late Cambrian to Early Ordovician carbonates of the Argentine Precordillera: A physical stratigraphic comparison with Laurentian platforms. En: Keppie, J.D. y Ramos, V.A. (eds.) *Laurentia-Gondwana connections before Pangea*, Geological Society of America, Special Paper 336: 43-62.
- Cañas, F.L. y Carrera, M.G. 2003. Precordilleran reefs. En: Benedetto, J.L. (ed.) *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba, pp. 131-153.
- 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.
- Casquet, C., Baldo, E., Pankhurst, R.J., Rapela, C.W., Galindo, C., Fanning, C.M. y Saavedra, J. 2001. Involvement of the Argentine Precordillera terrane in the Famatina mobile belt: U-Pb SHRIMP and metamorphic evidence from the Sierra de Pie de Palo. *Geology*, 29: 703-706.
- Chang, X., Chen, L., Hu, S., Wang, J. y Zhu, B. 2007. Isotopic dating of the Chengjiang fauna-bearing horizon in Central Yunnan Province. *Chinese Journal of Geochemistry*, 26: 345-349.
- Christiansen, J.L. y Stouge, S. 1999. Using palaeo-oceanographical modelling in reconstructing Early Ordovician palaeogeography. En: Kraft, P. y Fatka, O. (eds.) *Quo vadis Ordovician?* Acta Universitatis Carolinae, Geologica, 43: 515-518.
- Cisterna, C., Coira, B. y Décima, F. 2010. Efusiones subácneas del arco volcánico Ordovícico en el norte del Sistema de Famatina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 66: 223-235.
- Cisterna C., Koukharsky, M., Coira, B., Günter, C. y Ulbrich, H. 2017. Arenigian tholeiitic basalts in the Famatina Ordovician basin, northwestern Argentina. *Andean Geology*, 44: 123-146.
- Cocks, L.R.M. y Fortey, R.A. 2003. Palaeontological evidence bearing on global Ordovician-Silurian continental reconstructions. *Earth-Science Reviews*, 61: 245-307.
- Cocks, L.R.M. y Torsvik, T.H. 2002. Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review. *Journal of the Geological Society, London*, 159: 631-644.
- Cocks, L.R.M. y Torsvik, T.H. 2005. Baltica from the late Precambrian to mid-Palaeozoic times: The gain and loss of a terrane's identity. *Earth-Science Reviews*, 72: 39-66.
- Cocks, L.R.M. y Torsvik, T.H. 2006. European geography in a global context from the Vendian to the end of Palaeozoic. En: Gee, D.G. y Stephenson, R.A. (eds.) *European Lithosphere Dynamics*. Geological Society, London, Memoirs, 32: 83-95.
- Coira, B.L., Kay, S., Pérez, B., Woll, B. Hanning, M., y Flores, P. 1999. Margmatic sources and tectonic setting of Gondwana margin Ordovician magmas, northern Puna of Argentina and Chile. En: Ramos, V.A. y Keppie, D. (eds.) *Gondwana-Laurentia connections before Pangea*. Geological Society of America Special Papers, 336: 145-170.
- Collo, G., Astini, R.A., Cawood, P.A., Buchan, C. y Pimentel, M. 2009. U-Pb detrital zircon ages and Sm-Nd isotopic features in low-grade metasedimentary rocks of the Famatina belt: implications for late Neoproterozoic-early Palaeozoic evolution of the proto-Andean margin of Gondwana. *Journal of the Geological Society, London*, 166: 303-319.
- Conway Morris, S. 2006. Darwin's dilemma: the realities of the Cambrian 'explosion'. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B* 361: 1069-1083.
- Cooper, J.D., Droser, M.L. y Finney, S.C. (eds.) 1995. *Ordovician Odyssey*. Short Papers for the 7th International Symposium on the Ordovician System. The Pacific Section Society for Sedimentary Geology, Book 77, 498 p. Las Vegas.
- Cooper, R.A., Rigby, S., Loydell, D.K. y Bates, D.E.B. 2012. Palaeoecology of the Graptoloidea. *Earth-Science Reviews*, 112: 23-41.
- Crowell, J.C. 1983. Ice ages recorded on Gondwanan continents. *Transactions of the Geological Society of South Africa*, 86: 237-262.
- Crowell, J.C. 1999. *Pre-Mesozoic Ice Ages: Their bearing on understanding the Climate System*. Geological Society of America, Memoir 192, 106 p.
- Curtis, M.L. 2001. Tectonic history of the Ellsworth Mountains, West Antarctica: Reconciling a Gondwana enigma. *Bulletin Geological Society of America*, 113: 939-958.
- Dalla Salda, L.H., Dalziel, I.W.D., Cingolani, C.A. y Varela, R. 1992. Did the Taconic Appalachians continue into southern South America? *Geology*, 20: 1059-1052.
- Davies, N.S. y Gibling, M.R. 2010. Cambrian to Devonian evolution of alluvial systems: The sedimentological impact of the earliest land plants. *Earth-Science Reviews*, 98: 171-200.
- Delabroye, A. y Vecoli, M. 2010. The end-Ordovician glaciation and the Hirnantian stage: A global review and questions about Late Ordovician events in stratigraphy. *Earth-Science Reviews*, 98: 269-282.
- Destombes, J., Hollard, H. y Willefert, S. 1985. Lower Paleozoic rocks in Morocco. En: Holland, C.H. (ed.) *Lower Paleozoic rocks of Northwest and West-Central Africa*. J. Wiley & Sons, N. York, pp. 91-336.
- Dewey, J.F. 1969. Evolution of the Appalachian/Caledonid Orogen. *Nature*, 22: 124-129.
- Díaz-Martínez, E. y Grahn, Y. 2007. Early Silurian glaciation along the western margin of Gondwana (Peru, Bolivia and northern Argentina): palaeogeographic and geodynamic setting. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 245: 62-81.
- Díaz-Martínez, E., Acosta, H., Cárdenas, J., Carlotto, V., Rodríguez, R. 2001. Paleozoic diamictites in the Peruvian Altiplano: evidence and tectonic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 14: 587-592.
- Dronov, A. y Holmer, L.E. 1999. Depositional sequences in the Ordovician of Baltoscandia. En: Kraft, P. y Fatka, O. (eds.) *Quo vadis Ordovician?* Acta Universitatis Carolinae, Geologica, 43: 133-136.
- Dronov, A. y Rozhonov, S. 2006. Climatic changes in the Baltoscandian basin during the Ordovician: sedimentological and palaeontological aspects. En: Li Jun, Fan Jun-xuan y Percival, I. (eds.) 2007. *The Global Ordovician and Silurian*. Acta Palaeontologica Sinica, 46 (suppl): 108-113.
- Droser, M.L. y Bottjer, D.C. 1989. Ordovician increase in extent and depth of bioturbation: implications for understanding early Paleozoic ecospace utilization. *Geology*, 17: 850-852.
- Eerola, T.T. 2001. Climatic change at the Neoproterozoic-Cambrian transition. En: Zhuravlev, A.Y y Riding, R. (eds.) *The Ecology of the*

- Cambrian Radiation*. Columbia University Press, pp. 90-106.
- Elliott, D.K., Blicek, A.R.M. y Gagnier, P.Y. 1991. Ordovician vertebrates. En: Barnes, C.R. y Williams, S.H. (eds) *Advances in Ordovician Geology*, Geological Survey of Canada, 90/9: 93-106.
- Ettensohn, F.R. 1991. Flexural interpretation of relationships between Ordovician tectonism and stratigraphic sequences, central and southern Appalachian, U.S.A. En: Barnes, C.R. y Williams, S.H. (eds.) *Advances in Ordovician Geology*, Geological Survey of Canada, 90/9: 213-224.
- Finnegan, S., Bergmann, K., Eiler, J.M., Jones, D.S., Fike, D.A., Eisenman, I., Hughes, N.G., Tripathi, A.K. y Fisher, W.W. 2011. The magnitude and duration of Late Ordovician-Early Silurian glaciation. *Science*, 331: 903-906.
- Finney, S.C. 2007. The paraorochthonous Gondwana origin of the Cuyania (greater Precordillera) terrane of Argentina: A re-evaluation of evidence used to support an allochthonous Laurentian origin. *Geologica Acta*, 5: 127-158.
- Foglia, R.D. y Vaccari, N.E. 2010. Delamran trilobites from the La Laja Formation, San Juan, Argentina. *Ameghiniana*, 47: 431-445.
- Fortey, R.A. y Cocks, L.R.M. 2003. Palaeontological evidence bearing on global Ordovician-Silurian continental reconstructions. *Earth-Science Reviews*, 61: 245-307.
- Frakes, L.A., Francis, J.E. y Syktus, J.I. 1992. *Climate Models of the Phanerozoic*. Cambridge University Press, 274 p. Cambridge.
- Gaines, R.R. y Droser, M.L. 2010. A paleo-redox setting for Burgess-Shale type deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297: 649-661.
- Ghavidel-Syooki, M., Álvaro, J.J., Popov, L., Pour, M.G., Ehsani, M.H. y Suyarkova, S. 2011. Stratigraphic evidence for the Hirnantian (latest Ordovician) glaciation in the Zagros Mountains, Iran. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 307: 1-16.
- Ghienne, J.F. 2003. Late Ordovician sedimentary environments, glacial cycles, and post-glacial transgression in the Taoudeni Basin, West Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 189: 117-145.
- Glen, R.A. 2005. The Tasmanides of eastern Australia. En: Vaughan, A.P., Leat, P.T. y Pankhurst, R.J. (eds.) *Terrane processes at the margins of Gondwana*, Geological Society, London, Special Publications, 246: 23-96.
- Gómez, F.J. y Astini, R.A. 2015. Sedimentology and sequence stratigraphy from a mixed (carbonate-siliciclastic) rift to passive margin transition: The Early to Middle Cambrian of the Argentine Precordillera. *Sedimentary Geology*, 316: 39-61.
- González, P.D., Tortello, M.F. y Damborenea, S.E. 2011. Early Cambrian archaeocyathan limestone blocks in low-grade metaconglomerate from El Jagüelito Formation (Sierra Grande, Río Negro, Argentina). *Geologica Acta*, 9: 1-14.
- Grahn, Y. 2005. Silurian and Lower Devonian chitinozoan taxonomy and biostratigraphy of the Trombetas Group, Amazonas Basin, northern Brazil. *Bulletin of Geosciences*, 80: 245-276.
- Grahn, Y. y Caputo, M.V. 1992. Early Silurian glaciations in Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99: 9-15.
- Grahn, Y. y Gutiérrez, P.R. 2001. Silurian and Middle Devonian Chitinozoa from the Zapla and Santa Barbara Ranges, Tarija Basin, northwestern Argentina. *Ameghiniana*, 38: 99-118.
- Gutiérrez-Marco, J.C. y Bernárdez, E. (eds.) 2002. *Un tesoro geológico en la autovía del Cantábrico. El Túnel Ordovícico del Fabar en Ribadesella, Asturias*. Ministerio de Fomento, España, 398 p.
- Gutiérrez-Marco, J.C. y Villas, E. 2007. Brachiopods from the uppermost Lower Ordovician of Peru and their palaeogeographical significance. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52:547-562.
- Gutiérrez-Marco, J.C., Sarmiento, G.H. y Gómez González, C. 2006. First conodonts from Colombia. En: Li Jun, Fan Jun-xuan y Percival, I. (eds.) 2007. *The Global Ordovician and Silurian*. Acta Palaeontologica Sinica, 46 (suppl): 170-175.
- Hammarlund, E.U., Dahl, T.W., Harper, D.A.T., Bond, D.P.G., Nielsen, A.T., Bjerrum, C.J., Schovsbo, N.H., Schönlaub, H.P., Zalasiewicz, J.A. y Canfield, D.E. 2012. A sulfidic driver for the end-Ordovician mass extinction. *Earth and Planetary Science Letters*, 331/332: 128-139.
- Hamoumi, N. (ed.) 1994. *Guide Book*. International Geologic Correlation Program, Project 351 'Early Paleozoic evolution in NW Gondwana'. 118 p.
- Hamoumi, N. 1999. Tidally influenced sedimentation during Upper Ordovician glaciation in the central Anti-Atlas, Morocco. En: Kraft, P. y Fatka, O. (eds.) *Quo vadis Ordovician?* Acta Universitatis Carolinae, Geologica. 43: 179-182.
- Hartz, E.H. y Tosvik, T.H. 2002. Baltica upside down: A new plate tectonic model for Rodinia and the Iapetus Ocean. *Geology*, 30: 255-258.
- Hatcher, R.D. 1989. Tectonic synthesis of the U.S. Appalachians. En: Hatcher, R.D., Thomas, W.A. y Viele, G.W. (eds.) *The Appalachian-Ouachita Orogen in the United States*. *The Geology of North America*, vol. 2, pp. 511-535. The Geological Society of America.
- Havlíček, V. 1989. Climatic changes and development of benthic communities through the Mediterranean Ordovician. *Sbornik geologických věd*, 44: 79-116.
- Havlíček, V. y Branisa, L. 1980. Ordovician brachiopods from Bolivia (Succession of assemblages, climate control, affinity to Anglo-French and Bohemian provinces). *Rozprawy Československé Akademie Věd*, 90: 1-50.
- Havlíček, V. y Fatka, O. 1994. Perunica microcontinent in the Ordovician. Its position within the Mediterranean Province, series division, benthic and pelagic associations. *Sbornik geologických věd*, 46: 23-56.
- Herrera, Z.A. y Benedetto, J.L. 1991. Early Ordovician brachiopod faunas of the Precordillera basin, western Argentina: Biostratigraphy and paleobiogeographical affinities. En: McKinnon, D.I., Lee, D.E. y Campbell, J.D. (eds.) *Brachiopods through Time*, pp. 283-301. Balkema.
- Herrmann, A.D., Patzkovsky, M.E. y Pollard, E. 2004. The impact of paleogeography, pCO₂, poleward ocean heat transport and sea level change on global cooling during Late Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206: 59-74.
- Hibbard, J.P., Stoddard, E.F., Secor, D.T. y Dennis, A.J. 2002. The Carolina Zone: overview of Neoproterozoic to Early Paleozoic peri-Gondwanan terranes along the eastern flank of the southern Appalachians. *Earth-Science Reviews*, 57: 299-339.
- Hiller, N. 1992. The Ordovician System in South Africa: A review. En: Webby, B.D. y Laurie, J.R. (eds.) *Global perspectives on Ordovician Geology*. Proceedings of the 6th International Symposium on the Ordovician System, Sydney, pp. 473-486. Balkema.
- Hou X., Aldridge, R.J., Bergström, J., Siveter, D.J. y Feng X. 2004. *The Cambrian fossils of Chengjiang, China. The flowering of early animal life*. Blackwell Publishing, 233 p.
- Huff, W.D., Bergström, S.M., Kolata, D.R., Cingolani, C.A. y Astini, R.A. 1998. Ordovician K-bentonites in the Argentine Precordillera: relations to Gondwana margin evolution. En: Pankhurst, R.J. y Rapela, C.W. (eds.) *The proto-Andean margin of Gondwana*. Geological Society, London, Special Publications, 142: 107-126.
- Jin, J., Harper, D.A.T., Cocks, L.R.M., McCausland, P.J.A., Rasmussen, C.M.Ø. y Sheehan, P.M. 2013. Precisely locating the Ordovician equator in Laurentia. *Geology*, 41: 107-110.
- Kennedy, M.J. y Droser, M.L. 2011. Early Cambrian metazoans in fluvial environments, evidence of the non-marine Cambrian radiation. *Geology*, 39: 583-586.
- Keppie, J.D. y Ortega-Gutiérrez, F. 1999. Middle-American Precambrian basement: A missing piece of the reconstructed 1-Ga orogen. En: Ramos, V.A. y Keppie, D. (eds.) *Gondwana-Laurentia connections before Pangea*. Geological Society of America Special Papers, 336: 199-210.
- Keppie, J.D. y Ortega-Gutiérrez, F. 2010. 1.3–0.9 Ga Oaxaquia (Mexico): Remnant of an arc/backarc on the northern margin of Amazonia. *Journal of South American Earth Sciences*, 29: 21-27.

- Kidder, D.L. y Worsley, T.R. 2010. Phanerozoic Large Igneous Provinces (LIPs), HEATT (Haline Euxinic Acidic Thermal Transgression) episodes, and mass extinctions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 295: 162-191.
- Kirschvink, J.L., Ripperdan, R.L. y Evans, D.A. 1997. Evidence for a large-scale reorganization of Early Cambrian continental masses by inertial interchange true polar wander. *Science*, 277: 541-545.
- Kraft, P. y Fatka, O. (eds.) 1999. *Quo vadis Ordovician?* Short papers of the 8 International Symposium on the Ordovician System. Acta Universitatis Carolinae, Geologica, 43, 534 p. Praga.
- Kump, L.R., Arthur, M.A., Patzkowsky, M.E., Gibbs, M.T., Pinkus, D.S. y Sheehan, P.M. 1999. A wathing hypothesis or glaciation at high atmospheric $p\text{CO}_2$ during the Late Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 152: 173-187.
- Kumpa, M. y Sánchez, M.C. 1988. Geology and sedimentology of the Cambrian meson Group (NW Argentina). En: Bahlburg, H., Breiterkreutz, C y Ghiese, P. (eds.), *The Southern Central Andes. Lecture Notes in Earth Sciences*, 17: 39-53.
- Landing, E., Rushton, A.W.A, Fortey, R.A. y Bowring, S.A. 2015. Improved Geochronologic Accuracy and Precision for the ICS Chronostratigraphic Charts: Examples from the late Cambrian–Early Ordovician. *Episodes*, 38: 154-161.
- Lefebvre, V., Servais, T., François y Averbuch, O. 2010. Did a Katian large ingenious province trigger the Late Ordovician glaciation? A hypothesis tested with a carbon cycle model. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 296: 310-319.
- Li, J., Fan, J. y Percival, I. (eds.) 2007. *The Global Ordovician and Silurian*. Proceedings of the 10th. International Symposium on the Ordovician System. *Acta Palaeontologica Sinica*, 46 (suppl.), 566 p. Nanjing.
- Loi, A., Ghienne, J.-F., Dabard, M.P., Paris, F., Botquelen, A., Christ, N., Elaouad-Debbaj, Z., Gorini, A., Vidal, M., Videt, B. y Destombes, J. 2010. The Late Ordovician glacio-eustatic record from a high-latitude storm-dominated shelf succession: The Bou Ingarf section (Anti-Atlas, Southern Morocco). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 296: 332-358.
- Maloof, A.C., Porter, S.M., Moore, J.L., Dudás, F.Ö, Bowring, S.A., Higgins, J.A., Fike, D.A. y Eddy, M.P. 2010. The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change. *GSA Bulletin*, 122: 1731-1774.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2004. Reconstructing Early Phanerozoic intertidal ecosystems: Ichnology of the Cambrian Campanario Formation in northwest Argentina. En: Webby, B.D., Mángano, M.G y Buatois, L.A. (eds.) *Trace Fossils in evolutionary palaeoecology*. Fossils & Strata, 51: 17-38.
- Mángano, M.G., Astini, R.A., Buatois, L.A. y Dávila, F. 2002. The Ordovician System in the Famatina Belt: depositional and tectonic evolution. En: Aceñolaza, F.G. (ed.), *Aspects of the Ordovician System in Argentina*. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 16: 295-312.
- Marshall, C.R. 2006. Explaining the Cambrian 'Explosion' of Animals. *Annual Review of the Earth Planetary Science*, 34: 355-384.
- Maruyama, S., Sawaki, Y., Ebisuzaki, T., Ikom, M., Omori, S. y Komabayashi, T. 2014. Initiation of leaking Earth: An ultimate trigger of the Cambrian explosion. *Gondwana Research*, 25: 910-944.
- Meert, J.C. y Lieberman, B.S. 2004. A paleomagnetic and paleobiogeographic perspective on latest Neoproterozoic and early Cambrian tectonic events. *Journal of the Geological Society London*, 161: 1-11.
- McKerrow, W.S. y Scotese, C.R. (eds.) 1999. *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. The Geological Society of America, Memoir, 12, 435 p.
- McKerrow, W.S., Scotese, C.R. y Brasier, M.D. 1992. Early Cambrian continental reconstructions. *Journal of the Geological Society, London*, 149: 599-606.
- Miller, H. y Söllner, F. 2005. The Famatinian complex (NW Argentina): back-arc docking of an island arc or terrane accetion? Early Palaeozoic geodynamics at the western Gondwana margin. En: Vaughan, A.P.M., Leat, P.T. y Pankhurst, R.J. (eds.) *Terrane Processes at the Margins of Gondwana*. Geological Society London, Special Publications, 246: 241-256.
- Monod, O., Kozlu, H., Ghienne, J.F., Dean, W.T., Günay, Y., Le Hérisse, A. y Paris, F. 2003. Late Ordovician glaciation in southern Tukey. *Terra Nova*, 15: 249-257.
- Mojica, J. y Villarroel, C. 1988. Nota sobre la distribución y facies del paleozoico inferior sedimentario en el extremo NW de Sudamérica. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica*, 5: 183-194.
- Murphy, J.B., Pisarevsky, S.A., Nance, R.D. y Keppie, J.D. 2004. Neoproterozoic-Early Paleozoic evolution of peri-Gondwanan terranes: Implications for Laurentia-Gondwana connections. *International Journal of Earth Sciences*, 93: 659-682.
- Naipauer, M., Cingolani, C.A., Valencio, S., Chemale, F. y Vujovich, G.I. 2005. Estudios isotópicos en carbonatos marinos del terreno Pre-cordillera-Cuyania: ¿Plataforma común en el Neoproterozoico-Paleozoico inferior? *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 12: 89-108.
- Naipauer, M., Vujovich, G.I., Cingolani, C.A. y McClelland, W.C. 2010. Detrital zircon analysis from the Neoproterozoic-Cambrian sedimentary cover (Cuyania terrane), Sierra de Pie de Palo, Argentina: evidence of a rift and passive margin system? *Journal of South American Earth Sciences*, 29: 306-326.
- Nardin, E., Goddérís, Y., Donnadieu, Y., Le Hir, G., Blakey, R.C., Pucéat, E. y Aretz, M. 2011. Modeling the early Paleozoic long-term climatic trend. *Geological Society of America Bulletin*, 123: 1181-1192.
- Neuman, R.B. 1984. Geology and paleobiology of islands in the Ordovician Iapetus Ocean: review and implications. *Geological Society of America Bulletin*, 95: 1118-1201.
- Neuman, R.B. y Harper, D.A.T. 1992. Paleogeographic significance of Arenig-Llanvirn Toquima-Table Head and Celtic brachiopod provinces. En: Webby, B.D. y Laurie, J. (eds.) *Global perspectives on Ordovician Geology*. pp. 241-254. Balkema.
- Neuman, R.B. y Max, M.D. 1989. Penobscottian-Grampian-Finnmarkian orogenies as indicators of terrane linkages. *Geological Society of America, Special Paper*, 230: 31-45.
- Nielsen, A.T. 2003. Ordovician sea-level changes: potential for global event stratigraphy. En: Albanesi, G.L., Peralta, S.H. y Beresi, M.S. 445-449 *Ordovician from the Andes*. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 17, 381-386.
- Ogg, J. 2007. Overview of Global Boundary Stratotype Sections and Points (GSSP's). <http://www.stratigraphy.org> (sitio oficial de la International Commission on Stratigraphy, ICS).
- Ordóñez-Carmona, O., Restrepo, J.J., Alvarez, A. y Pimentel, M.M. 2006. Geochronological and isotopic review of pre-Devonian crustal basement of the Colombian Andes. *Journal of South American Earth Sciences*, 21: 372-382.
- Otamendi, J.E., Armas, P., Cristofolini, E.A., Otamendi, G.C. Camilletti J.E., Tibaldi, A.M. y Barzola, M.G. 2017. Configuración litosférica y contexto geodinámico del arco famatiniano en su segmento tipo (27–32° S). 20º Congreso Geológico Argentino, San Miguel de Tucumán, pp. 119-122.
- Pankhurst, R.J. y Rapela, C.W. (eds) 1998. *The Proto-Andean margin of Gondwana*. Geological Society, London, Special Publication, 142, 383 p.
- Pankhurst, R.J., Rapela, C.W., Saavedra, J., Baldo, E., Dahlquist, J., Pascua, I. y Fanning, C.M. 1998. The Famatinian magmatic arc in the central Sierras Pampeanas: an Early to Mid-Ordovician continental arc on the Gondwana margin. En: Pankhurst, R.J. y Rapela, C.W. (eds.), *The Proto-Andean Margin of Gondwana*. Geological Society London, Special Publications, 142: 343-368.
- Pankhurst, R.J., Rapela, C.W., Fanning, C.M. y Márquez, M. 2006. Gondwanide continental collision and the origin of Patagonia. *Earth-Science Reviews*, 76: 235-247.
- Parica, C.A. 2002. The Ordovician System in Antarctica. En: Aceñolaza, F.G. (ed.) *Aspects of the Ordovician System in Argentina*. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 16: 361-368.
- Peel, J.S. y Ineson, J.R. 2011. The extent of the Sirius Passet Lagerstätte.

- Bulletin of Geosciences*, 86: 535-543.
- Peng Shanchi, Babcock, L.E., Zuo Jingxun, Lin Huanling, Zhu Xuejian, Yang Xianfeng, Robison, R.A., Qi Yuping, Bagnoli, G. y Chen Yongan. 2009. The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Guzhangian Stage (Cambrian) in the Wuling Mountains, Northwestern Hunan, China. *Episodes*, 32: 41-55
- Peng, S., Babcock, L.E. y Cooper, R.A. 2012. The Cambrian Period. En: Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D. y Ogg, G.M. (eds), *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, pp. 437-488.
- Peralta, S.H. y Carter, C. 1990. La glaciación gondwánica del Ordovícico tardío: evidencias en fangolitas guijarrosas de la Precordillera de San Juan, Argentina. *Actas 11º Congreso Geológico Argentino*, 2: 181-185. San Juan.
- Peterson, K.J., McPeck, M.A. y Evans, D.A.D. 2005. Tempo and mode of early animal evolution: inferences from rocks, Hox, and molecular clocks. *Paleobiology*, 31: 36-55.
- Pimentel de Bellizzia, N. 1992. Paleozoico Inferior: una síntesis actualizada del Noroeste de América del Sur (Venezuela, Colombia y Ecuador). En: Gutiérrez Marco, J.C., Saavedra, J. y Rábano, I. (eds). *Paleozoico Inferior de Ibero-América*. Universidad de Extremadura, pp. 203-224.
- Poiré, D.G. y Spalletti, L.A. 2005. La cubierta sedimentaria Precámbrica-Paleozoica inferior del Sistema de Tandilia. En: *Geología y Recursos Minerales de la provincia de Buenos Aires*, Relatorio del 14º Congreso Geológico Argentino, pp. 51-58. La Plata.
- Poiré, D.G., Spalletti, L.A. y Del Valle, A. 2003. The Cambrian-Ordovician siliciclastic platform of the Balcarce Formation (Tandil System, Argentina): facies, trace fossils, palaeoenvironments and sequence stratigraphy. *Geologica Acta*, 1: 41-60.
- Popov, L., Bassett, M.G., Zhemchuzhnikov, V.G., Holmer, L.E. y Klishevich, I.A. 2009. Gondwanan faunal signatures from Early Palaeozoic terranes of Kazakhstan and Central Asia: evidence and tectonic implications. En: Bassett, M.G. (ed.) *Early Palaeozoic Peri-Gondwana Terranes: New Insights from Tectonics and Biogeography*. Geological Society, London, Special Publications 325: 23-64.
- Ramos, V.A. 1995. Sudamérica: un mosaico de continentes y océanos. *Ciencia Hoy*, 6: 24-29.
- Ramos, V.A. 2009. Anatomy and global context of the Andes: Main geologic features and the Andean orogenic cycle. En: Kay, S.M., Ramos, V.A. y Dickinson, W.R. (eds.) *Backbone of the Americas: Shallow subduction, plateau uplift, and ridge and terrane collision*. Geological Society of America Memoir, 204: 31-65.
- Ramos, V.A. y Aleman, A. 2000. Tectonic evolution on the Andes. En: Cordani, U.G. y otros (eds.) *Tectonic evolution of South America*, pp. 635-685. 31º International Geologic Congress, Rio de Janeiro.
- Ramos, V.A. y Keppie, D. (eds.) 1999. *Gondwana-Laurentia connections before Pangea*. Geological Society of America Special Papers, 336, 276 p.
- Ramos, V.A., Jordan, T.E., Allmendinger, R.W., Mpodozis, C., Kay, S.M., Cortés, J.M. y Palma, M. 1986. Paleozoic terranes of the Central Argentine-Chilean Andes. *Tectonics*, 5: 855-880.
- Rapalini, A.E. 2005. The accretionary history of southern South America from the latest Proterozoic to the late Palaeozoic: some palaeomagnetic constraints. En: Vaughan, A.P.M., Leat, P.T. y Pankhurst, R.J. (eds.) *Terrane processes at the margins of Gondwana*. Geological Society, London, Special Publications, 246: 305-328.
- Rapalini, A.E. y Astini, R.A. 1998. Paleomagnetic confirmation of the Laurentian origin of the Argentine Precordillera. *Earth and Planetary Science Letters*, 155: 1-14.
- Restrepo, J.J. y Toussaint, J.F. 1988. Terranes and continental accretion in the Colombian Andes. *Episodes*, 11: 189-193.
- Robardet, M. y Doré, F. 1988. The Late Ordovician diamictitic formations from southwestern Europe: north-gondwanaland glaciomarine deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66: 19-31.
- Rong, J., Chen, X. y Harper, D.A.T. 1988. A global synthesis of the latest Ordovician Hirnantian brachiopod faunas. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, 79: 383-402.
- Rong, J., Chen, X. y Harper, D.A.T. 2002. The latest Ordovician *Hirnantia* Fauna (Brachiopoda) in time and space. *Lethaia*, 35: 231-249.
- Rubinstein, C.V., Gerrienne, P., de la Puente, G.S., Astini, R.A. y Steemans, P. 2010. Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana). *New Phytologist*, 188: 306-309.
- Samson, S. Palmer, A.R., Robison, R.A. y Secor, D.T. 1990. Biogeographical significance of Cambrian trilobites from the Carolina slate belt. *Geological Society of America Bulletin*, 102: 1459-1470.
- Sánchez, T.M. 2009. *La historia de la vida en pocas palabras*. Ediciones de la Universidad Nacional de Córdoba (2a. ed.), 230 p.
- Sánchez, T.M. y Waisfeld, B.G. 1995. Benthic assemblages in the southwestern of Gondwana: A test of the Ordovician evolutionary radiation model. En: Cooper, J.D., Droser, M.L. y Finney, S.C. (eds.) *Ordovician Odyssey*, 7th. International Symposium on the Ordovician System. The Pacific section Society for Sedimentary Geology (SEPM), Book 77: 409-412.
- Sánchez, T.M., Carrera, M.G. y Waisfeld, B.G. 2002. Hierarchy of factors controlling faunal distribution: A case study from the Ordovician of the Argentine Precordillera. *Palaios*, 17: 309-326.
- Sánchez, T.M., Waisfeld, B.G., Carrera, M.G., Cech, N. y Sterren, A.F. 2003. Paleocology and biotic events. En: Benedetto, J.L. (ed.) *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. pp. 111-142.
- Sempere, T. 1995. Phanerozoic evolution of Bolivia and adjacent regions. En: Tankard, A.J., Suárez Soruco, R. y Welsink, H.J. (eds.) *Petroleum basins of South America*. AAPG Memoir 62: 207-230.
- Sepkoski, J.J. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, 7: 36-53.
- Servais, T., Lehnert, O., Jun, L., Mullins, G.L., Munnecke, A., Nützel, A. y Vecoli, M. 2008. The Ordovician Biodiversification: revolution in the oceanic trophic chain. *Lethaia*, 41: 99-109.
- Schönian, F. y Egenhoff, S.O. 2007. A Late Ordovician ice sheet in South America: Evidence from the Cancañiri tillites, southern Bolivia. *Geological Society of America Special Papers*, 423: 525-548.
- Schönian, F., Egenhoff, S.O., Marcinek, J. y Erdtmann, B.D. 1999. Glaciation at the Ordovician-Silurian boundary in southern Bolivia. En: Kraft, P. y Fatka, O. (eds.) *Quo vadis Ordovician?* Acta Universitatis Carolinae, Geologica, 43: 175-178.
- Scotese, C.R., Boucot, A.J. y McKerrow, W.S. 1999. Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *Journal of African Earth Sciences*, 28: 99-114.
- Sheehan, P.M. 2001. History of marine biodiversity. *Geological Journal*, 36: 231-249.
- Shone, R.W. y Booth, P.W.K. 2005. The Cape Basin, South Africa: A review. *Journal of African Earth Sciences*, 43: 196-210.
- Spagnuolo, C.M., Rapalini, A.E. y Astini, R.A. 2008. Paleogeographic and tectonic implications of the first paleomagnetic results from the Middle-Late Cambrian Mesón Group, NW Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 25: 86-99.
- Spjeldnaes, N. 1961. Ordovician climatic zones. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, 41: 45-77.
- Stanley, S.M. y Hardie, L.A. 1999. Hypercalcification: Paleontology links plate tectonics and geochemistry to sedimentology. *GSA Today*, 9: 2-7.
- Suárez Soruco, R. (ed.) 2000. *Compendio de Geología de Bolivia*. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, 18, 213 p.
- Tessensohn, F. y Henjes-Kunst, F. 2005. Northern Victoria land terranes, Antarctica: far-travelled or local products? En: Vaughan, A.P.M., Leat, P.T. y Pankhurst, R.J. (eds.) *Terrane processes at the margins of Gondwana*. Geological Society, London, Special Publications, 246: 275-291.
- Terfelt, F., Bagnoli, G. y Stouge, S. 2011. Re-evaluation of the conodont *Iapetognathus* and implications for the base of the Ordovician System GSSP. *Lethaia*, 45: 227-237.
- Théry, J.M., Peniguel, T. y Haye, G. 1986. Descubrimiento de arcarcos

- del Arenigiano cerca de Aracuara (Caquetá, Colombia). Ensayo de reinterpretación de esta región de la Saliente de Vaupés. *Geología Norandina*, 9: 2-16.
- Thomas, W.A. y Astini, R.A. 1996. The Argentine Precordillera: A traveler from the Ouachita Embayment of North American Laurentia. *Science*, 273: 752-757.
- Torsvik, T.H. y Cocks, L.R.M. 2013. Gondwana from top to base in space and time. *Gondwana Research*, 24: 999-1030.
- Torsvik, T.H. y Rehnström, E.F. 2003. The Tornquist Sea and Baltica-Avalonia docking. *Tectonophysics*, 362: 67-82.
- Trotter, J.A., Williams, I.S., Barnes, C.R., Lécuyer, C. y Nicoll, R.S. 2008. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification?: Evidence from conodont thermometry. *Science*, 321: 550-554.
- Tucker, M.E. 1992. The Precambrian-Cambrian boundary: seawater chemistry, ocean circulation, and nutrient supply in metazoan evolution, extinction and biomineralization. *Journal of the Geological Society, London*, 149: 655-668.
- Turner, B.R., Armstrong, H.A. y Holt, P. 2011. Visions of ice sheets in early Ordovician greenhouse world: Evidence from the Peninsula Formatiopn, Cape Peninsula, South Africa. *Sedimentary Geology*, 236: 226-238.
- Ulloa, C.E., Pérez, V.E. y Baldis, B.A. 1982. Unidades litoestratigráficas del Ordovícico de los Llanos Orientales de Colombia. *Actas del 5º Congreso Latinoamericano de Geología*, pp. 110-120.
- Vaccari, N.E. 1995. Early Ordovician trilobite biogeography of Precordillera and Famatina, western Argentina: preliminary results. En: Cooper, J.D., Droser, M.L. y Finney, S.C. (eds.) *Ordovician Odyssey*. Short Papers for the 7th International Symposium on the Ordovician System. The Pacific Section Society for Sedimentary Geology, 77: 193-196.
- Vaccari, N.E., Edgecombe, G.D. y Escudero, C. 2004. Cambrian origins and affinities of an enigmatic fossil group of arthropods. *Nature*, 430: 554-557.
- Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G., Chatterton, B.D.E. y Edgecombe, G.D. 2006. New raphiophorid trilobites from the Ordovician of Argentina and their biogeographic implications. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 32: 353-374.
- Vaida, M., Seghedi, A. y Verniers, J. 2005. Northern Gondwana affinity of the East Moesian terrane based on chitinozoans. *Tectonophysics*, 410: 379-387.
- Van Roy, P. y Briggs, D.E. 2011. A giant Ordovician anomalocaridid. *Nature*, 473: 510-513.
- Van Roy, P., Orr, P.J., Botting, J.P., Muir, L.A., Vinther, J., Lefebvre, B., el Hariri, K. y Briggs, D.E.G. 2010. Ordovician faunas of Burgess Shale type. *Nature*, 465: 215-218.
- Van Staden, A., Zimmermann, U., Chemale, F., Gutzmer, J. y Germs, G.J.B. 2010. Correlation of Ordovician diamictites from Argentina and South Africa using detrital zircon dating. *Journal of the Geological Society, London*, 167: 217-220.
- Vaughan, A.P.M., Leat, P.T. y Pankhurst, R.J. (eds.) 2005. *Terrane processes at the margins of Gondwana*. Geological Society, London, Special Publication, 246, 446 p.
- Verdecchia, S.O., Baldo, E.G., Benedetto, J.L. y Borghi, P.A. 2007. The first shelly fauna from metamorphic rocks of the Sierras Pampeanas (La Cébila Formation, Sierra de Ambato, Argentina): age and paleogeographical implications. *Ameghiniana*, 44: 493-498.
- Villas, E., Vennin, E., Álvaro, J.J., Hammann, W., Herrera, Z.A. y Piovano, E.L. 2002. The Late Ordovician carbonate sedimentation as a major triggering factor of the Hirnantian glaciation. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 173: 569-578.
- Villas, E., Vizcaíno, D., Álvaro, J.J., Destombes, J. y Vennin, E. 2006. Biostratigraphic control of the latest-Ordovician glacial unconformity in Alnif (Eastern Anti-Atlas, Morocco), based on brachiopods. *Geobios*, 39: 727-737.
- Vujovich, G.I., Fernandes, L.A. y Ramos, V.A. (eds.) 2004. Cuyania, an exotic block to Gondwana. *Gondwana Research*, 7: 1003-1208.
- Vujovich, G.I., van Staal, C.R. y Davis, W. 2004. Age constraints on the tectonic evolution and provenance of the Pie de Palo Complex, Cuyania composite terrane and the Famatinian Orogeny. *Gondwana Research*, 7: 1041-1056.
- Waisfeld, B.G. 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.
- Waisfeld, B.G., Sánchez, T.M., Benedetto, J.L. y Carrera, M.G. 2003. Early Ordovician faunal assemblages from western Argentina. Biodiversification trends and paleogeographic constraints. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 196: 343-373.
- Webby, B.D. 1992. Ordovician island-arc biotas: New South Wales record and global implications. *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales*, 124: 51-77.
- Webby, B.D., Percival, I.G., Edgecombe, G.D., Cooper, R.A., Vandenberg, A.H.M., Pickett, J.W., Pojeta, J., Playford, G., Winchester-Seeto, T., Young, G.C., Zhen, Y.Y., Nicoll, R.S., Ross, J.R. y Schallreuter, R. 2000. Ordovician palaeobiogeography of Australasia. *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, 23: 63-126.
- Webby, B.D., Paris, F., Droser, M.L. y Percival, I. (eds.) 2004. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. Columbia University Press, 484 p. New York.
- Wilde, P. 1991. Oceanography in the Ordovician. En: Barnes, C.R. y Williams, S.H. (eds.) 1991. *Advances in Ordovician Geology*. Geological Survey of Canada, Paper 90/9: 283-298.
- Wilson, J.T. 1966. Did the Atlantic close and then re-open? *Nature*, 211: 676-686.
- Woodcock, N.H. y Smallwood, S.D. 1987. Late Ordovician shallow marine environments due to glacio-eustatic regression: Scraich Formation, Mid-Wales. *Journal of the Geological Society, London*, 144: 393-400.
- Xu C., Rong J., Fan J., Mitchell, C.E., Harper, D.T., Melchin, M.J., Peng ping'an, Finney, S.C. y Wang X. 2006. The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Hirnantian Stage (the uppermost of the Ordovician System). *Episodes*, 29: 183-196.
- Yanev, S.N. 2000. Palaeozoic terranes of the Balkan Peninsula in the framework of Pangea assembly. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161: 151-177.
- Zhan, R. y Jin, J. 2007. *Ordovician-Early Silurian (Llandovery) stratigraphy and palaeontology of the upper Yangtze Platform, South China*. Post Conference Field Excursion Guide, 10th International Symposium Ordovician System. Nanjing, 169 p.
- Zhang, S. 2011. Timing and extent of maximum transgression across Laurentia during Late Ordovician: New evidence from Slave Craton, Canadian Shield. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 306: 196-204.
- Zhang Y., Xu, C., Yu, G., Goldman, D. y Lio, X. 2007. *Ordovician and Silurian rocks of northwestern Zhejiang and northeast Jiangxi provinces, SE China*. University of Sciences and Technology of China Press, 189 p.
- Zhang, Xingliang, Shu Degan, Han Jian, Zhang Zhifei, Liu Jianni y Fu Dongjing. 2014. Triggers for the Cambrian explosion: Hypotheses and problems. *Gondwana Research*, 25: 896-909.
- Zhuravlev, A.Y. y Riding, R. (eds.) 2001. *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, N. York. 525 p.
- Zou Caineng, Qiu Zhen, Poulton, S.W., Dong Dazhong, Wang Hongyan, Chen Daizhao, Lu Bin, Shi Zhensheng y Tao Huifei. 2018. Ocean euxinia and climate change "double whammy" drove the Late Ordovician mass extinction. *Geology*, 46: 535-538.