

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**



FACULTAD DE CIENCIAS

**Descripción de los icnofósiles de trilobites de la
Formación Puerto Blanco, Cámbrico inferior de la
región Pitiquito-Caborca, norte de Sonora, México.
Inferencias paleoambientales.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A

Alina Marcela Hernández Barbosa

DIRECTOR DE TESIS

DR. FRANCISCO SOUR TOVAR

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2017





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Descripción de los icnofósiles de trilobites de la Formación Puerto Blanco, Cámbrico inferior de la región Pitiquito-Caborca, norte de Sonora, México. Inferencias paleoambientales.

Hoja de datos del Jurado

1. Datos del alumno

Hernández
Barbosa
Alina Marcela
55491018
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
307055763

2. Datos del tutor

Dr.
Francisco
Sour
Tovar

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Ricardo
Barragán
Manzo

4. Datos del sinodal 2

M. en C.
Arturo David
Contreras
Barrera

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Juan Francisco
Sánchez
Beristain

6. Datos del sinodal 4

M. en c.
Daniel
Navarro
Santillán

7. Datos del trabajo escrito

Descripción de los icnofósiles de trilobites de la Formación Puerto Blanco, Cámbrico inferior de la región Pitiquito-Caborca, norte de Sonora, México. Inferencias paleoambientales.

77p
2017

Para mi Abue
Gracias por todo lo que me enseñaste
Te voy a extrañar

“-After all this time?
-Always”

J.K. Rowling, Harry Potter and the Deathly Hallows

Agradecimientos

Al Dr. Francisco Sour Tovar por la ayuda brindada para la realización de este proyecto.

A mis sinodales: Dr. Ricardo Barragán Manzo, Dr. Juan Francisco Sánchez Beristain, M. en C. Arturo David Contreras Barrera y M. en C. Daniel Navarro Santillán por las correcciones y los comentarios que realizaron y que me permitieron mejorar mi trabajo.

A la Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso, al Dr. Pedro García Barrera y al M. en C. Sergio González Mora por proporcionarme material que facilitó mi entendimiento del tema.

Agradecimientos a título personal

A mis papás Ma. Teresa Barbosa y Humberto Hernández Jiménez por el apoyo y cariño que me han brindado a lo largo de mi vida.

Al profesor José Cosme Aguilar Bazán porque gracias a sus clases decidí estudiar esta carrera y porque aunque en ese momento no lo sabía también fueron importantes para querer dedicarme a dar clases.

Al M. en C. Luis Espinosa Arrubarrena gracias por la confianza y la oportunidad que me brindó de trabajar con usted, durante este tiempo he aprendido muchas cosas, no solo de geología, sino también sobre el papel que juegan los científicos en la sociedad y que se me van a servir en un futuro.

Al Dr. Juan Francisco Sánchez Beristain, por ser un gran maestro, pero sobre todo un gran amigo, gracias por permitirme ser tu ayudante en Biología General y por los consejos que me has dado, pero sobre todo por ayudarme en una etapa bastante complicada para mí.

A mis amigos de toda la vida Claudia, Jimena, Silvana, Ximena, nos conocemos de prácticamente toda la vida, gracias por estar tanto en los buenos como en los malos momentos.

A mis “piojos” Andrea y Valeria hemos vivido muchas cosas y todavía nos faltan muchas más, gracias por siempre estar a mi lado apoyándome, saben que las quiero mucho.

A mis amigos del Museo de Paleontología: Annette, Sergio, Ana y Porfirio. A todos los conocí en tiempos diferentes, pero cada uno a su manera hizo de mi estancia en el museo una gran experiencia.

A mis amigos del Museo de Geología: Israel, Beto, Diego, Claudia, David y Maira ha sido un placer conocerlos, gracias por su amistad, sus consejos y la ayuda que me han brindado.

Índice

Resumen	1
1. Introducción	2
2. Objetivos	4
2.1 Objetivo general	4
2.2 Objetivos particulares.....	4
3. Antecedentes	5
3.1 Generalidades de los artrópodos	7
3.2 Generalidades de los trilobites.....	8
3.2.1 Morfología	8
3.2.2 Paleoecología.....	11
3.2.3 Ciclo de vida	11
3.2.4 Clasificación	12
3.2.5 Hábitos alimenticios	15
4. Icnofósiles e Icnofacies	16
4.1 Icnofósiles	16
4.2 Icnofacies	19
5. Icnofósiles de trilobites	23
6. Área de estudio	25
6.1 Ubicación	25

6.2 Estratigrafía de la Formación Puerto Blanco	25
7. Resultados	29
7.1 Icnología Sistemática	29
8. Discusión	36
8.1 Icnotaxonomía	36
8.2 Organismos Productores	37
8.3 Etología	38
8.4 Icnofacies y Paleoambiente	39
8.5 Paleogeografía	41
9. Conclusiones	42
10. Referencias	45

Índice de Figuras

Figura 1. Morfología general de un trilobite. A. Vista dorsal de un trilobite. 1. Cefalón; 2. tórax; 3. pigidio; 4. antena; 5. línea de sutura; 6. mejilla libre o librígena; 7. ojo; 8. glabella; 9. mejilla fija o fixígena; 10. ángulo genal; 11. anillo occipital; 12. espina genal; 13. anillos axiales; 14. surco pleural; 15. surco axial; 16. espina pleural; 17. segmento pleural. B. Vista ventral de un cefalón. 1. Antena; 2. hipostoma; 3. espina genal; 4. boca. C. Plan general de un apéndice trilobítico. 1. Pre-epipodito; 2. precoxa; 3. coxa; 4. trocanter; 5. pre-fémur; 6. fémur; 7. patella; 8. tibia; 9. tarso; 10. pre-tarso. Los artejos del 4-10 son llamados telopoditos (Modificado de Sour-Tovar et al., 2004).	10
Figura 2. Ciclo de vida de un trilobite. (Modificado de https://www.trilobites.info/ontogeny.htm)	12

Figura 3. Clasificación y distribución temporal de los órdenes de trilobites (Modificado de http://www.asturnatura.com/articulos/trilobites/evol.php).....	15
Figura 4. Clasificación por tipo de conservación de los icnofósiles propuesta por Seilacher (1964, 1967a) y Martinsson (1965, 1970) (Modificada de Ekdale et al., 1984).....	19
Figura 5. Distribución de las icnofacies marinas más comunes y sus icnofósiles más representativos. 1) <i>Caulostrepsis</i> ; 2) <i>Entobia</i> ; 3) perforaciones de equinodermos; 4) <i>Trypanites</i> ; 5) <i>Teredolites</i> ; 6) <i>Thalassinoides</i> ; 7, 8) <i>Gastrochaenolites</i> o géneros relacionados; 9) <i>Diplocraterion</i> (<i>Glossifungites</i>); 10) <i>Skolithos</i> ; 11, 12) <i>Psilonichnus</i> ; 13) <i>Macanopsis</i> ; 14) <i>Skolithos</i> ; 15) <i>Diplocraterion</i> ; 16) <i>Arenicolites</i> ; 17) <i>Ophiomorpha</i> ; 18) <i>Phycodes</i> ; 19) <i>Rhizocorallium</i> ; 20) <i>Teichichnus</i> ; 21) <i>Planeolites</i> ; 22) <i>Asteriacites</i> ; 23) <i>Zoophycos</i> ; 24) <i>Lorenzina</i> ; 25) <i>Zoophycus</i> ; 26) <i>Paleodictyon</i> ; 27) <i>Taphrhelminthopsis</i> ; 28) <i>Helminthoida</i> ; 29) <i>Cosmorhappe</i> ; 30) <i>Spirorhappe</i> . (Modificado de http://www.sepmstrata.org/Terminology.aspx?id=ichnofacies).....	22
Figura 6. Icnofósiles producidos por trilobites (Modificado de http://www.trilobites.info/trace.htm).....	23
Figura 7. Mapa geográfico de la región de Caborca-Pitiquito, Sonora. La estrella señala el flanco noreste de Cerro Rajón donde se recolectó el material que se describe en el presente trabajo. Otros afloramientos de rocas cámbricas de Formación Puerto Blanco se encuentran en los Cerros de la Proveedora (sección tipo), Calaveras, Clemente, de la Ciénega y la Sierra del Viejo (Modificado de Stewart et al., 1984).	27
Figura 8. (A) Unidades estratigráficas que afloran en la región de Caborca-Pitiquito (Modificada a partir de Stewart et al., 1984); (B) sección estratigráfica de la Formación Puerto Blanco en la localidad de Cerro Rajón.....	28
Figura 9. Perfil de costa que muestra los elementos fósiles más representativos de la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco.	41

Índice de Tablas

Tabla 1. Características generales de los órdenes de trilobites (Tomado y modificada de Sour-Tovar et al., 2004).....	13
---	----

Resumen

En el presente trabajo, se reporta la presencia de galerías de descanso y rastros de desplazamiento de trilobites en rocas de la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco, unidad que se ha asignado al Cámbrico inferior. La presencia de los trilobites *Wanneria* y *Laudonia* en dicha unidad permite constreñir su edad al Piso Dyeran (Serie 2 del Cámbrico), correspondiente a la parte alta del Cámbrico inferior. Del material icnológico estudiado se identificaron nueve morfotipos de los cuales uno corresponde a la icnoespecie *Rusophycus marginatus*, cuatro se determinaron a nivel de icnogénero *Rusophycus*, uno a *Cruziana* y tres morfotipos no se pudieron asignar a icnogéneros conocidos.

De los géneros de trilobites reportados para la Formación Puerto Blanco, se han inferido como posibles organismos productores a trilobites de los géneros *Laudonia* y *Wanneria* cuya morfología corresponde a los rasgos que se registran en los icnofósiles descritos. Las discrepancias que se observan, principalmente en cuanto a las dimensiones de los trilobites presentes en la unidad estudiada y el tamaño de las galerías, permite considerar la existencia de una mayor diversidad de trilobites durante la depositación de la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco.

Se determinó que en la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco, se presenta una icnofacies de tipo *Cruziana* característica de ambientes submareales cercanos a la costa. La presencia del icnogénero *Skolithos* y de parches de arqueociátidos indican que a lo largo de la Unidad 4 se observaban cambios temporales en los niveles de energía y velocidad de depositación de las partículas en aguas cálidas y someras.

La gran similitud estratigráfica, litológica y faunística que se observa entre la región de Caborca-Pitiquito con el suroeste de Estados Unidos, permite correlacionar ambas regiones; en particular la Formación Puerto Blanco se ha correlacionado con el Miembro Superior de la Formación Wood Canyon que aflora en el sur del estado de California. La presencia del icnogénero *Rusophycus* en la Formación Puerto Blanco apoya esta correlación y la idea de que ambas unidades se depositaron bajo condiciones paleoambientales similares.

1. Introducción

La icnología es un término acuñado en 1836 por William Buckland en su libro *The Bridgewater Treatise on the Power, Wisdom and Goodness of God as manifested in the Creation* (Gaméz-Vintaned, 2008) y nace como disciplina científica con los trabajos realizados por el mismo Buckland (1829) quien describió los coprolitos de ictiosaurios de la localidad de Lyme Regis en el Reino Unido. Paralelamente, Hitchcock (1837, 1844) describió icnitas de dinosaurios y coprolitos de aves de los estados de Connecticut y Massachusetts, Estados Unidos. La icnología se considera como una disciplina de la Paleontología que se encarga del estudio de los icnofósiles (Frey et al., 1980), los cuales son evidencias de actividad dejadas por los organismos en el pasado, como pueden ser rastros, pisadas, madrigueras y coprolitos entre otros.

La icnología se divide en dos ramas, la icnología de vertebrados y la de invertebrados. La que mayor desarrollo ha tenido a través del tiempo es la de vertebrados, mientras que la de invertebrados ha tenido un desarrollo lento que puede explicarse principalmente porque es hasta mediados del siglo XX que se genera suficiente conocimiento acerca de los procesos de fosilización, el origen de las estructuras sedimentarias, las condiciones sedimentológicas de los ambientes marinos (Osgood, 1975) y sobre el comportamiento de los invertebrados y las alteraciones que estos provocan sobre las capas superficiales de los sedimentos. Por ejemplo, en la primera mitad de la década de los años cincuenta, Adolf Seilacher (1953, 1955) llevo a cabo una clasificación de los icnofósiles con base en la conducta del organismo productor, el modo de preservación y el uso de icnofósiles para el establecimiento de icnofacies sedimentarias, que provocaron que los trabajos sobre icnología de invertebrados sean considerados de gran importancia dentro de la Paleontología y una herramienta de gran utilidad en sedimentología.

En México, el primer trabajo que se realizó con una temática icnológica se encuentra en la publicación de Alfredo Dugés de 1892, en la que se describe una serie de icnitas de aves y mamíferos plioceno-pleistocénicas que se encontraron en la localidad de San Juan de los Lagos, Jalisco. Para tiempos recientes se puede mencionar el trabajo que desarrollaron

Ferrusquía-Villafranca y colaboradores (1978) describiendo siete morfotipos de icnitas de dinosaurios terópodos y ornitópodos que se encontraron en rocas cretácicas del estado de Michoacán. Al igual que en Europa, el desarrollo de la icnología de invertebrados en México se ha visto opacado por la icnología de vertebrados y existen pocos trabajos sobre el tema. Entre ellos destacan los realizados por Contreras-Barrera (1979), que describe la icnofauna del Paleoceno-Oligoceno de la Formación Chicontepec, en su afloramiento del Río Cazonas, cercano al poblado de Villa Ávila Camacho, en el estado de Puebla. En el mismo trabajo se realizan inferencias paleoambientales, como profundidad y concentración de oxígeno. Posteriormente, Contreras-Barrera y Gío-Argáez (1985) analizan la distribución estratigráfica de los icnofósiles encontrados, llegando a la conclusión que los organismos generadores de estos fueron hemipelágicos, detritófagos que vivían sobre un sustrato arcilloso. Otros trabajos sobre icnología son los de Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1990) en el que se publica un compendio de las localidades en las que se han encontrado icnofósiles de origen marino; Vega León (1996) describe los icnofósiles e infiere las condiciones paleoambientales del Paleoceno de la región de Gabriel Esquinca en Chiapas; Guerrero-Arenas (2004) describe los icnofósiles del Cretácico Inferior que se encuentran en el Miembro Medio de la Formación Tlayúa y realiza un análisis de isótopos estables de ^{13}C y ^{18}O , llegando a la conclusión que los depósitos de estos sedimentos se dieron en un ambiente dulceacuícola con cambios en la salinidad debido al ingreso de aguas marinas y en los cuales se estableció una fauna bentónica; otro trabajo es el de Gutiérrez-Alejandro (2012) que describe los icnofósiles del Paleógeno encontrados en afloramientos de la Formación Chicontepec en la región de San Lorenzo Achiotepic en el estado de Hidalgo; además realizó inferencias paleoambientales y paleobatimétricas. Uno de los trabajos más recientes sobre icnología es el de Pineda-Salgado y colaboradores (2015), quienes analizan la bioerosión presente en clastos miocénicos de un afloramiento de la Formación Concepción, cercano a Xalapa en el estado de Veracruz, e infieren que el depósito se dio en una antigua playa rocosa.

En la región de Sonora, se han llevado a cabo diversos estudios sobre icnofósiles de invertebrados entre los que destacan los realizados por Stewart y colaboradores (1984), quienes realizaron un listado de los icnofósiles encontrados en siete formaciones que afloran en la región de Caborca-Pitiquito: las formaciones La Ciénega (Stewart et al., 1984), Puerto

Blanco, Cuarcita Provedora, Buelna y Cerro Prieto (Cooper et al., 1952) del Cámbrico inferior y las formaciones Arrojos (Stoyanow, 1942) y El Tren (Cooper et al., 1952) del Cámbrico medio. Huitrón-Rubio (2005) estudió los icnofósiles presentes en la Unidad 2 de la Formación Puerto Blanco, encontrando entre ellos a *Treptichnus pedum*, fósil índice del límite Precámbrico-Cámbrico. Otro trabajo, es el de Corona González (2014) que describe los icnofósiles cámbricos de la región de San José de Gracia y realiza inferencias paleoambientales a partir de la icnofauna descrita.

En este contexto, la finalidad de este trabajo es ampliar el conocimiento que se tiene sobre los icnofósiles de México y en particular los encontrados en los afloramientos del Cámbrico inferior en el área de Caborca-Pitiquito en el estado de Sonora; estos afloramientos sobresalen por presentar las rocas sedimentarias fanerozoicas más antiguas del país y el estudio de los icnofósiles que portan puede brindar información relevante sobre el marco paleogeográfico y las condiciones paleoambientales en que fueron depositadas, así como información acerca de la conducta de los organismos que los produjeron.

2. Objetivos

2.1 Objetivo general

- Aportar información sobre el registro icnológico de la Formación Puerto Blanco y del Cámbrico de México.

2.2 Objetivos particulares

- Describir y determinar los icnofósiles de trilobites presentes en la Formación Puerto Blanco.
- A partir del estudio icnológico, generar información acerca de los organismos productores e interpretar las condiciones paleoambientales en que se depositaron los sedimentos que dieron origen a la Formación Puerto Blanco.

3. Antecedentes

En la región de Caborca, Sonora, se han encontrado las rocas fosilíferas más antiguas del país y sobre ellas se han realizado diversos estudios que han ayudado a ampliar el conocimiento en diferentes campos como la estratigrafía, la paleontología y la geoquímica, tanto regionalmente como a nivel global.

El primer reporte de rocas precámbricas y cámbricas, fue realizado por Stoyanow en 1942 con base en fósiles recolectados por Isauro G. Gómez y L. Torres. En 1946, Cooper y Arellano describieron y nombraron seis formaciones de edad cámbrica que sobreyacen de manera concordante sobre una secuencia volcanoclástica perteneciente al precámbrico. De la más antigua a la más reciente estas formaciones son: Puerto Blanco, Cuarcita Proveedora, Buelna, Cerro Prieto, Arrojos y El Tren. A finales de los años cuarenta y durante la década de los cincuenta del siglo pasado Lochman (1948, 1952, 1953, 1956) realizó diversos trabajos en la región entre los que se encuentran las primeras descripciones y asignaciones taxonómicas de los trilobites del Cámbrico de Sonora, una de las primeras correlaciones entre las rocas de la región de Caborca y las rocas del suroeste de Estados Unidos, así como, una corrección tanto de las correlaciones estratigráficas como de las asignaciones taxonómicas que había realizado previamente. Damon y colaboradores (1962), realizaron los primeros fechamientos radiométricos para el basamento ígneo del Paleoproterozoico encontrado en el noroeste de Sonora y utilizaron las edades obtenidas para corroborar las relaciones de las rocas de Sonora con las rocas paleoproterozoicas del suroeste de los Estados Unidos.

A lo largo de la década de los setentas, se continuó el estudio de rocas cámbricas y precámbricas, entre los estudios más destacados se encuentran una síntesis de las rocas precámbricas realizada por de Cserna (1970); Anderson y Silver (1970, 1971) realizaron descripciones estratigráficas y litológicas de las rocas proterozoicas del estado; Fritz (1975) y Palmer y Halley (1979) correlacionaron las rocas de Sonora con rocas del suroeste de Estados Unidos. En 1979, Gamper y Longoria dieron a conocer una secuencia precámbrica rica en estromatolitos del noroeste de Sonora; además, identificaron tres tipos de estromatolitos distribuidos irregularmente en las "Capas Gamuza". Ese mismo año, Anderson y Silver (1979)

fueron los primeros en realizar estudios para encontrar evidencia y comprobar la hipótesis sobre la Megacizalla Mojave-Sonora, idea que sugiere la existencia de un sistema de fallas de corrimiento lateral izquierdo, con orientación NW-SE, activo en el Jurásico Medio-Tardío y que se extiende desde el Desierto de Mojave en el este de California, en los Estados Unidos, cruzando el norte de México hasta unirse con una también hipotética dorsal en el Golfo de México (Molina-Garza e Iriando, 2004).

Durante la década de los ochenta, Longoria (1980) realizó estudios estratigráficos sobre rocas precámbricas, además de mapeos del área de Caborca. Weber y Cevallos-Ferriz (1980) utilizaron los estromatolitos encontrados en el Cerrito la Milla y los Cerros Pitiquito para datar las unidades basales del Precámbrico de Sonora; Cevallos-Ferriz (1981) continuó con el estudio de estromatolitos de las “Capas Gamuza” y realizó una reconstrucción paleoambiental con base en éstos. Ese mismo año, Baldis y Bordonaro (1981) realizaron un análisis comparativo entre las rocas cámbricas y la fauna de trilobites de la región de Caborca y la Sierra Chica de Zonda, Argentina postulando que ambas cuencas evolucionaron de una manera similar y que la afinidad taxonómica entre ambas regiones era del 72% de géneros. En 1984, Stewart y colaboradores estudiaron la secuencia sedimentaria de la región de Caborca e identificaron 14 formaciones, 11 reportadas anteriormente (Stoyanow, 1942; Cooper et al., 1952; Longoria et al., 1978; Longoria y Pérez, 1979; Longoria, 1980, 1981). En el trabajo de Stewart y colaboradores (1984) se proponen las formaciones Clemente y La Cuarcita Tecolote del Neoproterozoico y la Formación La Ciénega del Cámbrico inferior. Además del análisis estratigráfico se hace referencia a la presencia, en diferentes unidades estratigráficas, de fósiles de estromatolitos, trilobites, arqueociátidos, hiolítidos, gasterópodos, braquiópodos e icnofósiles y realizan correlaciones con afloramientos del suroeste de Estados Unidos. En 2007, Sour-Tovar y colaboradores estudiaron la distribución estratigráfica de los fósiles índice *Treptichnus pedum* y *Cloudina* con la finalidad de determinar la posición del límite Ediacareense-Cámbrico en la región. Los últimos trabajos realizados en esta área son los de Loyd y colaboradores (2012, 2013) quienes con base a análisis geoquímicos de isótopos de ^{34}S de sulfatos asociados a carbonatos (CAS), determinan que durante el neoproterozoico y principios del Cámbrico las concentraciones de sulfatos, en los mares que se encontraban en la región de Sonora, fueron bajas, indicando un evento transitorio, ocurrido hace 580 millones

de años, durante el cual se dio un aumento significativo en la concentración de oxígeno oceánico.

3.1 Generalidades de los artrópodos

A la fecha se han descrito 1.200.000 especies de artrópodos, pero se han realizado estimaciones que indican que el Phylum Arthropoda está compuesto por aproximadamente de cinco a diez millones de especies, lo que lo convierte en el phylum más abundante a nivel global (Ødegaard, 2000). Los artrópodos son organismos protostomados, triblásticos, bilaterales cuyas características más distintivas son la presencia de un exoesqueleto quitinoso que va a ser secretado por la hipodermis y que van a mudar mediante el proceso de ecdisis, además de la presencia de ojos compuestos (Brusca y Brusca, 2005). El cuerpo de los artrópodos está segmentado tanto interna como externamente y cada segmento cuenta con un par de apéndices fijos en la parte ventral; además, presentan una gran variedad de apéndices especializados. Longitudinalmente el cuerpo se puede dividir en cabeza, tronco y una parte posterior cuyo nombre va a variar dependiendo del grupo de estudio.

Actualmente la relación filogenética de los artrópodos es explicada mediante dos hipótesis: los artrópodos como miembros de los Ecdysozoa y la de los Articulata. En la primera se propone que los artrópodos están relacionados con los nemátodos, priapulidos y otros grupos menores, porque presentan una muda cuticular en algún momento de su ciclo de vida. Esta teoría es apoyada principalmente por estudios filogenéticos basados en caracteres moleculares. La hipótesis de los Articulata relaciona a los artrópodos con los anélidos, por presentar ambos phyla metamerización (Sour-Tovar et al., 2004).

Budd y Telford (2009) hacen una revisión de los aspectos más importantes del origen y la evolución de los artrópodos con base en los datos obtenidos a partir de la filogenia molecular, la paleontología y la morfología. De estos aspectos cabe resaltar que los cuatro grupos de artrópodos vivos (crustáceos, hexápodos, miriápodos y quelicerados) son considerados desde 1992 como un clado monofilético y que los datos moleculares obtenidos del RNA mitocondrial apoyan la hipótesis de los Ecdysozoa.

Los registros más antiguos de artrópodos fósiles datan de hace ≈ 521 -514 millones de años (Piso 3 de la Serie 2 del Cámbrico), mientras que sus icnofósiles como *Monomorphichnus* y *Rusophycus* datan del Piso 2 del Terreneuviense (529-521 Ma) (Edgecombe, 2010). A partir de esta fecha son abundantes y diversos a lo largo de todo el Fanerozoico. A pesar de que el origen de los artrópodos todavía es discutido, se ha llegado a un consenso para clasificarlos en cinco subphyla los cuales son: Trilobitomorpha, Hexapoda, Crustacea, Myriapoda y Chelicerata, siendo el subphylum Trilobitomorpha el punto central de este trabajo.

3.2 Generalidades de los trilobites

Los trilobites, representan el grupo más antiguo de artrópodos que se conoce y es uno de los grupos de invertebrados fósiles más abundante con 1,500 géneros y 10,000 especies descritas. Su aparición se remonta a los inicios de la era Paleozoica durante la llamada Explosión Cámbrica hace 541 millones de años. En el Cámbrico alcanzaron su máxima diversificación y abundancia, y a finales de este periodo ocurre una fuerte crisis y un decaimiento paulatino posterior, con episodios de diversificación del grupo que les permitió llegar hasta el final del periodo Pérmico hace 245 millones de años (Sour-Tovar et al., 2004).

3.2.1 Morfología

La morfología de un trilobite es relativamente sencilla. El cuerpo se divide transversalmente en tres regiones: cefalón, tórax y pigidio. Longitudinalmente, el cuerpo también presenta una región central, llamada axial separada de los lóbulos laterales o pleurales por el surco axial (Sour-Tovar et al., 2004).

El cefalón representa la parte anterior del organismo. Es una sola placa compuesta por la fusión de una serie de cinco a siete segmentos. Tiene un tamaño muy variable y principalmente está compuesto por el cranidio en su parte central y por las zonas laterales o genales también llamadas mejillas libres o librígenas. El cranidio está compuesto en la parte dorsal por la glabela, que es una protuberancia del exoesqueleto que señala la posición interna del estómago; el anillo occipital que es evidencia de la segmentación que presentan

los trilobites y las mejillas fijas o fixígenas. En la parte ventral del cránido se encuentra el hipostoma que es una placa situada bajo la glabella y detrás del hipostoma se encuentra la boca. Sobre las mejillas libres se encuentran ubicados los ojos que en su mayoría eran compuestos aunque también podían ser simples. En la mayoría de los casos, el cránido y las librígenas van a estar separados por las suturas faciales, a través de las cuales se producía el rompimiento del exoesqueleto durante la ecdisis; además, las suturas faciales son un rasgo distintivo entre los diferentes grupos.

El tórax está compuesto generalmente por 6 a 15 segmentos, aunque existen excepciones como en los trilobites del Orden Agnostida que solo presentan dos segmentos. La zona central o axial está flanqueada por los anillos axiales y, en las zonas pleurales o laterales cada fragmento se llama pleura. Los anillos están articulados unos con otros, permitiendo diferentes grados de enrollamiento del cuerpo. Sobre la superficie del tórax se pueden presentar diferentes tipos de ornamentaciones.

El pigidio es una sola placa formada por un número variable de segmentos. En relación al tamaño del cefalón, el pigidio puede clasificarse en isopigidio, heteropigidio, micropigidio y macropigidio.

Los trilobites presentan una serie de apéndices a lo largo de todo el cuerpo entre los que destacan un par de antenas unirrámeas sensoriales a cada lado del hipostoma y, en cada segmento un par de apéndices birrámeos. Los apéndices birrámeos están unidos al tórax por medio del segmento basal llamado coxa en donde se unen las dos ramas. La rama superior es denominada exopodio o braquial y la rama inferior es denominada endopodio y va a estar formado por seis segmentos denominados podómeros, de los cuales los proximales presentan espinas pequeñas y el último termina en tres espinas. La función de la rama superior todavía está en discusión; sin embargo, se sabe que la rama inferior ayudaba a la locomoción del trilobite (Figura 1).

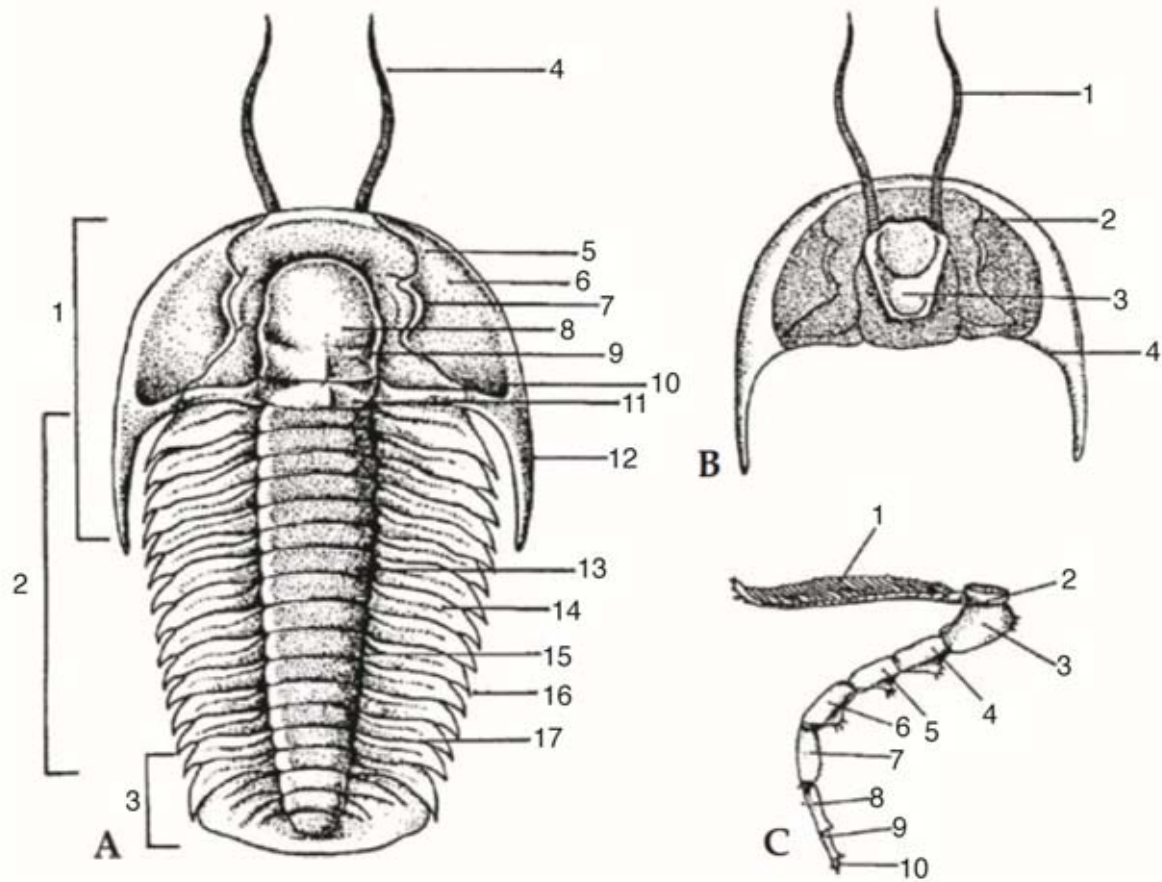


Figura 1. Morfología general de un trilobite. A. Vista dorsal de un trilobite. 1. Cefalón; 2. tórax; 3. pigidio; 4. antena; 5. línea de sutura; 6. mejilla libre o librígena; 7. ojo; 8. glabela; 9. mejilla fija o fixígena; 10. ángulo genal; 11. anillo occipital; 12. espina genal; 13. anillos axiales; 14. surco pleural; 15. surco axial; 16. espina pleural; 17. segmento pleural. B. Vista ventral de un cefalón. 1. Antena; 2. hipostoma; 3. espina genal; 4. boca. C. Plan general de un apéndice trilobítico. 1. Pre-epipodito; 2. precoxa; 3. coxa; 4. trocanter; 5. pre-fémur; 6. fémur; 7. patella; 8. tibia; 9. tarso; 10. pre-tarso. Los artejos del 4-10 son llamados telopoditos (Modificado de Sour-Tovar et al., 2004).

3.2.2 Paleoecología

Los trilobites fueron animales exclusivamente marinos que colonizaron muchos hábitats que hoy en día son característicos de los crustáceos. Los trilobites presentaban dos hábitos principales, podían ser bentónicos o pelágicos. Las formas bentónicas tenían cuerpos robustos, sus ojos tenían una buena agudeza visual y un campo de visión lateral; en algunos casos los trilobites carecían de ojos, sobre todo si vivían por debajo de la zona fótica. También se ha observado que dependiendo del taxón, colonizaron partes específicas de la plataforma continental. Los trilobites pelágicos por otra parte fueron animales con cuerpos delgados y alargados cuyos ojos estaban hipertrofiados.

Otra característica importante que presentan los trilobites son sus métodos de defensa en contra de los depredadores, por ejemplo podían presentar espinas en la parte dorsal y enrollarse para proteger su parte ventral que no estaba protegida por el exoesqueleto. Bergström (1973) identifica varios patrones de enrollamiento: destacando aquellos que en el momento de enrollarse los bordes del cefalón y el pigidio se tocan, donde el pigidio puede colocarse por encima o por debajo del cefalón o tanto el pigidio como el tórax se colocan debajo del cefalón. En caso de contar con espinas, al momento de enrollarse estas quedarían proyectadas de tal forma que brindarían protección extra y simularían que el trilobite presentaba un mayor tamaño.

3.2.3 Ciclo de vida

En algunos trilobites se ha llegado a reconocer la presencia de dimorfismo sexual, que se manifiesta en la longitud del pigidio y en las dimensiones relativas de ciertos segmentos torácicos. Eran organismos ovíparos, se han encontrado huevos fosilizados *in situ* de la especie *Triarthrus eatoni* (Hegna et al., 2017), y se cree que sus larvas eran principalmente planctónicas, lo que explicaría su amplia distribución geográfica. El crecimiento de los trilobites se realizaba mediante una combinación de muda y adición de nuevos segmentos. En los primeros estadios las larvas tenían forma semicircular, constituyendo un protocefalón (anaprotapsis), al cual se le añadía un protopigidio (metaprotapsis) y luego un número

sucesivo de segmentos torácicos (merapsis) hasta que se alcanzaba el número definitivo de la especie (holapsis). En ese momento se detenía el crecimiento de segmentos y solo se continuaba el crecimiento en tamaño acompañado con la correspondiente muda del exoesqueleto (Arbizu et al., 2009) (Figura 2).

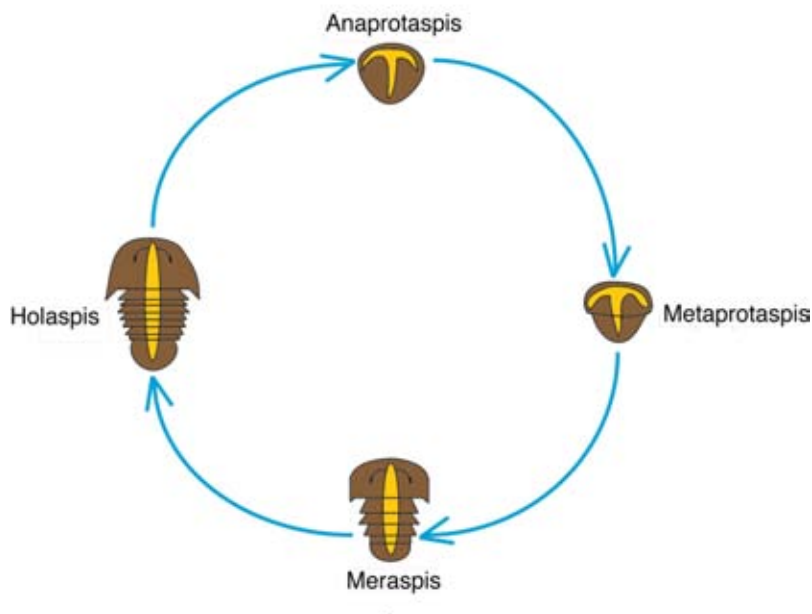


Figura 2. Ciclo de vida de un trilobite. (Modificado de <https://www.trilobites.info/ontogeny.htm>)

3.2.4 Clasificación

De acuerdo a la clasificación propuesta en el Treatise on Invertebrate Paleontology (Häntzschel, 1975) la Clase Trilobita se divide en ocho órdenes: Agnostida, Redlichiida, Corynexochida, Lichiida, Phacopida, Proetida, Asaphida y Ptycopariida, que se diferencian entre otras características por su desarrollo ontogenético, el carácter del hipostoma, el tipo de sutura facial y ojos (Tabla 1). Ebach y McNamara (2002) propusieron el Orden Harpetida que antes estaba considerado como un suborden del Orden Ptycoparrida dando como resultado que actualmente se considere la existencia de nueve órdenes de trilobites.

Durante el Cámbrico surgen siete de los nueve órdenes. A inicios del Cámbrico aparecen los gnóstidos, Redlichiidos, Corynexochidos y Ptycopariidos. En el Cámbrico medio aparecen los primeros representantes del Orden Lichiida y a finales del Cámbrico los de los órdenes Asaphida y Harpetida. Es durante el Ordovícico que aparecen los dos órdenes restantes, los Phacopidos y los Proetidos. La Figura 3 detalla el orden de aparición y la extensión temporal de cada grupo.

Tabla 1. Características generales de los órdenes de trilobites (Modificada de Sour-Tovar et al., 2004).

Orden	Características	Distribución estratigráfica
Agnóstida	Isopígidos; con dos o tres segmentos torácicos; cefalón generalmente sin sutura facial ni ojos; hipostoma flotante.	Serie 2 del Cámbrico-Ordovícico Superior
Redlichiida	Micropígidos; numerosos segmentos torácicos, los extremos pleurales son generalmente alargados y con espinas; el cefalón grande y semicircular con sutura facial opistopárica. El suborden Olenellina carece de suturas. Ojos grandes; hipostoma puede estar conectado o desplazado.	Serie 2 del Cámbrico-Furongiense
Corynexochida	Isopígidos o macropígidos; segmentos torácicos varían de siete a diez; sutura facial opistopárica; ojos ausentes o de diversos tamaños; glabela en punta o expandida hacia delante; hipostoma conectado o desplazado.	Serie 2 del Cámbrico-Devónico Medio
Ptychopariida	Pigidio pequeño; región torácica bien desarrollada; sutura facial opistopárica; glabela frontalmente; hipostoma flotante.	Serie 3 del Cámbrico-Devónico Superior

Tabla 1. (Continuación) Características generales de los órdenes de trilobites (Modificada de Sour-Tovar et al., 2004).

Lichiida	Gran variedad de tamaños; exoesqueleto con espinas; entre ocho y trece segmentos torácicos; sutura facial opistopárica; hipostoma conectado.	Serie 3 del Cámbrico-Devónico Medio
Asaphida	De subpígidos o macropígidos; entre seis y doce segmentos torácicos; sutura facial opistopárica; ojos grandes; hipostoma de flotante a conectado y desplazado.	Serie 3 del Cámbrico-Silúrico
Hapertida	Isopígidos; generalmente con doce segmentos torácicos cefalón semicircular; sutura facial marginal; ojos están reducidos; glabella extendida hacia delante.	Furongiense- Devónico Superior
Phacopida	Isopígidos; de ocho a diecinueve segmentos torácicos; sutura facial propárica en Phacopina y Cheirurina, gonatopárica en Calymenina; ojos esquizocroales; hipostoma conectado.	Ordovícico Inferior-Devónico Superior
Proetida	Isopígidos; de ocho a veintidós segmentos torácicos; cefalón generalmente con espinas y semicircular; sutura facial opistopárica; ojos holocroales; hipostoma flotante, en algunas especies es conectado o desplazado.	Ordovícico Superior-Pérmico Superior

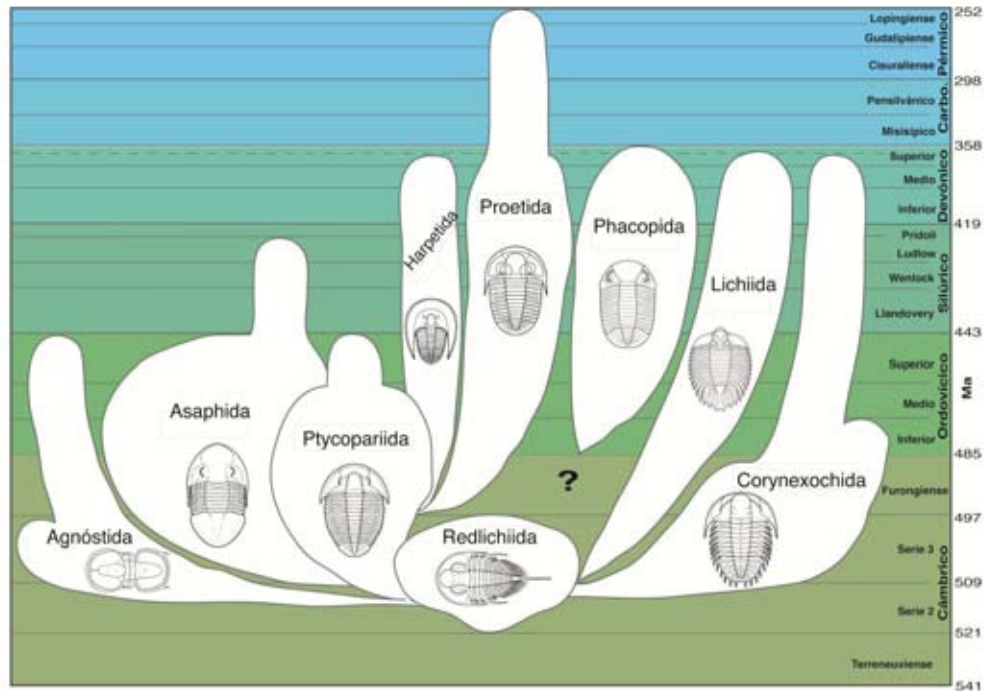


Figura 3. Clasificación y distribución temporal de los órdenes de trilobites (Modificado de <http://www.asturnatura.com/articulos/trilobites/evol.php>).

3.2.5 Hábitos alimenticios

Fortey y Owens (1999) han asociado los hábitos alimenticios de los trilobites con sus características morfológicas. De esta forma los trilobites carroñeros o depredadores eran de gran tamaño presentando hipostomas robustos y ojos pedunculados, lo que indicaría una tendencia a semienterrarse en el sedimento para esperar a su presa. Otro indicio de que algunos trilobites eran depredadores son los icnofósiles asociados a madrigueras verticales y horizontales de invertebrados de cuerpo blando. Los trilobites filtradores eran de tamaño pequeño y con un exoesqueleto hidrodinámico que les permitía moverse en la columna de agua alimentándose de planctón. También había trilobites detritívoros, este hábito se ha relacionado con icnofósiles que representan el movimiento del trilobite a través del sedimento dejando un rastro continuo.

4. Icnofósiles e Icnofacies

4.1 Icnofósiles

Los icnofósiles son remanentes de la actividad y de los patrones de comportamiento de un organismo (Benton y Harper, 2009). Es importante mencionar que un mismo organismo puede ser responsable de diversas clases de icnofósiles y que un mismo icnofósil puede ser producido por diferentes organismos.

La conducta de los organismos y los icnofósiles que resultan son controlados principalmente por factores como la consistencia del sustrato, la energía presente en el ambiente, los recursos alimenticios, la turbidez y la salinidad del agua, las tasas deposicionales, oxigenación y temperatura, entre otros (MacEachern et al., 2007).

Actualmente existen varias clasificaciones para los icnofósiles; sin embargo, la más usada es la propuesta en 1953 por Adolf Seilacher que agrupa a los icnofósiles de acuerdo a la conducta del organismo productor en: domichnia, cubichnia, repichnia, pasichnia, fodichnia, agrichnia y fugichnia.

- **Domichnia:** están asociados con la construcción de una morada permanente. Suelen ser relieves completos de formas cilíndricas rectas, casi siempre perpendiculares a la estratificación, algunas veces en forma de U o también ramificados. Generalmente están contruidos por organismos que viven en el interior del sedimento y tienen hábitos semisésiles, suspensívoros, detritívoros y carnívoros. El sustrato en el que se encuentra es más o menos firme.
- **Cubichnia:** están asociados a un comportamiento de reposo que reproduce en mayor o menor medida el tamaño y la morfología latero-ventral del organismo que lo produce, suele reflejar la simetría de los organismos.
- **Repichnia:** están asociados a un comportamiento de locomoción. Son estructuras que se encuentran sobre o entre los estratos que constituyen un solo elemento acintado

cuando son producto de reptación o bien grupos de huellas cuando se generan por el paso o la carrera de un animal.

- **Pasichnia:** están asociados con la alimentación de organismos micrófagos vágiles que se encuentran cerca o en la interfase agua-sedimento. Se conservan como semirrelieves con trazos regulares que han sido interpretados como patrones del máximo aprovechamiento de un recurso limitado o como patrones tendientes a optimizar la relación costo-beneficio en la explotación de un recurso.
- **Fodichnia:** están asociados a la alimentación de organismos semisésiles que buscan comida y habitación dentro del sedimento al mismo tiempo. Los icnofósiles son de relieve completo subparalelos a la estratificación y presentan formas muy variadas.
- **Agrichnia:** están asociados con la construcción de madrigueras, generalmente cilíndricas y complejas, que sirven como trampas o como “plantaciones” de bacterias y hongos que realizan quimiosíntesis de materia orgánica. Las madrigueras se encuentran paralelas a la estratificación y suelen conservarse como semirrelieves debido al colapso, la erosión y el relleno de las mismas. Se da en zonas donde los nutrientes son escasos y en ellas se desplazan los organismos productores recolectando alimento.
- **Fugichnia:** asociada con migraciones bruscas del organismo que los produce en dirección vertical u oblicua a la estratificación mientras intenta escapar de la posibilidad de enterramiento por erosión o de la amenaza de un depredador. Son icnofósiles de relieve completo o de relieve hendido, junto a las que se conservan restos de sus anteriores emplazamientos.

Otras formas de clasificación de icnofósiles se basan en: la consolidación del sustrato, en taxonomía y por el tipo de preservación. A continuación se describe cada una de ellas.

- La clasificación por consolidación del sustrato fue propuesta por Häntzchel en 1975 y establece que los icnofósiles se forman principalmente en sustratos blandos y viscosos donde se distinguen dos tipos de marcas: texturas de bioturbación y estructuras de bioturbación. En caso de un sustrato consolidado se habla de excavaciones y perforaciones.

- La clasificación taxonómica fue realizada por Häntzchel en 1975 y ha sido modificada a través del tiempo por diversos especialistas. Esta clasificación presenta diversos inconvenientes por lo cual no es utilizada comúnmente. Algunos de los inconvenientes que presenta son:
 - Es una clasificación subjetiva.
 - Un organismo puede producir varios tipos de icnofósiles diferentes.
 - Un mismo tipo de icnofósil puede ser producido por diferentes organismo

- La clasificación por tipo de conservación fue presentada por Seilacher (1964, 1967a) y por Martinsson (1965, 1970) (Figura 4). Se basa en la relación entre el icnofósil y el sustrato y de acuerdo a esto se pueden estudiar como estructuras de conservación o como estructuras de génesis. Como estructuras de conservación se pueden observar tres tipos:
 - Estructuras de biodeformación: estructuras de bioturbación sin contornos definidos.
 - Relieves completos: son icnofósiles preservados como estructuras tridimensionales que tienen contornos definidos y se conservan al interior del sustrato.
 - Semirelieves: son icnofósiles con contornos definidos que se conservan en la unión de dos estratos de distinta litología o entre láminas del mismo sustrato. Se pueden distinguir tres categorías:
 - a) Hiporelieves: se hallan en la base del sustrato.

- b) Epirelieves: se encuentran en la cima del sustrato.
- c) Relieves hendidos: se observan en los planos de estratificación y se proyectan hacia el interior del sustrato.

En el caso de las estructuras de génesis se distinguen dos tipos:

- Endógenas: producidas al interior del sustrato.
- Exógenas: producidas en la interfase agua-sedimento o atmósfera-sedimento.

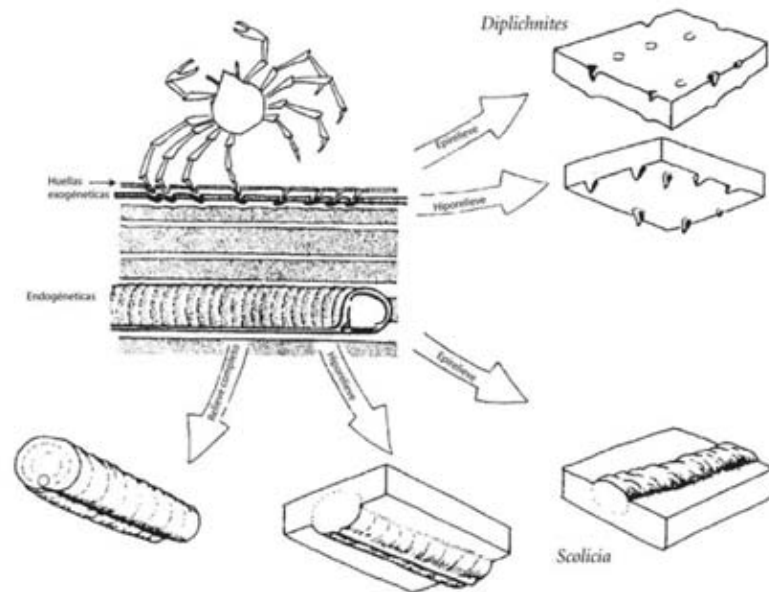


Figura 4. Clasificación por tipo de conservación de los icnofósiles propuesta por Seilacher (1964, 1967a) y Martinsson (1965, 1970) (Modificada de Ekdale et al., 1984).

4.2 Icnofacies

El concepto más utilizado de icnofacies, al igual que el de icnofósil, fue establecido por Seilacher en 1953 y se basó originalmente en las observaciones empíricas de cómo muchos de los parámetros que controlan la distribución de los organismos, cambian conforme se incrementa la profundidad del agua. Actualmente una icnofacies se describe como una

agrupación distintiva de icnofósiles recurrentes en tiempo y espacio que refleja combinaciones específicas de las respuestas de los organismos a condiciones ambientales particulares (MacEachern et al., 2007).

La clasificación de las icnofacies comenzó en 1967b cuando Seilacher definió cinco icnofacies marinas y una continental, a las que nombro de acuerdo al icnofósil más abundante. Las icnofacies marinas fueron *Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos*, *Nereites* y *Glossifungites*. En 1980, Frey y Seilacher añadieron la icnofacies *Trypanites*; en 1984 Bromley y colaboradores describieron la icnofacies *Teredolites*, y en 1987 Frey y Pemberton describieron la icnofacies *Psilonichnus* (Figura 5).

- ***Psilonichnus***: es común en los ambientes marginales marinos con condiciones supra litorales como son las playas, dunas costeras y llanuras supra mareales. Van a existir variaciones extremas en el nivel de energía y el tipo de sedimento que se encuentra en estos ambientes. La estructura más común son madrigueras de habitación irregulares, verticales, con forma de J, Y o U. Estas estructuras pueden estar asociadas a rastros de insectos y vertebrados. La diversidad va a ser baja. Algunos icnofósiles son: *Psilonichnus*, *Planolites*, *Aulichnites*, *Lockeia* y *Macanopsis*.
- ***Skolithos***: está presente en ambientes arenosos como la zona litoral y sublitoral de la playa o frentes deltaicos. La energía en el ambiente va a ser alta al igual que la erosión. Las estructuras características van a ser madrigueras en forma cilíndrica y de U. La diversidad de organismos va a ser baja, pero la abundancia es alta. Icnofósiles comunes en esta icnofacies son: *Skolithos*, *Ophiomorpha*, *Diplocraterion*, *Taenidium* y *Rosselia*.
- ***Cruziana***: es común en ambientes someros de energía baja o moderada como la zona litoral y sublitoral, estuarios y lagunas. Presenta una asociación de estructuras verticales, inclinadas y horizontales de habitación. La diversidad y abundancia son altas. Algunos icnofósiles son: *Cruziana*, *Zoophycos*, *Rusophycus*, *Cosmorhaphes*, *Skolithos*, *Thalassinoides* y *Ophiomorpha*.

- **Zoophycos:** se ha relacionado con ambientes infralitorales y batiales muy estables y con una tasa baja de energía y sedimentación. Van a predominar estructuras de forrajeo superficiales o profundas. Va a existir una baja diversidad. Icnofósiles comunes son: *Zoophycos*, *Chondrites*, *Planolites*, *Thalassinoides* y *Cosmorhapse*.
- **Nereites:** es característica de ambientes marinos profundos. Presenta estructuras complejas de forrajeo, arrastre y habitación. La diversidad es baja pero la abundancia es alta. Algunos icnofósiles son: *Ophimorpha*, *Lorenzina*, *Spirorhapse*, *Cosmorhapse* y *Paleodictyon*.
- **Glossifungites:** se encuentra en medios intermareales y submareales con sustrato firme, pero no litificado. Se caracteriza por presentar estructuras de perforaciones, habitación y madrigueras en formas de U, de lágrima, cilíndricas y verticales, las cuales van a penetrar en el sustrato de 20-100 cm y van a tener un diámetro de 0.5 a 1.5 cm. La diversidad de organismos es baja aunque abundante. Algunos de los icnofósiles más representativos son: *Diplocraterion*, *Psilonichnus*, *Gastrochaenolites* y *Thalassinoides*.
- **Trypanites:** se encuentra en la parte litoral y sublitoral donde el sustrato está litificado como en los arrecifes, costas y playas rocosas. Las estructuras van a tener formas irregulares, verticales, cilíndricas, en forma de lágrima o U y su función es de habitación o madrigueras. La diversidad de organismos es moderada pero abundante. Algunos icnofósiles son: *Trypanites*, *Gastrochaenolites*, *Ubiglobites*, *Entobia* y *Rogerella*.
- **Teredolites:** está presente en ambientes marinos someros y litorales, se asocia con perforaciones realizadas por bivalvos en troncos y trozos de madera. Algunos icnofósiles son: *Teredolites*, *Thalassinoides* y *Diplocraterion*.

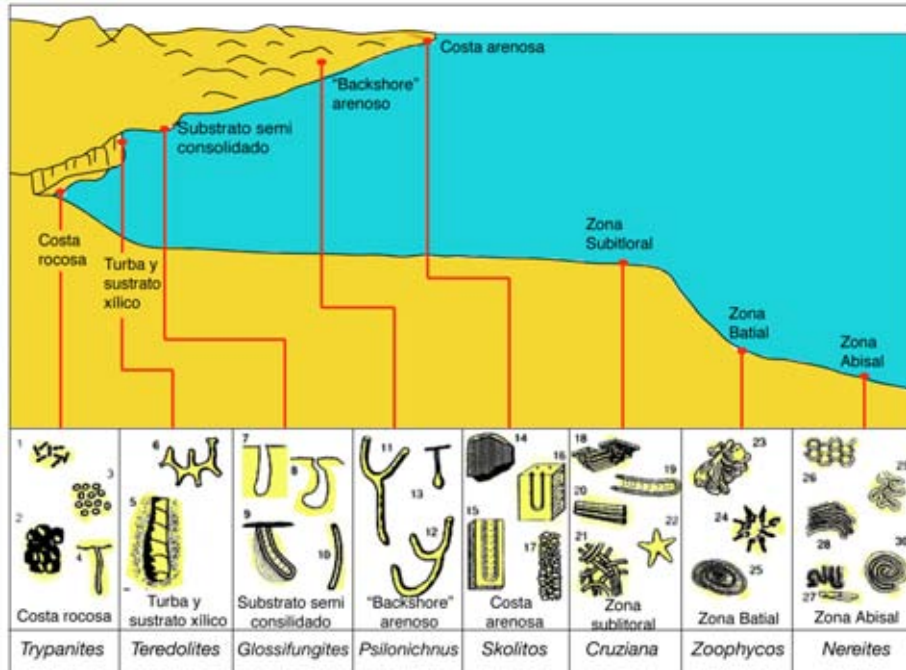


Figura 5. Distribución de las icnofacies marinas más comunes y sus icnofósiles más representativos. 1) *Caulostrepsis*; 2) *Entobia*; 3) perforaciones de equinodermos; 4) *Trypanites*; 5) *Teredolites*; 6) *Thalassinoides*; 7, 8) *Gastrochaenolites* o géneros relacionados; 9) *Diplocraterion* (*Glossifungites*); 10) *Skolithos*; 11, 12) *Psilonichnus*; 13) *Macanopsis*; 14) *Skolithos*; 15) *Diplocraterion*; 16) *Arenicolites*; 17) *Ophiomorpha*; 18) *Phycodes*; 19) *Rhizocorallium*; 20) *Teichichnus*; 21) *Planeolites*; 22) *Asteriacites*; 23) *Zoophycos*; 24) *Lorenzina*; 25) *Zoophycus*; 26) *Paleodictyon*; 27) *Taphrhelminthopsis*; 28) *Helminthoida*; 29) *Cosmorhappe*; 30) *Spirorhappe*. (Modificado de <http://www.sepmstrata.org/Terminology.aspx?id=icnofacies>)

Otras icnofacies que se han descrito son las de *Entobia* y *Gnatichnus*, ambas descritas por Bromley y Asgaard en 1993.

- **Entobia:** es común en las costas rocosas, aunque se podría extender a otros ambientes de sustrato duro en aguas someras o a zonas arrecifales. La tasa de sedimentación no es significativa por lo cual las estructuras superficiales van a ser eliminadas por erosión. Los icnogéneros más significativos son: *Gastrochaenolites*, *Entobia*, *Meandropolypora*, *Circolites* y *Trypanites*.

- **Gnatichnus:** se puede presentar a niveles de clastos o conchas y en ambientes con un sustrato duro que presentan periodos cortos de exposición. Debido a estas condiciones va a estar dominada por estructuras superficiales de alimentación como *Radulichnus* y *Gnatichnus*, de incrustación como *Renichnus* y *Centrichnus* y estructuras de habitación subsuperficiales como *Rogerella*.

5. Icnofósiles de trilobites

Los icnofósiles más comunes producidos por los trilobites pertenecen a los icnogéneros *Rusophycus*, *Cruziana* y *Diplichnites* (Figura 6).

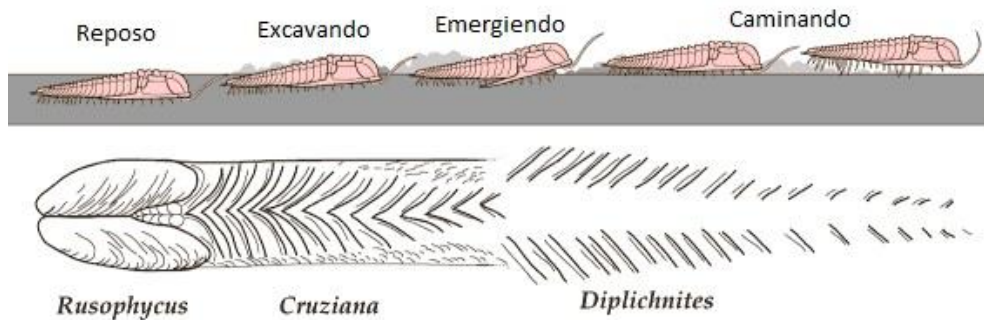


Figura 6. Icnofósiles producidos por trilobites (Modificado de <http://www.trilobites.info/trace.htm>).

Hall (1852) estableció al icnogénero *Rusophycus*. Su distribución temporal abarca desde el Cámbrico inferior hasta nuestros días; además, este icnogénero es considerado cosmopolita. Normalmente se preserva como moldes y en algunos casos impresiones, en limos o arenas. De manera general, el cuerpo consiste en dos lóbulos paralelos separados por un surco axial (eje central). Su longitud varía de 1 a 25 cm, el ancho en la mayoría de las icnoespecies es de la mitad de la longitud y la altura o profundidad (dependiendo si el icnofósil se preservó como relieve o como impresión), varía desde unos cuantos milímetros hasta unos cuantos centímetros y además puede variar en la parte anterior o posterior. Los lóbulos van a presentar arañazos (scratches) principalmente en dirección anterolateral y pueden ser desde finos a gruesos. El surco axial, se va a preservar como una hendidura en forma de V, en los

casos donde los lóbulos están separados el surco axial se preserva como dos hileras de cuerpos nodosos. En icnofósiles del Cámbrico superior de Polonia y Cincinnati, se han observados surcos axiales muy complejos. Comúnmente, el contorno del icnofósil es elíptico, pero esto puede variar considerablemente debido a que los lóbulos pueden estar ligeramente separados en alguno de los extremos provocando una apariencia de corazón. También se pueden presentar muescas que confieren al contorno una apariencia de V. En casos extremos los lóbulos pueden estar completamente separados. Otras características que nos ayudan a determinar que los icnofósiles fueron producidos por trilobites son: las impresiones del escudo cefálico, el pigidio, las espinas genales y las pleuras torácicas (Osgood, 1970) (Figura 6).

D'Orbigny (1842) definió al icnogénero *Cruziana*. Es el icnofósil más común dejado por los trilobites y se trata del rastro que dejaba el trilobite mientras estaba en movimiento (Figura 6). Generalmente, son surcos más o menos largos con un ancho de 5 a 80 mm preservados como moldes. Tiene forma de cinta bilobulada, con marcas en forma de V que apuntan en sentido contrario al avance del trilobite (Menéndez, 2006a). Los moldes consisten en dos crestas paralelas con arañazos (scratches) transversales, oblicuos o longitudinales con un surco o espacio entre las crestas (Alpert, 1976). Los arañazos van a presentar diferentes patrones y formas que son importantes para determinar las icnoespecies de *Cruziana*; estos van a depender de la posición de la cabeza y la cola del productor al momento del enterramiento (Seilacher, 2007). En las formas cámbricas, se van a encontrar de 3 a 9 pares de arañazos (Birkenmajer y Bruton, 1971). Además de las crestas endopodiales, se pueden encontrar marcas laterales en forma de pincelada que corresponden a los exopoditos y en algunos casos se encuentran impresiones del escudo cefálico y de las espinas genales.

El icnogénero *Diplichnites*, fue descrito en 1873 por Dawson. Este icnofósil, representa marcas de desplazamiento creadas por las espinas terminales de los endopoditos. La forma más común en que se preserva este icnofósil es como dos líneas paralelas de puntos con un ancho de 1 o 2 cm y donde los puntos van a tener un largo de 1 a 5 mm (Häntzschel, 1975). Las líneas pueden ser rectas o ligeramente curvas. Debido a las corrientes el trilobite podía ser desplazado por lo que las marcas dejadas por las espinas terminales pueden ser más cortas y poco profundas (Figura 6).

6. Área de estudio

6.1 Ubicación

La sección tipo de la Formación Puerto Blanco, se encuentra en los afloramientos del flanco oeste de los Cerros de la Proveedora, a 11 km al oeste del municipio de Caborca en Sonora, México. Otros afloramientos se pueden encontrar en los Cerros Aquituni, Calaveras, Clemente, Rajón, de la Ciénega y la Sierra del Viejo (Figura 7).

Los icnofósiles que se describen en este trabajo fueron colectados en la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco, en la sección que aflora en la parte este de Cerro Rajón cuyas coordenadas son 30°25'457 norte y 111°52'108 oeste (Figura 7).

6.2 Estratigrafía de la Formación Puerto Blanco

La sección tipo de la Formación Puerto Blanco, ubicada en los Cerros de La Proveedora, fue descrita por Cooper y colaboradores, en 1952; tiene un espesor de 293 m y está compuesta de esquisto verde, arenisca y caliza con fósiles de diferentes invertebrados índice del Cámbrico inferior. En esta sección no se observa la base de la formación. Eells (1972) estudió una sucesión más completa de rocas proterozoicas y del Cámbrico inferior en el área de Cerro Calaveras y Cerro Aquitini y describió a la Formación Puerto Blanco como una “unidad de limolita, cuarcita y caliza que se extiende arriba de la unidad 12 volcanoclástica y por debajo de la Cuarcita Proveedora”. La unidad 12 que menciona está conformada por conglomerados, arenisca y basalto de olivino porfídico. Posteriormente Stewart y colaboradores (1984) dividieron a la Formación Puerto Blanco en cuatro unidades con un espesor en conjunto de 700 m en la sección tipo del Cerro de la Proveedora y de 717 m en Cerro Rajón. En la sección de Cerro Rajón, donde se ha colectado el material de estudio, la unidad 1 tiene 285.5 m de espesor, está formada por areniscas volcanoclásticas, conglomerado formado por cantos rodados de pizarra verde, dolomita arenosa y clastos de limo inmersos en una matriz de arena cuarcítica de grano fino. En la unidad 2 el espesor es 173 m, predomina la limolita y se encuentra en menor cantidad caliza y cuarcita de grano fino. La unidad 3 tiene un espesor de

117.5 m y se encuentra dividida en tres partes. En la parte superior e inferior predomina una caliza que contiene arqueociátidos y en la parte media se encuentra un miembro de limolita, cuarcita y poca caliza. La unidad 4 tiene un espesor de 141 m y está formada en su mayoría por intercalaciones de caliza, dolomía, cuarcita y limolita (Figura 8).

De los fósiles encontrados en la Formación Puerto Blanco destacan, en la unidad 1 icnofósiles como *Arenicolites*, *Palaeophycus*, *Planeolites* y *Treptichnus pedum*. En la unidad 2 los braquiópodos de los géneros *Obolella* y *Lingulella*, trilobites asociados a *Fallotaspis* y *Nevadia*, placas de equinodermos e hiolitos; en la misma unidad se ha encontrado a los icnogéneros *Arenicolites*, *Cruziana*, *Diplichnites*, *Paleophycus*, *Planeolites*, *Rusophycus*, *Scolicia*, *Skolithos* y *Treptichnus*. En las unidades 3 y 4 se encuentran arqueociátidos, braquiópodos, trilobites y los icnofósiles *Bergaueria*, *Cruziana*, *Paleophycus*, *Rusophycus* y *Skolithos* (Sour-Tovar et al., 2007; Sour-Tovar y Hagadorn, 2008).

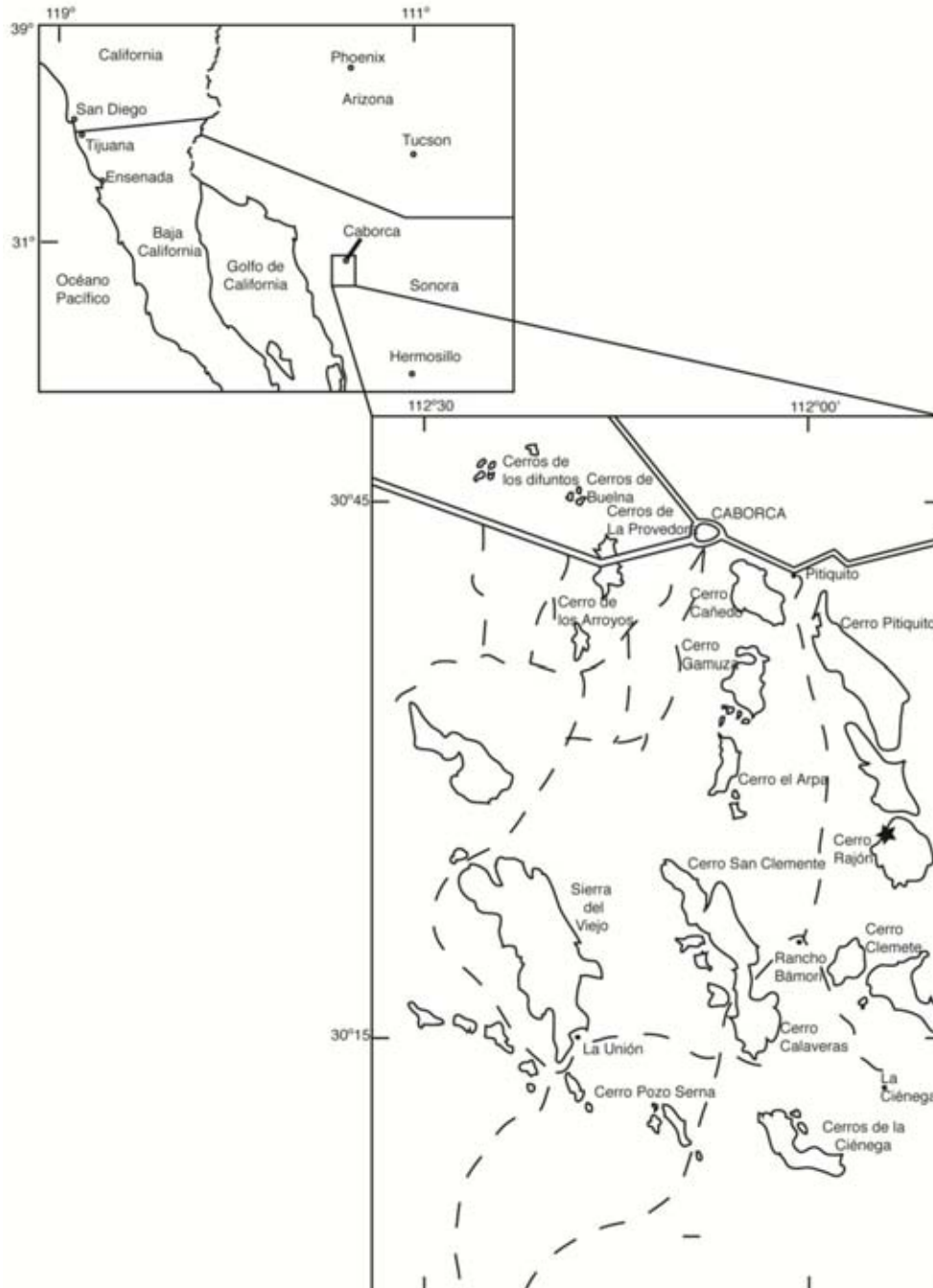


Figura 7. Mapa geográfico de la región de Caborca-Pitiquito, Sonora. La estrella señala el flanco noreste de Cerro Rajón donde se recolectó el material que se describe en el presente trabajo. Otros afloramientos de rocas cámbricas de Formación Puerto Blanco se encuentran en los Cerros de la Provedora (sección tipo), Calaveras, Clemente, de la Ciénega y la Sierra del Viejo (Modificado de Stewart et al., 1984).

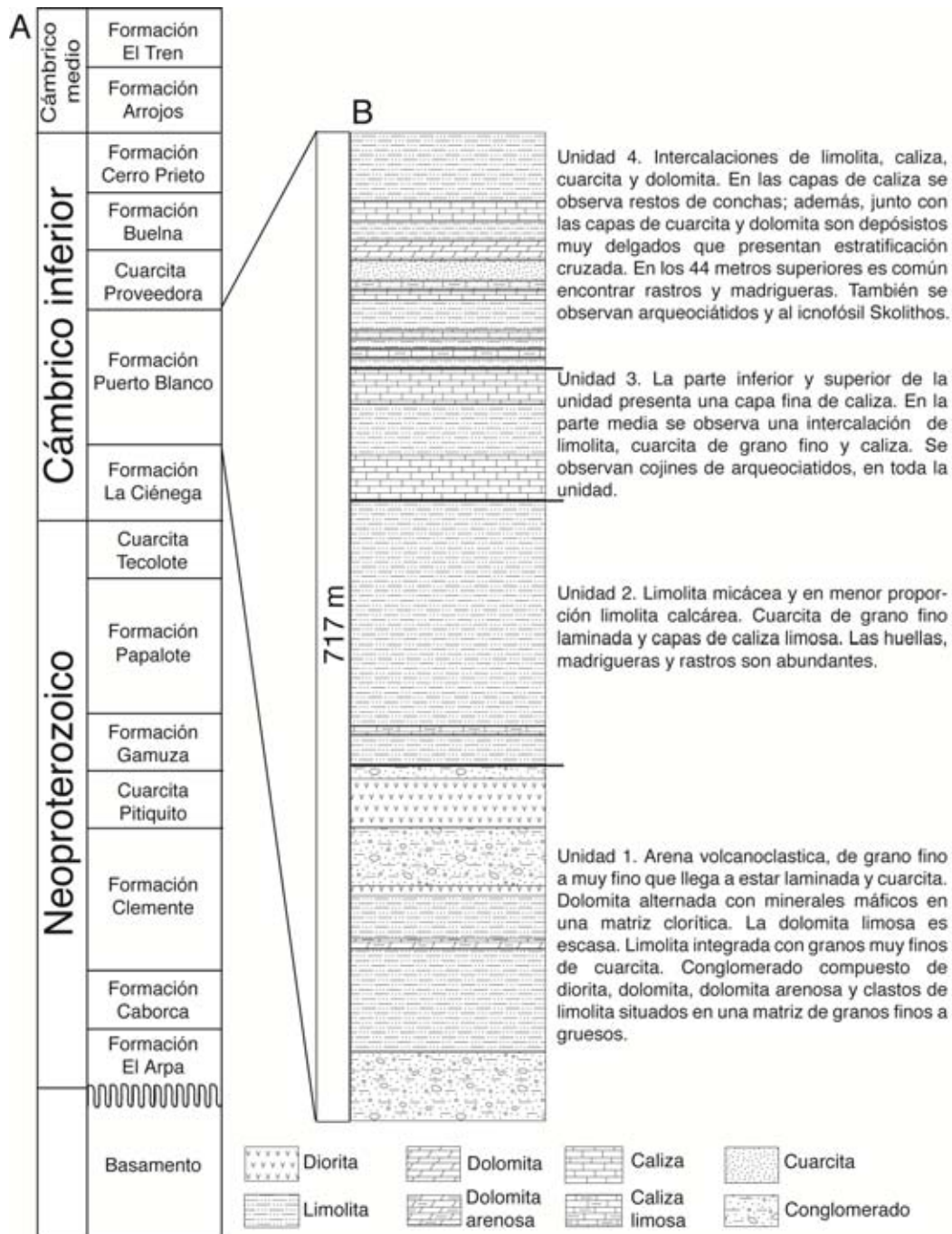


Figura 8. (A) Unidades estratigráficas que afloran en la región de Caborca-Pitiquito (Modificada a partir de Stewart et al., 1984); (B) sección estratigráfica de la Formación Puerto Blanco en la localidad de Cerro Rajón.

7. Resultados

7.1 Icnología Sistemática

Se analizaron 22 icnofósiles, los cuales se identificaron consultando diversas fuentes, que se citan en la sección correspondiente, para reconocer las características específicas de cada icnogénero como son el largo, ancho, profundidad y el patrón que presentan las impresiones de arañazos de las espinas terminales y los endopoditos. Además se clasificaron de acuerdo a la propuesta hecha por Seilacher (1953), que clasifica a los icnofósiles en siete grupos de acuerdo a la conducta del organismo.

El material que se analizó, fue recolectado en la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco que aflora en el flanco noreste del Cerro Rajón, en el estado de Sonora. Se encuentra depositado en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias (FCMP) de la UNAM y se encuentra etiquetado con dos números: el primero hace referencia al año en que se colectó y el segundo es el número de entrada del material a la colección de dicho museo.

Icnogénero *Rusophycus* Hall, 1852

Icnoespecie tipo: *Fuoides biloba* Vanuxem, 1842.

Diagnosís: Rastros cortos, bilobulados, raramente multilobulados. Lóbulos con simetría bilateral predominante. Formas convexas (hipichnia) con un surco medio distintivo; formas cóncavas (epichnia) con una cresta media. El Contorno varía de ovalado a una forma de grano de café, los rastros presentan arañazos que van de oblicuos a transversales a longitudinales en diferentes arreglos o en algunos casos son lisas (Stachacz, 2012).

***Rusophycus marginatus* (Bergström y Peel, 1988)**

Lámina 1, a-e; Lámina 2. a-e

Diagnos: Madriguera (cubichnia) de artrópodo con arañazos hechos por extremidades con forma de peine; ocasionalmente también se presentan arañazos transversales acomodados irregularmente; impresión del escudo cefálico con arco anterior; comúnmente presenta forma de *Rusophycus*, pero también puede presentar forma de *Cruziana [sic]* (Bergström y Peel, 1988).

Material: 09/1909, 09/1914, 09/1915, 09/1921, 09/1926, 09/1939, 09/1940, 09/1949, 09/1953 y 09/1958

Descripción: Madrigueras (cubichnia) de descanso bilobuladas con medidas muy variables, su longitud varía de 43.45 mm a 103.61 mm, el ancho va desde los 31.05 a los 79.72 mm; la mayoría son madrigueras superficiales que se encuentran sobre el plano de sedimentación, en algunos casos en ligeras depresiones. Las impresiones de los arañazos de las espinas terminales divergen hacia el margen posterior y la mayoría de las veces son interceptados por impresiones perpendiculares de los endopoditos; la intensidad de los arañazos de las espinas terminales y de las marcas de los endopoditos permiten inferir periodos de enterramiento muy variables. Se observa la impresión del escudo cefálico, asociado a remoción del sustrato, y la unión con los lóbulos; en la parte posterior la separación de los lóbulos es marcadamente mayor.

Discusión: La asignación del material descrito a *R. marginatus* se basa principalmente por la presencia de las impresiones del escudo cefálico y la falta de espinas genales. El material se distingue de *Cruziana rugosa* reportada para el Ordovícico de América del sur (D'Orbigny, 1842), por las impresiones del escudo cefálico; *C. furcifera* (D'Orbigny, 1842), y *C. goldfussi* (Roult, 1850) son icnoespecies similares, sin embargo estas solo se han reportado para el Tremadociano (Ordovícico Inferior) de América del sur y para el Silúrico del Reino Unido, y carecen de los arañazos de las espinas terminales.

Como se menciona en la descripción, las madrigueras que se describen se asocian a eventos de enterramiento variables durante los cuales el movimiento del cefalón pudo provocar la remoción del sedimento.

***Rusophycus* isp. A**

Lámina 3, a-c

Material: 09/1929, 09/1936, 09/1950

Descripción: Madrigueras (cubichnia) de descanso bilobuladas, su longitud varía entre 24.48 mm y 77.47 mm, el ancho de 26.71 mm a 43.41 mm; y la profundidad entre 12.04 y 33.79 mm. Los lóbulos se encuentran unidos en la parte anterior y divergen hacia la parte posterior en ángulos que van de los 15° a los 36°. Se observan las marcas de los endopoditos y en los ejemplares 09/1929 y 09/1936, se encuentran marcas de las espinas terminales en posición perpendicular a los endopoditos. No se observa la impresión del escudo cefálico.

Discusión: La morfología es similar a la descrita por Bergström y Peel 1988 para *Rusophycus marginatus* del Cámbrico inferior de Groenlandia; sin embargo, los ejemplares analizados difieren por presentar una mayor profundidad; el hecho de que sólo en dos ejemplares se observen marcas de espinas terminales nos indica que el tiempo de reposo de los trilobites fue diferente para cada madriguera analizada.

***Rusophycus* isp. B.**

Lámina 4, a

Material: 09/1931a

Descripción: El ejemplar 09/1931a tiene forma bilobulada, una longitud de 20.05 mm y un ancho de 36.33 mm. Sus lóbulos divergen posteriormente en un ángulo 50° y presentan tres marcas simétricas de los endopoditos en la parte posterior.

Discusión: La morfología que presenta el ejemplar 09/1931a es similar a la de *Cruziana salomonis* (Seilacher, 1990), ya que ambos presentan arañazos en grupos de tres en la parte posterior; sin embargo, *Cruziana salomonis* presenta un ancho y largo mayores que los del ejemplar descrito y no se observa una divergencia en la parte posterior. Esta es una icnoespecie poco estudiada de la que solo se tienen registros del Cámbrico temprano de Turquía y el Cámbrico medio de Jordania. También presenta una morfología similar a la de *Rusophycus didymus* del Cámbrico inferior de Pakistán (Seilacher, 1955) y de las Montañas White Inyo en California (Alpert, 1976), pero las dimensiones de estos icnofósiles son menores que las del ejemplar de Sonora.

Esta madriguera (cubichnia) nos habla de un proceso de excavación. El tiempo que el trilobite permaneció dentro de ella fue moderado debido a que se logran observar las marcas de algunos endopoditos.

***Rusophycus* isp. C**

Lámina 5 a-b y Lámina 6

Material: 09/1928, 09/1945

Descripción: Formas bilobuladas con un largo de 65.24 mm a 97.37 mm, un ancho de 60.02 a 58.81 mm y una profundidad máxima de 22.35 mm. En el ejemplar 09/1945 (Lámina 6), se observan marcas muy finas de las espinas terminales; en el ejemplar 09/1928 se observan marcas de endopoditos en cada lóbulo; El ejemplar 09/1928 (Lámina 5) presenta la impresión de la parte posterior del escudo cefálico, de las mejillas libres, del hipostóma y de las espinas genales.

Discusión: El material de *Rusophycus* isp. C que se describe, presenta una morfología similar a la de *Rusophycus dispar*, del Cámbrico inferior de Suecia (Linnarsson, 1859), pero en los ejemplares de Sonora se observa que las impresiones de los arañazos de los endopoditos tienen una dirección anteroposterior, opuesta a la que se observa en *R. dispar*. *Rusophycus* cf. *dispar* del Cámbrico inferior de California (Alpert, 1976), también es similar, pero se distingue

del material de Sonora por sus dimensiones, más pequeñas, en longitud, ancho y profundidad. *Rusophycus marginatus* del Cámbrico inferior de Groenlandia (Bergström y Peel, 1988), se distingue por una anchura y longitud mayores y porque los arañazos se encuentran dispuestos de manera irregular. El ejemplar 09/1928 tiene una mayor profundidad de la que se ha observado en ejemplares de *R. marginatus* y además presentan impresiones de espinas genales.

El hecho de observar las marcas del escudo cefálico, de las mejillas libres, del hipostoma y de las espinas genales, indican que los trilobites que realizaron estas madrigueras, permanecieron dentro de ellas durante un periodo de tiempo prolongado, debido a que estas estructuras son muy difíciles de preservar en madrigueras recién construidas.

***Rusophycus* isp. D**

Lámina 7

Material: 09/1951

Descripción: Madriguera bilobulada con un largo de 92.65 mm y un ancho de 60.92 mm. En el lóbulo derecho se observan las impresiones de ocho endopoditos y de siete en el izquierdo. Las marcas de los endopoditos se encuentran flexionadas hacia la parte central del icnofósil, se bifurcan en el extremo en que se presentan las espinas terminales y presentan estrías finas a todo lo largo.

Discusión: El ejemplar presenta similitudes con *Rusophycus avalonensis* del Cámbrico inferior del sureste de Canadá (Crimes y Anderson, 1985), como son la poca profundidad y encontrar los arañazos en grupos de 5 o más; sin embargo, el ejemplar descrito tiene un tamaño mayor que el reportado para *R. avalonensis*. El ejemplar también muestra similitudes con *Rusophycus burjensis* del Cámbrico medio de Jordania (Hofmann et al., 2012), como son un largo y ancho dentro del promedio de la icnoespecie, la parte anterior más ancha que la posterior y grupos de espinas terminales al final de los endopoditos. No se da una asignación icnoespecífica por

la carencia de mas ejemplares, la falta de más datos morfológicos y el hecho de que *R. burjensis*, solo se ha reportado para el Cámbrico medio.

La fina conservación de las estrías y bifurcación de los endopoditos, se ha interpretado como evidencia de un lapso de reposo prolongado, posterior al proceso de excavación que realizó el trilobite.

Ichnogénero *Cruziana* d'Orbigny, 1842

Ichnoespecie tipo: *Cruziana rugosa* d'Orbigny, 1842

Diagnosis: Madrigueras de interfaz o rastros alargados (longitud: ancho proporción 2:1), por lo general en forma de cinta bilobulada (raramente unilobulada) preservados como surcos con cresta media cuando se conserva como epirelieve cóncavo (o senderos bilobulados con surco medio cuando se conservan en contraparte hiporelieve convexo) o surcos que están en estrecha proximidad (menos del ancho de un surco de separación). Rastros cubiertos por arañazos en forma de espinas o transversales, con o sin zonas lisas o arañazos longitudinales periféricos a los arañazos internos, con o sin crestas laterales o con marcas difusas si es un hiporelieve (Keighley y Pickerill, 1996).

***Cruziana* isp. A**

Láminas 8 a-b y Lámina 9

Material: 09/1944, 09/1954, 09/1955

Descripción: Rastros de desplazamiento (repchnia) con un largo que varía de 17.78 a 75.36 mm y un ancho de 6.01 a 24.11 mm. En general se presenta una mala preservación por lo cual solo se pueden observar impresiones muy tenues de las espinas terminales. El ejemplar 09/1955 (Lámina 9), presenta un surco central bien definido con depresiones de 2.41 mm de largo y se intercepta, en un ángulo de 55°, con un rastro de 47.87 mm de largo por 21.03 mm de ancho.

Discusión: La mala preservación de los rastros no permite observar características que permitan asignar el material a alguna icnoespecie de *Cruziana*.

Debido a que los arañazos de las espinas terminales se encuentran alargados, se puede inferir que la velocidad del desplazamiento de los organismos que generaron el rastro era moderada. En el ejemplar 09/1955 se observa la transición de madriguera a rastro y puede inferirse que se trata del rastro que dejó el trilobite al abandonar la madriguera.

Ichnogénero indeterminado A

Láminas 10 y Lámina 11

Material: 09/1927, 09/1932

Descripción: Marcas bilobuladas con un largo de 33.37 mm a 110.14 mm y un ancho de 22.84 mm a 67.48 mm; la profundidad promedio que presentan las marcas es de 20.69 mm, uno de los lóbulos es poco conspicuo. El ejemplar 09/1927 (Lámina 10) es el mejor preservado y presenta impresiones de una espina genal y de los endopoditos.

Discusión: El hecho de que en algunos casos solo se observe un lóbulo y la mala preservación que presentan los ejemplares hace imposible determinar el ichnogénero. Este mismo sesgo no permite determinar con exactitud si se trata de marcas simétricas o asimétricas y determinar si se trata de marcas de descanso o de desplazamiento.

Ichnogénero indeterminado B

Lámina 4 b y d

Material: 09/1931b, 09/1931d

Descripción: El ejemplar 09/1931b (Lámina 4) tiene un largo es de 27.92mm y su ancho de 25.27mm; en el lóbulo izquierdo se observan cinco marcas de endopoditos y donde se unen los lóbulos se observan dos marcas más de endopoditos.

El ejemplar 09/1931d presenta un largo es de 20.13 mm y su ancho de 18.50 mm; en cada lóbulo se observan cinco marcas simétricas de endopoditos y entre ambos lóbulos se observa otras tres marcas de endopoditos.

Discusión: Debido a la falta de datos morfológicos diagnósticos no es posible determinar al icnogénero al que pertenecen.

icnogénero indeterminado C

Lámina 4 c

Material: 09/1931c

Descripción: El ejemplar 09/1931c tiene 27.42 mm de largo y 13.41 mm de ancho. La madriguera esta preservada de tal manera que solo se observa un lóbulo el cual presenta diez marcas de endopoditos.

Discusión: Debido a la falta de datos morfológicos diagnósticos no es posible determinar al icnogénero al que pertenecen.

8. Discusión

8.1 Icnotaxonomía

En el presente trabajo se describieron nueve morfotipos de icnofósiles de los cuales uno se asignó a la icnoespecie *Rusophycus marginatus* (Bergström y Peel, 1988), cuatro al icnogénero *Rusophycus*, uno al icnogénero *Cruziana* y cuatro morfotipos que dada su mala preservación, no se asignaron a icnogéneros conocidos. Un muestreo que genere un mayor número de ejemplares podría ayudar a completar las descripciones realizadas y certificar las asignaciones que se han hecho. Los icnogéneros determinados tienen una distribución temporal que va desde el Cámbrico inferior hasta el Presente (Osgood, 1970).

8.2 Organismos Productores

Rusophycus, *Cruziana* y *Diplichnites*, representan icnofósiles que tradicionalmente se asocian a trilobites como organismos productores pero también se han asociado a otros artrópodos, como crustáceos y miriápodos. Para las formas cámbricas, los trilobites son el grupo más abundante y común y la mayoría de los icnogéneros mencionados son producto de diferentes tipos de actividades de este grupo de artrópodos.

En particular para la Formación Puerto Blanco, cuya edad se ha asignado al Cámbrico inferior (Dyeran, Serie 2 del Cámbrico), se han reportados diversos tipos de trilobites entre los que se encuentra a *Fallotaspis*, presente en la parte media de la Unidad 2; *Judomia* y *Nevadia* se encuentran en la Unidad 3; *Wanneria* en la unidad 4 (McMenamin, 1987) y *Laudonia* en la parte alta de la Unidad 4 (Stewart et al., 1984).

Los géneros reportados pertenecen al Orden Redlichida, Suborden Olenellina que son considerados por Lieberman (1998), a partir de análisis filogenéticos, y por Fortey y Owens (1999) por su morfología, como los trilobites más primitivos. Olenellina se caracteriza por presentar una convexidad dorsoventral moderada, un caparazón con contorno oval, puntas genales, un tórax compuesto por numerosos segmentos, un pigidio pequeño, un cuerpo que se puede arquear considerablemente, ojos grandes y un hipostoma conectado (Rábano, 1999).

Existe una discusión acerca de la asignación taxonómica de los géneros reportados para la Unidad 4. Lochman(1952) asigna a los trilobites a los géneros *Laudonia* y *Wanneria*, mientras que Lieberman (1998) y Webster y Bohach (2014) los asignan al género *Lochmanolenellus*, el cual no ha sido reconocido oficialmente, motivo por el cual en el presente trabajo se utilizaran los géneros propuestos por Lochman (1952).

Los géneros *Laudonia* y *Wanneria*, presentes en la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco, en niveles muy próximos a los estratos portadores de los fósiles traza, son considerados en este

trabajo como los posibles organismos productores de los icnofósiles. Las características más representativas de estos géneros son:

Laudonia: El cefalón es de subcuadrado a subpentagonal en el contorno; las espinas genales se originan opuestas o anteriores al lóbulo 3; las espinas procraniales no se encuentran desarrolladas en adultos; el surco intergenal es distintivo; el área preglabellar está ausente o es más corta que el borde, la parte posterior de los lóbulos oculares es opuesta o anterior al lóbulo 1; el tórax presenta alrededor de 20 segmentos, la estructura externa es reticulada (Palmer y Repina, 1993).

Wanneria: el margen posterior del cefalón es recto o curvado hacia la base de la espina genal; no hay espinas intergenales; el preglabellar está ausente, la parte posterior de los lóbulos oculares es opuesta o anterior al surco occipital, el tórax posee 17 segmentos; el tercer segmento no está modificado y el quinceavo presenta una espina genal larga. El pigidio es pequeño, subcuadrado con una muesca media prominente; la estructura externa es reticulada; los polígonos pueden tener gránulos centrales. En especímenes bien preservados, el perímetro de los polígonos está marcado por filas de perforaciones en la parte inferior del exoesqueleto (Palmer y Repina, 1993).

Los icnofósiles aquí reportados presentan un contorno ovalado, dimensiones que varían entre los 17.78-110.14 mm de largo y 6.01-79.72 mm de ancho; además en algunos ejemplares se observan las impresiones de las espinas genales lo cual coincide con las características de los géneros descritos anteriormente. La única excepción la constituye el ejemplar 09/150 que presenta unas dimensiones muy pequeñas a comparación del resto de los icnofósiles. Esto puede representar un género todavía no identificado en la Unidad 4 de la formación o la forma juvenil de *Wanneria* o *Laudonia*.

8.3 Etología

Siguiendo la propuesta de Seilacher (1953) *Rusophycus* y *Cruziana* son estructuras que se clasifican como *Cubichnia* y *Repichnia* respectivamente. La primera se trata de estructuras de

descanso que van a reflejar el tamaño y la morfología latero-ventral del organismo que lo produce, mientras que la segunda se trata de estructuras superficiales que se asocian a un comportamiento de locomoción. Además de estas interpretaciones, Fortey y Owens (1999) han asociado estos icnogéneros a hábitos depredadores, carroñeros y detritívoros presentados por los trilobites olenidos. Por su parte Seilacher y Gishlick (2015) mencionan que algunas madrigueras de *Rusophycus* están asociadas al proceso de muda del exoesqueleto que presentaban los trilobites.

Los icnofósiles de *Rusophycus* encontrados en la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco, se interpretan como madrigueras de descanso, debido a que no se observan los nódulos mencionados por Seilacher y Gishlick (2015) para que se consideren como madrigueras asociadas al proceso de muda del exoesqueleto. El tiempo que pasaron los trilobites dentro de las madrigueras fue variable. Los ejemplares 09/1928 y 09/1951 (Láminas 5 y 7) son madrigueras en donde el trilobite estuvo enterrado mucho tiempo pues se observan detalles como el hipostoma y las espinas terminales de los endopoditos respectivamente. En el resto de las madrigueras el tiempo que pasó el trilobite fue menor por que solamente se observan los arañazos dejados por los endopoditos. Debido a la mala preservación que presentan, en los ejemplares de *Cruziana* que se han analizado solo se pueden ver las marcas alargadas que dejaron los endopoditos pero la disposición que se observa indica que el trilobite se estaba moviendo a una velocidad moderada

8.4 Icnofacies y Paleoambiente

Además de los icnofósiles *Cruziana* y *Rusophycus*, en la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco se han encontrado a los icnogéneros *Bergaueria*, *Paleophycus*, y *Skolithos* (Sour-Tovar y Hagadorn, 2008) que en conjunto permiten interpretar la asociación como típica de una icnofacies de *Cruziana*. Esta icnofacies es característica de ambientes marinos submareales que presentan una alta diversidad biológica, una salinidad constante, energía moderada y sustratos poco consolidados. Se puede observar en costas, frentes deltaicos y bahías donde los recursos alimenticios van a consistir de partículas suspendidas o depositadas por lo cual la mayoría de los organismos van a presentar hábitos detritívoros y sedimentívoros, aunque

también van a estar presentes organismos carnívoros y carroñeros (MacEachern et al., 2007). Los organismos productores de los fósiles traza en esta icnofacies prefieren construir madrigueras horizontales, como es el caso de *Rusophycus*, principalmente por la depositación de gran cantidad de partículas orgánicas; los bajos niveles de energía y los sustratos poco consolidados son factores que también influyen en la construcción de este tipo de madrigueras.

Aunada a la información paleoambiental que aportan las galerías estudiadas, también es de importancia mencionar que la presencia de parches arrecifales de arqueociátidos en la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco, permite inferir que en el paleoambiente se desarrollaron facies que representan condiciones de aguas cálidas, buena oxigenación, poca turbidez, buena iluminación y una profundidad entre los 30 y 40 metros (Romeu, 1995). El hallazgo de galerías del icnogénero *Skolithos*, en los mismos niveles en que se encuentra a *Rusophycus* y *Cruziana*, indica la existencia de organismos con hábitos suspensívoros. *Skolithos*, galería típicamente vertical y de dimensiones relativamente grandes, es característico de ambientes de alta energía, con un sustrato libre de partículas orgánicas y en donde se van a presentar cambios bruscos en la velocidad de sedimentación, erosión y retrabajo físico de los sedimentos (MacEachern et al., 2007). Al encontrar a *Skolithos* en un ambiente tipo *Cruziana* y asociado a icnofósiles como *Rusophycus* y *Cruziana* podemos inferir que en la depositación de la Unidad 4 se presentaban condiciones estacionales con un aumento en la energía y en la erosión de los sedimentos superficiales, condiciones que son comunes en ambientes cercanos a la costa; estos cambios estacionales podrían asociarse a eventos regresivos-transgresivos o a variaciones en una posible afluencia fluvial. Integrando la información, se puede postular que los sedimentos en que se encuentran los icnofósiles descritos, *Rusophycus* y *Cruziana*, se acumularon en una facies de tipo lagunar que formó parte de un ambiente litoral con zonas arrecifales, registradas por los parches de arqueociátidos, y partes sujetas esporádicamente a exposiciones subáreas o de aumento en el oleaje, marcadas por la presencia de *Skolithos* (Figura 9). La extensión geográfica que abarcaron los diferentes ambientes en que se dio el depósito de la Formación Puerto Blanco es difícil de calcular; sin embargo, la distancia máxima que se tiene entre dos localidades, la de Cerro Rajón y Cerros de la Proveedora es de 20 km. Esta distancia nos da el mínimo que pudo existir entre dos subambientes.

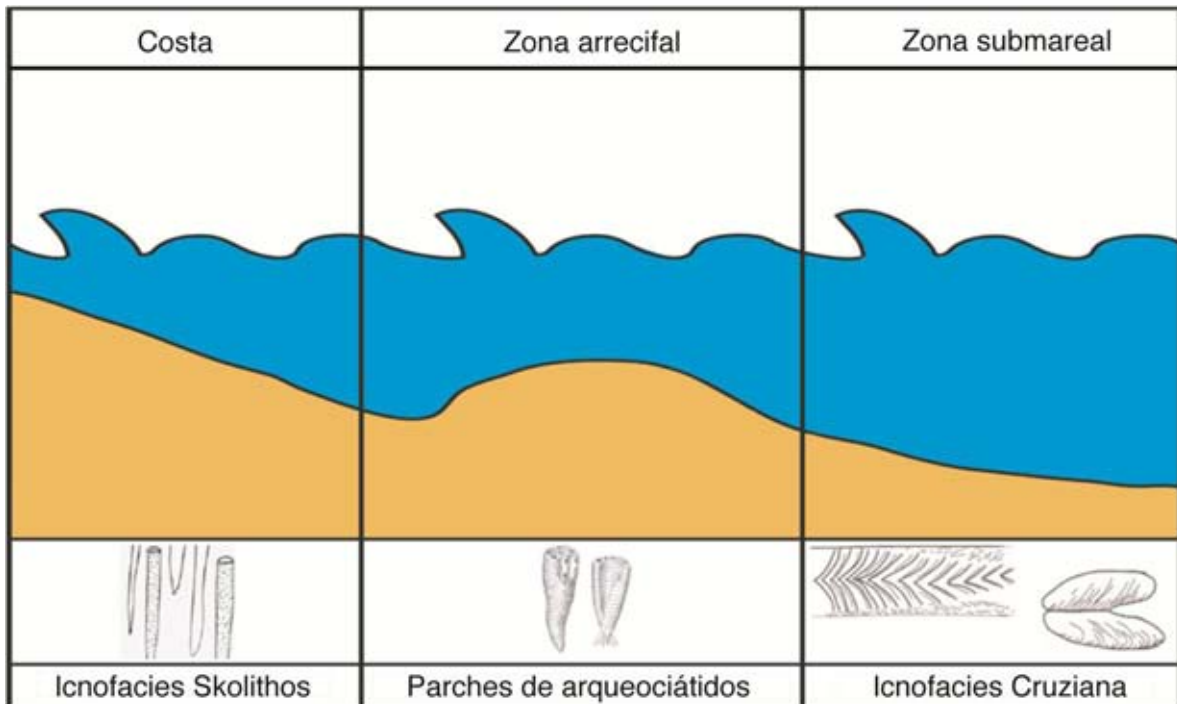


Figura 9. Perfil de costa que muestra los elementos fósiles más representativos de la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco.

8.5 Paleogeografía

Signor (1991) propuso la existencia de una provincia faunística que se habría extendido a lo largo de la actual costa oeste de Norteamérica. Para ello se basó en una serie de trabajos que demuestran la existencia de una gran similitud estratigráfica, litológica y paleo-faunística entre las secuencias sedimentarias que afloran en la región noroeste de Sonora y el suroeste de Estados Unidos. En particular con los afloramientos de rocas precámbricas-cámbricas de las montañas White-Inyo, ubicados al este del estado de California, los afloramientos de la misma edad del Valle de la Muerte, en los límites de California y Nevada y el desierto de Mojave, también en Nevada (Signor, 1991; Sour-Tovar et al., 2007; Sour-Tovar y Hagadorn, 2010). Sin embargo, resaltó la inexistencia de una continuidad geográfica entre tales afloramientos. Esta discontinuidad se ha intentado explicar a través de una hipótesis que postula el desarrollo de una falla de gran extensión conocida como la Megacizalla Mojave-Sonora, propuesta por Silver y Anderson (1974), y que consiste en un sistema de fallas de corrimiento lateral

izquierdo, con orientación NW-SE, activo desde el Jurásico Medio-Tardío, que se extiende desde el Desierto de Mojave en el este de California, en los Estados Unidos, cruzando el norte de México hasta unirse con una también hipotética dorsal en el Golfo de México (Molina-Garza e Iriondo, 2004). Otra hipótesis que intenta explicar la posición relativa de la región de Caborca es la propuesta por Stewart y colaboradores (1984) quienes mencionan que se trata de una extensión de la secuencia del miogeoclinal de la Cordillera oeste de los Estados Unidos.

A la fecha no se ha encontrado evidencia suficiente que apoye alguna de estas dos hipótesis; sin embargo, el gran parecido en el registro estratigráfico es evidente. Por ejemplo, Hunt y Mabey (1966) previamente describieron las unidades precámbricas y cámbricas del Valle de la Muerte y es notable que al describir el Miembro Superior de la Formación Wood Canyon la composición litológica es casi idéntica a la de la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco. La presencia de *Rusophycus* y *Cruziana* en el Cámbrico de Sonora y en rocas cámbricas del desierto de Mojave, en Nevada, y en el Valle de la Muerte en el sur de California, se suma a las similitudes mencionadas y apoya en particular la correlación que Stewart y colaboradores (2002) efectúan entre el Miembro Superior de la Formación Wood Canyon y las rocas del Cámbrico inferior de Sonora. Otro trabajo que también apoya la correlación fue realizado por Corsetti y Hagadorn (2000) quienes mencionan la presencia de *Skolithos* y *Rusophycus* en el Valle de la Muerte.

En particular, *Rusophycus marginatus* además de encontrarse en la Formación Puerto Blanco, también se ha reportado en las formaciones Buen y Humboldt de Groenlandia (Bergström y Peel, 1988).

9. Conclusiones

Se determinó la presencia de galerías de descanso (cubichnia) y rastros de desplazamiento (repichnia) de trilobites en la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco, unidad que se ha asignado al Cámbrico inferior. La presencia de los trilobites *Wanneria* y *Laudonia* en esta Unidad permite asignarla al Piso Dyeran. El material de estudio permite describir nueve morfotipos, uno corresponde a la icnoespecie *Rusophycus marginatus*, cuatro morfotipos se

asignan al icnogénero *Rusophycus*, uno a *Cruziana* y cuatro no se asignan a icnogéneros conocidos.

El origen de los icnofósiles descritos se asocia a la presencia de los trilobites de los géneros *Laudonia* y *Wanneria* cuyas características morfológicas coinciden con los rasgos presentados por icnofósiles descritos. Las discrepancias de tamaños de algunas galerías con las dimensiones de las especies de *Laudonia* y *Wanneria* conocidas permiten inferir la existencia de una mayor diversidad de trilobites o la presencia de estadios juveniles de *Laudonia* y *Wanneria*, durante el tiempo de depósito de la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco.

En cuanto a su etología, se determinó que *Rusophycus* representa madrigueras de descanso y *Cruziana* rastros de movimiento, en este caso particular, también nos indican que el ambiente donde se preservaron eran de aguas someras debido a que los géneros *Wanneria* y *Laudonia* se han asociado en este tipo de ambientes.

A partir del conjunto de icnofósiles que se observa en la Formación Puerto Blanco se determina una icnofacies *Cruziana* que se asocia a un ambiente submareal caracterizado por un sustrato no consolidado, una tasa elevada de depositación de sedimentos limo-arcillosos y bajos niveles de energía. La presencia de *Skolithos* y parches de arqueociátidos en unidades inferiores de la Formación Puerto Blanco y en la misma Unidad 4 en que se encuentran *Rusophycus* y *Cruziana*, señala que se presentaban cambios en las condiciones ambientales que fluctuaban entre un medio litoral y uno arrecifal.

La región de Caborca-Pitiquito, presenta una gran similitud estratigráfica, litológica y faunística con la región suroeste de los Estados Unidos, principalmente con la Great Basin (que se encuentra en los estados de California y Nevada). Esta similitud indica una continuidad paleogeográfica y paleoambiental entre ambas regiones. En particular la Unidad 4 de la Formación Puerto Blanco se ha correlacionado con el Miembro Superior de la Formación Wood Canyon.

La presencia de los icnofósiles analizados y las correlaciones que se hacen, permiten inferir la existencia durante en Cámbrico inferior de una cuenca sedimentaria ubicada en el oeste de Norteamérica y cuya extensión abarcó, al menos, los estados de Sonora, Nevada y California.

10. Referencias

- Alpert, S. P. (1976). Trilobite and star-like trace fossils from the White-Inyo Mountains, California. *Journal of Paleontology*, 50(2), 226–239.
- Anderson T.H., & Silver L.T. (1970). Reconnaissance survey of Precambrian rocks, northwestern Sonora, Mexico. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 2(7), 484.
- Anderson T.H., & Silver L.T. (1971). Preliminary history for Precambrian rocks, Bamori region, Sonora, Mexico. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 3(2), 72–73.
- Anderson T.H., & Silver L.T. (1979). The role of the Mojave-Sonora megashear in the tectonic evolution of northern Sonora. *The Geological Society of America Field Trip Guidebook*, (7), 56–68.
- Arbizu, M., Liñan, E., & Rábano, I. (2009). Trilobita. In L. M. Chacón & P. Rivas (Eds.), *Paleontología de Invertebrados* (pp. 119–1953). IGME.
- Baldis, B. A., & Bordonaro, O. L. (1981). Vinculación entre el Cámbrico del Noroeste de México y la Precordillera Argentina. En *Anais do II Congresso Latino-Americano de Paleontologia* (Vol. 1, pp. 1–10). Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Benton, M., & Harper, D. (2009). Trace Fossils. En *Introduction to Paleobiology and the Fossil Record* (p. 510). United Kingdom: John Wiley & Sons.
- Bergström, J. (1973). Organization, life, and systematics of trilobites. *Fossils and Strata*, 2, 1–69.
- Bergström, J., & Peel, J. S. (1988). Lower Cambrian trace fossils from northern Greenland. *Grønlands Geologiske Undersøgelse., Rapport 137*, 43–53.
- Birkenmajer, K., & Bruton, D. L. (1971). Some trilobite resting and crawling traces. *Lethaia*, 4(3), 303–319.
- Bromley, R. G., & Asgaard, U. (1993). Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea-level change. *Geologische Rundschau*, 82(2), 276–280.

- Bromley, R. G., Pemberton, S. G., & Rahmani, R. A. (1984). A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. *Journal of Paleontology*, 58 (2) 488–498.
- Brusca, R. & Brusca, G. J. (2005). *Invertebrados* (2nd ed). McGraw-Hill Internacional.
- Buckland, W. (1829). On the discovery of coprolites, or fossil faeces, in the Lias at Lyme Regis, and in other formations. *Proceedings of the Geological Society of London*, 11, 141–143.
- Buckland, W. (1836). *Geology and mineralogy considered with the reference to natural theology. The Bridgewater Treatises on the Power, Wisdom and Goodness of God manifested in the Creation.*
- Budd, G. E., & Telford, M. J. (2009). The origin and evolution of arthropods. *Nature*, 457(7231), 812–817.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. (1981). Observaciones sobre los estromatolitos del Precámbrico tardío de las capas Gamuza de la región de Caborca, Estado de Sonora. *Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.*
- Contreras-Barrera, B. A. D. (1979). Contribución al conocimiento de los icnofósiles del miembro inferior de la Formación Chicontepec, estado de Puebla. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Contreras-Barrera, A. D., & Gío-Argáez, R. (1985). Consideraciones Paleobiológicas De Los Icnofósiles De La Formación Chicontepec en el estado de Puebla. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 6(1), 73–85.
- Cooper, G. A., & Arellano, A. (1946). Stratigraphy near Caborca, northwest Sonora, Mexico. *American Association of Petroleum Geologists*, 30(4), 606–611.
- Cooper, G. A., Arellano, A. R. V., Johnson, J. H., Okulitch, V. J., Stoyanow, A., & Lochman, C. (1952). Cambrian stratigraphy and paleontology near Caborca, northwest Sonora, Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 119(1), 184.
- Corona-González, N. (2014). Icnofósiles de invertebrados del Cámbrico temprano-medio de la región San José de Gracia, Sonora central. Consideraciones bioestratigráficas, paleoecológicas y paleogeográficas. Tesis Profesional. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

- Corsetti, F. A., & Hagadorn, J. W. (2000). Precambrian-Cambrian transition: Death Valley, United States. *Geology*, 28(4), 299–302.
- Crimes, T. P., & Anderson, M. M. (1985). Trace Fossils from Late Precambrian-Early Cambrian Strata of Southeastern Newfoundland (Canada): Temporal and Environmental Implications. *Palaeontology*, 59(2), 310–343.
- Cserna, Z. (1970). The Precambrian of Mexico. En *The Geologic systems: The Precambrian* (v. 4, pp. 253–270). New York: Interscience Publications.
- D’Orbigny, A. D. (1842). Voyage dans l’Amérique méridionale (le Brésil, la République Argentine, le Patagonia, le République de Chile, le République de Bolivie, le République de Perou) executé pendant les anee 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Paris: Chez P. Bertrand.
- Damon, P. E., Livingston, D. E., Mauger, R. L., Giletti, B. J., & Pantoja-Alor, J. (1962). Edad del Precámbrico Anterior y de otras rocas del Zócalo de la región de Caborca–Altar de la parte noroccidental del Estado de Sonora. *Boletín Del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 64, 11–44.
- Dawson, J. W. (1873). Impressions and foot prints of aquatic animals and initiative markings on Carboniferous rocks. *American Journal of Science*, 5(3), 16–24.
- Dugés, A. (1892). Felis fósil de San Juan de los Lagos. *La Naturaleza*, 2(2), 241–243.
- Ebach, M. C., & McNamara, K. J. (2002). A systematic revision of the family Harpetidae (Trilobita). *Records of the Western Australian Museum*, 21, 235–267.
- Edgecombe, G. D. (2010). Arthropod phylogeny: An overview from the perspectives of morphology, molecular data and the fossil record. *Arthropod Structure and Development*, 39(2–3), 74–87.
- Eells, J. L. (1972). Geology of the Sierra de la Berruga, northwestern Sonora, Mexico. Tesis de Maestría. San Diego, California State University.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G. & Pemberton, S.G. (1984). Ichnology; The use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Tulsa, OK.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Applegate, S. P., & Espinosa-Arrubarrena, L. (1978). Rocas volcanosedimentarias mesozoicas y huellas de dinosaurios en la región suroccidental

pacífica de México. *Revista Del Instituto de Geología*, 2(2), 150–162.

- Fortey, R. A., & Owens, R. M. (1999). Feeding habits in trilobites. *Palaeontology*, 42(3), 429–465.
- Frey, R. W., & Pemberton, S. G. (1987). The *Psilonichnus* ichnocoenose, and its relationship to adjacent marine and nonmarine ichnocoenoses along the Georgia coast. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, 35(3), 333–357.
- Frey, R. W., & Seilacher, A. (1980). Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia*, 13(3), 183–207.
- Fritz, W. H. (1975). Broad correlations of some Lower and Middle Cambrian strata in the North America Cordillera. *Geological Survey of Canada Paper*, 75(1), 533–540.
- Gaméz-Vintaned, J. A. (2008). Principales hitos en la historia de la Icnología. En J. L. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela, & J. C. Garcá-Ramos (Eds.), *Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 15-18 de octubre de 2008*. (pp. 9–13).
- Gamper, M. A., & Longoria, J. F. (1979). Sobre la ocurrencia de estromatolitos en la secuencia precámbrica del Cuadrangulo Pitiquito-La Primavera, NW de Sonora. *Boletín del Departamento de Geología Universidad de Sonora*, 1, 95–104.
- Gon III, S. Trilobite Reproduction and Development. Consultado en Junio 23, 2016, de <https://www.trilobites.info/ontogeny.htm>
- Gon III, S. (2008). Trilobite Trace Fossils. Consultado en Agosto 11, 2015, de <http://www.trilobites.info/trace.htm>
- Guerrero-Arenas, R. (2004). Icnofósiles invertebrados en la Formación Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Gutiérrez-Alejandro, A. G. (2012). Inventario icnofaunístico en la Formación Chicontepec (Terciario temprano) en San Lorenzo Achiotepic, Hidalgo, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Hall, I. (1852). *Palaeontology of New York. Volume 1. Containing Descriptions of the Organic Remains of the Lower Devonian System (Equivalent in Part to the Middle Silurian Rocks of Europe)*. Albany & C. Benthuyesen, Eds. New York.

- Häntzschel, W. (1975). Miscellanea. Trace Fossils and Problematica. Part W. Supplement 1. En L. C. Teichert, R. B. McCormick, Williams, & R. C. Moore (Eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology* (p. 269). The Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.
- Hegna, T. A., Martin, M. J., & Darroch, S. A. F. (2017). Pyritized in situ trilobite eggs from the Ordovician of New York (Lorraine Group): Implications for trilobite reproductive biology. *Geology*, 45(3), 199–202.
- Hitchcock, E. (1837). Fossil footsteps in sandstone and graywacke. *American Journal of Science*, 32, 174–176.
- Hitchcock, E. (1844). Report on ichnolithology or fossil footmarks. *American Journal of Science*, 47, 292–322.
- Hofmann, R., Mángano, M. G., Elicki, O., & Shinaq, R. (2012). Paleoecologic and biostratigraphic significance of trace fossils from shallow-to marginal-marine environments from the Middle Cambrian (Stage 5) of Jordan. *Journal of Paleontology*, 86(6), 931–955.
- Huitrón-Rubio, T. (2005). Icnofósiles de la Formación Puerto Blanco, Cámbrico temprano del área de Caborca-Pitiquito, Sonora. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Hunt, C. B., & Mabey, D. R. (1966). Stratigraphy and Structure Death Valley, California. *United States Geological Survey*, 494–A, 22.
- Keighley, D. G., & Pickerill, R. K. (1996). Small *Cruziana*, *Rusophycus*, and related ichnotaxa from eastern Canada: The nomenclatural debate and systematic ichnology. *Ichnos*, 4(4), 261–285.
- Lieberman, B. S. (1998). Cladistic analysis of the Early Cambrian Olenelloid trilobites. *Journal of Paleontology*, 72(1), 59–78.
- Linnarsson, J. G. (1859). On some Fossils found in the Eophyton Sandstone, at Lugnås, in Sweden. *Geological Magazine*, 6(63), 393–406.
- Lochman, C. (1948). New Cambrian Trilobite Genera From Northwest Sonora, Mexico. *Journal of Paleontology*, 22(4), 451–464.
- Lochman, C. (1952). Trilobites. En G. A. Cooper, A. R. V. Arellano, J. H. Johnson, V. J.

Okulitch, A. Stoyanow, & C. Lochman (Eds.), Cambrian stratigraphy and paleontology near Caborca, northwestern Sonora, Mexico, (v. 119 no.1, pp. 60–61). *Smithsonian Miscellaneous Collections*.

- Lochman, C. (1953). Corrections to Trilobites in Cambrian Stratigraphy and Paleontology near Caborca, Northwestern Sonora, Mexico. *Journal of Paleontology*, 27(3), 486–488.
- Lochman, C. (1956). The Cambrian of the Rocky Mountains and southwest desert of the United States and adjoining Sonora province, Mexico. En *El Sistema Cámbrico, su paleogeografía y el problema de su base: México, D.F. 20th International Geological Congress* (v. 2, pp. 529–661).
- Longoria, J. F. (1980). Estudios y trabajos geológicos en las áreas del Estado de Sonora, donde afloran las rocas del Precámbrico. *Boletín del Departamento de Geología Universidad de Sonora*, pp. 158.
- Longoria, J. F. (1981). Geologic features of northwest Sonora. En J. F. Longoria (Ed.), *Regional geology of northwest Sonora. Geological Society of America, Cordilleran Section Annual Meeting, Hermosillo, Sonora, Mexico, 1981, Proceedings* (pp. 1–48).
- Longoria, J. F., González, M. A., Mendoza, J. J., & Perez, V. A. (1978). Consideraciones estructurales en el cuadrángulo Pitiquito-La Primavera, NW de Sonora. *Boletín Departamento de Geología Universidad de Sonora*, 1(1), 19–34.
- Longoria, J. F., & Pérez, V. A. (1979). Bosquejo geológico de los Cerros Chino y Rajón, cuadrángulo Pitiquito-La Primavera (NW de Sonora). *Boletín Departamento de Geología Universidad de Sonora*, 1(2), 119–144.
- Loyd, S. J., Marengo, P. J., Hagadorn, J. W., Lyons, T. W., Kaufman, A. J., Sour-Tovar, F., & Corsetti, F. A. (2012). Sustained low marine sulfate concentrations from the Neoproterozoic to the Cambrian: Insights from carbonates of northwestern Mexico and eastern California. *Earth and Planetary Science Letters*, 339–340, 79–94.
- Loyd, S. J., Marengo, P. J., Hagadorn, J. W., Lyons, T. W., Kaufman, A. J., Sour-Tovar, F., & Corsetti, F. A. (2013). Local $\delta^{34}\text{S}$ variability in 580Ma carbonates of northwestern Mexico and the Neoproterozoic marine sulfate reservoir. *Precambrian Research*, 224, 551–569.

- MacEachern, J. A., Pemberton, G. S., M.K., G., & Bann, K. . (2007). The Ichnofacies Paradigm: A fifty-year retrospective. En W. Miller (Ed.), *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects* (pp. 52–77). Elsevier Science & Technology Books.
- Martinsson, A. (1965). Aspects of a Middle Cambrian thanatotope on Öland. *Geological Forren.Stockholm Förhandl.*, 87(2), 181–230.
- Martinsson, A. (1970). Toponomy of trace fossils. In T. P. Crimes & J. C. Harpers (Eds.), *Trace Fossils* 3rd ed., pp. 323–330. Geological Journal Special Issue.
- McMenamin, M. A. S. (1987). Lower Cambrian trilobites, zonation, and correlation of the Puerto Blanco Formation, Sonora, Mexico. *Journal of Paleontology*, 61(4), 738–749.
- Menéndez, J. L. (2006a). Los trilobites. Consultado en Octubre 28, 2013, de <http://www.asturnatura.com/articulos/trilobites/ecol.php>
- Menéndez, J. L. (2006b). Trilobites. Origen y evolución. Consultado en Mayo 17, 2016, de <http://www.asturnatura.com/articulos/trilobites/evol.php>
- Molina-Garza, R. S., & Iriondo, A. (2004). La Megacizalla Mojave Sonora: la hipótesis, la controversia y el estado actual de conocimiento. *Boletín de La Sociedad Geológica Mexicana*, 57(1), 87–98.
- Ødegaard, F. (2000). How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71(4), 583–597.
- Osgood, R. G. (1970). Trace fossils of the Cincinnati area. *Palaeontographica Americana* 6, 41, 301–305.
- Osgood, R. G. (1975). The history of invertebrate ichnology. En R. W. Frey (Ed.), *The Study of Trace Fossils*. pp. 3–12. Springer Berlin Heidelberg.
- Palmer, A. R., & Halley, R. B. (1979). Physical stratigraphy and trilobite biostratigraphy of the Carrara Formation (Lower and Middle Cambrian) in the southern Great Basin. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, (1047), 131.
- Palmer, A. R., & Repina, L. N. (1993). Through a glass darkly: taxonomy, phylogeny, and biostratigraphy of the Olenellina. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, (3), 1–35.
- Pineda-Salgado, G., Quiroz-Barroso, S. A., & Sour-Tovar, F. (2015). Analysis of

bioerosion in clasts from a Miocene rocky-shore, Concepción Formation, Veracruz, México. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 439, 50–60.

- Rábano, I. (1999). Historia Evolutiva de los Trilobites. *Boletín de La Sociedad Entomológica Aragonesa*, (26), 225–233.
- Romeu, E. (1995). El arrecife como recurso. *Biodiversitas*, 3, 8–13.
- Roullet, M. (1850). Note préliminaire sur une nouvelle formation découverte dans le terrain silurien inferior de la Bretagne. *Bulletin de La Société Géologique de France*, 2(7), 724–744.
- Seilacher, A. (1953). Studien zur palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie*, 96, 421–452.
- Seilacher, A. (1955). Spuren und fazies im Unterkambrium. In *Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan)* (pp. 373–399). Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz.
- Seilacher, A. (1964). Biogenic sedimentary structures. *Approaches to Paleocology*, 296–316.
- Seilacher, A. (1967a). Fossil behavior. *Scientific American*, 217, 72–80.
- Seilacher, A. (1967b). Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, 5(5–6), 413–428.
- Seilacher, A. (1990). Paleozoic trace fossils. In R. Said (Ed.), *The Geology of Egypt* (pp. 649–722). Brookfield: A.A Balkema Rotterdam.
- Seilacher, A. (2007). Trace Fossils Analysis. Springer Science & Business Media (pp. 24-25, 31-44).
- Seilacher, A., & Gishlick, A. D. (2015). Trilobites. En C. Press (Ed.), *Morphodynamics* pp. 359–379.
- Signor, P. W. (1991). Early Cambrian biogeography of western North America. En *Natural history of eastern California and high-altitude research (White Mountain Research Station Symposium)* (Vol. 3, pp. 427–447). University of California, White Mountain Research Station.
- Silver, L. T., & Anderson, T. H. (1974). Possible left-lateral early to middle Mesozoic disruption of the southwestern North America craton margin. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 6, 955–956.

- Sour-Tovar, F., Hagadorn, J. W., & Huitrón-Rubio, T. (2007). Ediacaran and Cambrian index fossils from Sonora, Mexico. *Palaeontology*, 50(1), 169–175.
- Sour-Tovar, F., & Quiroz-Barroso, S. A. (1990). Siguiendo la huellas. Icnofósiles de México. *Información Científica Y Tecnológica*, 12(171), 27–32.
- Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S. A., & Navarro-Santillán, D. (2004). Trilobites. En J. Llorente Bousquets, J. Morrone Juan, O. Yañez Ordoñez, & I. Vargas Fernández (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol IV.* (pp. 149–162). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sour-Tovar F., & Hagadorn J.W. (2008). Early Cambrian trace fossils from Sonora, northern Mexico. En A. Uchman (Ed.), *The Second International Congress on Ichnology. Cracow, Poland, August 29-September 8, 2008* (pp. 118–119). Polish Geological Institute.
- Sour-Tovar F., & Hagadorn J.W. (2010). Paleontología de la transición Precámbrico/Cámbrico en Sonora, noroeste de México. En *Resúmenes X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y XII Congreso Latinoamericano de Paleontología* (p. 212).
- Stachacz, M. (2012). New finds of *Rusophycus* from the Lower Cambrian Ociesęki Sandstone Formation (Holy Cross Mountains, Poland). *Geological Quarterly*, 56(2), 237–248.
- Stewart, J. J. H., Amaya-Martinez, R., Palmer, A. R., & Amaya-Martínez, R. (2002). Neoproterozoic and Cambrian strata of Sonora, Mexico: Rodinian supercontinent to Laurentian Cordilleran margin. *Geological Society of America Special Papers*, 365, 5–20.
- Stewart, J., McManamin, M., & Morales-Ramirez, J. (1984). Upper Proterozoic and Cambrian rocks in the Caborca region, Sonora, Mexico. Physical stratigraphy, biostratigraphy, paleocurrent studies, and regional relations. *United States Geological Survey Professional Paper*, 1309, 36.
- Stoyanow, A. (1942). Paleozoic paleogeography of Arizona. *Geological Society of America Bulletin*, 53(9), 1255–1282.
- STRATA Terminology. Consultado en Mayo 19 2015, de

<http://www.sepmstrata.org/Terminology.aspx?id=ichnofacies>

- Vanuxem, L. (1842). Geology of New-York. Part III. *Comprising the survey of the third geological district.*
- Vega León, J. A. (1996). Icnofósiles Terciarios del área de Gabriel Esquinca, Chiapas y su significado. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Weber, R., & Cevallos-Ferriz, S. (1980). El significado bioestratigráfico de los estromatolitos del Precámbrico sedimentario de la región de Caborca, Sonora. *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 4(2), 104–110.
- Webster, M., & Bohach, L. L. (2014). Systematic revision of the trilobite genera *Laudonia* and *Lochmanolenellus* (Olenelloidea) from the lower Dyeran (Cambrian Series 2) of western Laurentia (Vol. 3824, pp. 1-66).

LÁMINAS

Lámina 1

***Rusophycus marginatus*. Bergström & Peel, 1988.**

Cerro Rajón, NO, Sonora, Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior. a. FCMP 09/1909, b. FCMP 09/1915, c. FCMP 09/1921, d. FCMP 09/1914, e. FCMP 09/1926.

En las figuras c y e se señala la impresión del borde del escudo cefálico.

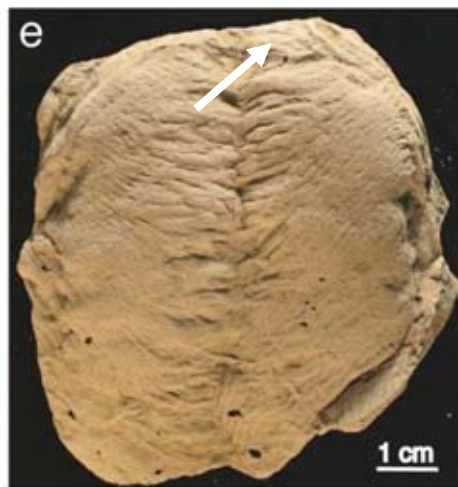
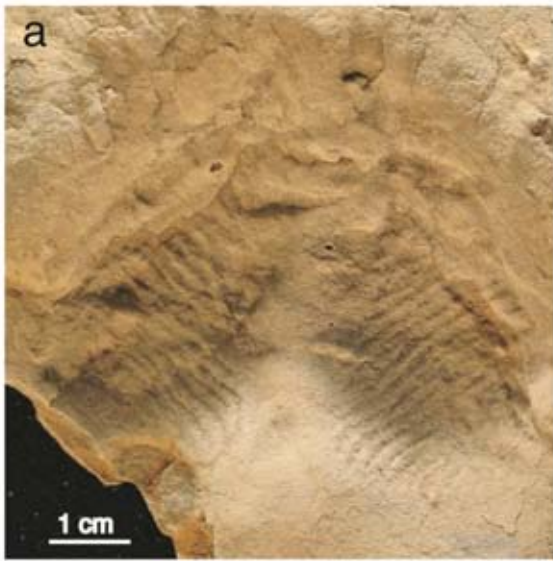


Lámina 2

***Rusophycus marginatus* Bergström & Peel, 1988.**

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior. a. FCMP 09/1939, b. FCMP 09/1940, c. FCMP 09/1949, d. FCMP 09/1958, e. FCMP 09/1953.

En la figura a se señala la impresión del margen del escudo cefálico.

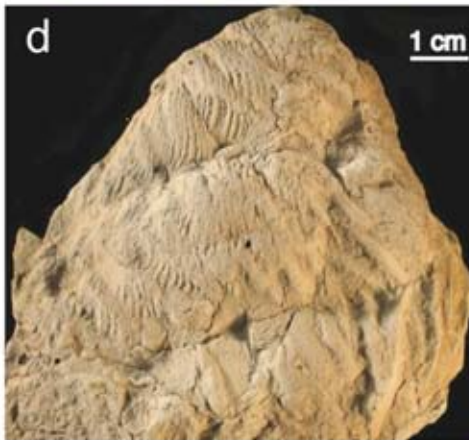


Lámina 3

Rusophycus isp. A

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior. a. FCMP 09/1929, b. FCMP 09/1950, c. FCMP 09/1936.

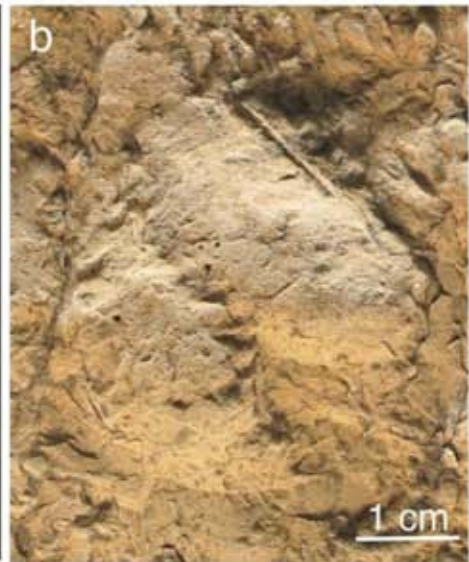
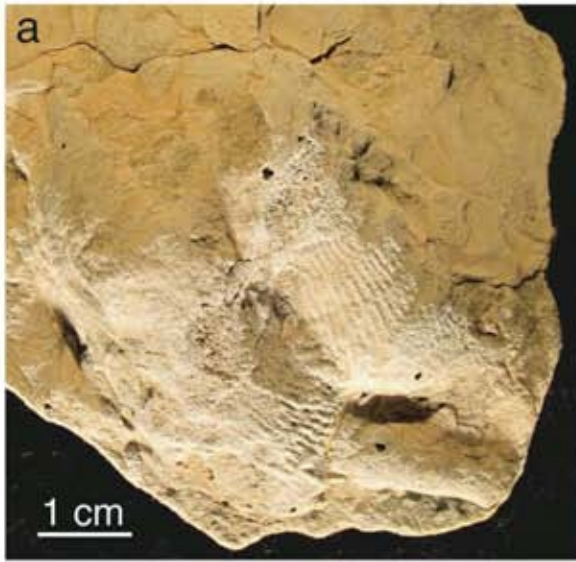


Lámina 4

***Rusophycus* isp. B, Icnogénero indeterminado B, Icnogénero indeterminado C**

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior.
FCMP 09/1931. a. *Rusophycus* isp. B; b, d. Icnogénero indeterminado B; c. Icnogénero
indeterminado C.



Lámina 5

***Rusophycus* isp. C**

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4 Cámbrico inferior.
FCMP 09/1928. a. Vista general del icnofósil, b. Acercamiento de las impresiones dejadas por el hipostoma.

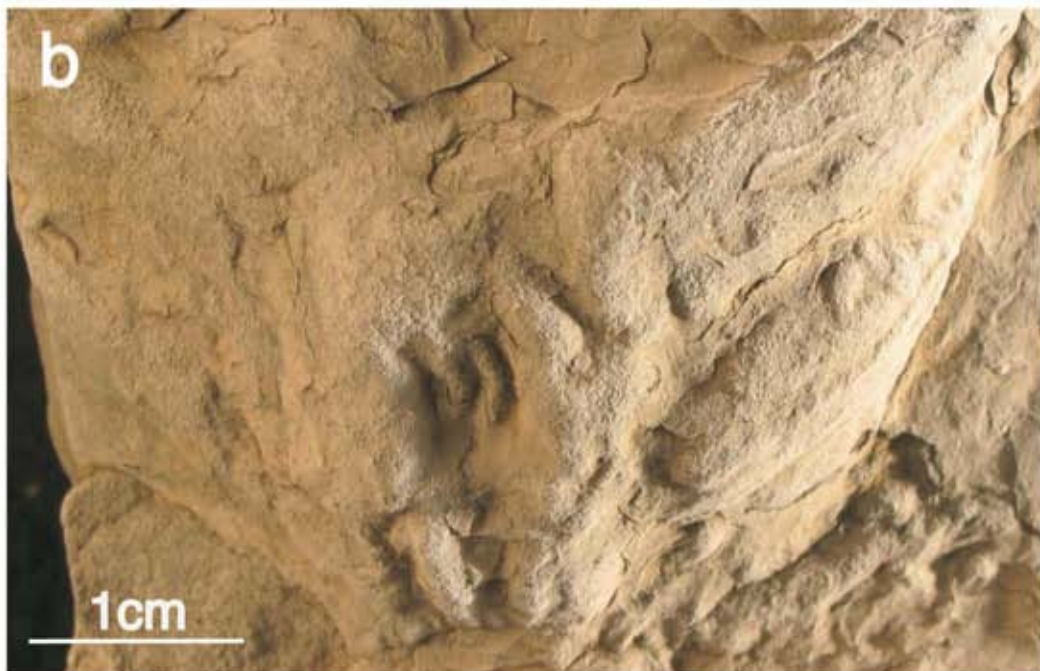


Lámina 6
Rusophycus isp C.

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior.

FCMP 09/1945.



Lámina 7

***Rusophycus* isp D.**

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior.

FCMP 09/1951. Se señala la bifurcación de las espinas terminales.



Lámina 8

Cruziana isp. A

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior.

a. FCMP 09/1944, b. FCMP 09/1954.



Lámina 9
***Cruziana* isp. A**

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior.
FCMP 09/1955. Se señala el surco central.

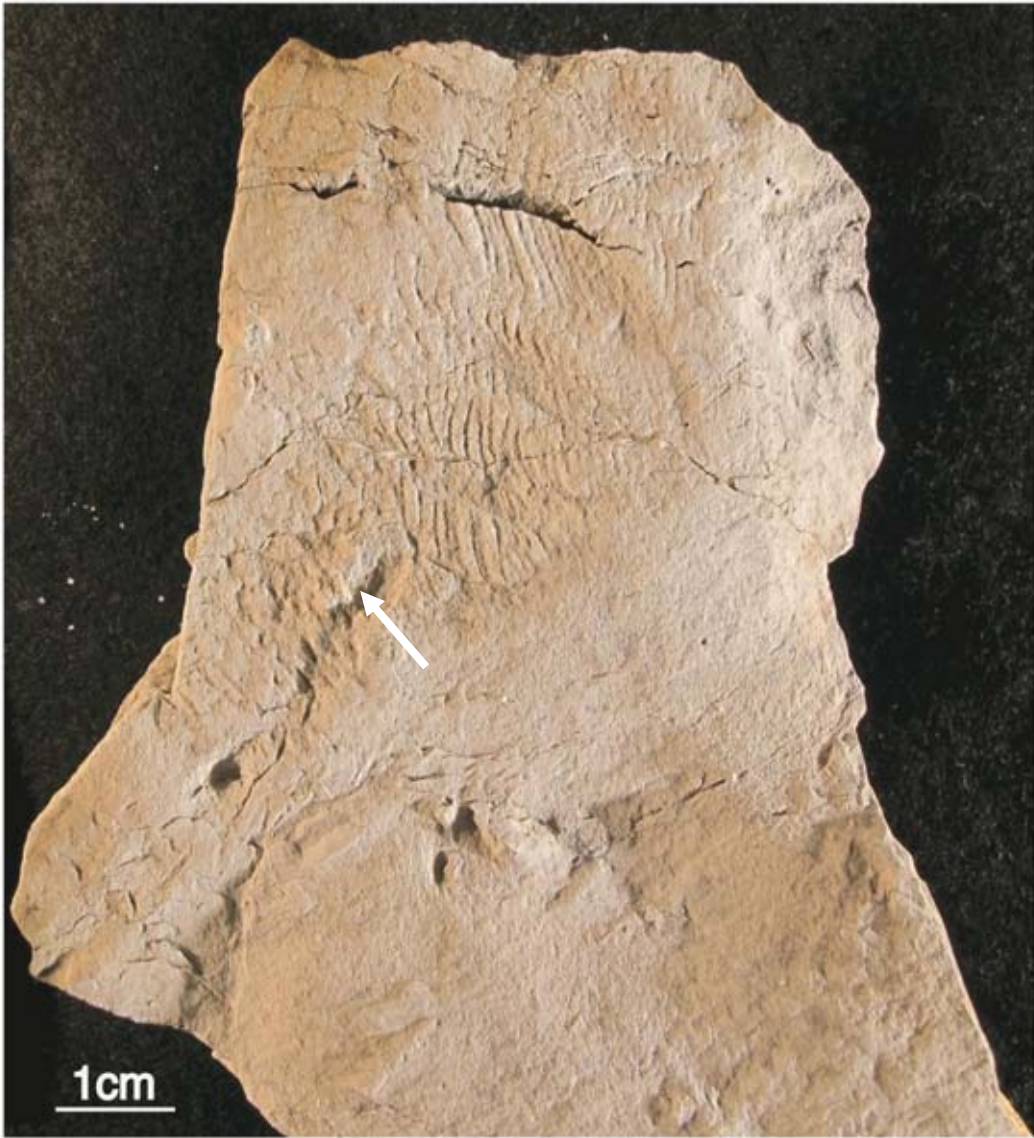


Lámina 10

Icnogénero indeterminado A

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior.

FCMP 09/1927.



Lámina 11

Ichnogénero indeterminado A

Cerro Rajón, NO, Sonora. Formación Puerto Blanco, Unidad 4. Cámbrico inferior.

FCMP 09/1932.

