

## CAMBRICO

El Eratema Paleozoico se inició con la depositación del Sistema Cámbrico. Durante el tiempo comprendido por este acontecimiento, se acentuó la dispersión de las placas continentales originadas por la disgregación de Rodinia, las que tendieron a ubicarse en las bajas latitudes. Este desplazamiento fue acompañado por la invasión marina de las plataformas y una intensa sedimentación en las áreas geosinclinales. Sobre las primeras se formaron depósitos carbonáticos y terrígenos que alojaron a numerosas comunidades bentónicas. Estas plataformas carbonáticas alcanzaron su máximo desarrollo al final del Cámbrico y principios del Ordovícico.

Los geosinclinales estuvieron en continua expansión y exhondación, a la vez que experimentaron una constante inestabilidad y un tectonismo que adquirió bastante importancia al terminar el Período.

A la culminación del Cámbrico, el norte africano experimentó una glaciación.

La vida cámbrica se desarrolló totalmente en el ambiente marino.

Biológicamente, este período se caracterizó por la gran diversificación y abundancia de los organismos, la proliferación y diversificación de las estructuras esqueléticas y la presencia de un elevado número de invertebrados de relaciones filogenéticas poco conocidas.

## DIVISION

La Figura 1 representa la división del Sistema Cámbrico sugerido por la Comisión Internacional de Estratigrafía y la Unión Internacional de Ciencias Geológicas (Cowie y Bassett, 1989) con el agregado del Piso Manykaiano (Bowling et al., 1993; Landing, 1994).

El límite inferior (Proterozoico-Cámbrico) no está bien definido por no conocerse aún una localidad adecuada que sirva de localidad tipo.

Entre los criterios aplicados para la identificación de este límite están:

- a- Edades absolutas. Según éstas, el límite se ubica de acuerdo a los autores, entre los 530 m.a. y 545 m.a. La Carta Estratigráfica Internacional (Río de Janeiro 2000) lo ubica en 540 y  $543 \pm 1$  (p. 9).
- b- Presencia de trazas fósiles. Existirían icnogéneros y especies con un limitado rango estratigráfico pero de amplia distribución geográfica. Así, *Phycodes*<sup>1</sup> señalaría, con su aparición, la base del Cámbrico.
- c- Aparición de las primeras conchillas inorgánicas.

Como posibles localidades tipo del límite Proterozoico-Cámbrico se mencionan las siguientes: Ulakhan-Sulugur (Siberia), Meishucun (sur de China), Whitte-Inyo (California) y Fortune Head (Terranova). En todas ellas, el límite coincidiría con un hiato o discordancia que las invalidarían.

El límite superior (Cámbrico-Ordovícico) coincide con la base de la Zona de Rhabdinopora flabelliformis (ex Dictyonema flabelliforme), indicadora de la base del Ordovícico.

La biozonación del Cámbrico se basa principalmente en arqueociátidos y trilobites. Los arqueociátidos aparecen en el Tommotiano y los trilobites recién en el Atdabaniano; por eso, al lapso Tommotiano-Manykaiano se suele llamar “subtrilobitoideo”.

En el Manykaiano sólo habría trazas fósiles y cuerpos blandos, que podrían servir para la biozonación.

## DIASTROFISMO

En el área del Océano Iapetus tuvo lugar la Orogenia Caledoniana a partir del Proterozoico Tardío hasta el Devónico. Incluyó varias fases de plegamientos, magmatismo y elevaciones. En otras regiones se produjeron orogenias contemporáneas a la Caledoniana.

En Argentina, durante el Cámbrico ocurrieron movimientos orogénicos principalmente en su parte noroccidental, incluyendo a las regiones de la Puna y

Cordillera Oriental. En esta área, la sedimentación de la Formación Puncoviscana fue interrumpida por la Fase Tilcárica del final del Cámbrico temprano, constituyéndose un área positiva o Cratógeno Central. Así se puso fin al Ciclo Orogénico Pampeano iniciado en el Proterozoico (Figura 2). Según algunos autores, el plegamiento de la Fm. Puncoviscana y su plutonismo asociado (Fase Tilcárica) se habrían debido a la colisión del Cratón Arequipa-Antofalla contra el Terreno Pampia.

Al final del Cámbrico, la Fase Irúyica originó una leve discordancia angular cambro-ordovícica en el Noroeste, iniciando la Orogenia Famatina.

En Uruguay, el grupo Arroyo del Soldado (Véndico - Cámbrico Inferior) fue deformado por la Orogenia Paraguai (Cámbrico-Ordovícico), considerada el evento terminal del Megaciclo Brasileño (Basei y Brito Neves, 1992)

En la Antártida, al final del Cámbrico, la Orogenia Ross produjo importantes elevaciones que en el Ordovícico y Silúrico fueron erosionadas. Esta orogenia actuó principalmente en el Geosinclinal Transantártico.

## PALEOGEOGRAFIA

Debido al desmembramiento de Rodinia al final del Proterozoico, el comienzo del Cámbrico se caracterizó por la presencia de un número no bien determinado de placas a la deriva, separadas por amplios océanos y dispuestas principalmente sobre el paleoecuador (Figura 3).

Las áreas polares eran íntegramente marinas y recién al final del período algunas placas comenzaron a desplazarse hacia el paleopolo sur; entre ellas, Gondwana, desarrollándose en el Norte de África una glaciación.

Entre las principales placas se hallaron:

- Laurentia: la componían principalmente América del Norte, y Groenlandia, a las que se sumaron: Escocia, NO de Irlanda, parte de Alaska, y la península de Chukotsk (actualmente ubicada en el extremo NE del continente asiático). En años recientes se han invocado argumentos estratigráficos, paleontológicos y paleomagnéticos demostrativos de que la Precordillera argentina originalmente habría formado parte de Laurentia (Figura 5), de la que se separó en el Cámbrico Medio y pasó a ocupar su actual situación en el Ordovícico.
- Báltica: comprendió la Península Escandinava y la Plataforma Rusa.
- Siberia y Kazakhstania posiblemente se hallaban constituyendo una única placa, pero otras reconstrucciones las muestran como placas separadas.

---

<sup>1</sup> Su nueva designación sería Treptichnus.

- China: pudo constituir una única placa cercana a Gondwana o bien, dos placas independientes (China Norte y China Sur).
- Gondwana: constituyó un supercontinente cuyo núcleo central lo formaban América del Sur, Africa, Madagascar, India, Antártida Oriental y Australia. A su alrededor se disponían numerosos bloques menores, como Irán, Afganistán, Tíbet, Myanmar (ex Birmania) Indochina (Tailandia, Camboya y Vietnam), Malasia (península Malaya y parte de Borneo).

Avalonia era un microcontinente que en el Cámbrico comenzó su separación de Gondwana. Lo integraban principalmente, regiones que ahora se ubican sobre el borde atlántico nororiental de Canadá (sur de Nueva Brunswick, partes de Nueva Inglaterra, la Península de Avalon de Terranova Oriental), además de otras europeas entre las que se hallaban Iberia, norte de Francia y norte de Alemania.

Entre las placas se disponían amplios océanos y mares, como el Océano Iapetus, entre Gondwana-Laurentia y Báltica; y el mar de Tornquist, entre Báltica y Gondwana (Figura 3).

Rodeando a las placas se disponían grandes geosinclinales formados durante el Proterozoico y que siguieron acumulando sedimentos durante el Paleozoico. Así, Laurentia estuvo rodeada por los geosinclinales Apalachiano, Cordillerano y Franklineano (Figura 5).

Báltica alojó al geosinclinal Caledoneano (Figura 6a); en el oriente de Australia se forman los geosinclinales de Adelaida y el Tasmano (Figura 6b).

En el NO de Africa se constituyó el geosinclinal Mauritánico.

### El Gondwana Cámbrico

Al norte del Escudo Indico se hallan importantes depósitos cámbricos fosilíferos que alcanzaron los 3.000 m de espesor.

En Australia, la sedimentación iniciada en el Geosinclinal Adelaida durante el Proterozoico tardío, después de una breve interrupción al inicio del Cámbrico, se reanudó acumulándose unos 6.000 m de sedimentos de dicha edad. En el Cámbrico Medio, este geosinclinal comenzó a elevarse y en el borde oriental del continente empezó a definirse el Geosinclinal Tasmano.

El Cámbrico antártico se desarrolló a partir del Proterozoico tardío, sobre el borde del Cratón de Antártida Oriental (Figura 7). Continuaba en el Geosinclinal Adelaida de Australia. Esta secuencia proterozoica-cámbrica fue deformada por la Orogenia Ross (Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano) y está bien expuesta en los

Montes Transantárticos. En su conjunto constituye el Supergrupo Ross. El Cámbrico Inferior tiene trilobites como Redlichia, también conocido en rocas de igual edad en Australia, Manchuria, China, Paquistán (Salt Range). Además hay arqueociátidos.

El Cámbrico Medio está bien representado en los Montes Transantárticos. En los Montes Pensacola, el Cámbrico Inferior-Medio tiene arqueociátidos, moluscos y trilobites, estos últimos afines a los de Australia, China y Siberia.

En el sur de la Tierra Victoria, el Cámbrico totaliza unos 6.000 m de espesor; en el norte contiene acritarcas, Nuria (alga), trilobites y conodontes del final del Cámbrico y principios del Ordovícico.

En los Montes Ellsworth, la parte superior del Grupo Heritage (Cámbrico Medio a Tardío) incluye una caliza del Cámbrico Superior muy fosilífera, con conodontes, arqueociátidos, braquiópodos inarticulados y articulados, equinodermos pelmatozoarios, trilobites, hiolítidos y moluscos de aguas costeras tropicales, similares a los del sur de la Tierra Victoria. Entre los moluscos hay monoplacóforos, gastrópodos maclurítidos y bivalvos rostroconchia.

Antártida es el único lugar del mundo en donde los arqueociátidos prolongan su registro hasta el Cámbrico Superior.

El Cámbrico africano está bien representado en el norte del continente con secuencias sedimentarias y fosilíferas prácticamente completas. Otra cuenca habría existido en la región del Cabo (Sudáfrica) donde la base del Grupo Table Mountain (Supergrupo Cape) contiene sedimentitas con huellas de trilobites. Los rodados de la tillita Dwyka (Carbónico superior-Pérmico inferior) conservaron restos de arqueociátidos afines a los de Antártida, los que pudieron provenir de aquél continente cuando ambas regiones estaban unidas o bien corresponderían a formas que habitaron la cuenca sudafricana.

En América del Sur, el Cámbrico cuenta con documentación paleontológica en Colombia, Bolivia, Uruguay y Argentina (Figura 8). En el subsuelo de los Llanos venezolanos habría arcillitas cuya edad se hallaría entre el Cámbrico temprano y el Ordovícico Temprano.

El basamento chileno tiene rocas metamórficas probablemente cambro-ordovícicas, mientras que en Brasil se mencionan rocas de esta edad pero carentes de fósiles.

En Colombia hay unos pocos trilobites del Cámbrico Medio (Paradoxides y otros) en la región del río Duda.

Al occidente del cratón Brasileño una amplia cuenca cámbrica se extendió por Bolivia y NO argentino (Cuenca Andina Central), ocupando las actuales regiones de la Puna, Cordillera Oriental y las Sierras Subandinas, pudiéndose haber prolongado por el sur hasta las provincias de Tucumán, Chaco, Formosa y Santiago del Estero. El Cámbrico de esta cuenca se caracteriza por sus icnofósiles, aunque también hay restos de braquiópodos y trilobites entre otros fósiles, precariamente conservados.

El Cámbrico del Norte argentino está relacionado con los Ciclos Pampeano y Famatina. El primero depositó el Grupo Lerma que culmina con la Formación Puncoviscana que contiene los icnofósiles Oldhamia y Nereites indicadores de edad cámbrica.

La Fase Tilcárica elevó el Cratógeno Central en cuyo borde se depositó el Grupo Mesón, en cuya parte inferior se hallan trilobites y braquiópodos mal conservados y, más arriba, hay icnofósiles (Skolithos, Arenicolites, Cruziana) correspondientes a un ambiente nerítico. La sedimentación del Grupo Mesón fue interrumpida al final del Cámbrico por la Fase Irúyica.

El Grupo Mesón fue asignado al Cámbrico Superior, pero la presencia del trilobite Asaphycus en Salta indicaría que comenzó a depositarse en el Cámbrico Medio.

Las únicas localidades de América del Sur con Cámbrico Inferior se hallan en la Precordillera argentina y Uruguay. En la provincia de San Juan (Sierras de Villicúm y Chica del Zonda), el Cámbrico Inferior está indicado por el trilobite redlíchido Fremontella inopinata, mientras que en la provincia de La Rioja (Quebrada de la Angostura) se conoce Olenellus megafrontalis.

El Cámbrico Medio es rico en agnóstidos y además hay géneros tales como Glossopleura, Elrathina y Bolaspidella.

En el Cámbrico superior se conocen los trilobites Hungaia, Elvinia, Lotagnostus, Thriarthopsis y Tricrepicephalus, además de conodontes afines a otros de América del Norte, Australia y China.

El Cámbrico precordillerano es único en América del Sur debido a sus abundantes facies de trilobites y a las secuencias relativamente completas. En general, los trilobites muestran una total influencia lauréntica, si bien en las plataformas carbonáticas predominan las especies endémicas, mientras que las cosmopolitas se hallan en facies de talud, intercaladas con las de facies de plataforma abierta.

En las plataformas carbonáticas se observa una secuencia continua entre el Cámbrico Inferior y el Ordovícico inferior, pero en la región del talud la situación es más compleja, predominando los cambios abruptos de facies y las localidades fosilíferas aisladas. Un ejemplo de esto último lo representa la Formación Los Sombreros, espesa secuencia de unos 1.000 m de espesor, aflorante en la Sierra del Tontal, Cordillera Occidental sanjuanina. Su sedimentación se produjo durante el Ordovícico pero contiene numerosos olistolitos en lutitas verde oscuro con graptolitos del Cámbrico Temprano y Medio. Durante el Ordovícico Medio y Tardío, debido al descenso del nivel del mar, la plataforma cámbrica fue erosionada y los flujos turbidíticos arrastraron trozos de la misma, depositándolos junto con los sedimentos ordovícicos.

En el Cámbrico Temprano existen géneros (Olenellus, Fremontella, Bonnia) afines a los de las regiones cordillerana y apalachiana; en el Cámbrico Tardío predominaron las formas apalachianas y del engolfamiento texano, como los géneros Madarocephalus, Kosmaspidella, Dytremacephalus y Stenopilus.

Bordonaro y Banchig (1996) sintetizaron la biozonación del Cámbrico precordillerano (Figura 12), según el esquema norteamericano (Figura 13).

En las Sierras Septentrionales de Buenos Aires se atribuyen al Cambro-Ordovícico ciertas cuarcitas con icnofósiles discordantes sobre el Proterozoico.

## GLACIACIONES

A la culminación del Cámbrico, parte de Gondwana, incluyendo Avalonia, se hallaba próximo al Paleopolo Sur por lo que algunas de sus regiones fueron cubiertas por los hielos, como el Norte africano. También se mencionan tillitas en España, Francia, Arabia, Australia y en NE Siberiano.

## CARACTERISTICAS BIOLOGICAS

El gran desarrollo de las plataformas submarinas favoreció la proliferación y diversidad de la vida en el Cámbrico. Predominan las formas bentónicas sobre las planctónicas (radiolarios, acritarcas, algunos trilobites) y el 70% de la fauna se compuso de trilobites.

En el Tommotiano se produjo una radiación epibentónica con aparición de formas esqueléticas que fueron reemplazando a las trazas dominantes hasta entonces, junto con los cuerpos blandos. Esta radiación epibentónica se habría relacionado con la explotación relativamente brusca de fuentes alimenticias pobremente utilizadas hasta entonces. Dichas fuentes habrían sido mejor utilizadas por los fila recién originados y

adaptados a nuevas formas de vida.. Los primeros esqueletos debieron servir para aumentar la eficiencia de la locomoción del epibentos, donde no existían los efectos confinantes de los sedimentos (en las formas infaunales). Los esqueletos rígidos para estos fines resultarían más ventajosos que los mecanismos hidrostáticos utilizados por la biota infaunal predecesora. También pudieron representar una reacción defensiva contra el ataque de formas depredadoras, como Esmeraldella (bentónico, de hasta 1 m de longitud) y conodontes (planctónicos, muy devoradores).

En el Cámbrico Temprano existieron filos con conchilla y afinidades sistemáticas conocidas junto a otros de afinidades desconocidas y que no superaron el Paleozoico Inferior.

Entre los primeros se hallan representados los

- Espongiarios: espículas hexactinélidas y Demosponjas
- Cnidarios: perforaciones de actinias, hidrozoos (Scenella) y tetracorales (en Australia del Sur)
- Braquiópodos: inarticulados (a partir del Tommotiano) y articulados (a partir del Atdabaniano)
- Priapúlidos
- Anélidos poliquetos (dudosos)
- Moluscos: monoplacóforos, arqueogastrópodos, Rostroconchia
- Artrópodos: onicóforos (Xenusium), merostomados (Palaeomerus), ostrácodos primitivos y trilobites (desde el Atdabaniano) correspondientes a los agnóstidos, corynexóchidos, odontopléuridos, ptychopáridos, redlíchidos.
- Chetognata: Protoherzina
- Equinodermos: Lepidocistoideos (Figura 21), helicoplacoideos (Figura 20), hedrioasteroideos y camptostromatoideos
- Hemicordados: Yunnanozoon de China, habría sido un probable balanoglósido o un craniado primitivo.

Los filos de afinidades desconocidas incluyen los arqueociátidos (a partir del Tommotiano), Hyolithida y numerosos tubiformes, como los anabarítidos, Hyolithelmintha, etc. Los arqueociátidos fueron formadores de arrecifes.

La diversidad de la biota se acentuó en el Cámbrico Medio, como lo revela el yacimiento excepcional (*lagerstaten*) de las Lutitas Burgess (Formación Stephen) del Cámbrico Medio de la Columbia Británica, Canadá (Figuras 17 a 19). Estos sedimentos de grano muy fino conservaron gran cantidad de impresiones de organismos marinos en las que se pueden apreciar detalles de las partes blandas más delicadas. Se conocen más

de 100 géneros de esta fauna, la mayoría perteneciente a clases extinguidas, correspondiendo la representación principal a artrópodos (25% excluidos los trilobites, 10%) y vermes (11%), priapúlidos (6%), poliquetos (5%). Muchas especies tienen gran importancia para la filogenia de los artrópodos. También en esta biota se halla el crinoideo más antiguo conocido (Figura 16) y los únicos onicóforos seguramente identificados hasta el presente, como Aysheaia (Figura 17), con sólo 10 segmentos en el cuerpo (en vez de 15-45 como los vivientes) y marinos. Los crustáceos contaron con ostrácodos y conchóstracos.

La forma de la vida de la mayoría de estos organismos es difícil de deducir, aunque habrían existido formas bentónicas, planctónicas y nectónicas con diferentes hábitos alimenticios, incluso depredadores como Esmeraldella. En general, esta asociación se habría aproximado mucho a la normal de esos tiempos.

En la fauna del Cámbrico Medio también existieron foraminíferos arenáceos, graptolites dendroideos, probablemente moluscos aplacóforos (Wiwaxia) y equinodermos primitivos.

En el Cámbrico tardío aparecieron las conchillas asimétricas de los gastrópodos, preferentemente pleurotomáridos (llegan hasta la actualidad) y maclurítidos (se extinguen en el Devónico). Al final del Cámbrico surgieron los nautiloideos, con formas muy pequeñas de ellesmocerátidos, y los quitones (Palaeoloricata) que eran muy similares a los actuales.

### Los cordados (Chordata) y el origen de los Vertebrados

La fauna cámbrica contiene a los más antiguos representantes del Phylum Chordata y también a ciertas formas que podrían ser asignadas a los Vertebrados.

Los Chordata se caracterizan por tener: una notocorda o tubo viscoso flexible de posición dorsal que corre a todo lo largo del cuerpo, recubierto de colágeno, un cordón nervioso dorsal (sobre la notocorda) expandido anteriormente, faringe (fisuras branquiales), endostilo (equivalente a la glándula tiroidea de los vertebrados) y una verdadera cola (región simétrica extendida detrás de la cavidad visceral y técnicamente situada detrás del ano).

Entre las formas fósiles cámbricas de Chordata se citan:

- Palaeobotrylus, del Cámbrico inferior de Nevada, con aspecto de tunicado.
- Pikaia, del Cámbrico medio de las Lutitas Burgess de Canadá, con aspecto de un pequeño pez conservado como una película de aluminosilicato, que tiene

miótomos (bloques de músculos en forma de V). Se asemeja mucho al Amphioxus.

- Anatolepis, del Cámbrico tardío de Wyoming. Son fragmentos de placas óseas, con superficie con nodosidades, que podrían ser algún tipo de escama. Dado que estas placas óseas contienen dentina (exclusiva de los Vertebrados), ahora se lo considera un Vertebrado.
- Haikouella lanceolata, del Cámbrico inferior de China (530 m.a.). Muy similar al Amphioxus. Tendría corazón, aorta ventral y dorsal, arteria branquial anterior, filamentos branquiales, una proyección caudal, un cordón neural con un cerebro relativamente grande, posibles ojos laterales y una cavidad bucal situada ventralmente con tentáculos cortos, por lo que sería un verdadero Vertebrado del inicio del Cámbrico (Jun-Yuan *et al.*, 1999, Nature 402: 518-522).

En el famoso yacimiento Chengüang (Fm. Qiongy husi>) de Yunnan (China) se hallaron dos formas agnatas (D-G. Shu *et al.*, 1999, Nature 402 (4): 42-46).

- Myllokummia, fusiforme, de unos 28 mm de largo, con región cefálica y tronco, 25 miómeros (en W), pliegues en forma de aletas, canal alimenticio con faringe, intestino, notocorda y probablemente, cavidad pericárdica. Carecería de esqueleto dermal (escamas).
- Haikouichthys, muy parecido al anterior pero más evolucionado. Con región cefálica y tronco, aleta dorsal prominente con radios, pliegue-aleta ventro-lateral. Ambos géneros se hallan con trilobites y los artrópodos Naraoia y Waptia y se relacionarían más con las lampreas que con los mixinos. Son del Cámbrico inferior.

Muchos paleontólogos sostienen que los Vertebrados divergieron de una forma similar al Amphioxus, hace unos 545 m.a., aunque los estudios moleculares basados en las similitudes de los genes, indicarían que los Vertebrados se iniciaron hace 750 m.a. (Proterozoico tardío). Ello estaría avalado por estudios neuroanatómicos.

El análisis comparativo de 103 caracteres correspondientes a 17 diferentes grupos de cordados revela que, después de la separación entre Vertebrados y Amphioxus, el primer grupo en separarse habría sido el de los mixinos; las lampreas serían algo menos primitivas, mientras que los conodontes serían Vertebrados más cercanos a los peces mandibulados que las lampreas o mixinos. Recién después de la aparición de los conodontes aparecen los ostracodermos

(peces agnatos acorazados) y de uno de sus grupos surgieron los peces mandibulados. Así, mixinos y lampreas mostrarían lo que debieron ser los más antiguos Vertebrados: sin coraza y sin esqueleto mineralizado.

Los conodontes, extendidos por los euconodontes al Cámbrico tardío, representan el primer paso en la aparición del esqueleto mineralizado pues, contrariamente a lo pensado, la mineralización no comenzó en la piel de un pez, sino en la boca de los conodontes, lo que los convirtió en feroces depredadores. Sus elementos dentiformes son de fosfato de calcio y serían los más primitivos indicios del hueso, aunque también se menciona que Yunnanozoon y Haikouella (del Cámbrico inferior) tendrían dientes en la faringe por lo que, de confirmarse, representarían la más primitiva biomineralización en los cordados.

Los conodontes vivieron desde el Cámbrico tardío hasta el Triásico y su verdadera naturaleza es conocida recién a partir de 1993, cuando se halló un animal completo (Clydagnathus) en el Carbonífero inferior de Edimburgo. Este ejemplar tiene unos 40 mm de largo (pero en el Ordovícico de Sud Africa se hallaron formas gigantes), forma de anguila, simetría bilateral, cabeza, ojos, notocorda, miótomos (segmentos musculares que por contracciones facilitaban un poderoso movimiento natatorio), cordón nervioso y aleta caudal con soportes radiales. Los elementos dentiformes, llamados conodontes, de naturaleza fosfática, yacían detrás de la región cefálica y servían para la alimentación, seccionando y triturando los alimentos, y estaban dirigidos hacia atrás posiblemente para ayudar a mantener el alimento en la boca, evitando su escape.

#### Otras teorías sobre el origen de los Cordados y Vertebrados

- Teoría de Jefferies (1986). Los equinodermos son los más relacionados con los Chordata (más aun que los Hemichordata), mientras que los Urochordata son los más relacionados con los Vertebrados.

Durante el lapso Cámbrico medio-Devónico medio existieron equinodermos (Orden Cornuta) asimétricos, como Ceratocystis, con esqueleto externo de carbonato de calcio, los que según Jefferies serían cordados, por lo que los agrupa en la denominación informal de Calcichordata, pero la mayoría de los autores lo niega.

- Teoría de Walter Garstang (Pedomorfosis). En 1920, Garstang notó las semejanzas entre la larva de un tunicado, un Amphioxus adulto y los Vertebrados. La cola del tunicado sería un apéndice transitorio que evolucionó como un crecimiento externo desde el cuerpo para asegurar la amplia dispersión de la larva antes de su fijación, y

llamó “pedomorfosis” al nexo evolutivo entre los tunicados y los cordados superiores o sea, el desarrollo completo de gónadas y habilidades reproductivas en un estadio esencialmente juvenil.

Hace unos 540 m.a. o más, una larva de tunicado aparentemente fracasó de metamorfosearse y se convirtió en un individuo adulto, reproductivamente maduro. Este juvenil retuvo su cola, notocorda y cordón nervioso, y perdió el estado sedentario del tunicado adulto.

Esta teoría tiene poca evidencia directa pero se la acepta por la frecuencia de la pedomorfosis en la evolución de los Vertebrados.

### Flora

Las algas calcáreas aparecen en la transición Proterozoico-Cámbrico y a partir del Cámbrico ya se forman arrecifes. Habrían pertenecido a las Cyanophyta y posiblemente también a las Rodophyta y Chlorophyta.

### PROVINCIALISMO

Tanto los arqueociátidos como los trilobites mostraron en el Cámbrico un gran provincialismo. Entre los trilobites se reconocen

- Reino de Redlíchidos: sur y este de Asia, Norte de Siberia, India, Australia y Antártida
  - Reino de los Olenéllidos: Iapetus, Laurentia y norte de América del Sur
- Ambas incluyeron diversas subprovincias.

### BIBLIOGRAFIA

- Aceñolaza, F.G. 1973. Sobre la presencia de *Oldhamia* sp. en la Formación Puncoviscana de la Cuesta Muñano, Provincia de Salta, República Argentina. Asoc. Geol. Argg. Rev., XVIII: 56-60.
- Aceñolaza, F.G. 1978. El Paleozoico inferior de Argentina según sus trazas fósiles. Ameghiniana, XV (1-2): 15-64.
- Aceñolaza, F.g. y F.R. Durand. 1987. Paleontología del límite Precámbrico-Cámbrico en Argentina. Xº Congr. Geol. Arg. (S. M. de Tucumán), Actas I: 315-320.
- Astini, R.A., V.A. Ramos, J.L. Benedetto, N.E. Vaccari y F.L. Cañas. 1996. La precordillera: un terreno exótico a Gondwana. XIII Congr. Geol. Arg. y III Congr. Expl. Hidroc. (buenos Aires), Actas V: 293-324.

- Baldis, B.A. y O.L. Bordonaro. 1981. Vinculación entre el Cámbrico del Noroeste de México y la Precordillera Argentina. Anais do II Congreso Latino-Americano de Paleontología, I: 1-10.
- Benedetto, J.L. 1993. La hipótesis de la aloctonía de la Precordillera argentina: un test estratigráfico y bioestratigráfico. XII Congr. Geol. Arg. y II Congr. Expl. Hidroc. (Mendoza), Actas 3: 375-384.
- Blicek, A. 1991. At the Origin of Chordates. Geobios 25: 101-113.
- Bordonaro, O.L. 1982. Biogeografía del Cámbrico perigondwánico de Sudamérica. In: El Paleozoico inferior en Latinoamérica y la génesis del Gondwana, Serie de Correlación Geológica N° 9: 17-24.
- Bordonaro, O.L. 1982. Vinculación de trilobites cámbricos entre el Paleopacífico y el - Paleotethys en el margen gondwánico de sudamérica. In: El Paleozoico inferior en Latinoamérica y la génesis del Gondwana, Serie de Correlación Geológica N° 9: 87-91.
- Bordonaro, O. L. 1990. Biogeografía de trilobites cámbricos en la Precordillera argentina. V Congr. Arg. Paleont. y Bioestr. (Tucumán), Actas 1: 25-30. Un. Nac. Tucumán, Ser. Correl. Geol. n° 7.
- Bordonaro, O.L. y A.L. Banchig. 1996. Estratigrafía de los olistolitos cámbricos de la Precordillera argentina. XIII Congr. Geol. Arg. y III Congr. Expl. Hidroc. (Buenos Aires), Actas V: 471-479.
- Bordonaro, O. y E. Liñán. 1994. Some Middle Cambrian agnostoids from the Precordillera. Rev. Española de Paleontología 9 (1): 101-114.
- Borrello, A. 1963. Fremontella inopinata n.sp. del Cámbrico de la Argentina. Ameghiniana, III (2): 51-55.
- Borrello, A. 1964. Sobre la presencia del Cámbrico inferior Olenellidiano en la Sierra de Zonda, Precordillera de San Juan. Ameghiniana, III (101): 313-318.
- Briggs, D.E.G. 1992. Conodonts: A major extinct group added to the vertebrates. Science 256: 1285-1286.
- Briggs, D.E.G. y H.B. Whittington. 1985. Modes of Life of Artropods from the Burgess Shale, British Columbia. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 76: 149-160.
- Burrett, C., J. Long y B. Stait. 1990. Early-Middle Palaeozoic biogeography of Asian terranes derived from Gondwana. En W.S. Mc Kerrow y C.S. Scotese (editores): Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography: 163-174. Geol. Soc. Memoir 12, Lonfon.

- Castellaro, H.A. 1963. Faunas cámbricas. In: Guía Paleontológica Argentina, Parte I, Sección I: 1-41.
- Conway, S. y H.B. Whittington. 1979. Los animales de Burgess Shale. Investigación y Ciencia 36: 88-99.
- Cuerda, A.J. y G. Furque. 1988. Geología de América del Sur, Cámbrico. In: Serie de Correlación Geológica N° 2: 159-192.
- Dabrenne, F., A. Yu Rozanov y G.F. Webers. 1984. Upper Cambrian Archaeocyatha from Antarctica. Geol. Mag. 121: 291-299.
- Dalziel, I.W.D., L.H. Dalla Dalda y L.M. Gahagan. 1994. Paleozoic Laurentia-Gondwana interaction and the origin of the Appalachian-Andean mountain system. Geol. Soc. America 106: 243-252.
- Dalla Salda, L.H. y A.M. Iñiguez. 1978. "La Tinta", Precámbrico y Paleozoico de Buenos Aires. VII Congr. Geol. Arg. (Neuquén), Actas I: 539-550.
- Dalla Salda, L.H., C.A. Cingolani y R. Varela. 1992. El orógeno colisional paleozoico de Argentina. Serie Correlación Geológica 9: 165-178. S. M. de Tucumán.
- Dalla Salda, L.H., C.A. Cingolani y R. Varela. 1993. Sobre la colisión de Laurentia-Gondwana y el Orógeno famatiniano. XIII Congr. Geol. Arg. y II Congr. Expl. Hidroc., Actas III: 359-366.
- Durand, F. 1992. Avances y problemas en la definición del límite Precámbrico-Cámbrico en el Noroeste argentino. Serie Correlación Geológica N° 9: 127-137.
- Harrington, H.J. y M. Kay. 1951. Cambrian and Ordovician faunas of Eastern Colombia. J. Pal. 25: 655-668.
- Harrington, H.J. y A.F. Leanza. 1943. Paleontología del Paleozoico inferior de la Argentina. I. Las faunas del Cámbrico Medio de San Juan. Rev. Mus. La Plata n.s. II sec. Paleont.: 207-223.
- Hill, D. 1965. Archaeocyatha from the Antarctica and a review of the Phylum. Trans. Antarctica Expd. 1955-1958. Sc. Rep. 19: 151 págs.
- Jefferies, R.P.S. 1979. The Origin of Chordate. A Methodological Essay. En M.R. House (editor): The Origin of Major Invertebrate Groups. Syst. Assoc., Sp. Vol. 12: 443-471.
- Jun-Yuan Chen *et al.* 1999. An early Cambrian craniate-like chordate. Nature 402: 518-522.
- Knoll, A.H. 1992. The Early Evolution of Eukaryotes. A Geological Perspective. Science 256: 622-627.

- Landing, E. 1994. Precambrian-Cambrian boundary global stratotype ratified and a new perspective of Cambrian time. *Geology* 22: 179-182.
- Leanza, A.F. 1947. El Cámbrico medio de Mendoza. *Rev. Mus. La Plata n.s. Paleont. III*: 223-235.
- Manca, N. 1986. Caracteres icnológicos de la Formación Campanario (Cámbrico superior) en Salta y Jujuy. *Ameghiniana*, XXIII (1-2): 75-87
- Mirre, J.C. y F.G. Aceñolaza. 1972. El hallazgo de Oldamia (Traza Fósil) y su valor como evidencia de edad cámbrica para el supuesto Precámbrico del borde occidental del Aconquija, Provincia de Catamarca. *Ameghiniana*, IX (1): 72-78.
- Moore, R.C. (ed.). 1959. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part. O, Arthropoda.*
- Müller, K.J. y D. Walossek. 1985. A remarkable arthropod fauna from the Upper Cambrian "Orsten" of Sweden. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 76: 161-172.
- Nowland, G.S., G.M. Narbonne y W.H. Fritz. 1985. Small shelly fossils and trace fossils near the Precambrian-Cambrian boundary in the Yukon Territory, Canadá. *Lethaia* 18: 233-256.
- Palmer, A.R. 1970. Early and Middle Cambrian trilobites from Antarctica. *Antarctic Journ.* 5: 162.
- Palmer, A.R. 1973. Cambrian Trilobites. En A. Hallam (editor). *Atlas of Palaeobiogeography*: 1-9.
- Palmer, A.R. y C.G. Gatehouse. 1972. Early and Middle Cambrian trilobites from Antarctica. *U. S. Geol. Survey, Prof. Paper* 456 D: 1-36.
- Poulsen, C. 1960. Fossil from the Late Middle Cambrian *Bolaspidella* Zone of Mendoza, Argentina. *Mus. Mineral. Geol. Univ. Copenhagen, Com. Paleont.* 113: 1-42.
- Poulsen, V. 1958. Contributions to the Middle Cambrian Paleontology and Stratigraphy of Argentina. *Mus. Mineral. Geol. Univ. Copenhagen, Com. Paleont.* 103: 1-22.
- Ramos, V. 1973. Trazas de trilobites de la Formación Campanario (Cámbrico) en la Puna Salteña y otros fósiles problemáticos del Paleozoico inferior. *Ameghiniana*, X (3): 229-234.
- Ramos, V.; M.A. Turic y A.B. Zuzek. 1967. Geología de las Quebradas de Huichaira-Pocoya, Purmamarca y Tumbaya grande en la margen derecha de la Quebrada de Humahuaca. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, XXII (3): 209-221.
- Ramos, V. et al. 1986. Paleozoic terrenos of the Central Argentine Chilean Andes. *Tectonics* 5: 855-880.

- Ramos, V. et al. 1993. La Orogenia de Grenville en las Sierras Pampeanas Occidentales: la Sierra de Pie de Palo y su integración al Supercontinente Proterozoico. XII Congr. Geol. Arg. y II Congr. Expl. Hidroc., Actas III: 343-357.
- Rusconi, C. 1945. Nuevos trilobites del Cámbrico de Mendoza. Bol. Paleont. (Mendoza) 19: 1-3.
- Rushton, A.W.A. 1963. *Paradoxides* from Colombia. Geol. Mag. 100: 265.
- Scotese, C.R. y W.S. McKerrow. 1990. "Revised World maps..." In: McKerrow, W.S. y C.R. Scotese (eds.), 1990, Paleozoic Palaeogeography and Biogeography, Geological Society Memoir N° 12, pp. 1-21.
- Shergold, J.H., O. Bordonaro y E. Liñan. 1995. Late Cambrian Agnostoid trilobites from Argentina. Palaeontology 38: 241-257.
- Shergold, J.H., R.A. Cooper, D.I. Mackinnon y E.L. Yochelson. 1976. Late Cambrian Brachiopods, Molluscs and Trilobites from Northern Victoria Land, Antarctica. Paleontology 19: 247-291.
- Shu, D., X. Zhang y L. Chen. 1996. Reinterpretation of *Yunnanozoon* as the earliest known hemichordate. Nature 380: 428-430.
- Shu, D.G. et al. 1999. Lower Cambrian Vertebrates from South China. Nature 402 (4): 42-46.
- Smith, M.P., I.J. Sansom y J.E. Repetski. 1996. Histology of the first fish. Nature 380: 702-704.
- Turner, J.C.M. 1979. Paleozoico inferior de América del Sur. Acad. Nac. Cs. Ex., Fis. y Nat., Anales 31: 25-71. Buenos Aires.
- Webers, G.F. 1982. Upper Cambrian Molluscs from the Ellsworth Mountains. En C. Craddock (editor): Antarctic Geosciences (Madison, 1977): 635-638.
- Yochelson, E.L. y H.E. Herrera. 1974. Un fósil enigmático del Cámbrico inferior de Argentina. Ameghiniana XI: 283-294.
- Zimmer, C. 2000. In search of Vertebrate origins: beyond brain and bone. Science 287: 1576-1579.