

3^o EDICIÓN

EL CONTINENTE DE GONDWANA A TRAVÉS DEL TIEMPO

Una introducción a la Geología Histórica

Juan L. Benedetto



CAP
5

ACADEMIA NACIONAL DE CIENCIAS
Córdoba, Argentina

2018

LOS SISTEMAS SILÚRICO Y DEVÓNICO

-
- 5.1 Introducción
 - 5.2 La subdivisión de los Sistemas Silúrico y Devónico
 - 5.3 Modelos paleogeográficos globales
 - 5.4 El cierre del Iapetus y el orógeno Caledónico-Apalachiano
 - 5.5 El continente de las Viejas Areniscas Rojas, las primeras floras terrestres y la diversificación de los vertebrados
 - 5.6 Las ‘magnafacies’ Renanas y Bohémicas en Europa y Norte de África
 - 5.7 El Silúrico y Devónico en Australasia
 - 5.8 Los fósiles marinos mesopaleozoicos y la crisis de fines del Devónico
 - 5.9 El provincialismo faunístico
 - 5.10 La cuenca Colombo-Venezolana y sus faunas extragondwánicas
 - 5.11 La inundación de las cuencas intracratónicas de Brasil y Paraguay
 - 5.12 La cuenca Andina Central de Bolivia y noroeste de Argentina
 - 5.13 La cuenca de la Precordillera
 - 5.14 El Devónico de las Sierras Australes, Sierra Grande, Islas Malvinas y Sudáfrica
-

5.1 INTRODUCCIÓN

El inicio del Sistema Silúrico coincide con un rápido ascenso del nivel del mar a escala global producto del del desenglazamiento del Polo Sur a fines del Ordovícico. Las condiciones de las aguas oceánicas cambiaron en poco tiempo de frías y bien ventiladas a templado-cálidas y relativamente anóxicas, desencadenando a fines del Hirnantiano la primera de las cinco grandes crisis de la historia de la vida. Como resultado del ascenso eustático, los mares del Silúrico inundaron no sólo las cuencas preexistentes sino también áreas que anteriormente tenían relieve positivo, como el cratón de Amazonas. Durante el resto del Silúrico y el Devónico el nivel del mar se mantuvo alto, aun cuando experimentó fluctuaciones, como el marcado descenso durante el Silúrico Tardío (Fig. 5.1). En el Silúrico Temprano comenzó una gradual recuperación de la biota, pero los grupos emergentes no fueron los mismos que los del Ordovícico. Por ejemplo, se produjo una gran expansión

de los braquiópodos espiriféridos y estrofoménidos y aparecieron los graptolitos monograptidos, de gran utilidad bioestratigráfica. También es notable el desarrollo de los primeros arrecifes formados por estromatoporoideos (un grupo particular de esponjas calcificadas) y corales rugosos y tabulados (extinguidos a fines del Paleozoico y diferentes de los corales actuales). Durante el Devónico se diversificaron todos los grupos de vertebrados pisciformes (agnatos, placodermos, peces óseos y cartilaginosos), lo que le valió a este sistema el nombre de *edad de los peces*. Pero quizás el hecho más trascendente fue la evolución de los tetrápodos a partir de los peces crossopterigios, iniciándose así la conquista del medio terrestre. En el Silúrico se acentuó la diversificación de las plantas continentales y a mediados del Devónico aparecieron los primeros bosques tropicales.

Del punto de vista de la cinemática de las placas terrestres, uno de los acontecimientos más relevantes del Paleozoico medio fue el cierre del Océano Iapetus y la colisión de Avalonia y Báltica con Laurentia formando-

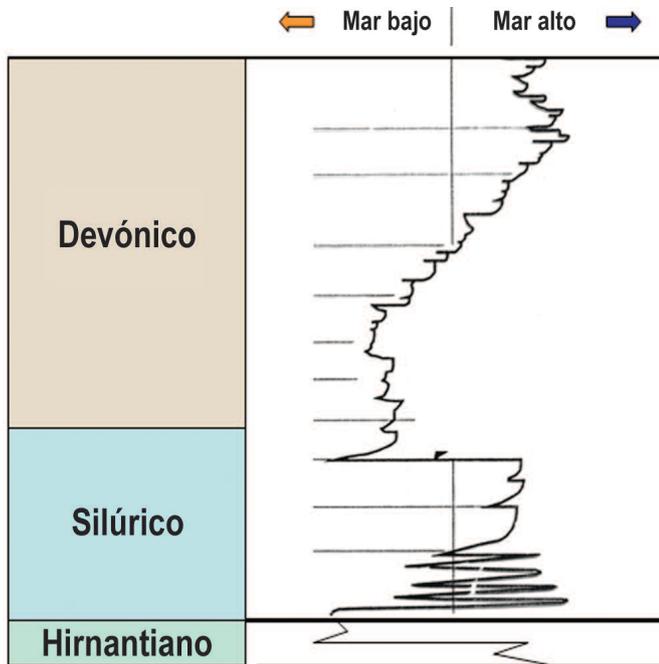


Figura 5.1. Curva eustática del Paleozoico medio en la que se notan las caídas del nivel del mar en el Ordovícico Tardío (Hirnantiano) y Silúrico Tardío y las fuertes oscilaciones en el Silúrico inferior.

se el continente de Laurusia (o Euramérica). La zona de sutura es el extenso orógeno Apalachiano-Caledónico, una de las cadenas colisionales paleozoicas más estudiadas del mundo. Esta orogenia produjo importantes cambios en la configuración de las cuencas y en las litofacies del norte de Europa y del este de Norteamérica. En estas áreas la sedimentación marina es sucedida en el Devónico Tardío por potentes depósitos continentales tipo *red beds*. El margen 'proto-Pacífico' de Gondwana, en cambio, continuó siendo un orógeno acrecional.

5.2 LA SUBDIVISIÓN DE LOS SISTEMAS SILÚRICO Y DEVÓNICO

Cuando Murchison elaboró el mapa geológico de la región sur de Gales incluyó la mayor parte de las rocas que infrayacen a las Viejas Areniscas Rojas (*Old Red Sandstone*, abreviado como ORSS) en un nuevo sistema que denominó Silúrico en alusión al nombre latino de la antigua población galesa de los siluros (Fig. 5.2). En 1839 publicó en Londres el libro *The Silurian System* conteniendo detalladas descripciones estratigráficas, ilustraciones de numerosos fósiles y un mapa geológico del área. En el sector donde trabajó Murchison las rocas dominantes son limolitas y areniscas calcáreas ricas en braquiópodos correspondientes a facies marinas relativamente someras, las que forman suaves escarpas como la denominada *Wenlock Edge*, intercaladas con unidades

pelíticas que se localizan en las depresiones (Fig. 5.3). En cambio, hacia el norte, donde trabajó Sedgwick, la cuenca se profundiza y abundan las vaques y pelitas graptolíticas. Quizás por la escasez de graptolitos en sus perfiles, Murchison no advirtió el gran valor de estos organismos como fósiles guía. Los graptolitos fueron utiliza-

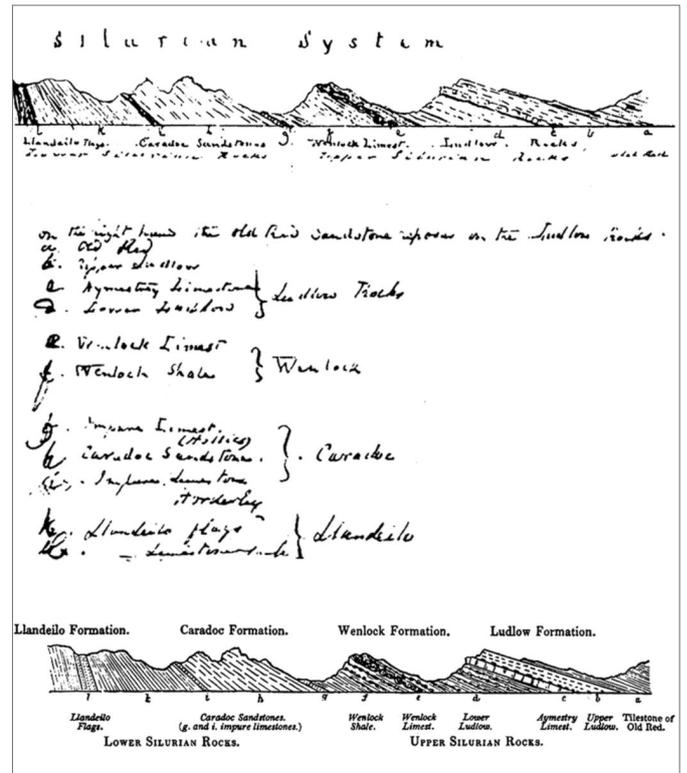


Figura 5.2. Esquema geológico realizado por Murchison alrededor del año 1836 en el que muestra la división del Sistema Silúrico en las 'formaciones' Wenlock y Ludlow.



Figura 5.3. Vista general de los afloramientos silúricos de Wenlock Edge, en Shropshire, en el suroeste de Inglaterra. La escarpa está formada por limolitas calcáreas del Silúrico Medio (Wenlockiano).

dos exitosamente por Lapworth unos años después para diferenciar un nuevo sistema, el Ordovícico, e incluir en él la mitad inferior del ‘Silúrico’ de Murchison. Es evidente que las diferencias litofaciales y faunísticas entre el norte y el sur de Gales debieron dificultar las correlaciones y fueron en gran medida la causa de la falta de acuerdo entre estos dos geólogos ingleses. El valor bioestratigráfico de los graptolitos es tal que tanto la base del Sistema Silúrico como la del Devónico se definen actualmente mediante estos fósiles, al igual que los límites de las cuatro series del Silúrico (Fig. 5.4).

La base del **Sistema Silúrico** fue definida en la sección de Dob’s Linn, en Escocia, y se la hizo coincidir con la primera aparición del graptolito *Parakidograptus ascensus*. La edad del límite con el Ordovícico ha sido estimada en alrededor de 444 Ma y la duración total del sistema es de 24,6 Ma. Las secciones tipo de las tres primeras series del Silúrico (Llandoveryano, Wenlockiano y Ludlowiano) están en el sur de Gales y en el sudeste de Inglaterra (región de Shropshire), todas dentro del antiguo continente de Avalonia. La cuarta serie, en cambio, no pudo definirse allí debido a que el Silúrico culmina con facies litorales, mixtas y continentales cuyos fósiles no permiten correlaciones precisas. Lo mismo ocurre con el límite Silúrico/Devónico, representado en Inglaterra por conglomerados y areniscas rojas continentales del Downtoniano (*Old Red Sandstone inferior*), las que yacen en fuerte discordancia angular sobre el Silúrico (Fig. 5.14). Estos marcados contrastes de facies y la discordancia mencionada son producto de la orogenia Caledónica que afectó fuertemente las Islas Británicas. Por esta razón, la cuarta serie silúrica se designó en la cuenca de Praga, República Checa, donde afloran secuencias marinas continuas del Silúrico hasta el Devónico Medio, por lo que también se definió allí el límite entre los sistemas Silúrico y Devónico. Hay dos aspectos clave que llevaron a elegir esta región: primero, las unidades estratigráficas no fueron afectadas por la orogenia Caledónica y lo fueron sólo ligeramente por la orogenia Hercíni-

	SERIES	PISOS
419,2	PRIDOLIANO	
423,0		Ludfordiano
	LUDLOWIANO	Gorstiano
427,4		Homeriano
	WENLOCKIANO	Sheinwoodiano
433,4		Telychiano
	LLANDOVERIANO	Aeroniano
		Rhuddaniano
443,8		

Figura 5.4. Subdivisión del Sistema Silúrico y edades absolutas de los límites de las series (en millones de años) de acuerdo al cuadro cronoestratigráfico global de 2018 publicado por la Comisión Internacional de Estratigrafía (www.stratigraphy.org)

ca; segundo, las facies típicas de esta región (‘facies bohémicas’) son pelitas calcáreas y calizas laminadas ricamente fosilíferas depositadas en un ambiente de plataforma marina, sin interrupciones en la sedimentación ni bruscos cambios de facies. Allí, la última serie del Silúrico fue denominada Pridoliano por estar definida en la Formación Pírdoli (Fig. 5.5).

El **Sistema Devónico** (Fig. 5.6) también surgió luego de intensos debates entre los geólogos ingleses (Rudwick, 1979). En el condado de Devonshire, al norte del canal de Bristol, afloran lutitas con restos de plantas seguidas de areniscas con fósiles marinos, las que yacen por debajo de los ‘niveles con carbón’ (el ‘Carbonífero’).

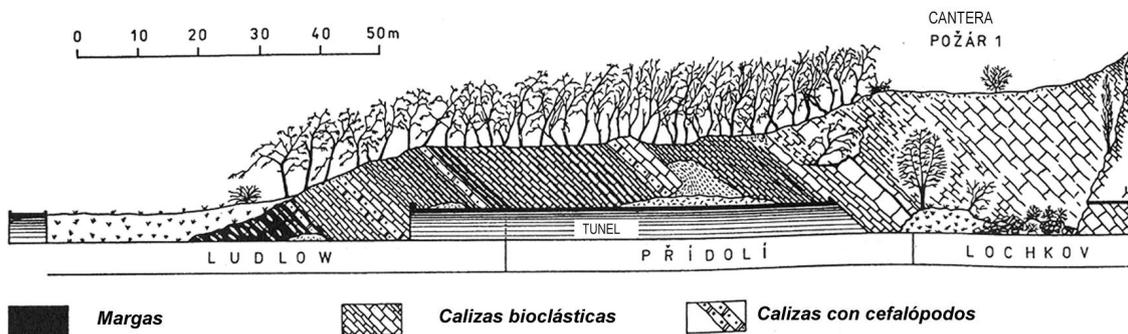


Figura 5.5. Perfil estratigráfico de Požár 1 donde se definió el estratotipo de límite global de la Serie Pridoliana (simplificado de Kříž, 1998).

	SERIES	PISOS
DEVÓNICO	SUPERIOR	Fameniano
		Frasniano
	MEDIO	Givetiano
		Eifeliano
	INFERIOR	Emsiano
		Pragiano
		Lochkoviano
358,9		
382,7		
393,3		
419,2		

Figura 5.6. Subdivisión del Sistema Devónico y edades absolutas de los límites de las series (en millones de años).

Al principio fueron interpretadas por la elite geológica inglesa como la parte basal del Carbonífero (facies *culm*), pero William Lonsdale, en 1837, advirtió que los fósiles de esas capas eran intermedios entre los fósiles silúricos de Murchison y los del Carbonífero, por lo que dedujo que estas rocas debían ser equivalentes de las Viejas Areniscas Rojas de Gales aflorantes al otro lado del canal de Bristol. También notó que en algunos perfiles estos niveles marinos se intercalaban con areniscas rojas. Luego de arduas discusiones, Sedgwick y Murchison adhirieron finalmente a las ideas de Lonsdale y, en 1839, propusieron formalmente el nuevo Sistema Devónico. Años después se reconocieron rocas calcáreas marinas equivalentes al Devónico inglés en Europa continental, en particular en el Macizo Ardeno-Renano de Alemania (la *Eifeler Kalk*), Francia y Bélgica. De hecho, varios geólogos europeos como Roemer, Sandberg y Dumont denominaron a estos estratos con el término ‘Renano’ (*Rheinisch*) propuesto por el geólogo alemán Beyrich en 1837, dos años antes de que Sedgwick y Murchison acuñaran el término Devónico, que finalmente se impuso.

Como dijimos, el límite Silúrico/Devónico se definió en la cuenca de Praga y está marcado por la primera aparición (FAD) de *Monograptus uniformis* (Fig. 5.7). La edad de la base del Devónico ha sido estimada por dataciones isotópicas en alrededor de 419 Ma y la duración total del sistema es de algo más de 60 Ma. A diferencia del Silúrico, las series del Devónico no tienen nombre propio: se las denomina Inferior, Medio y Superior y comprenden un total de siete pisos. Los dos primeros (Lochkoviano y Pragiano) tienen sus estratotipos en la cuenca de Praga, mientras que los cinco restantes están repartidos en diversas regiones del mundo (Marruecos,

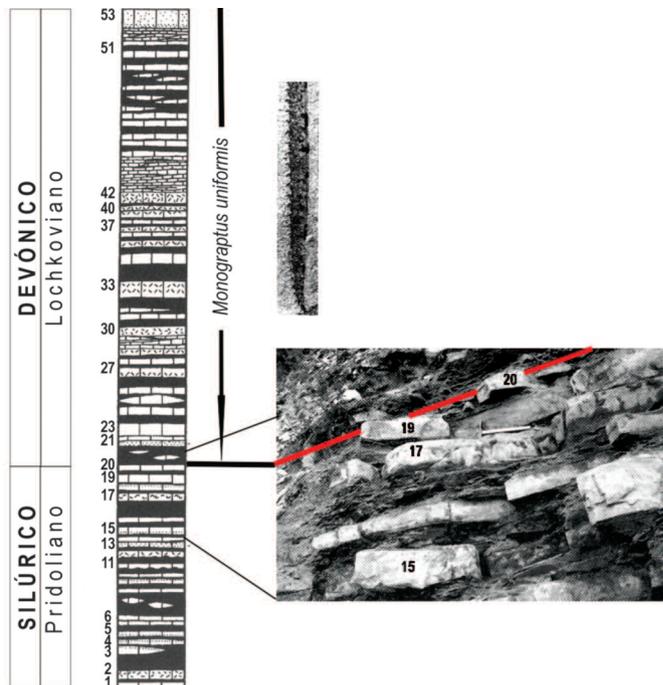


Figura 5.7. Columna estratigráfica de la localidad de Klonk, al oeste de Praga, donde se definió el límite entre los sistemas Silúrico y Devónico (techo de la capa 20), coincidente con la primera aparición del graptolito *Monograptus uniformis*.

Alemania, Francia, Uzbekistán). En todos los casos sus límites se fijaron mediante conodontes. Esto se debe a que, luego de la extinción de los graptoloides en el Devónico Temprano, los conodontes pasaron a ser los mejores fósiles guía, seguidos por los quitinozoos (Fig. 5.8). Para estos pisos se retuvieron los nombres de la región alemana de Renania, como el Emsiano y Eifeliano (este último denominado Coblenziano por los geólogos franceses y belgas), y los de la región Franco-Belga de las Ardenas, como el Givetiano, Frasniano y Fameniano (Fig. 5.6), reflejando el excelente desarrollo del sistema en Europa continental (ver § 5.6).

5.3 MODELOS PALEOGEOGRÁFICOS Y PALEOCLIMÁTICOS GLOBALES

Como se mostró en el capítulo anterior, en el Ordovícico Tardío el polo Sur estaba situado en el noroeste de África. De acuerdo a los datos paleomagnéticos, durante el Silúrico Medio (Wenlockiano) el polo Sur se habría ubicado sobre el centro de América del Sur, indicando que Gondwana en su conjunto derivó a través del mismo más de 2500 km y comenzó a ‘asomar’ en el otro hemisferio (Fig. 5.9). Esta deriva desplazó el norte de Gondwana hasta cerca de los 30°S, dentro de la franja subtropical, mientras que la mayor parte de América del Sur (excepto Colombia y Venezuela) quedó comprendi-

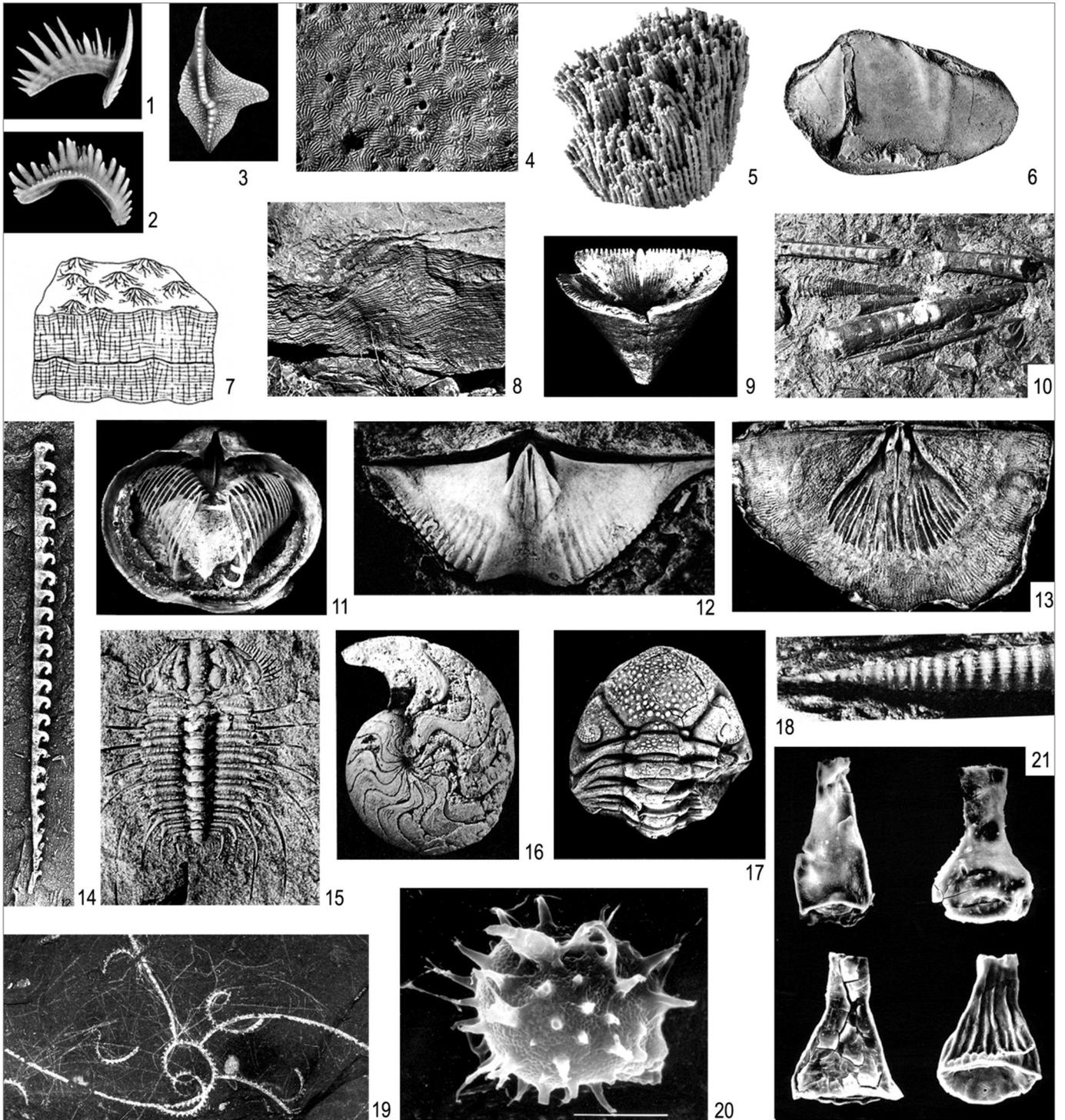


Figura 5.8. Fósiles marinos típicos del Silúrico y Devónico. 1, 2, 3. Distintos elementos del conodonte *Palmatolepis*, del Devónico Superior (Frasniano). 4. Superficie del coral tabulado *Phillipsastrea*, Devónico de Marruecos; 5. Colonia de corales tabulados; 6. *Nuculites*, bivalvo del Silúrico y Devónico de la Precordillera argentina; 7. Reconstrucción de un porífero estromatoporóideo; 8. Estromatoporóideo del Devónico de Marruecos; 9. *Calceola sandalina*, coral rugoso del Devónico Medio de Francia; 10. Nautiloideos ortocónidos alineados por las corrientes, Silúrico superior, cuenca de Praga; 11. Braquiópodo espiriférido con el braquidio espiralado preservado; 12. *Mediospirifer spinosum*, braquiópodo espiriférido del Devónico de la Sierra de Perijá, Venezuela; 13. *Mesoleptostrophia casteri*, braquiópodo estrofoménido del Devónico de la Sierra de Perijá, Venezuela; 14. *Monograptus* sp., Llandoveryano; 15. *Miraspis mira*, trilobite del Llandoveryano de la cuenca de Praga; 16. *Holzapfeloceras*, amoniteo del Devónico de los Apalaches (de House, 1978); 17. *Phacops* sp., Devónico; 18. *Viriatellina hercínica*, tentaculídeo del Devónico de Alemania; 19. *Cyrtograptus murchisoni*, monograptídeo del Silúrico de la cuenca de Praga; 20. *Gorgonisphaeridium*, acritarca del Devónico; 21. Quitinozoos del Silúrico Inferior de la Sierra de Zapla, Argentina.

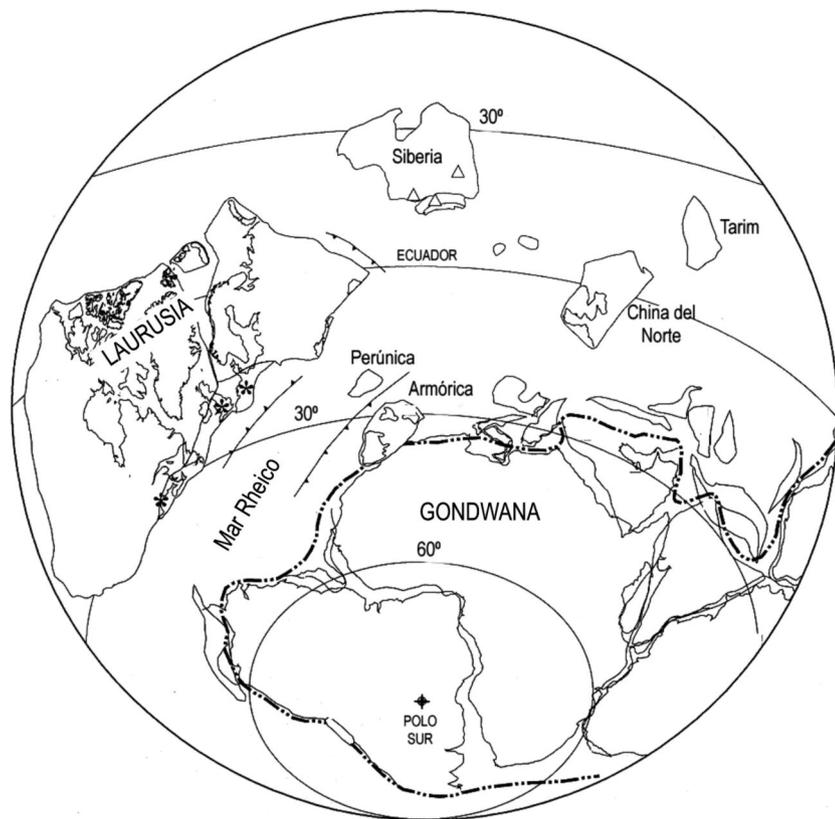


Figura 5.9. Mapa paleogeográfico del Silúrico (simplificado de Cocks y Torsvik, 2002).

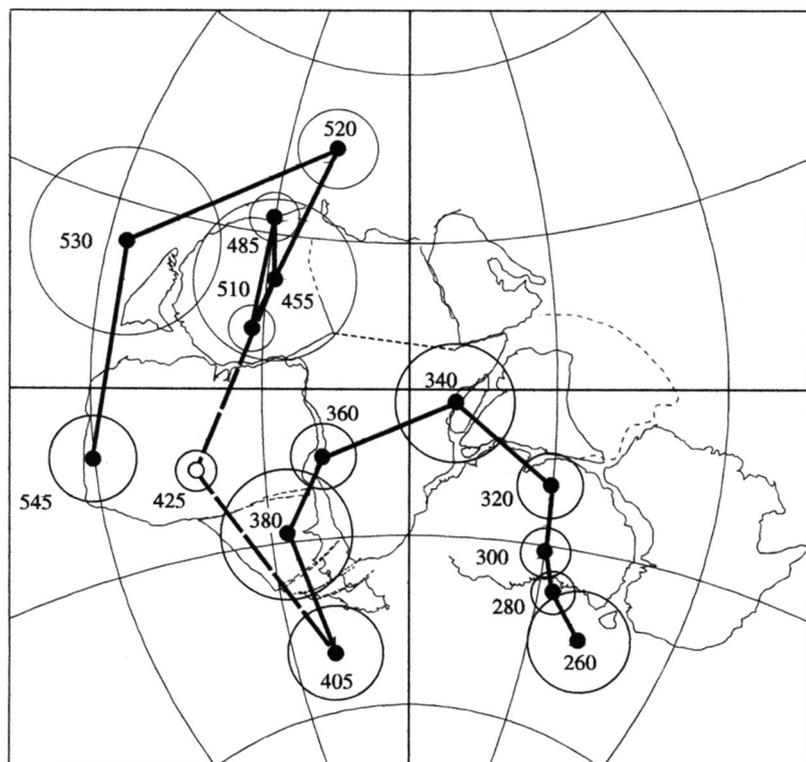


Figura 5.10. Curva de deriva polar aparente de Gondwana desde el Cámbrico hasta el Pérmico (de McElhinny et al., 2003).

da en latitudes mayores de 50°. La curva de deriva polar aparente de Gondwana (Fig. 5.10) muestra que a fines del Silúrico o principios del Devónico el polo Sur habría estado en el extremo de la Patagonia o sobre el Pacífico Sur. Un polo magnético del Silúrico Inferior obtenido en el norte de Argentina (Sierra de Zapla) indica incluso una posición mucho más 'austral', cerca del polo actual, lo que implica que en ese momento América del Sur (y el conjunto de Gondwana) habría ocupado latitudes más bajas de lo que indican otros datos (Conti y Rapalini, 1993). Este dato, sin embargo, resulta incongruente con otros polos de África y Australia, por lo que esta anomalía podría ser producto de una remagnetización triásica. Hacia fines del Devónico Sudamérica se desplazó oblicuamente a través del polo Sur, que quedó ubicado cerca del contacto entre los continentes africano y americano o directamente sobre África central (Fig. 5.12) (McElhinny et al., 2003; Torsvik y Cocks, 2004; Rapalini, 2005; Cocks y Torsvik, 2006). Este desplazamiento aparente del polo estuvo relacionado con un movimiento de rotación en sentido horario del conjunto de Gondwana (comparar los mapas del Silúrico y Devónico), de modo que América del Sur derivó progresivamente a latitudes más bajas, movimiento que se acentuó durante el Permo-Carbonífero.

La posición del polo Sur sobre la región central de Sudamérica en el Paleozoico medio no está acompañada de evidencias de englazamiento generalizado. Las rocas sedimentarias, sin embargo, son enteramente clásticas y los indicadores de clima templado/cálido (calizas, evaporitas) están ausentes. Trabajos recientes han reflatado la idea vigente desde hace más de 30 años de que los extensos depósitos de diamictitas de Perú (Formación San Gabán), Bolivia (Formación Cancañiri) y noroeste de Argentina (Formación Zapla) son, al menos en parte, del Silúrico Inferior (Fig. 5.11). Si bien los registros de trilobites y braquiópodos indican una edad Hirnantiana, los quitinozoos recuperados en varias localidades bolivianas y en la Sierra de Zapla de



Figura 5.11. Grandes bloques en la diamictita glacial de la Formación Cancañiri cerca de la localidad de Lampaya, Bolivia (de Díaz-Martínez y Grahn, 2007).

Argentina favorecen una edad llandovertiana (Grahn y Gutiérrez, 2001). Algunos han sostenido que estas diamictitas son producto de remoción en masa en un sistema de plataforma con alta tasa de sedimentación (Boso, 1996), aunque la mayoría opina que son de origen glacial y fueron depositadas directamente a partir de la fusión del hielo (Schönian, 2003; Schönian y Egenhoff, 2007). Para otros, los clastos facetados y estriados así como los grandes bloques de rocas ígneas, si bien son claramente glaciogénicos, no yacen *in situ* sino que fueron transportados y resedimentados en una cuenca marina profunda, tal como lo revelan las estructuras producidas por flujos de gravedad (Rodrigo et al., 1977; Marocco, 1978; Díaz-Martínez, 1997; Díaz-Martínez y Grahn, 2007; Benedetto et al., 2015). En este caso, los sedimentos glaciales habrían sido acarreados por ríos o glaciares hasta la costa y luego redepositados en la plataforma durante el Rhuddaniano/Aeroniano. A la luz de estos procesos, las dudas acerca de la edad primaria de las diamictitas no se despejan totalmente. Dada la presencia de microfósiles ordovícicos reciclados junto a formas silúricas cabe la posibilidad de que las diamictitas sean realmente del Hirnantiano y la edad Silúrica corresponda al momento de su redepositación. El hallazgo de una fauna hiranntiana *in situ* en el tope de la Formación Zapla corrobora la edad ordovícica tardía de las diamictitas, al menos en las Sierras Subandinas del Noroeste de Argentina (ver Capítulo 4).

En Brasil se han detectado al menos cuatro pulsos de glaciación en las cuencas de Amazonas y Parnaíba. El primero de ellos sería equivalente a la glaciación del Hirnantiano pero los subsiguientes habrían tenido lugar durante el Llandovertiano, alcanzando incluso el Wenlockiano inferior (Grahn y Caputo, 1992). En el sector norte de la cuenca de Amazonas se reportaron recientemente dos niveles de diamictitas glaciocósmicas

en la Formación Trombetas las que de acuerdo a los datos palinológicos son del Llandovertiano (Rincón Cuervo et al., 2018).

En el Devónico Superior hay claras evidencias de sedimentación glacial en las cuencas de Amazonas y Parnaíba (Fig. 5.12) (Crowell, 1983; Caputo y Crowell, 1985; Streele et al., 2000), en el altiplano de Bolivia (Isaacson et al., 1999, 2008) y en el oeste de Argentina (Astini y Ezpeleta, 2008). Esto testimonia que Sudamérica se mantuvo en una posición circumpolar durante el Paleozoico medio (Fig. 5.14). El Devónico Tardío, además, coincidió con un enfriamiento a escala global, como lo prueba el registro de diamictitas glaciales y laminitas glaciocósmicas en los Apalaches, un claro relicto de glaciación de montaña en Laurentia, un continente emplazado a bajas latitudes. Además, estos depósitos

glaciogénicos son contemporáneos con facies marinas regresivas e incisión de valles fluviales en otros sectores de la cuenca Apalachiana, en consonancia con una caída generalizada del nivel del mar (Brezinski et al., 2008). La ausencia de evidencias de glaciación durante el largo intervalo que media entre la ‘Glaciación Cancañiri’ y el Devónico Superior es un problema no resuelto, aunque es probable que esto se deba al clima inusualmente cálido que prevaleció durante fines del Silúrico y gran parte del Devónico, como veremos más adelante (§ 5.8).

A escala global, las variaciones climáticas en el transcurso del Silúrico son aún poco comprendidas, pero un número creciente de trabajos, sobre todo de quimioestratigrafía, están demostrando que en este período hubo marcados cambios climáticos (y también bióticos), lejos de la idea prevaleciente diez años atrás de que fue



Figura 5.12. Pavimento estriado preservado en estratos subhorizontales de la Formación Cabeças del Devónico Superior (Fameniano) en la cuenca de Parnaíba del norte de Brasil (de Streele et al., 2000).

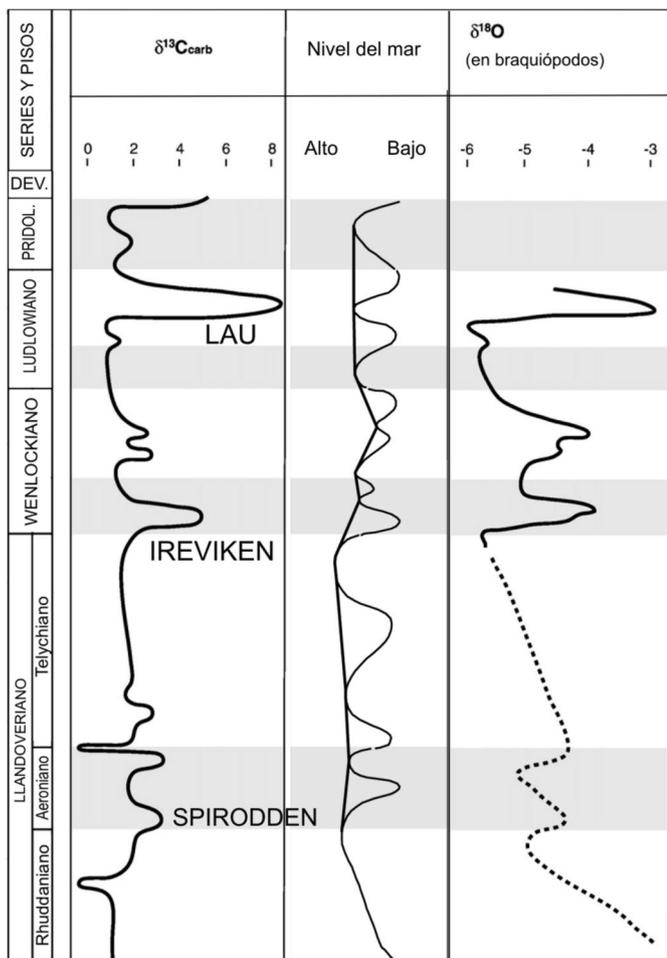


Figura 5.13. Curvas de relaciones isotópicas del carbono y oxígeno comparadas con la curva de variación del nivel del mar elaborada por Johnson et al. (2010). Datos isotópicos tomados de Munnecke et al. (2010).

cálido y estable. En realidad, los episodios glaciales comenzaron en el Ordovícico Superior, más exactamente en el Katiano, tuvieron un clímax a fines del Hirnantiano y prosiguieron con distinta magnitud durante el Silúrico (Loydell, 2007; Cramer y Munnecke, 2008; Lehnert et al., 2010, entre otros). En la curva de variaciones del nivel del mar del Silúrico se han reconocido entre 8 y 10 intervalos de nivel bajo alternantes con otros de mar alto, con un promedio de duración cercano a los 2 Ma. (Fig. 5.13). Se calcula que los ascensos eustáticos mayores fueron del orden de 60 metros, como el que se produjo al finalizar la glaciación del Hirnantiano. Los descensos del nivel del mar se los ha vinculado con el crecimiento del casquete glaciario de Gondwana. A modo de ejemplo, durante el denominado *evento Ireviken* (definido en Báltica), del Wenlockiano inferior, la temperatura del agua de mar descendió alrededor de 6°C en las regiones subtropicales, dato calculado en base a la rela-

ción isotópica δO^{18} . Loydell (2007), basado en datos cronológicos poco concluyentes, postuló que las diamictitas de la Formación Cancañiri serían producto de esta glaciación. Lo que resulta llamativo es que muchas de estas caídas coinciden con excursiones positivas de la curva del δC^{13} y con crisis de diversidad en graptolitos y conodontes. A mediados del Wenlockiano hay otra excursión positiva del δC^{13} asociada a una abrupta reducción de la diversidad de los graptolitos, conocida como la *Grossen Krise* (gran crisis). Por último, a fines del Ludlowiano (Silúrico Superior), tuvo lugar el *evento Lau*, reconocido a nivel global por una marcada excursión positiva de la curva isotópica del carbono (Fig. 5.12). En la plataforma carbonática de la isla de Gotland (Suecia), donde fue definido, el evento Lau está marcado por superficies de discontinuidad sedimentaria, influjo clástico en la cuenca, proliferación de estromatolitos y extinciones menores entre los braquiópodos y conodontes (Calner y Eriksson, 2006). Según Loydell (2007), estas excursiones positivas fueron determinadas por la gran cantidad de carbono orgánico que pudo permanecer enterrado en los fondos marinos debido a la pobre oxigenación de los océanos (las facies de pelitas negras con graptolitos son muy frecuentes en el Silúrico), situación que se revirtió con la progresiva ventilación de los océanos en tiempos postpaleozoicos, analizada en el clásico trabajo de Berry y Wilde (1978).

Avalonia se separó del norte de Gondwana a principios del Ordovícico y derivó hacia latitudes más bajas transponiendo los 30°S a principios del Silúrico. Al cerrarse el Mar de Tornquist, Avalonia colisionó oblicuamente con el oeste de Báltica (Torsvik y Rehnström, 2003; Cocks y Torsvik, 2005). Las bentonitas potásicas del Ordovícico Tardío (Sandbiano) que cubren ese sector de Báltica provendrían del volcanismo relacionado con la subducción del fondo oceánico debajo de Avalonia, aunque en el borde este de Laurentia también hay extensos depósitos de cenizas volcánicas de edad similar (Huff et al., 1995). La prueba de que Avalonia y Báltica se integraron en un único bloque continental desde el Silúrico Temprano es que a partir de ese momento muestran un mismo patrón de deriva polar aparente (Fig. 1.59). Este nuevo continente se aproximó gradualmente a Laurentia a medida que el Océano Iapetus se consumía en la zona de subducción inclinada debajo de Laurentia y, en el Silúrico Medio, Báltica/Avalonia y Laurentia finalmente se amalgamaron formando el extenso continente de **Laurusia** (Fig. 5.14). El resultado de esta colisión es la **orogénia Caledónica**, durante la cual se generaron los caledónides del sur de Inglaterra e Irlanda y los caledónides escandinavos en la región báltica (orogénia Escándica). Esto produjo un enorme influjo de materiales clásticos desde las montañas

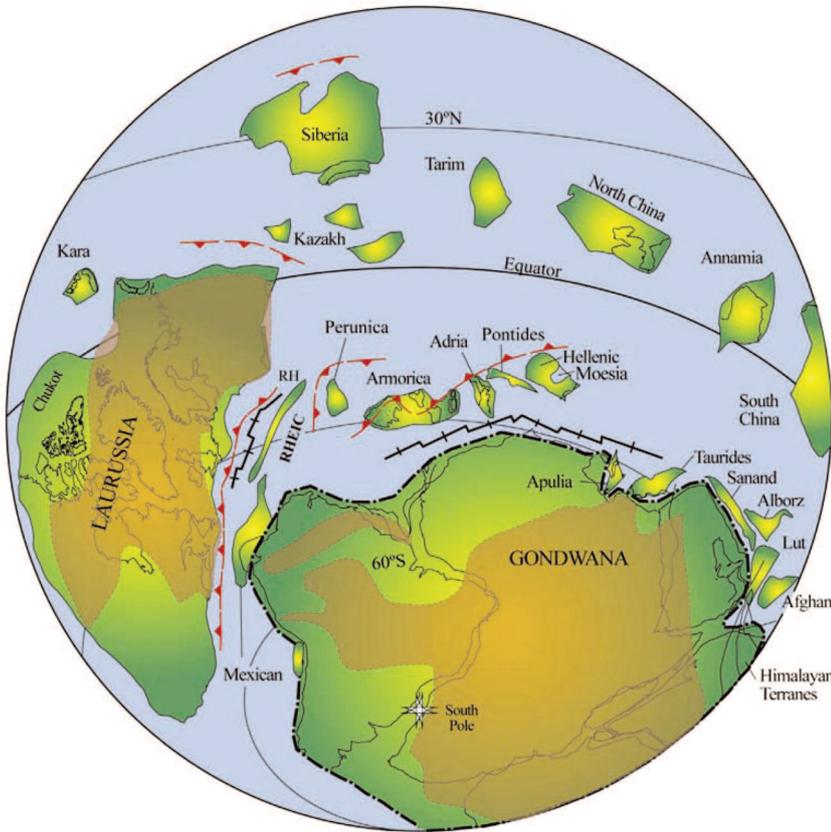


Figura 5.14. Mapa paleogeográfico del Devónico (Emsiano, 400 Ma) En ocre, tierras emergidas. En Laurussia corresponden al continente de las Viejas Areniscas Rojas (ver § 5.5) (modificado de Torsvik y Cocks, 2002, 2004 y Cocks y Torsvik, 2006).

emergentes, cuyo registro puede seguirse desde Groenlandia y noreste de Canadá hasta el norte de Europa. Esta vasta área emergida (Fig. 5.14) suele recibir el nombre de Continente de la **Viejas Areniscas Rojas** (§ 5.5).

En contraste, la plataforma báltica (formada por la región situada al este de Oslo, Isla de Gotland, Estonia, Lituania y el sector de Rusia que bordea al Mar Báltico), más próxima al escudo, escapó a esta deformación y permaneció cubierta por un mar somero y relativamente cálido. Su localización cercana a los 15°S favoreció el depósito de calizas ricamente fosilíferas que incluyen construcciones biohermales. Después de la colisión, Laurussia derivó rápidamente hacia el sur a medida que rotaba en sentido antihorario. Esto, sumado al movimiento inverso de Gondwana, determinó que a mediados del Devónico América del Norte quedara enfrentada al noroeste de Sudamérica, aunque separada por un remanente del Mar Rheico (Fig. 5.14). La magnitud de este brazo oceánico es controvertida. Algunas reconstrucciones basadas en datos paleomagnéticos (McElhinny et al., 2003) muestran un Mar Rheico relativamente ancho y con tendencia a

ampliarse hasta fines del Devónico, para contraerse recién en el Carbonífero. Este escenario, sin embargo, no explica la gran similitud de las faunas marinas de las cuencas Apalachiana y Colombo-Venezolana a partir del Devónico Inferior y mucho menos la dispersión a Laurussia de ciertos placodermos de agua dulce endémicos de Gondwana (Venezuela, Turquía, Australia) cerca del límite Frasniano/ Fameniano (Young et al., 2000; Young, 2005) (ver § 5.10). También es llamativa la presencia común en Bolivia/Brasil y Laurussia de palinomorfos del tipo de las heterosporas, que pertenecen a protogimnospermas de porte arbóreo (Le Hérissé, 2001; Troth et al., 2010).

Otro aspecto que ha suscitado debates es el momento en que Armórica y el conjunto de microplacas que forman parte actualmente de Italia, Grecia y Turquía (Adria, terreno Helénico, Moesia, Póntides, etc.) se desprendieron del norte de Gondwana. De acuerdo a Robardet (2003), los datos paleomagnéticos que sustentan a Armórica como un terreno independiente de Gondwana son contradictorios. Por el contrario, las evidencias paleoclimáticas y biogeográficas indican que su separación fue más tardía (fines del Devónico) (Fig. 5.14).

Incluso, es posible que el brazo de mar que se supone separó estos microcontinentes de Gondwana (proto-Mediterráneo, Mar Mesoeuropeo, entre otras denominaciones) no haya existido o haya sido tan angosto que no es posible detectarlo mediante datos paleomagnéticos. De lo que no hay duda, de acuerdo a los datos geológicos y estructurales, es que el orógeno Varísico es el resultado de la colisión de uno o más bloques continentales contra el margen sur de Europa (Franke, 2000; Matte, 2001; Torsvik y Cocks, 2004; Cocks y Torsvik, 2006).

5.4 EL CIERRE DEL IAPETUS Y EL ORÓGENO CALEDÓNICO-APALACHIANO

La deformación producida por el cierre del Iapetus afectó no sólo el norte de Europa sino su contraparte Lauréntica, desde Terranova hasta el sur de los Apalaches (Fig. 4.28). Ya vimos en el capítulo anterior que la región de Avalon, al oeste de Terranova, es un fragmento exótico acrecionado al margen de Laurentia, al igual que otras regiones del margen atlántico situadas más al

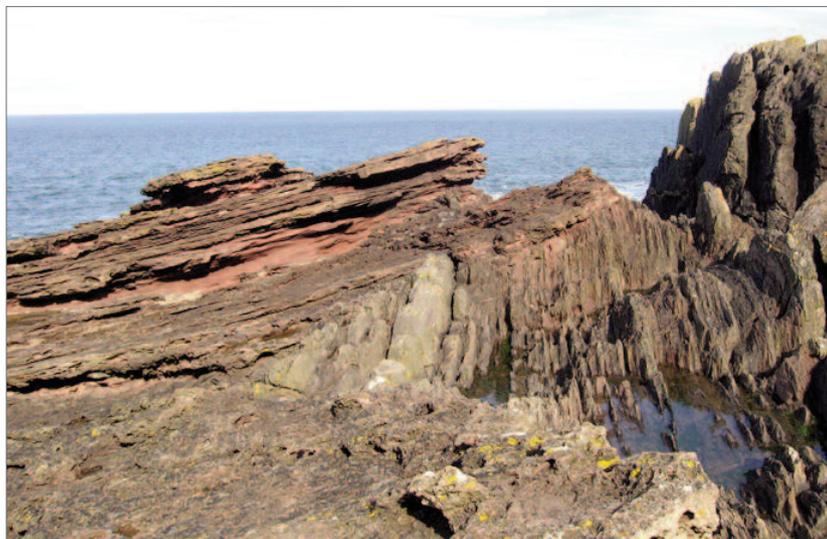


Figura 5.15. Contacto discordante entre las areniscas continentales del *Old Red Sandstone* superior (Devónico) y las areniscas y pelitas subverticales del Silúrico marino, Siccar Point, costa sur de Inglaterra.

sur, como Nueva Brunswick, Maine y el terreno Carolina. Si bien la colisión de Avalonia se inició a fines del Ordovícico, durante parte del Silúrico el Iapetus puede haber persistido como un océano remanente, reteniendo incluso parte del fondo oceánico original. La intensa compresión producida por la colisión final produjo la deformación de las sucesiones marinas del Paleozoico inferior de las Islas Británicas. Esta discordancia está magníficamente expuesta en los acantilados de Siccar Point, en el sur de Inglaterra (Fig. 5.15) y en ella se basó en concepto de *discordancia angular*.

La dinámica de la zona de cierre debió ser muy compleja pues involucró la colisión de arcos volcánicos. Además, la zona de subducción se transformó en una zona de transcurrancia, como lo evidencian las zonas de cizalla sinistral presentes tanto en los Caledónides británicos como escandinavos. En las Islas Británicas el cierre oblicuo del Iapetus se tradujo en esfuerzos de transtensión, de desplazamiento de rumbo y de transpresión. Las áreas de mayor deformación fueron el norte de la península Escandinava y el norte de Escocia. En Escandinavia, el ciclo orogénico Caledónico es una sucesión de varios eventos tectónicos que culminaron con la orogenia Escándica, que abarcó desde el Silúrico Medio hasta el Devónico Temprano, causando extensos corrimientos, intrusión de granitos, volcanismo andesítico y

metamorfismo (Roberts, 2003; Dewey y Strachan, 2003). Las cuencas transtensionales tuvieron desplazamientos relativos de más de 700 km y en ellas se depositó la potente parte inferior del *Old Red Sandstone* (Silúrico-Devónico Inferior). La orogenia Acádica produjo transpresión, inversión del relieve y erosión parcial de esta secuencia continental (Soper y Woodcock, 2003).

En el margen noreste de **Laurentia** los corrimientos relacionados con la colisión causaron una rápida subsidencia por flexura y el desarrollo, durante el Llandoveryano y Wenlockiano, de una cuenca de antepaís en la que se depositaron turbiditas y otras rocas marinas de aguas profundas. Pero las consecuencias del cierre del Iapetus no sólo son palpables en el norte de los Apalaches. Desde hace varios años los geólogos norteamericanos notaron

que los Apalaches centrales y australes incluyen varias unidades tectoestratigráficas distintas (consideradas terrenos) separadas por grandes sistemas de fallas (Horton et al., 1989; Hatcher, 1989). Uno de ellos, el **terreno Suwanee**, localizado en el subsuelo de la península de Florida, está formado por rocas sedimentarias del Paleozoico inferior cuyos fósiles (bivalvos, trilobites) son semejantes a los del norte de África (Pojeta et al., 1976). Por otra parte, los datos paleomagnéticos indican una paleolatitud de 49°S, incompatible con la posición de Laurentia pero similar a la que tenía el norte de Gondwana en ese momento. Por ello, en los mapas paleogeográficos del Paleozoico se ubica a la península de Florida en la entrante delimitada por el NO de África y NE de Sudamérica. Como veremos más adelante, este terreno recién se acrecionó a Laurentia a fines del Paleozoico.

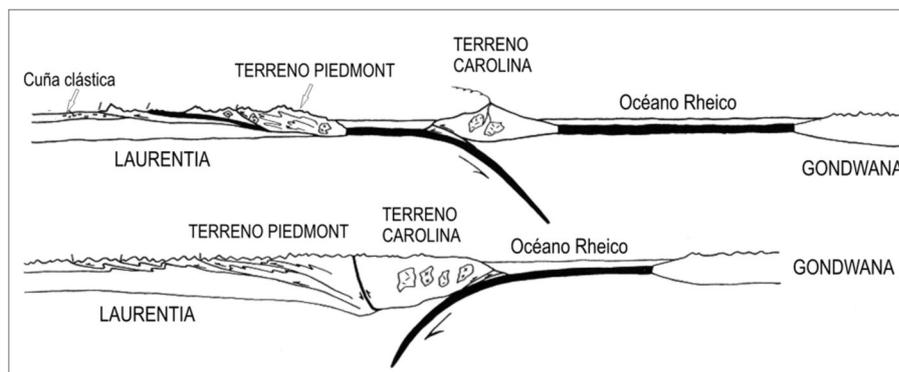


Figura 5.16. Aproximación (arriba) y colisión (abajo) del terreno gondwánico Carolina con el margen de Laurentia en el Devónico Tardío (orogenia Acádica) (simplificado de Hatcher, 1987).

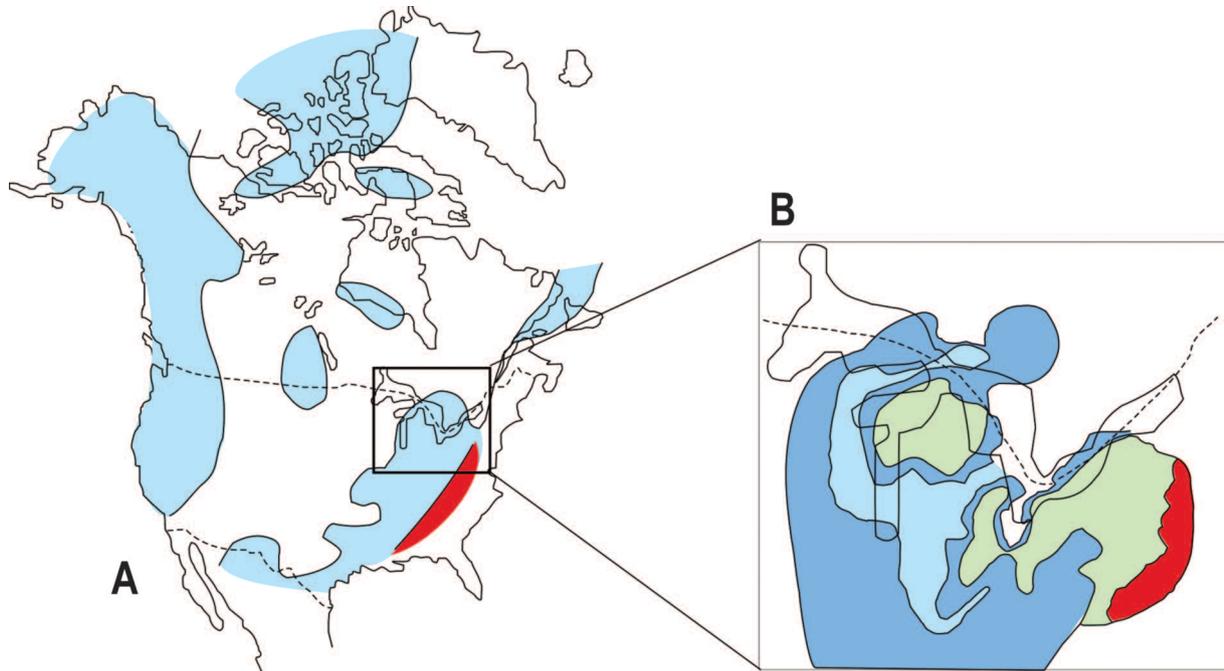


Figura 5.17. Transgresiones marinas (en azul) sobre Laurentia durante el Silúrico. En rojo, sedimentos continentales. Derecha, detalle de la cuenca restringida de Michigan mostrando arrecifes barrera (azul claro) y evaporitas (verde claro).

Otros terrenos alóctonos lo hicieron durante el Paleozoico medio, en respuesta al cierre del Iapetus.

De los numerosos terrenos que forman los Apalaches, el más conocido es el **terreno Carolina**, de posición análoga al terreno Avalon (y por ello denominado ‘terreno Avalon-Carolina’ por algunos autores). Está formado por rocas volcánicas de arco y plutones del Neoproterozoico/Cámbrico y por rocas marinas del Paleozoico inferior. El carácter ‘europeo’ o ‘norgondwánico’ de este terreno está dado por los trilobites del Cámbrico Medio encontrados en Carolina del Sur, los que tienen fuertes afinidades con las faunas de aguas frías de Armórica, Báltica y Perúnica (Bohemia), incluyendo el distintivo género *Paradoxides* (Samson et al., 1990). La edad de la acreción del terreno Carolina no es del todo clara, salvo que fue previa al Carbonífero y que, de acuerdo a los datos paleomagnéticos, para fines del Ordovícico ya debía estar relativamente cerca de Laurentia, por lo que su acreción puede haber ocurrido a comienzos del Silúrico, al igual que el terreno Avalon de los Apalaches canadienses (Hibbard et al., 2002). Otros autores, como Hatcher y Odum (1980), sostuvieron que existe una relación entre la orogenia Acádica del Devónico y la colisión del terreno Carolina (Fig. 5.16), lo que pone en evidencia que la historia acrecional de los Apalaches aún no está del todo resuelta.

La geología de los Apalaches centrales y australes se caracteriza por la fuerte impronta de la **orogenia Acádica**, escasamente documentada en el sector situado al

norte de Nueva Inglaterra. Los efectos de esta orogenia fueron metamorfismo de grado creciente hacia el este (en sentido de la zona colisional), magmatismo y fallamiento dúctil, aunque no se observan corrimientos hacia

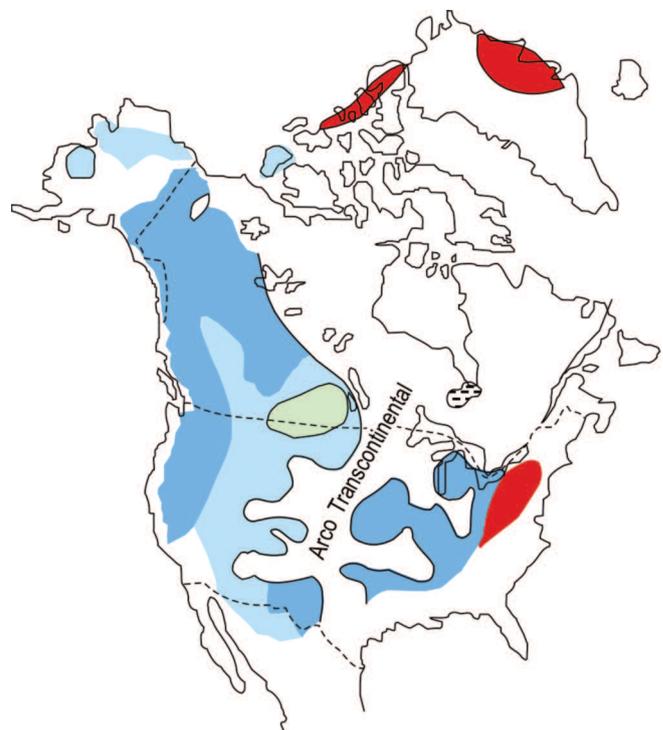


Figura 5.18. Transgresiones marinas (en azul) sobre Laurentia durante el Devónico. En rojo, sedimentos continentales. Verde claro, evaporitas.

el continente como los producidos durante las orogé-
nias Tacónica y Aleaniana, del Ordovícico y Paleozoico
tardío, respectivamente. En la región central y norte de
los Apalaches esta orogenia tuvo un fuerte impacto en la
estratigrafía y la configuración de las cuencas. Durante
el Silúrico, la única región topográficamente elevada de
Laurentia era la 'Tierra Tacónica', una cadena monta-
ñosa que se extendía a lo largo del margen oriental o 'atlán-
tico' (en la geografía actual), producto de la orogenia
Tacónica. El resto del continente eran tierras bajas que
fueron inundadas por mares someros cuya profundidad
no habría superado los 90 m (Johnson, 1987) (Fig. 5.17 A).
Por su posición periecuatorial, los depósitos son mayor-
mente calizas bioclásticas, aunque en la región próxima
al orógeno se tornan arenosos (Formación Tuscarora) y
luego pelíticos, con niveles de oolitas hematíticas y
chamoisíticas de gran importancia económica (Forma-
ción Clinton). El hierro de esta unidad provendría de la
meteorización de las zonas emergidas bajo un clima tropi-
cal o subtropical estacional, lo que produjo un gran
volumen de arcillas (caolinita) y óxidos de hierro hidra-
tados que fueron transportados al mar. La facies de are-
niscas ferríferas entrecruzadas corresponde a depósitos
de barras arenosas costeras y de tormenta. En estas
zonas de aguas agitadas se formaron las oolitas, a menu-
do alrededor de bioclastos, que luego fueron acarreadas
a aguas más profundas donde se habría completado la
transformación en hematita/chamoisita (Cotter, 1983).
Una de las cuencas más subsidentes fue la de Michigan,
en el noreste de los Estados Unidos. Allí, arriba de la For-
mación Clinton se depositaron las dolomías y calizas
de la Serie Niagariana (equivalente en gran parte al
Wenlockiano), las que forman los grandes saltos de las
cataratas del Niágara. Por encima del Niagariano es sor-
prendente el depósito de cerca de 750 metros de evapo-
ritas (halita, anhídrita), cuya formación se explica por la
fuerte evaporación del agua de mar en un clima tropical



Fig. 5.19. Arriba: Afloramientos del Grupo Hamilton (Lutita Marcellus) en la costa del Lago Erie en Pensilvania. Abajo: Braquiópodos en un afloramiento de la Lutita Marcellus de edad Eifeliana tardía y Givetiana.

árido. La concentración de sales en el agua fue inducida por la periódica restricción de la cuenca por los arrecifes que la bordeaban a modo de barrera (Fig. 5.17 B).

En la **cuenca apalachiana**, las condiciones marinas continuaron en forma ininterrumpida durante gran parte del Devónico, al igual que en el centro y oeste de Laurentia donde predominó la sedimentación carbonática (Fig. 5.18). En los

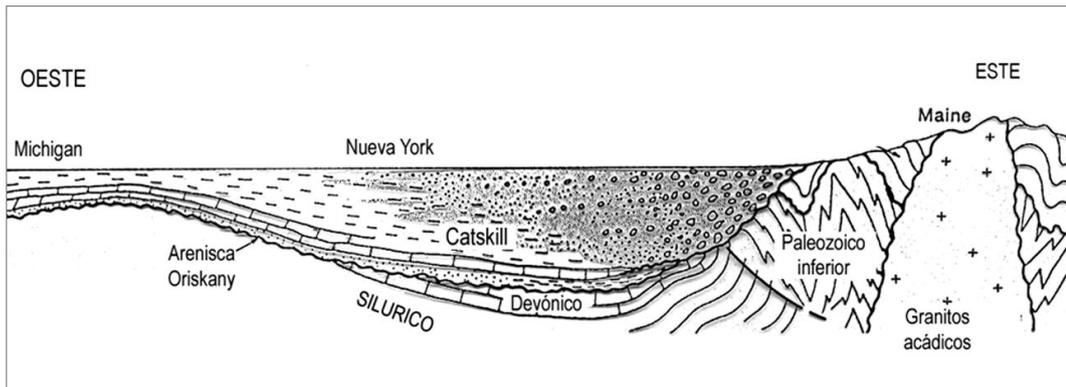


Figura 5.20. Corte estratigráfico de los Apalaches a la altura de Nueva York durante la deposición de la cuña clástica Catskill, en el Devónico Superior.

estados de Nueva York y Pensilvania la sucesión marina tiene más de 1500 m de espesor. Se inicia con la arenisca Oriskany y la caliza Onondaga seguidas por una potente unidad pelítica con algunas intercalaciones de caliza referida al Grupo Hamilton. El intervalo de pelitas oscuras (Formación Marcellus) contiene una gran variedad de fósiles (corales, braquiópodos, bivalvos, trilobites, equinodermos) que han servido para definir la provincia faunística Apalachiana (Fig. 5.19). Hacia arriba, gradan a facies deltaicas y continentales con las que se interdigitan hacia el este. Los mayores espesores se alcanzan en los Montes Catskill, cerca de Nueva York; de allí el nombre de Grupo Catskill asignado a esta enorme cuña clástica progradante desde el orógeno Acádico (Fig. 5.21).

La cuenca apalachiana estaba separada de la cuenca **Cordillerana** por una extensa dorsal denominada Arco Transcontinental (Fig. 5.20). Al oeste de la misma había un mar epicontinental donde se depositaron secuencias carbonáticas y de desarrollaron importantes construcciones arrecifales. Este sistema carbonático/arrecifal se extendió desde Nevada hasta las Islas Ellesmere, en el actual ártico canadiense, a lo largo de más de 5000 km. Muchos de estos arrecifes han sido exhaustivamente estudiados por ser importantes reservorios de petróleo.

5.5 EL CONTINENTE DE LAS VIEJAS ARENISCAS ROJAS, LAS PRIMERAS FLORAS TERRESTRES Y LA DIVERSIFICACIÓN DE LOS VERTEBRADOS

En la región adyacente al orógeno Caledónico-Apalachiano se acumularon potentes sucesiones terrígenas, mayormente continentales, producto de la erosión de las tierras emergidas durante la colisión, cuya edad abarca el lapso Silúrico Medio-Carbonífero basal. Sus afloramientos se extienden a través del noroeste de Europa (Noruega, Spitzbergen, Inglaterra, Escocia) y sobre el margen atlántico opuesto (este de Groenlandia, Canadá, este de América del Norte), donde se encuentran capas

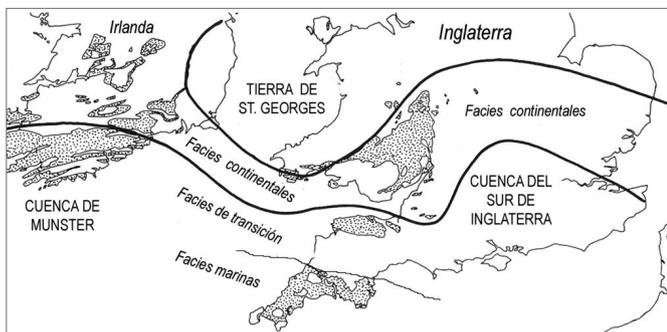


Fig. 5.21. Afloramientos (en punteado) y ambientes del Devónico del sur de Inglaterra.



Figura 5.22. Reconstrucción de un paisaje continental del Silúrico Tardío o Devónico Temprano (ilustración de Zdenek Burian).

rojas equivalentes. Como vimos en el punto anterior, los sitios donde estos estratos rojos fueron definidos – y también donde han sido más estudiados – son el sur de Inglaterra y Escocia (Allen, 1979). Allí la sedimentación no es continua sino que existe un importante hiato entre el *Old Red Sandstone* inferior y el ORS superior; este último ocupa un área mayor y traslapa rocas plegadas del Ordovícico y Silúrico, como puede verse en los acantilados de la costa sur de Inglaterra (Fig. 5.15). En el norte de Escocia, en la llamada cuenca Orcadiana, la sucesión alcanza espesores de hasta 7000 m y su relleno corresponde a una cuenca lacustre intermontana (de allí la riqueza de peces fósiles) formada por esfuerzos trans-tensionales. En los *Highlands* escoceses, situados algo más al sur, las areniscas rojas continentales se intercalan con grandes espesores de rocas volcánicas. Como muestra la Figura 5.21, las tierras emergidas estaban bordeadas por depósitos íntegramente continentales correspondientes a abanicos aluviales proximales (conglome-

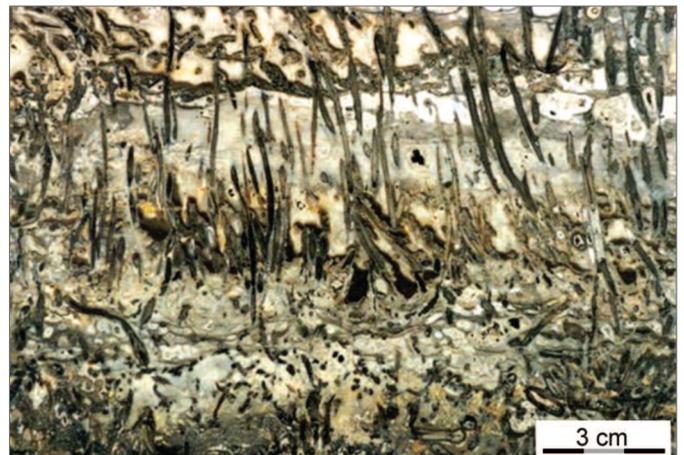


Figura 5.23. Bloque de chert pulido de la localidad de Rhynie en el que se observan las secciones transversales de numerosos ejemplares de *Rhynia* en posición de vida.

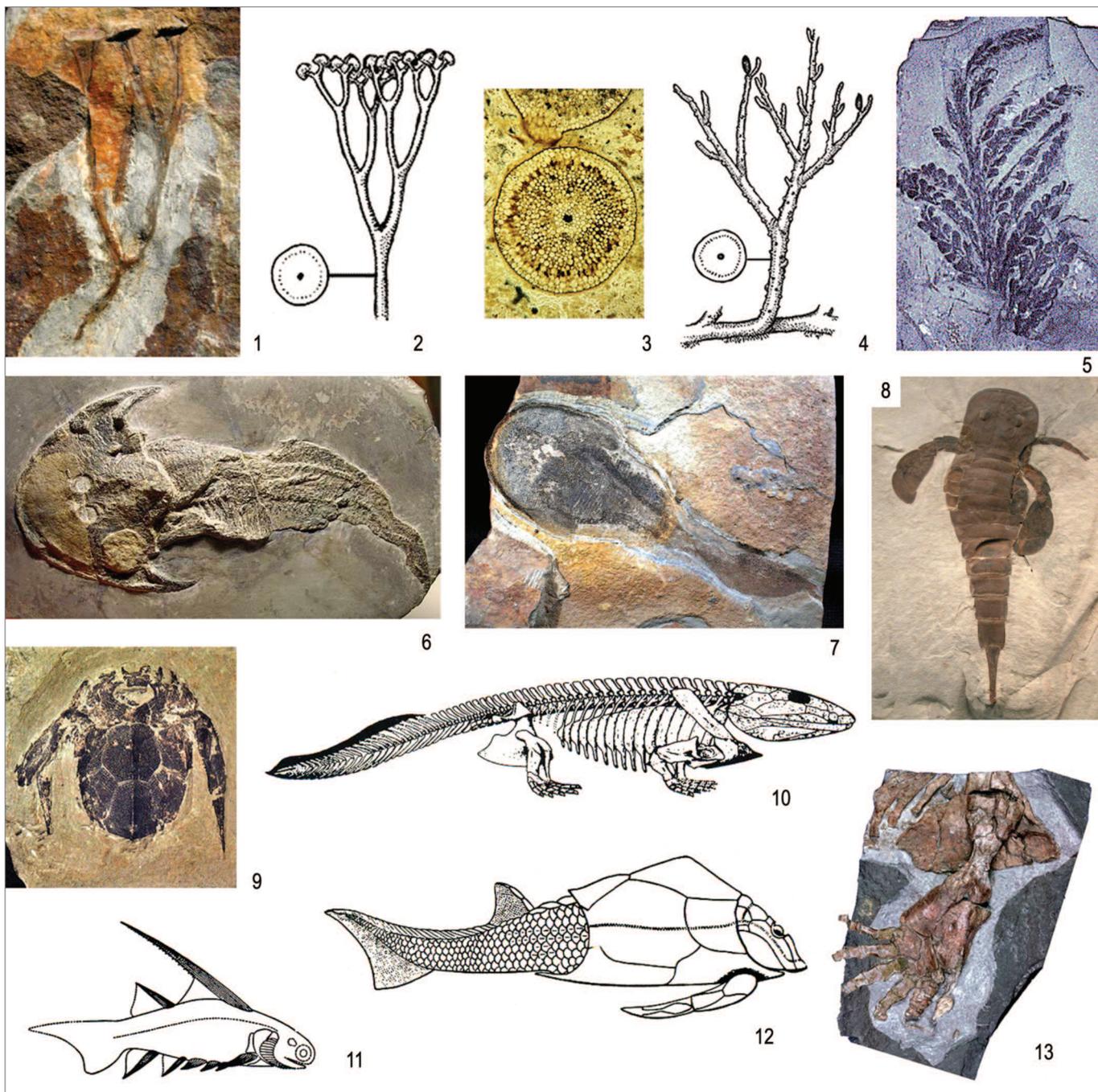


Figura 5.24. Biota continental del Paleozoico medio. 1, 2. *Cooksonia pertoni*, impresión en roca y reconstrucción, Devónico Inferior de Gales; 3, 4. *Rhynia*, corte transversal del tallo mostrando el sistema vascular y reconstrucción de la planta, localidad de Rhynie, Escocia (Devónico Inferior); 5. Fronda de *Archaeopteris*, helecho del Devónico Superior; 6. *Zenaspis*, agnato del Devónico; 7. *Atelelaspis*, agnato del Devónico; 8. *Eurypterus lacustris*, euriptérico del Devónico de Canadá; 9. *Bothriolepis*, placodermo del Devónico de Quebec, Canadá; 10. Esqueleto de *Ichthyostega*, anfibio primitivo del Devónico Superior de Groenlandia; 11. *Parexus*, pez acantodio del Devónico Inferior; 12. Reconstrucción de *Pterichtyodes*, placodermo del Devónico Medio; 13. Miembro anterior de *Ichthyostega*.

rados matriz/ soportados), abanicos distales (areniscas y limolitas ricas en trazas), barras de ríos entrelazados y ríos de alta sinuosidad (sucesiones estrato/grano decrecientes) en las que son frecuentes las concentraciones de restos óseos desarticulados de vertebrados diversos

(bone beds). Otros depósitos favorables para la fosilización, especialmente de plantas, son los de llanuras de inundación. También hay evidencias de lagunas semi-permanentes y ríos efímeros rodeados por depósitos eólicos, como cabría esperar en un clima semiárido tro-



Figura 5.25. Izquierda: Troncos *in situ* en las areniscas del Grupo Mimerdalen en Svalbard (Spitsbergen). A la derecha un tronco en posición de vida con las inserciones foliares preservadas.

pical, además de diversos niveles de paleosuelos (Allen, 1979; Wright y Marriott, 2007; Hillier et al., 2007). Hacia el sur, el aumento de la influencia marina está reflejado por diferentes pulsos transgresivos/regresivos que se suceden a lo largo de la secuencia. Las facies de transición incluyen depósitos de llanura de marea fangosa con restos de lingúlidos y de plantas, sucesiones arenosas granocrecientes con numerosas trazas y fósiles marinos fragmentados interpretadas como barras costeras. Más distalmente se depositaron facies marinas de plataforma con braquiópodos, corales, crinoideos y bivalvos similares a las que se encuentran en el condado de Devonshire en el sur de Inglaterra, donde se definió el sistema.

Los vastos depósitos continentales del Devónico encierran los testimonios de una incipiente **colonización de los continentes** (Fig. 5.22). En el norte de Escocia, al oeste de Aberdeen, hay un yacimiento excepcional de plantas primitivas, descubierto en 1912, que hizo famosa a la pequeña localidad de Rhynie, a la que hace referencia el género *Rhynia*. Las plantas están contenidas en la parte inferior del *Old Red Sandstone*, del Devónico inferior, en un nivel de chert (*Rhynie Chert*) en el que se han preservado en forma exquisita no sólo la morfología de las plantas sino también las delicadas estructuras internas de los tallos, como el sistema de conducción del agua (Figs. 5.23, 5.24). Además de *Rhynia*, la asociación incluye otros géneros de plantas primitivas (Rhyniophyta) tales como *Horneophyton*, *Aglaophyton* y *Asteroxylon*. Esta flora debió vivir en lagunas pantanosas formando una comunidad en la que participaron, además, hongos y variados artrópodos (crustáceos, miriápodos, arácnidos, hexápodos, ácaros, etc.). Es posible que la silicifica-

ción *in situ* de las plantas haya sido producida por rápidos influjos de agua rica en sílice proveniente de algún centro volcánico próximo, fenómeno que ocurre hoy en día en muchas zonas de aguas termales.

Estas primeras plantas terrestres eran pequeñas –su altura no excedía los 50 cm– y tenían tallos sin hojas y bifurcados, en cuyos extremos estaban los esporangios, que son las cápsulas que encierran las esporas. Se fijaban al sustrato por medio de una raíz muy sencilla o rizoma. *Rhynia* y *Horneophyton* poseían un conducto central por donde circulaban el agua y los nutrientes, estructura que sólo está presente en las plantas terrestres (Fig. 5.24, 3-4). En otras formas más primitivas, como *Aglaophyton*, este sistema de conduc-

ción no estaba aún bien definido, por lo que es posible que hayan estado emparentadas con los musgos. La planta vascular más antigua conocida es *Cooksonia*, (Fig. 5.24, 1-2) encontrada en capas del Silúrico Superior de varias regiones del mundo (Gales, Apalaches, este de Europa, Bolivia). En ningún ejemplar se han preservado los rizomas debido a que en todos los casos se trata de restos transportados. Estas plantas, sin embargo, no fueron las primeras en colonizar la tierra firme. Hay registros de esporas de plantas terrestres que se remontan al Ordovícico Medio, aunque esto no implica necesariamente la existencia de plantas vasculares (o traqueófitas). Lo más probable es que este tipo de esporas provengan de alguna forma emparentada con musgos del tipo de las hepáticas actuales (ver § 4.7). En lo que hay consenso es que la conquista del medio terrestre fue intentada a la vez por varios grupos y no todos tuvieron éxito. En su conjunto, estas floras del Silúrico-Devónico representan un grado evolutivo intermedio entre las algas, cuyo ciclo vital tiene lugar íntegramente en el agua, y las plantas definitivamente terrestres.

La transición a la tierra firme implicó una serie de importantes transformaciones anatómicas y funcionales, como el desarrollo de un tallo relativamente rígido (aparición del xilema) para mantener la planta erguida, una cutícula impermeable para evitar la pérdida de agua por evaporación, aunque con pequeñas perforaciones o estomas que se abren periódicamente para permitir el ingreso de CO₂ utilizado en la nutrición, un sistema de fijación al suelo (raíces o rizomas) y que además capta agua y sales, un sistema de transporte del agua a las células (sistema vascular) y, finalmente, un sistema de reproducción basado en esporas que pueden ser dispersadas

por el viento. Algunas plantas del Devónico Temprano desarrollaron pequeñas espinas en el tallo para aumentar la superficie de intercambio de gases con el aire. Las hojas aparecieron más tardíamente, a fines del Devónico, al igual que el engrosamiento secundario del tronco, lo que permitió que algunas plantas alcanzaran hasta 8 m de altura. Otro avance evolutivo importante fue la aparición de las semillas. La planta más antigua que posee estructuras de este tipo es *Moresnetia*, encontrada en el Devónico Superior de Bélgica. A partir del Givetiano y sobre todo en el Frasniano se registran las primeras licópsidas arborescentes. En Svalbard (Spitsbergen) se encontraron troncos *in situ* de *Lepidodendropsis* de alrededor de 20 cm de diámetro en la base y una altura estimada de hasta 4 metros, pero en otros yacimientos como el de Gilboa Forest de Nueva York (Givetiano) alcanzaron hasta 8 m de altura. Los troncos estaban separados 10-20 cm entre sí (Fig. 5.25), lo que indica el desarrollo de las primeras áreas boscosas en la franja paleotropical (Barry y Marshal, 2015).

Los lagos del Devónico estaban poblados por invertebrados de agua dulce y una gran variedad de vertebrados. Los invertebrados eran poco diversos y estaban representados por pequeños crustáceos bivalvos (conchostráceos) y por euríptéridos, un grupo de artrópodos predadores extinguidos que alcanzaron grandes dimensiones. Los ‘peces’ sin mandíbulas o **agnatos** tenían una armadura ósea en la región cefálica, que era aplanada, y la boca estaba en posición ventral; el resto del cuerpo estaba cubierto de escamas pero no de placas de hueso (Fig. 5.24, 6-7). Estos agnatos acorazados están presentes ya en el Ordovícico (recordar el género *Sacabambaspis* de Bolivia y Argentina) y son muy comunes en el ORSS inferior (Downtoniano) de Escocia, donde se ha llegado a elaborar un esquema bioestratigráfico basado en estos ostracodermos. Otros yacimientos espectaculares están en el sur de Gaspé (región marítima de Canadá) y en Spitzbergen, cuyos ejemplares permitieron al paleontólogo sueco Stensiö realizar estudios anatómicos de gran detalle. Las faunas posteriores al Downtoniano, en cambio, están dominadas por los **placodermos**, que son peces con mandíbulas cuya mitad anterior del cuerpo estaba cubierta de placas óseas, y por los **acantodios**, llamados ‘tiburones espinosos’ por poseer un contorno que recuerda vagamente a estos peces y por sus fuertes espinas precediendo las aletas ventrales y del dorso (Fig. 5.24).

Uno de los hallazgos paleontológicos más resonantes del siglo 20 fue el de un **tetrápodo** muy primitivo en el ORSS superior de Groenlandia oriental, publicado en 1932 por el joven científico danés Säve-Söderbergh con el nombre de *Ichthyostega*. (Figs. 5.24, 5.26). Desde entonces se produjeron otros sorprendentes hallazgos en ese



Figura 5.26. Reconstrucción del tetrápodo basal *Ichthyostega* del Devónico Superior de Groenlandia (www.donocasts.com).

yacimiento, incluyendo el de un grupo de peces denominados crossopterigios que revelaron semejanzas morfológicas llamativas con *Ichthyostega*. A este orden de peces pertenece el ‘fósil viviente’ *Latimeria*, un pez de aletas lobuladas que vive actualmente en las profundidades del Océano Índico (el primer ejemplar fue capturado por pescadores sudafricanos en 1953). Fósiles más completos de crossopterigios se descubrieron en las décadas del 50 y 60 en el Devónico Superior de Gaspé (Este de Canadá), entre los cuales sobresale el género *Eusthenopteron*, cuya anatomía craneana lo posicionó como antecesor de los primeros tetrápodos.

En los últimos 20 años los hallazgos de tetrápodos ‘basales’ en estratos del Devónico Superior se multiplicaron en todo el mundo, incluyendo Rusia, China, Australia, Bélgica y América del Norte. En Estados Unidos, el Grupo Catskill de los Apalaches contiene la fauna de tetrápodos más diversa conocida hasta el presente. También los yacimientos históricos fueron objeto de nuevas búsquedas intensivas. Por ejemplo, en el célebre yacimiento del este de Groenlandia se encontraron varios esqueletos completos de *Acanthostega*, un género poco conocido que reveló ser más primitivo que el propio *Ichthyostega*, cuyos miembros anteriores con ocho dedos bien pueden derivarse de la aleta del pez crossopterigio *Eusthenopteron* (Clack, 2006). El estudio de sus miembros y cinturas muestra que este animal difícilmente podía mantener el cuerpo erguido sobre tierra firme por lo que estos ‘casi-tetrápodos’ debieron vivir en el agua donde, a juzgar por sus dientes, se alimentaban de presas pequeñas. *Ichthyostega*, en cambio, fue una forma más robusta, capaz de realizar excursiones fuera del agua, por ejemplo en las llanuras de inundación, donde se supone podía enterrar los huevos (Fig. 5.26). Aún más abajo en el linaje de estos casi-tetrápodos está *Pande*

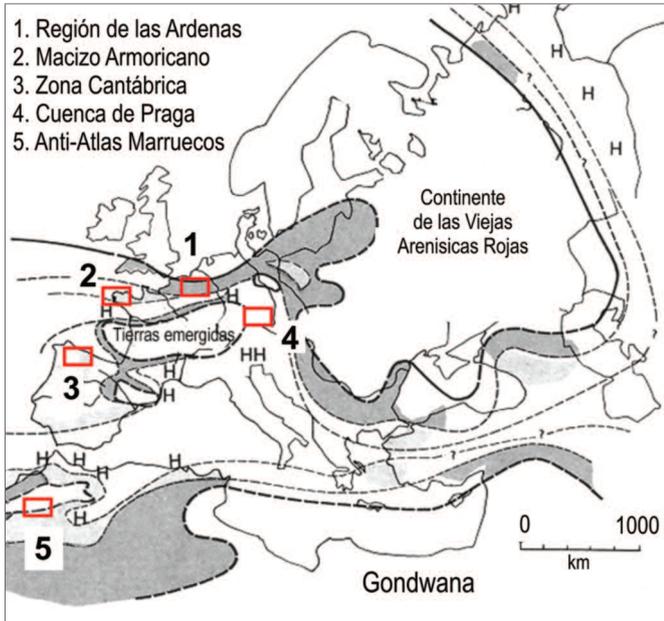


Figura 5.27. Distribución de las ‘magnafacies’ devónicas en Europa y norte de África y ubicación de las regiones discutidas en el texto. En gris: magnafacies renanas; en blanco (H): magnafacies hercínicas.

richthys, un ‘pez’ encontrado en el Devónico Superior de la región báltica cuyo húmero es de tipo tetrápodo pero el cráneo es pisciforme, lo que abona la idea de que los caracteres distintivos de los tetrápodos evolucionaron a ritmos distintos (la llamada evolución en mosaico). Por ello, tratar de encasillar a estas formas transicionales como peces o tetrápodos tiene poco sentido.

5.6 LAS ‘MAGNAFACIES’ RENANAS Y BOHÉMICAS EN EUROPA Y NORTE DE ÁFRICA

En la década de 1960 el geólogo alemán Heinrich Karl Erben clasificó los depósitos sedimentarios del Devónico de Europa central en dos ‘magnafacies’ denominadas renana y hercínica (o bohémica) (Fig. 5.27). Para definir las tuvo en cuenta los atributos litofaciales y biofaciales de las rocas por lo que, en esencia, corresponden a cinturones de asociaciones de facies marinas. Por ejemplo, la **magnafacies renana** comprende sedimentos litorales o sublitorales de naturaleza clástica, eventualmente con intercalaciones de evaporitas y desarrollos arrecifales, portadoras de una variada fauna bentónica. La **magnafacies hercínica**, en cambio, corresponde a ambientes sublitorales a batiales caracterizados por pelitas negras, calizas, rocas hemipelágicas y turbiditas con fauna

planctónica (esencialmente cefalópodos, conodontes y graptolitos). Dadas las diferencias paleontológicas, es común el uso de los términos *fauna hercínica* y *fauna renana* para caracterizar los conjuntos de especies dominantes en una u otra magnafacies. Geográficamente, las facies renanas están típicamente representadas en la cuenca Ardeno-Renana de Alemania, Bélgica y norte de Francia. Hacia el oeste, estas facies terrígenas penetran en la región de la Bretaña francesa (Macizo Armoricano), aunque allí alternan con facies de tipo bohémico originando facies mixtas clástico/calcáreas. Otro tanto ocurre en la península Ibérica. Las facies hercínicas son características del centro de Europa, como la región de Bohemia (cuenca de Praga), aunque a partir del Givetiano la sedimentación se torna cada vez más clástica y menos calcárea y se pasa a facies de tipo renano. Otras áreas de sedimentación pelítico/calcárea son la región de Turingia (parte del terreno Perúnica), el sur de Francia (región de la Montaña Negra), Cerdeña, norte de África (Montes Anti-Atlas de Marruecos) y, más al este, los Montes Urales. En síntesis, estas dos asociaciones de facies ilustran de un modo general la distribución de las áreas marinas con mayor influjo clástico (renanas) y de aquellas que ocuparon posiciones más distales en la cuenca (bohémicas). Como es lógico, las megafacies renanas tienden a bordear las áreas emergidas (el continente de la Viejas Areniscas Rojas), luego se desarrollan las facies mixtas y, más distalmente, lo hacen las facies bohémicas ‘puras’.

En los puntos siguientes se describirá brevemente la estratigrafía de las cinco áreas señaladas en la Figura 5.27. Desde el punto de vista paleogeográfico corresponden al sector norte de Gondwana y terrenos perigondwánicos aledaños.

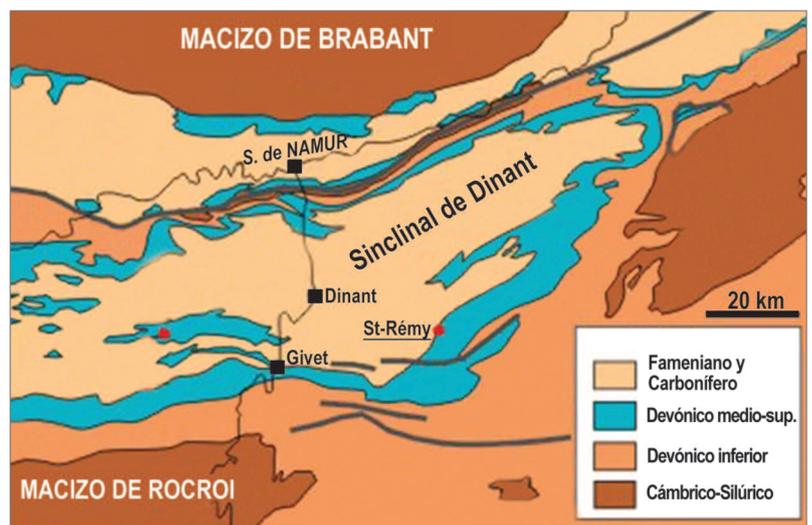


Figura 5.28. Esquema geológico del sinclinal de Dinant, en la cuenca Franco-Belga.

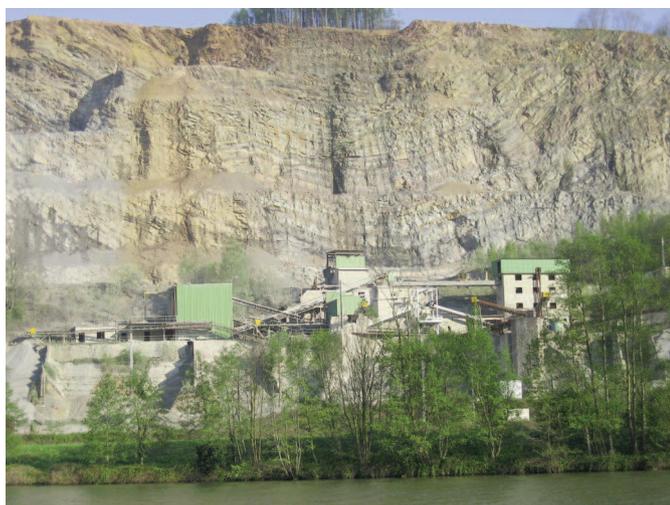


Figura 5.29. Sinclinal en calizas y areniscas del Devónico Superior, cantera de Profondeville sobre el río Meuse, al sur de Namur, en las Ardenas belgas. Los estratos fueron deformados durante la orogenia Hercínica del Paleozoico superior.

La **cuenca Franco-Belga**, expuesta en el Macizo de las Ardenas corresponde a una cuenca de antepais desarrollada a lo largo del margen norte del Mar Rheico. Fue un área fuertemente subsidente durante el Devónico y el Carbonífero. Está localizada entre la dorsal o macizo de Brabant al norte y la región que se comenzaba a deformar por la colisión de los terrenos desprendidos de Gondwana, al sur. En el sur de la cuenca, sólo el Devónico Inferior alcanza casi 8000 m de espesor, acuñándose gradualmente hacia el norte. Actualmente, la cuenca de las Ardenas está plegada en una serie de anticlinales y sinclinales (Fig. 5.28). Los estratos del Silúrico y Devónico Inferior están bien expuestos en el sinclinal de Eifel, mientras que los del Devónico Medio al Carbonífero Inferior lo están en el adyacente sinclinal de Dinant. Inmediatamente al norte, el sinclinal de Namur contiene los grandes depósitos de hulla del Carbonífero (Westfaliano), tema del próximo capítulo.

El Silúrico de la cuenca Franco-Belga es poco potente. Está representado por areniscas finas y lutitas con graptolitos y encierra frecuentes hiatos. El Devónico se inicia con conglomerados y areniscas litorales ricas en braquiópodos que fueron referidas a los pisos locales Gedinniano y Siegeniano, actualmente en desuso (equivalen aproximadamente al Lochkoviano y Pragiano). En el Emsiano se registró una marcada regresión durante la cual se acumularon areniscas con plantas y pelitas rojizas seguidas por depósitos transgresivos con variada fauna marina. En el Devónico Medio se generalizó la invasión del mar con un rápido pasaje a facies pelíticas y calcáreas. A fines del Eifeliano, se desarrollan los primeros **arrecifes** formados por estromatoporoides y,

secundariamente, por corales tabulados y rugosos. Una de las formas típicas es el coral solitario *Calceola sandalina* (Fig. 5.8). Durante el Givetiano predominan las facies calcáreas con horizontes biohermales. Algunos de los biostromas están formados por estromatoporoides y corales que crecieron sobre crinoideos muy fragmentados en un ambiente con fuerte acción del oleaje, cerca del frente arrecifal. En otros dominan las calizas tipo mudstone y wackestone con abundante microflora algal y fauna restringida que habitaron el ambiente de baja energía correspondiente a la laguna postarrecifal. Otros complejos se caracterizan por una abundante fauna de corales rugosos masivos como *Pachyfavosites*. Durante el Frasniano (Fig. 5.29) continuó el depósito de calizas con biostromas y montículos arrecifales desarrollados en el borde de la plataforma (Boulvain, 2001; Boulvain et al., 2005). A fines de este piso y en el Fameniense la sedimentación se vuelve clástica; al principio aparecen pelitas oscuras con amonoides y luego areniscas regresivas con restos de plantas y ostracodermos.

En el **Macizo Armoricano**, en la Bretaña francesa (Fig. 5.30), el Silúrico y el Devónico afloran en una serie de sinclinales (Laval, Menez Belair, Chateaulin y otros) alineados en sentido casi E-O, siguiendo las estructuras de la orogenia Varísica. El Silúrico está representado por cerca de 200 m de pelitas negras con graptolitos que gradan a areniscas verdosas a partir del Ludlowia-

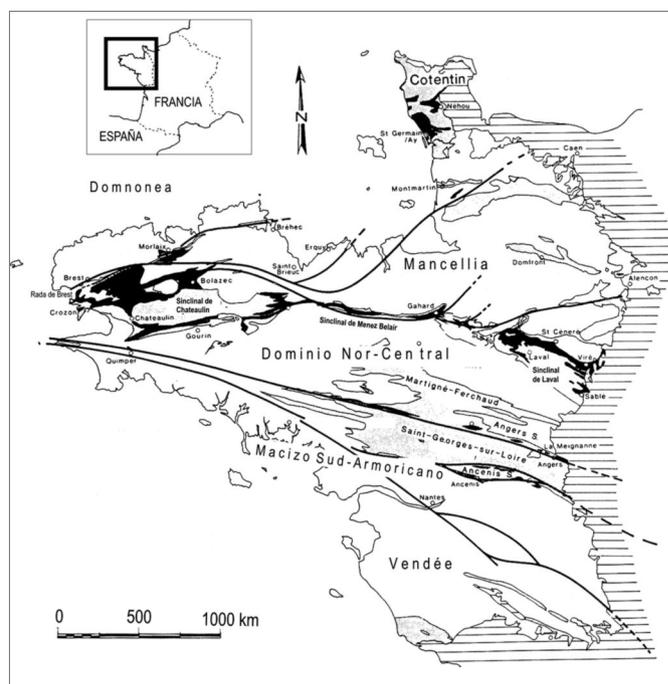


Figura 5.30. Afloramientos del Silúrico y Devónico (en negro) en el Macizo Armoricano, oeste de Francia. Rayado horizontal: rocas post-paleozoicas (modificado de Morzadec et al., 1988).

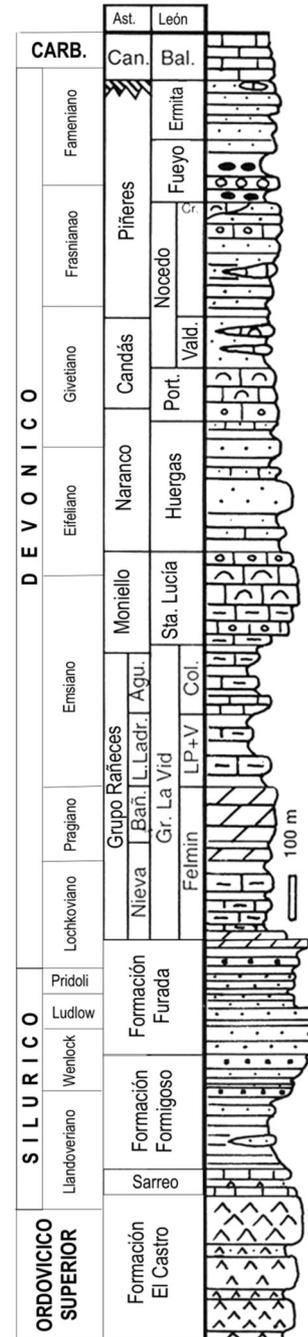


Figura 5.31. Regiones geológico-estructurales de la Península Ibérica.

no. La secuencia devónica alcanza un espesor máximo del orden de 1000 m y en su base dominan las areniscas cuarcíticas masivas, limolitas bioturbadas, vaques con frecuentes niveles de hierro oolítico, nódulos fosfáticos y algunos lentes calcáreos con braquiópodos. En este lapso hay registros de volcanismo toleítico en la región central de Bretaña indicando que el desarrollo de la cuenca estuvo asociado a una fase distensiva. En el Lochkoviano superior la sedimentación detrítica se interrumpe y da paso a sucesiones pelítico/calcáreas (Formación l'Armorique) que persisten durante el Pragiano. Durante el Emsiano-Eifeliano continúa la sedimentación de lutitas con nódulos calcáreos y calizas arcillosas ricas en fósiles, y hacia el Givetiano superior, al igual que en la región renana, se desarrollan calizas con niveles biostromales compuestos por receptaculítidos, corales, briozoos y crinoideos, así como arrecifes de estromatoporoideos y corales rugosos masivos. La sucesión devónica culmina con pelitas de ambiente marino restringido con escasa fauna del Frasniano y Fameniano. La presencia en esos estratos de microfósiles redepositados del Devónico Medio y el carácter regresivo de la sucesión son evidencias de la fase tectónica Bretónica. El escenario paleogeográfico del Silúrico-Devónico armoricano es el de un mar epicontinental somero con áreas emergidas formando umbrales (por ej. Mancellia,

Vendée) que aportaban los sedimentos. El continente del ORSS no habría sido un área de aporte importante dada su lejanía de la cuenca, además de estar separado de la misma por un brazo de mar (Morzadec et al., 1988).

El **Macizo Ibérico** es un macizo hercínico (o sea, estructurado a fines del Paleozoico) que abarca la mitad occidental de España y gran parte de Portugal. La Penín-



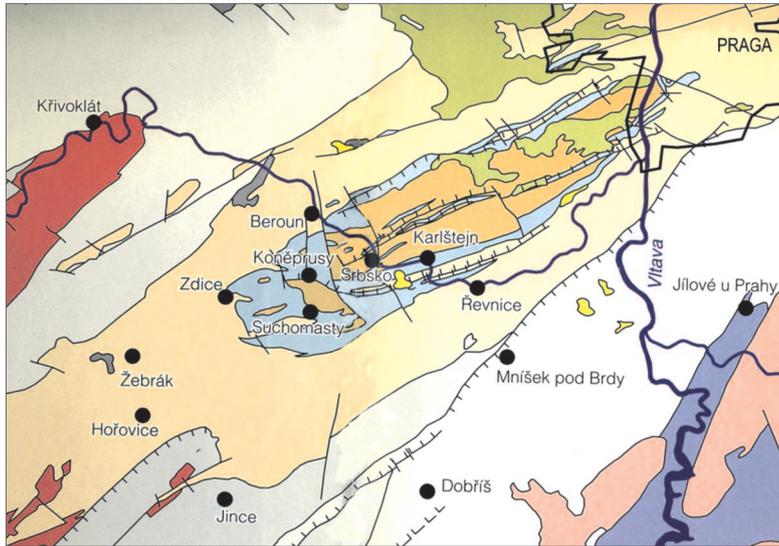


Figura 5.33. Mapa geológico simplificado de la cuenca de Praga. Azul: rocas metamórficas proterozoicas; rosado: granitos paleozoicos; gris: rocas marinas y volcánicas del Proterozoico; verde claro: Cámbrico; morado: volcánicas del Cámbrico Superior; amarillo: Ordovícico; celeste: Silúrico; pardo: Devónico; gris: Carbonífero Superior y Pérmico continental; verde: Cretácico.

sula Ibérica se divide en una serie de unidades geológicas definidas por sus características estructurales, grado metamórfico, magmatismo y sucesión estratigráfica (Fig. 5.31). Las zonas internas, es decir las que forman el núcleo del orógeno, como la Zona Centro-Ibérica, presentan mayor deformación y magmatismo. En las externas (Zona Cantábrica al norte y Zona Sud-Portuguesa al sur), en cambio, la deformación afectó sólo los niveles corticales superiores y la tectónica dominante es de mantos de corrimiento. De ellas, la Zona Cantábrica contiene las sucesiones Silúrico-Devónicas más completas y continuas las que, junto al Cambro-Ordovícico, superan los 6000 m de potencia. De este espesor, un tercio corresponde solamente al Devónico. Esta cuenca, alargada en sentido submeridional, tuvo dos áreas de aporte principales localizadas al NE y SO de la misma. A fines del Devónico, con el inicio del ciclo orogénico Hercínico (movimientos Eohercínicos), tuvo lugar un profundo cambio paleogeográfico, transformándose en una cuenca de antepaís (Aramburu et al., 1992).

El Silúrico Inferior cantábrico es calcáreo y se apoya en forma paraconcordante sobre rocas volcánicas del Ordovícico Superior o sobre depósitos glaciales hirnantianos que rellenan paleovalles, lo que revela que el manto glacial gondwánico alcanzó el norte de la Península Ibérica (Gutiérrez-Marco et al., 2010). Las pelitas negras que le suceden (Formación Formigoso) son portadoras de graptolitos llandoverianos. Esta vasta transgresión sería producto del derretimiento del casquete polar Hirnantiano. Los niveles arenosos se van haciendo

más frecuentes hacia arriba, culminando con más de 200 m de areniscas ferruginosas ricas en trazas fósiles y acritarcas cuya edad se extiende desde el Wenlockiano hasta el Devónico basal (Fig. 5.32). Le sigue en concordancia una sucesión de alrededor de 600 m de calizas y dolomías con niveles de coquinas producto de eventos de tormenta. La subsiguiente depositación de calizas arcillosas y pelitas negras (Formación La Ladrona) denota una rápida subsidencia de la cuenca. Los niveles calcáreos, muy fosilíferos, contienen braquiópodos, trilobites y corales del Emsiano. En el Emsiano superior, y sobre todo en el Givetiano (Formación Candás), aparecen las primeras construcciones arrecifales importantes cuyo desarrollo vertical estuvo regulado por las variaciones eustáticas y, en parte, por los aportes clásticos (García-Alcalde, 1995). Todo indica que en ese momento se desarrolló una plataforma carbonática somera con facies intermareales.

El Devónico finaliza con una potente sucesión de areniscas cuarzosas y ferruginosas y microconglomerados. Esta sedimentación terrígena contribuyó a la virtual eliminación de las construcciones arrecifales, aunque localmente se desarrollaron niveles de biostromas ricos en braquiópodos. Las faunas tienen afinidades con las de la región Ardeno-Renana, pero también con las de Báltica y la cuenca Apalachiana. Por ejemplo, los braquiópodos conétidos de la península Ibérica y Armórica son muy semejantes, lo que sugiere que ambas regiones formaron parte de una misma área de sedimentación, sin barreras que impidieran el intercambio faunístico (Racheboeuf, 1981).

La **cuenca de Praga** es representativa de la magnafacies hercínica o bohémica. Dado que esta región no fue afectada por la deformación caledónica, en ella se han preservado sucesiones continuas y potentes que abarcan el lapso Ordovícico-Devónico Medio. Estos depósitos son referidos por los geólogos europeos (y checos en particular) al 'Barrandiano' en alusión al geólogo francés Joachim Barrande, quien dedicó gran parte de su vida al estudio de la estratigrafía y los fósiles de esta cuenca. Los resultados de su trabajo se detallan en la monumental obra de 22 volúmenes denominada *Système Silurien du centre de la Bohême*, publicada entre 1852 y 1881.

Las rocas silúricas están bien expuestas en el sinclinal central, entre las ciudades de Praga y Beroun, donde alcanzan un espesor máximo de 500 m (Fig. 5.33). Al igual que en otras regiones, la base del Silúrico es transgresiva y los depósitos corresponden a pelitas negras indicadoras de fondos anóxicos, condición que persistió

hasta el fin del Silúrico en las partes profundas de la cuenca. En los sectores más someros y ventilados de la misma, la sedimentación se tornó más carbonática. Se destacan dos pulsos de actividad volcánica que produjeron efusiones de lavas basálticas, el primero en el Aeroniano y el segundo en el Wenlockiano medio/Ludlowiano. En las áreas adyacentes a los centros volcánicos hubo abundante sedimentación volcanoclástica de aguas someras en las que se desarrolló una variada fauna bentónica dominada por braquiópodos, mientras que más distalmente se acumularon lutitas tufáceas. La presencia de bloques redepositados de corales y estromatoporoideos sugiere el desarrollo de arrecifes alrededor de los edificios volcánicos. A fines del Wenlockiano, quizás en relación con el volcanismo, se produjo una regresión generalizada durante la cual se acumularon calizas bioclásticas; en las partes profundas de la cuenca dominaron las calizas con cefalópodos y bivalvos, a menudo orientados por las corrientes de fondo (Fig. 5.8). A comienzos del Pridoliano, las calizas laminadas y pelitas gradan a calizas bioclásticas de aguas someras en respuesta a una regresión general del mar (ver curva eustática de la Figura 5.1). En la transgresión siguiente se acumuló una monótona sucesión de pelitas y calizas laminadas oscuras con graptolitos que sirvió de base para definir, como dijimos al comienzo del capítulo, el piso Pridoliano.

El Devónico de la cuenca de Praga ya fue analizado someramente en lo que respecta a la transición con el Silúrico (§ 5.2, Fig. 5.7). Durante el resto del Devónico Inferior se alternan rítmicamente calizas micríticas depositadas en ambientes de aguas profundas y de baja energía y calizas bioclásticas de aguas más someras y agitadas (Chlupáč et al., 1998). Se supone que esta ciclicidad fue controlada por variaciones eustáticas. Algunas regresiones notables, como el ‘evento Lochkoviano/Pragian’, corresponden a un marcado descenso del nivel del mar reconocido también en otras cuencas (Chlupáč y Kukal, 1988), aunque la presencia de fallas sinsedimentarias y hiatos en la sedimentación sugieren que también hubo actividad tectónica. Este descenso del nivel del mar dio lugar a condiciones favorables para el desarrollo local de arrecifes. Si bien no se han encontrado biohermos *in situ*, hay algunos niveles de calizas con bioclastos de algas calcáreas, corales y crinoideos que se supone fueron redepositados desde la región periarrecifal. Estas asociaciones de facies carbonáticas cambian abruptamente en el Givetiano a facies clásticas, primero a pelitas calcáreas oscuras y luego a limolitas micáceas, vaques y arcosas, constituyendo las capas preservadas más jóvenes del Devónico de la cuenca de Praga. Se desconoce el espesor de sedimentos que fue removido durante el prolongado hiato que media entre estas capas

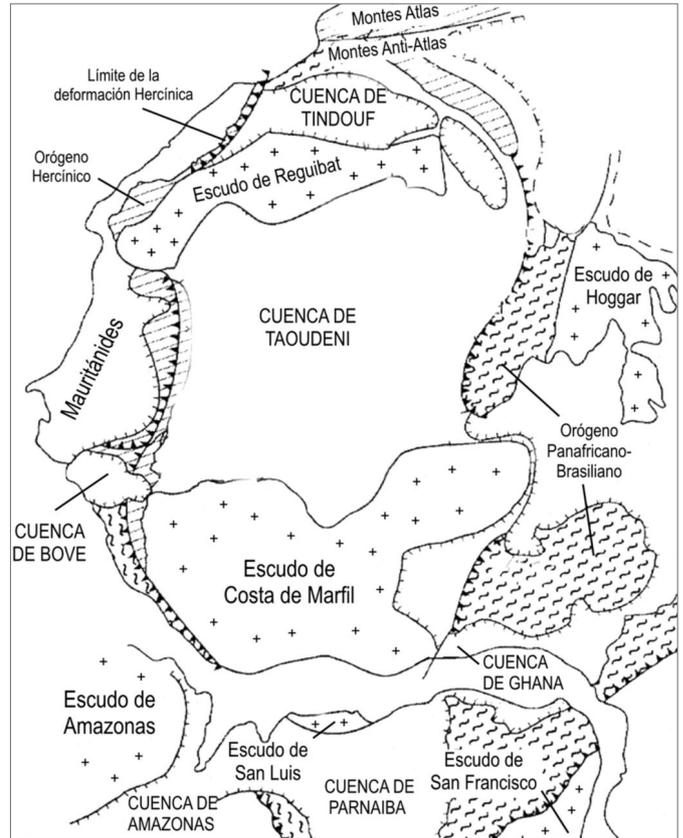


Figura 5.34. Escudos, cinturones orogénicos y cuencas sedimentarias del noroeste de África y su relación con las cuencas del noreste de Brasil (modificado de Villeneuve, 2005).

y los estratos continentales del Carbonífero suprayacentes. Esta regresión y posterior discordancia fue producto de la orogenia Varísica. Hacia el Este, la plataforma carbonática con arrecifes del Devónico Superior se continúa en la región central de Polonia (*Holy Cross Mountains*), Rumania (terreno Moesia), Turquía y en los Montes Urales. Calizas de la magnafacies hercínica están presentes, además, en el sur de Europa (Montaña Negra del sur de Francia y Córcega), entre otras regiones.

La transgresión del Silúrico también cubrió gran parte del **norte de África**, llegando hasta los escudos precámbricos de Hoggar (el nombre en berebere es *Ahaggar*) y Reguibat en Argelia, Libia y Marruecos (Fig. 5.34). Estos depósitos marinos se desarrollaron a lo largo del margen sur del Mar Paleotetis. Una de las cuencas principales es la de Tindouf, en Marruecos, cuyos afloramientos se localizan en los Montes Anti-Atlas, en la cadena de Ougarta y en borde norte del escudo de Reguibat. Otra gran cuenca paleozoica es la de Taoudeni, que se extiende al sur de este último macizo hasta el escudo de Costa de Marfil (la parte sur del cratón Norafricano), abarcando sectores de Marruecos, Argelia, Mali y Mauritania. Hacia el oeste, bordeando la costa atlántica, está la

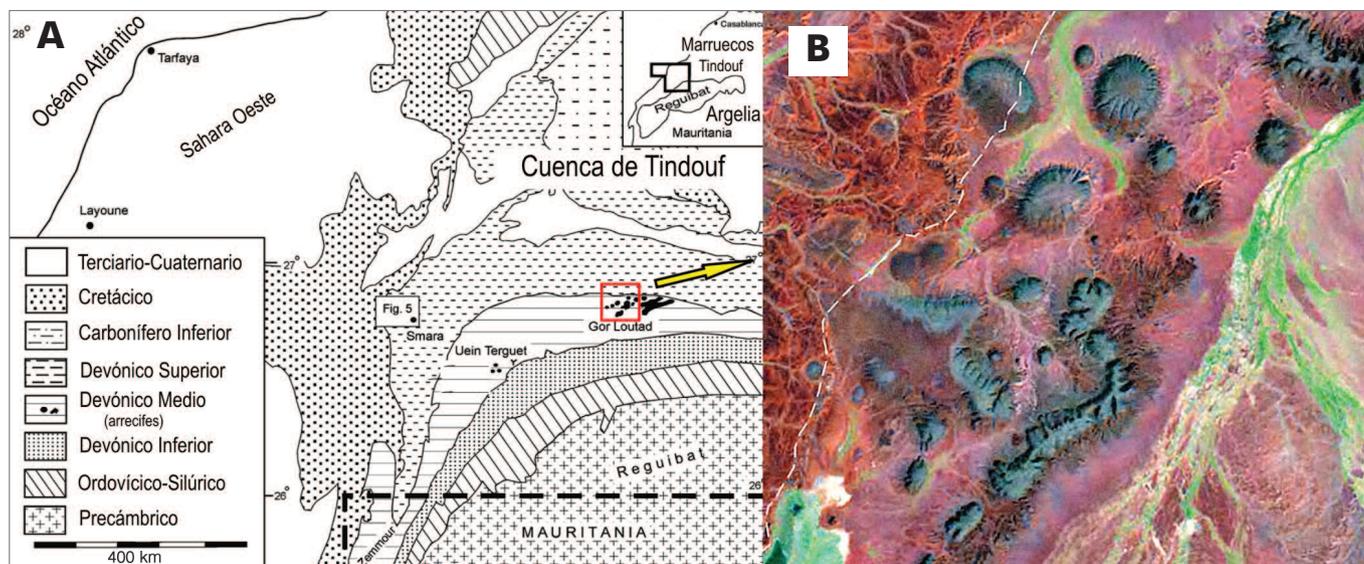


Figura 5.35. Arrecifes devónicos de la cuenca de Tindouf, Sahara Occidental de Marruecos y Argelia. A: localización de los arrecifes; B: foto satelital de los cuerpos arrecifales (modificado de Wendt y Kaufmann, 2006).

cuenca de Bové, desarrollada en territorio de Guinea, SE de Senegal y norte de Guinea Bissau (Villeneuve, 2005).

Un buen ejemplo de la sucesión Silúrico-Devónica es la **cuenca de Tindouf**. En las proximidades de la localidad marroquí de Tindouf las rocas paleozoicas alcanzan espesores del orden de los 10 km. Sus afloramientos están restringidos a los flancos de la cuenca dado que en la región central sólo están expuestas rocas del Cretácico o más jóvenes. La sucesión más continua y completa está en los montes Anti-Atlas. Se inicia con pelitas negras del Llandoveryano inferior depositadas durante una vasta transgresión de carácter glacioeustático, la más extensa de todas las que cubrieron la plataforma africana durante el Paleozoico. En el resto del Silúrico dominó la sedimentación arenosa de mar somero, con un hiato cerca del límite con el Devónico producido por movimientos tectónicos relacionados con el comienzo de la colisión de África con Europa. Esto determinó una regresión forzada general seguida de una progradación durante el Devónico Inferior que incluye facies fluviales, de llanura de marea y marinas litorales.

Ya durante el Devónico Medio y Superior la sedimentación se tornó definitivamente marina, desarrollándose en la cuenca de Tindouf una extensa plataforma carbonática con construcciones arrecifales magníficamente preservadas (Fig. 5.35, 5.36). Particularmente notable es el cinturón de arrecifes que se extiende por más de 1500 km a lo largo del borde norte del cratón Oeste Africano (macizo de Reguibat), desde Mauritania hasta el sur de Argelia (Wendt y Kaufmann, 2006). En la sucesión calcárea del Givetiano se han identificado hasta seis ciclos arrecifales separados por intervalos

pelítico/arenosos. Los arrecifes, de tipo tabular o en forma de montículo, están formados por grandes estromatoporoides asociados con corales tabulados y rugosos solitarios y coloniales, como *Phillipsastrea* (Fig. 5.8), además de otros habitantes de los arrecifes como braquiópodos y crinoideos. La alternancia de episodios arrecifales y clásticos pudo haber estado controlada primariamente por variaciones eustáticas. Un aspecto interesante es que los valores de los isótopos de δO^{18} , tanto en las muestras de cemento de los biohermos como en las valvas de braquiópodos, indican que los arrecifes del NO de África se desarrollaron en aguas más frías (alrededor de 5°C menos) que en Europa, Australia y China, en una latitud cercana a los 40°S.



Figura 5.36. Montículos arrecifales devónicos en la cuenca de Tindouf en Marruecos.

En los Anti-Atlas de Marruecos la sedimentación devónica culmina con lutitas nodulares con fósiles pirritizados (mayormente amonoideos), alterados secundariamente en goetita o hematita, depositadas en una plataforma distal. Ya cerca del límite Devónico/Carbonífero es notable el desarrollo de un delgado pero persistente nivel de pelitas negras carentes de fósiles correspondiente a una superficie de inundación. Este intervalo anóxico se lo puede correlacionar con precisión con el denominado *evento Hangenberg* de las secciones estratigráficas de Europa, presente en el Macizo Renano de Alemania, en la Montaña Negra de Francia y en otras regiones del mundo, tales como los montes Himalaya, sur de China, Laurentia y los Urales (Kaiser et al., 2011). Como veremos en el apartado § 5.8, este episodio de anoxia oceánica ha sido vinculado con la crisis biótica de fines del Devónico.

Las secciones de Marruecos son coronadas por potentes depósitos regresivos vinculados a sistemas deltaicos. Su progradación sería resultado del descenso glacioeustático de fines del Devónico, bien documentado en gran parte de Gondwana. En el norte de África esta caída del nivel del mar habría sido del orden de 100 metros.

5.7 EL SILÚRICO-DEVÓNICO EN AUSTRALASIA

Las rocas silúricas de la región cratónica de **Australia** son continentales en la cuenca Georgina, marinas someras y eólicas en la cuenca Amadeus y carbonático/evaporíticas en la cuenca Canning (Fig. 5.37). En el cinturón plegado de Tasmania o *Tasmánides* (ver § 4.14), en cambio, los espesores son mucho mayores y los depósitos marinos se intercalan con rocas volcánicas; toda la sucesión está muy deformada y metamorfozada, por lo que su correlación con las otras cuencas es difícil.

En la cuenca Canning, la sedimentación carbonática continuó durante el Devónico con el desarrollo de espectaculares complejos arrecifales (Fig. 5.36) que han servido de modelo para este tipo de arrecifes desde la publicación del extenso trabajo de Playford y Lowry en 1966. La cuenca Canning es una cuenca intracratónica fuertemente subsidente. En su margen NE se desarrolló una plataforma carbonática (*Lennard shelf*) abierta a aguas profundas hacia el SO. En sus bordes se desarrollaron una serie de complejos arrecifales que pueden seguirse lateralmente por 350 km (Shen et al., 2008). El rango de edad de estos arrecifes es Givetiano medio a Fameniano. A fines del Devónico la sedimentación silicoclástica interrumpió la formación de carbonatos y de los arrecifes. Playford (2002) atribuyó este cambio a una etapa de exposición subaérea de la plataforma seguida de una transgresión marina. Las posibles causas del evento de

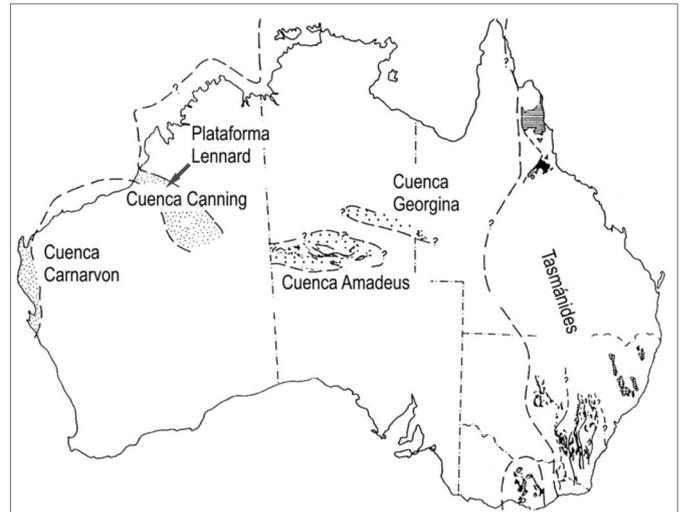


Figura 5.37. Principales cuencas devónicas de Australia. Nótese el cinturón plegado de los Tasmánides (modificado de Jell y Talent, 1989).

extinción de fines del Devónico serán analizadas con más detalle en el punto siguiente.

En la plataforma de Yangtsé, en el continente **China del Sur**, el derretimiento del manto glacial a fines del Hirnantiano produjo una extensa transgresión en la que se depositaron considerables espesores de pelitas negras con graptolitos del Rhuddaniano. Estas condiciones anóxicas persistieron en el Aeroniano y Telychiano, aunque localmente se acumularon calizas con coquinas de braquiópodos y biostromas de estromatoporoideos y corales.

A partir del Wenlockiano y hasta el Pridoliano, la mayor parte del continente de China del Sur estuvo emergido, quedando sólo pequeñas bahías con sedimentación marina clástica (Rong et al., 2003). En el Emsiano se generalizó la sedimentación carbonática y a partir del Devónico Medio comenzó la construcción de complejos arrecifales en las plataformas. En el Givetiano se formaron biostromas de estromatoporoideos, corales y algas, pero a partir del Givetiano tardío se construyeron verdaderos arrecifes de borde de plataforma en los cuales se preservaron las facies de talud y de llanura arrecifal restringida, además del edificio arrecifal propiamente dicho, similares a los de la cuenca Canning de Australia previamente mencionados (Fig. 5.38). Durante el Fameniano, los arrecifes fueron de tipo barrera y estaban formados por calizas masivas con estromatolitos columnares y ramificados. Este tipo de arrecifes fueron contruidos principalmente por algas y calcimicrobios, evidenciando un cambio drástico en la composición de los organismos constructores luego de la crisis biótica del Frasniano/Fameniano (Shen y Webb, 2004).

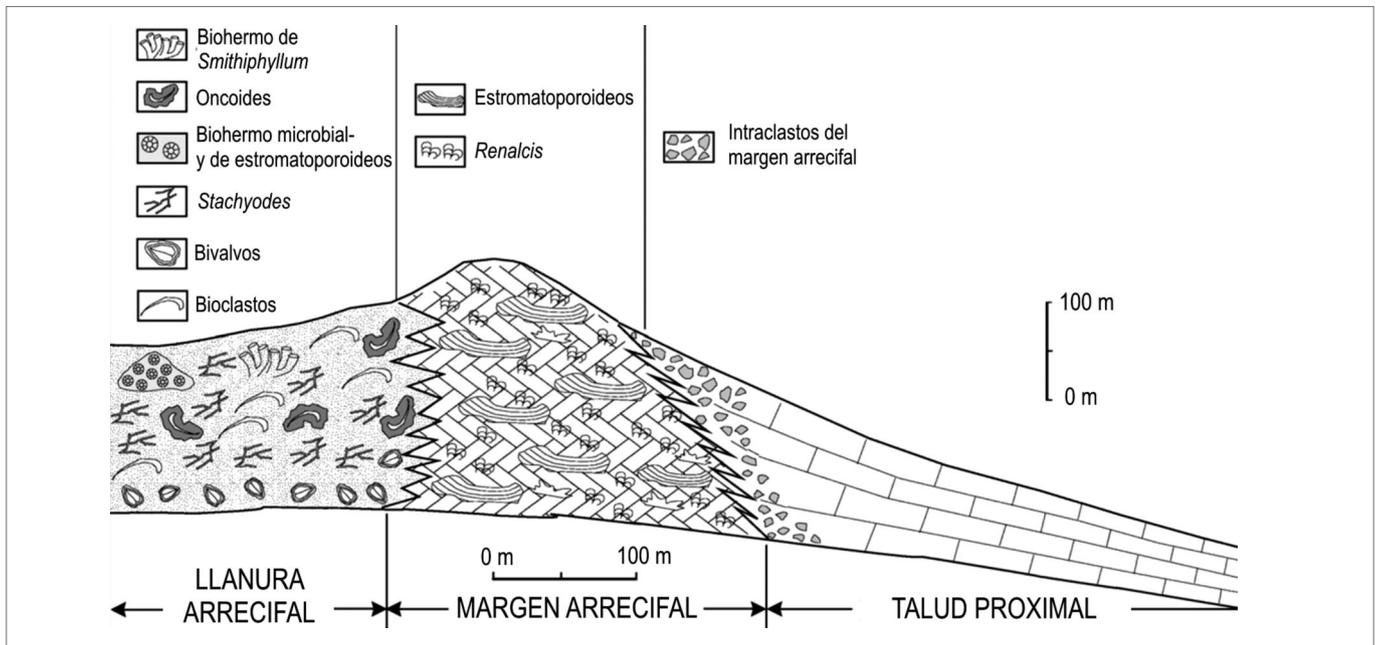


Figura 5.38. Corte transversal de la plataforma carbonática (Lennard Shelf) de la cuenca Canning de Australia mostrando los complejos arrecifales desarrollados en sus márgenes (modificado de Shen et al., 2008).

5.8 LOS FÓSILES MARINOS MESOPALEOZOICOS Y LA CRISIS DE FINES DEL DEVÓNICO

Luego de la extinción acaecida a fines del Ordovícico los ecosistemas marinos fueron recuperando poco a poco los niveles de diversidad perdidos, aunque los grupos dominantes ya no fueron los mismos. En general, las faunas menos afectadas por la crisis fueron las que habitaron las regiones tropicales y, por ello, jugaron un papel importante en la radiación subsiguiente del Silúrico.

Los **trilobites** –el grupo dominante del Cambro-Ordovícico– siguieron siendo importantes en los ecosistemas del Paleozoico medio, a pesar de la fuerte pérdida de diversidad que sufrieron desde su clímax del Ordovícico Medio (casi 300 géneros) hasta la crisis de fines del Ordovícico (alrededor de 50 géneros). A nivel de grandes grupos, en el Silúrico y Devónico predominaron los facópidos, los caliménidos, los odontopléuridos y los líchidos (Fig. 5.8), todos los cuales se extinguieron a fines del Devónico.

Los **corales** rugosos y tabulados comenzaron su expansión en las aguas tropicales del Ordovícico Medio y Superior, pero su diversidad fue muy afectada por el enfriamiento ocurrido a fines del Hirnantiano, especialmente los tabulados. Sin embargo, como vimos en el capítulo precedente, estos grupos de cnidarios se expandieron notablemente en el Silúrico Tardío y especialmente durante el Devónico cuando se convirtieron, junto a los estromatoporoideos, en los principales constructores de

arrecifes (Fig. 5.39).

Los corales rugosos, también llamados ‘corales cuerno’, son característicos por sus constricciones anulares espaciadas más o menos regularmente (Fig. 5.40). Su estudio ha permitido obtener una sorprendente conclusión de carácter astronómico. Cada constricción resulta de una merma en la depositación de carbonato durante la época más fría del año (invierno). De este modo, el intervalo entre dos constricciones sucesivas corresponde al crecimiento anual del organismo. Pero si se observa con detenimiento la superficie del coral se ven delgados



Figura 5.39. Reconstrucción de un arrecife del Devónico dominado por corales (rugosos y tabulados) y crinoideos. Entre los montículos se observan grandes cefalópodos y algunos braquiópodos. (Diorama en el Field Museum, Chicago. www://gettyimages.com).

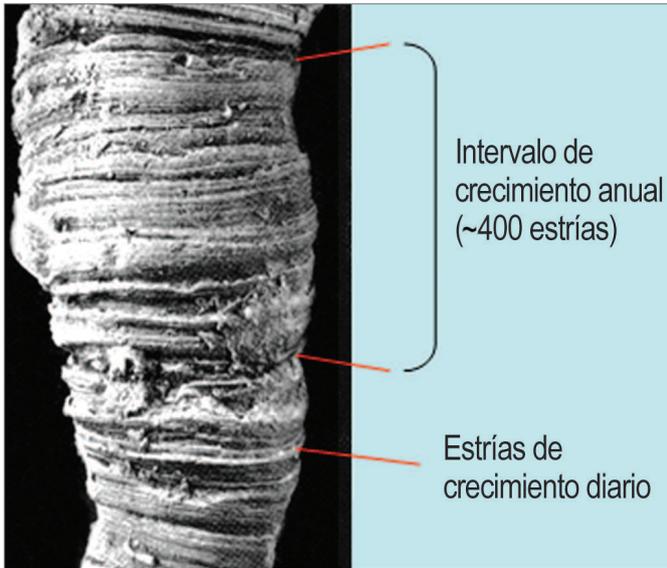


Figura 5.40. El coral rugoso *Heliophyllum* mostrando las constricciones anuales y las estrías diarias.

anillos o estrías que marcan, por analogía con los corales actuales, el crecimiento diario (diurno/nocturno). Y he aquí lo sorprendente: el número de estrías (o sea, de días) es de alrededor de 400, por lo que en el Devónico los días tenían alrededor de 22 hs. de duración. La conclusión es que la Tierra giraba más rápido que ahora, y que la desaceleración, producida presumiblemente por la fricción de las mareas, sería del orden de 2 segundos cada 100.000 años, una estimación que no está lejos de la

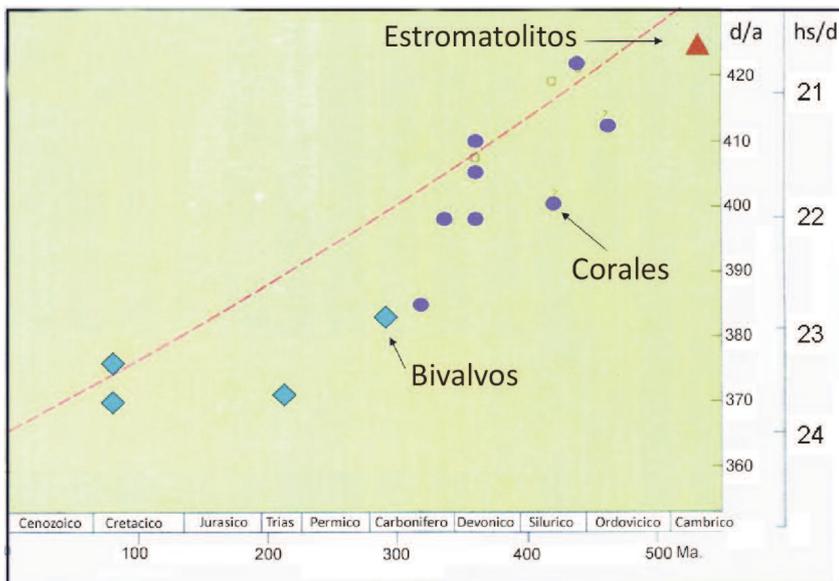


Figura 5.41. Proyección del número de días por año estimada para distintos grupos de invertebrados marinos fanerozoicos en base a las estrías de crecimiento. Los corales del Silúrico y Devónico indican que el año duraba alrededor de 400 días y que el día duraba algo menos de 22 horas (d/a: días por año; hs/d: horas por día).

calculada por los geofísicos. Los datos de los estromatolitos cámbricos, aunque escasos, parecen confirmar esta tendencia más o menos lineal (años de ~420 días) (Fig. 5.41). Se puede especular que, al comienzo, cuando la Luna estaba más próxima a la Tierra, luego de la 'gran colisión' (ver § 2.3), el efecto de las mareas debió haber sido mucho más intenso y por lo tanto la acción de frenado sobre la rotación terrestre también debió ser mayor.

Luego de la crisis del Hirnantiano, los **braquiópodos** recuperaron rápidamente su importancia en las comunidades bentónicas del Paleozoico medio. A los grupos típicos del Ordovícico (órtidos, estrofoménidos) se sumaron los rinconéllidos, los pentaméridos y nuevas formas con braquidio espiralado (espiriféridos, atrípidos, atíridos). Además, a partir del Llandoveryano hubo una extraordinaria expansión de los conétidos (formas con espinas dispuestas a lo largo de la charnela) y de los grandes leptostroféridos con charnela denticulada, grupos que, con mayores o menores variantes, prosperaron hasta el Pérmico. Debido a sus hábitos bentónicos, los braquiópodos tienen escasa utilidad bioestratigráfica. La excepción son algunas formas cuya filogenia se conoce en detalle, como el rinconéllido *Eocoelia* y los pentaméridos *Virgiana* y *Stricklandia*. En cambio, son uno de los grupos más utilizados en las reconstrucciones paleogeográficas dado su marcado provincialismo.

Los **amonoideos** de sutura sencilla o en zig-zag (goniatítidos) hacen su primera aparición a fines del Devónico Tardío (Fig. 5.8). Por su hábito flotador/nadador, probablemente similar al del *Nautilus* actual, estos organismos alcanzaron gran distribución geográfica; además, después de muerto el animal, la concha podía ser transportada grandes distancias por las corrientes marinas. Esto, sumado a la rápida evolución de numerosos linajes, permitió establecer una biozonación estándar para el Devónico Medio y Tardío que es muy utilizada para correlaciones intercontinentales entre cuencas de latitudes bajas. Al igual que los conodontes, los amonoideos son escasos en aguas frías, por lo que la correlación bioestratigráfica es más difícil (House, 1979).

Entre los **organismos planctónicos** que florecieron en el Ordovícico y que continuaron su evolución en el Silúrico y Devónico están los conodontes y los graptolitos. Ambos grupos son, por excelencia, los fósiles guía del Paleozoico medio. Los graptolitos monograpti-

dos hicieron su aparición en la base del Silúrico y se extinguieron en el Emsiano. A partir del Devónico Medio los conodontes los suplantaron como fósiles guías. Otros fósiles exclusivos del Devónico son los dacryconáridos, un grupo extinguido de organismos pelágicos probablemente afines a los moluscos. Tenían pequeños esqueletos calcáreos en forma de cono, lisos, estriados o anillados (Fig. 5.8). En Europa son comunes en rocas marinas de aguas profundas (magnafacies bohémica) donde son considerados buenos indicadores bioestratigráficos. Estos fósiles están relacionados con los tentaculítidos, también frecuentes en el Paleozoico medio, que son formas externamente similares pero más grandes y posiblemente de hábitos nectobentónicos.

Los componentes más importantes del **fitoplancton**, las acritarcas, también tienen gran valor bioestratigráfico (Fig. 5.8). Forman la base de la pirámide trófica del ecosistema oceánico. En los depósitos marinos someros se asocian a criptosporas y miosporas; estas últimas corresponden a esporas de plantas terrestres primitivas cuya abundancia se incrementa drásticamente a partir del Devónico. Además de su valor bioestratigráfico, las miosporas tienen interés paleoclimático dado que hay una relación estrecha entre el tipo de cobertura vegetal y las fluctuaciones climáticas. Los **quitinozoos** se supone son los huevos de un grupo fósil críptico (el 'animal quitinozoo') (Paris y Nolvak, 1999) y también tienen valor bioestratigráfico. En general, todos estos restos caracterizados por poseer paredes de material orgánico se separan de la roca mediante técnicas similares y se agrupan bajo el nombre de palinomorfos.

Los arrecifes fueron los ecosistemas más severamente afectados durante la **crisis biótica de fines del Devónico**. Como vimos previamente, el Devónico Medio-Tardío marcó el clímax de los arrecifes de estromatoporoideos y corales, en coincidencia con una alta tasa de productividad de carbonatos en las plataformas tropicales y subtropicales. Durante el Silúrico Medio (Wenlockiano) hubo un primer pulso de apogeo arrecifal. En este lapso, de casi 80 Ma de duración, las construcciones arrecifales de metazoos alcanzaron una expansión geográfica inigualada, con arrecifes de barrera que llegaban hasta latitudes de 45° o incluso mayores (Copper, 2002). No hay dudas de que este desarrollo fue incentivado por un marco físico y climático muy favorable. Por un lado, el Silúrico y, especialmente, la mitad superior del Devónico, coincidieron con lapsos de mar alto, razón por la cual extensos mares epicontinentales cubrieron buena parte del escudo Canadiense, la región Báltica, Siberia, China y Australia. Por otro lado, la relación δO^{18} permite inferir que la temperatura de los mares en ese tiempo fue 10-15°C más alta que en el presente, y que ese calentamiento excepcional estuvo asociado a altos

niveles de CO₂ atmosférico. Como consecuencia la tasa de meteorización fue elevada y hubo transferencia del dióxido de carbono al océano bajo la forma de carbonatos biogénicos.

Como dijimos, a partir del Silúrico las plantas incrementaron su talla y, a fines del Devónico (Frasniano), se formaron los primeros bosques lluviosos tropicales afectando el desarrollo del suelo, la meteorización y el transporte de sedimentos. Pero el mayor impacto fue el aumento de O₂ y la correlativa reducción de CO₂ atmosférico producto de la fotosíntesis (las plantas desprenden O₂ y, a la vez, 'secuestran' CO₂ de la atmósfera para formar materia orgánica) (Retallack, 1997). Este incremento del O₂ también fue comprobado en las aguas oceánicas, tal como lo indican las altas concentraciones de molibdeno y la abundancia en las rocas del isótopo estable Mo⁹⁸ a partir de los 400 Ma (Devónico Temprano). Esto se basa en que el fraccionamiento isotópico del Mo y su concentración en los sedimentos son altamente sensibles a las condiciones *redox* del agua de mar, siendo muy escaso en medios sulfurosos (reductores) y, a la inversa, su abundancia crece con el grado de oxigenación. La mayor consecuencia biológica de este episodio –el segundo en importancia luego de la oxigenación de Proterozoico terminal (Ediacariano)– fue la gran expansión en los océanos de animales predadores activos y de gran tamaño cuyos elevados requerimientos metabólicos fueron posibles por la mayor oxigenación del agua (Dahl et al., 2010).

La consecuencia de la merma de dióxido de carbono atmosférico fue una disminución del efecto invernadero y, con ello, un enfriamiento generalizado de los mares acompañado de un descenso eustático que expuso las plataformas. Esto trajo como consecuencia el colapso de los sistemas arrecifales y la extinción de muchos invertebrados que habitaban las plataformas carbonáticas. Antes de la extinción, en el Givetiano, los corales rugosos y tabulados totalizaban más de 200 géneros y los estromatoporoideos cerca de 60. Ambos grupos se mantuvieron relativamente diversos hasta cerca del límite Frasniano/Fameniano, datado en 374,5 Ma. A partir de ese momento, los arrecifes coralinos y de esponjas sufrieron un catastrófico colapso siendo reemplazados en el Fameniano por arrecifes microbianos formados por cianobacterias como *Renalcis*, *Girovanella* o *Epiphyton* (Copper, 2002). Por ello, el evento de extinción del Devónico es conocido como la 'crisis F/F'.

El colapso del ecosistema arrecifal trajo aparejada la desaparición de los braquiópodos pentaméridos y atrípidos, que eran formas que habitaban los arrecifes o su periferia. A la hora de analizar las causas de esta extinción es importante tener presente que estos dos órdenes de braquiópodos tropicales fueron los únicos severa-

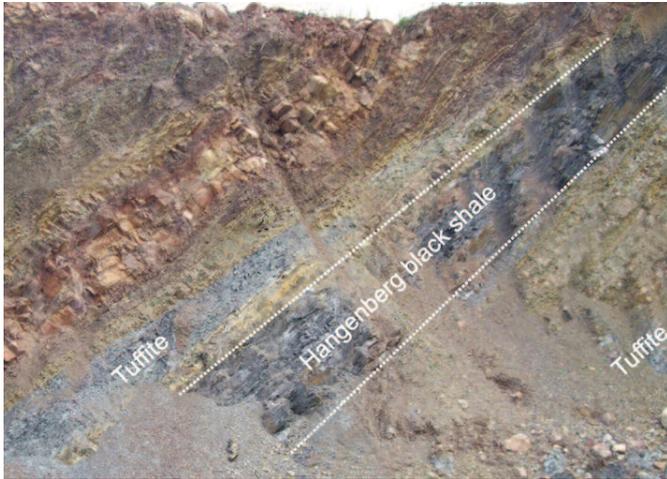


Figura 5.42. Intervalo de pelitas negras Hangenberg (Devónico Superior) de alrededor de un metro de espesor en las Holy Cross Mountains de Polonia. Las condiciones redox de las pelitas indican aguas anóxicas/euxínicas en la zona fótica y episódicos eventos de oxigenación del fondo donde se encontró una fauna bentónica dispersa (simplificado de Marynowski et al., 2012).

mente afectados y que su declinación se inició bastante antes, en el Givetiano tardío. Lo mismo ocurrió con los amonoideos periarrecifales, sobreviviendo solamente aquellos que habitaron aguas más frías. Este evento también afectó fuertemente las diversas faunas de peces lacustres, produciendo la extinción de todos los grupos, con excepción de unos pocos que migraron al ambiente marino o que adquirieron la habilidad de ‘hibernar’ enterrados en el fango, como los peces pulmonados actuales (Dipnoos).

Se han propuesto dos hipótesis principales para explicar la crisis biótica F/F: 1) uno o más períodos de anoxia oceánica a escala global, conocidos como *eventos Kellwasser* (inferior y superior) y 2) un enfriamiento climático global asociado con un descenso eustático (Copper, 1986). Una tercera hipótesis, menos creíble, es la de la colisión de un cometa o asteroide, basada en el hallazgo del cráter de impacto de Siljan, en Suecia, de unos 70 km de diámetro, así como de algunos más pequeños en otros lugares del planeta. El principal problema es que ninguno de estos cráteres ha podido ser datado con precisión. Recientemente, se ha planteado una cuarta alternativa que sugiere una correlación entre la crisis biótica y los derrames basálticos de Viluy, en el este de Siberia (no lejos de los extensos campos de lava de Tunguska, de fines del Pérmico), datados en 370 Ma, pero los datos son todavía preliminares (Courtilot et al., 2010).

La primera hipótesis (anoxia oceánica) se basa en la presencia en el Devónico Superior de dos peculiares intervalos de pelitas, calcipelitas y calizas negras bitu-

minosas ricas en pirita intercalados en sucesiones pelágicas o hemipelágicas, los que han sido interpretados como indicadores de eventos de anoxia o disoxia de las aguas del fondo marino. Estos niveles fueron identificados originalmente en la cuenca Renana de Alemania. El primero de ellos es la Caliza Kellwasser o *Kelwasserkalke*, de edad próxima al límite F/F. Este evento afectó en particular a los organismos bentónicos de aguas someras y, en menor medida a las formas nectónicas o planctónicas. El segundo horizonte de pelitas negras es la Lutita Hangenberg, correspondiente al Devónico más alto (Famenario tardío) (Fig. 5.42) y este episodio se lo conoce como *evento Hangenberg*. En este lapso se redujo la diversidad de los vertebrados en más de un 50%, tanto en ambientes terrestres como marinos. Un tercer evento de pelitas euxínicas se registra en la base del Carbonífero (Tournaisiano) y afectó principalmente a los amonoideos. Estos breves episodios de anoxia, especialmente el evento Hangenberg, se reconocieron después en distintas partes de Europa, en los márgenes de Gondwana (Marruecos) y también en Laurasia (Buggisch, 1991). En las sucesiones de aguas someras están asociados con una interrupción en la sedimentación y a *hardgrounds* fosfatizados que coinciden con una rápida regresión, cuya duración, en base a las zonas de conodontes, se estima no mayor de 1,5 Ma (Piecha, 2002). La gran cantidad de materia orgánica y fosfatos acumulados durante estos intervalos de pelitas negras sugiere una elevada productividad primaria en los océanos, lo que indicaría un fuerte aporte de nutrientes desde los continentes. La causa habría que buscarla en la erosión de las tierras en proceso de levantamiento por la orogénesis Eovarísica de fines del Devónico (Averbuch et al., 2005) o, más probablemente, en una caída del nivel del mar relacionada con el englazamiento de los polos. Este descenso eustático también sería responsable de la restricción de las cuencas oceánicas y la hiperproductividad de fitoplancton. La consecuencia fue la eutrofización de las aguas de plataforma: la cantidad de microorganismos enturbian el agua y dificultan la fotosíntesis que genera oxígeno libre, a la vez que aumentan la actividad metabólica que consume oxígeno (respiración aeróbica) de los descomponedores y el ambiente se vuelve anóxico.

Estos intervalos coinciden con excursiones positivas de la curva δC^{13} debido al enterramiento masivo de materia orgánica para formar lutitas negras. En las regiones templado/cálidas este descenso del nivel del mar condujo a la extensa acumulación de evaporitas en América del Norte y el este de Europa. En las pelitas negras Hangenberg de Polonia (Fig. 5.42) la intercalación de tufitas de composición similar a la de los grandes derrames basálticos sugiere, además, la ocurrencia

de intenso volcanismo. Esto supone una fuerte emisión de CO₂ y la consiguiente acidificación e hipercapnia (exceso de dióxido de carbono en el agua), lo que condujo al empobrecimiento de la biota (Marynowski et al., 2012).

Lo que no está demasiado claro es de qué forma este escenario pudo afectar a los arrecifes hasta hacerlos desaparecer. Se ha argumentado que el aumento de la turbidez debida al incremento del fitoplancton habría sido perjudicial para los corales, que estaban adaptados a aguas oligotróficas, más oxigenadas e iluminadas. La mayor dificultad de la hipótesis de la anoxia es que no explica cómo estas aguas eutróficas cubrieron las plataformas someras y cómo este fenómeno pudo ocurrir casi simultáneamente en todas las plataformas tropicales en las que crecían los arrecifes. Además, estudios recientes de los sedimentos del talud que bordean a los complejos arrecifales de la plataforma Lennard (cuenca Canning de Australia) no muestran evidencias geoquímicas de anoxia, por lo que se supone que hubo otros factores involucrados en la extinción (George et al., 2014).

La hipótesis climática se basa en que los tres factores más importantes para el desarrollo de los arrecifes actuales son, en orden decreciente, la temperatura, la luz y la saturación de carbonato, y todo indica que los arrecifes devónicos tuvieron requerimientos similares. La explicación que parece más razonable es que la declinación y el posterior colapso de los arrecifes y de los organismos marinos asociados, así como de la biota terrestre, fueron producto de un enfriamiento global combinado con una caída del nivel del mar. Este descenso está bien documentado por la brusca depositación de areniscas sobre los intervalos de pelitas negras arriba mencionados, en lo que parece ser una regresión forzada inducida por el englazamiento. La declinación de la temperatura se apoya en el aumento de la relación δO^{18} y Ca/Mg y, además, coincide con numerosas evidencias estratigráficas de glaciación en Gondwana (diamictitas, pavimentos estriados). Por otra parte, el hecho de que la diversidad de los ecosistemas continentales también fue severamente afectada es una seria objeción a la hipótesis de la anoxia.

Recientemente Alycia Stigall, de la Universidad de Ohio, puso en duda de que lo que ocurrió a fines del Devónico haya sido realmente una extinción masiva comparable a las otras cinco mayores (las *Big Five*). Para ser considerada como 'extinción masiva' la tasa de extinción durante la crisis debe superar la tasa de extinción de fondo del período (o sea, la que se produce de manera permanente o natural) y ser estadísticamente más elevada que el promedio de la del Fanerozoico. Sin embargo, lo que se observa en el Devónico Tardío es que la tasa de extinción está apenas por arriba de la 'normal'

mientras que la tasa de especiación (o sea, la aparición de especies nuevas) es muy baja. La combinación de ambos factores desemboca necesariamente en una declinación de la biodiversidad. Por esa razón, no se trataría de una extinción masiva sino de una *crisis de diversidad*, lo cual no implica restarle severidad a sus efectos en los ecosistemas arrecifales y otras faunas marinas. Según Stigall (2012) los cambios ambientales (factores abióticos) por sí solos no dan cuenta de la fuerte reducción de la especiación. Esto se debería a un fenómeno netamente biológico: la proliferación de especies 'generalistas' o ampliamente tolerantes del punto de vista ecológico que desplazan y/o reemplazan a las especies más especializadas que habitan en una cuenca marina. Tales invasiones están asociadas a eventos transgresivos de probable origen glacioeustático. La conclusión es que la crisis F/F es comparable, en muchos aspectos, a la crisis de biodiversidad que está teniendo lugar en el presente como resultado de la conjunción de cambios climáticos, deterioro ambiental y colonización de los hábitats por especies invasoras que entran en competencia y finalmente extinguen a las formas autóctonas (Thuiller, 2007; Baranosky et al., 2011).

5.9 EL PROVINCIALISMO FAUNÍSTICO

Las faunas marinas que sobrevivieron a la extinción de fines del Ordovícico fueron notablemente cosmopolitas, en parte porque muchos de los taxones sobrevivientes tenían una amplia distribución geográfica previa (Sheehan y Corough, 1990). Además, también influyó el



Figura 5.43. *Harringtonina australis*, un braquiópodo endémico del Silúrico Afro-Sudamericano. La muestra proviene de la Formación Los Espejos de la Precordillera de San Juan, Argentina.

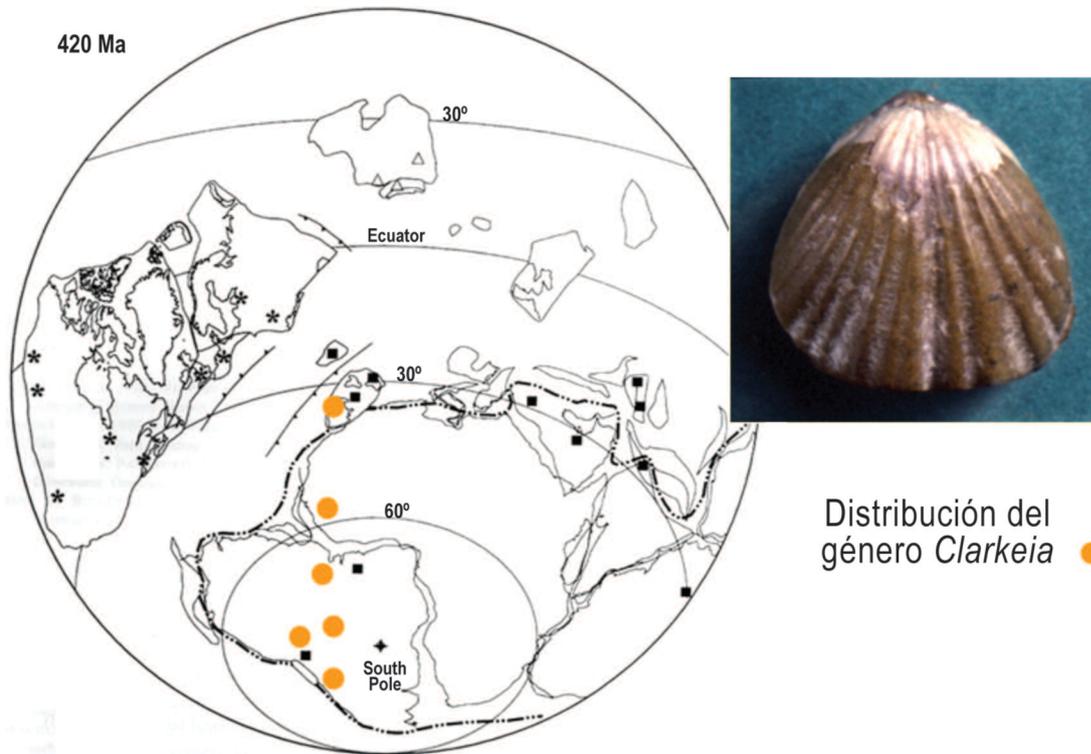


Figura 5.44. Distribución geográfica del braquiópodo *Clarkeia* en el Silúrico Medio y Superior del Dominio Afro-Sudamericano (modificado de Sánchez y Benedetto, 1993).

cierre de los océanos Iapetus y Rheico, dos importantes barreras a la dispersión. Las **faunas de braquiópodos** del Llandoveryano son de baja diversidad e incluyen géneros que ya estaban presentes en el Hirnantiano, como *Dalmanella*, *Hindella* y *Eostropheodonta*. Un buen ejemplo es *Hindella crassa*, una especie presente en el Hirnantiano y que alcanzó una distribución cosmopolita en el Llandoveryano temprano, con registros en latitudes altas a intermedias (Precordillera, Puna argentina, Paraguay) y en continentes ecuatoriales como Laurusia y Sur de China (Benedetto y Cocks, 2009).

Hacia mediados y fines del Llandoveryano la recuperación de los braquiópodos se aceleró con la radiación de tres grupos que van a dominar durante el resto del Silúrico y el Devónico, los atrípodos, los espiriféridos y los pentaméridos (Rong et al., 1999). A partir del Wenlockiano, comenzaron a definirse claramente dos grandes dominios biogeográficos: el Afrosudamericano en los mares de aguas frías y el Norsilúrico en aguas templadas y cálidas. El **Dominio Afro-Sudamericano** está restringido a las cuencas silúricas gondwánicas de Argentina, Brasil, Paraguay, Bolivia, Perú y noroeste de África (cuenca de Bové en Guinea), todas localizadas a latitudes mayores de 45°-50°S (Benedetto y Sánchez, 1996; Boucot y Blodget, 2001). Esta entidad biogeográfica se distingue del Dominio Norsilúrico por su baja

diversidad taxonómica (raramente más de seis géneros), ausencia de braquiópodos atrípodos y pentaméridos, y extrema escasez de espiriféridos (hasta el presente se ha encontrado una única especie en la Precordillera argentina). Algunos de los braquiópodos más típicos de este dominio son *Heterorthella*, *Australina*, *Castellaroina*, *Harringtonina*, *Amosina* y *Clarkeia* (Fig. 5.43, 5.44, 5.45). Este último género está presente en todas las cuencas arriba mencionadas, razón por la cual a esta asociación de braquiópodos se la conoce como Fauna de *Clarkeia* (Fig. 5.43). El **Dominio Norsilúrico** abarca las faunas no comprendidas en el Dominio Afro-Sudamericano. Debido a su gran extensión geográfica, diversidad y heterogeneidad faunística, este dominio fue subdividido en una serie de regiones y éstas, a su vez, en provincias (Boucot, 1974). De modo resumido, la **Región Noratlántica** incluye las clásicas faunas silúricas de Europa (provincia Europea) y de América del Norte (Provincia Norteamericana). Un hecho que llama la atención es que a esta región pertenecen las faunas de braquiópodos silúricos de los Andes de Venezuela, siendo ésta la única región de América del Sur cuya fauna es típicamente Noratlántica y no Afrosudamericana. Esto se explica por la cercanía de la esquina NO de América del Sur con Laurentia, con la cual compartió aguas templado/cálidas. Pero también se observa la presencia de algunos

elementos norsilúricos más hacia el sur, en la cuenca de la Precordillera argentina, donde coexistieron con típicas formas afrosudamericanas (Benedetto et al., 1992a). Este fenómeno, como veremos a continuación, se repitió en el Devónico. La otra es la **Región Uraliano-Cordillerana**, extendida desde los Urales hacia el este a través de Asia (Siberia, China, Australia), abarcando también la región cordillerana y ártica de América del Norte. Las faunas de braquiópodos y corales de Australia y China son muy similares, por lo que dentro de esta región se distingue una provincia Sino-Australiana (Rong et al., 1995; Pickett et al., 2000).

Durante el Devónico, el provincialismo fue muy marcado no sólo en los braquiópodos sino también en otros grupos de organismos bentónicos como los corales y los trilobites. El carácter peculiar de las faunas de Brasil, Bolivia y Argentina fue notado por Ulrich en 1893 y poco después Clarke (1912) llamó la atención sobre la ausencia de muchos grupos que son frecuentes en el Hemisferio Norte, como los cefalópodos, corales, briozoos, algas calcáreas, estromatoporoideos y conodontes, así como la abundancia de conularias. El término **Dominio Malvinocáfrico**, aplicado posteriormente a esta región, fue acuñado por Rudolph y Emma Richter en 1942 para designar un conjunto de trilobites fuertemente endémicos de las Islas Malvinas y de Sudáfrica, luego ampliado a las faunas de Sudamérica continental, Antártida y noroeste de África. Como dato de interés histórico cabe mencionar que las primeras faunas devónicas de las Islas Malvinas (de donde deriva parte del nombre de este dominio) fueron coleccionadas por Darwin en 1834 durante una escala en su viaje en el *HMS Beagle* y fueron dadas a conocer posteriormente por Morris y Sharpe (1846) en la Sociedad Geológica de Londres.

Al igual que las faunas afrosudamericanas, las malvinocáfricas se caracterizan por ser poco diversas, aunque en los últimos años la búsqueda intensiva de fósiles ha revelado que el número total de taxones, al menos en algunos grupos como los braquiópodos conétidos, es comparable al de otras áreas (Boucot y Racheboeuf, 1993). El Dominio Malvinocáfrico se distingue por poseer más de 15 géneros endémicos de braquiópodos (*Australocoelia*, *Austranoplia*, *Scaphiocoelia*, *Australospirifer*, *Kentronetes*, entre otros) y numerosos trilobites (por ej. *Calmonia*, *Bainella*, *Tarijactinoides*, *Tormesiscus*), la mayoría de los cuales pertenecen a la familia de los calmónidos que está restringida a este dominio (Eldredge y Ormiston, 1979; Vaccari et al., 1994) (Fig. 5.45).

Sin embargo, en algunos sectores marginales o limítrofes del Dominio Malvinocáfrico hay mezcla con elementos extra-malvinocáfricos. Tal es el caso de las faunas de la cuenca de Parnaíba de Brasil, del sur de Perú (región de Arequipa), del norte de Chile (Sierra de Almei-

da) y de la Precordillera argentina. En las faunas de Bolivia también se constatan inmigrantes provenientes de la región apalachiana de América del Norte (*Anoplia*, *Longispina*), en particular desde el Eifeliano, lo que indica que a partir del Devónico Medio la fauna malvinocáfrica fue perdiendo progresivamente su identidad (Racheboeuf e Isaacson, 1993). Algo similar se observa en el registro palinológico. En el Devónico Medio y Superior de Bolivia se nota un intercambio selectivo de polen con Laurusia, aunque gran parte de las formas siguen siendo endémicas del Dominio Malvinocáfrico. La principal causa de tal diferenciación es el gradiente climático entre Laurusia y Gondwana, y solamente en los lapsos de mayor calentamiento o de grandes transgresiones marinas fue posible el intercambio florístico (Troth et al., 2010).

Dado que no hay evidencias de que el terreno Precordillera haya estado alejado de Gondwana durante el Silúrico-Devónico, el carácter mixto de su fauna de braquiópodos, al igual que las faunas de algunas regiones de Perú y Bolivia (llamada 'anomalía biogeográfica Sudamericana' por Boucot y Gray, 1976) debe ser explicado por factores que no tengan que ver con separación geográfica. Por ejemplo, podría resultar de un influjo de aguas cálidas que acarrearán las larvas de algunas especies desde latitudes bajas (Isaacson et al., 1976; Laubacher et al., 1982), un aumento global de la temperatura hacia fines del Eifeliano (el denominado Evento Kačac-Otomari, Boucot, 1990) o también puede deberse a la posición marginal de la Precordillera respecto de la placa gondwánica. La primeras dos hipótesis otorgan mayor importancia al rol que jugaron los patrones de circulación oceánica en la dispersión faunística y al 'achicamiento' del gradiente climático, mientras que la última sostiene que las cuencas localizadas cerca del margen continental tuvieron mayor intercambio con las aguas oceánicas abiertas, lo que favoreció el ingreso de formas con gran capacidad de dispersión. También fue importante el papel de los cambios eustáticos, dado que las oleadas migratorias a menudo coinciden en el registro estratigráfico con eventos de inundación. Un buen ejemplo son las pelitas transgresivas de la base de la Formación Talacasto, del Devónico Inferior, cuya fauna incluye cerca del 45% de taxones extra-malvinocáfricos (Herrera, 1995).

Otra región biogeográfica devónica es el **Dominio Este-Americano**, también llamado Apalachiano por ser distintivo de esta cuenca. Este dominio es claramente identificable por sus faunas de corales y braquiópodos. El endemismo de los corales se incrementó desde fines del Silúrico y alcanzó un máximo en el Emsiano-Eifeliano, con un 92% de géneros de Rugosa exclusivos de este dominio, momento en el cual la cuenca estuvo virtual-

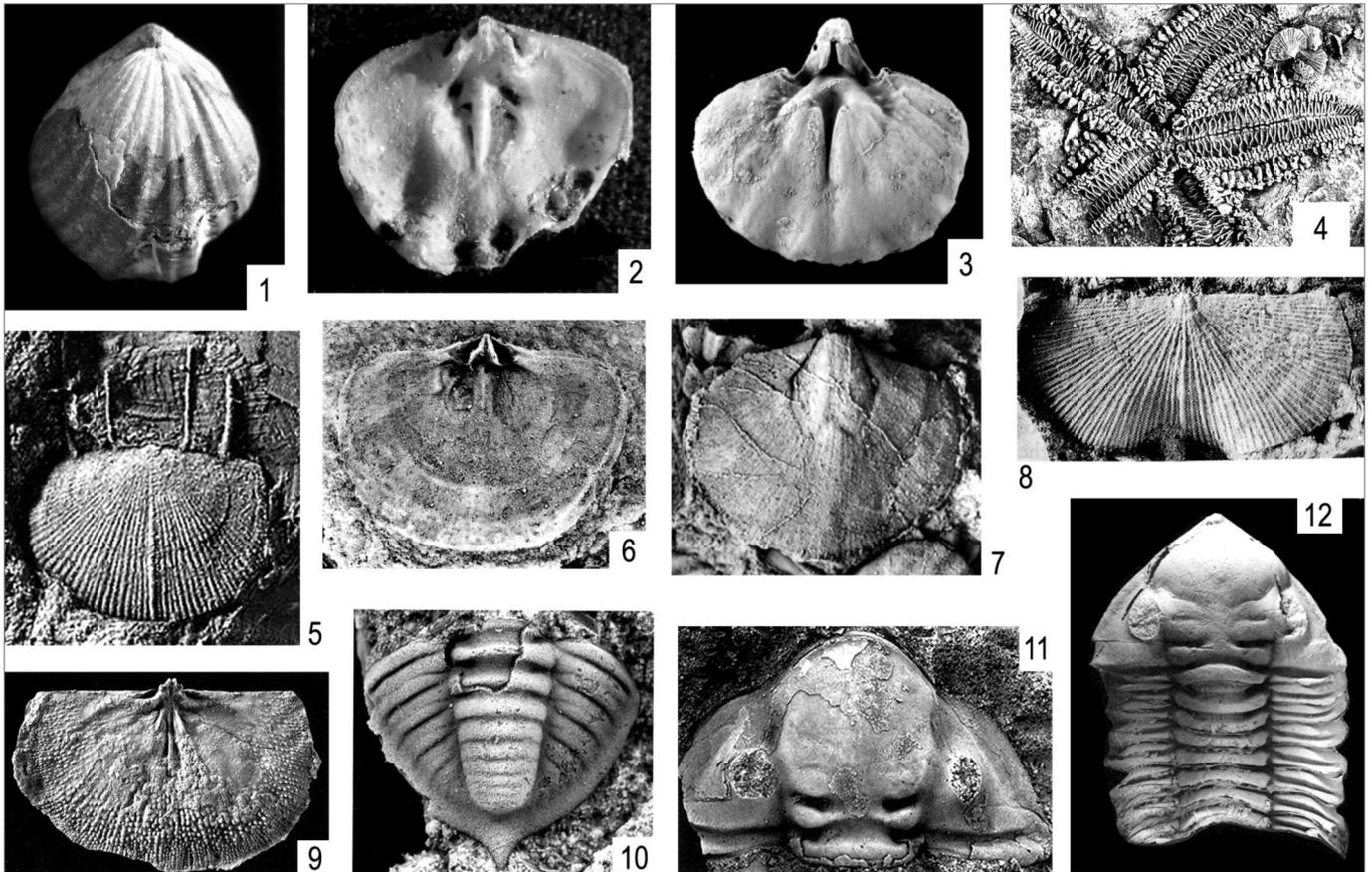


Figura 5.45. Fósiles típicos de las Provincias Afrosudamericana (Silúrico) y Malvinocáfrica (Devónico). 1. *Clarkeia bodembenderi* (Silúrico de la Precordillera argentina); 2. *Australocoelia intermedia* (Devónico Inferior, Lochkoviano) de la Precordillera argentina; 3. *Australocoelia tourteloti*, Devónico Inferior; 4. Ofituroideo de la Formación Talacasto, Devónico Inferior, Precordillera argentina; 5. *Kentronetes ruecki*, Devónico de Bolivia; 6. *Australina jachalensis*, Silúrico, Precordillera argentina; 7. *Heterorthella* sp. Silúrico Superior de Bolivia; 8. *Amosina paolae*, Silúrico Superior de la Precordillera argentina; 9. *Pleurochonetes anteloi*, Devónico Inferior de Bolivia; 10, 11. Pigidio y céfalo de *Australoacaste oconnori*, Silúrico Superior de Bolivia; 12. *Calmonia signifer*, Formación Ponta Grossa, Devónico de Brasil.

mente aislada (Oliver, 1977). Recordemos que hacia el oeste el mar apalachiano estaba limitado por el arco transcontinental, una inmensa barrera que lo separaba del mar cordillerano cuyos corales pertenecen al Dominio del Viejo Mundo. En cambio, había una amplia conexión con la cuenca de Colombia y Venezuela, cuyas faunas de braquiópodos y corales son prácticamente indiferenciables de las del Grupo Hamilton de la región de Nueva York (Benedetto, 1984). Ambas cuencas, que ya estaban relativamente cercanas en el Silúrico, terminaron de aproximarse en el transcurso del Devónico, aunque la amplitud del brazo del Océano Rheico que las separó es aún materia de debate. La amplia dispersión de esporas entre Gondwana y Laurasia durante el Devónico Medio-Superior y la identidad de las faunas marinas (Fig. 5.46) se contraponen al modelo de Nance (2008) y Nance et al. (2010) según el cual el Rheico habría tenido cerca de 3000 km de anchura, lo que claramente sería un

obstáculo para el intercambio de esporas e incluso para la migración de las faunas marinas bentónicas, como los corales y los braquiópodos (ver § 5.10). Los datos paleomagnéticos también indican una menor amplitud del mar interpuerto.

Las faunas de la cuenca de Amazonas de Brasil contienen una mezcla de formas malvinocáfricas y apalachianas, al igual que las faunas del norte de África, las que representan zonas de intergradación entre ambos dominios.

Finalmente, el **Dominio del Viejo Mundo** es el más extenso de todos y, al igual que el Dominio Norsilúrico, ha sido subdividido en una serie de regiones como la **Reno-Bohémica**, que abarca Europa, el Norte de África y Arabia, además de las regiones 'atlánticas' de Norteamérica (Maine, Nueva Brunswick, Nova Scotia), la Región **Uraliana** (Montes Urales y Siberia), la Región **Cordillerana** (desde Nevada hasta el ártico canadiense),

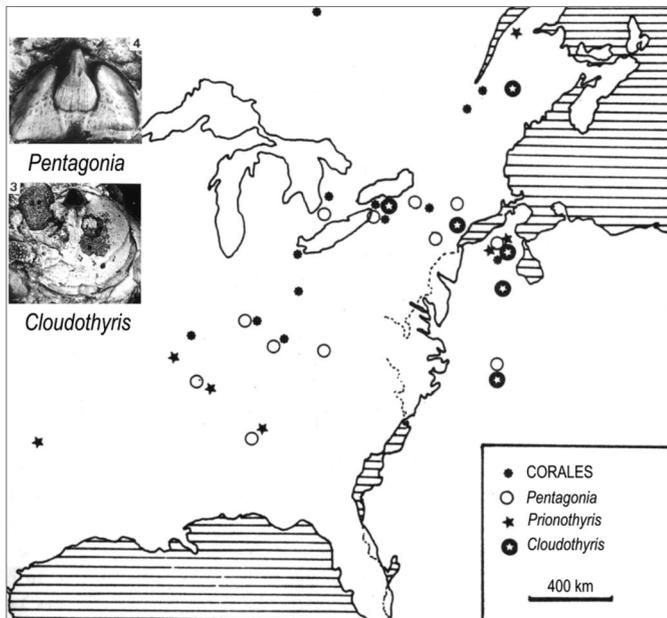


Figura 5.46. Distribución de algunos géneros de braquiópodos y corales en la cuenca Colombo-venezolana y en la cuenca Apalachiana de América del Norte (de Benedetto, 1984).

la Región de **Tasmania** (este de Australia y Tasmania) y la Región de **China del Sur**, entre otras (Boucot y Blodgett, 2001).

Para concluir, es importante remarcar que durante el Silúrico y el Devónico el provincialismo faunístico de la región norte de Gondwana se vio alterado por la apertura y cierre de las conexiones entre las aguas frías gondwánicas y los mares cálidos de las cuencas renana y apalachiana. La causa de esto hay que buscarla en las fases orogénicas que ocurrieron tanto en el sector apalachiano (orogenia Acádica) como en el oeste de África (Mauritánides) y en el sur de Europa (Eovarísica). Como consecuencia, se produjeron eventos de vicarianza y de dispersión (Stigall y Lieberman, 2005). Por ejemplo, la región situada al norte de los macizos de Reguibat y Hoggar (cuenca de Tindouf) tiene faunas típicamente renobohémicas, mientras que la región sahariana, situada al sur de estos macizos, fue poblada por faunas de afinidades malvinocáfricas en el Devónico basal (presencia de *Heterorthella* y *Clarkeia* en Senegal), pero hacia el Eifeliano y Givetiano hacen irrupción elementos apalachianos, algunos de los cuales (*Amphigenia*, *Longispina*) también penetraron en la cuenca renana. De este modo, se infiere que esta región norafricana fue una ruta migratoria entre provincias biogeográficas distintas, lo que explica el carácter mixto de sus faunas (Racheboeuf, 1990; Mergl y Massa, 2004).

5.10 LA CUENCA COLOMBO-VENEZOLANA Y SUS FAUNAS EXTRAGONDWÁNICAS

Los Andes septentrionales se extienden desde la curvatura andina a la altura del Golfo de Guayaquil (conocida como deflexión de Huancabamba) hasta el mar Caribe. El sistema orográfico situado más al este, la Cordillera Oriental de Colombia, se bifurca hacia el norte en dos ramas, la Sierra de Perijá – que forma el límite con Venezuela – y los Andes de Mérida o Andes venezolanos (Fig. 5.47). En estos tres cordones montañosos afloran la mayor parte de las rocas sedimentarias paleozoicas.

En la vertiente SE de los Andes venezolanos hay una angosta franja de afloramientos de rocas silúricas referidas a la Formación El Horno, bien expuestas en la zona del río Caparo. Esta región pertenece al Bloque autóctono Caparo el cual, como vimos en el capítulo anterior, representa la sedimentación en la periferia del escudo amazónico. La sucesión silúrica se compone de más de 500 m de lutitas silíceas verdosas, limolitas gris-azuladas, areniscas y algunos niveles de conglomerados que yacen directamente sobre rocas del Ordovícico Medio y, a su vez, son cubiertas en discordancia por areniscas y conglomerados continentales del Carbonífero. Las rocas silúricas son muy fosilíferas al punto que solamente en el Ludlowiano se han identificado cerca de 50 especies de braquiópodos (Boucot et al., 1972). Además de su alta diversidad, estas asociaciones se distinguen del resto de las faunas sudamericanas por pertenecer a la Región Norsilúrica y, dentro de ella, tienen mayores afinidades con el este de Laurentia y Avalonia.

El Devónico ha sido reconocido únicamente en la Sierra de Perijá y en la Cordillera Oriental de Colombia, con excepción de algunos afloramientos aislados al oeste del río Magdalena, en la Cordillera Central (Barrett, 1988) (Fig. 5.47). En los casos donde se pudo observar el contacto basal, el Devónico es transgresivo sobre rocas metamórficas fuertemente plegadas. El espesor de la sucesión devónica alcanza un máximo de alrededor de 800 m en el flanco venezolano de la Sierra de Perijá y de 600 m en la Cordillera Oriental de Colombia, al sur de Bucaramanga (Formación Floresta). En la Sierra de Perijá la sucesión devónica es referida al Grupo Río Cachirí, cuya edad se extiende desde el Pragiano hasta el Givetiano, aunque la parte superior, carente de fósiles marinos, podría llegar hasta el Frasniano. La unidad inferior (Formación Caño Grande) se inicia con areniscas con estratificación cruzada seguidas de limolitas calcáreas y calizas bioclásticas. Este intervalo, extremadamente fosilífero, contiene briozoos, corales, bivalvos, gastrópodos, equinodermos, trilobites y una gran variedad de braquiópodos. En contacto neto siguen las limo-



Figura 5.47. Sistemas orográficos del noroeste de Sudamérica.

litas fosilíferas gris-azuladas de la Formación Caño del Oeste (Fig. 5.48), las que gradan a las areniscas arcósicas con intercalaciones de pelitas carbonosas plantíferas de la Formación Campo Chico, de ambiente deltaico.

La fauna de braquiópodos del Grupo Río Cachirí es muy rica (77 especies!) y es casi enteramente apalachiana, al igual que los corales rugosos (Oliver, 1977; Benedetto, 1984). La sucesión estratigráfica también es llamativamente similar a la de los Apalaches: la Arenisca Oriskany, la Caliza Onondaga y las lutitas grises de la Formación Marcellus del Grupo Hamilton de los Apalaches (Fig. 5.19) paralelizan la sucesión del Grupo Río Cachirí. Además, en ambas cuencas la sucesión marina culmina con potentes facies deltaicas y continentales (Grupo Catskill en los Apalaches, Formación Campo Chico en Venezuela), evidenciando que ambas regiones fueron afectadas simultáneamente por la orogenia Acádica. Un dato relevante es que la flora de licófitas herbáceas encontrada en las facies fluviodeltaicas de la Formación Campo Chico y en la Formación Cucho de Colombia son muy afines a las floras devónicas del estado de Nueva York (Edwards y Benedetto, 1985; Berry et al., 1993, 2000). En síntesis, como se dijo previamente,

estas semejanzas confirman que las cuencas Colombo-Venezolana y Apalachiana estuvieron muy próximas entre sí durante el Devónico, especialmente a partir del Givetiano (Benedetto, 1984; Dalziel et al., 1994) (Figs. 5.14, 5.46).

La cuenca Colombo-Venezolana también debió tener conexión con la cuenca de Amazonas (Fig. 5.49), en la que hay mezcla de elementos apalachianos y malvinocáfricos. Con la cuenca Andina Central hubo menos intercambio, como lo indica la presencia en Venezuela de un único braquiópodo malvinocáfrico (*Australocoelia*). También entre los vertebrados hay un corte tajante entre las faunas de Colombia/Venezuela y las de Bolivia y Sudáfrica; estas últimas incluyen taxones endémicos como el pez cartilaginoso *Pucapampella*, mientras que las primeras están dominadas por placodermos y peces óseos típicos de Laurusia (Québec, Latvia, Rusia, región Báltica) y NE de Gondwana (Arabia Saudita). La hipótesis más plausible para explicar estas diferencias es la existencia de un gradiente climático que habría actuado como barrera al intercambio masivo de las faunas marinas. En Venezuela, sin embargo, se han registrado formas conocidas sólo en Antártida y Australia, como el placodermo *Venezuelepis* y el pez cartilaginoso *Antarctilamma* y, por otra parte, en el Devónico Superior de Bolivia se han descubierto numerosas placas del placodermo gigante *Dunkleosteus*, ampliamente distribuido



Figura 5.48. Afloramiento de las limolitas fosilíferas de la Formación Caño del Oeste en el flanco venezolano de la la Sierra de Perijá (foto del autor).

en Laurusia y Siberia, lo que evidencia algún grado de conexión entre la región malvinocáfrica y otras áreas (Janvier, 2003).

5.11 LA INUNDACIÓN DE LAS CUENCAS INTRACRÁTICAS DE BRASIL Y PARAGUAY

La región cratónica de América del Sur se terminó de estructurar y consolidar a fines del Proterozoico con la orogenia Brasiliana. A partir de entonces, esta vasta región adquirió un relieve importante y se mantuvo emergente durante casi 100 Ma. Recién a fines del Ordovícico comenzaron a definirse las tres grandes cuencas sedimentarias de intraplaca fanerozoicas, desarrolladas principalmente en territorio brasileño: la de Amazonas, la de Parnaíba (o Maranhao) y la de Paraná (Fig. 5.49). Una completa reseña de la estratigrafía de estas cuencas fue editada por Milani y otros geólogos brasileños en 2007.

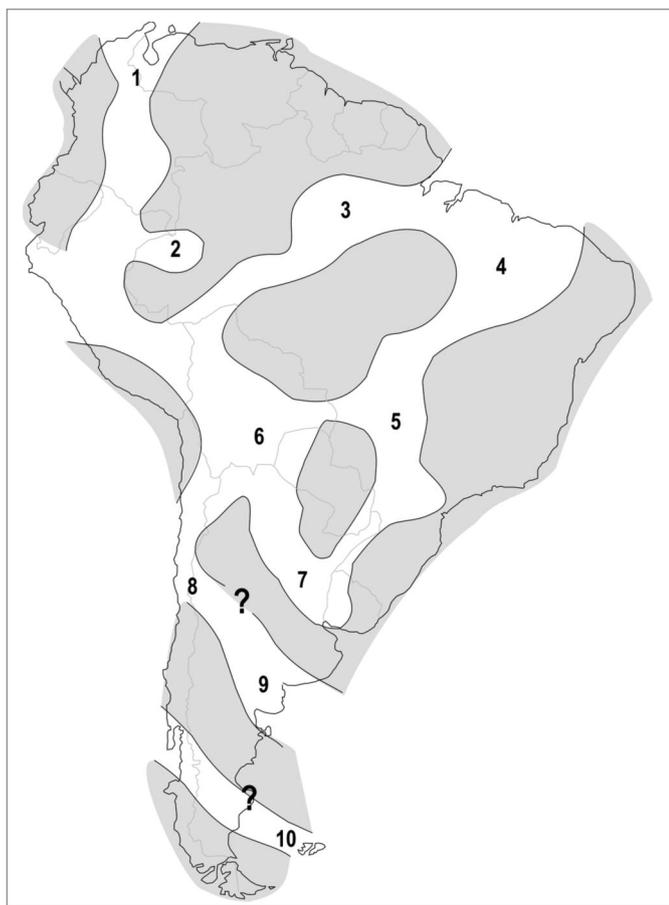


Figura 5.49. Principales cuencas Devónicas de América del Sur. 1. Colombo-Venezolana; 2. Solimoes; 3. Amazonas; 4. Parnaíba (Maranhao); 5. Paraná; 6. Andina Central; 7. Chacoparanense; 8. Precordillera; 9. Sierras Australes/Sierra Grande; 10. Malvinas.

La **cuenca de Amazonas** tiene una extensión cercana a los 500.000 km² y su relleno es mayormente paleozoico, alcanzando espesores del orden de los 4000 m (Fulfaró et al., 1992). La sucesión yace directamente sobre basamento cristalino y se inicia con la Formación Trombetas, compuesta de areniscas y pelitas en la base seguidas de cuarcitas, vaques y al menos tres horizontes de

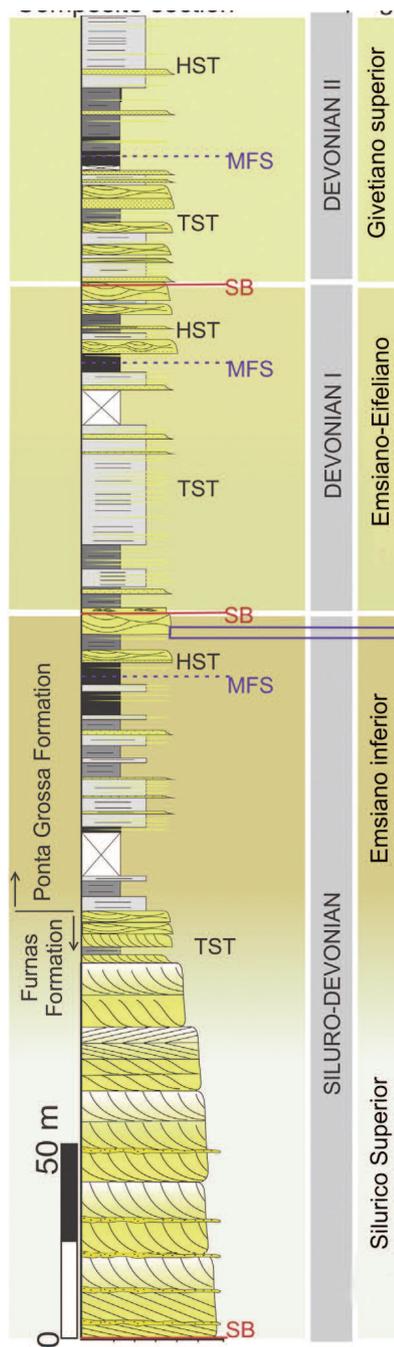


Figura 5.50. Columna estratigráfica de las formaciones Furnas y Ponta Grossa. HST: Sistema de nivel alto; MFS: Superficie de inundación principal; SB: Límite de secuencia; TST: Sistema transgresivo.



Figura 5.51. Afloramiento de la Formación Ponta Grossa en la región de Campos Gerais, Estado de Paraná, sur de Brasil. A la izquierda niveles de limolitas y areniscas finas con densas acumulaciones de *Zoophycos* y otras trazas. A la derecha, corte pulido mostrando la icnofábrica de las capas con *Zoophycos* (Zo), *Chondrites* (Ch) y escasos *Phycosiphon* (Ph) (modificado de Sedorko et al., 2018).

diamictitas de probable origen glacial (Miembro Nhamundá). Estas son sucedidas y/o se interdigitan con pelitas negras con nódulos sideríticos y oolitas hematíticas, lo que sugiere bajas tasas de sedimentación. En la sección del río Trombetas aflora una sucesión de tempestitas con coquinas que contienen los braquiópodos *Anabaia* y *Heterorthella* que confirman la filiación biogeográfica afrosudamericana de la fauna. Las acritarcas y quiti-nozoos recuperados de las pelitas negras indican una edad Llandoveryana (Rubinstein, 1997), pero los restos de peces acantodios hallados cerca del tope sugieren una edad Silúrica Tardía, por lo que es probable que haya uno o más hiatos en la secuencia.

El Devónico está representado por una potente sucesión clástica integrada por las formaciones Mae-curú, Ereré y Curuá. La primera incluye facies fluviales a deltaicas en los bordes de la cuenca y pelitas marinas hacia el interior, mientras que la Formación Ereré está formada por pelitas y areniscas marinas someras. Ambas unidades abarcan el lapso Emsiano-Givetiano (Melo y Loboziak, 2003). El Grupo Curuá es importante porque las pelitas carbonosas de su parte inferior, de ambiente marino distal, constituyen el principal generador de hidrocarburos de la cuenca de Amazonas. Hacia arriba la secuencia comienza a progradar y culmina en el Fameniano con diamictitas, pelitas y areniscas de ambiente glacial a periglacial relacionados con el enfriamiento de fines del Devónico (Cunha et al., 2007). La parte superior de la Formación Curuá – y en menor medida de la Formación Ereré – contienen las asociaciones fosilíferas más variadas del Devónico de Brasil, formadas por braquiópodos, trilobites, bivalvos, gastrópodos, briozoos, crinoideos y conularias de edad Eifeli-ana-Givetiana temprana. Del punto de vista biogeográfico, como ya se mencionó en el punto anterior (ver § 5.9), las faunas de braquiópodos son peculiares por su carácter de mezcla Apalachiano/Malvinocáfrico, lo que llevó a reconocer una subprovincia Amazónica dentro

de la región Este-Americana. Esto, por otra parte, sugiere que la cuenca de Amazonas estuvo conectada con la cuenca de Colombia y Venezuela a través de la cuenca de Solimoes, donde también hay sedimentación marina devónica (Barrett e Isaacson, 1988). La parte más superior de la Formación Curuá está formada por pelitas negras con un horizonte glacial del Fameniano.

La **cuenca de Paraná** estuvo conectada a través del arco de Asunción con la cuenca Andina Central y hacia el sur con la cuenca Chacoparanense del norte de Argentina y Uruguay. Las rocas que conforman estas cuencas yacen en gran parte en subsuelo y sus afloramientos están cubiertos por una densa vegetación. Estas secuencias fanerozoicas casi no han sido afectadas por esfuerzos compresivos debido a que forman la cobertura sedimentaria del Escudo Brasileño, y por ello los estratos yacen casi horizontales. Por esta razón es muy difícil observar secciones estratigráficas completas y continuas a escala de afloramiento y a menudo las observaciones deben hacerse en las rocas descubiertas durante la excavación de canteras. Una buena parte de la información estratigráfica proviene de las numerosas perforaciones para la prospección de yacimientos de hidrocarburos realizadas tanto en Brasil (ver síntesis en Milani et al., 2007), como en el norte de Argentina.

La cuenca de Paraná abarca casi 1,6 millones de km² y contiene cerca de 6000 m de rocas sedimentarias y volcánicas fanerozoicas. Además de Brasil, se extiende en Paraguay, Uruguay y noreste de Argentina. En el sector brasileño, el Llandoveryano está representado por pelitas negras (Formación Vila María) sobre las que yacen, mediante un hiato, las areniscas entrecruzadas de la Formación Furnas (fluviodeltaica a marina litoral) y luego las pelitas de la Formación Ponta Grossa, de edad Devónica (Emsiano/ Givetiano). Esta última es ricamente fosilífera y sus graquiópodos tienen una signatura malvinocáfrica más definida que los de la cuenca de Amazonas (Melo, 1988). La Formación Ponta Grossa es

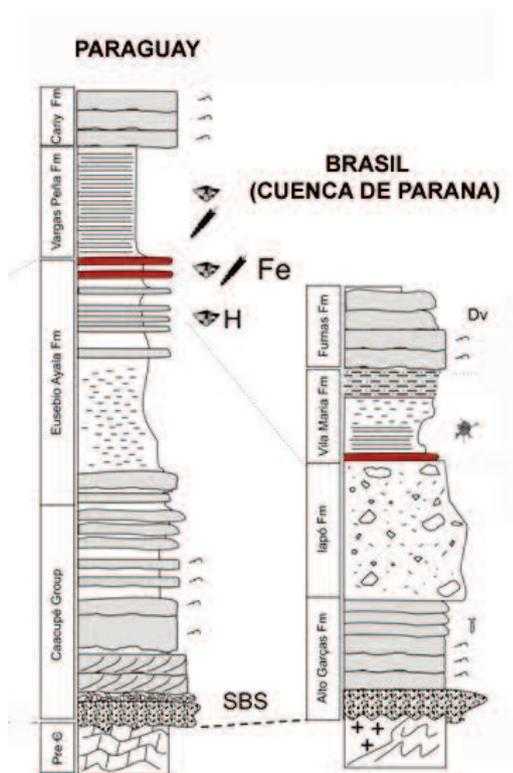


Figura 5.52. Columnas estratigráficas de la cuenca de Paraná en las cercanías de Asunción (Paraguay) y Brasil. En rojo los niveles ferruginosos. H: Fauna de *Hirnantia*; SBS: Base de la secuencia depositacional.

una sucesión heterolítica en la que alternan limolitas de plataforma abierta (*offshore*) y areniscas de *shoreface* depositadas por acción de tormentas reflejando varios ciclos transgresivo-regresivos (Fig. 5.50). La sucesión sedimentaria se depositó en condiciones de clima frío a una paleolatitud de 60°a 80°S. Las facies fangosas son muy ricas en la traza *Zoophycos* (Fig. 5.51). Su asociación con *Phycosiphon* y *Chondrites* indican sustratos en parte disódicos (Sedorko et al., 2018). La gran abundancia de *Zoophycos* en el Devónico sería resultado del aumento de materia orgánica en el sustrato, que a su vez estaría relacionado con la diversificación de las primeras plantas terrestres.

En el sector paraguayo de la cuenca, las rocas silúricas están expuestas en forma discontinua en el graben de Ypacaraí y en la localidad de Eusebio Ayala, alrededor de 60 km al oeste de la ciudad de Asunción. La sucesión, de alrededor de 350 m de potencia, es referida al Grupo Itacurubí, que incluye, en orden ascendente, areniscas micáceas rojizas (Formación Eusebio Ayala), lutitas arcillosas claras (Formación Vargas Peña) y areniscas finas y pelitas (Formación Caryi) (Fig. 5.52). Datos recientes (ver § 4.15) indican que la primera de las formaciones es de edad Hirnantiana (Ordovícico terminal)

y que el límite con el Silúrico estaría situado entre ésta y la Formación Vargas Peña. Esta última es muy fosilífera y contiene el braquiópodo *Eocoelia* (un género norsilúrico), trilobites, graptolitos, bivalvos y palinomorfos que indican una edad Llandoveryana.

En la **cuenca de Parnaíba** el Grupo Serra Grande es una sucesión arenoso/pelítica de hasta 900 m de espesor que aflora solamente en los bordes de la misma. Corresponde a facies de abanicos deltaicos que gradan distalmente a facies de prodelta y de plataforma marina abierta. Dada la escasez de fósiles sólo se puede fijar un rango de edad Silúrico Temprano-Emsiano. Durante el Eifeliense y Givetiano se alcanzó la mayor expansión marina con la Formación Pimenteiras, portadora de faunas similares a las de la cuenca de Amazonas, con la cual la cuenca de Parnaíba pudo haber estado conectada en forma intermitente, al igual que con la cuenca de Paraná. La sucesión termina, luego de un hiato, con la Formación Cabeças, en cuya parte superior se han descubierto diamictitas glaciales y espectaculares pavimentos estriados de edad Fameniana (Fig. 5.12) (Streel et al., 2000). Hacia el este, la cuenca de Parnaíba se habría comunicado con la cuenca africana de Accra en Ghana. Ambas cuencas tienen una estratigrafía muy similar, con diamictitas glaciales en el Hirnantiano/Llandoveryano y en el Devónico terminal por lo que los afloramientos de Ghana, situados en la actual costa atlántica de África, pueden representar un relictos de la cuenca de Parnaíba luego de la apertura del Atlántico Sur (Villeneuve, 2005). Más al

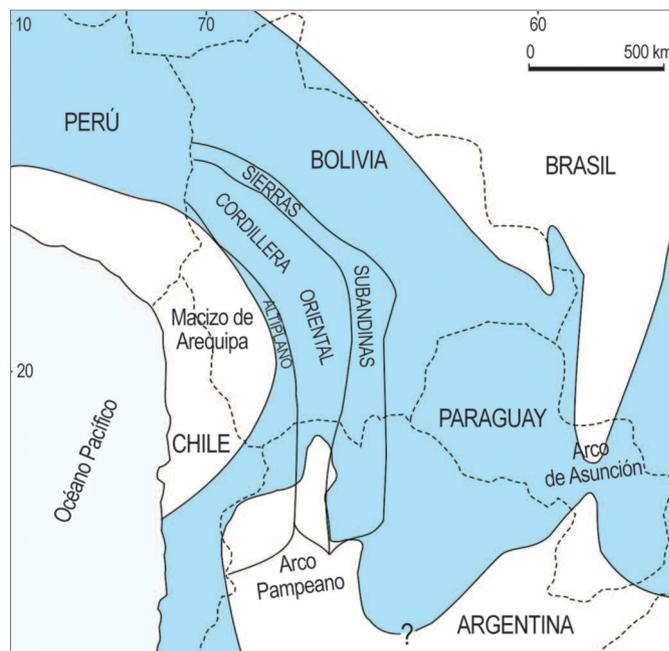


Figura 5.53. La cuenca Andina Central en el Silúrico. En blanco, áreas emergidas.

este, en África central (Nigeria), también se han reportado diamictitas glaciales de probable edad Devónica Superior.

5.12 LA CUENCA ANDINA CENTRAL DE BOLIVIA Y NOROESTE DE ARGENTINA

La **cuenca Andina Central** es una vasta cuenca sedimentaria que se extiende entre el escudo de Amazonas al NE y el macizo de Arequipa-Antofalla al SO, abarcando el centro y sur de Perú, Bolivia y norte de Argentina. Hacia el este se conecta con la cuenca de Paraná a través del arco de Asunción (Fig. 5.53). Su extensión al norte es difícil de determinar por la ausencia de datos en Ecuador, pero es probable que se continúe con la cuenca Colombo-Venezolana. El límite austral coincide aproximadamente con la dorsal Pampeana o arco Pampeano, el que después de la orogenia Famatiniana se comportó como un área positiva hasta el Carbonífero. El sector oriental de la cuenca Andina Central yace casi enteramente en subsuelo. La excepción son algunos afloramientos en el borde sur del escudo de Amazonas que forman las Sierras Chiquitanas de Bolivia. Depósitos

marginales al cratón se continúan hacia el noroeste, en la llanura de Chapare-Boomerang, en la que afloran solamente rocas del Neógeno (Suárez-Soruco, 2000). Allí, la sucesión Silúrico-Devónica se apoya directamente sobre el basamento Proterozoico. Dado que estas rocas representan el borde de la cuenca, sus espesores son reducidos y las unidades son más arenosas en comparación con las que afloran en las Sierras Subandinas y la Cordillera Oriental. La unidad basal, la Formación El Carmen, está formada casi enteramente por areniscas con algunos niveles hematíticos y contiene una típica fauna afrosudamericana de braquiópodos y de trilobites calmónidos de edad Silúrica Tardía. Luego continúan conglomerados, areniscas y pelitas poco potentes del Devónico. Hacia el sur, las rocas Silúrico-Devónicas se extienden en el subsuelo de la Llanura Chaqueña de Argentina, donde forman la cuenca Chacoparanense.

Los mecanismos que llevaron al desarrollo de esta gran cuenca son todavía materia de discusión. Lo que se observa es que los mayores espesores se alinean más o menos paralelos al margen continental (Fig. 5.54) y que la procedencia de los sedimentos es desde el oeste, donde hubo una zona de subducción activa como lo

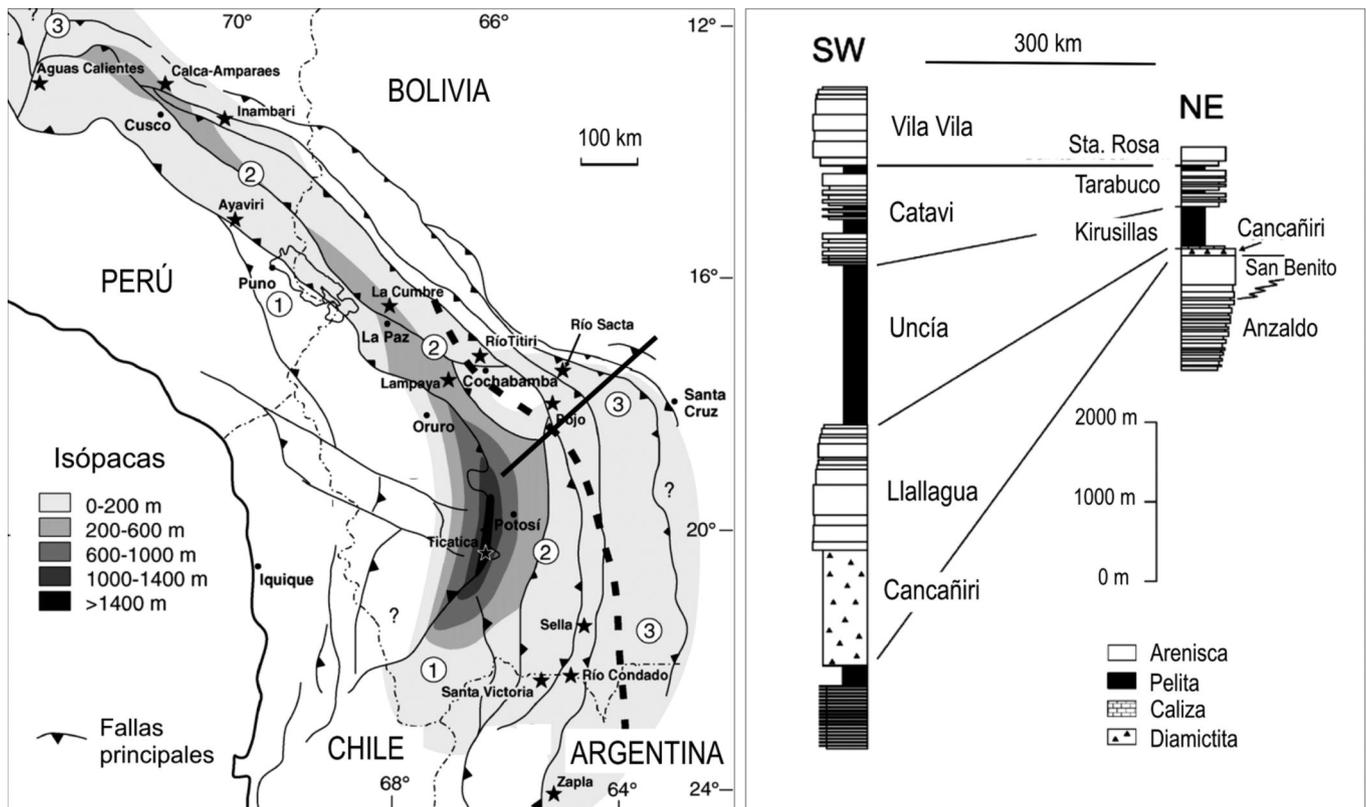


Figura 5.54. Izquierda: espesores del Silúrico en la cuenca Andina Central donde se observa el depocentro en la región de Potosí; Derecha: columnas estratigráficas simplificadas en el área cercana al depocentro (SO) y en el borde de la cuenca (NE) (modificado de Suárez Soruco, 1983 y Díaz-Martínez y Grahn, 2007).

revela el magmatismo del Paleozoico inferior y medio. La cuenca Andina Central ha sido interpretada como una cuenca de antepaís desarrollada por detrás del Macizo de Arequipa-Antofalla, el cual habría cabalgado el margen a la par que se producían desplazamientos laterales de tipo sinistral. Estos esfuerzos transpresivos produjeron la subsidencia intermitente del margen del cratón, donde se definió el depocentro, mientras que hacia el antepaís los estratos se acuñan y solapan el basamento a medida que el eje de la cuenca se desplazaba al este (Sempere, 1995; Jaillard et al., 2000). Por otra parte, Dalenz Farjat et al. (2002), a partir del análisis estratigráfico de la cuenca devónica boliviana, sostienen un modelo de subducción simple, con un arco magmático y una cuenca de retroarco en la que no hay compresión desde el orógeno. Además, demuestran que los espesores se incrementan ligeramente en dirección del cratón brasileño, lo que no encaja del todo con un modelo de cuenca de antepaís. Fernández Seveso et al. (2000) la explicaron mediante el modelo de extensión asimétrica de Wernicke (1985) de acuerdo al cual el inicio de la cuenca en el Silúrico Inferior se debió a un estiramiento cortical que produjo fallas normales de bajo ángulo y muy pro-

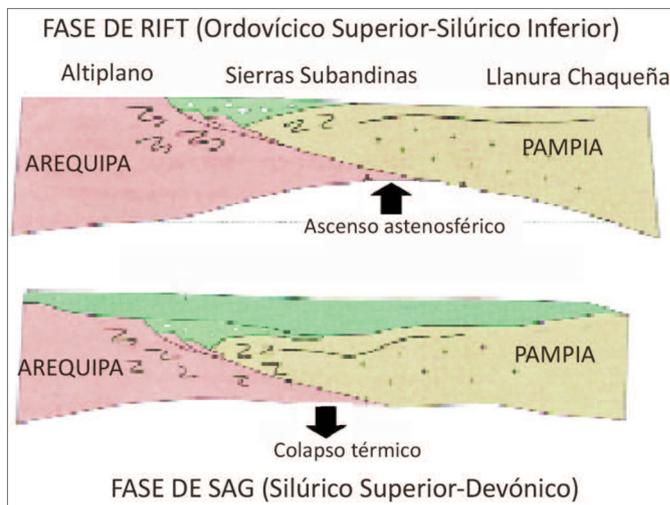


Figura 5.55. Mecanismo de subsidencia de la cuenca devónica (según Fernández Seveso et al., 2000).

fundas (intersectan toda la corteza), acompañado de un ascenso astenosférico (etapa de rift). Luego, el sistema comenzó a enfriarse y a hundirse por isostasia (las rocas más frías son más densas), iniciándose la etapa de subsi-

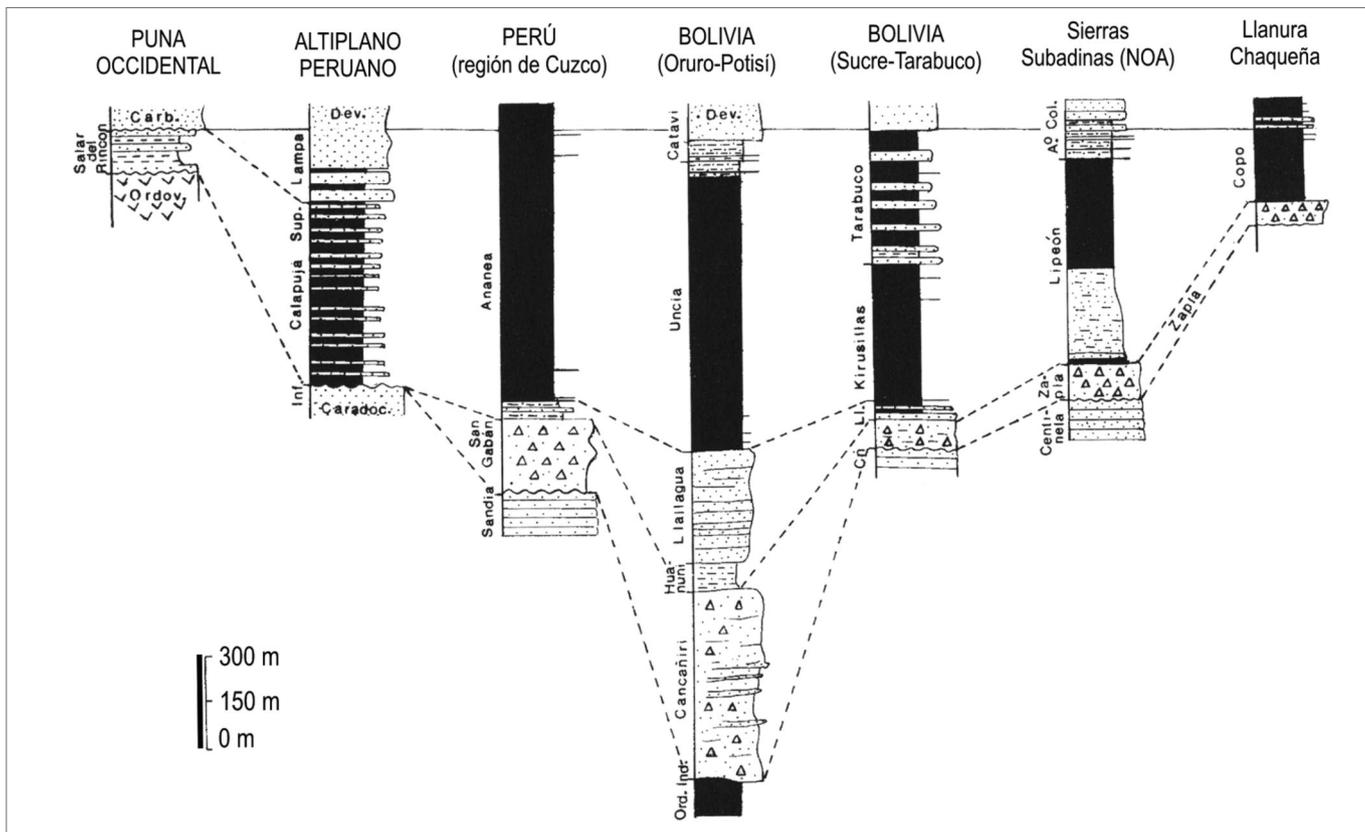


Figura 5.56. Correlación de columnas estratigráficas del Silúrico a través del sur de Perú, Bolivia y norte de Argentina. La columna de la Puna occidental estaría situada cerca del borde sudoeste de la cuenca (de Benedetto et al., 1992).



Figura 5.57. Afloramiento de los Esquistos de la Cordillera Real de edad Silúrica en la localidad de Chacaltaya, a más de 5000 m s.n.m. Los primeros fósiles fueron descritos por Kozłowski en 1923 en su obra "Faune dévonienne de Bolivie".

dencia térmica o *sag*, durante la cual se generó el espacio para la acumulación de varios miles de metros de sedimentos marinos (Fig. 5.55).

Las sucesiones estratigráficas más potentes y completas afloran en la Cordillera Oriental de Bolivia, con excepción de las unidades más altas del Devónico que están mejor representadas en las Sierras Subandinas (Suárez-Sorucu, 1992). En su conjunto superan los 6000 m de espesor. Por la variedad de facies y excepcional contenido paleontológico el Silúrico-Devónico boliviano es uno de los más espectaculares del mundo. Aquí lo tomaremos como referencia de estos sistemas en la cuenca Andina Central. Como vimos en § 5.3, alrededor del límite Ordovícico/Silúrico se depositaron las diamictitas de origen glacial de la Formación Cancañiri, las que alcanzan espesores de más de 1500 m en el depocentro situado cerca de Potosí para acuñarse gradualmente hasta unas pocas decenas de metros en la región del Chapare, en Cochabamba (Suárez Sorucu, 1983; Díaz-Martínez y Grahn, 2007) (Fig. 5.54). Este acuñamiento también se observa en las areniscas llandoveryanas suprayacentes (Formación Llallagua), que tienen cerca de 1000 m de espesor en el área de Oruro/Potosí y están ausentes en los bordes de la cuenca.

El Wenlockiano marca un profundo cambio en la sedimentación, coincidente con una inundación marina generalizada que se refleja en la depositación de pelitas negras desde el sur de Perú hasta el norte de Argentina (Fig. 5.56). En el depocentro de Oruro-Potosí se acumularon 800 m de pelitas negras finamente laminadas (Formación Uncía). Su equivalente metamorfozado y deformado aflora en las cercanías de La Paz ('Pizarras de la Cordillera Real'), aunque puede incluir rocas más jóvenes (Fig. 5.57). Hacia el noreste de la cuenca la sucesión pelítica es estrato/grano creciente (Formación Kirusillas) y culmina con el intervalo arenoso de la For-

mación Tarabuco (Figs. 5.56, 5.59, 5.61). Estas areniscas se depositaron en un ambiente de cara de playa (*shorface*) con episodios de tormenta, son muy fosilíferas y contienen la típica fauna afrosudamericana del Silúrico Superior, además de restos de plantas terrestres primitivas (*Cooksonia*). Por arriba de la superficie de inundación se depositaron localmente algunos niveles calcáreos (Caliza Sacta) que contienen conodontes del Wenlockiano inferior. Esta transgresión se verifica en otras cuencas no directamente relacionadas con la Andina Central, como la de la Precordillera argentina, en la que también se observa en la base del Wenlockiano un abrupto pasaje de areniscas litorales a facies pelíticas de plataforma distal que contienen braquiópodos muy similares a los de Bolivia (Benedetto y Suárez-Sorucu, 1998).

Dada su importancia petrolífera y gasífera, el **Devónico** ha sido muy estudiado tanto en Bolivia como en el norte de Argentina (Fernández Seveso et al., 2000; Albariño et al., 2003). Mediante la correlación de perfiles sísmicos y el análisis litofacial se han podido reconocer al menos tres secuencias depositacionales cuya datación precisa se ha visto dificultada por la ausencia o extrema escasez de graptolitos y conodontes, por lo que las edades reposan mayormente en datos palinológicos y, en menor medida, en las faunas de braquiópodos, trilobites y otras formas bentónicas (Albariño et al., 2003). Cada una de las secuencias se inicia con niveles arenosos marinos someros o deltaicos que yacen sobre sedimentos de plataforma. Tal es el caso de las areniscas de la Formación Santa Rosa, de la base del Devónico, que marcan una notable caída del nivel del mar y, a su vez, la base de la secuencia depositacional. El cortejo transgresivo subsiguiente esta representado por pelitas ricas en materia orgánica y superficies condensadas (Forma-



Figura 5.58. Afloramiento de pelitas oscuras de la Formación Kirusillas en las Sierras Subandinas del sur de Bolivia.

ción Icla), finalizando con sucesivas progradaciones de facies costeras, con migración de los cuerpos arenosos hacia el interior de la cuenca en el cortejo de mar alto (Formación Huamampampa). En la columna de la Figura 5.59 puede verse la alternancia de unidades pelíticas y arenosas y sus respectivos nombres formacionales. Sin embargo, a escala de la cuenca, la arquitectura de estos cuerpos es muy compleja ya que tanto los litosomos arenosos como los pelíticos se interdigitan, se acuñan y, en gran medida, pueden ser diacrónicos, resultando laterales unidades que aparecen como superpuestas en ciertas secciones, lo que dificulta el uso de la nomenclatura litoestratigráfica. De todos modos, a los fines interpretativos, lo ideal es trabajar con secuencias depositacionales, reconocibles en los perfiles sísmicos y también mediante estudios estratigráficos de superficie. En síntesis, podemos decir que las etapas transgresivas determinaron el desarrollo de litosomos potencialmente generadores de hidrocarburos, mientras que durante las fases de progradación y durante las regresiones forzadas se acumularon cuerpos de arenisca que actuaron como reservorios.

Un aspecto interesante son las crecientes eviden-

cias de sedimentación glacial del Devónico Tardío en la cuenca Andina Central, registros que se suman a los de las cuencas intracratónicas de Brasil mencionadas previamente, y de la Precordillera de Cuyo, en consonancia con la posición circumpolar del sur de Gondwana en ese tiempo (Fig. 5.11). En el norte del altiplano de Bolivia, en los alrededores del lago Titicaca, afloran cerca de 100 m de sedimentos glaciáricos (Formación Cumaná) que incluyen *dropstones* y flujos de detritos con clastos estriados y facetados y grandes bloques de rocas granitoides. Esta unidad, considerada previamente de edad Carbonífera, ahora es referida al Fameniano en base a sus palinomorfos. Una sucesión similar aflora en el Sur de Perú (Formación Cctacca), formada también por lutitas con clastos caídos a partir de hielo flotante y diamictitas con lentes de arenisca deformados, interpretados como depósitos proglaciales (Isaacson et al., 2008). Hacia el este, en la región subandina del sur de Perú y Bolivia, en el subsuelo de la región selvática de Madre de Dios de Bolivia, y en su extensión en la llanura chaqueña del extremo norte de Argentina, hay secuencias muy similares a las descritas, al igual que cerca de Santa Cruz de la Sierra, donde afloran las diamictitas glaciales de la

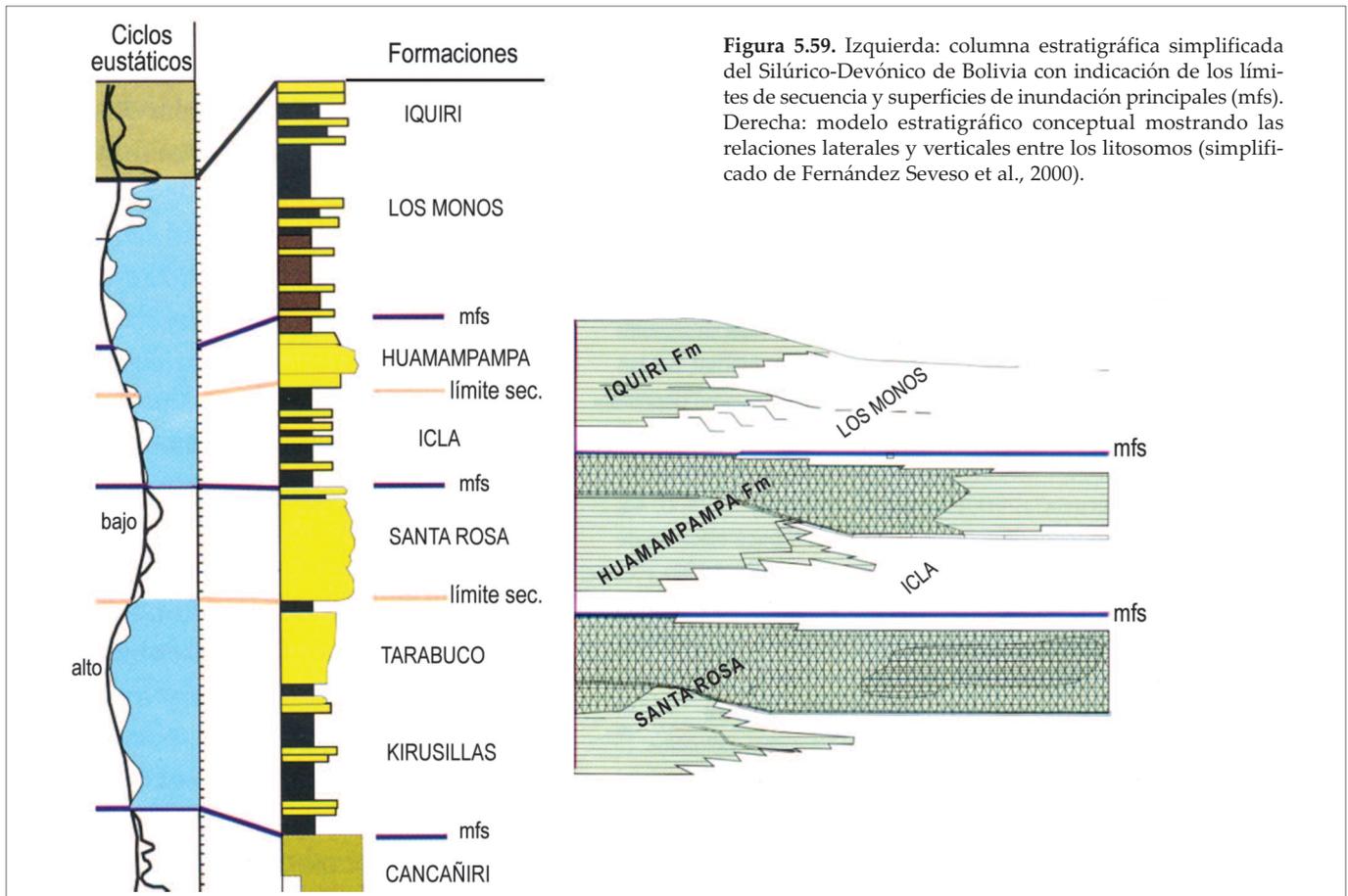


Figura 5.59. Izquierda: columna estratigráfica simplificada del Silúrico-Devónico de Bolivia con indicación de los límites de secuencia y superficies de inundación principales (mfs). Derecha: modelo estratigráfico conceptual mostrando las relaciones laterales y verticales entre los litosomos (simplificado de Fernández Seveso et al., 2000).

Formación Itacua (base del Grupo Macharetí, que describiremos en el capítulo siguiente). De acuerdo a las biozonas de acritarcas y miosporas, el lapso abarcado por los depósitos glaciales de la Formación Itacua es de alrededor de 3 Ma y podría involucrar varios pulsos glaciales/interglaciales (Wicander et al., 2011).

En la **Puna occidental** argentino-chilena afloran en forma discontinua rocas de edad Silúrica y Devónica cuyas relaciones paleogeográficas con la cuenca Andina Central no son claras. Por el escaso espesor y las facies arenosas litorales, posiblemente representen el borde occidental de la cuenca. Al norte del Salar de Arizaro, cerca del límite con Chile, afloran algo más de 100 m de conglomerados, areniscas y escasas pelitas en el tope (Formación Salar del Rincón) que contienen palinomorfos y una fauna de braquiópodos, trilobites y bivalvos de edad llandoверiana temprana y posiblemente hirnantiana en su parte inferior (Isaacson et al., 1976; Benedetto y Sánchez, 1990; Rubinstein y Vaccari, 2004). Los braquiópodos incluyen la especie de amplia distribución *Hindella crassa* asociada con *Heterorthella*, un género afrosudamericano presente en el Llandoверiano de Brasil, Sudáfrica y Precordillera.

En Chile, al sur del Salar de Atacama, están los afloramientos más occidentales de la cuenca Silúrica-Devónica. Allí, en el Cordón de Lila, afloran areniscas depositadas en aguas muy someras que contienen una fauna dominada por el braquiópodo cosmopolita *Hindella crassa*, del Silúrico Inferior (Niemeyer et al., 2010). En la Sierra de Almeida, las areniscas entrecruzadas de la Formación Zorritas son portadoras de fósiles del Eifeliano/Givetiano con afinidades mayormente malvinocáfricas, aunque con alguna influencia apalachiana (Boucot et al., 2008).

5.13 LA CUENCA DE LA PRECORDILLERA

La evolución de la cuenca Silúrico-Devónica de la Precordillera argentina es diferente de la de otras cuencas sudamericanas por el hecho de que estuvo ligada a la colisión del terreno Cuyania contra el margen de Gondwana a mediados o fines del Ordovícico. La colisión produjo la destrucción del margen pasivo carbonático Cambro-Ordovícico y un drástico cambio en la configuración de las cuencas sedimentarias. Uno de los principales efectos de la colisión fue el desarrollo de un arqueamiento flexural en la Precordillera central, denominado arco de Talacasto-Tambolar por Astini et al. (1995), el cual experimentó sucesivas fases de ascenso y relajación. En dirección del mismo hay un manifiesto acuñamiento de las unidades estratigráficas, además de importantes interrupciones en la sedimentación. La sucesión Silúrica-Devónica de la Precordillera alcanza espesores del orden de 1500 m y se acumuló entre el arco de Tambolar y el cinturón orogénico resultante de la colisión de Cuyania, conformando una típica cuenca de antepaís (Fig. 5.60). Algunas unidades silúricas que contienen grandes olistolitos de calizas ordovícicas (Formación Rinconada) se habrían acumulado en cuencas extensionales para las cuales se han propuesto distintos orígenes, tales como distensión a escala del margen de la placa (von Gosen et al., 1995), relajación del domamiento (Astini, 1996) y esfuerzos transtensionales relacionados con zonas de cizalla durante las últimas etapas de acreción oblicua de la Precordillera (Benedetto, 2004).

En los depocentros, por arriba de los depósitos glaciáricos del Hirnantiano, se depositaron pelitas negras en respuesta a un rápido ascenso glacieustático (Fig. 5.56). De acuerdo a los fósiles, este ascenso se inició a

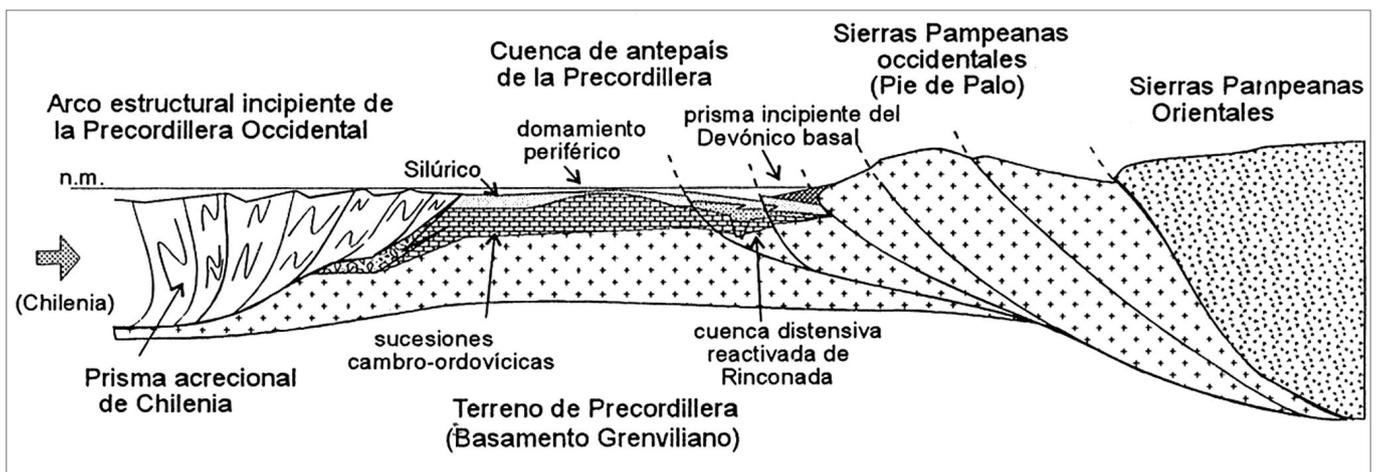


Figura 5.60. Interpretación de la evolución de la cuenca de la Precordillera argentina durante el Silúrico y Devónico (de Astini, 1996).

fines del Hirnantiano para continuar en forma ininterrumpida durante el Llandoveryano inferior. Sobre el arco de Tambolar, en cambio, la sucesión del Hirnantiano-Llandoveryano solapa las calizas ordovícicas, lo que denota una profunda etapa de erosión previa que eliminó varios cientos de metros de rocas ordovícicas. En el Llandoveryano medio y superior aumentan las intercalaciones arenosas culminando con capas de areniscas amalgamadas con estratificación *hummocky*, típicas de un ambiente de cara de playa afectada por tormentas (Formación La Chilca) (Fig. 5.61). En contacto neto siguen las pelitas laminadas color verde oliva de la Formación Los Espejos, en respuesta al evento transgresivo del Wenlockiano mencionado en § 5.12. Esta formación, de acuerdo a sus fósiles, se extiende hasta el Pridoliano, al menos en los sectores de la cuenca donde el techo no ha sido erosionado (Benedetto et al., 1992a). Su tercio inferior está constituido por una alternancia de pelitas y are-

niscas finas de base neta con gran cantidad de trazas fósiles de la icnofacies de *Nereites*. Hacia arriba se desarrollan varios ciclos estrato/grano crecientes en los cuales se suceden numerosas capas de tormenta (Figs. 5.61, 5.62). Una **tempestita** típica tiene un contacto basal neto y está formada por los siguientes términos litológicos: areniscas masivas que pueden presentar coquinas en la base, areniscas con estratificación cruzada de bajo ángulo y en domo (*hummocky*), areniscas finas con laminación paralela, areniscas muy finas con laminación cruzada a pequeña escala con trenes de ondulitas en el tope y, finalmente, una cobertura pelítica depositada con posterioridad al evento de tormenta (Sánchez et al., 1991; Astini y Piovano, 1992) (Figs. 5.61, 5.62). A escala de la cuenca, tanto las paleocorrientes como las litofacies indican una progradación general hacia el sur, en dirección del arco de Tambolar (Astini y Maretto, 1996).

La fauna de braquiópodos es típicamente afrosu-

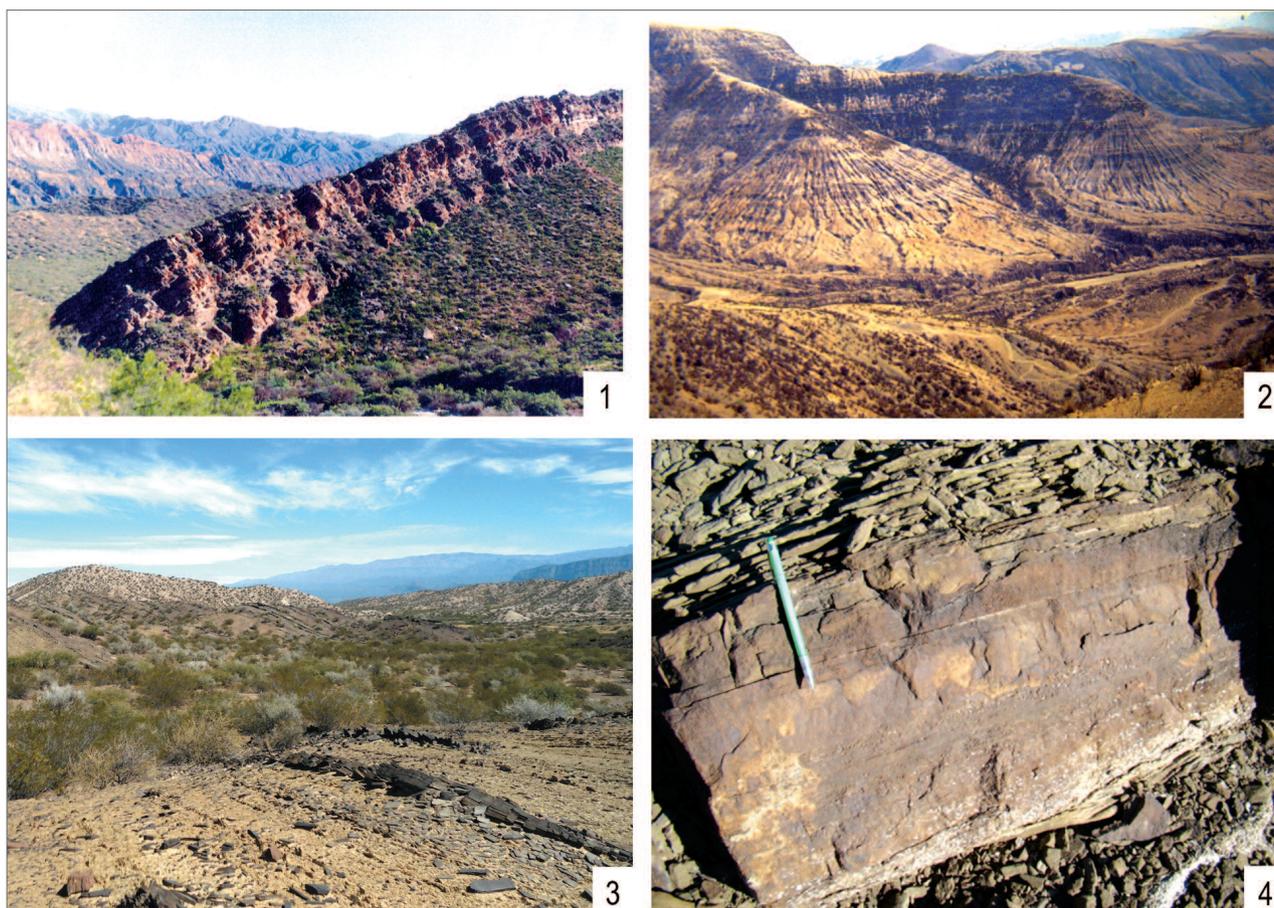


Figura 5.61. 1. Sección tipo de la Formación La Chilca (Llandoveryano) en el Cerro La Chilca, San Juan; 2. Vista panorámica de las pelitas de la Formación Kirusillas de Bolivia en el área de Tarabuco; 3. Facies heterolíticas de la parte media de la Formación Los Espejos en el Cerro del Fuerte, San Juan; las areniscas son capas de tormenta; 4. Detalle de las coquinas asociadas a tempestitas de la parte superior de la Formación Los Espejos (fotos del autor).

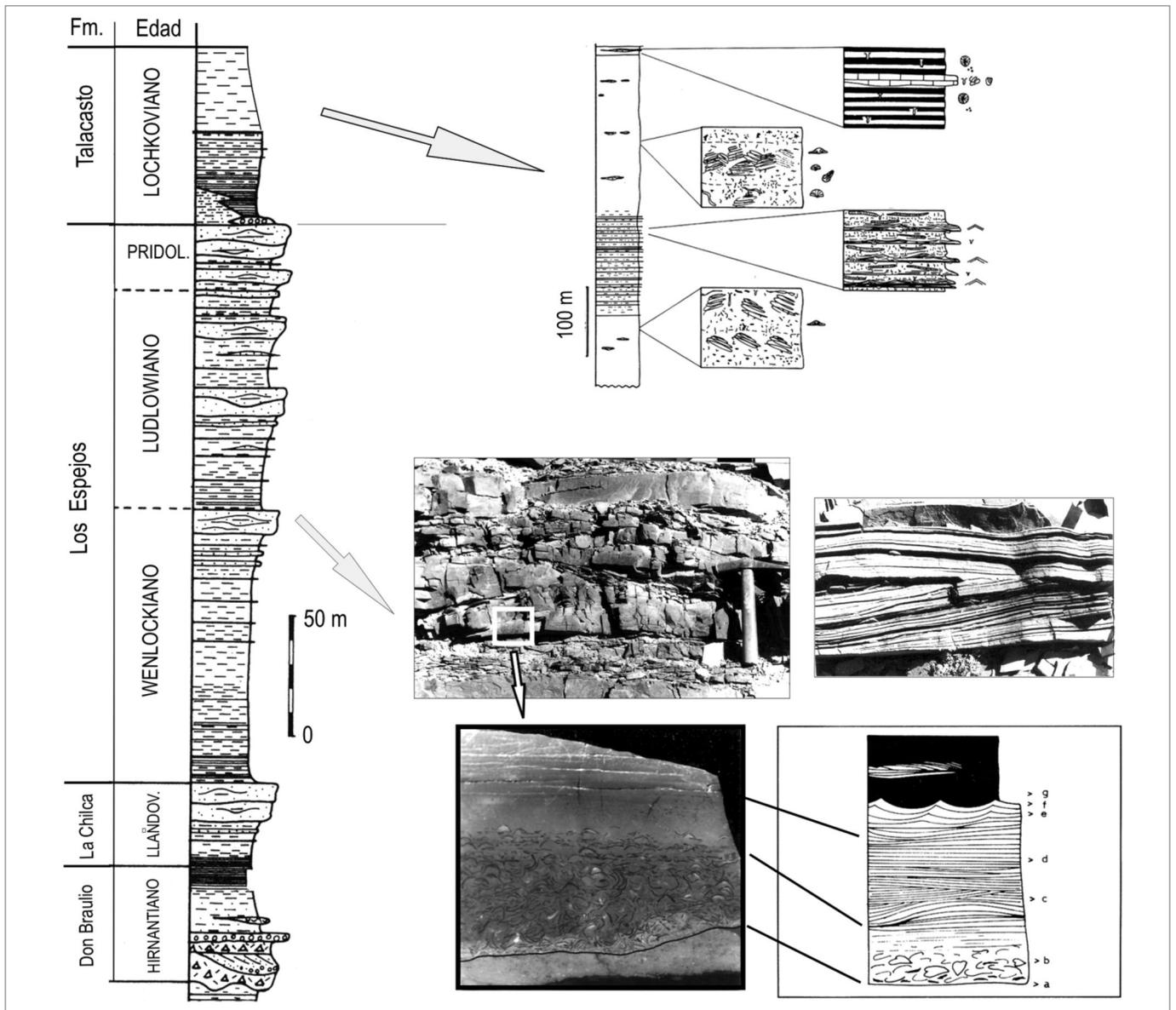


Figura 5.62. Columna estratigráfica de la Formación Los Espejos mostrando las capas de tormenta, las concentraciones esqueletales en la base y una tempestita con sus diferentes intervalos litológicos (de Astini y Piovano, 1992). Arriba, facies típicas de la Formación Talacasto, del Devónico Inferior (los símbolos indican distintos tipos de trazas) (fotos del autor).

damericana y está dominada por los géneros *Clarkeia*, *Harringtonina* y *Australina*, aunque hacia los términos superiores aparecen formas norsilúricas como *Salopina*, *Isorthis* y *Coelospira*.

A principios del **Devónico** hubo otro evento de deformación (fase Precordillerana) que pudo ser causado por la colisión de un nuevo bloque continental denominado **Chilenia** (Astini et al., 1996; Astini, 1996). La existencia de este terreno fue propuesta por Ramos et al. (1984, 1986) y se basa en la presencia de esquistos y gneises del Proterozoico Tardío expuestos al oeste de la Precordillera, mayormente en territorio de Chile,

donde no se conocen rocas de esta edad (Massone y Calderón, 2008). El borde oriental de este basamento fue deformado en el Paleozoico medio al acrecionarse a Gondwana. Este evento colisional produjo un cuantioso aporte de sedimentos desde el frente orogénico reactivado, los que se acumularon en los depocentros generados durante la distensión que sucedió a la colisión, fenómeno conocido como relajamiento poscolisional.

La transición al Devónico es abrupta en toda la cuenca y está marcada por una superficie de inundación por arriba de la cual se depositaron pelitas verdosas muy bioturbadas que reflejan el desarrollo de una plata-

forma fangosa, localmente con evidencias de la acción de oleaje. Esta sucesión, referida a la Formación Talacasto, también presenta cuerpos de areniscas entrecruzadas de 10-15 m de espesor interpretados como lóbulos deltaicos (Astini, 1991). Las trazas son frecuentes en toda la unidad, especialmente los icnogéneros *Chondrites* y *Zoophycos* (Fig. 5.62), cuya asociación es indicadora de bajos niveles de oxigenación del sustrato. La fauna está dominada por trilobites, braquiópodos, bivalvos y, en menor medida, por corales solitarios. Los equinodermos son muy abundantes en ciertos niveles e incluyen carpoideos, crinoideos, ofiuroides y asteroideos (estrellas de mar) magníficamente preservados (Fig. 5.45). La edad de esta formación se extiende desde el Lochkoviano hasta el Emsiano (Herrera, 1993). Hacia arriba, se desarrolla una potente sucesión arenoso/pelítica con características turbidíticas (Formación Punta Negra) que representa la última etapa de relleno de la cuenca de antepaís. Estas turbiditas, sin embargo, no corresponden a abanicos de mar profundo sino que estarían relacionadas con la progradación de sistemas deltaicos sobre la plataforma fangosa (Astini, 1990; Bustos, 1996).

En la Precordillera, los estratos que abarcan el límite Devónico/Carbonífero no están preservados debido a que las diamictitas glaciales del Carbonífero yacen sobre distintas unidades paleozoicas mediante una superficie de erosión glacial, aunque recientemente esta transición parece estar representada en el extremo norte de la Sierra de la Punilla, situada entre la Precordillera y las Sierras Pampeanas, en la provincia de La Rioja. En esa región fueron descubiertas las primeras rocas de origen glacial de probable edad Devónica Superior. La unidad glaciogénica incluye fangolitas con clastos caídos y diamictitas matriz-soportadas (Astini y Ezpeleta, 2008). Inmediatamente por arriba, hay niveles marinos con coquinas de braquiópodos y bivalvos seguidos de areniscas con restos de plantas primitivas que, en conjunto, indican una edad Devónica Superior (Prestianni et al., 2011).

5.14 EL DEVÓNICO DE LAS SIERRAS AUSTRALES, SIERRA GRANDE, ISLAS MALVINAS Y SUDÁFRICA

Alexander du Toit, un geólogo sudafricano discípulo de Wegener y ferviente defensor de la deriva de los continentes, advirtió las grandes semejanzas en la geología y los fósiles del Sistema del Cabo de Sudáfrica y las Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires y concluyó que ambos orógenos habían estado en continuidad. Así, en 1937, en el trabajo denominado 'Una comparación geológica entre Sudáfrica y Sudamérica' acuñó el término Geosinclinal de *Samfrau* (*Sam* por Sudamérica, *fr* por África y *au* por Australia) para designar un



Figura 5.63. Ortocuarzitas rosadas macizas de la Formación Providencia, de probable edad silúrica (foto gentileza de C. Cingolani).

extenso orógeno Paleozoico periférico a Gondwana extendido desde América del Sur hasta Australia y Nueva Guinea (Fig. 6.1). El recorrido del geosinclinal de Samfrau es llamativamente paralelo al orógeno Terra Australis propuesto casi 80 años después por Cawood (2005), aunque lógicamente los mecanismos que ahora se invocan para su formación son diferentes.

La **Sierra de la Ventana**, uno de los principales sistemas orográficos de las Sierras Australes, se compone de un basamento intruido por granitos proterozoicos y principalmente cámbricos y una cobertura sedimentaria paleozoica intensamente plegada aunque no metamorfizada, salvo localmente. Los fósiles son muy escasos y están presentes sólo en algunos niveles intercalados en los más de 6000 metros de espesor de la sucesión sedimentaria. La unidad inferior, el Grupo Curamalal, es una potente sucesión arenoso-conglomerádica de edad incierta por carecer de fósiles, aunque por su posición stratigráfica es posible que sea del Ordovícico. El Grupo Ventana suprayacente está formado por conglomerados y cuarcitas entrecruzadas con trazas fósiles (Formación Napostá), ortocuarzitas y pelitas subordinadas (Formación Providencia) (Fig. 5.63) y culmina con una sucesión de alrededor de 600 m de areniscas cuarzosas y feldespáticas, vaques y lutitas (preservadas como pizarras) referidas a la Formación Lolén (Massabie et al., 2005). Esta última es la más joven del Grupo Ventana y reviste importancia porque contiene coquinas de braquiópodos muy deformados que han sido referidos a los géneros *Cryptonella* y *Schellwienella*, indicadores de una probable edad Devónica Inferior. La cobertura sedimentaria culmina con el Grupo Pillahuincó, del Paleozoico superior. Las características de esta última unidad



Figura 5.64. Afloramientos devónicos en las Islas Malvinas. Negro, Basamento precámbrico; gris claro, Formación Puerto Stephens; gris oscuro, Formación Bahía Fox; punteado, Grupo Monte María; blanco, sedimentos post-Devónicos.

y los procesos tectónicos que llevaron a la deformación de la cuenca paleozoica serán tratados con más detalle en el próximo capítulo.

En las **Islas Malvinas**, en cambio, la sucesión es mucho más completa (Fig. 5.64). La historia geológica de estas islas está íntimamente ligada a la de la Patagonia argentina, de la cual están separadas por un mar epicontinental. La sucesión sedimentaria totaliza cerca de 3000 m de espesor y se inicia con las ortocuarcitas de la Formación Puerto Stephens, las que yacen en discordancia sobre basamento precámbrico en el Cabo Meredith, en el extremo oeste de la isla Gran Malvina (Padula et al., 1967). Sobre esta unidad siguen 750 m de areniscas y pelitas (Formación Bahía Fox) que contienen trilobites y braquiópodos del Devónico Inferior, probablemente Emsiano. Sigue, en concordancia, una potente sucesión de cuarcitas y pelitas con plantas fósiles (Formación Monte María), también de edad devónica. La Formación Bahía Fox se correlaciona con la Formación Lolén de las Sierras Australes, de modo que las cuarcitas infrayacentes de la Formación Puerto Stephens serían equivalentes a las potentes ortocuarcitas entrecruzadas que yacen debajo de la Formación Lolén en la Sierra de la Ventana. Debido al carácter saltuario de los afloramientos es difícil reconstruir la paleogeografía devónica de la Patagonia. Sin embargo, todo indica que las cuencas de la región del Cabo, Sierra Grande e Islas Malvinas debieron estar estrechamente conectadas y comparten una misma historia sedimentaria y de deformación (orogénesis Gondwánica), hecho que se hace más patente cuando se analizan las sucesiones del Paleozoico superior, como se verá en el capítulo siguiente.

En **Sudáfrica**, la cobertura sedimentaria paleozoica corresponde al Supergrupo del Cabo. La sucesión del Cámbrico y Ordovícico es referida al Grupo Table Mountain (ver § 4.18; Fig. 4.52). Este culmina con tilitas del Hirnantiano, seguidas de pelitas fosilíferas del Hir-

nantiano superior o, más probablemente, del Silúrico Inferior, como lo sugiere la presencia del braquiópodo *Heterorthella*, una forma típicamente afrosudamericana. Siguen hacia arriba areniscas con trazas y restos fósiles de probable edad silúrica. En el **cinturón plegado del Cabo**, el Devónico está representado por una potente sucesión clástica portadora del icnogénero *Zoophycos* depositada en una plataforma marina somera en la que

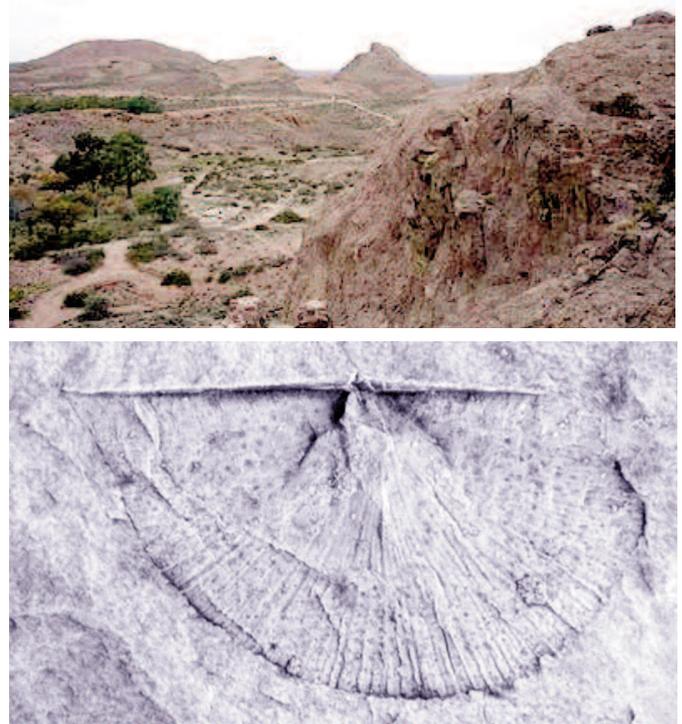


Figura 5.65. Arriba: Areniscas ferruginosas de la Formación Sierra Grande, Provincia de Río Negro, Patagonia argentina. Abajo: El braquiópodo *Eostropheodonta chilcaensis* encontrado en la Loma de Los Fósiles, Sierra Grande (foto gentileza de Aron Siccardi).

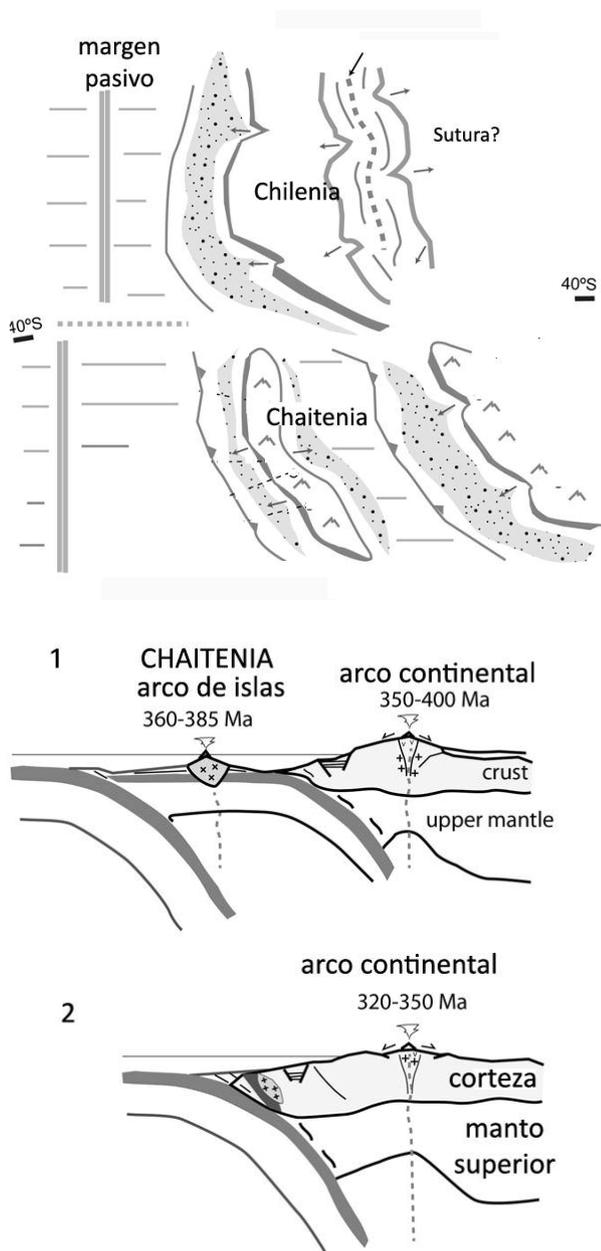


Figura 5.66. Arriba: Esquema paleotectónico mostrando el modelo de doble subducción al sur de Chilenia durante el Devónico. Abajo (1) arco insular oceánico (Chaitenia) desarrollado al Oeste y arco continental formado por granitoides andinos hacia el Este. (2) Situación luego de la acreción de Chaitenia a fines del Devónico y continuación del magmatismo en el Carbonífero Inferior en el borde del Macizo Nor-Patagónico (simplificado de Hervé et al., 2016).

se desarrollaron varios ciclos de progradación deltaica, referida al Grupo Bokkeveld (Shone y Booth, 2005). La mitad inferior de esta unidad contiene abundantes braquiópodos, gastrópodos y bivalvos del Emsiano/Eifeliano. Los braquiópodos son formas endémicas del Dominio Malvinocáfrico; hay al menos dos géneros de conétidos (*Aseptonetes* y *Kentronetes*) que se conocen solamen-

te en Sudáfrica y Bolivia (Hiller, 1995), lo que corrobora la estrecha comunicación de la cuenca del Cabo con las cuencas de Sudamérica, seguramente a través de un brazo de mar que penetró a la altura de las actuales Sierras Australes de Buenos Aires. Es probable que de allí se haya conectado hacia el oeste con la cuenca precordillerana, como lo testimonian los afloramientos dispersos de edad devónica en el sur de las provincias de La Pampa y Mendoza, en el extremo sur del terreno Cuyania, para entonces ya acrecionado a Gondwana.

En base a la edad de la fauna de braquiópodos, las semejanzas litológicas y el estilo de deformación, Newton y Cingolani (2003) correlacionaron la Formación Lolén del Grupo Ventana con el Grupo Bokkeveld de Sudáfrica, como ya lo había sugerido Du Toit en el año 1937. Una consecuencia de esta correlación es que las unidades conglomerádicas y arenosas infrayacentes (Grupos Curamalal/Table Mountain) serían también equivalentes entre sí. Sin embargo, la ausencia de fósiles, la relativa uniformidad litológica y la ausencia de capas guía en estas sucesiones clásticas impiden una correlación más precisa entre las dos cuencas.

En la región **patagónica de Argentina y Chile** las rocas sedimentarias del Silúrico y Devónico están geográficamente restringidas. En la **Sierra Grande**, al SE de la provincia de Río Negro, afloran ortocuarcitas con estratificación cruzada, limolitas y areniscas oolíticas ferruginosas, estas últimas explotadas durante muchos años por su importancia económica. La Formación Sierra Grande se depositó en un ambiente marino somero, entre la cara de playa y la plataforma interna (Spalletti et al., 1991). En base a fósiles mal preservados y escasos se asignó a esta unidad al Silúrico-Devónico sin precisiones. Trabajos recientes han revelado la presencia del trilobite *Eoleonaspis*, una forma confinada al Hirnantiano y Silúrico Temprano (Rustán et al., 2013) y una fauna de braquiópodos similar a la de la Formación La Chilca de la Precordillera de San Juan, de edad Llandoveryana (Siccardi et al, 2014) (Fig. 5.65).

El margen occidental (Pacífico) de Patagonia fue de tipo acrecional. En el sector norte se produjo la acreción de Cuyania en el Ordovícico y del terreno Chilenia en el Devónico. Si bien en el sector norte de Chilenia no hubo actividad magmática en el Devónico, al Sur de la cuenca Neuquina hay complejos acrecionarios y rocas plutónicas con abundantes circones de edad Devónica, por lo que Hervé et al. (2016) plantearon un escenario de doble subducción con un arco oriental construido sobre la corteza continental del Macizo Nor-Patagónico y uno occidental formado sobre corteza oceánica. Este arco de islas oceánico localizado al sur de Chilenia denominado **Chaitenia** finalmente se acrecionó al margen gondwánico durante el Carbonífero (Fig. 5.66).

REFERENCIAS Y LECTURAS COMPLEMENTARIAS

- Albariño, L., Dalenz Farjat, A., Álvarez, L., Hernández, R. y Pérez Leyton, M. 2003. Las cuencas sedimentarias del Devónico en el Subandino sur y el Chaco, Bolivia y Argentina. *Revista Técnica YPFB*, 21: 45-60.
- Allen, J.R. 1979. Old Red Sandstone facies in external basin, with particular reference to southern Britain. En: House, M.R., Scutton, C.T. y Bassett, M.G. (eds.) *The Devonian System*. Special Papers in Palaeontology, 23: 65-80.
- Aramburu, C., Truyols, J., Arbizu, M., Méndez-Bedia, I., Zamarréno, I., García-Ramos, J.C., Suárez de Centi, C. y M. Valenzuela. 1992. El Paleozoico Inferior de la Zona Cantábrica. En: Gutiérrez-Marco, J.C., Saavedra, J. y Rábano, I. (eds.) *Paleozoico Inferior de Ibero-América*, Universidad de Extremadura, pp. 397-421.
- Astini, R.A. 1990. Formación Punta Negra: ¿un abanico submarino o un complejo deltaico de plataforma? *Actas 3ª Reunión Argentina de Sedimentología*, 1: 19-24. San Juan.
- Astini, R.A. 1991. Sedimentología de la Formación Talacasto: Plataforma fangosa del Devónico precordillerano, Provincia de San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 46: 277-294.
- Astini, R.A. 1996. Las fases diastólicas del Paleozoico Medio en la Precordillera del oeste argentino – Evidencias estratigráficas. *Actas 13º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, 5: 509-526. Buenos Aires.
- Astini, R.A. y Ezpeleta, M. 2008. Evidencias de la glaciación devónica en el ámbito Andino, Sierra de las Minitas, La Rioja, Argentina. *Actas 17º Congreso Geológico Argentino*, pp. 1061-1063. S.S. de Jujuy.
- Astini, R.A. y Maretto, H.M. 1996. Análisis estratigráfico del Silúrico de la Precordillera central de San Juan y consideraciones sobre la evolución de la cuenca. *Actas 13º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, 1: 351-368, Buenos Aires.
- Astini, R.A. y Piovano, E.L. 1992. Facies de plataforma terrígena del Silúrico de la Precordillera sanjuanina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 47: 99-110.
- Astini, R.A., Benedetto, J.L. y Vacari, N.E. 1995. The Early Paleozoic evolution of the Argentine Precordillera as a rifted, drifted and collided terrane: a geodynamic model. *Geological Society of America Bulletin*, 107: 253-273.
- Astini, R.A., Ramos, V.A., Benedetto, J.L., Cañas, F.L. y Vaccari, N.E. 1996. La Precordillera: Un terreno exótico a Gondwana. *Actas 13º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, 5: 293-324. Buenos Aires.
- Averbuch, O., Tribouillard, N., Devleeschouwer, X., Riquier, L., Mistiaen, B. y van Vliet-Lanoe, B. 2005. Mountain building-enhanced continental weathering and organic carbon burial as major causes for climatic cooling at the Frasnian-Famennian boundary (c. 376 Ma)? *Terra Nova*, 17: 25-34.
- Barclay, W.J., Browne, M.A.E., McMillan, A.A., Picket, E.A., Stone, P. y Wilby, P.R. 2005. *The Old Red Sandstone of Great Britain*. Geological Conservation Review Series, 31, 393 p.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B. y Ferrer, E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471: 51-57.
- Barrett, S.F. 1988. The Devonian System in Colombia. En: McMillan, N.J., Embry, A.F. y Glass, D.J. (eds.) *Devonian of the World*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 14: 705-717.
- Barrett, S.F. y Isaacson, P.E. 1988. Devonian paleogeography of South America. En: McMillan, N.J., Embry, A.F. y Glass, D.J. (eds.) *Devonian of the World*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 14: 655-667.
- Benedetto, J.L. 1984. Les Brachiopodes Dévoniens de la Sierra de Perijá (Venezuela), systématique et implications paléogéographiques. *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 1: 1-191.
- Benedetto, J.L. 2004. The allochthony of the Precordillera ten years later (1993-2003): A new paleobiogeographic test of the micro-continental model. *Gondwana Research*, 7: 1027-1039.
- Benedetto, J.L. y Cocks, L.R.M. 2009. Lower Silurian (Rhuddanian) brachiopods from the Argentine Precordillera and their biogeographic affinities. *Ameghiniana*, 46: 241-253.
- Benedetto, J.L. y Sánchez, T.M. 1990. Fauna y edad de la Formación Salar del Rincón (Eopaleozoico, Puna argentina). *Ameghiniana*, 27: 317-326.
- Benedetto, J.L. y Sánchez, T.M. 1996. The 'Afro-South American Realm' and Silurian *Clarkeia* Fauna. En: Copper, P. y Jin, J. (eds.) *Brachiopods*. Proceedings of the Third International Brachiopod Congress, pp. 29-33. Balkema.
- Benedetto, J.L. y Suárez Soruco, R. 1998. Los braquiópodos del Silúrico de la Cordillera del Tunari (Cochabamba, Bolivia) y su correlación con otras sucesiones sedimentarias gondwánicas. *13º Congreso Geológico Boliviano, Memorias 1*: 153-159. Potosí.
- Benedetto, J.L., Racheboeuf, P.R., Herrera, Z.A., Brussa, E.D. y Toro, B.A. 1992a. Brachiopodes et biostratigraphie de la Formation de Los Espejos, Siluro-Dévonien de la Précordillère (NW Argentine). *Geobios*, 25: 599-637.
- Benedetto, J.L., Sánchez, T.M. y Brussa, E.D. 1992b. Las cuencas silúricas de América Latina. En: Gutiérrez-Marco, J.C., Saavedra, J. y Rábano, I. (eds.) *Paleozoico Inferior de Ibero-América*, Universidad de Extremadura, 119-148.
- Benedetto, J.L., Halpern, K., de la Puente, S. y Monaldi, R.C. 2015. An in situ shelly fauna from the the lower Paleozoic Zapla glacial diamictite of northwestern Argentina: implications for the age of glacial events across Gondwana. *Journal of South American Earth Sciences*, 64: 166-182.
- Berry, W.B.N. y Wilde P. 1978. Progressive ventilation of the oceans-an explanation for the distribution of the Lower Palaeozoic black shales. *American Journal of Science*, 278: 257-275.
- Berry, C.M. y Marshall, J.E.A. 2015. Lycopsid forests in the early Late Devonian paleoequatorial zone of Svalbard. *Geology*, 43 (12): 1043-1046.
- Berry, C.M., Casas, J.E. y Moody, J.M. 1993. Diverse Devonian plant assemblages from Venezuela. *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon*, 125: 29-42.
- Berry, C.M., Morel, E., Mojica, J. y Villaroel, C. 2000. Devonian plants from Colombia, with discussion on their geological and palaeontological context. *Geological Magazine*, 137: 257-268.
- Boso, M. A. 1996. Los ambientes sedimentarios de la Formación Zapla en el noroeste argentino. *Memorias del 12º Congreso Geológico de Bolivia*, 3: 951-960.
- Boucot, A.J. 1974. Silurian and Devonian biogeography. En: Ross, C.A. (ed.) *Paleogeographic Provinces and Provinciality*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication 21: 165-176.
- Boucot, A.J. 1990. Silurian and pre-Upper Devonian bio-events. En: Kauffman, E.G. y Walliser, O.H. (eds.) *Extinction Events in Earth History*. Lecture Notes in Earth Sciences, Springer Verlag, pp. 125-132.
- Boucot, A.J. y Blodget, R.B. 2001. Silurian-Devonian biogeography. En: Bruton, C.H.C., Cocks, L.R.M. y Long, S.L. (eds.) *Brachiopods, Past and Present*. The Systematics Association, Special Volume Series 63: 335-344. Taylor and Francis.
- Boucot, A.J. y Gray, J. 1976. Epilogue: A Paleozoic Pangaea? En: Gray, J. y Boucot, A.J. (eds.) *Historical biogeography, plate tectonics and changing environment*. Oregon State University Press, pp. 465-482.
- Boucot, A.J. y Racheboeuf, P.R. 1993. Biogeographic summary of the Malvinokaffric Realm Silurian and Devonian fossils. En: Suárez-Soruco, R. (ed.) *Fósiles y Facies de Bolivia*. Revista Técnica de YPFB, 13/14: 71-75.
- Boucot, A.J., Johnson, J.G. y Shagam, R. 1972. Braquiópodos silúricos de los Andes Merideños. *Memorias del 4º Congreso Geológico Vene-*

- zolano, 2: 585-727.
- Boucot, A.J., Racheboeuf, P.R. y Niemeyer, H. 2008. Sierra de Almeida Zorritas Formation, northern Chile, Devonian brachiopods: more is better. *Fossils & Strata*, 54: 69-73.
- Boulvain, F. 2001. Facies architecture and diagenesis of Belgian Late Frasnian carbonate mounds (Petit-Mont Member). *Sedimentary Geology*, 145: 269-294.
- Boulvain, F., Demany, B. y Coen-Aubert, M. 2005. Frasnian carbonate buildups of southern Belgium: the Arche and Lion members interpreted as atolls. *Geologica Belgica*, 8: 69-91.
- Brezinski, D.K., Cecil, C.B. y Skema, V.W. 2010. Late Devonian glacial and associated facies from the central Appalachian Basin, eastern United States. *Geological Society of America Bulletin*, 122: 265-281.
- Buggisch, W. 1991. The global Frasnian-Famennian 'Kellwasser event'. *Geologische Rundschau*, 80: 49-72.
- Bustos, U.D. 1996. Modelo sedimentario alternativo para el Devónico de la Precordillera central sanjuanina: Formación Punta Negra. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 3: 17-30.
- Calner, M. y Eriksson, M.J. 2006. Evidence for rapid environmental changes in low latitudes during the Late Silurian Lau Event: the Burgen-1 drillcore, Gotland, Sweden. *Geological Magazine*, 143: 15-24.
- Caputo, M.V. y Crowell, J.C. 1985. Migrations of glacial centers across Gondwana during Paleozoic Era. *Geological Society of America Bulletin*, 96: 1020-1036.
- Caputo, M.V., Melo, J.H.G., Streel, M. y Isbell, J.L. 2008. Late Devonian and Early Carboniferous glacial records of South America. En: Fielding, C.R., Frank, T.D. y Isbell, J.L. (eds.) Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space. *Geological Society of America Special Papers*, 441: 161-173.
- Cawood, P.A. 2005. Terra Australis Orogen: Rodinia breakup and development of the Pacific and Iapetus margins of Gondwana during the Neoproterozoic and Palaeozoic. *Earth-Science Reviews*, 69: 249-279.
- Chlupáč, I. y Kukul, Z. 1988. Possible global events and the stratigraphy of the Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian-Middle Devonian, Czechoslovakia). *Sbornik geologických věd, Geologie*, 43: 83-146.
- Chlupáč, I., Havlíček, V., Kříž, J., Kukul, Z. y Storch, P. 1998. *Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian to Devonian)*. Czech Geological Survey, 183 p.
- Clack, J.A. 2006. The emergence of early tetrapods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232: 167-189.
- Cocks, L.R.M. y Torsvik, T.H. 2002. Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review. *Journal of the Geological Society, London*, 159: 631-644.
- Cocks, L.R.M. y Torsvik, T.H. 2005. Baltica from the late Precambrian to mid-Palaeozoic times: The gain and loss of a terrane's identity. *Earth-Science Reviews*, 72: 39-66.
- Cocks, L.R.M. y Torsvik, T.H. 2006. European geography in a global context from Vendian to the end of the Palaeozoic. En: Gee, D.G. y Stephenson, R.A. (eds.) *European Lithosphere Dynamics*. Geological Society, London, Memoirs 32: 83-95.
- Conti, C. y Rapalini, A. 1993. La deriva polar aparente del Gondwana en el Paleozoico en función de los nuevos datos paleomagnéticos de Argentina: implicancias paleolatitudinales para América del Sur. *Actas 12º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, 3: 404-414.
- Copper, P. 1986. Frasnian-Famennian extinctions and cold water oceans. *Geology*, 14: 835-838.
- Copper, P. 2002. Reef development at the Frasnian/Famennian mass extinction boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 181: 27-65.
- Cotter, E. 1983. Silurian depositional history. En: Nickelson, R.P. y Cotter, E. (eds.). *Annual Field Conference of Pennsylvanian Geologists*, Guidebook, pp. 3-28.
- Courtillot, V., Kravchinsky, V.A., Quidelleur, X., Renne, P.R. y Gladkochub, D.P. 2010. Preliminary dating of the Viluy traps (Eastern Siberia): Eruption at the time of Late Devonian extinction events? *Earth and Planetary Science Letters*, 300: 239-245.
- Crowell, J.C. 1983. Ice ages recorded on Gondwana continents. *Transactions of the Geological Society of South Africa*, 86: 238-262.
- Cunha, P.R.C., Melo, J.H.G. y da Silva, O.B. 2007. Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências Petrobras*, 15: 227-251.
- Dahl, T.W., Hammarlund, E.U., Anbar, A.D., Bond, D.P.G., Gill, B.C., Gordon, G.W., Knoll, A.H., Nielsen, A.T., Schovsbo, N.H. y Canfield, D.E. 2010. Devonian rise in atmospheric oxygen correlated to the radiations of terrestrial plants and large predatory fish. *Proceedings of the National Academy of Science, PNAS*, 107: 17911-17915.
- Dalenz Farjat, A., Alvarez, L.A., Hernández, R.M. y Albariño, M. 2002. Cuenca Silúrico-Devónica del Sur de Bolivia y del Noroeste Argentino: algunas interpretaciones. *5º Congreso de Hidrocarburos*. CD.
- Dalziel, I.W.D., Dalla Salda, L.H. y Gahagan, L.M. 1994. Paleozoic Laurentia-Gondwana interaction and the origin of the Appalachian-Andean mountain system. *Geological Society of America Bulletin*, 106: 243-252.
- Díaz-Martínez, E. 1997. Facies y ambientes sedimentarios de la Formación Cancañiri (Silúrico Inferior) en La Cumbre de La Paz, norte de la Cordillera Oriental de Bolivia. *Geogaceta*, 22: 55-57.
- Díaz-Martínez, E. y Grahn, Y. 2007. Early Silurian glaciation along the western margin of Gondwana (Peru, Bolivia and northern Argentina): palaeogeographic and geodynamic setting. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 245: 62-81.
- du Toit, A.L. 1937. A geological comparison of South America with South Africa, with a palaeontological contribution by F.R. Cooper Reed. *Carnegie Institution Publication* 381: 1-157, Washington.
- Edwards, D. y Benedetto, J.L. 1985. Two new species of herbaceous lycophytes from the Devonian of Venezuela with comments on their taphonomy. *Palaeontology*, 28: 599-618.
- Eldredge, N. y Ormiston, A.R. 1979. Biogeography of Silurian and Devonian trilobites of the Malvinokaffric Realm. En: Gray, J. y Boucot, A.J. (eds.) *Historical biogeography, plate tectonics and changing environment*. Oregon State University Press, pp. 147-168.
- Erben, H.K. 1964. Facies developments in the marine Devonian of the Old World. *Proceedings of the Usher Society*, 1: 92-118.
- Fernández Seveso, F., Vistalli, M.C. y Viñes, R.F. 2000. Correlación de reservorios en la cuenca Silúrico-Devónica del Chaco. *Boletín de Informaciones Petroleras*, 61: 152-167.
- Franke, W. 2000. The mid-European segment of the Variscides: tectonostratigraphic units, terrane boundaries, and plate tectonic evolution. En: Franke, W., Haak, V. Oncken, O. y Tanner, D. (eds.) *Orogenic processes: Quantification and modeling in the Variscan Belt*. Geological Society, London, Special Publications, 179: 35-61.
- Fulfaro, V.J., Saad, A.R., Etchebehere, M.I. de C. y Ciguel, J.H.C. 1992. Paleozoico Inferior do Brasil. En: Gutiérrez-Marco, J.C., Saavedra, J. y Rábano, I. (eds.) *Paleozoico Inferior de Ibero-América*, Universidad de Extremadura, pp. 317-330.
- García-Alcalde, J.L. 1995. L'évolution paléogéographique pré-Varisque de la Zone Cantabrique septentrionale (Espagne). *Revista Española de Paleontología*, 10: 9-29.
- George, A.D., Chow, N. y Trinajstić, K.M. 2014. Oxic facies and the Late Devonian mass extinction, Canning Basin, Australia. *Geology*, 42 (4): 327-330.
- Grahn, Y. y Caputo, M.V. 1992. Early glaciations in Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99: 9-15.
- Grahn, Y. y Gutiérrez, P.R. 2001. Silurian and Middle Devonian Chitinozoa from the Zapla and Santa Barbara Ranges, Tarija Basin, northwestern Argentina. *Ameghiniana*, 38: 35-50.
- Guiraud, R., Bosworth, W., Thiery, J. y Delplanque, A. 2005. Phanero-

- zoic geological evolution of Northern and Central Africa: An overview. *Journal of African Earth Sciences*, 43: 83-143.
- Gutiérrez-Marco, J.C., Saavedra, J. y Rábano, I. (eds.) 1992. *Paleozoico Inferior de Ibero-América*, Universidad de Extremadura, 630 p.
- Gutiérrez-Marco, J.C., Ghienne, J.F., Bernárdez, E. y Hacar, M.P. 2010. Did the Late Ordovician African ice sheet reach Europe? *Geology*, 38 (3): 279-282.
- Hatcher, R.D. 1989. Tectonic synthesis of the U.S. Appalachians. En: Hatcher, R.D., Thomas, W.A. y Viele, G.W. (eds.) *The Geology of North America*, 2: 511-535.
- Hatcher, R.D. y Odum, A.L. 1980. Timing of thrusting in the southern Appalachians, USA: model for orogeny? *Journal of the Geological Society, London*, 137: 321-327.
- Herrera, Z.A. 1993. Nuevas precisiones sobre la edad de la Formación Talacasto (Precordillera argentina) en base a su fauna de braquiópodos. *Actas 12º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, 2: 289-295.
- Herrera, Z.A. 1995. The Lower Devonian chonetoid brachiopods from the Argentine Precordillera. *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon*, 136: 101-147.
- Hervé, F., Calderrón, M., Fanning, C.M., Pankhurst, R.J., Fuentes, F., Rapela, C.W., Correa, J., Quezada, P. y Marambio, C. 2016. Devonian magmatism in the accretionary complex of southern Chile. *Journal of the Geological Society*, 173: 587-602.
- Hibbard, J.P., Stoddard, E.F., Secor, D.T. y Dennis, A.J. 2002. The Carolina Zone: overview of Neoproterozoic to Early Paleozoic peri-Gondwanan terranes along the eastern flank of the southern Appalachians. *Earth-Science Reviews*, 57: 299-339.
- Hiller, N. 1995. Devonian Chonetacea brachiopods from South Africa. *Annals of the South African Museum*, 104: 159-180.
- Hillier, R.D., Marriott, S.B., Williams, B.P.J. y Wright, V.P. 2007. Possible climate variability in the Lower Old Red Sandstone Conigar Pit Sandstone Member (early Devonian), South Wales, UK. *Sedimentary Geology*, 202: 35-57.
- Horton, J.W., Drake, A.A. y Rankin, D. 1989. Tectonostratigraphic terranes and their Paleozoic boundaries in the central and southern Appalachians. *Geological Society of America, Special Paper*, 230: 213-245.
- House, M.R. 1979. Biostratigraphy of the early Ammonoidea. En: House, M.R., Scrutton, C.T. y Bassett, M.G. (eds.) *The Devonian System. Special Papers in Palaeontology*, 23: 263-280.
- House, M.R., Scrutton, C.T. y Bassett, M.G. (eds.) 1979. *The Devonian System. Special Papers in Palaeontology*, 23, 353 p.
- Huff, W.D., Bergström, S.M., Kolata, D.R., Cingolani, C.A. y Davis, D.W. 1995. Middle Ordovician K-bentonites discovered in the Precordillera of Argentina: geochemical and paleogeographical implications. En: Cooper, J.D., Droser, M.L. y Finney, S.C. (eds.) *Ordovician Odyssey*. The Pacific Section Society for Sedimentary Geology, Book 77: 343-350.
- Isaacson, P.E., Antelo, B., Boucot, A.J. 1976. Implications of a Llandovery (Early Silurian) brachiopod fauna from Salta Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, 50: 1103-1112.
- Isaacson, P.E., Hladil, J., Shen, J.V., Kalvoda, J. y Grader, G. 1999. Late Devonian (Famennian) glaciation in South America and marine offlap on other continents. En: Feist, R., Talent, J.A. y Daurer, A. (eds.) *North Gondwana: Mid-Paleozoic Terranes, Stratigraphy and Biota*. Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, 54: 239-257. Viena.
- Isaacson, P.E., Díaz-Martínez, E., Grader, G.W., Kalvoda, J., Babek, O. y Devuyt, F.X. 2008. Late Devonian-earliest Mississippian glaciation in Gondwanaland and its biogeographic consequences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 268: 126-142.
- Jaillard, E., Héral, G., Monfret, T., Díaz-Martínez, E., Baby, P., Lavenu, A. y Dumont, J.F. 2000. Tectonic evolution of the Andes of Ecuador, Peru, Bolivia and northernmost Chile. En: Cordani, U.G. et al. (eds.) *Tectonic Evolution of South America*. Rio de Janeiro, pp. 481-459.
- Janvier, P. 2003. The Devonian vertebrates from Bolivia: new data, more enigmas. *Revista Técnica YPF*, 21: 25-35.
- Johnson, M.E. 1987. Extent and bathymetry of North American platform seas in the Early Silurian. *Paleoceanography*, 2: 185-211.
- Kaiser, S.I., Becker, R.T., Steuber, T. y Aboussalam, S.Z. 2011. Climate-controlled mass extinctions, facies, and sea-level changes around the Devonian-Carboniferous boundary in the eastern Anti-Atlas (SE Morocco). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310: 340-364.
- Laubacher, G.A., Boucot, A.J. y Gray, J. 1982. Addition to the Silurian stratigraphy, lithofacies, biogeography and paleontology of Bolivia and southern Peru. *Journal of Paleontology*, 56: 1138-1170.
- Le Hérisse, A. 2001. Evolution of Devonian phytoplanktonic assemblages in the Upper Erere Formation and Curuá Group (Barreirinha and Lower Curiri Formations), Tapajós River area, Amazon Basin, Northern Brazil. En: Melo, J.H.G. y Terra, G.J.S. (eds.) *Correlação de Sequências Paleozoicas Sul-Americanas: Seção: Exploração de Petróleo*, 20: 117-124.
- Lehnert, O., Mannik, P., Joachimski, M.M. y Fryda, J. 2010. Palaeoclimate perturbations before the Sheinwoodian glaciation: A trigger for extinctions during the 'Ireviken Event'. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 296: 320-331.
- Loydell, D.K. 2007. Early Silurian positive $\delta^{13}\text{C}$ excursions and their relationship to glaciations, sea-level changes and extinction events. *Geological Journal*, 42: 532-546.
- Marocco, R. 1978. Géologie des Andes Péruviennes. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, 94, 195 p.
- Marynowski, L., Zatoń, M., Rakociński, M., Filipiak, P., Kurkiewicz, S. y Pearce, T.J. 2012. Deciphering the upper Famennian Hangenberg Black Shale depositional environments based on multi-proxy record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 346/347: 66-86.
- Massabie, A.C., Rossello, E.A. y López Gamundi, O.R. 2005. Cubierta Paleozoica-Mesozoica de las Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires. En: de Barrio, R.E., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F. y Llambías, E. (eds.) *Geología y Recursos Minerales de la provincia de Buenos Aires*. Relatorio del 16º Congreso Geológico Argentino, pp. 85-100. La Plata.
- Matte, P. 2001. The Variscan collage and orogeny (480-290 Ma) and the tectonic definition of the Armorica microplate: a review. *Terra Nova*, 13: 122-128.
- Melo, J.H.G. 1988. The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. En: McMillan, N.J., Embry, A.F. y Glass, D.J. (eds.) *Devonian of the World*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 14: 669-703.
- Melo, J.H.G. y Loboziak, S. 2003. Devonian-Early Carboniferous miopore biostratigraphy of the Amazon Basin, Northern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 124: 131-202.
- Mergl, M. y Massa, D. 2004. Devonian brachiopods of the Tamesna basin (Central Sahara; Algeria and North Niger). *Acta Musei Nationalis Pragae, Natural History*, 60: 61-112.
- McElhinny, M.W., Powell, C.M. y Pisarevsky, S.A. 2003. Paleozoic terranes of eastern Australia and the drift history of Gondwana. *Tectonophysics*, 362: 41-65.
- Milani, E.J., Gonçalves de Melo, J.H., De Souza, P., Fernández, L.A. y Barros França, A. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências Petrobras*, 15: 265-287.
- Morzadec, P., Paris, F., Plusquellec, Y., Racheboeuf, P.R. y Weyant, M. 1988. Devonian stratigraphy and paleogeography of the Armorican Massif (western France). En: McMillan, N.J., Embry, A.F. y Glass, D.J. (eds.) *Devonian of the World*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 14: 401-420.
- Munnecke, A., Calner, M., Harper, D.A.T. y Servais, T. 2010. Ordovician and Silurian sea-water chemistry, sea level, and climate: A synopsis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310: 389-413.

- Nance, R.D. 2008. The Rheic Ocean: origin, evolution and significance. *GSA Today*, 18: 4-12.
- Nance, R.D., Gutiérrez-Alonso, G., Keppie, J.D., Linnemann, U., Murphy, J.B., Quesada, C., Strachan, R.A., Woodcock, N.H. 2010. Evolution of the Rheic Ocean. *Gondwana Research*, 17: 194-222.
- Newton, A.A. y Cingolani, C.A. 2003. Aspectos estratigráficos y estructurales comparativos entre las secuencias siluro-devónicas de la Sierra de la Ventana (Argentina) y el cinturón plegado del Cabo (Sudáfrica). *Revista Técnica YPF*, 21: 59-63.
- Niemeyer, H., Alvarez, F., Boucot, A.J. y Bruna, M. 2010. Brachiopods from the Cordón de Lila, Lower Silurian (Llandovery) Quebrada Ancha Formation, Antofagasta region, Chile. *Palaeontology*, 84: 287-307.
- Oliver, W.A. 1977. Biogeography of late Silurian and Devonian rugose corals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 22: 85-135.
- Padula, E.L., Roller, E.O., Mingramm, A.R.G., Criado Roque, P., Flores, M.A. y Baldis, B.A. 1967. Devonian of Argentina. *International Symposium on the Devonian System*, 2: 165-199. Calgary.
- Paris, F. y Nolvak, J. 1999. Biological interpretation and paleobiodiversity of a cryptic fossil group: the "Chitinozoan animal". *Geobios*, 32: 315-324.
- Pickett, J.W., Burrow, C.J., Holloway, D.J., Munson, T.J., Percival, I.G., Rickards, B., Sherwin, L., Simpson, A.J., Strusz, D.L., Turner, S. y Wright, A.J. 2000. Silurian palaeobiogeography of Australia. En: Wright, A.J., Young, G.C., Talent, J.A. y Laurie, J.R. (eds.) *Palaeobiogeography of Australasian Faunas and Floras*. Association of Australasian Palaeontologists, Memoir 23: 127-165.
- Piecha, M. 2002. A considerable hiatus at the Frasnian/Famennian boundary in the Rhenish shelf region of northwest Germany. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 181: 195-211.
- Playford, P.E. 2002. Palaeokarst, pseudokarst, and sequence stratigraphy in Devonian reef complexes of the Canning Basin, western Australia. En: Keep, M. y Moss, S.J. (eds.) *The Sedimentary Basins of Western Australia*. Proceedings of the Petroleum Exploration Society of Australia Symposium, 3: 189-215.
- Playford, P.E. y Lowry, D.C. 1966. Devonian reef complexes of the Canning Basin, Western Australia. *Bulletin of Geological Survey of Western Australia*, 118: 1-150.
- Pojeta, J., Kříž, J. y Berdan, J.M. 1976. Silurian-Devonian pelecypods and Paleozoic stratigraphy of subsurface rocks in Florida and Georgia and related pelecypods from Bolivia and Turkey. *U.S. Geological Survey Professional Papers*, 879: 1-32.
- Prestiani, C., Rustán, J.J., Vaccari, N.E., Sterren, A.F., Rubinstein, C.V. y Steemans, P. 2011. A new record of fossil plants in Argentina: implications on the Upper Devonian-lowermost Carboniferous stratigraphic records. *Micropaléontologie végétale et Palynologie Meeting*, Lieja. pp. 16-17.
- Racheboeuf, P.R. 1981. Chonetacés (Brachiopodes) Siluriens et Dévonien du sud-ouest de l'Europe. *Memoires de la Société Géologique de Bretagne*, 27, 294 p.
- Racheboeuf, P.R. 1990. Paléobiogeographie de la marge nord-gondwanienne au Dévonien inférieur et moyen: nouvelles données déduites de l'étude des Brachiopodes Chonetacés. *C. R. de la Académie des Sciences Paris*, 310: 1481-1486.
- Racheboeuf, P.R. e Isaacson, P.E. 1993. Los Chonetoideos (Braquiópodos) silúricos y devónicos de Bolivia. En: Suárez-Soruco, R. (ed.) *Fósiles y Facies de Bolivia*. Vol. 2: *Invertebrados y Paleobotánica*. Revista Técnica YPF, 13/14: 93-98.
- Ramos, V.A., Jordan, T.E., Allmendinger, R.W., Kay, S.M., Cortés, J.M. y Palma, M.A. 1984. Chilenia: un terreno alóctono en la evolución paleozoica de los Andes centrales. *Actas 9º Congreso Geológico Argentino*, 2: 84-106.
- Ramos, V.A., Jordan, T.E., Allmendinger, R.W., Mpodozis, V., Kay, S.M., Cortés, J.M. y Palma, M.A. 1986. Paleozoic terranes of the central Argentine-Chilean Andes. *Tectonics*, 5: 855-880.
- Rapalini, A.E. 2005. The accretionary history of southern South America from the latest Proterozoic to the late Palaeozoic: some palaeomagnetic constraints. En: Vaughan, A.P.M., Leat, P.T. y Pankhurst, R.J. (eds.) *Terrane processes at the margins of Gondwana*. Geological Society, London, Special Publications, 246: 305-328.
- Retallack, G.J. 1997. Early forest soils and their role in the Devonian global change. *Science*, 276: 583-585.
- Rincón Cuervo, H.D., Amaral Soares, E.A., Caputo, M.V. y Dino, R. 2018. Sedimentology and stratigraphy of new outcrops of Silurian glaciomarine strata in the Presidente Figueiredo region, northwestern margin of the Amazonas Basin. *Journal of South American Earth Sciences*, 85: 43-56.
- Robardet, M. 2003. The Armorica 'microplate': fact or fiction? Critical review of the concept and contradictory palaeobiogeographical data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195: 125-148.
- Roberts, D. 2003. The Scandinavian Caledonides: event chronology, palaeogeographic setting and likely modern analogues. *Tectonophysics*, 365: 283-299.
- Rodrigo, L.A., Castaños, A. y Carrasco, R. 1977. La Formación Cancañiri: sedimentología y paleogeografía. *Revista de Geociencias de la Universidad Mayor de San Andrés*, 1: 1-12.
- Rong, J., Chen, X. y Harper, D.A.T. 1999. Brachiopod survival and recovery from the latest Ordovician mass extinctions in South China. *Geological Journal*, 34: 321-348.
- Rong, J., Boucot, A.J., Su, Y. y Strusz, D.L. 1995. Biogeographical analysis of the Late Silurian brachiopod faunas, chiefly from Asia and Australia. *Lethaia*, 28: 39-60.
- Rong, J., Chen, X., Su, Y., Ni, Y., Zhan, R., Chen, T., Fu, L., Li, R. y Fan, J. 2003. Silurian paleogeography of China. En: Landing, E. y Johnson, M.E. (eds.) *Silurian Lands and Seas*. New York State Museum Bulletin, 493: 243-298.
- Rubinstein, C. 1997. Silurian acritarchs from South America: a review. En: Fatka, O. y Servais, T. (eds.) *Acritarcha in Praha*. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 40: 603-629.
- Rubinstein, C.V. y Vaccari, N.E. 2004. Cryptospore assemblages from the Ordovician/Silurian boundary in the Puna region, North-West Argentina. *Palaeontology*, 47: 1037-1061.
- Rudwick, M.J.S. 1979. The Devonian: a system born from conflict. En: House, M.R., Scutton, C.T. y Bassett, M.G. (eds.) *The Devonian System*. Special Papers in Palaeontology, 23: 9-21.
- Rustan, J.J., Cingolani, C.A., Siccardi, A. y Uriz, N.J. 2013. Lower Silurian trilobites from the Northern Patagonian Sierra Grande Formation. *Reunión Anual de Comunicaciones APA*. Córdoba.
- Samson, S., Palmer, A.R., Robison, R.A. y Secor, D.T. 1990. Biogeographical significance of Cambrian trilobites from the Carolina slate belt. *Geological Society of America Bulletin*, 102: 1459-1470.
- Sánchez, T.M. y Benedetto, J.L. 1993. Distribución estratigráfica, paleoecología y biogeografía del género *Clarkeia* en el Silúrico gondwánico. En: Suárez-Soruco, R. (ed.) *Fósiles y Facies de Bolivia*. Vol. 2: *Invertebrados y Paleobotánica*. Revista Técnica YPF, 13/14: 93-98.
- Sánchez, T.M., Waisfeld, B.G. y Benedetto, J.L. 1991. Lithofacies, taphonomy and benthic assemblages in the Silurian of Western Argentina: a review of Malvinokaffric Realm communities. *Journal of South American Earth Sciences*, 4: 305-327.
- Schönian, F. 2003. Ambiente sedimentario de las diamictitas de la Formación Cancañiri en el área de Sella, sur de Bolivia. *Revista Técnica de YPF*, 21: 131-145.
- Schönian, F. y Egenhoff, S.O. 2007. A Late Ordovician ice sheet in South America: Evidence from the Cancañiri tillites, southern Bolivia. *Geological Society of America Special Papers*, 423: 525-548.
- Sedorko, D., Guimarães Netto, R. y Horodyski, R.S. 2018. A *Zoophycos* carnival in Devonian beds: Paleocological, paleobiological, sedimentological, and paleobiogeographic insights. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 507:188-200.
- Sempere, T. 1995. Phanerozoic evolution of Bolivia and adjacent

- regions. En: Tankard, A.J., Suárez Soruco, R. y Wesinsk, H.J. (eds.) *Petroleum Basins of South America*. American Association of Petroleum Geologists Memoir 65: 207-230.
- Sheehan, P.M. y Corough, P.J. 1990. Brachiopod zoogeography across the Ordovician-Silurian extinction event. En: McKerrow, W.S. y Scotese, C.R. (eds.). *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geological Society, London, Memoir 12: 181-187.
- Shen J. y Webb, G.E. 2004. Famennian (Upper Devonian) stromatolite reefs at Shatang, Gulin, Guangxi, South China. *Sedimentary Geology*, 170: 63-84.
- Shen J., Webb, G.E. y Jell, J.S. 2008. Platform margins, reef facies, and microbial carbonates: a comparison of Devonian reef complexes in the Canning Basin, Western Australia, and the Guilin region, South China. *Earth-Science Reviews*, 88: 33-59.
- Shone, R.W. y Booth, P.W.K. 2005. The Cape Basin, South Africa: A review. *Journal of African Earth Sciences* 43: 196-210.
- Siccardi, A., Uriz, N.J., Rustán, J.J. y Cingolani, C.A. 2014. Hirnantian?-Early Silurian brachiopods from the Sierra Grande Formation (Northern Patagonia Massif, Rio Negro Province). *4th. International Paleontological Congress*. Mendoza.
- Spalletti, L.A., Cingolani, C.A. y Varela, R. 1991. Ambientes y procesos generadores de las sedimentitas portadoras de hierro en la plataforma silúrico-eodevónica de la Patagonia, República Argentina. *Revista del Museo de La Plata, sección Geología*, 10: 305-318.
- Stigall, A.L. 2012. Speciation collapse and invasive species dynamics during the Late Devonian "Mass Extinction". *GSA Today*, 22: 4-9.
- Stigall Rode, A.L. y Lieberman, B.S. 2004. Paleobiogeographic patterns in the Middle and Late Devonian emphasizing Laurentia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 222: 272-284.
- Streel, M., Caputo, M.V., Loboziak, S. y Melo, J.H. 2000. Late Frasnian-Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the late Devonian glaciations. *Earth-Science Reviews*, 52: 121-173.
- Suárez Soruco, R. 1983. Síntesis del desarrollo estratigráfico y evolución tectónica de Bolivia durante el Paleozoico inferior. *Revista Técnica YPFB*, 9: 223-228.
- Suárez Soruco, R. 1992. El Paleozoico inferior de Bolivia y Perú. En: Gutiérrez-Marco, J.C., Saavedra, J. y Rábano, I. (eds.) *Paleozoico Inferior de Ibero-América*, Universidad de Extremadura, pp. 225-239.
- Suárez Soruco, R. (ed.) 1993. Fósiles y Facies de Bolivia. Vol. 2: Invertebrados y Paleobotánica. *Revista Técnica de YPFB*, 13/14. 223 p.
- Suárez Soruco, R. 2000. Compendio de Geología de Bolivia. Parte A. *Revista Técnica de YPFB*, 18 (1-2): 1-144.
- Thuiller, W. 2007. Biodiversity—Climate change and the ecologist: *Nature*, 448: 550-552.
- Torsvik, T.H. y Cocks, L.R.M. 2004. Earth geography from 400 to 250 Ma: a palaeomagnetic, faunal and facies review. *Journal of the Geological Society, London*, 161: 555-572.
- Torsvik, T.H. y Rehnström, E.F. 2003. The Tornquist Sea and Baltica-Avalonia docking. *Tectonophysics*, 362: 67-82.
- Troth, I., Marshall, J.E.A., Racey, A. y Becker, R.T. 2010. Devonian sea-level change in Bolivia: A high palaeolatitude biostratigraphical calibration of the global sea-level curve. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304: 3-20.
- Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G. y Edgecombe, G.D. 1994. Calmonid trilobites of the Lower Devonian *Scaphiocoelia* Zone in the Argentine Precordillera. *Geobios*, 27: 591-608.
- Villeneuve, M. 2005. Paleozoic basins in West Africa and the Mauritania thrust belt. *Journal of African Earth Sciences*, 43: 166-195.
- von Gosen, W., Buggisch, W. y Lehnert, O. 1995. Evolution of the Early Paleozoic mélange at the eastern margin of the Argentine Precordillera. *Journal of the South American Earth Sciences*, 8: 405-424.
- Wendt, J. y Kaufmann, B. 2006. Middle Devonian (Givetian) coral-stromatoporoid reefs in West Sahara (Morocco). *Journal of African Earth Sciences*, 44: 339-350.
- Wicander, R., Clayton, G., Marshall, J.E.A., Troth, I. y Racey, A. 2011. Was the latest Devonian glaciation a multiple event? New palynological evidence from Bolivia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 305: 75-83.
- Wright, V.P. y Marriott, S.B. 2007. The dangers of taking mud for granted: lessons from Lower Old Red Sandstone dryland river systems of South Wales. *Sedimentary Geology*, 195: 91-100.
- Young, G.C. 2005. An articulated phyllolepid fish (Placodermi) from the Devonian of central Australia: Implications for non-marine connections with the Old Red Sandstone continent. *Geological Magazine*, 142: 173-186.
- Young, G.C., Moody, J.M. y Casas, J.E. 2000. New discoveries of Devonian vertebrates from South America, and implications for Gondwana-Euramerica contact. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, Series 2A*, 331: 755-761.