

LOS CHONETÁCEOS (BRAQUIÓPODOS) DEL DEVÓNICO BOLIVIANO: BIOESTRATIGRAFÍA Y DATOS TAXONÓMICOS COMPLEMENTARIOS

Patrick R. RACHEBOEUF

Centre des Sciences de la Terre, URA 11 du CNRS
Université Claude Bernard - Lyon I
43, Bd. du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne Cedex, Francia.

ABSTRACT

The detailed biostratigraphic study of several sections through the Devonian in the bolivian Altiplano as well as in the Subandine Zone allows to establish here for the first time the vertical distribution of the bolivian chonetacean representatives. Several correlations are tentatively established between the two regions under consideration. Abundant materials was collected during the field work, inducing the revision of the taxonomic position of some taxa as well as the description of new ones. A new subfamily (Notiochonetinae nov.), 1 new genus and 6 new species are described: *Amosina tarabucensis* nov. sp., *Anoplia mariae* nov. sp., *Montsenetes boliviensis* nov. gen., nov. sp., *Pleurochonetes sorucoi* nov. sp., *P. ? condori* nov. sp., and *Chonostrophia truyolsae* nov. sp., while two representatives of the genus *Longispina* (*Longispina* sp. C and *Longispina* sp. D) and one chonostrophiid are provisionally left in open nomenclature.

Keywords: Brachiopods, Chonetacea, Devonian, Bolivia, Biostratigraphy.

RESUMEN

Como consecuencia del estudio bioestratigráfico detallado de varias secciones en la secuencia devónica del Altiplano y en la Zona Subandina de Bolivia, en este trabajo se establece, por primera vez, la distribución vertical de los representantes de la Superfamilia Chonetácea y se propone un ensayo de correlación entre la sucesión del Altiplano y la de la Zona Subandina. Las investigaciones de campo permitieron la recolección de abundante material lo cual supuso no sólo la descripción de diversas especies sino también la revisión de la posición taxonómica de otras. Se describen una subfamilia nueva (Notiochonetinae nov.), 1 género y 6 especies nuevas: *Amosina tarabucensis* nov. sp., *Anoplia mariae* nov. sp., *Montsenetes boliviensis* nov. gen. nov. sp., *Pleurochonetes sorucoi* nov. sp., *P. ? condori* nov. sp., y *Chonostrophia truyolsae* nov. sp. Tres especies continúan provisionalmente en nomenclatura abierta: *Longispina* sp. C, *Longispina* sp. D y un chonostroféido indeterminado.

Palabras clave: Braquiópodos, Chonetácea, Devónico, Bolivia, Bioestratigrafía.

INTRODUCCIÓN

Los chonetáceos devónicos de Bolivia eran poco conocidos antes de la publicación de la monografía de Isaacson (1977), el primer autor que intentó un inventario (6 especies pertenecientes a 4 géneros) de los representantes de la Superfamilia Chonetácea en el Devónico de la Rodilla Boliviana. Con anterioridad a este trabajo las únicas aportaciones conocidas se debían a Ulrich (1893) y Branisa (1965). Racheboeuf y Branisa (1985) suministraron nuevos datos y describieron varias especies nuevas, entre ellas los primeros representantes de la Familia Strophochonetidae; asimismo se realizó un inventario contabilizando 13 especies pertenecientes a 8 géneros. En 1987 y después en 1989 y 1990, tres campañas dedicadas al análisis bioestratigráfico del Devónico boliviano, dentro del programa "Devonian biostratigraphy of Bolivia" (Ayuda 3916-88 de la "National Geographic Society") permitieron la recolección de nuevo y abundante material, lo que hizo aumentar provisionalmente el inventario tal como se expresa en el

presente trabajo, hasta alcanzar 11 géneros y 20 especies. No obstante, el resultado más importante obtenido con estos nuevos datos es el establecimiento, por primera vez, de la distribución vertical de las especies así como la correlación entre las secuencias devónicas del Altiplano y de la Zona Subandina. Por lo que se refiere al marco geográfico y a la situación de las localidades (Fig. 1), véase también Branisa (1965), Isaacson (1977, Fig. 1), Racheboeuf y Branisa (1985, Fig. 1).

Las muestras estudiadas están depositadas en el Museo de Historia Natural de Cochabamba (MHNC), Bolivia.

LOS CHONETÁCEOS DEL DEVÓNICO BOLIVIANO

La tabla que se expone a continuación recapitula la evolución del inventario de los chonetáceos devónicos de Bolivia y establece las nuevas determinaciones taxonómicas tal como se discuten en el presente trabajo.

Isaacson 1977

Racheboeuf y Branisa 1985

Este trabajo

Strophochonetidae

Quadrikentron ruecki
Q. iclaense nov. sp.
Q. havliceki nov. sp.
Babinia parvula nov. gen., nov. sp.

Anopliidae
 Anopliinae
Anoplia belenensis nov. sp.

Strophochonetidae

Amosina tarabucensis nov. sp.

Quadrikentron ruecki
Q. iclaense
Q. havliceki
Babinia parvula

Anopliidae
 Anopliinae
Anoplia belenensis
Anoplia mariae nov. sp.

(= *Pleurochonetes falklandicus*)

Chonetidae

Chonetinae

C. (Pleurochonetes) lauriata
 nov. sgen. et sp.

Chonetidae

Devonochonetinae

Montsenetes boliviensis
 nov. gen. et sp.

Longispina sp. C
Longispina sp. D

Aseptonetes boucoti
A. isaacsoni

Devonochonetinae

Género y especie indet.

Aseptonetes boucoti
 nov. gen. et sp.

Aseptonetes boucoti
A. isaacsoni nov. sp.

Anopliidae

Anopliinae

Austronoplia stuebeli

Chonostrophiiidae

Gamonetes anteloi nov. gen. et sp.

Notiochonetes falklandica

"*Devonochonetes*" sp. cf. *scitulus*

Retichonetinae

Austronoplia stuebeli

Notiochonetininae nov.

Pleurochonetes anteloi

P. falklandicus

P. sorucoi nov. sp.

P. ? condori nov. sp.

Chonostrophiiidae

Chonostrophiiidae indet.

Chonostrophia truyolsae nov. sp.

Familia incierta

Australostrophia cf. *mesembria*

Australostrophia mesembria

Australostrophia mesembria

BIOESTRATIGRAFÍA Y CORRELACIONES

La Fig. 2 recapitula la distribución vertical de los representantes de la Superfamilia Chonetácea en el Devónico boliviano en tres columnas litoestratigráficas sintéticas correspondientes a las áreas del Altiplano (Ayo Ayo - Chiarumani y Belén) y de la Zona Subandina (Presto). El primer representante devónico es *Amosina tarabucensis* nov. sp. que aparece en la parte media de la Formación Catavi en la sucesión de Lampaya (O de Cochabamba) y en las pizarras intercaladas entre el techo de la Formación Tarabuco y la base de la Formación Santa Rosa al Oeste de Tarabuco. En estas dos localidades dicha especie se encuentra a unos 20 a 30 metros por encima de los últimos niveles con *Clarkeia antisimensis* (Mehl, 1984). En Lampaya el contenido palinológico (en estudio) de los niveles que contienen la fauna antes mencionada parece indicar una edad Lochkovense inferior (Le Hérisse *et al.*, en preparación).

Debido a la naturaleza de los depósitos de la Formación Santa Rosa y sus equivalentes (de tipo muy

litoral) las faunas marinas típicas no reaparecen hasta las capas de transición entre las Formaciones Santa Rosa-Icla y Vila Vila-Belén, o las capas basales de las últimas. Estos niveles pertenecen a la bien conocida Fauna de *Scaphiocoelia* (ver Isaacson, 1977). En la zona del Altiplano *Quadrikentron ruecki* aparece solo en Colchani o asociado con escasos ejemplares de *Australostrophia* cf. *mesembria* en Ayo Ayo y Belén, mientras que *A. cf. mesembria* se encuentra sola, pero muy abundante, en la Zona Subandina (Pojo, Presto, Icla). Estos niveles tienen que ser provisionalmente considerados de edad Praguense alto o Emsiense inferior. En capas más modernas dentro de la sucesión devónica, la distribución de las especies muestra diferencias más significativas entre las dos áreas consideradas.

En la región de Belén, Ayo Ayo y Pujravi en el Altiplano, aparecen sucesivamente en el Miembro inferior de la Formación Belén: *Anoplia mariae* nov. sp. y *Aseptonetes isaacsoni*; a continuación *Babinia parvula* y *Anoplia belenensis* y, un poco más arriba, *Longispina* sp. D y *Pleurochonetes sorucoi* nov. sp. En la sucesión de Belén se encontró *Pleurochonetes anteloi* junto con



Figura 1. Mapa de localización de las localidades y secciones citadas en el texto. Área punteada: Altiplano. Área con rayado oblicuo: Zona Subandina.

P. sorucoi nov. sp. a unos 100 metros por debajo de la Cuarcita Condoriquiña. Dicha cuarcita suministró *Pleurochonetes condori* nov. sp. y *Longispina* sp. C en su parte alta; la última forma aparece por primera vez en los primeros 30 metros de pizarras con nódulos del Miembro superior de la Formación Belén, asociada con *Aseptonetes boucoti* en las sucesiones de Belén y Ayo Ayo. La presencia del género *Longispina* es indicativa de una edad Eifeliense y más probablemente Eifeliense superior o Givetiense. Más arriba en la sucesión, *Montsenetes boliviensis* nov. gen., nov. sp. se encuentra dentro de los 200 metros infrayacentes a la Cuarcita Cruz Loma, en las alternancias con *Zoophycos* de la sucesión de Belén (ver Isaacson, 1977) y alcanza los niveles con *Austronoplia stuebeli*, por debajo de la Cuarcita Cruz Loma, tanto en la sucesión de Belén como en Ayo Ayo. Estos niveles podrían ser de edad Givetiense superior o Frasnense inferior.

En la Zona Subandina, *Quadrikentron iclaense* aparece en la base del Miembro superior de la Formación Icla y alcanza la parte media de éste, donde se encuentra asociado con *Pleurochonetes anteloi*. Unos metros más arriba aparece *Pleurochonetes sorucoi* nov. sp. y, a continuación, *Anoplia belenensis* y *Babinia parvula* ya en el techo de la Formación Icla. En la sucesión de Presto las capas de transición y las basales de la Formación Huamampampa suministraron *Chonostrophia truyolsae* nov. sp. junto con *Babinia parvula*. Más al Sur, en la región de Tarija, la Formación Gamonedá, en su localidad típica, contiene *Pleurochonetes anteloi* y posiblemente *Aseptonetes boucoti*.

De las 20 especies de chonetáceos devónicos de Bolivia, solo *Quadrikentron havliceki* Racheboeuf y Branisa, 1985, *Pleurochonetes falklandicus* (Isaacson, 1977) y un chonostrofiado indet., no se encontraron en las sucesiones estudiadas. Además del establecimiento de la

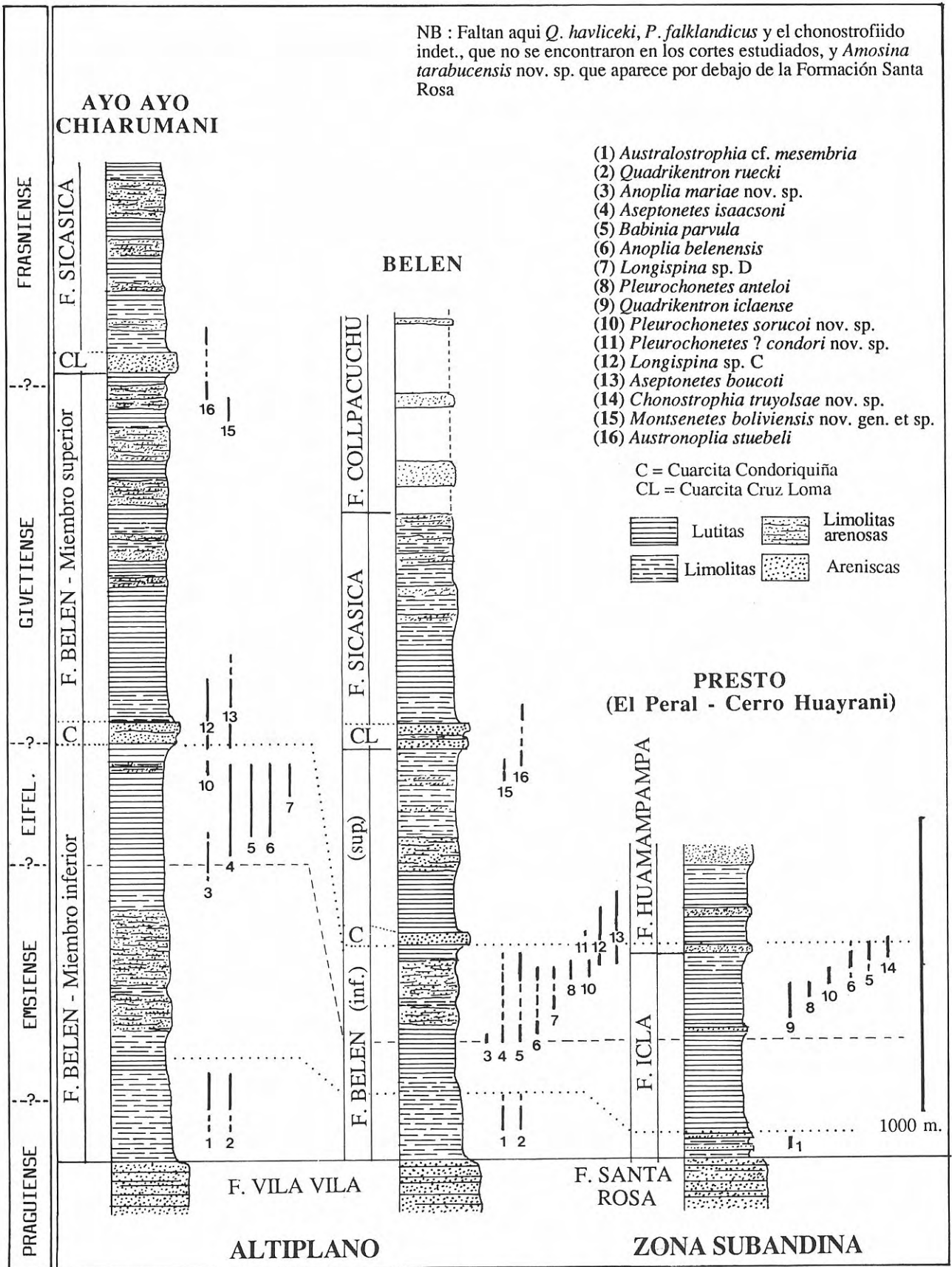


Figura 2. Distribución vertical de los representantes de la Superfamilia Chonetácea en el Devónico del Altiplano boliviano y de la Zona Subandina durante el intervalo Praguense-Frasniense, y correlaciones propuestas. El límite superior de la Biozona de concurrencia de *Babinia parvula* y *Anoplia belenensis* permite establecer una correlación entre la base de la Cuarcita Condoriquiña (Altiplano) y la base de la Formación Huamampampa (Zona Subandina).

distribución vertical de los chonetáceos, en este trabajo se proponen algunas correlaciones provisionales entre las áreas consideradas, Altiplano y Zona Subandina. La Fauna de *Scaphiocoelia* permite establecer un primer ensayo de correlación entre la base de la Formación Icla y la de la Formación Belén; la ausencia de *Quadrikentron ruecki* en la Zona Subandina, no puede decirse por el momento si es el resultado de condiciones ambientales diferentes o de un cierto diacronismo. Un segundo intento de correlación se establece entre el techo del Miembro inferior de la Formación Belén y el techo de la Formación Icla por la presencia de *Babinia parvula* y *Anoplia belenensis*. Esta correlación viene apoyada por la aparición del trilobite *Dipleura dekayi* en la base del Miembro superior de la Formación Belén y en la parte inferior de la Formación Huamampampa. Estos resultados preliminares no están de acuerdo con las correlaciones establecidas por Isaacson (1977), ligeramente modificadas posteriormente por Isaacson y Sablock (1988). Aunque el estudio del contenido palinológico de la sucesión devónica de Bolivia está actualmente en curso, los datos preliminares permiten proponer un nuevo esquema cronoestratigráfico (Babin *et al.*, 1991; Gagnier *et al.*, 1989; Le Hérisse *et al.*, en preparación).

SISTEMÁTICA

Superfamilia CHONETÁCEA Bronn, 1862
 Familia *Strophochonetidae* Muir-Wood, 1962
 Género *Amosina* Boucot, 1975

Especie tipo: *Amosina fuertensis* Kayser, 1886

Amosina tarabucensis nov. sp.

Lám. I, figs. 1-8

Origen del nombre: Del pueblo de Tarabuco, al SE de la localidad típica (Departamento de Chuquisaca).

Localidad típica: Parte inferior de las capas de transición entre la Formación Tarabuco y la Formación Santa Rosa en la sucesión del Cerro Chululuyoj, 1 km al NO de Tarabuco (Departamento de Chuquisaca, Provincia de Yamparáez).

Material: Holotipo: Molde externo de una valva ventral, MHNC n.º 2732, Lám. I, fig. 3, y más de 50 moldes externos e internos de valvas separadas, más o menos completas, procedentes de la localidad típica y de la sucesión de Lampaya.

Distribución y edad: Esta especie se encuentra en pizarras con delgados niveles arenosos que constituyen las capas de transición entre las Formaciones Tarabuco y Santa Rosa. Este tramo no ha tenido una especial denominación, pero puede ser considerado como el miembro superior de la Formación Tarabuco. Además de en la localidad típica, se encuentra también en la sucesión de Lampaya, al O de Cochabamba, cerca de Sayari. *Amosina tarabucensis* nov. sp. es un elemento importante de los niveles con "*Pleurodictyum*" y su edad debe ser considerada como Lochkoviense inferior según los quitinozoos (en estudio, Le Hérisse *et al.*). En su localidad típica, *A. tarabucensis* nov. sp. aparece unos 20 a 30 metros por encima del último (tercer) nivel con *Clarkeia antisiansis*.

Diagnosis: Concha pequeña, suavemente concavo-

convexa con contorno subrectangular; costilla media bien desarrollada, situada sobre un débil pliegue longitudinal; cuatro pares de espinas simétricas de tipo ortomorfo oblicuo; interior dorsal con una débil depresión alveolar y un septo medio bajo y ancho.

Descripción: Concha suavemente concavoconvexa, de tamaño pequeño, de contorno netamente transversal subrectangular (longitud máxima = 11 mm; anchura correspondiente = 19 mm; índice L/A entre 0,56 y 0,61). Perfil longitudinal regularmente arqueado, con un gancho muy pequeño. Anchura máxima en la charnela o un poco por delante. Angulo cardinal entre 90° y 100°. Valva ventral con un débil pliegue longitudinal a veces desarrollado en la parte anterior de los ejemplares más grandes. Interárea ventral plana, apsaclina, dos veces más larga que la dorsal, que es hiperclina. Seudodeltidio triangular, ancho y poco prominente. Quilidio desconocido. Espinas cardinales simétricas, de tipo ortomorfo oblicuo; 4 espinas a cada lado del umbo con ángulos que varían entre 80°, para las que se encuentran cerca del umbo, y 60°, para las más distales. Ornamentación radial de costillas redondeadas, bien diferenciadas, aumentando por intercalación en la valva ventral y por bifurcación en la dorsal. Costilla media siempre bien desarrollada, pero a veces irregular y poco perceptible en la parte posterior de la valva ventral. Número máximo de costillas, cerca de 75 en conchas de longitud igual a 5 mm; de 20 a 23 costillas en 5 mm en el margen anterior.

Interior ventral con un miofragma muy estrecho cuya longitud máxima se sitúa entre 1/2 y 1/3 de la longitud de la valva. Dientes cardinales redondeados en su borde libre. Crestas posteriores bajas y redondeadas, divergiendo unos 100° en su parte proximal, luego incurvándose hacia delante hasta divergir unos 60°. Huellas de los diductores subtrapezoidales, con un margen anterior convexo hacia delante. Huellas de los aductores subtriangulares, muy estrechas y alargadas.

Interior de la valva dorsal con una débil depresión alveolar, apenas diferenciada, delante de un proceso cardinal ancho y corto, netamente bilobado en su parte interior. Crestas externas bien desarrolladas; crestas internas gruesas, redondeadas, bajas y cortas. Septo medio ancho, soportando el proceso cardinal. Anderidios relativamente fuertes, divergiendo hacia delante entre 80° y 90°. Huellas de los aductores anteriores y posteriores bien marcadas en el fondo de la valva, de contorno subtriangular a oval. Superficie interna de la valva con pequeñas endoespinas separadas, alineadas radialmente, excepto en el campo muscular.

Dimensiones (en mm) de 5 valvas ventrales

MHNC	Longitud	Anchura	UA	Nc
2733	5,0	8,6	0,58	61
2732 (Holotipo)	5,8	10,0	0,58	65
2731	6,1	10,2	0,59	71
2736	6,2	11,0	0,56	—
2737	11,1	19,0	0,58	—

(Nc = número total de costillas en la valva ventral)

Discusión: Esta nueva especie se asigna al género *Amosina* Boucot, 1975, a pesar de que posee un contorno más transversal, un perfil menos arqueado y carece de seno ventral. La revisión de la especie tipo (*Chonetes fuertensis* Kayser) así como la descripción de otras dos especies del Silúrico de la Precordillera de San Juan (Benedetto *et al.*, en preparación) permite establecer la variación evolutiva de estos caracteres. *Amosina tarabucensis* nov. sp. pertenece indudablemente al género *Amosina* por la morfología de las espinas, la posición relati-

va de las interáreas, la presencia de un débil pliegue ventral y las estructuras internas dorsales. *A. tarabucensis* nov. sp. puede distinguirse fácilmente de *A. fuertensis* por el contorno más transverso, el perfil más débilmente concavoconvexo y la comisura anterior regular, sin escotadura por la falta de seno ventral. Además, la especie nueva tiene 4 pares de espinas en lugar de 5, y un septo medio dorsal. De edad Lochkoviense inferior probable, *A. tarabucensis* nov. sp. es el representante más moderno del género, el cual es conocido fundamentalmente en el Silúrico superior de Argentina.

Género *Quadrikentron* Boucot y Gauri, 1966

Especie tipo: *Chonetes hudsonica camdenensis* Dunbar, 1920

Quadrikentron ruecki (Ulrich, 1893)

- v. 1893 *Chonetes rücki* Ulrich, 79, pl. 5, Fig. 1-2.
- v. 1925 *Chonetes ruecki* Ulrich; Swartz, 38.
- v. 1985 *Quadrikentron ruecki* (Ulrich); Racheboeuf y Branisa, 1429, Figs. 2, 6-18.
- v. 1985 *Quadrikentron iclaense* n. sp.; Racheboeuf y Branisa, Figs. 3.4 y 8.

Distribución y edad: Además de las localidades previamente indicadas (Racheboeuf y Branisa 1985), *Q. ruecki* se encontró en la sucesión de la loma al Oeste de Colchani (5 Km al E de Patacamaya), y en las sucesiones de Belén y Ayo Ayo. Es un elemento característico de la Fauna de *Scaphiocoelia* en la parte baja del Miembro inferior de la Formación Belén. Edad Praguense superior o Emsiense inferior.

Quadrikentron iclaense
(Racheboeuf y Branisa, 1985)

- v. 1985 *Quadrikentron iclaense* n. sp. Racheboeuf y Branisa, 1433, Figs. 3, 1-3, 5-7 y 9.

Observaciones: Los ejemplares figurados por Racheboeuf y Branisa (1985, Figs. 3-4 y 3-8), procedentes de la localidad de Colchani, deben ser reasignados a la especie *Q. ruecki* como consecuencia de las nuevas recolecciones de campo; las dos especies pueden distinguirse principalmente por el interior de la valva dorsal, por el desarrollo del septo medio, de las crestas internas y de las huellas de los aductores anteriores y posteriores.

Distribución y edad: Como consecuencia de lo indicado en las líneas precedentes, *Q. iclaense* es una especie del Miembro superior de la Formación Icla en la Zona Subandina. Esta especie aparece con abundancia en las sucesiones de Icla, de Guayra Kasa al Oeste de Pojo y al SE de Presto. Edad Eifeliense probable.

Quadrikentron havlicecki
(Racheboeuf y Branisa, 1985)

- v. 1985 *Quadrikentron havlicecki* n. sp. Racheboeuf y Branisa, 1435, Figs. 3, 11-15.

Distribución y edad: A pesar de las investigaciones de campo realizadas, esta especie no se encontró en los afloramientos estudiados.

Género *Babinia* Racheboeuf y Branisa, 1985

Especie tipo: *Babinia parvula* Racheboeuf y Branisa, 1985.

Babinia parvula (Racheboeuf y Branisa, 1985)

- v. 1985 *Babinia parvula* n. gen., n. sp. Racheboeuf y Branisa, p. 1435, Figs. 3, 16-21.

Distribución y edad: En la sección de Chiarumani (localidad típica) *B. parvula* aparece en el tercio superior del Miembro inferior de la Formación Belén, asociada con *A. belenensis*. En el Altiplano se conoce también de las sucesiones de Belén y de Ayo Ayo en la misma posición estratigráfica. En la Zona Subandina se encontró en la parte más alta de la Formación Icla y en la parte inferior de la Formación Huamampampa, en la sucesión situada al SE de Presto; se conoce también de la localidad de Limabamba (Departamento de Chuquisaca, Provincia de Tomina). Edad Eifeliense.

Familia *Anopliidae* Muir-Wood, 1962
Género *Anoplia* Hall y Clarke, 1892

Especie tipo: *Leptaena ? nucleata* Hall, 1857

Anoplia belenensis (Racheboeuf y Branisa, 1985)

- v. 1985 *Anoplia belenensis* n. sp. Racheboeuf y Branisa, 1437, Figs. 7, 1-7.

Distribución y edad: En el Altiplano, esta especie aparece asociada con *Babinia parvula*, en el tercio superior del Miembro inferior de la Formación Belén, en las sucesiones de Belén, Ayo Ayo y Chiarumani. En la Zona Subandina se encontró en la parte más alta de la Formación Icla y en las capas basales de la Formación Huamampampa, tanto en la sucesión al SE de Presto como en la de Icla. Edad Eifeliense.

Anoplia mariae nov. sp.
Lám. I, figs. 9-15

- v. 1992 *Anoplia* sp. A. Racheboeuf, (en prensa).

Origen del nombre: Del nombre femenino María.

Localidad típica: Corte E-O entre Chacoma y Chiarumani (Departamento de La Paz, Provincia de Luribay) unos 500 metros al Sur de Chiarumani.

Material: Holotipo: Interior de valva dorsal, MHNC n.º 2740, Lám. I, fig. 12. Además 13 valvas dorsales y 5 valvas ventrales más o menos completas y decalcificadas y 1 molde interno de ambas valvas articuladas.

Distribución y edad: Miembro inferior de la Formación Belén del Altiplano boliviano, en las sucesiones de Belén, Ayo Ayo y Chiarumani. *Anoplia mariae* nov. sp. aparece aproximadamente en la parte media de las pizarras con nódulos, por encima del nivel de *Scaphiocoelia*, unos 400 metros por debajo de la Cuarcita Condoriquiña. Parece probable una edad Eifeliense inferior (Babin et al., 1991).

Diagnosis: Concha pequeña, transversa, débilmente concavoconvexa; un canal de espina cardinal a cada lado del gancho, en el borde posterior de la valva

ventral; interior ventral con aductores situados sobre áreas algo elevadas respecto al fondo de la valva; huellas de los diductores fuertemente divergentes hacia delante; interior dorsal con dos pares de septos accesorios elevados, inclinados hacia el plano de simetría; crestas internas rectas; anderidios poco perceptibles.

Descripción: Concha pequeña (anchura máx. = 5,5 mm), moderadamente transversa (índice L/A próximo a 0,77) y débilmente concavoconvexa, aproximadamente cinco veces más larga que alta. Anchura máxima en la charnela o un poco por delante. Gancho muy pequeño, sobresaliendo poco del borde posterior de la valva ventral. Interárea ventral plana y apsacina, casi ortoclina; interárea dorsal linear. No se observó ni pseudodeltidio ni quilidio. Sin ornamentación radial. Ornamentación concéntrica constituida por líneas de crecimiento muy finas y algo lamelares. No se observaron más que dos moldes de los canales de las espinas cardinales en el molde interno ventral, sin que pueda concluirse que las espinas no están desarrolladas, o que se trata de un problema de conservación del material.

En el interior ventral se observa un miofragma corto, terminando rápidamente hacia su extremidad anterior; su longitud es 1/4 de la de la valva. Dientes pequeños, alargados y paralelos a la charnela. Campo muscular bien desarrollado, con aductores alargados, estrechos, de contorno triangular y situados sobre áreas algo elevadas respecto al fondo de la valva. Huellas de los diductores triangulares, alargadas hacia delante, redondeadas en su extremidad anterior. Margen anterior de los diductores situado hacia la mitad de la valva. Huellas de los diductores divergiendo hacia delante unos 40°. Campo muscular limitado posteriormente por crestas bajas, redondeadas y débilmente desarrolladas, divergiendo anteriormente unos 80°. Los troncos vasculares se originan en el borde anterior de los aductores y divergen unos 45° hacia delante. Cavidad visceral bien delimitada por una baja cresta concéntrica redondeada.

Interior dorsal sin septo medio, pero en unas valvas se observa una débil elevación longitudinal que podría ser interpretada como un brevissepto poco desarrollado. Delante del proceso cardinal existe una depresión alveolar estrecha y alargada. Dos pares de septos accesorios divergiendo hacia delante 30° (septos internos) y 60° (septos externos). Septos elevados y estrechos como hojas, inclinados hacia el plano de simetría, con un borde libre irregular, algo espinoso. Los septos internos, más largos, se extienden hasta la mitad o los 2/3 de la valva. Crestas internas poco desarrolladas, bajas y rectas, divergiendo hacia delante unos 130°. No se observa el proceso cardinal. Región anteromedial de la valva con fuertes endospinas, separadas a poco numerosas, situadas al lado y por delante de los septos.

Dimensiones (en mm) de 3 valvas ventrales

MHNC	Longitud	Anchura	L/A
2713	4,25	5,5	0,77
2741	4,0	5,1	0,78
2742	4,3	5,6	0,76

Discusión: La especie nueva se distingue de *Anoplia belenensis* Racheboeuf y Branisa, 1985 por el número total de los canales de las espinas (2 en lugar de 8) y por su interior dorsal. *A. mariae* nov. sp. tiene dos pares de septos accesorios y las crestas internas son rectas y bien desarrolladas, mientras que *A. belenensis* tiene solamente un par de septos accesorios y las crestas internas son curvas y están poco desarrolladas. Las dos especies bolivianas son parecidas a *Anoplia klapperi*

Johnson, 1971 (ver Johnson, 1971, pl. 22), con la que constituyen un grupo distinto dentro del género *Anoplia*. Estas tres especies tienen una concha transversa y débilmente concavoconvexa que las diferencia de todas las otras especies del género *Anoplia* caracterizadas por una concha fuertemente arqueada y un contorno subtriangular o subcircular. Por otro lado, *A. klapperi* tiene bases de espinas cardinales; dichas espinas están bien desarrolladas en *A. belenensis* y no se observaron en *A. mariae* nov. sp., pero en este caso su ausencia puede deberse a una mala preservación del material, como lo sugiere la presencia de los moldes de los canales.

Familia **Chonetidae** Bronn, 1862

Subfamilia **Devonochonetinae** Mui-Wood, 1962

Género **Aseptonetes** Isaacson, 1977

Especie tipo: *Aseptonetes boucoti* Isaacson, 1977

Aseptonetes boucoti (Isaacson, 1977)

v. 1977 *Aseptonetes boucoti* n. gen., n. sp. Isaacson, 1977, pl. 6, Figs. 27-33.

v. 1985 *Aseptonetes boucoti* Isaacson; Racheboeuf y Branisa, 1439, Figs. 5. 1-9.

Distribución y edad: Esta forma parece poco abundante; además de en las localidades indicadas por los autores precedentes, se encontró únicamente en la sucesión de Belén, en las concreciones arenosas que aparecen unos 50 metros por encima de la Cuarcita Condoriquiña. Como consecuencia su edad más probable sería Givetiense (Gagnier *et al.*, 1989).

Aseptonetes isaacsoni

(Racheboeuf y Branisa, 1985)

v. 1985 *Aseptonetes ? isaacsoni* n. sp. Racheboeuf y Branisa, 1441, Figs. 5, 10-21,

Distribución y edad: Como resultado de los nuevos datos de campo se puede precisar en este trabajo la posición estratigráfica de esta especie. *A. isaacsoni* ha sido encontrada únicamente en el Altiplano, por debajo de la Cuarcita Condoriquiña, en la mitad superior del Miembro inferior de la Formación Belén en las sucesiones de Belén, Ayo Ayo y Chiarumani, donde está asociada a *Longispina* sp. D. Edad probable, Eifeliense (Babin *et al.*, 1991).

Género **Montsenetes** nov. gen.

Especie tipo: *Devonochonetes notius* Benedetto, 1985

Origen del nombre: De Montse, diminutivo del nombre femenino Montserrat.

Diagnosis: Concha de tamaño medio, con perfil longitudinal fuertemente concavoconvexo. Contorno subquidimensional o débilmente transverso. Umbo fuertemente arqueado. Interárea ventral cóncava, anaclina. Deltirio estrecho con un pseudodeltidio pequeño, restringido a la parte apical del deltirio. Interárea dorsal plana, estrecha, hiperclina, con un quilidio pequeño. Espinas de tipo ortomorfo oblicuo y simétricas. Orna-

mentación radial constituida por costillas más o menos fuertes, redondeadas, multiplicándose por bifurcación en la valva ventral y estrechándose desde atrás hacia delante. Interior ventral con miofragma largo dividiendo un campo muscular relativamente grande, bien marcado, con diductores estriados radialmente y aductores largos, bien diferenciados, de contorno semielíptico y estriados. Interior dorsal con un septo medio fuerte, anderidios bien desarrollados y poco divergentes hacia delante. Proceso cardinal alargado, estrecho, elevándose hacia atrás, sobresaliendo del borde posterior de la valva. Mióforo ensanchado con lóbulos bien diferenciados y orientados posterodorsalmente.

Especies asignadas: *Devonochonetes notius* Benedetto, 1985 (especie tipo); *Montsenetes boliviensis* nov. gen., nov. sp.

Discusión: En este trabajo se propone el género *Montsenetes* nov. gen. para reagrupar conchas caracterizadas tanto por su morfología general como por sus estructuras internas. Benedetto (1985, ver p. 63) discutió la atribución de su especie nueva *D. notius* al género *Devonochonetes* Muir-Wood, 1962. El tipo de ornamentación radial, la disposición de las interáreas, la morfología de las espinas y la del proceso cardinal, así como las estructuras del interior dorsal, justifican la posición de *Montsenetes* nov. gen. dentro de la subfamilia *Devonochonetinae*. Exteriormente *Montsenetes* nov. gen. puede distinguirse fácilmente de *Devonochonetes* por su perfil longitudinal fuertemente arqueado y su contorno subequidimensional o débilmente transverso. Interiormente, el desarrollo del campo muscular ventral, en particular el de las huellas de los aductores, así como su interior dorsal justifican la creación de un género nuevo.

Montsenetes nov. gen. difiere de *Austronoplia* Isaacson, 1977 por un perfil mucho más arqueado, por su mayor tamaño, por su ornamentación radial de costillas redondeadas en lugar de triangulares, así como por el interior de ambas valvas. Además, *Austronoplia* presenta un pliegue longitudinal dorsal en las conchas adultas.

Distribución y edad: *Montsenetes notius* (Benedetto, 1985) es una especie del Devónico Medio (Eifelense superior-Givetense inferior) de la Sierra de Perijá en Venezuela. Dicha forma aparece también en el Givetense de la parte sur del Sahara (ver Racheboeuf, 1990a, 1991). *Montsenetes boliviensis* nov. sp. se encontró en el Miembro superior de la Formación Belén del Altiplano boliviano, dentro de un intervalo de unos 50 a 150 metros por debajo de la Cuarcita Cruz Loma, en las sucesiones de Belén y Ayo Ayo, de edad probable Givetense. En la sección de Ayo Ayo puede alcanzar el nivel con *Austronoplia stuebeli*. Por ello, el género nuevo tiene una distribución vertical desde el Givetense hasta el Frasnense (Le Hérisse *et al.*, en preparación).

Montsenetes boliviensis nov. gen., nov. sp.

Lám. III, figs. 16-27

v. 1985 Genus et species indet.; Racheboeuf y Branisa, 1449, Figs. 7-25, 26.

Origen del nombre: De Bolivia.

Localidad típica: Quebrada Jachachili en la sucesión de Belén (Departamento de La Paz, Provincia de Aroma),

3,2 Km al N-NO del antiguo pueblo de Belén. Nivel de arenisca dentro de las alternancias con *Zoophycos* (ver Isaacson, 1977), unos 80 metros al Sur de la Cuarcita Cruz Loma.

Material: Holotipo: moldes externo e interno de una valva ventral, MHNC n.º 2776, Lám. III, figs. 16-17, 22. El resto son moldes de más de 30 valvas disociadas, más o menos completas, de los que 10 son moldes externos e internos de valvas dorsales y 11 de valvas ventrales, todos bien preservados.

Diagnosís: Especie del género *Montsenetes* nov. gen. caracterizada por su ornamentación radial grosera, con costillas fuertes y redondeadas, separadas por intervalos estrechos. De 15 a 17 costillas sobre el umbo, multiplicándose únicamente por bifurcación en la valva ventral. 7 costillas en un intervalo de 5 mm a una distancia de medio centímetro del umbo; 11 a 13 costillas en el mismo intervalo, pero ya en el borde anterior de la valva.

Dimensiones (en mm) de 4 valvas ventrales

MHNC	Longitud	Anchura	L/A	Nc
2781	12,0	15,0	0,8	—
2777	14,0	16,0	0,87	42
2776 (Holotipo)	16,0	19,1	0,89	68
2778	18,0	20 (est.)	0,9	61 (+)

Descripción: Concha de tamaño medio (longitud máxima = 18 mm; anchura correspondiente = 20 mm), con un contorno débilmente transverso en las conchas pequeñas, siendo luego casi equidimensional, con el índice L/A variando de 0,77 a 0,9, lo que indica un cambio del crecimiento de la concha en el curso de la ontogenia. Perfil longitudinal concavoconvexo, con el umbo fuertemente arqueado en dirección posterodorsal. Anchura máxima en la charnela. Comisuras laterales suavemente redondeadas, haciéndose a continuación perpendiculares a la charnela. Interárea ventral cóncava y anaclina con un delirio alto y muy estrecho, y un seudodeltidio restringido a su región apical. Interárea dorsal plana, hiperclina, con un quilidio pequeño. 2 (3?) pares de espinas cardinales de tipo ortomorfo oblicuo con una distribución simétrica a cada lado del umbo. Ornamentación radial de costillas fuertes, redondeadas cuyo número crece por bifurcación en la valva ventral y por intercalación en la dorsal. El número de costillas varía de 15 a 17 a 5 mm del umbo. A una distancia de 10 mm del umbo se cuentan hasta 40 costillas. El número máximo observado es de 68 costillas en una valva ventral de 16 mm de longitud. En la valva ventral, al nivel de cada bifurcación, las costillas se estrechan de tal manera que su número varía aproximadamente de 7 en un intervalo de 5 mm, 5 mm delante del umbo, a 9 en el mismo intervalo a 10 mm del umbo y a 11-13 en el borde anterior de la valva ventral. El número de bifurcaciones ventrales, como el de las intercalaciones dorsales, presenta una amplia variación a tamaño igual de conchas.

Interior de la valva ventral con un miofragma grueso, alto, triangular en sección transversal en su parte posterior, disminuyendo en altura y estrechándose a partir del margen anterior de las huellas de los aductores hacia delante. Extremidad anterior del septo medio situada frecuentemente hacia 3/4 de la longitud de la valva. Dientes cardinales gruesos, dos veces más anchos que largos, con un contorno subtriangular y un borde anterior redondeado, dispuestos algo paralelos a la charnela. Campo muscular relativamente largo y fuertemente marcado en el fondo de la valva. Huellas de los diductores redondeadas lateralmente, y hacia delante con estrías o cres-

tas radiales a veces bien desarrolladas. Margen anterior del campo muscular situándose entre 1/2 y 2/3 de la longitud de la valva. Campo de los aductores muy desarrollado, con un contorno oval o subcircular y huellas ligeramente semicirculares. Huellas de los aductores bien separadas de las de los diductores. Campo muscular limitado hacia atrás por dos crestas posteriores gruesas aunque cortas, bajas y redondeadas, que divergen unos 110 a 120° hacia delante. Cavidad visceral mal delimitada. Periferia de la valva con la huella de la ornamentación radial.

Interior de la valva dorsal con cavidades glenoideas profundas, redondeadas y abiertas, es decir no cubiertas por los flancos del proceso cardinal ni por el borde posterior de las crestas internas. Crestas internas gruesas, bajas y cortas, cóncavas hacia atrás en el nivel de las cavidades glenoideas, rectas y algo paralelas a la chamela en su parte distal. Proceso cardinal largo y estrecho, muy prominente y soportado por el septo medio. Proceso bilobado en su extremidad posterior, que se ensancha a nivel del mióforo, en posición posterior o posterodorsal. Septo medio ancho y redondeado en su parte posterior, estrechándose y elevándose hacia delante en forma de una hoja más o menos alta, descendiendo después hasta su extremidad anterior situada entre un 1/2 y 2/3 de la longitud de la valva. Anderidios bien desarrollados, fusionándose hacia atrás con el borde anterior de las crestas internas. Anderidios divergiendo hacia delante unos 40°. No existen septos accesorios, sino una o dos elevaciones radiales sobre el fondo de la valva, a cada lado del septo medio, divergiendo hacia delante unos 15°. Huellas de los aductores anteriores profundas, triangulares; las de los aductores posteriores, mal delimitadas, más anchas que largas. Interior de la valva con endoespinas pequeñas, numerosas, separadas y sin disposición radial en la periferia de la valva. Plataforma visceral convexa, bien delimitada.

Discusión: *Montsenetes boliviensis* nov. gen., nov. sp. difiere de *M. notius* (especie tipo) por su ornamentación radial constituida por costillas gruesas, aproximadamente dos veces menos numerosas en la parte media de la valva ventral (7 a 9 en lugar de 14 a 18 en un intervalo de 5 mm). El interior de ambas valvas presenta también estructuras mucho más gruesas en la especie nueva.

Género *Longispina* Cooper, 1942

Especie tipo: *Chonetes emmetensis* Winchell, 1866.

Longispina sp. C

Lám. IV, figs. 6-9

v. 1989 *Longispina* sp.; Gagnier *et al.*, 85, Fig. 7.

Material: Moldes externos de 5 conchas más o menos completas y decalcificadas, 1 molde interno de valva ventral y 1 molde interno incompleto de las dos valvas de la misma concha.

Distribución y edad: Esta especie se encontró en la parte superior de la Cuarcita Condoriquiña en la sucesión de Belén, así como en los 30 primeros metros de las pizarras con nódulos del Miembro superior de la Formación Belén, en las sucesiones de Belén y Ayo Ayo. Edad probable Eifeliense superior o Givetense inferior (Gagnier *et al.*, 1989). En Norteamérica el género *Longispina* aparece en el Eifeliense inferior (Onondaga Limestone) (ver Racheboeuf y Feldman, 1990). En Sudamérica se encuentra en el Eifeliense y el Givetense de Venezuela (Benedetto, 1985).

Descripción: Concha pequeña (longitud máxima = 10

mm), moderadamente transversa (índice L/A próximo a 0,75), y débilmente concavoconvexa. Máxima anchura en la charnela. Gancho poco desarrollado. Interárea ventral apsaclina, plana, dos veces más larga que la dorsal, plana e hiperclina. Seudodeltidio bien desarrollado, triangular y subequilateral. Como máximo 5 pares de espinas cardinales de tipo ortomorfo paralelo, simétricas. Ornamentación de costillas redondeadas, bajas, con intervalos anchos y redondeados. Costillas multiplicándose por intercalación en la valva ventral, y por bifurcación en la dorsal. Hasta 12 costillas en un intervalo de 5 mm, en el borde anterior de la concha. El número máximo de costillas es de 48 en una valva ventral de 10 mm de longitud. Superficie de la concha con 3 o 4 líneas de crecimiento y muy finas *fila* concéntricas.

Interior de la valva ventral con un miofragma corto, dividiendo un campo muscular bien diferenciado. Huellas de los diductores triangulares, redondeadas en su margen anterior. Las de los aductores son pequeñas, subtriangulares o subsemicirculares. Dientes cardinales relativamente gruesos. Cavidad visceral no bien delimitada.

Interior de la valva con endoespinas pequeñas y separadas. Interior de la valva dorsal con un septo medio corto, soportando un proceso cardinal alargado y elevado. Anderidios pequeños que divergen hacia delante con un ángulo próximo a los 90°. Otras estructuras típicas del género.

Dimensiones (en mm) de 2 valvas ventrales

MHNC	Longitud	Anchura	L/A	Nc
2795	7,8	10,5	0,74	29
2796	10,8	14	0,77	48

Discusión: Por sus caracteres externos, esta forma pertenece indudablemente al género *Longispina* COOPER, 1942. Por su tamaño y su ornamentación la especie es muy parecida a las descritas por Imbrie (1959). Entre éstas, se aproxima más a *L. subcalva*, aunque sea más pequeña. Debido al escaso número de ejemplares en nuestro material, y por falta de precisiones en las descripciones de Imbrie, no se puede establecer por el momento si la forma boliviana pertenece a una especie ya conocida o si representa un taxón nuevo.

Longispina sp. D

Lám. IV, figs. 1-5

v. 1977 *Austronoplia stuebeli* (Ulrich); Isaacson, pl. 6, Fig. 20.

Material: 7 moldes externos incompletos de valvas ventrales, 8 moldes externos de conchas completas, 4 moldes internos ventrales y 1 molde interno incompleto de una valva dorsal.

Distribución y edad: Por debajo de la Cuarcita Condoriquiña, en la parte alta del Miembro inferior de la Formación Belén en la sucesión de Chacoma-Chiarumani (Departamento de La Paz, Provincia de Luribay), 500 metros al SE de Chiarumani. Eifeliense (Babin *et al.*, 1991).

Descripción: Concha pequeña, de contorno débilmente transversa (longitud máxima = 10 mm; anchura correspondiente = 12,2 mm; índice L/A variando entre 0,79 y 0,90). Perfil longitudinal concavoconvexo con la valva ventral mucho más arqueada que la dorsal. Anchura máxima en la charnela. Comisura anterior regularmente redondeada; comisuras laterales suavemente cóncavas en su parte posterior. Gancho

grueso sobresaliendo netamente del borde posterior de la valva ventral. Interárea valva ventral débilmente cóncava y anaclina, con un pseudodeltidio alto y estrecho, dos o tres veces más larga que la dorsal, plana e hiperclina. No se ha observado el quilidio. Ornamentación radial de costillas fuertes, altas, con sección subtriangular en la valva ventral; anchas y redondeadas, con intervalos más estrechos, en la valva dorsal; costillas más altas en la valva ventral que en la dorsal, multiplicándose por intercalación en la primera, y por bifurcación en la segunda. El número total de costillas en el margen de la valva dorsal varía entre 17 y 24 en ejemplares de longitud entre 5,7 mm y 10 mm. Hay 6 costillas en un intervalo de 5 mm en el borde anterior de la concha. Superficie de la concha con lamelas de crecimiento muy desarrolladas, a veces provocando algunas discontinuidades, principalmente en el perfil de la valva ventral. Espinas cardinales no preservadas salvo sus bases.

Interior de la valva ventral con dientes cardinales triangulares y fuertes. Septo medio corto, prolongándose hacia delante por una larga cresta redondeada hasta los 3/4 de la longitud de la valva. Cavidad visceral de contorno redondeado, bien delimitada hacia delante y también posteriormente por las crestas posteriores de la valva. Campo muscular largo, con aductores muy estrechos y alargados; huellas de los diductores típicas del género. Periferia de la valva con numerosas pequeñas endoespinas más o menos alineadas radialmente.

El interior de la valva dorsal no se conoce más que por un molde interno incompleto, mostrando los anderidios, anteriormente divergentes unos 60°, un septo medio corto parecido a un brevissepto y dos elevaciones radiales a cada lado del septo, en lugar de septos accesorios.

Dimensiones (en mm) de 4 moldes dorsales de conchas completas

MHNC	Longitud	Anchura	L/A	Nc (dorsal)
2797	5,7	7,2	0,79	17
2798	9,0	10,1	0,9	19
2799	9,5	11,5	0,83	21
2785	10,0	12,2	0,82	24

Discusión: A pesar de la ausencia de las espinas cardinales y la escasa información relativa a sus estructuras internas, esta forma pertenece indudablemente al género *Longispina*. Difiere de *Longispina* sp. C por su ornamentación con costillas dos veces más anchas. Por esta ornamentación, junto con las discontinuidades del perfil longitudinal ventral, difiere de todas las especies descritas, pero no se puede describir una especie nueva sin un material mejor preservado.

Subfamilia *Retichonetinae* Muir-Wood, 1962 Género *Austronoplia* Isaacson, 1977

Especie tipo: *Chonetes stübeli* Ulrich, 1893

El género *Austronoplia* puede compararse con *Retichonetes* Muir-Wood, 1962 con el cual presenta ciertas semejanzas, tanto por la morfología general de la concha, como por su ornamentación, por la morfología de sus espinas y por las estructuras internas de ambas valvas (ver Racheboeuf, 1979). Pero, en las conchas adultas, *Austronoplia* presenta un pliegue longitudinal dorsal que no existe en *Retichonetes*. En este trabajo se mantiene el género *Austronoplia* dentro de la Subfamilia *Retichonetinae*, y no como un anóplido.

Austronoplia stuebeli (Ulrich, 1893)

Lám. IV, figs. 10-15

- v. 1893 *Chonetes stübeli*, Ulrich, 80, pl. 5, Figs. 3-4.
non 1977 *Austronoplia stuebeli* (Ulrich); Isaacson, pl. 6, Figs. 20-26.
v. 1985 *Austronoplia stuebeli* (Ulrich); Racheboeuf y Branisa, Figs. 7-8-12.
non 1985 *Austronoplia stuebeli* (Ulrich); Racheboeuf y Branisa, Figs. 7-13-1.

Material: Unas doscientas valvas separadas, descalcificadas.

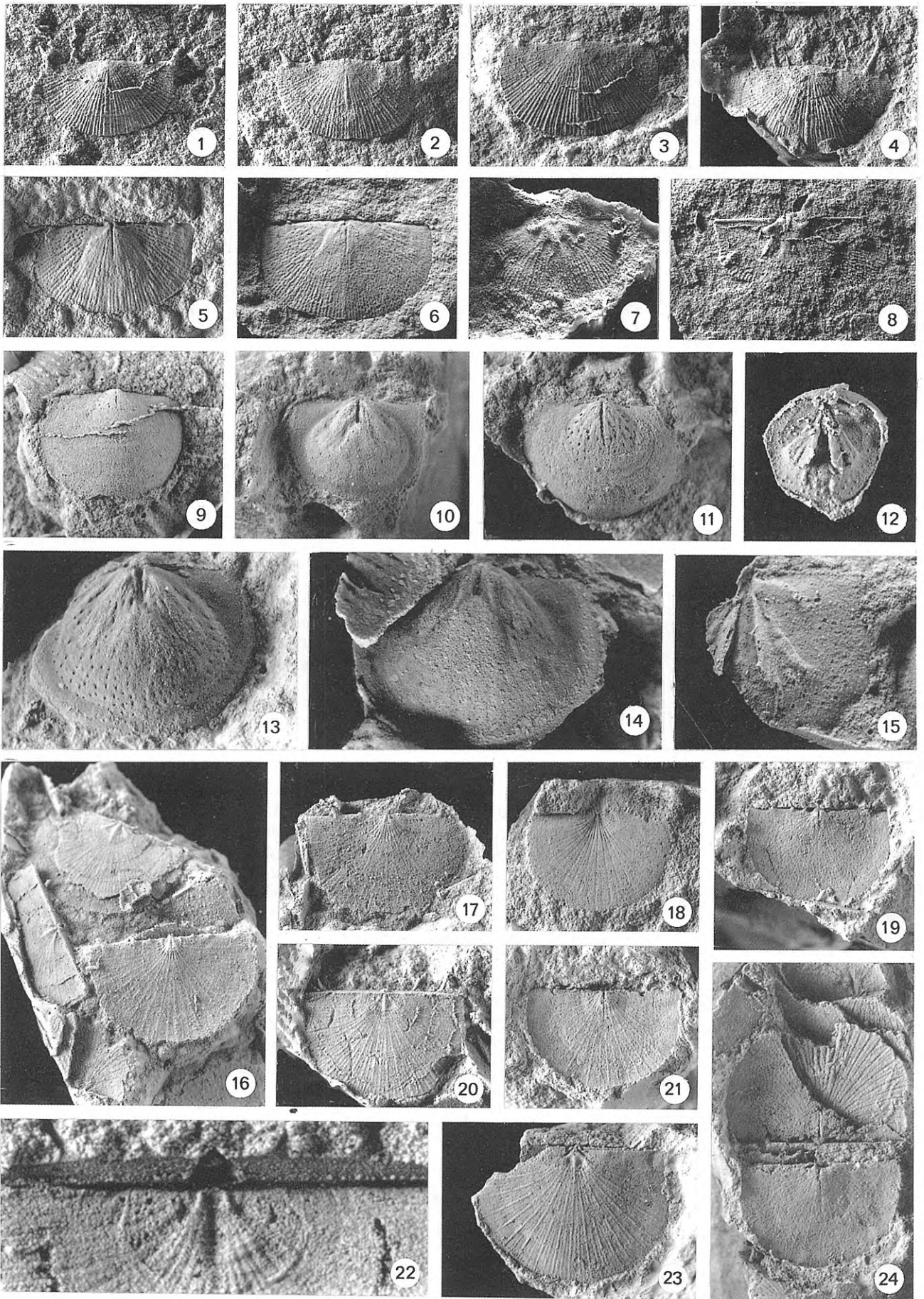
Distribución y edad: Como consecuencia de las investigaciones de campo, *Austronoplia stuebeli* no se encontró más que en la región del Altiplano, donde aparece en la parte alta del Miembro superior de la Formación Belén (junto con los primeros representantes del género *Tropidoleptus*) y, con menos frecuencia, en la parte baja de la Formación Sica Sica, en las sucesiones de Belén y de Ayo Ayo. Dicha especie aparece unos 100 metros por debajo de la Cuarcita Cruz Loma y puede ser provisionalmente considerada como de edad Givetiense superior o Frasnense inferior (Le Hérisse *et al.*, en preparación).

Descripción: Concha pequeña, de contorno moderadamente transversal (longitud máxima = 7,7 mm; anchura correspondiente = 11,2 mm; índice L/A entre 0,68 y 0,84). Anchura máxima en la charnela, con pequeñas orejetas triangulares, divergentes hacia atrás a partir de las comisuras laterales, proximales a los ángulos cardinales de 70°. Perfil longitudinal regular y suavemente concavoconvexo. Perfil transversal con un débil seno ventral y un pliegue dorsal estrecho en las conchas más grandes (ver Lám. IV, fig. 12). Gancho reduci-

Lámina I

- 1-8 *Amosina tarabucensis* nov. sp., localidad típica. □ 1, valva ventral, látex, MHNC 2735, x 3. □ 2, valva ventral, látex, MHNC 2733, x 3. □ 3, valva ventral, holotipo, látex, MHNC 2732, x 3. □ 4, valva ventral incompleta con espinas preservadas, látex, MHNC 2734, x 3. □ 5, molde interno ventral, MHNC 2737, x 3. □ 6, molde interno ventral, MHNC 2736, x 3. □ 7, interior dorsal incompleto, látex, MHNC 2738, x 3. □ 8, otro ejemplar, MHNC 2739, x 3.
9-15 *Anoplia mariae* nov. sp., localidad típica. □ 9, exterior ventral, látex, MHNC 2713, x 3. □ 10, molde interno ventral, MHNC 2741, x 3. □ 11, látex de un exterior ventral mostrando una epigénesis parcial por sílice, MHNC 2742, x 3. □ 12, interior dorsal, holotipo, látex, MHNC

- 2740, x 3. □ 13, molde interno ventral, MHNC 2715, x 8. □ 14, otro ejemplar, MHNC 2712, x 8. □ 15, interior dorsal incompleto, látex, MHNC 2712, x 8.
16-24 *Chonostrophia tuyolsae* nov. sp., localidad típica. □ 16, látex de varias conchas con el holotipo (valva ventral), MHNC 2743, x 4. □ 17, exterior ventral, látex, MHNC 2746, x 4. □ 18, molde externo ventral, MHNC 2747, x 4. □ 19, molde interno ventral, MHNC 2744, x 4. □ 20 y 22, molde externo del lado dorsal de una concha articulada, MHNC 2746; 20, vista general, látex, x 4; 22, vista detallada de la región posterior del molde externo mostrando las interáreas, el pseudodeltidio y el quilidio, x 15. □ 21, molde interno ventral, MHNC 2745, x 4. □ 23, molde interno dorsal, MHNC 2747, x 4. □ 24, moldes internos ventrales, MHNC 2744, x 4.



do, poco diferenciado. Interárea ventral plana y apsaclina; dorsal hiperclina. Debido al tamaño de grano de la arenisca, no pudieron observarse ni el pseudodeltidio ni el quilidio. Cuatro espinas simétricas y de tipo ortomorfo oblicuo a cada lado del gancho. Espinas divergiendo posteriormente con un ángulo medio de 40° con la charnela. Ornamentación radial de costillas fuertes, de sección triangular, altas y bien diferenciadas, con intervalos profundos; su número va de 11 a 22. Las costillas se multiplican por bifurcación en la valva dorsal; por bifurcación e intercalación en la ventral. La multiplicación de las costillas no se produce hasta alcanzar una longitud de 5 mm.

Interior de la valva ventral con dientes cardinales gruesos, redondeados en su borde libre y dispuestos en un plano oblicuo a la interárea. Crestas posteriores bien desarrolladas, delimitando el campo muscular y divergiendo hacia delante unos 90° a 100°. Septo medio corto, bajo, no sobrepasando un 1/4 de la valva. Campo muscular mal diferenciado como consecuencia de la mala conservación. Superficie interna de la valva marcada por la ornamentación externa.

Interior de la valva dorsal con un septo medio soportando un proceso cardinal alargado y estrecho, bilobado. Mióforo desconocido. Septo medio bien diferenciado en las valvas pequeñas, estando progresivamente menos desarrollado a lo largo de la ontogenia como consecuencia del aumento de la convexidad en la región visceral. Anderidios pequeños, divergiendo hacia delante unos 40° a 50°. Crestas internas poco diferenciadas, bajas, recurvándose ligeramente hacia delante y divergiendo unos 150° a 160°. Superficie como la ventral.

Dimensiones (en mm) de 4 valvas ventrales

MHNC	Longitud	Anchura	L/A	Nc
2793	3,1	4,0	0,77	13
2793	3,7	4,6	0,84	15
2794	4,2	5,5	0,76	17
2792	7,0	9,0	0,77	18

Discusión: Isaacson (1977) describió *A. stuebeli* sin comparar el material boliviano suyo con los originales de Ulrich. Aunque Racheboeuf y Branisa (1985) figuraron los originales de Ulrich, siguieron desafortunadamente la interpretación de Isaacson, apoyándose en sus descripciones; por ello, actualmente *A. stuebeli* es una mezcla tal como puede deducirse del trabajo de campo aquí realizado. Así, ahora parece claro que las figuras 21 a 26 de la lámina 6 de Isaacson corresponden a *Aseptonetes isaacsoni*, mientras que el ejemplar de la figura 20 debe ser asignado a *Longispina* sp. D. *A. stuebeli* figurada por Racheboeuf y Branisa (1985, Figs. 13-21) corresponde a *Pleurochonetes sorucoi* nov. sp., lo mismo que "*Devonochonetes*" cf. *scitulus* (op. cit., Figs. 23-24). Como consecuencia, *A. stuebeli* tiene ahora una

distribución vertical más restringida, como sucede con otros chonétidos del Devónico boliviano.

Subfamilia *Notiochonetinae* nov. subfam.

Diagnosis: Concha de tamaño medio a grande con perfil plano a netamente concavoconvexo; interárea ventral ortoclina o apsaclina, plana o suavemente cóncava, con pseudodeltidio; interárea dorsal anaclina con placas quilidiales gruesas y disjuntas; ornamentación radial de costillas sin *fila*; interior ventral con un miofragma largo; campo muscular alargado, flabeliforme; interior dorsal con proceso cardinal fuerte, ancho, con mióforo en posición posterior o casi dorsal; anderidios bien desarrollados; septo medio siempre presente con un desarrollo variable; septos accesorios ausentes o muy poco desarrollados.

Géneros asignados: *Notiochonetes* Muir-Wood, 1962 (especie tipo *Chonetes skottsbergi* Clarke, 1913); *Pleurochonetes* Isaacson, 1977 (especie tipo *Chonetes (Pleurochonetes) lauriata* Isaacson, 1977); *Allanetes* Boucot y Johnson, 1967 (especie tipo *Allanetes neozelanica* Boucot y Johnson, 1967).

Discusión: Cuando Muir-Wood describió el género *Notiochonetes*, asignó el nuevo taxón a su Subfamilia Devonochonetinae, dentro de la Familia Chonetidae. Luego Boucot y Harper (1968) incluyeron provisionalmente los géneros *Notiochonetes* y *Allanetes* en la Familia Chonostrophiiidae junto a *Chonostrophia* y *Chonostrophiiella* debido a la presencia de placas quilidiales separadas a pesar de presentar un perfil longitudinal cóncavo o planoconvexo en lugar de resupinado. Tal asignación fue aceptada casi sin discusión por los autores posteriores.

Boucot (1975) incluyó el género *Australostrophia* Caster, 1939 en la Familia Chonostrophiiidae. Más tarde (1977) Isaacson asignó también su nuevo género *Gamonetes* a dicha familia, aun cuando poseía un perfil concavoconvexo. Por último Afanasjeva (1988) incluyó en la Familia Chonostrophiiidae los géneros siguientes: *Chonostrophia*, *Chonostrophiiella*, *Allanetes*, *Notiochonetes*, *Gamonetes*, *Australostrophia* y *Tulcumbella*. Dichos géneros pueden reunirse en dos grupos distintos cuando se considera la morfología externa e interna de la concha, así como su estructura. El primer grupo incluye *Chonostrophia*, *Chonostrophiiella* y *Tulcumbella*, mientras que el segundo agrupa a *Notiochonetes*, *Pleurochonetes* y *Allanetes*.

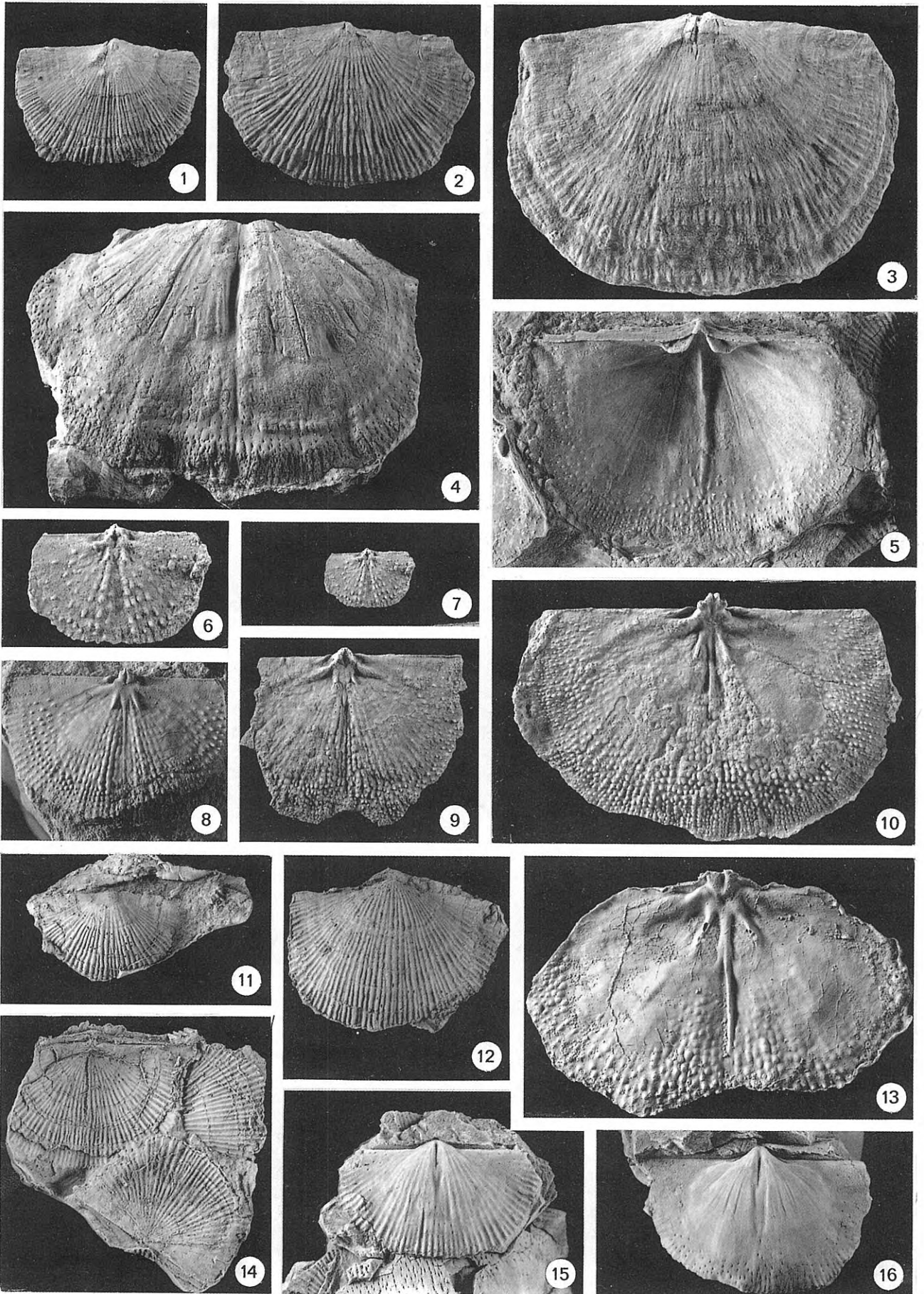
El primero de dichos grupos engloba conchas de tamaño pequeño a grande con un perfil plano o concavoconvexo, una ornamentación radial de costillas muy

Lámina II

1-10 *Pleurochonetes anteloi* (Isaacson, 1977), sección al SE de Presto. □ 1, concha juvenil articulada, vista ventral, MHNC 2748, x 2. □ 2, otro ejemplar, MHNC 2749, x 2, □ 3, concha adulta, MHNC 2750, x 2, □ 4, molde interno ventral incompleto, MHNC 2751, x 2. □ 5, interior ventral, MHNC 2752, x 2. □ 6 y 7, interior dorsal de un ejemplar juvenil, MHNC 2753; 6, x 4; 7, x 2. □ 8, interior dorsal, MHNC 2754, x 2. □ 9, vista dorsal de una valva dorsal incompleta, □ MHNC 2755, x 2.

□ 10, interior dorsal de un ejemplar adulto, MHNC 2756, x 2. Notar la reducción relativa de las hileras de endospinas y el desarrollo progresivo del septo medio con la ontogenia.

11-16 *Pleurochonetes sorucoi* nov. sp., localidad típica. □ 11, exterior ventral, látex, MHNC 2760, x 2. □ 12, otro ejemplar, holotipo, látex, MHNC 2761, x 2. □ 13, interior dorsal, látex, MHNC 2762, x 2, □ 14, exteriores dorsales de dos conchas articuladas, MHNC 2763, x 2, □ 15, molde interno ventral, MHNC 2764, x 2, □ 16, otro ejemplar, MHNC 2765, x 2.



finas, a veces de dos clases de costillas, y una ornamentación concéntrica de *fila* bien desarrollada. Las espinas cardinales son de tipo ortomorfo recto u oblicuo, siempre dispuestas en el plano de las comisuras. El quilidio está bien desarrollado en *Chonostrophia truyolsae* nov. sp. y *Tulcumbella*, y posiblemente en *Chonostrophilla*. Este grupo corresponde más bien al diagnóstico de la Familia Chonostrophidae (Muir-Wood, 1962; 1965). El género *Australostrophia* difiere de ellos por su perfil longitudinal planoconvexo, por su ornamentación concéntrica de *fila* y los interiores de ambas valvas; por esos caracteres, *Australostrophia* parece más próximo a unos nuevos estrofochonétidos inéditos que aparecen en la base del Devónico sudamericano.

Por otro lado, los géneros *Notiochonetes*, *Pleurochonetes* y *Allanetes* constituyen un grupo homogéneo, de conchas con tamaño medio a grande y perfil concavoconvexo, poseyendo placas quilidiales fuertes y típicamente separadas. La ornamentación radial es de tipo clásico, sin *fila*. Las espinas cardinales son de tipo ortomorfo recto o geniculado oblicuo. La parte anterior del proceso cardinal está más o menos elevada ventralmente por encima del fondo de la valva dorsal, hasta invertirse como en *Notiochonetes*. Anderidios fuertes, largos, gruesos y divergiendo hacia delante según un ángulo de 20° a 60°.

El conjunto de estos caracteres justifica que, en este trabajo, se proponga una nueva subfamilia. Así establecida, la Subfamilia Notiochonetinae nov. tiene una repartición típicamente austral con una sola excepción, la presencia de *Notiochonetes seillouensis* (Racheboeuf, 1977) en el Emsiense inferior del Macizo Armónico (ver Racheboeuf, 1981; Boucot, 1988, p. 219). Esa especie, probablemente la más antigua de la familia, podría constituir un argumento para hacer derivar los Notiochonetinos de los Chonetinos, pero hasta el momento actual, resulta difícil comprender esta distribución. La Subfamilia Notiochonetinae nov. tiene representantes en Sudáfrica, Sudamérica (Brasil, Bolivia, Argentina) y Nueva Zelanda.

Género *Pleurochonetes* Isaacson, 1977

Especie tipo: *Chonetes (Pleurochonetes) lauriata* Isaacson, 1977.

v. 1977 *Chonetes (Pleurochonetes)* n. subgen. Isaacson, 175.

v. 1977 *Gamonetes* n. gen. Isaacson, 168.

Diagnosis: Concha de tamaño medio a grande, con perfil débil a marcadamente concavoconvexo; anchura máxima en la charnela, con orejetas triangulares a veces bien desarrolladas; espinas de tipo ortomorfo oblicuo y simétricas; interárea ventral apsaclina, plana o cóncava, con pseudodeltoidio; interárea dorsal plana, hiperclina, con placas quilidiales disjuntas y fuertes; interior ventral con miofragma largo, dividiendo un campo muscular alargado y flabeliforme; dientes cardinales estriados en su lado dorsal; interior dorsal con anderidios estrechos divergiendo hacia delante entre 40° y 60°; septo medio más o menos desarrollado, soportando el proceso cardinal cuya parte anterior puede elevarse hasta alcanzar una posición casi vertical con respecto al fondo de la valva; mióforo en posición posterior; crestas internas más o menos desarrolladas, fuertemente divergentes hacia delante entre 140° y 160°; septos accesorios ausentes o muy poco desarrollados.

Discusión: Cuando describió el género *Gamonetes*, Isaacson (1977, p. 168) lo comparó con *Notiochonetes* y *Allanetes*, pero sin establecer un diagnóstico. Según su autor *Gamonetes* difiere de *Notiochonetes* por sus costillas radiales más fuertes; las costillas tienen una sección en forma de V, así como los intervalos, mientras que en *Notiochonetes* las costillas son más finas aunque los intervalos tienen también forma de V. Además, en *Gamonetes*, el proceso cardinal es más pequeño y los anderidios divergen más hacia delante. *Gamonetes* puede distinguirse de *Allanetes* por su septo medio menos desarrollado y la ausencia de pliegue en la valva ventral.

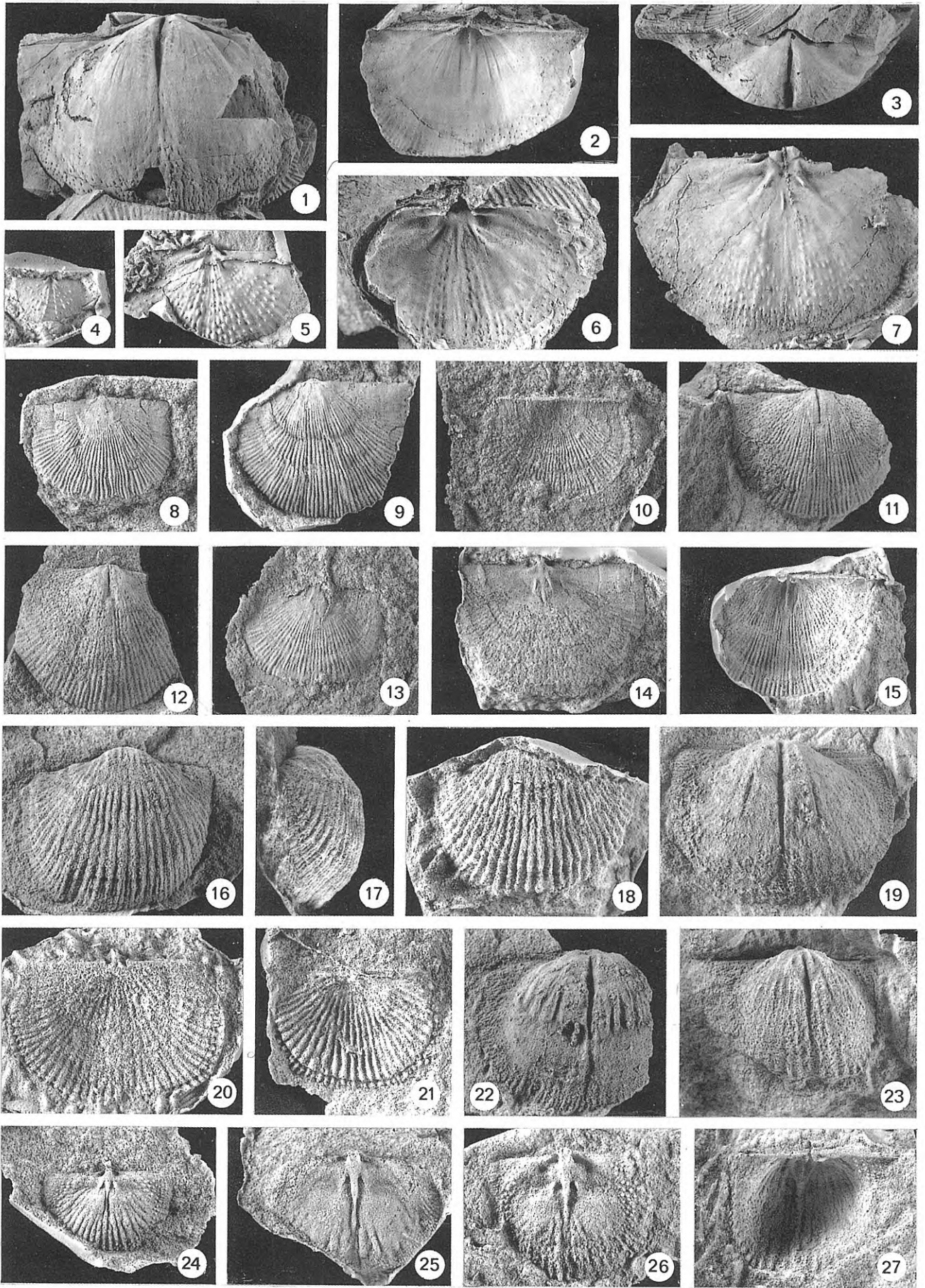
En el mismo trabajo Isaacson comparó el nuevo subgénero *Chonetes (Pleurochonetes)* con *Chonetes* y *Plebejochonetes*, basándose únicamente en el tamaño de la concha y en el número de costillas. *C. (Pleurochonetes)* difiere de los dos géneros mencionados por sus costillas redondeadas, la sección de los intervalos en forma de V, los septos accesorios más desarrollados y más divergentes hacia delante que en *Chonetes* sensu stricto.

Hiller (1987) puso en evidencia la confusión de Isaacson (seguida por Racheboeuf y Branisa, 1985) en relación con la identidad de las especies *C. (Pleurochonetes) falklandicus* y *Notiochonetes skottsbergi*. El autor estableció la sinonimia de las especies *C. (Pleurochonetes) lauriata* y *Chonetes falklandicus* manteniendo la segunda dentro del subgénero *Pleurochonetes*. Por otro lado, Hiller asignó *Notiochonetes falklandicus* sensu Isaacson (1977, pl. 5, Figs. 1-11) y Racheboeuf y Branisa

Lámina III

- 1-7 *Pleurochonetes sorucoi* nov. sp., localidad típica. □ 1 y 3, molde interno ventral, MHNC 2764, vistas ventral y posterior, x 2. □ 2, interior ventral, látex, MHNC 2765, x 2. □ 4, interior de una valva dorsal juvenil, látex, MHNC 2766, x 2. □ 5, látex de otro ejemplar, MHNC 2760, x 2. □ 6, molde interno de una valva dorsal adulta, MHNC 2767, x 2. □ 7, interior dorsal, látex, MHNC 2768, x 2.
- 8-15 *Pleurochonetes ? condori* nov. sp., localidad típica. □ 8, exterior ventral, látex, MHNC 2769, x 2. □ 9, otro ejemplar, látex, MHNC 2770, x 2. □ 10, exterior dorsal, látex, MHNC 2771, x 2. □ 11 y 15, valva ventral, holotipo, molde interno y látex, MHNC 2772, x 2. □ 12, molde inteno ventral, MHNC 2773, x 2. □ 13, interior

- dorsal, látex, MHNC 2774, x 2. □ 14, interior dorsal de una valva adulta, látex, MHNC 2775, x 2.
- 16-27 *Montsenetes boliviensis* nov. gen., nov. sp., localidad típica. □ 16, 17 y 22, valva ventral, holotipo, MHNC 2776, x 2; exterior ventral, látex, vistas ventral y lateral, y molde interno del mismo. □ 18, exterior ventral incompleto, látex, MHNC 2777, x 2. □ 19, molde interno ventral, MHNC 2778, x 2. □ 20, exterior dorsal, látex, MHNC 2779, x 2. □ 21, otro ejemplar, MHNC 2780, x 2. □ 23 y 27, valva ventral, molde interno y látex, MHNC 2781, x 2. □ 24, interior dorsal juvenil, látex, MHNC 2782, x 2. □ 25, interior dorsal incompleto, látex, MHNC 2783, x 2. □ 26, otro ejemplar adulto, látex, MHNC 2784, x 2.



(1985, Figs. 9.7-9.14) a *Notiochonetes skottsbergi* (Clarke, 1913).

En el trabajo de Isaacson no puede establecerse ninguna diferenciación significativa entre *Gamonetes* y *C. (Pleurochonetes)*. Respecto a las ilustraciones de las especies tipo, *Gamonetes anteloi* (ver Isaacson, pl. 4, Figs. 9-21) y *C. (Pleurochonetes) lauriata* (op. cit., pl. 6, Figs. 1-13), ambas sólo se distinguen por el mayor desarrollo del septo medio en *Gamonetes anteloi* así como por la ausencia de septos accesorios en esta misma especie. Las dos formas tienen un proceso cardinal muy similar, con lóbulos un poco más desarrollados en *Gamonetes* que en *Pleurochonetes*. Además, Isaacson no estudió la ontogenia de *G. anteloi*, y todos los ejemplares ilustrados tienen una longitud entre 15 mm y 20 mm, sin embargo menciona una longitud máxima de 30,4 mm para las valvas ventrales (ver p. 169). Por otra parte, la especie *C. (P.) lauriata* aparece probablemente en el miembro inferior de la Formación Icla mientras que la especie *G. anteloi* ha sido encontrada en la parte media del miembro superior de la misma formación; las diferencias pueden ser debidas a fenómenos de tipo evolutivo como ya ha sido señalado en otros chonétidos (ver Racheboeuf, 1981).

Como consecuencia, con base en los argumentos expuestos: 1.º: de acuerdo con Hiller se confirma la sinonimia de las especies *C. (P.) lauriata* y *N. falklandicus*; 2.º: *Gamonetes* es un género mal establecido, considerándose sinónimo de *Pleurochonetes*, que es elevado aquí al nivel generico.

El género *Pleurochonetes* difiere principalmente de *Notiochonetes* por su interior dorsal, con anderidios más estrechos y divergiendo hacia delante según un ángulo más amplio (40°-60°, en lugar de 20°-25°); crestas internas dispuestas más atrás y más divergentes hacia delante (140°-150° en lugar de 110°-120°); además, en *Notiochonetes* las crestas son rectas y más largas, y la parte anterior del proceso cardinal sobrepasa la extremidad posterior del septo medio, que no lo soporta. El conjunto de estos caracteres no permite la asignación de las especies del Devónico inferior de Europa al género *Pleurochonetes* (ver Racheboeuf, 1981); éstas deben pertenecer indudablemente a un género (?) nuevo, el antepasado potencial de *Chonetes* sensu stricto.

En Sudáfrica, *Pleurochonetes falklandicus* aparece en las tres primeras formaciones del Subgrupo Ceres, en la base del Grupo Bokkeveld, es decir, aproximadamente desde la parte media del Emsiense hasta el Eifeliense inferior inclusive, mientras que *Notiochonetes skottsbergi* se encuentra en la parte superior del Subgru-

po Ceres y en la parte inferior del Subgrupo Bidouw (Formación Wabomberg), de edad Eifeliense medio y superior (Hiller, 1987; Theron y Loock, 1988). En la Zona Subandina el género *Pleurochonetes* aparece en el Miembro inferior de la Formación Icla (probable Emsiense) y alcanza hasta la parte media del Miembro superior (probable Eifeliense). La distribución estratigráfica de ambos géneros sugiere que el género *Notiochonetes* podría derivar de *Pleurochonetes*.

Especies asignadas: *Pleurochonetes falklandicus* Morris y Sharpe, 1846; *Pleurochonetes anteloi* (Isaacson, 1977); *Pleurochonetes arcei* (Ulrich, 1892) *Pleurochonetes sorucoi* nov. sp. y *Pleurochonetes ? condori* nov. sp.

Pleurochonetes anteloi (Isaacson, 1977)

Lám. II, figs. 1-10

v. 1977 *Gamonetes anteloi* sp. nov. Isaacson, 168, pl. 4, Figs. 9-21.

v. 1977 *Notiochonetes falklandicus* (Morris y Sharpe); Isaacson, pl. 5, Figs. 1-11.

Material: Más de cien ejemplares en diversos estados de preservación; conchas completas y valvas separadas, decalcificadas o no, y más o menos completas.

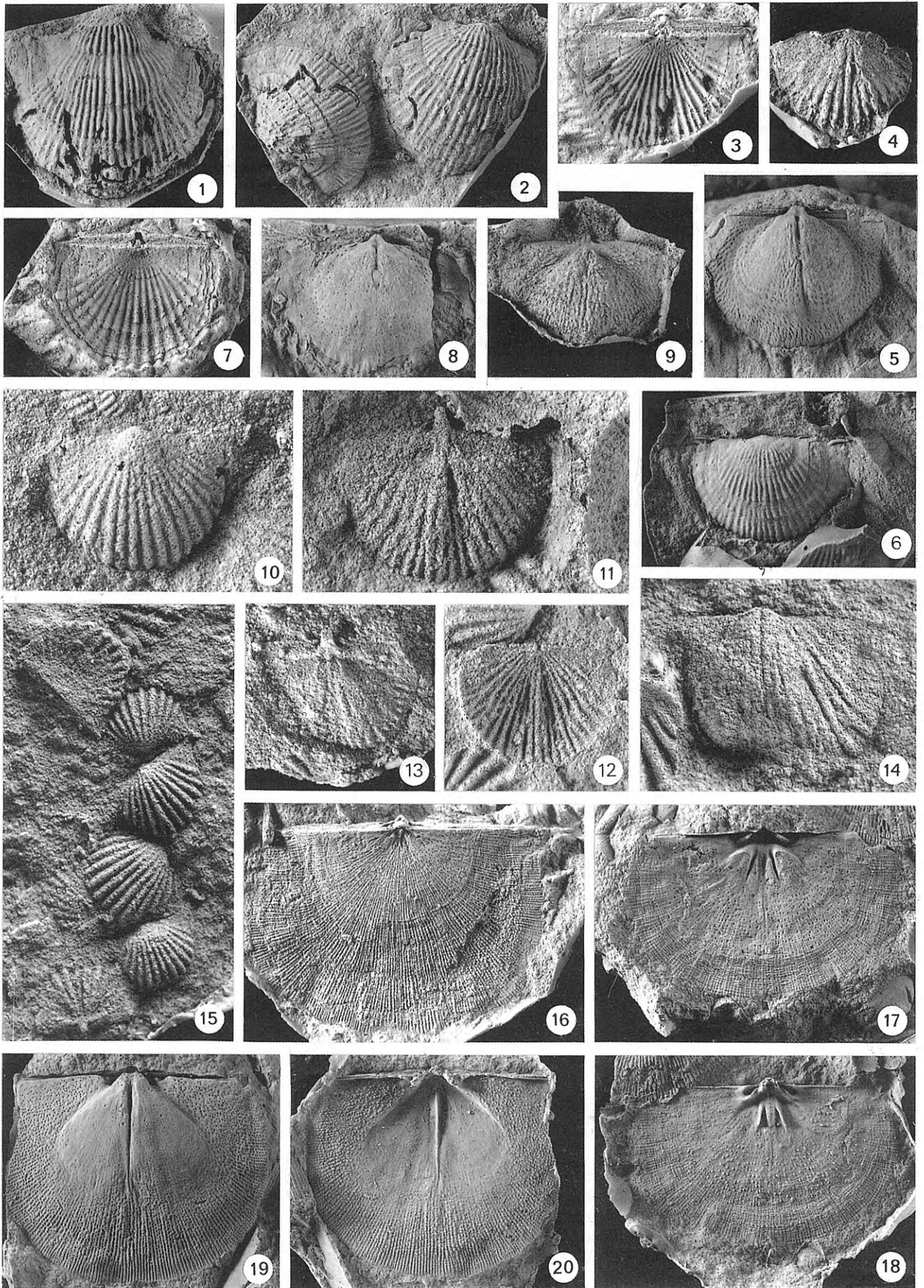
Distribución y edad: Miembro superior de la Formación Icla en las sucesiones de Icla, y al SE de Presto. En la parte media y superior de la Formación Gamonedada en las sucesiones de Gamoneda y El Cóndor, así como en la localidad YPFB 0270. Edad Eifeliense "medio-superior" (Le Hérisse *et al.*, en preparación).

Descripción: Concha de gran tamaño, de contorno netamente transversal (longitud máxima = 34 mm; anchura estimada correspondiente = 53 mm; índice L/A variando entre 0,62 y 0,72) con la anchura máxima en la charnela. Orejetas triangulares bien desarrolladas. Comisuras laterales cóncavas en sus partes posteriores con ángulos cardinales entre 65° y 80°. Extremidades cardinales frecuentemente rotas en las conchas grandes. Perfil longitudinal débilmente concavoconvexo. Gancho pequeño, agudo, poco sobresaliente del borde posterior de la concha. Interárea ventral plana, cóncava en su parte posteromedial, apsaclina a ortoclina, con un pseudodeltoidio triangular estrecho y alto. Interárea dorsal hiperclina, plana, con una longitud igual a la mitad de la ventral. Nototirio parcialmente cubierto por placas quilidiales gruesas, disjuntas, dejando libre la parte basal del mióforo. Interáreas netamente estriadas en sentido longitudinal. Ornamentación radial de costillas más o menos redondeadas, disminuyendo progresivamente en altura hacia delante, multiplicándose por bifurcación en la valva ventral, y por intercalación en la dorsal, a nivel de las lamelas de crecimiento. Hasta 7 lamelas de crecimiento bien marcadas en conchas con una longitud superior

Lámina IV

- 1-5 *Longispina* sp. D, sucesión de Chacoma-Chiarumani. □ 1, exterior ventral, látex, MHNC 2785, x 3. □ 2, dos exteriores ventrales, látex, MHNC 2786, x 3. □ 3, exterior dorsal de una concha articulada, látex, MHNC 2785, x 3. □ 4, interior dorsal de una valva incompleta, látex, MHNC 2787, x 3. □ 5, valva ventral, molde interno, MHNC 2788, x 3.
- 6-9 *Longispina* sp. C, sucesión de Ayo Ayo. □ 6, exterior ventral con las espinas, látex, MHNC 2800, x 3. □ 7, exterior dorsal de una concha articulada, látex, MHNC 2789, x 4. □ 8, molde interno ventral, MHNC 2790, x 3. □ 9, interior dorsal, látex, MHNC 2791, x 3.

- 10-15 *Austronoplia stuebeli* (Ulrich, 1892), sucesión de Ayo Ayo. □ 10, exterior ventral, látex, MHNC 2794, x 4. □ 11 y 12, valva dorsal, látex, MHNC 2792, interior, x 4, y exterior, x 3. □ 13, interior dorsal incompleto, látex, MHNC 2794, x 4. □ 14, molde interno ventral, MHNC 2792, x 4. □ 15, varios ejemplares juveniles, MHNC 2793, x 4.
- 16-20 *Australostrophia cf. mesembria* (Clarke), sucesión de Presto El Peral. □ 16, exterior dorsal de una concha articulada, MHNC 2792, x 2. □ 17 y 18, valva dorsal, molde interno y látex, MHNC 2793, x 2. □ 19 y 20, valva ventral, molde interno y látex, MHNC 2794, x 2.



a 25 mm. El número máximo de costillas es de 108 en una concha de 28 mm de longitud. En el margen anterior de la valva ventral existen 9 a 11 costillas en un intervalo de 5 mm. Superficie de las valvas cubierta por una ornamentación concéntrica irregular y muy fina. Espinas cardinales simétricas, de tipo ortomorfo oblicuo con un ángulo de 25°; espinas a veces poco desviadas dorsalmente. Hasta 8 espinas a cada lado del umbo en conchas de 20 mm de longitud.

Interior de la valva ventral con dientes fuertes, 3 a 4 veces más anchos que largos, gruesos, de contorno subtriangular redondeado en el margen. Dientes dispuestos oblicuamente con respecto a la charnela, según un ángulo de 20°-25°. Dientes fuertemente estriados longitudinalmente. Miofragma muy desarrollado, alto y estrecho en su parte posterior, disminuyendo en altura y ensanchándose hacia delante, con una longitud equivalente a los 3/4 o 4/5 del total de la valva. Campo muscular muy largo, mal limitado hacia atrás por crestas posteriores débiles. Huellas de los aductores triangulares y alargadas, redondeadas en su borde anterior, en forma de gota. Huellas de los diductores flabeliformes con estrías radiales bien marcadas en las valvas grandes. Cavidad visceral mal delimitada. Periferia de la valva con endospinas irregulares, con una disposición más o menos radial, alternando con finas crestas radiales.

Interior de la valva dorsal muy variable con la ontogenia. Las valvas de menor tamaño carecen de septo medio; tienen crestas internas y un proceso cardinal muy pequeño y solo poseen dos hileras radiales de endospinas altas y separadas en lugar de septos accesorios. Con el crecimiento se desarrolla progresivamente el septo medio, inicialmente como una cresta baja y redondeada posteriormente, disminuyendo en altura y estrechándose hacia delante sin sobrepasar la mitad de la valva. Anderidios elevándose y alargándose, divergiendo hacia delante unos 40°. Crestas internas curvadas hacia atrás en su parte proximal, divergiendo después lateralmente entre 130° y 140°. El septo, los anderidios y las crestas se sueldan hacia atrás con el proceso cardinal. Con el crecimiento, el proceso cardinal se ensancha y se eleva ventralmente sobre el fondo de la valva, desarrollándose una depresión más o menos amplia en su borde anterior. Proceso ancho y netamente bilobado en su parte interna. Mióforo con dos lóbulos bien diferenciados orientados hacia atrás. Placas quilidiales grandes, originadas en los flancos del proceso cardinal. Cavidades glenoideas profundas y ensanchadas, limitadas posteriormente por crestas externas fuertes y redondeadas. Huellas de los aductores triangulares, bien marcadas sobre el fondo de la valva. Septos accesorios débiles. Periferia de la valva igual a la de la ventral.

Dimensiones (en mm) de 6 valvas ventrales

MHNC	Longitud	Anchura	L/A	Nc
2757	4,7	6,5	0,72	28
2758	8,5	13,0	0,65	41
2748	12,0	19,0	0,63	66
2749	16,0	26,0	0,61	72
2750	21,0	31,0	0,67	100
2759	28,0	42,0	0,66	108

Discusión: La atribución de este material a *Pleurochonetes anteloi* (Isaacson, 1977) puede sorprender al lector al comparar las ilustraciones de este trabajo con las de Isaacson. Sin embargo hay que hacer notar que Isaacson ilustró únicamente ejemplares juveniles y que existen inexactitudes entre su texto y sus figuras. El material descrito aquí procede de la misma localidad (Presto), no existiendo ningún problema en su atribución específica.

Pleurochonetes anteloi difiere de *P. falklandicus* (Morris y Sharpe, 1846) por su mayor tamaño y por el distinto desarrollo de ciertas estructuras internas dorsales: septo medio más desarrollado, proceso cardinal más grande y más elevado, septos accesorios más reducidos.

Pleurochonetes falklandicus

(Morris y Sharpe, 1846)

- non 1977 *Notiochonetes falklandica* (Morris y Sharpe); Isaacson, 170, pl. 5, Figs. 1-11.
 1977 *Chonetes (Pleurochonetes) lauriata* n. subgen. et sp. Isaacson, 175, pl. 6, Figs. 1-13.
 non 1985 *Notiochonetes falklandicus* (Morris y Sharpe); Racheboeuf y Branisa, 1946, Figs. 9.7-9.14.
 1987 *Chonetes (Pleurochonetes) falklandicus* (Morris y Sharpe); Hiller, Figs. 2.1-2.16.

Distribución y edad: A pesar de las investigaciones de campo realizadas, esta especie no se encontró en los afloramientos estudiados. Según Isaacson (1977, p. 177), *C. (Pleurochonetes) lauriata* (sinónimo de *Pleurochonetes falklandicus*) no se conoce más que de la parte inferior de la Formación Icla en el corte de Totorá; podría ser de edad Praguense superior o Emsiense inferior.

Pleurochonetes sorucoi nov. sp.

Lám. II, figs. 11-16; Lám. III, figs. 1-7

- 1977 *Austronoplia stuebeli* (Ulrich); Isaacson, pl. 6, Figs. 21-26.
 v. 1985 *Austronoplia stuebeli* (Ulrich); Racheboeuf y Branisa, Figs. 7. 13-21.
 v. 1985 "*Devonochonetes*" sp. cf. *scitulus* (Hall); Racheboeuf y Branisa, Figs. 7.23-24.

Origen del nombre: Especie dedicada al Dr. Ing. R. Suárez-Soruco.

Localidad típica: Sucesión a 1,5 Km al SE de Presto, en la ladera norte del Cerro Huayrani (Departamento de Chuquisaca, Provincia de Zudañez).

Material: Holotipo: molde externo de una valva ventral MHNC n.º 2761, Lám. II, fig. 12. Más de cien valvas separadas, decalcificadas, sin deformación y más o menos completas.

Distribución y edad: En su localidad típica aparece en los niveles arenosos con acumulaciones fósiles en la parte media del Miembro superior de la Formación Icla. También se ha encontrado en la región de Pojo, en la sucesión de Guayra Kasa en las concreciones calcareo-arenosas, asociada con *Quadrikentron iclaense*. Edad Eifeliense alto (?) de la Zona Subandina (Le Hérisse *et al.*, en preparación). En el Altiplano aparece en la parte alta del Miembro inferior de la Formación Belén, en las sucesiones de Belén, Ayo Ayo y Chiarumani.

Diagnos: Concha de tamaño medio, de contorno netamente transversal (índice L/A entre 0,62 y 0,68) y perfil longitudinal netamente concavoconvexo; anchura máxima en la charnela; ornamentación radial de costillas redondeadas, bien diferenciadas, estrechas, separadas por intervalos más anchos; como máximo 6 espinas a cada lado del umbo, con ángulo de unos 40°; interior

dorsal con septo medio poco desarrollado, no soportando el proceso cardinal; proceso cardinal grueso, ancho, con lóbulos internos bien separados por un surco ancho, y elevados ventralmente sobre el fondo de la valva; anderidios bien diferenciados, divergiendo hacia delante entre 55° y 60°; crestas externas gruesas; crestas internas rectas, redondeadas, estrechas, alargadas y relativamente fuertes, divergiendo hacia delante entre 150° y 160°.

Descripción: Concha de tamaño medio, de contorno netamente transverso (longitud máxima = 22 mm; anchura correspondiente = 32 mm; índice L/A entre 0,62 y 0,68); anchura máxima situada siempre en la charnela, las comisuras laterales divergiendo hacia atrás, formando ángulos cardinales agudos, de unos 70°. Perfil longitudinal regularmente concavoconvexo. Gancho pequeño, agudo, sobresaliendo ligeramente del borde posterior de la valva. Interárea ventral suavemente cóncava en su parte posteromedial, apsaclina, con un pseudodeltidio pequeño, restringido a la parte proximal del deltirio. Interárea dorsal plana, hiperclina, con placas quilidiales triangulares, suavemente convexas y altas. Ornamentación radial de costillas redondeadas y estrechas, separadas por intervalos más anchos; costillas disminuyendo en altura y ensanchándose hacia las comisuras, multiplicándose por bifurcación en la valva ventral y por intercalación en la dorsal. Lamelas concéntricas de crecimiento bien desarrolladas; hasta 5 lamelas en conchas con una longitud superior a 15 mm. El número máximo de costillas es de 67 en una concha de 15 mm de largo. En el margen anterior de la valva ventral se cuentan unas 10 costillas en 5 mm. Superficie de las valvas cubierta por una ornamentación concéntrica regular y muy fina. Espinas cardinales simétricas, de tipo ortomorfo oblicuo, con un ángulo de 40°. Hasta 6 espinas a cada lado del umbo.

Interior de la valva ventral con dientes cardinales relativamente cortos y anchos, de contorno algo semielíptico. Miofragma corto, alto hacia atrás, estrechándose y perdiendo altura hacia delante, no sobrepasando 1/4 de la longitud de la valva. Campo muscular de gran tamaño; huellas de los aductores poco marcadas, subtriangulares, en forma de gota; las de los diductores, flabeliformes, con margen anterior indiferenciado. Campo muscular mal delimitado posterolateralmente por débiles crestas posteriores. Troncos vasculares gruesos, originándose en el margen anterior de los aductores y alcanzando los 2/3 de la longitud de la valva. Cavidad visceral diferenciada en las valvas grandes. Periferia de la valva con endospinas alargadas, separadas. Ornamentación radial externa manifestándose internamente para cubrir toda la superficie interna de la valva en los ejemplares juveniles, retringiéndose a la periferia en los adultos y ausente en los gerónticos.

Interior dorsal con anderidios fuertes, bien desarrollados, divergiendo hacia delante entre 55° y 60°. Septo medio reducido a un brevissepto, no soportando el proceso cardinal y separado de él por una depresión alveolar, coincidiendo su extremidad anterior con la parte media de la valva. A cada lado del septo puede observarse, en las conchas grandes, una hilera de endospinas más fuertes, que nunca alcanzan al desarrollo de septos accesorios. Crestas internas curvadas hacia atrás en su parte proximal, manifestándose distalmente como dos crestas redondeadas, estrechas y relativamente largas, divergentes hacia delante entre 155° y 160°. En su parte proximal, las crestas se unen a la parte posterior de los anderidios y al proceso cardinal. Proceso cardinal ensanchándose y elevándose con el crecimiento, con dos lóbulos internos separados por un surco ancho y profundo. El desarrollo de los lóbulos y su elevación conlleva la formación de dos surcos más o menos profundos que se extienden desde la depresión alveolar hasta las cavidades glenoideas, divergiendo hacia atrás unos 110°. Mióforo con lóbulos triangulares altos y estrechos, orientados dorsalmente. Placas quilidiales originadas en el nivel de unión

del borde posterior de las crestas internas con los flancos del proceso. Crestas externas muy desarrolladas en el borde posterior de las cavidades glenoideas. Huellas de los aductores bien marcadas, subtriangulares, las posteriores aproximadamente dos veces más largas que las anteriores.

Discusión: La nueva especie pertenece sin duda alguna al género *Pleurochonetes* tanto por su morfología externa como por sus estructuras internas. *P. sorucoi* nov. sp. difiere exteriormente de *P. anteloi* por poseer una concha más pequeña, con perfil más arqueado, espinas menos numerosas y una ornamentación radial constituida por costillas más estrechas con intervalos más anchos. Interiormente, ambas especies pueden diferenciarse por los anderidios y las crestas internas netamente más divergentes hacia delante en *P. sorucoi*, así como por el menor desarrollo del septo medio en *P. sorucoi* nov. sp. De *P. falklandicus* la especie nueva puede distinguirse por el mayor desarrollo de dichas estructuras.

A pesar del menor tamaño, unos ejemplares descritos con anterioridad como *Austronoplia stuebeli* o "*Devonochonetes*" sp. cf. *scitulus* (ver Isaacson, 1977; Racheboeuf y Branisa 1985) pertenecen indudablemente a esta nueva especie: tienen la misma morfología de la concha, así como la misma ornamentación y disposición de las espinas. Su menor tamaño debe estar en relación con cuestiones ambientales (las conchas más grandes proceden de la Zona Subandina y aparecen en niveles arenoso-calcareos en lugar de siliciclásticos).

Pleurochonetes ? condori nov. sp.

Lám. III, figs. 8-15

Origen del nombre: Alusión al nivel típico, la Cuarcita Condoriquiña: lugar donde duerme el cóndor en idioma Aymara.

Localidad típica: Capas superiores de la Cuarcita Condoriquiña en la sucesión de Belén, en el margen izquierdo del camino a Luribay (Departamento de La Paz, Provincia de Aroma).

Material: Holotipo: molde interno de una valva ventral, MHNC n.º 2772, Lám. III, figs. 11 y 15. Además, 16 moldes externos e internos de valvas ventrales y 2 moldes internos de valvas dorsales, todos decalcificados y más o menos completos.

Distribución y edad: En el momento actual sólo se conoce esta nueva especie procedente de su localidad típica, donde aparece juntamente con *Longispina* sp. C. Edad probable Eifelense superior o Givetense inferior (Gagnier *et al.*, 1989).

Diagnóstico: Concha de tamaño medio, con perfil moderadamente concavoconvexo y contorno débilmente transverso; ornamentación radial de costillas irregulares, con sección a veces subtriangular, transformándose hacia delante en redondeada; intervalos más estrechos que las costillas; interior ventral con dientes gruesos, tan largos como anchos y redondeados; crestas posteriores divergiendo hacia delante entre 70° y 80°; septo medio corto; interior dorsal con proceso cardinal muy alargado, estrecho y alto; anderidios bajos, divergiendo unos 30°; crestas internas cortas, no sobrepasando lateralmente el borde externo de las cavidades glenoideas;

septo medio reducido, soportando el proceso; no presenta septos accesorios.

Discusión: En este trabajo se asigna provisionalmente y con toda reserva esta nueva especie al género *Pleurochonetes* ya que, si bien tiene varios caracteres propios de dicho género, presenta otros que lo separan de él, como el ángulo de los anderidios y el de las crestas posteriores ventrales, o la morfología de los dientes. *P. ? condori* nov. sp. corresponde probablemente a un género nuevo, relacionado con *Pleurochonetes*, pero que no puede describirse en ausencia de material más abundante y mejor preservado.

Descripción: Concha de tamaño medio (anchura máxima = 20 mm), de contorno débilmente transverso (índice L/A variando entre 0,73 y 0,81). Máxima anchura en la charnela. Perfil suavemente concavoconvexo. Gancho poco diferenciado, sobresaliendo poco del borde posterior de la concha. Comisuras laterales flexuosas, divergiendo hacia atrás en las conchas pequeñas haciéndose casi paralelas con el crecimiento. Orejetas muy pequeñas. Interárea ventral plana, apsaclina, dos o tres veces más larga que la dorsal, que es hiperclina. Seudodeltidio alto y estrecho. Placas quilidiales reducidas. Espinas cardinales simétricas, de tipo ortomorfo oblicuo con ángulos de 40°; se observó un número máximo de 5 espinas a ambos lados del umbo. Omamentación radial de costillas con sección subtriangular en la parte posterior de las valvas, redondeadas hacia delante, con intervalos redondeados, pero más estrechos. Costillas irregulares, más o menos flexuosas, multiplicándose a la vez por intercalación y por bifurcación en ambas valvas. El número máximo de costillas es de 59 en una valva ventral con una longitud de 10 mm; en el margen anterior de la concha el número de costillas varía de 10 a 12 en 5 mm. Lamelas de crecimiento concéntricas a veces bien desarrolladas.

Interior de la valva ventral con un septo medio corto y estrecho, no sobrepasando el cuarto de la longitud de la valva. Dientes cardinales gruesos, tan largos como anchos, redondeados en su borde libre y dispuestos en un plano paralelo a la interárea. Crestas posteriores soportando los dientes, alargadas, bastante bien desarrolladas, divergiendo hacia delante entre 70° y 80° y limitando un campo muscular relativamente estrecho y débilmente diferenciado. Huellas de los diductores, triangulares, con groseras estrías radiales. Las de los aductores, muy estrechas. Superficie interna de la valva, con excepción del campo muscular, cubierta por la impresión de la ornamentación externa.

Interior de la valva dorsal con un septo medio débilmente desarrollado, que aparece como una cresta baja, soportando el proceso cardinal hacia atrás, elevándose ligeramente hacia delante hasta su extremidad anterior, la cual no sobrepasa el tercio de la longitud de la valva. Anderidios poco desarrollados, como dos crestas bajas divergiendo hacia delante unos 30°, fusionándose hacia atrás con la parte posterior del septo y con el borde anterior de las crestas internas. Crestas internas cortas, cóncavas hacia atrás, no sobrepasando lateralmente el borde externo de las cavidades glenoideas. Proceso cardinal prominente, alargado y estrecho, elevándose progresivamente hacia atrás y netamente bilobado en su parte distal. Mióforo orientado en posición posterodorsal.

Dimensiones (en mm) de 2 valvas ventrales

MHNC	Longitud	Anchura	L/A	Nc
2769	10	13,6	0,73	58
2772 (Holotipo)	13	16	0,81	—

Familia **Chonostrophiidae** Muir-Wood, 1962

Género *Chonostrophia* Hall y Clarke, 1892

Especie tipo: *Chonetes reversa* Whitfield, 1882.

Chonostrophia truyolsae nov. sp.

Lám. I, figs. 16-24

Origen del nombre: Especie dedicada a la doctora M. Truyols-Massoni.

Localidad típica: Sección a 1,5 Km al SE de Presto (Departamento de Chuquisaca, Provincia de Zudañez).

Material: Holotipo: valva ventral MHNC n.º 2743, Lám. I, fig. 16. Más de 40 conchas completas y valvas separadas decalcificadas, más o menos completas.

Distribución y edad: En la sucesión al SE de Presto, en las capas de transición entre la Formación Icla y la Formación Huamampampa y en las capas basales de la última. Eifeliense superior probable. El género *Chonostrophia* se conoce principalmente en la parte central de los Estados Unidos, donde *C. reversa* (Whitfield) tiene una amplia repartición dentro del Devónico Inferior alto (Esopusian) así como en el Devónico Medio bajo (Onesquethawian) (ver Boucot y Amsden, 1964). En Sudamérica se ha encontrado en la Precordillera de San Juan, en Argentina (*Chonostrophia* sp., in Kayser, 1897). Benedetto (1985) señaló dicho género en el Devónico Medio venezolano de la Sierra de Perijá (*Chonostrophia* sp., Eifeliense alto).

Diagnosis: Concha pequeña (longitud máxima = 6,3 mm), con perfil longitudinal planoconvexo hasta una longitud de 1,5 mm, transformándose a continuación en convexoplano y, finalmente, en convexocóncavo, resupinado. Seudodeltidio y quilidio bien desarrollados. Cuatro espinas cardinales simétricas, de tipo ortomorfo oblicuo, a cada lado del umbo. Ornamentación radial con costillas primarias mucho más fuertes que las secundarias. Interior de la valva dorsal con crestas intemas rectas, anteriormente divergentes unos 130°.

Descripción: Concha pequeña (longitud máx. = 6,3 mm; anchura correspondiente = 9,0 mm). Contorno transversamente semielíptico (índice L/A entre 0,62 y 0,72), con la anchura máxima situada en la charnela y ángulos cardinales rectos, en las conchas juveniles hasta una longitud de unos 4 mm. Después, la máxima anchura se sitúa por delante, hasta ocupar una posición correspondiente a los 2/3 de su longitud. Perfil longitudinal planoconvexo en la región posteromedial de la concha, hasta una longitud de 1,5 mm, luego convexoplano y después convexocóncavo en los ejemplares más grandes. Valva dorsal siempre muy suavemente convexa; superficie de la valva ventral débilmente cóncava en su periferia. Umbo muy reducido, que no sobresale del borde posterior de la valva ventral, con una débil depresión longitudinal. Interárea ventral plana, apsaclina. Seudodeltidio tan ancho como alto, cubriendo casi todo el deltidio. Interárea dorsal plana, hiperclina, casi cataclina, con un quilidio triangular convexo, bien desarrollado. Cuatro pares de espinas cardinales de tipo ortomorfo oblicuo, simétricas, con ángulo medio de 75°. Omamentación radial con dos clases de costillas; 12 a 15 costillas redondeadas de primer orden que se originan en el umbo. Las secundarias (muy bajas, casi imperceptibles) aparecen a unos 3 mm del umbo. En ambas valvas el número de costillas aumenta únicamente por intercalación. En el borde anterior de la concha, se intercalan de 3 a 5 costillas secundarias entre las de primer orden; éstas, tienen un relieve bien marcado en la parte posterior de la valva, disminuyendo en altura a nivel de una estría de crecimiento situada a una distancia del umbo entre 1,5 y 2 mm. Número total de

costillas próximo a 80 en las conchas más grandes. De 8 a 13 costillas, de las cuales 3 son de primer orden, en un intervalo de 3 mm, en el margen anterior de las valvas.

Interior de la valva ventral con un miofragma muy reducido, alto en su parte posterior, perdiendo progresivamente altura hacia su extremidad anterior situada al nivel del tercio de la longitud de la valva. Campo muscular casi indistinto. Dientes cardinales bien desarrollados. Interior de la valva con numerosas endospinas muy pequeñas. Periferia de las valvas apenas marcada por la ornamentación radial externa. Interior de la valva dorsal sin septo medio. Proceso cardinal ancho, que no sobresale del borde posterior de la valva y se eleva por encima del fondo de la misma. Mióforo bilobado, con dos lóbulos más anchos que altos, orientados posteriormente. Débil depresión alveolar alargada por delante del proceso cardinal. Crestas internas rectas y cortas, relativamente anchas, divergiendo hacia delante unos 100°. Anderidios indistintos. Huellas de los aductores anteriores situadas sobre áreas típicamente elevadas en el fondo de la valva. Superficie de la valva con endospinas poco numerosas y separadas.

Dimensiones (en mm) de 4 valvas ventrales

MHNC	Longitud	Anchura	L/A
2747	4,3	6,7	0,62
2743	3,8	5,6	0,67
2743 (Holotipo)	5,8	8,8	0,66
2744	6,3	9,0	0,7

Discusión: Por su morfología externa así como por sus caracteres internos, esta hermosa pequeña concha pertenece indudablemente al género *Chonostrophia* Hall y Clarke, 1892. La presencia de un quilidio bien desarrollado no permite discutir la atribución de dicha forma al género *Chonostrophia* y a la Familia Chonostrophidae; este carácter depende fuertemente de la preservación del material (ver Racheboeuf y Branisa, 1985).

Chonostrophia truyolsae nov. sp. difiere de *C. reversa* (especie tipo) por poseer una concha mucho más pequeña, por la ausencia de septo medio dorsal y por la morfología de las crestas internas, rectas en vez de curvadas hacia atrás; por otro lado *C. reversa* no tiene las huellas de los aductores anteriores situadas sobre áreas elevadas (ver Amsden, 1963; Boucot y Amsden, 1964).

Chonostrophia reversa var. *andina* Levy y Nullo, 1972, de la Formación Talacasto (Provincia de San Juan, Argentina) es una forma juvenil cuyos ejemplares adultos han sido descubiertos recientemente (Herrera y Racheboeuf, en preparación). De edad Devónico Inferior (probable Lochkoviense) parece situarse más próxima a la Familia Strophochonetidae con base en el desarrollo de una costilla media ancha (ver Levy y Nullo, 1972; Lám. 1, Figs. 1, 4, 5, 7).

Chonostrophidae, gen. y sp. indet.

v. 1985 *Chonostrophia* ? sp.; Racheboeuf y Branisa, 1449, Fig. 9.6.

Discusión: *Chonostrophia* ? sp. fue mencionada con anterioridad en el Devónico boliviano (Racheboeuf y Branisa, 1985, Fig. 9-6), pero un nuevo examen del único molde interior de una valva ventral, muestra que dicho ejemplar carece de la ornamentación parvicostu-

lada típica; sin nuevo material, esta forma no puede atribuirse al género *Chonostrophia*.

Familia Incierta

Género *Australostrophia* Caster, 1939

Especie tipo: *Leptostrophia* ? *mesembria* Clarke, 1913.

Australostrophia cf. *mesembria* (Clarke, 1913)

Lám. IV, figs. 16-20

Material: Más de cien valvas disociadas y conchas completas descalcificadas, en diversos estados de preservación.

Distribución y edad: En el Altiplano, esta forma se encontró en la parte inferior de la Formación Belén, con la Fauna de *Scaphiocoelia*, en las sucesiones de Belén y de Ayo Ayo. En la Zona Subandina aparece con abundancia en las sucesiones de Pojo, Presto (El Peral) e Icla. Todos estos niveles son de edad Praguense superior o Emsiense inferior (Le Hérisse *et al.*, en preparación).

Discusión: Por el perfil longitudinal, su ornamentación radial de costillas cortadas por *filas* concéntricas, el desarrollo del quilidio y el interior de ambas valvas, el género *Australostrophia* no puede ser asignado a la Familia Chonostrophidae; se continúa manteniéndolo provisionalmente en "familia incierta".

El material boliviano, principalmente el de la localidad El Peral, de mejor preservación, muestra algunas diferencias, tanto con respecto al material original de Clarke (1913) como con la descripción de Boucot (1975). El material de Clarke, estudiado en la Seção de Paleontología del Departamento Nacional de Produção Mineral de Rio de Janeiro, no es prácticamente utilizable a efectos de comparación, ya que los ejemplares están muy mal preservados y, además, han sido barnizados.

Con respecto a las descripciones de Caster (1939) y de Boucot (1975) el material de El Peral difiere por el ángulo de las crestas que limitan hacia atrás el campo muscular ventral. Según Boucot las crestas divergen hacia delante entre 70° y 90°, mientras que en nuestro material el ángulo varía de 90° a 110° (29 medidas) con una media de 96,5°. Además, la forma boliviana es más pequeña, con un contorno menos transverso. En el interior dorsal, los anderidios parecen más divergentes, las crestas internas y el septo medio más desarrollados. Todos estos caracteres sugieren la pertenencia de la forma boliviana a una nueva especie, distinta de *A. mesembria*, cuya descripción sería prematura sin una revisión detallada de la especie de Clarke.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los Prof. Dres. Arthur J. Boucot (Oregon State University) Jenaro L. García-Alcalde (Universidad de Oviedo) y Peter E. Isaacson (University of Idaho) sus comentarios y discusiones valiosos para la realización del trabajo; al Profesor Claude Babin (Université Claude Bernard, Lyon) y a los Dres. François Guillocheau (CNRS, Strasbourg) y Alain Le Hérisse (CNRS, Brest) la ayuda en el campo. A la Dra.

Montserrat Truyols-Massoni (Universidad de Oviedo) la ayuda en el campo así como la revisión del idioma de este trabajo. A los Dres. Ings. Mario Suárez-Riglos, Ramiro Suárez-Soruco y Alejandra Dalenz (YPFB, Cochabamba y Santa Cruz) y al Dr. Ing. Heberto Perez (Geobol, La Paz) sus comentarios y la ayuda técnica prestada. A la Dra. Vera María Fonseca (DNPM, Río de Janeiro) y al Dr. Enrique Gonçalves de Melo (Petrobras, Río de Janeiro) el acceso al material de Clarke. Por último, agradezco a Noël Podevigne (Lyon) la realización de las fotografías. Este trabajo ha sido realizado dentro del proyecto "Devonian Biostratigraphy of Bolivia", de la "National Geographic Society (Ayuda n.º 3916-88)".

BIBLIOGRAFÍA

- Afanasjeva, G. A. 1988. Brachiopody Otryad Khonetida. *Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta*, **208**, 122 pp.
- Amsden, T. W. 1963. Early Devonian brachiopods of Oklahoma. *Bulletin of the Oklahoma Geological Survey*, **94**, 239 pp.
- Babin, C., Racheboeuf, P. R., Le Hérisse, A. y Suárez Riglos, M. 1991. Données nouvelles sur les Goniatites du Dévonien de Bolivie. *Geobios*, **24**, 719-724.
- Benedetto, J. L. 1985. Les Brachiopodes dévoniens de la Sierra de Perijá (Venezuela). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **1**, 191 pp.
- Boucot, A. J. 1975. Reclassification of *Australostrophia mesembria* (Brachiopoda, Devonian). *Journal of Paleontology*, **49**, 633-637.
- Boucot, A. J. 1988. Devonian biogeography: an update. In: Devonian of the World, N. J. McMillan, A. F. Embry and D. J. Glass (Eds.), Part III. *Canadian Society of Petroleum Geologists*, Mem. **14**, 211-227.
- Boucot, A. J. and Amsden, T. W. 1964. *Chonostrophiella*, a new genus of chonostrophiid brachiopod. *Journal of Paleontology*, **38**, 881-884.
- Boucot, A. J. and Harper, C. W. 1968. Silurian to Lower Middle Devonian chonetacea. *Journal of Paleontology*, **42**, 143-176.
- Boucot, A. J. and Johnson, J. G. 1967. *Allanetes*, a new Lower Devonian chonetid brachiopod genus. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, **80**, 141-145.
- Branisa, L. 1965. Los fósiles guías de Bolivia. I: Paleozoico. *Boletín del Servicio Geológico de Bolivia*, **6**, 282 pp.
- Caster, K. E. 1939. A devonian fauna from Colombia. *Bulletin of American Paleontology*, **24**, 218 pp.
- Clarke, J. M. 1913. Fosséis Devonianos do Parana. *Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, **1**, 353 pp.
- Gagnier, P. Y., Paris, F., Racheboeuf, P. R., Janvier, P. et Suárez-Riglos, M. 1989. Les Vertébrés dévoniens de Bolivie: données biostratigraphiques et anatomiques complémentaires. *Bulletin de l'Institut français d'Études andines*, **8**, 75-93.
- Hiller, N. 1987. The identity of *Chonetes falklandicus* (Brachiopoda, Devonian). *Journal of Paleontology*, **61**, 1148-1155.
- Imbrie, J. 1959. Brachiopods of the Traverse Group (Devonian) of Michigan (Part 1). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **116**, 349-409.
- Isaacson, P. E. 1977. Devonian stratigraphy and brachiopod paleontology of Bolivia, part A. *Palaeontographica*, Abt. A, **155**, 133-192.
- Isaacson, P. E. and Sablock, P. E. 1988. Devonian system in Bolivia, Peru and Northern Chile. In: Devonian of the World, N. J. McMillan, A. F. Embry and D. J. Glass (Eds.), part I. *Canadian Society of Petroleum Geologists*, Mem. **14**, 719-728.
- Johnson, J. G. 1971. Some new and problematical brachiopods from the Lower Devonian of Nevada. *Journal of Paleontology*, **45**, 95-99.
- Kayser, E. 1897. Beiträge zur Kenntnis einiger palaeozoischer Faunen Süd-Amerikas. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **49**, 274-317.
- Levy, R. y Nullo, F. 1972. Chonetidae dévónicos de Argentina. I: "*Chonostrophia*". *Ameghiniana*, **9**, 138-144.
- Mehl, J. 1984. *Geologische, stratigraphische und paläontologische untersuchungen im Silur der bolivianischen andenkordillere*. Dr. Dissert., Geowissen. Fak., Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br. 140 pp.
- Muir-Wood, H. M. 1962. *On the morphology and classification of the brachiopod suborder Chonetoidea*. British Museum (Natural History), 132 pp.
- Muir-Wood, H. M. 1965. Chonetidina. In: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda, vol. 1*. The Geological Society of America, Inc. y The University of Kansas Press, Lawrence, H412-439.
- Racheboeuf, P. R. 1979. Chonetacea (Brachiopodes) du Dévonien du Boulonnais (nord de la France). *Annales de la Société géologique du Nord*, **98**, 247-261.
- Racheboeuf, P. R. 1981. Chonetacés (Brachiopodes) siluriens et dévoniens du Sud-ouest de l'Europe. *Mémoire de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, **27**, 294 pp.
- Racheboeuf, P. R. 1990a. Paléobiogéographie de la marge nord-gondwanienne au Dévonien inférieur et moyen: nouvelles données déduites de l'étude des Brachiopodes Chonetacés. *Compte-rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **310**, II, 1481-1486.
- Racheboeuf, P. R. 1990b. Les Brachiopodes Chonetacés dans les assemblages benthiques siluriens et dévoniens. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **81**, 141-171.
- Racheboeuf, P. R. 1991. Silurian to Middle Devonian chonetacean brachiopods from the northwestern Gondwanaland margin: A review in space and time. In: *Brachiopods through time*, D. I. MacKinnon, D. E. Lee and J. D. Campbell (Eds.), Balkema, Rotterdam, 319-325.
- Racheboeuf, P. R. (en prensa). Un cas remarquable d'épigénie chez un anopliidé (Chonetacea, Brachiopoda) du Dévonien de Bolivie. *Revista Española de Paleontología*, número extraordinario. VI Jornadas de Paleontología, XX.
- Racheboeuf, P. R. and Branisa, L. 1985. New data on Silurian and Devonian chonetacean brachiopods from Bolivia. *Journal of Paleontology*, **59**, 1426, 1450.
- Racheboeuf, P. R. and Feldman, H. R. 1990. Chonetacean Brachiopods of the "Pink *Chonetes*" Zone, Onondaga Limestone (Devonian, Eifelian), Central New York. *American Museum Novitates*, **2982**, 16 pp.
- Swartz, F. M. 1925. The Devonian fauna of Bolivia. *John Hopkins University, Studies in Geology*, **6**, 29-69.
- Theron, J. N. and Loock, J. C. 1988. Devonian deltas of the Cape supergroup, South Africa. In: Devonian of the World, N. J. McMillan, A. F. Embry and D. J. Glass (Eds.), Part I. *Canadian Society of Petroleum Geologists*, Mem. **14**, 729-740.
- Ulrich, A. 1893. Paleozoische Versteinerungen aus Bolivien. In: G. Steinmann (Ed.), Beiträge zur Geologie und Paläontologie von Südamerika. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **8**, 5-116.

Manuscrito recibido: 20 de junio, 1991

Manuscrito aceptado: 4 de noviembre, 1991