

PALEOBIOGEOGRAFÍA DE CYRTINOPSIDAE (BRAQUIÓPODOS DELTHYRIDINA DEL SILÚRICO Y DEVÓNICO)

Jenaro L. GARCÍA-ALCALDE

Departamento de Geología (Paleontología), Universidad de Oviedo, C/ Jesús Arias de Velasco s/n, 33005, Oviedo. c/e: jalcalde@uniovi.es.

García-Alcalde, J.L. 2005. Paleobiogeografía de Cyrtinopsidae (Braquiópodos Delthyridina del Silúrico y Devónico). [Paleobiogeography of the Cyrtinopsidae (Brachiopoda Delthyridina of the Silurian and Devonian)]. *Revista Española de Paleontología*, **20** (2), 169-176. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The Family Cyrtinopsidae (Spiriferida, Suborder Delthyridina) comprises two subfamilies, Kozłowskiellinae and Cyrtinopsinae, representing successive steps of development. The oldest forms of both taxa originate during the Silurian, the Kozłowskiellinae in the Wenlock and the Cyrtinopsinae in the Pridoli. Their geographical origin was located in southern temperate latitudes, perhaps at the Bohemian end of Northern Gondwana. From here both family branches spread worldwide into the tropical belt. The Kozłowskiellinae took advantage of the meager extension of the so-called Rheic and Iapetus Oceans to reach Avalonia and Laurentia during the Late Silurian disappearing from both areas before the end of that period. However in Bohemia several new species arose from the main subfamily trunk during the Early Devonian. The youngest Kozłowskiellinae genus was *Boucotiellina*, from the Emsian of Southern China and North of Spain. The precise origin of *Boucotiellina* and the paleobiogeographic spreading of its species along Northern Gondwana are not yet known.

The Cyrtinopsinae exploited also the narrowing, even the disappearance, of oceanic barriers between Gondwana and northern paleocontinents to spread worldwide. The oldest genus of the subfamily, *Megakozłowskiella*, originated in Northeast Laurentia at the end of the Silurian and later reached Siberia westwards, and Australia and New Zealand eastwards, and vanished everywhere by the end of the Emsian. In turn, *Cyrtinopsis* produced several species during the Early and Middle Devonian in Northern Gondwana, Baltica and Siberia and disappeared by the Eifelian. *Jehlanaria* arose from *Cyrtinopsis* in Bohemia in Pragian times. In turn, *Megakozłowskiella* was the source of *Plicocyrtina*, with a few species known from the Pragian and Early Emsian of Alaska and Bohemia.

Key words: Paleobiogeography, Cyrtinopsidae, Silurian and Devonian.

RESUMEN

La Familia Cyrtinopsidae (espiriferidos del Suborden Delthyridina), está constituida por dos subfamilias, Kozłowskiellinae y Cyrtinopsinae que parecen representar sendos grados de desarrollo. Las formas más antiguas de ambos grupos aparecieron en el Silúrico, los Kozłowskiellinae en el Wenlock y los Cyrtinopsinae en el Pridoli. El origen geográfico de los Cyrtinopsidae se encuentra, posiblemente, en el extremo bohémico de Gondwana, desde donde las ramas de la familia se extendieron posteriormente a otros paleocontinentes en latitudes tropicales. Los Kozłowskiellinae aprovecharon la escasa extensión de los llamados océanos Reico y Japeto para colonizar, durante el Silúrico Superior, Avalonia y parte de Laurentia, extinguiéndose en dichas áreas antes de acabar el Silúrico. En su región de origen, sin embargo, el tronco principal de la subfamilia originó algunas nuevas especies a lo largo del Devónico Inferior. El taxón más moderno del grupo parece ser *Boucotiellina*, del Emsiense de China Meridional y Norte de España. El origen concreto de *Boucotiellina* y las modalidades de dispersión de sus especies entre China Meridional y España son todavía desconocidas.

Los Cyrtinopsinae aprovecharon igualmente la reducción, incluso la desaparición, de barreras oceánicas entre Gondwana y los paleocontinentes septentrionales para extenderse prácticamente por todo el mundo. *Megakozłowskiella*, el género ancestral de la subfamilia, apareció en el nordeste de Laurentia hacia el final del Silúrico y alcanzó, más tarde, Siberia, por una parte, y Australia y Nueva Zelanda, por la otra, extinguiéndose a fines del Emsiense. A su vez, *Cyrtinopsis* produjo varias especies a lo largo del Devónico Inferior y Medio en el norte de Gondwana, Baltica y Siberia y desapareció en el curso del Eifeliense Inferior. *Cyrtinopsis* originó en el área

bohémica una rama menor de vida efímera, *Jehlanaria*, durante el Praguense. *Megakozłowskiella* sería, a su vez, la fuente de *Plicocyrtinga*, género con especies conocidas en el Praguense y Emsiense Inferior de Alaska y de Bohemia.

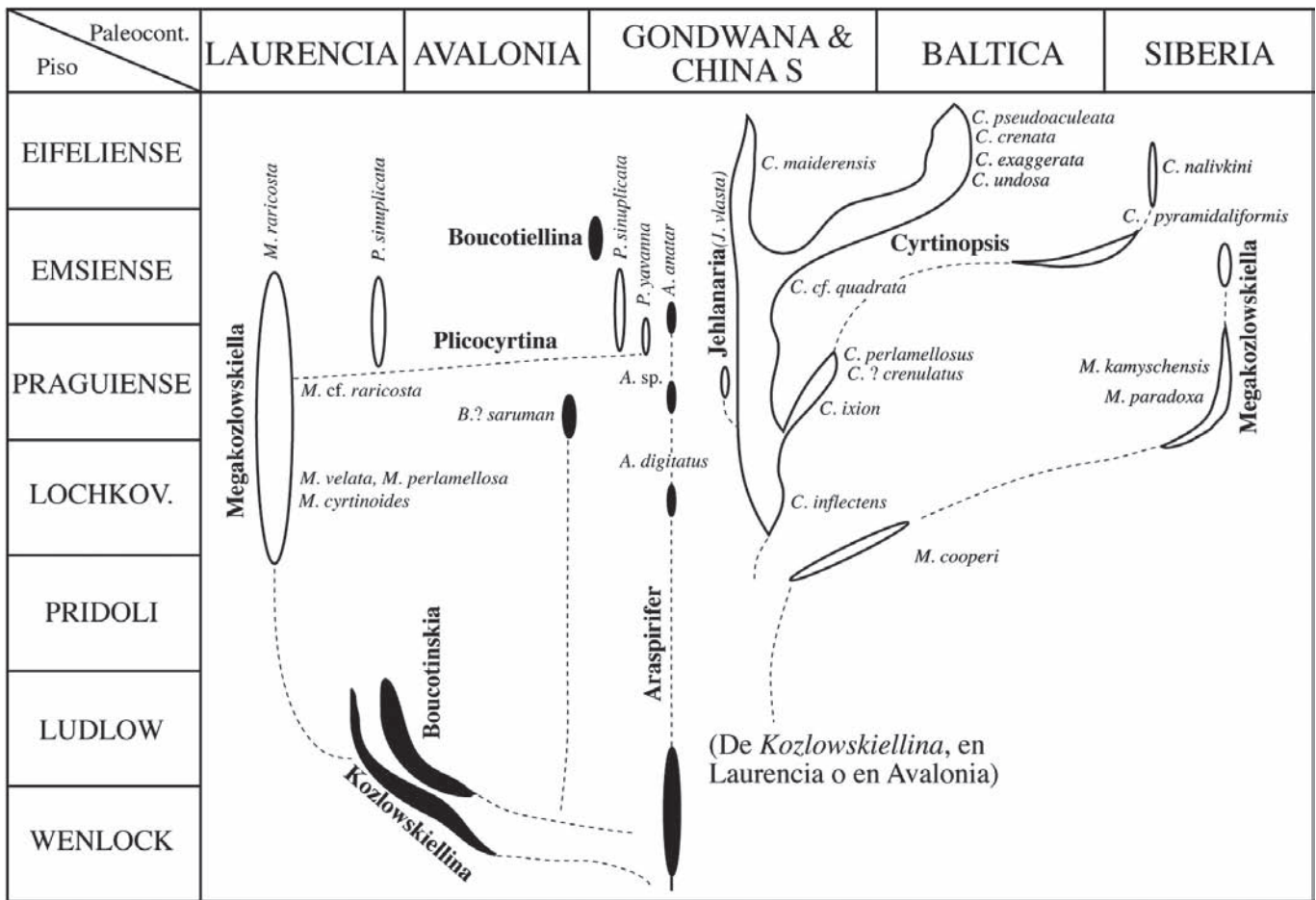
Palabras clave: Paleobiogeografía, Cyrtinopsidae, Silúrico y Devónico.

INTRODUCCIÓN

Determinar el origen y dispersión de las formas fósiles es un problema complejo que obliga a considerar simultáneamente factores paleogeográficos y paleoecológicos, y su expresión en secuencias temporales de taxones con relaciones de parentesco, evidenciadas en caracteres morfológicos compartidos y tendencias evolutivas particulares.

Algunas líneas filogenéticas están bien caracterizadas en el contexto referido, pero otras son más o menos enigmáticas y su conocimiento comporta numerosas lagunas.

Entre éstas últimas, se encuentra la Familia Cyrtinopsidae Wedekind, 1926 (Braquiópodos Espiriferidos Delthyridina). Dicho taxón comprendería dos subfamilias, Kozłowskiellinae Boucot, 1957a y Cyrtinopsinae Wedekind, 1926 (García-Alcalde, 2004), que se distribuyeron



- Taxones de la Subfamilia Cyrtinopsinae - *Taxa of the Subfamily Cyrtinopsinae*
- Taxones de la Subfamilia Kozłowskiellinae - *Taxa of the Subfamily Kozłowskiellinae*

Figura 1. Distribución paleobiogeográfica de Cyrtinopsidae y posibles relaciones filogenéticas de los géneros de la familia. En el Devónico se incluyen las especies mejor conocidas. Abreviaturas, Paleocont.: Paleocontinentes; Lochkov.: Lochkoviano; China S: China Meridional.

Paleobiogeographical distribution of the Cyrtinopsidae genera and possible phylogenetic relationships among them. In the Devonian the best known species are included. Abbreviations, Paleocont.: Paleocontinents; Lochkov.: Lochkovian, China S.: Southern China.

por casi todo el mundo durante el Silúrico y Devónico, y parecen representar sendos grados de desarrollo. El escalón basal estaría constituido por los Kozlowskiellininae, abundantes en el Silúrico Medio y Superior, con líneas prolongándose, eventualmente, hasta el Emsiense, mientras que el escalón superior abarcaría los géneros y especies de Cyrtinopsinae, de la parte final del Silúrico, pero abundantes sobre todo en el Devónico Inferior y Medio (Eifeliense) (Fig. 1).

PALEOBIOGEOGRAFÍA DE LOS CYRTINOPSIDAE

La Familia Cyrtinopsidae comprende un número reducido de géneros y especies, representadas habitualmente por pocos ejemplares en sus áreas de distribución. De acuerdo con García-Alcalde (2004), el taxón incluiría géneros caracterizados por la presencia de lamelas de crecimiento imbricantes, y apófisis cardinal y microornamentación microespinosa inexistentes o poco desarrollados.

Un detenido análisis bibliográfico y datos propios sobre el taxón más moderno de los Kozlowskiellininae, *Boucotiellina* García-Alcalde, 2004, nos permite, sin embargo, ofrecer, con carácter preliminar, algunas pinceladas de la paleobiogeografía del grupo.

Las condiciones dinámicas terrestres, en el período de existencia de la familia y la ubicación geográfica de sus taxones a lo largo del tiempo, favorecen la idea de que la expansión del grupo se realizó, sobre todo, por dispersión a través de corredores o filtros, más que por fenómenos vicariantes. En el curso de los procesos migratorios, sin embargo, la génesis de formas nuevas requeriría la existencia de condiciones de aislamiento donde pudieron intervenir fenómenos de fragmentación de hábitats de carácter vicariante. El acceso de formas gondwánicas hacia la cuenca apalachense de Norteamérica, y eventualmente hacia Nevada, a partir del Emsiense, se produjo, con frecuencia, por la ruta migratoria "afro-apalachense" (Brice *et al.*, 1997), sugerida por Oliver (1977) y Soto (1979). Pero en tiempos anteriores existió una ruta más directa, desde Meguma hacia la región de Gaspé, situada en el extremo septentrional de la referida cuenca apalachense (Boucot, 1960; Bouyx *et al.*, 1997; Brice *et al.*, 1997; García-Alcalde, 1999). Esta ruta sería un filtro bastante eficaz para las formas marinas debido a la existencia de importantes relieves desarrollados en el orógeno Acadiense y sólo permitiría el paso de unas pocas formas gondwánicas hacia el interior de Norteamérica y viceversa. Entre las que accederían a la cuenca Apalachense, se encontrarían, quizás, los antecesores kozlowskiellininos de *Megakozlowskiella* (Fig. 2 y 3). Un problema lo constituye, sin embargo, el que hasta el presente no se hayan descubierto fósiles de la Familia Cyrtinopsidae en Meguma (Brice *et al.*, 1997).

Por su parte, *Cyrtinopsis* podría haber colonizado Siberia siguiendo la vía peri-báltica sugerida por García-Alcalde (1999) extendiéndose luego hacia China Meridional (Fig. 3b).

El género de la familia con caracteres más primitivos parece ser *Araspirifer* Havlíček, 1987, acantonado en el territorio gondwánico de Bohemia desde el Wenlock hasta el Emsiense (Fig. 1). Pero hacia la misma época aparecieron, por lo menos, otras dos ramas distintas del tronco kozlowskiellinino, *Boucotinskia* Brunton & Cocks, 1967 y *Kozlowskiellina* Boucot, 1958, con características igualmente muy generalizadas, cuyas especies se distribuyeron a lo largo de Avalonia y del Este de Norteamérica (Gran Bretaña, isla de Gotland, en Suecia, y estado de Nueva York) (Fig. 1 y 2) (Boucot, 1957a; Krans, 1969, 1973; Bassett & Cocks, 1974). Todas estas formas, poseen placas dentales libres, bien desarrolladas, carecen de septo medio o lo tienen apenas indicado, y la apófisis cardinal falta o es muy simple. De acuerdo con la distribución geográfica que presentan, el centro de origen de todo el linaje cirtinopsido podría encontrarse tanto en Bohemia como en Avalonia pero, en cualquier caso, la dispersión posterior del grupo tiende a apoyar la idea de que, a partir del Wenlock, los antiguos brazos marinos Japeto y Reico (Fig. 2a-b), entre Laurencia y Báltica y entre Báltica y Gondwana, respectivamente, no representarían ya barreras ecológicas insalvables para los organismos bentónicos.

Del grupo cirtinopsido basal surgieron, a fines del Silúrico, los primeros taxones de Cyrtinopsinae: *Cyrtinopsis* Scupin, 1896, en el saliente bohémico de Gondwana y *Megakozlowskiella* Boucot, 1957a, en el extremo septentrional de la cuenca Apalachense de Laurencia (Fig. 2b). Ambos géneros tienen septo medio ventral muy fuerte y muestran una tendencia clara a la pérdida de las placas dentales con formación de una cavidad espondiliar en *Megakozlowskiella* o de un verdadero espondilio, perforado por el septo medio, en *Cyrtinopsis* (Krans, 1971). La desaparición o reducción de las barreras oceánicas entre Gondwana y los paleocontinentes septentrionales durante el Devónico Inferior (Fig. 3a-b), permitió también la amplia dispersión de ambas formas. *Megakozlowskiella* se expandió por Laurencia durante el Devónico Inferior, alcanzando ya, en el Lochkoviense, Siberia, Australia y Nueva Zelanda (Gill, 1952; Krans, 1969, 1971, 1973; Boucot, 1957a; Lenz & Johnson, 1985; Talent *et al.*, 2001) (Fig. 1 y 3).

Un problema importante lo plantea la especie *Kozlowskiellina baldisi* Levy & Nullo, 1972, del Devónico Inferior (Praguiense?-Emsiense Inferior?) de la Formación Talacasto, en Argentina. La figuración original de la especie muestra que pertenece, casi con toda seguridad, al género *Megakozlowskiella*. Sin embargo, ni la especie ni el género se citan entre las formas propias de la Fm. Talacasto en las recopilaciones recientes de Herrera (1993, 1995). También resulta sorprendente que un elemento propio de las regiones peri-ecuatoriales de casi todo el mun-

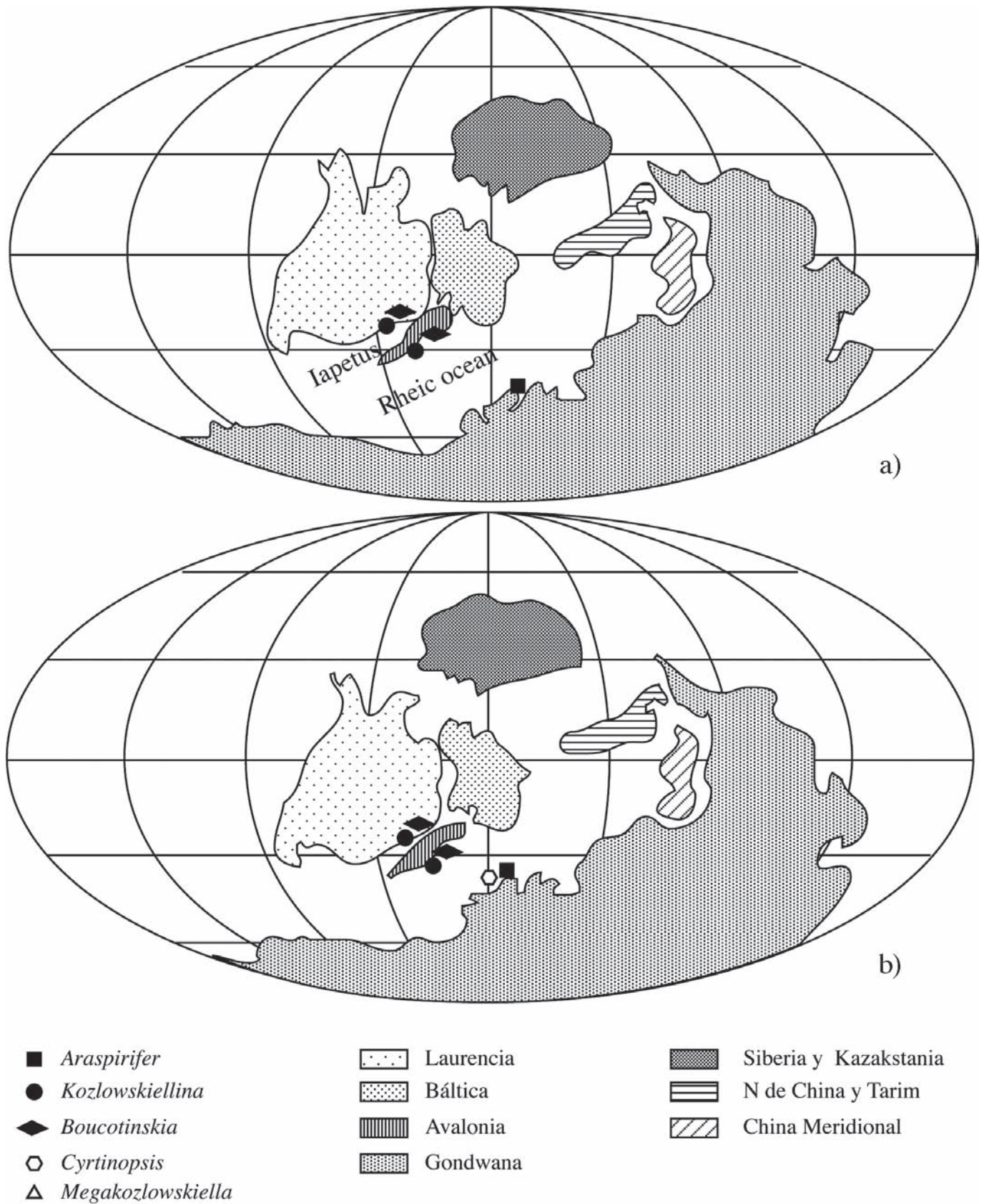


Figura 2. Paleobiogeografía de los géneros de la Familia Cyrtinopsidae (mapas paleogeográficos basados en Scotese & McKerrow, 1990): **a**, Medios del Silúrico (Wenlock). **b**, Finales del Silúrico (Ludlow-Prídoli).
Paleobiogeography of the genera of Cyrtinopsidae (paleogeographic maps based in Scotese & McKerrow, 1990): a, Mid Silurian (Wenlock). b, End of Silurian (Ludlow-Prídoli).

do, colonizase durante el Emsiense el ámbito facial malviniano-africano, situado probablemente muy próximo al polo austral de la época.

Cyrtinopsis se encuentra durante el Lochkoviense, sólo en Gondwana septentrional (Fig. 1, 2b y 3a). Pero, en el curso del Praguense, llegó a alcanzar, igual que *Megakozłowskiella*, incluso Siberia (Salair y Altai; Gratsianova *et al.*, 1960; Kulkov, 1963; Rzhonsnitskaya, 1952; Gratsianova, 1967; Brice, 2000) (Fig. 1 y 3b). *Megakozłowskiella* se extinguió por todas partes hacia el Emsiense, pero *Cyrtinopsis* continuó su existencia hasta el Devónico Medio, mostrando una amplia distribución y elevada diversidad durante el Eifeliense (con varias especies en Báltica, Gondwana, China Meridional y, posiblemente también, en Siberia; Rzhonsnitskaya, 1952; Boucot, 1957b; Drot, 1964; Struve, 1965; Bublichenko, 1974; Su, 1976) (Fig. 1).

Una importante ramificación de *Megakozłowskiella* la representa *Plicocyrtina* Havlíček, 1956, con seno ventral costado y espondilio incipiente, conocido del Praguense al Emsiense Inferior del Yukon, en Alaska y Bohemia (Havlíček, 1956; Lenz, 1972; Perry, 1984; Havlíček & Vaněk, 1998) (Fig. 1). El supuesto origen de *Plicocyrtina* y su distribución parecen abonar la idea de que las especies del género recolonizarían el norte de Gondwana, procedentes de Laurencia (Fig. 3b). Por su parte, *Cyrtinopsis* originaría *Jehlanaria* Havlíček & Vaněk, 1998 (conocido sólo por su especie-tipo, *J. vlasta* Havlíček & Vaněk, 1998, del Praguense de Bohemia) (Fig. 1 y 3b), con espondilio no perforado por el septo medio.

La idea de Talent *et al.* (2001) de que *Cyrtinopsis* evolucionaría de *Plicocyrtina* no parece bien substanciada, ni por las edades ni por las características morfológicas de ambos, y arrancarían de la determinación como *Plicocyrtina* de formas australianas y neozelandesas del Lochkoviense superior y Praguense (*Cyrtinopsis cooperi* Gill, 1952). Dichas formas, se alejan de *Plicocyrtina* en la ausencia del pliegue medio sinal que da nombre al taxón. La morfología del interior de la valva ventral y el aspecto externo de la especie referida, son, más bien, propias de *Megakozłowskiella*, donde el mismo Talent (1963) y otros autores (Lenz & Johnson, 1985) la incluyeron anteriormente, lo que tendería a apoyar la ramificación de *Plicocyrtina* a partir de *Megakozłowskiella*, que en este trabajo se acepta, sugerida hace tiempo por Boucot (1975).

Boucotiellina comprende, por ahora, sólo dos especies. La especie-tipo, *B. ezquerrai* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850), del Emsiense Superior de la Cordillera Cantábrica, en el norte de España, pertenece a una biocenosis propia de mares cálidos tropicales, no muy alejados del paleo-ecuador (García-Alcalde, 1995) donde proliferaron las faunas conchíferas con numerosas formas endémicas. Dicha biocenosis pertenecería a la Asociación Bentónica BA3 de Boucot (1975). Datos precisos sobre la paleoecología de la biocenosis fueron aportados por Alvarez & Brime (1982, 1990) y Alvarez (1990). La especie china, *B.*

acuta (Su, 1976), del Emsiense, por su parte, habitó también el área tropical, pero desconocemos los detalles de su paleoecología.

Boucotiellina plantea un problema especial dentro de la Familia Cyrtinopsidae. El taxón posee la morfología interna de *Kozłowskiellina* (donde fueron incluidas anteriormente sus especies por diferentes autores; Vandercammen & Krans, 1964; Su, 1976), con placas dentales libres, bien desarrolladas, un menudo septo ventral y proceso cardinal bilobulado, muy simple (Fig. 4). Sin embargo, el género muestra rasgos originales como costillas, seno y pliegue medio dorsal muy agudos así como microornamentación microespinosa (Fig. 5). Pero si el grupo ancestral de *Boucotiellina* hubiera sido *Kozłowskiellina*, existiría un largo período intermedio, de más de 15 millones de años (desde el Silúrico Superior al Emsiense), sin conexiones conocidas entre ambos taxones (Fig. 1). Los demás géneros de la Subfamilia Kozłowskiellinae, con representación en el Devónico, *Araspirifer* y *Boucotinskia*, difieren de *Boucotiellina* en importantes aspectos, tales como la posesión de cubierta deltidial, carencia de septo medio ventral, presencia de interárea ventral diferenciada, apófisis cardinal generalmente inexistente y falta de microornamentación microespinosa, por lo que no parecen candidatos plausibles como antecesores de éste. Por otro lado, tampoco se conocen formas de *Boucotiellina* a lo largo del área gondwánica, entre el norte del paleo-continente (Península Ibérica) y China Meridional, que pudiesen enlazar los extremos de la aparente distribución del género (Fig. 3b).

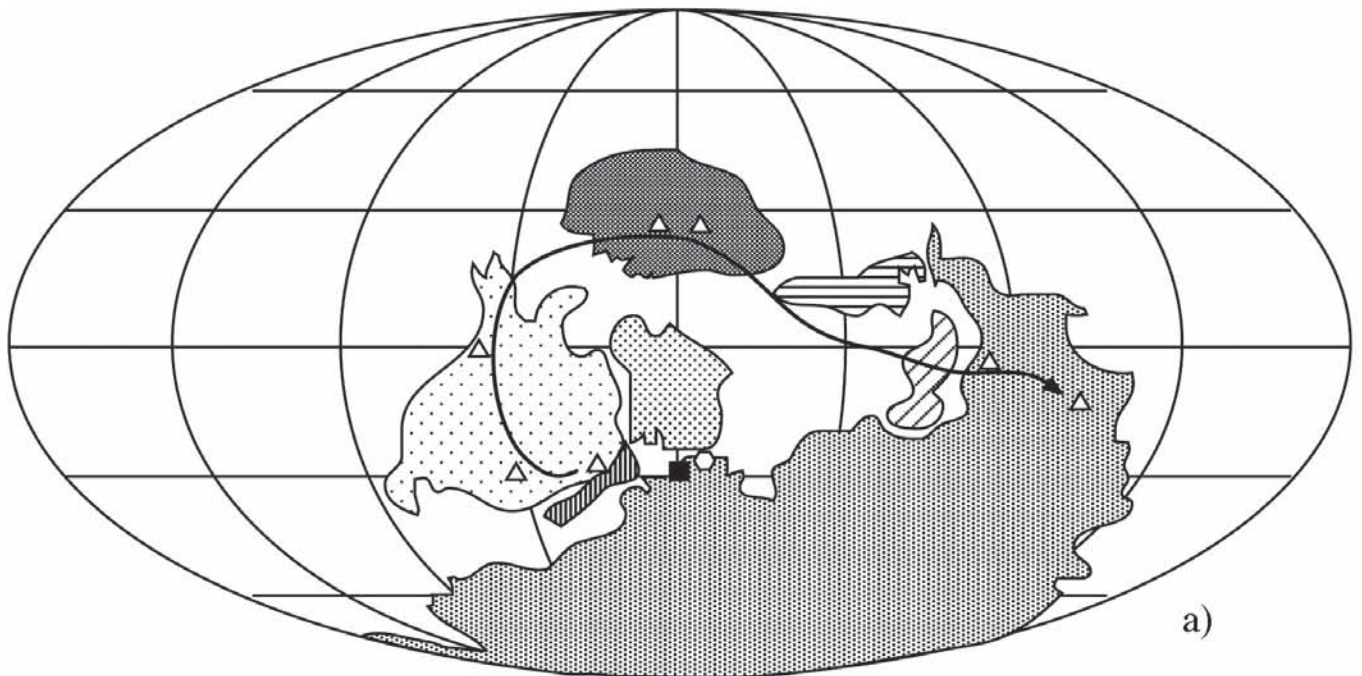
Los aspectos señalados llevan a concluir que aunque *Boucotiellina* podría ser el brote más moderno de la rama kozłowskiellina de los Cyrtinopsidae, por el momento se desconoce su origen y la modalidad de dispersión paleobiogeográfica.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha desarrollado en el marco del Proyecto "Origen de la Paleontología Asturiana. La Fauna del área de Ferroñes", de la Universidad de Oviedo y del IGCP 499, "*Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate*". Todo mi agradecimiento a los revisores del artículo, Drs. Miguel V. Pardo Alonso y Peter Carls, por su importante contribución a la mejora formal del texto.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvarez, F. 1990. Devonian Athyrid brachiopods from the Cantabrian Zone (NW Spain). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **11**, 1-311.
- Alvarez, F. & Brime, C. 1982. Aportaciones al conocimiento de las condiciones de formación de algunos depósitos fosilíferos del Devónico Cantábrico. *Trabajos de Geología de la Universidad de Oviedo*, **12**, 153-157.



a)



b)

- | | |
|----------------------------|--|
| ■ <i>Araspirifer</i> | ▤ (dotted) Laurencia |
| ● <i>Kozłowskiellina</i> | ▥ (dotted) Báltica |
| ◆ <i>Boucotinskia</i> | ▧ (vertical lines) Avalonia |
| ★ <i>Boucotiellina</i> | ▨ (horizontal lines) Gondwana |
| ▽ <i>Plicocyrtina</i> | ▩ (diagonal lines) Siberia & Kazakstania |
| ⬠ <i>Jehlanaria</i> | ▫ (horizontal lines) China Septentrional y Tarim |
| ○ <i>Cyrtinopsis</i> | ▬ (diagonal lines) China Meridional |
| △ <i>Megakozłowskiella</i> | |
-
- | | |
|-----------------|---------------------------------------|
| → (solid wavy) | Migración de <i>Megakozłowskiella</i> |
| → (dotted wavy) | Migración de <i>Cyrtinopsis</i> |
| → (dashed wavy) | Migración de <i>Plicocyrtina</i> |
| → (solid wavy) | Migración de <i>Boucotiellina</i> |

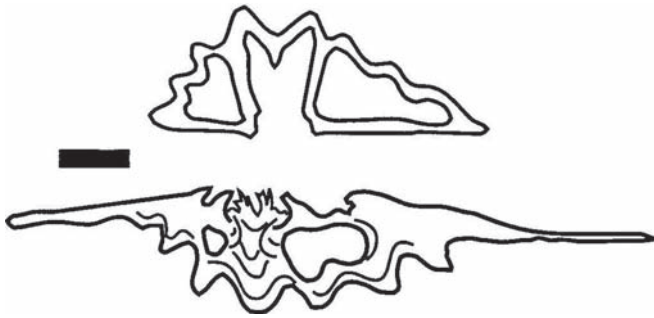


Figura 4. Sección transversal de un ejemplar de *Boucotiellina ezquerrai* (Verneuil, in Prado & Verneuil, 1850), a 1,4 mm del ápice ventral, mostrando las placas dentales bien desarrolladas, el pequeño septo medio ventral y la apófisis cardinal rudimentaria. Barra horizontal: 1 mm (reproducido de García-Alcalde, 2004, con autorización del Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique).

Serial transversal section of a specimen of Boucotiellina ezquerrai (Verneuil, in Prado & Verneuil, 1850), to 1.4 mm from the ventral apex, showing the well developed dental plates, the small ventral median septum and the very simple cardinal process. Horizontal bar: 1 mm (reproduced from García-Alcalde, 2004, authorized by the Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique).

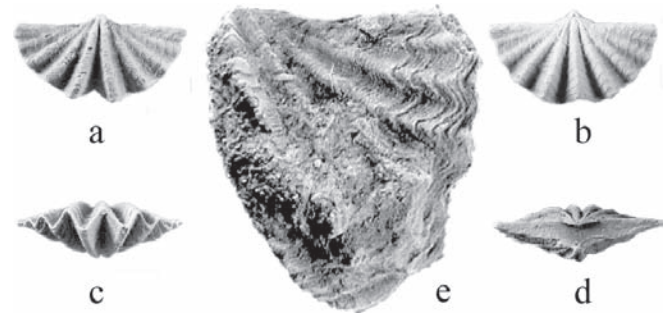


Figura 5. *Boucotiellina ezquerrai* (Verneuil, in Prado & Verneuil, 1850), DPO 34348. **a-d**, Vistas ventral, dorsal, anterior y posterior, mostrando costillas y espacios intercostales muy agudos, x2. **e**, Valva ventral fragmentaria, DPO 34499 mostrando la micro-ornamentación micro-espinosa, x4.

Boucotiellina ezquerrai (Verneuil, in Prado & Verneuil, 1850), DPO 34348. **a-d**, Ventral, dorsal, anterior, and posterior views, showing the sharp angular ribs and similar interspaces, x2. **e**, fragmentary ventral valve, DPO 34499, showing the microspinose micro-ornamentation. x4.

- Alvarez, F. & Brime, C. 1990. Reencuentro con los "fósiles de Sabero". *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*, Madrid, 13-22.
- Bassett, M.G. & Cocks, L.R.M. 1974. A review of Silurian brachiopods from Gotland. *Fossils and Strata*, **3**, 1-56.
- Boucot, A.J. 1957a. Revision of some Silurian and early Devonian spiriferid genera and erection of Kozlowskiellinae, new subfamily. *Senckenbergiana lethaea*, **38**, 311-334.
- Boucot, A.J. 1957b. A Devonian brachiopod, *Cyrtinopsis*, redescribed. *Senckenbergiana lethaea*, **38**, 37-48.
- Boucot, A.J. 1958. *Kozlowskiellina*, new name for *Kozlowskiella* Boucot, 1957. *Journal of Paleontology*, **32**, 1031.
- Boucot, A.J. 1960. Implication of Rhenish Lower Devonian brachiopods from Nova Scotia. *21 Congrès Géologique International*, **12**, 129-137.
- Boucot, A.J. 1975. Evolution and extinction rate controls. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, **1**, Elsevier, 1-427.
- Bouyx, E., Blaise, J., Brice, D., Dégardin, J.M., Goujet, D., Gourvenec, R., Le Menn, J., Lardeux, H., Morzadec, P. & Paris, F. 1997. Biostratigraphie et paléobiogéographie du Siluro-Dévonien de la zone de Meguma (Nouvelle Écosse, Canada). *Canadian Journal of Earth Sciences*, **34**, 1295-1309.
- Brice, D. 2000. Brachiopodes du Silurien supérieur et du Dévonien inférieur (Praguien probable) de Khemis n'Ga (region de Safi), Maroc. *Travaux Institut Sciences Rabat, Séries Géologie & Géographie Physique*, **20**, 11-24.
- Brice, D., Gourvenec, R. & Bouyx, E. 1997. Les brachiopodes dévoniens de la Zone de Meguma (Nouvelle-Ecosse, Canada) et les relations entre le Royaume du Vieux Monde et la province Appalachienne. *Geobios*, M.S., **20**, 75-78.
- Brunton, C.H.C. & Cocks, L.R.M. 1967. Proposed suppression under the plenary power of three species names of brachiopods erected by Linnaeus (1758). Z.N. (S.) 1810. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **24**, 297-300.
- Bublichenko, N.L. 1974. Brachiopode srednego i verchnego Devona Rudnogo Altaya. *Izdatel'stvo Nauka Kazakhskoi SSR. Alma-Ata*, 1-169.
- Drot, J. 1964. Rhynchonelloidea et spiriferoidea Siluro-Dévonien du Maroc pré-saharien. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **178**, 1-286.
- García-Alcalde, J.L. 1995. L'évolution paléobiogéographique pré-varisque de la Zone Cantabrique septentrionale (Espagne). *Revista Española de Paleontología*, **10**, 9-29.

Figura 3. Paleobiogeografía de los géneros de la Familia Cyrtinopsidae (mapas paleogeográficos basados en Scotese & McKerrow, 1990). **a**, Comienzos del Devónico (Lochkoviense); **b**, Praguense-Eifeliense. *Paleobiogeography of the genera of Cyrtinopsidae* (paleogeographic maps based in Scotese & McKerrow, 1990). **a**, Earliest Devonian (Lochkovian). **b**, Pragian to Eifelian.

- García-Alcalde, J.L. 1999. Paleogeography of Spanish lower Devonian Rhynchonellids. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **37**, 543-545.
- García-Alcalde, J.L. 2004. Lower Devonian Delthyridoidea (Brachiopoda, Delthyridinae) of the Cantabrian Mountains (N Spain). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **74**, 9-38.
- Gill, E.D. 1952. Palaeogeography of the Australian-New Zealand region in Lower Devonian time. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*, **80**, 171-185.
- Gratsianova, R.T., Zinchenko, V.G. & Kulkov, N.P. 1960. Tip Brachiopoda. Plechenogie. V.Kh. Biostratigrafiya Paleozoi Sayno-Altayskoi Gornoi oblasti. T.II. *Izdatel'stvo Novosibirsk, Sniiggims*, 422-480.
- Gratsianova, R.T., 1967. Brachiopody i stratigrafiya Nichnego Devona Gornogo Altaya. *Izdatel'stvo "Nauka", Sibirskoe otdelenie. Instituti Geologii i Geofiziki*, 1-160.
- Havlíček, V. 1956. The brachiopods of the Branik and Hlubocepy Limestones in the immediate vicinity of Prague. *Sbornik Ústředního ústavu geologického*, **22**, 1-131.
- Havlíček, V. 1987. New genera of Silurian brachiopods. *Věstník Ústředního ústavu geologického*, **62**, 239-244.
- Havlíček, V. & Vaněk, J. 1998. Pragian brachiopods, trilobites, and principal biofacies in the Prague Basin (Lower Devonian, Bohemia). *Sbornik Geologických ved, Paleontologie*, **34**, 27-109.
- Herrera, Z.A. 1993. Nuevas precisiones sobre la edad de la Formación Talacasto (Precordillera Argentina) en base a su fauna de braquiópodos. *Actas XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, **2**, 289-295.
- Herrera, Z.A. 1995. The Lower Devonian Chonetoid brachiopods from the Argentine Precordillera. *Documents du Laboratoire Géologique de Lyon*, **136**, 101-147.
- Krans, T.F. 1969. Morphological observations on *Kozłowskiellina* (Spiriferida). *Leidse Geologische Mededelingen*, **44**, 265-307.
- Krans, T.F. 1971. The relation between the genera *Cyrtinopsis* Scupin, 1896 and *Kozłowskiellina* Boucot, 1957. *Leidse Geologische Mededelingen*, **4**, 99-113.
- Krans, T.F. 1973. On the phylogenetic position of the genus *Boucotinskia* Brunton and Cocks, 1967 (Spiriferida). *Leidse Geologische Mededelingen*, **49**, 277-283.
- Kulkov, N.P. 1963. Brachiopody solovikhinskikh sloev'stnichnego Devona Gornogo Altaya. *Izdatel'stvo "Nauka", Sibirskoe otdelenie, Akademii Nauk SSSR*, 1-131.
- Lenz, A.C. 1972. *Plicocyrtina* and *Plicoplasia* (Brachiopoda) from the Lower Devonian of the northern Canadian Cordillera. *Journal of Paleontology*, **46**, 99-103.
- Lenz, A.C. & Johnson, B.D. 1985. Brachiopods of the Garra Formation (Lower Devonian), Wellington Area, New South Wales, Australia: Rhynchonellida, Spiriferida, Tebratulida. *Palaeontographica, A*, **188**, 71-104.
- Levy, R. & Nullo, F.E. 1972. Spiriferidos Devónicos de Argentina 1. *Ambocoelia y Kozłowskiellina. Ameghiniana*, **9**, 45-58.
- Oliver, W.A. 1977. Biogeography of late Silurian and Devonian rugose corals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **22**, 85-135.
- Perry, D.G. 1984. Brachiopoda and biostratigraphy of the Silurian-Devonian Delorme Formation in the District of Mackenzie, the Yukon. *Life Science Contributions, Royal Ontario Museum*, **138**, 1-243.
- Prado, C. de & Verneuil, E. de 1850. Note géologique sur les terrains de Sabero et de ses environs dans les montagnes de Léon (Espagne) (C. de Prado), suivie d'une description des fossiles de ces terrains (E. de Verneuil). *Bulletin Société Géologique de France*, ser. 2, **7**, 137-186.
- Rzhonsnitskaya, M.A. 1952. Spiriferidy Devonskikh otlochenii Okkrani Kuznetskogo basseina. *Trudy Vseofz'nogo Nauchno-Issledovatel'skogo Geologicheskogo Instituta (VSEGEI)*, 1-232.
- Scupin, H., 1896. Versuch einer Classification der Gattung *Spirifer*. *Neues Jahrbuch Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **2**, 239-248.
- Soto, F. 1979. Considérations paléobiogéographiques sur les Streptelasmatina (Coelenterata, Rugosa) solitaires du Dévonien des Monts Cantabriques (NW de l'Espagne). *Geobios*, **12**, 399-409.
- Struve, W. 1965. Beiträge zur Kenntnis devonischer Brachiopoden, 13: Zur Morphologie, Biochronologie und Phylogenie der mitteleuropäisch-nordafrikanischen *Cyrtinopsis*-Arten (Spiriferacea). In: *Das Mitteldevon des Rheinischen Schiefergebirges. Ein Symposium, Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen*, **9**, 7-50.
- Su Yang-Zheng 1976. Cambrian-Devonian Brachiopoda (en chino). *Paleontological Atlas of North China, Nei Mongol volume, 1* (Geological Bureau Nei Mongol Autonomous Region & Northeast Institute Geological Sciences), 159-227.
- Talent, J.A. 1963. The Devonian of the Mitchell and Wentworth rivers. *Geological Survey Victoria*, **24**, 1-117.
- Talent, J.A., Gratsianova, R.T. & Yolkin, E.A. 2001. Latest Silurian (Pridoli) to middle Devonian (Givetian) of the Asia-Australia hemisphere: rationalization of brachiopod taxa and faunal lists; stratigraphic correlation chart. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, CFS*, **236**, 1-221.
- Vandercammen, A. & Krans, T.F. 1974. Révision de quelques types de Spiriferidae d'Espagne. *Bulletin Institut royal Sciences naturelles Belgique*, **40**, 1-40.
- Wedekind, R. 1926. Die Devonische Formation. In: Salomon, W.A. *Grundzüge der Geologie*, **2**, *Erdgeschichte*, 194-226.

Manuscrito recibido: 10 de Octubre, 2004

Manuscrito aceptado: 1 de Octubre, 2005