



Los Peces Devónicos del Macizo de Floresta (Boyacá, Colombia). Consideraciones taxonómicas, bioestratigráficas, biogeográficas y ambientales.

PHILIPPE JANVIER

URA 12 du CNRS, Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle,
8 rue Buffon, 75005 Paris, Francia.

CARLOS VILLARROEL A.

Departamento de Geociencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

JANVIER, P. & VILLARROEL, C. (1998): Los Peces Devónicos del Macizo de Floresta (Boyacá, Colombia). Consideraciones taxonómicas, bioestratigráficas, biogeográficas y ambientales.- GEOLOGIA COLOMBIANA, 23, pgs. 3-18, 13 Figs., Santafé de Bogotá.

Resumen: Se reporta la presencia de restos de peces devónicos en las Formaciones Floresta (Emsiano-Eifeliano) y Cuche (Frasniano ?) del Macizo de Floresta (Boyacá). El material de la primera unidad está asociado a invertebrados marinos y es referido a un Artrodiro indeterminado, probablemente un renanido. En la Formación Cuche, del Devónico Superior, ocurren varias localidades con peces, las que han proporcionado un Acantodio, un Condrictio (*Antarctilamna* ? sp.), Placoderms (*Bothriolepis* sp., *Asterolepis* sp. y un Artrodiro indeterminado), un Actinopterigio "Stegotaquélido", y tres Sarcopterygios (una forma cubierta de cosmina que tentativamente se refiere a un Osteolepidido, el Poroleiforme *Holptychius* sp., y el Rizodóntido *Strepsodus* ? sp.). La fauna de la Formación Cuche sugiere una edad Frasniana Tardía. Por la presencia de *Asterolepis* y *Holptychius* existe una sorprendente similitud con las faunas devónicas de vertebrados encontrados en las "Old Red Sandstone" de Europa y Norteamérica, aunque la presencia del Condrictio *Antarctilamna* le confiere un "sello" Gondwánico. La mezcla Euroamericana y Gondwánica de taxones sugiere un estrecho lazo geográfico entre Euroamérica y el norte de Sur América en tiempos del Devónico Superior.

Palabras Claves : Devónico, Colombia, Boyacá, Formación Floresta, Formación Cuche, Paleontología, Estratigrafía, Vertebrados, Placoderms, Osteictios.

Abstract: Fish remains are recorded from the Emsian-Eifelian Floresta Formation and the Late Devonian (? Frasnian) Cuche Formation of Boyaca, Colombia. The material from the Floresta Formation is associated to marine invertebrates and is referred to an indetermined arthrodire and probably a rhenanid. Several fish localities occur in the Late Devonian Cuche Formation. They have yielded an acanthodian, a chondrichthyan (*Antarctilamna*? sp.), placoderms (*Bothriolepis* sp., *Asterolepis*? sp. and an indetermined arthrodire), a stegotrichelid actinopterygian, and three sarcopterygians (a cosmine-covered form tentatively referred to an osteolepidid, the poroleiform *Holptychius* sp., and the rhizodontid *Strepsodus*? sp.). This fish fauna of the Cuche Formation suggests a Late Frasnian age. By the presence of *Asterolepis* and *Holptychius*, it is surprisingly similar to the Late Devonian vertebrate faunas found in the Old Red Sandstone of Europe and North America, although the presence of the chondrichthyan *Antarctilamna* can be regarded as a Gondwanan 'signature'. Such a mixture of Euramerican and Gondwana taxa suggests close geographical links between Euramerica and northern South America in Late Devonian times.

Key Words: Devonian, Colombia, Boyacá, Floresta Formation, Cuche Formation, Paleontology, Stratigraphy, Vertebrates, Placoderms, Osteichthyes.

INTRODUCCIÓN

Las investigaciones sobre los peces paleozoicos -devónicos en particular- se iniciaron a comienzos del siglo XIX con los trabajos del paleontólogo suizo Louis Agassiz (1807-1873). Estas investigaciones adquirieron

rápida importancia con el desarrollo de las teorías evolucionistas a lo largo de la segunda mitad del siglo XIX, en particular con los trabajos de T. H. Huxley y de E. D. Cope, dos paleontólogos que han buscado ubicar los peces paleozoicos en la filogenia de los vertebrados. En este período, las investigaciones se circunscribían a los yaci-

mientos silúricos y devónicos de Gran Bretaña, países Bálticos, Rusia y el este de Norteamérica. En el siglo XX, los estudios se extendieron a todas las regiones del mundo, con el descubrimiento de yacimientos especialmente ricos en el Ártico, en Australia y en China.

La expansión de las investigaciones sobre los peces siluro-devónicos a regiones diferentes de Europa y Norteamérica han, además, permitido el descubrimiento de grupos nuevos, como los Galeáspidos de China o los Pituriáspidos de Australia. Estos taxones nuevos han permitido no sólo comprender las primeras etapas de la evolución de los vertebrados, sino también reconstruir la filogenia del grupo.

Pero, para geólogos y bioestratígrafos, estos peces representaban igualmente un elemento nuevo, especialmente apreciado a medida que se desarrollaban las investigaciones sobre la tectónica de placas. En efecto, la mayor parte de las especies de peces siluro-devónicos, bien que marinos, estaban restringidos a ambientes marginales (lagunas, deltas) y se encontraban en facies generalmente siliciclásticas del tipo de las "Old Red Sandstone" de Escocia, muy pobres en invertebrados, circunstancia que los convertía en los únicos elementos con posibilidades de datación. Al cabo de una decena de años, sobre la base de este tipo de material fue posible establecer escalas estratigráficas bastante precisas, hecho que permitió plantear correlaciones cuya precisión casi equiparaba la de aquellas que se obtenían con los grupos de invertebrados de buena resolución bioestratigráfica.

Por otra parte, en razón de su hábitat costero, la mayor parte de estos peces siluro-devónicos son buenos indicadores biogeográficos, ya que presentan un endemismo muy marcado, como es el caso de los Galeáspidos de China y de Vietnam, por lo que son especialmente útiles en períodos, como el Paleozoico antiguo, donde los datos geofísicos (paleomagnetismo) confiables son escasos. La contribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica de los peces paleozoicos ha sido muy bien sintetizada por LONG (1993).

Este doble interés, bioestratigráfico y paleobiogeográfico, de los peces siluro-devónicos ha incentivado grandemente las investigaciones de campo en regiones en las que sólo se conocían algunos indicios. Este fue el caso, a lo largo del último decenio, de las regiones árticas (Siberia oriental), sudeste de Asia (China, Vietnam), Oriente Medio y África austral. Los trabajos de campo han proporcionado material nuevo, portador de abundante información paleobiogeográfica. Curiosamente, Sudamérica ha sido el último continente en el que se han adelantado tales inves-

tigaciones. La razón quizás radique en la pobreza de indicios seguros, con excepción de vagas menciones en el Devónico de Brasil, en las Islas Malvinas, en Argentina y en Bolivia, en el lapso comprendido entre los inicios de siglo y 1960 (véase la historia en LELIÈVRE *et al.* 1993). Las primeras descripciones detalladas corresponden a restos de Condriictios del Devónico Medio (Formaciones Belén y Sicasica), de la región de La Paz, Bolivia (JANVIER 1976). Las primeras investigaciones de campo, especialmente consagradas a los peces paleozoicos, fueron muy fructíferas y dieron como resultado numerosas publicaciones relacionadas no solamente con faunas devónicas, sino también silúricas y ordovícicas (JANVIER 1978, 1987, 1992; JANVIER & DINGERKUS 1991; JANVIER & SUÁREZ-RIGLOS 1986, 1989; GOUJET *et al.* 1984, 1985, 1993; DÍAZ-MARTÍNEZ *et al.* 1996, GAGNIER 1992, 1993 a, b; GOUJET *et al.* 1993; GAGNIER & BLIECK 1992; GAGNIER *et al.* 1986, 1988, 1989; BLIECK *et al.* 1996). Los hallazgos de peces paleozoicos en Bolivia despertaron el interés de los investigadores de países vecinos, que no tardaron en dar a conocer los primeros indicios, por ejemplo en Brasil (JANVIER & MELO 1987, 1988, 1992), en Argentina (ALBANESE *et al.* 1995) y en Venezuela (THÉRY 1982, YOUNG 1993).

En lo que concierne a Colombia, las primeras referencias de peces devónicos en la Formación Cuche se deben a MOJICA & VILLARROEL (1984); sin embargo, son los trabajos de campo, que adelantamos en 1996, los que han permitido colectar abundante material identificable. En este entendido, en el presente artículo se reportan de forma sucinta tales hallazgos, así como se establecen sus implicaciones bioestratigráficas y paleobiogeográficas. Una descripción más detallada del material será publicada por JANVIER & VILLARROEL (en prensa).

MARCO GEOLOGICO

El Macizo de Floresta constituye un anticlinorio que se emplaza en el sector central de la Cordillera Oriental, en el departamento de Boyacá (Fig. 1). Su núcleo, dispuesto según una dirección NNE-SSW, está constituido por metamorfitas, referidas a la Formación Silgará, y granitos de 471 ± 22 M.a. (INGEOMINAS 1986), lo que permite referir las primeras al Precámbrico? - Cámbrico?. Sobre este complejo ígneo-metamórfico se depositan, luego de una discordancia, rocas marinas y continentales paleozoicas, correspondientes a las Formaciones El Tibet, Floresta y Cuche (Fig. 2), que, de acuerdo con datos disponibles, extienden sus edades desde el Devónico Inferior Tardío (Emsiano) hasta el Devónico Superior Temprano (Frasniano Tardío), como lo han establecido CASTER (1939), ROYO Y GÓMEZ (1942), MORALES (1965), MOJICA & VILLARROEL (1984), BARRETT (1985, 1988), GRÖSSLER & PRÖSSL (1994)

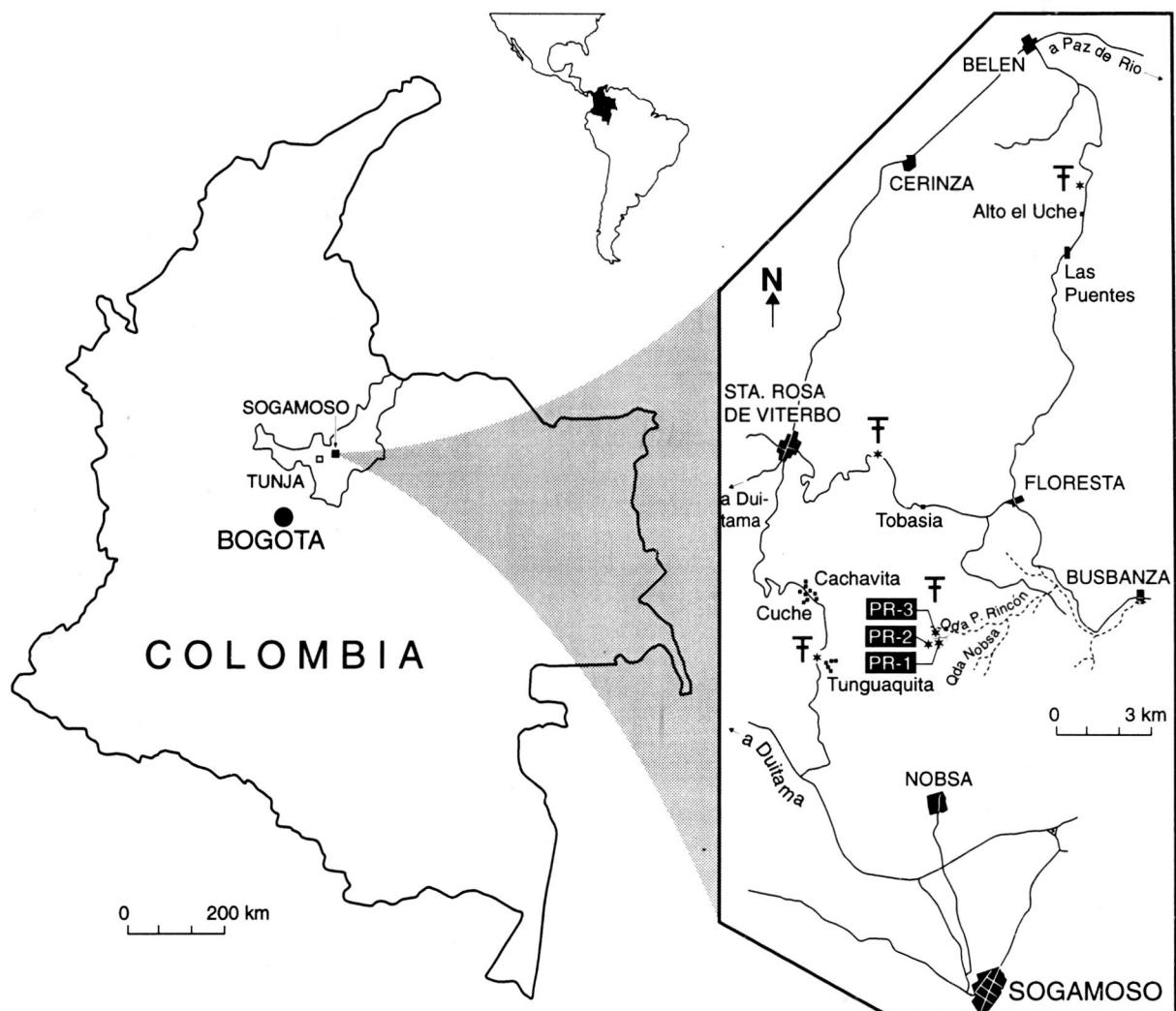


Fig. 1. Mapa de localización de los yacimientos de peces devónicos en las Formaciones Floresta y Cuche. PR-1 a PR-3 indican tres lentes fosilíferos del yacimiento de Potrero Rincón.

JANVIER & VILLARROEL (en prensa).

A la secuencia paleozoica, así como al complejo ígneo - metamórfico, se sobrepone con discordancia angular, ocasionada por fases de la Orogenia Hercínica (CEDIEL 1972), la Formación Girón, compuesta esencialmente por conglomerados y areniscas continentales rojo-violáceos, de posible edad cretácica, ya que infrayace en aparente conformidad a la hauriviana Formación Tibasosa, que marca el inicio de la transgresión marina cretácica en la región, y que está representada por una espesa secuencia limo-arcillosa, arenosa y calcárea. La secuencia cretácica, junto a la terciaria (de edad Paleogen), aflora a ambos lados del núcleo cristalino-paleozoico, y está afectada por

dos grandes fallas (Boyacá, al NW, y Soapaga, al SE), que delimitan el Macizo de Floresta (MOJICA & VILLARROEL 1984 ; KAMMER 1996).

Unidades litoestratigráficas paleozoicas y ubicación geográfica y estratigráficas de los niveles fosilíferos

Teniendo en cuenta que el presente trabajo pretende registrar el descubrimiento de peces devónicos en Colombia, se referirá esencialmente a las unidades de esta edad, que afloran en el Macizo de Floresta, y que son portadoras de niveles fosilíferos. Información geológica y estratigráfica más detallada se puede encontrar en BOTERO RESTREPO (1950), CEDIEL (1969) y MOJICA & VILLARROEL

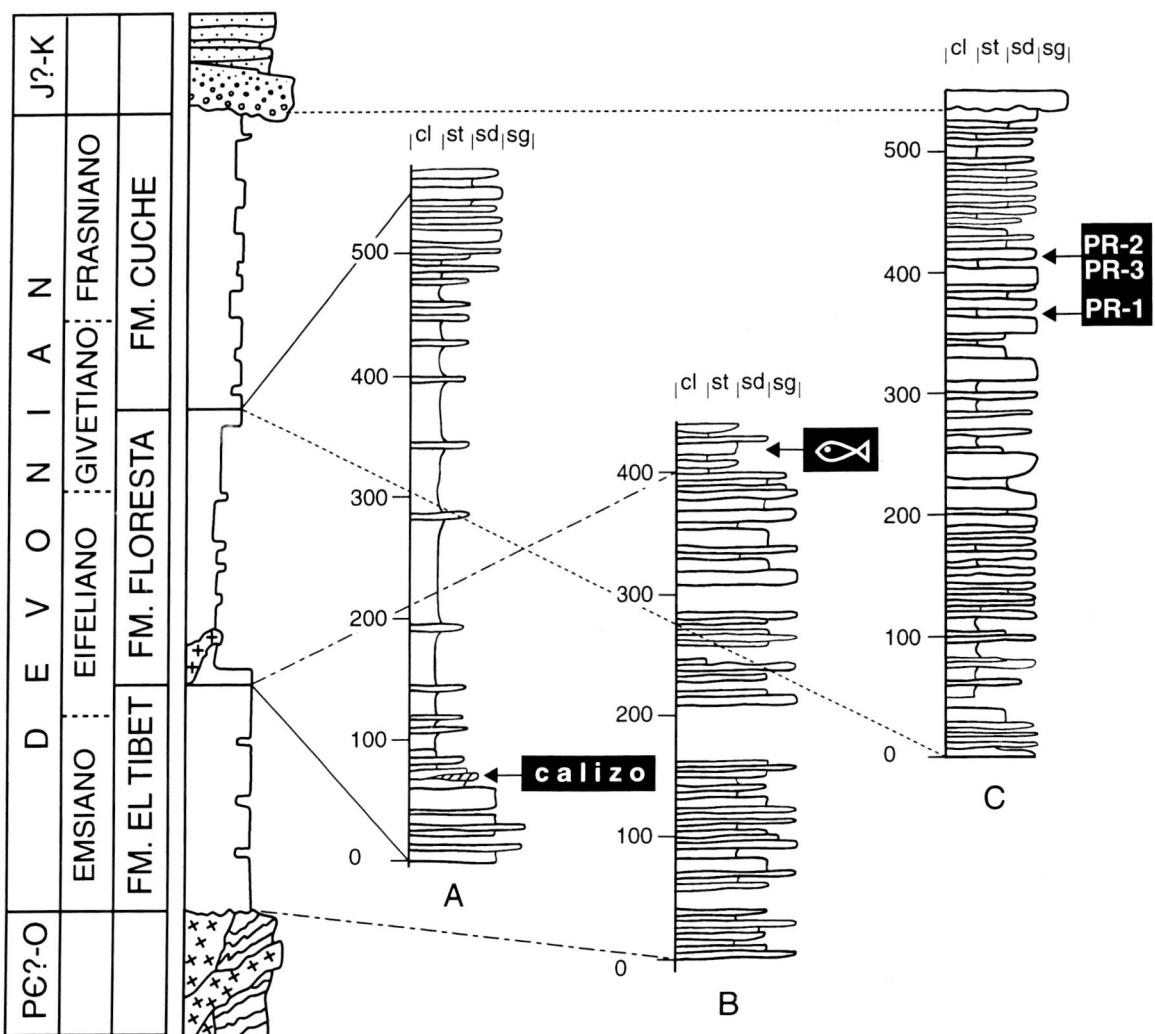


Fig. 2. Columnas estratigráficas de las Formaciones El Tibet, Floresta y Cuche. PR-1 a PR-3 marcan la posición los tres niveles del yacimiento de Potrero Rincón.

(1984).

La Formación El Tibet es la unidad sedimentaria más vieja del Macizo. En su litología dominan las areniscas cuarcíticas, caoliníticas, de grano fino a grueso, a las que, esporádicamente, se intercalan delgadas capas de arcillolita y limolita. La unidad suprayace discordantemente al complejo ígneos-metamórfico, en tanto que por arriba pasa gradualmente a la Formación Floresta. Según PAZ & URRUTIA (1996), El Tibet se depositó esencialmente en ambientes continentales, oscilando entre abanicos aluviales y ríos trenzados, y ambientes costeros a subcosteros. Se han medido espesores que van desde cero metros (vereda Horno y Vivas), 20 m (SE de Floresta), 327 m (W de Otengá) hasta 425 m (SE de Belén). Sobre el terreno se observa un adelgazamiento de la unidad tanto de norte a

sur como de oeste a este. La única datación directa corresponde al estudio de un conjunto de esporas adelantado por GRÖSSER & PRÖSSL (1994), la que permite referirla al Emsiano, edad que concuerda bien con su posición estratigráfica en relación a la de la suprayacente Formación Floresta.

La Formación Floresta registra la transgresión y regresión del mar epicontinental devónico. A excepción de los niveles basales, donde se encuentran capas de areniscas feldespáticas, esporádicas capas conglomeráticas, y lentes calcáreos, la unidad está compuesta por una secuencia de limolitas y arcillolitas micáceas, pardo amarillentas y blanquecinas. Según BARRETT (1988), la unidad alcanza 500-600 m de espesor (este autor considera a El Tibet como un miembro de la Formación Floresta); CUEVAS &

SÁNCHEZ (1991) midieron 598 m en el Río Pargua. La Formación Floresta es muy fosilífera en su parte basal y se encuentran abundantes braquiópodos (CASTER 1939; ROYO Y GÓMEZ 1942; MORALES 1965; BARRETT (1985, 1988) y briozoarios (MCNAIR 1940), además de otros taxones, que en su conjunto han permitido referirla al Emsiano-Eifeliano.

Por el momento, la búsqueda de peces fósiles en la Formación Floresta ha sido exploratoria, por lo que los resultados son aún incompletos; en efecto, únicamente en el Alto El Uche (Fig. 1), localidad situada a 5 km, en línea recta, al SE de Belén, sobre el carreteable Belén-Floresta, se encontraron algunos restos asociados con braquiópodos y briozoarios; los niveles fosilíferos hacen parte de los estratos basales de la unidad, que, en el lugar, suprayace transicionalmente a El Tibet.

Sin lugar a dudas, la Formación Cuche es la unidad más importante de las tres que componen la secuencia devónica del Macizo, si se considera el contenido paleoictiológico. Ella se sobrepone conformemente a la Formación Floresta; los conglomerados de la Formación Girón, o las areniscas conglomeráticas de la Formación Tibasosa, pueden sobreponerse a ella luego de una discordancia angular. Este hecho impide que se conozca el espesor total de la unidad, el mismo que en la Quebrada Potrero Rincón alcanza 540 m.

La Formación Cuche se compone esencialmente de una interestratificación de areniscas feldespáticas, arcillolitas y limolitas micáceas. Hacia la base predominan los tonos pardo rojizos y en algunos lugares, como en la Quebrada Potrero Rincon y el Río Soapaga, se encuentran espesos rellenos de paleocanales arenosos. En la parte media, sobre la carretera Santa Rosa de Viterbo-Floresta (Fig. 1), en areniscas y lodoletas rojizas se han encontrado escamas de un rizodontiforme. En la parte superior de la sección de Potrero Rincón y en Tunguaquita (Fig. 1), donde predominan areniscas feldespáticas pardo amarillentas (algunos niveles con peces y otros con conchillas del braquiópodo inarticulado *Lingula*) y pardo rojizas, se encuentran esporádicos lentes de arcillolitas y limolitas pardo-amarillentas, micáceas, en los que abundan restos de peces, ostrácodos (*Welleria* sp.), lamelibranquios, conchostracos y restos de plantas.

La Formación Cuche se habría depositado en una diversidad de ambientes costeros clásticos, los que incluirían depósitos de "backshore", "tidal inlets", "tidal flats" y "mudflats" (CARRILLO 1992). Con diversos argumentos, la unidad había sido atribuida a edades muy diferentes, como se discute más adelante; la presencia de peces permite referirla con seguridad al Devónico Superior, y muy proba-

blemente al Frasniano Tardío.

SISTEMATICA

Los restos de peces descubiertos en las Formaciones Floresta y Cuche se hallan en areniscas profundamente meteorizadas, hecho que ha ocasionado que los huesos fueran alterados hasta adquirir un aspecto pulverulento, de modo que, en el proceso de preparación, ha sido necesario retirarlos con brocha a fin de conservar las improntas internas y externas de las placas óseas. Estas improntas se han moldeado con elastómero, lo que ha permitido restituir los detalles en positivo.

Los restos de peces colectados en las unidades litoestratigráficas mencionadas pueden clasificarse dentro de cinco grandes grupos de vertebrados con mandíbula, o gnatostomos: Placodermos, Condrichtios, Acantodios, Actinopterigios y Sarcopterygios (Fig. 3). La mayoría son Placodermos, o peces acorazados, grupo conocido desde el Silúrico Inferior, pero que predominan en las faunas de Vertebrados devónicos desde el Devónico Inferior hasta su desaparición total a fines del Fameniano. Los Placodermos devónicos se reparten en seis grupos: Renáridos, Acantotorácidos, Antiarcos, Petalictídidos, Ptictodontes y Artrodiros. Por lo menos tres de estos grupos (Renáridos, Antiarcos y Artrodiros, Fig. 3A-C) están presentes en el Devónico de Colombia. Los Antiarcos son, de lejos, los más abundantes y probablemente están representados en la Formación Cuche por dos especies del género *Bothriolepis* y una especie del género *Asterolepis*. Son peces acorazados de aspecto macizo, cuyos ojos y narinas se sitúan dorsalmente, y cuyas aletas pectorales, cubiertas de placas óseas, se han modificado en forma de extraños apéndices articulados (Fig. 3B).

Los Condrichtios se conocen desde el Silúrico Superior y, en la naturaleza actual, se encuentran representados por los elasmobranquios (tiburones y rayas) y los Holocéfalos (quimeras) (Fig. 3D). Los pocos restos de Condrichtios encontrados en el Cuche se atribuyen al género *Antarctilamna*, que pertenece al grupo de los Xenacantiformes, cuyo biocrón se extiende del Devónico Inferior al Triásico.

Los Acantodios se conocen desde el Silúrico Inferior hasta el Pérmico Inferior y abundan sobre todo en el Silúrico y en el Devónico (Fig. 3E). Se caracterizan por la presencia de largas espinas por delante de todas sus aletas, pares e impares, y sus escamas muy pequeñas tienen una estructura multiestratificada, "en cebolla". Este grupo extinto se considera como el grupo-hermano de los Osteictios. La forma que se conoce de la Formación Cuche sólo está

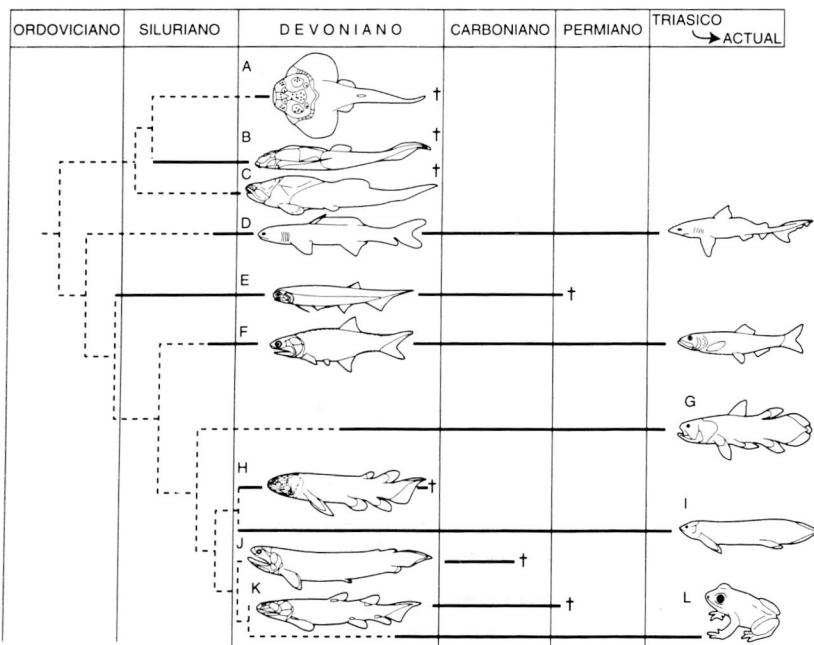


Fig. 3. Grupos de Vertebrados representados en el Devónico de Colombia y sus relaciones filogenéticas con los grupos de gnatostomos actuales. A-C, Placodermos (A, Renánidos ; B, Antiarcos ; C, Artrodiros) ; D, Condrictios ; E, Acantodios ; F, Actinopterigios ; G, Actinistios (Celacantos); H, Porolepiformes ; I, Dipneustos ; J, Rizodontiformes ; K, Osteolepiformes; L, Tetrápodos.

representada por escamas aisladas, cuya ornamentación se encuentra en varios grupos de Acantodios. Ellas se atribuyen provisionalmente al género *Cheiracantoides*.

Los Actinopterigios y los Sarcopterigios son "peces óseos", u Osteictios; se caracterizan especialmente por la presencia de hueso esponjoso (hueso endocondral) en su endoesqueleto. Los Actinopterigios (Fig. 3F) se distinguen por la estructura de sus dientes (presencia de acrodina sobre el ápice de los dientes), de sus escamas (que son del tipo ganoides, al menos en las formas primitivas del grupo) y de los radios de sus aletas. Ellos se conocen desde el Silúrico Superior y, actualmente, están representados por la mayoría de peces marinos y de agua dulce, en particular los Teleósteos. Los Actinopterigios del Cuche pertenecen a un conjunto de Actinopterigios primitivos

designados con el nombre de "Stegotrachelidos", el que, sin duda, es un taxon parafilético.

Los Sarcopterigios se caracterizan por sus aletas provistas de un lóbulo carnoso, que eventualmente se transforma en miembro, provisto de dedos, en los Tetrápodos (Vertebrados terrestres). El endoesqueleto de las aletas pares se articula sobre las cinturas pectoral y pélvica por medio de un solo elemento óseo que, en los Tetrápodos, es el húmero (miembro anterior) y el fémur (miembro posterior). Se los conoce desde el Silúrico terminal y están representados en la actualidad por el celacanto (*Latimeria*; Fig. 3G), los Dipneustos (*Neoceratodus*, *Protopterus* y *Lepidosiren*; Fig. 3I) y los Tetrápodos (anfibios, reptiles, aves y mamíferos; Fig. 3L). Los Sarcopterigios del Cuche pertenecen a tres grupos extintos: los Porolepiformes (Fig. 3H), que están estrechamente emparentados con los

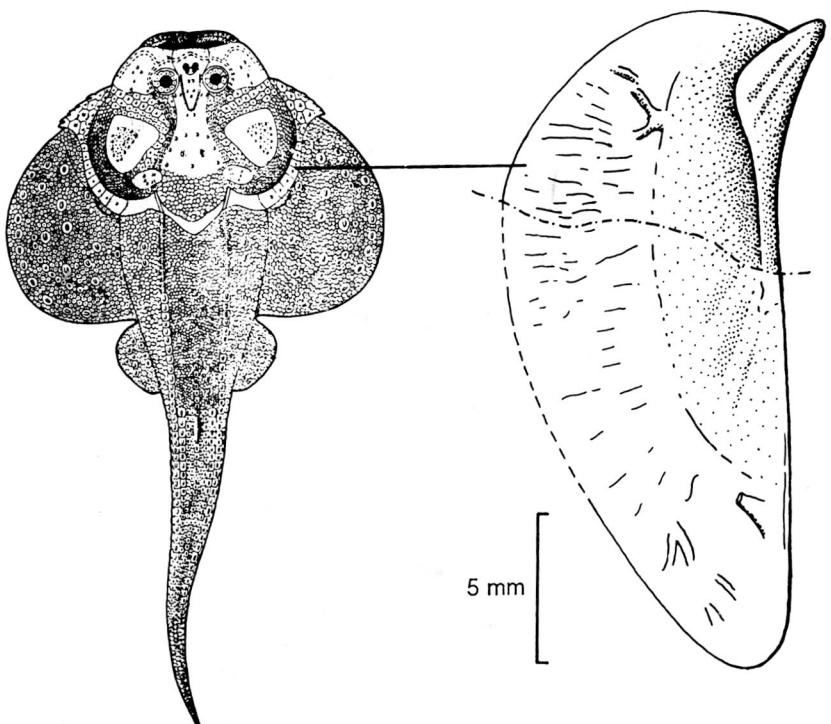


Fig. 4. Cintura pectoral de Renánido de la Formación Floresta y reconstrucción del Renánido *Genuendina broili* del Emsiano de Alemania ; vista dorsal (según GROSS 1963).

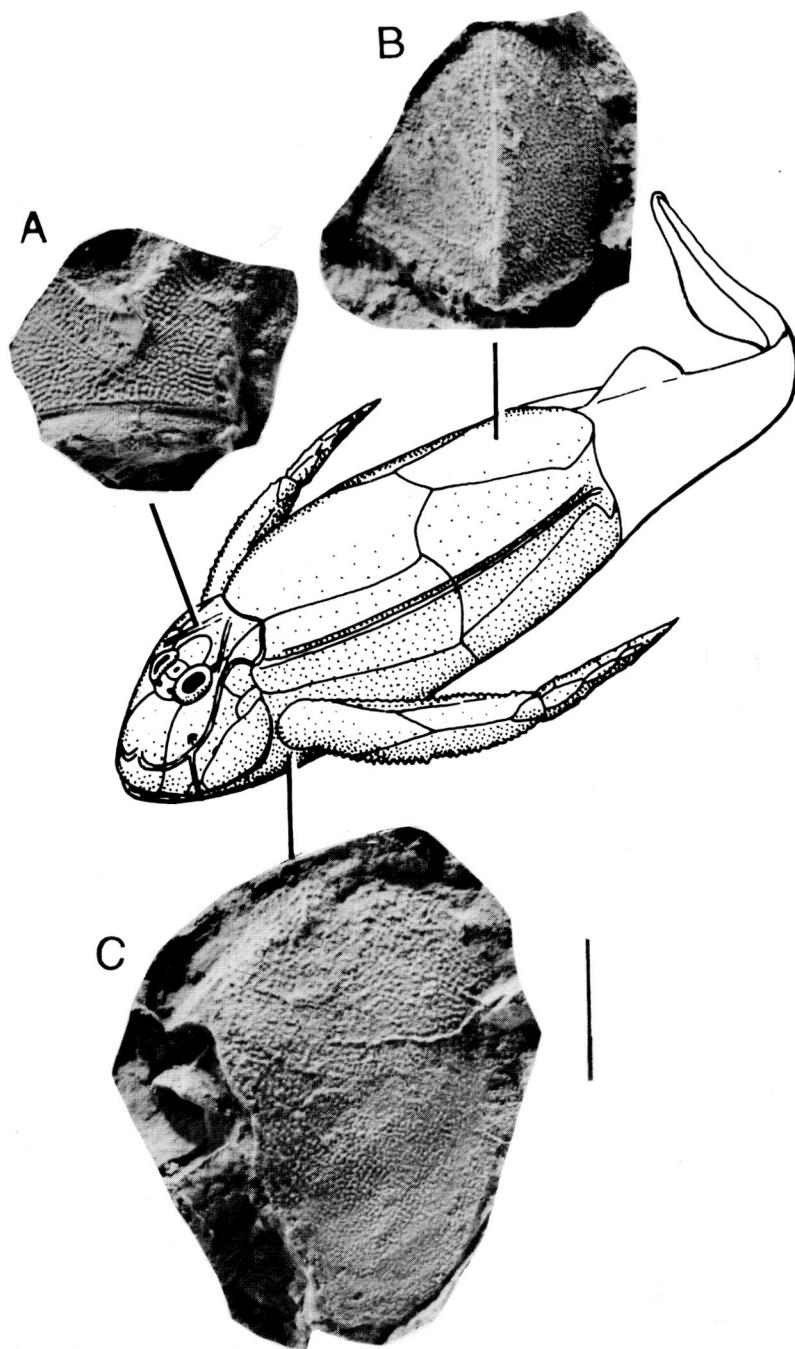


Fig. 5. Placas dérmicas de *Bothriolepis* sp. de la Formación Cuche y reconstrucción de *Bothriolepis* (según LONG 1983). A, placa nucal ; B, placa mediana dorsal posterior ; C, placa antero-ventral derecha, muestra el proceso braquial (a la izquierda) para la articulación de la aleta pectoral.

Escala : 1 cm.

Dipneustos, los Rizodontiformes (Fig. 3J) y los Osteolepiformes (Fig. 3K), que son cercanos a los Tetrápodos y poseen como ellos narinas internas (choanas).

Peces de la Formación Floresta

Sólo unos pocos restos de peces se han colectado en la base del Floresta, los mismos que pueden atribuirse a los Placodermos. Uno de ellos probablemente corresponde a la cintura pectoral de un pequeño Renánido (Fig. 4), el otro es un fragmento de una placa de la cabeza (placa suborbitaria) de un Artrodiro indeterminado.

Peces de la Formación Cuche

Los lentes que contienen abundantes restos de peces parecen localizarse principalmente en la parte superior de esta unidad formacional; tienen una distribución muy localizada (cuando más algunas decenas de metros) y parecen corresponder a invasiones marinas temporales que alcanzaron el nivel de los deltas o de las lagunas. Algunas lingulas se encuentran a veces asociadas a los restos de peces, lo que atestigua la influencia marina. Las diferencias entre las faunas de los diferentes lentes (abundancia más o menos grande de Antíarcos, presencia o ausencia de Condrichtios o Actinopterigios) se deben a diferencias ambientales y no reflejan diferencias bioestratigráficas, indiscernibles a esta escala.

La mayor parte del material de peces de la Formación Cuche procede de tres yacimientos (posiblemente tres lentes diferentes) situados en la Quebrada Potrero Rincón (Fig. 2). El primero de ellos (Potrero Rincón 1) se caracteriza por la abundancia de restos de un Actinopterigo, probablemente conservado gracias a lo fino del sedimento. Inmediatamente por encima se encuentra un nivel más grueso

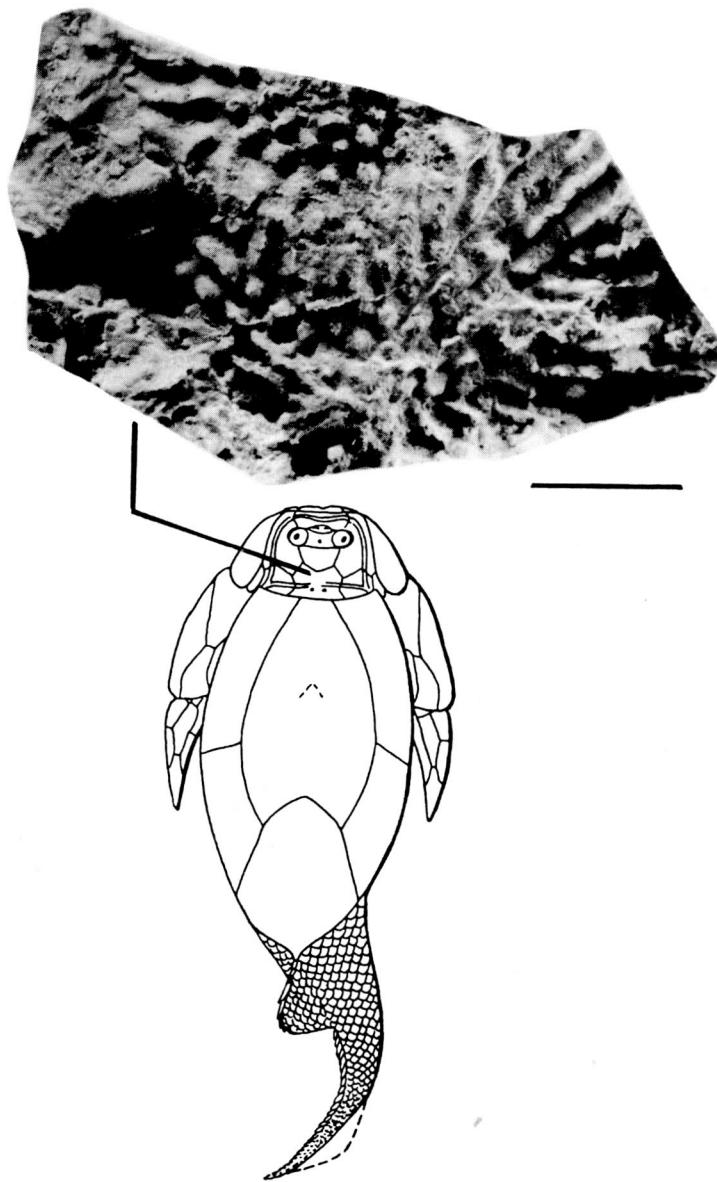


Fig. 6. Fragmento de placa nucal de *Asterolepis* sp. de la Formación Cuche y reconstrucción de *Asterolepis ornata* del Frasniano de Estonia ; vista dorsal (según LYARSKAYA 1981). Escala : 1 cm.

so, muy fosfático y que contiene numerosos fragmentos de placas de grandes Antiarcos, restos de Condrichtios y conchillas de bivalvos. Algunas decenas de metros más arriba, un segundo lente de arenisca fina (Potrero Rincón 2) se muestra extremadamente rico en restos de Antiarcos -entre los que se cuentan corazas parcialmente articuladas-, aunque también se han encontrado numerosos restos de Sarcopterigios. Sobre la otra vertiente del valle, un nivel, de igual tamaño de grano, también fosfático (Potrero Rincón 3), posiblemente una tormentita, contiene restos de Antiarcos, Artrodiros y Sarcopterigios. En otro yacimiento, Tunguaquita (Fig. 1), niveles ricos en plantas han proporcionado algunas placas de Antiarcos y restos de un Sarcopterigio Rizodontiforme.

En una cantera ubicada al borde de la ruta de Santa Rosa de Viterbo a Floresta (Fig. 1) se han encontrado también algunas escamas de Rizodontiformes.

1. Placodermos

1.1. Antiarcos (Antiarcha)

Los Placodermos del Cuche son en su mayoría Antiarcos; pertenecen a dos géneros: *Bothriolepis* (Fig. 5) y probablemente *Asterolepis* (Fig. 6). Las numerosas placas aisladas, o a veces parcialmente articuladas de *Bothriolepis*, colectadas en el lente superior de Potrero Rincón, por las proporciones de sus aletas pectorales parecen corresponder a dos especies ligeramente diferentes. *Bothriolepis* es uno de los peces devónicos más comunes en las facies siliciclásticas marginales. Se han descrito alrededor de 60 especies en el mundo, muchas de ellas se han definido sólo sobre la base de placas aisladas poco diagnósticas. Aunque la mayor parte de las especies válidas tienen como tipo especímenes completos, sus diagnosis presentan dificultades debido a la gran variación individual observable, así como a un crecimiento alométrico. Por esta razón, antes de nombrar las especies colombianas, preferimos esperar el descubrimiento de especímenes más completos en la Formación Cuche, lo que parece razonablemente factible.

Las dos especies de *Bothriolepis* parecen tener una morfología muy generalizada dentro del género, es decir, sin caracteres distintivos importantes en relación a muchas otras especies del género. De manera general, las dos especies semejan mucho, por ejemplo, a una de las especies del género mejor conocida, *Bothriolepis canadensis*, del Frasniano de Quebec.

Por el contrario, la presencia del género *Asterolepis* requiere ser confirmada por material más abundante (Fig. 6). Algunos fragmentos de placas de un gran Antiarco muestran una ornamentación casi idéntica a aquella de *Asterolepis radiata* del Frasniano Superior de Estonia, aunque esta identificación sólo podrá ser corroborada cuando se dis-

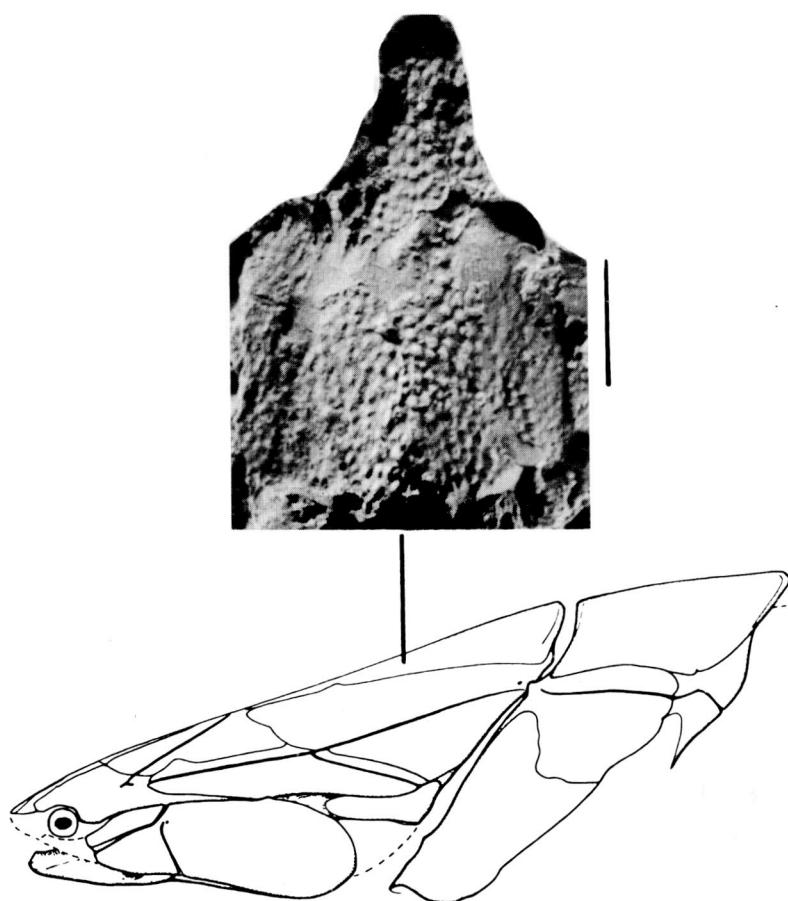


Fig. 7. Placa nucal de Artrodiro de la Formación Cuche y reconstrucción de la armadura dérmica de *Antineosteus lehmani* del Emsiano de Marruecos (según LELIEVRE 1984). Escala : 1 cm.

ponga de placas completas.

1.2. Artrodiros (Arthrodira)

Este grupo de Placodermos está representado por una forma aún no determinada, pero que es probablemente un Artrodiro Braquitorácido primitivo (Fig. 7). Varias placas del cráneo y de la coraza torácica, encontradas en Potrero Rincón 3, se atribuyen a una sola especie en razón de su ornamentación externa, que está constituida por gruesos tubérculos espaciados.

2. Condrictios (Chondrichthyes)

Se ha encontrado solamente un

Condrictio en la Formación Cuche, el que está representado por espinas y dientes aislados, colectados en el nivel fosfático de Potrero Rincón 1 (Fig. 8). Las espinas, que se encuentran delante de la aleta dorsal, presentan una morfología y una ornamentación que es típica del género *Antarctoconger* (Fig. 9), que es muy abundante en el Devónico (Emsiano-Frasniano) de las regiones gondwánicas (Antártida, Australia, Arabia Saudita, Irán, Bolivia). Como se verá más abajo, esta forma constituye el único elemento típicamente gondwanico de la fauna colombiana.

3. Acantodios (Acanthodii)

Las pocas escamas de Acantodios encontrados presentan una ornamentación de pliegues paralelos que recuerdan a los de varios géneros pertenecientes a grupos muy diferentes (Fig. 9). No obstante, la mayor semejanza es con las escamas del género *Cheiraconthoides*. La determinación de las escamas aisladas de los Acantodios reposa en gran parte en su estructura histológica. Lamentablemente, la de las escamas de los Acantodios del Cuche no se han conservado, lo que impide una determinación más precisa.

4. Actinopterigios (Actinopterygii)

Numerosas escamas y huesos dérmicos aislados de un Actinopterigo primitivo se han encontrado en los niveles de sedimentos más finos de Potrero Rincón 1. Entre ellos se reconocen diferentes huesos del cráneo (Fig. 10), entre los cuales un maxilar y un dentario con dientes cuyo ápice está constituido por acrodina, un tejido duro, transparente, característico de los Actinopterigios, así como numerosas escamas cubiertas de ganoína. Por su morfología, estos elementos esqueléticos concuerdan con los de los Actinopterigios de grado "Stegotaqueldé", que se encuentran en ambientes marinos del Givetiano-Frasniano, especialmente con los de *Moythomasia* y *Mimia*. Por el tipo de ornamentación y la forma del maxilar, los Actinopterigios del Cuche parecen más cercanos a *Mimia* (Fig. 10), del Frasniano de Australia, antes que a cualquier otra forma.

5. Sarcopterigios (Sarcopterygii)

Los restos de Sarcopterigios de la Formación Cuche son esencialmente escamas y algunos huesos dérmicos del cráneo.

5.1. Porolepiformes

Varias escamas procedentes de

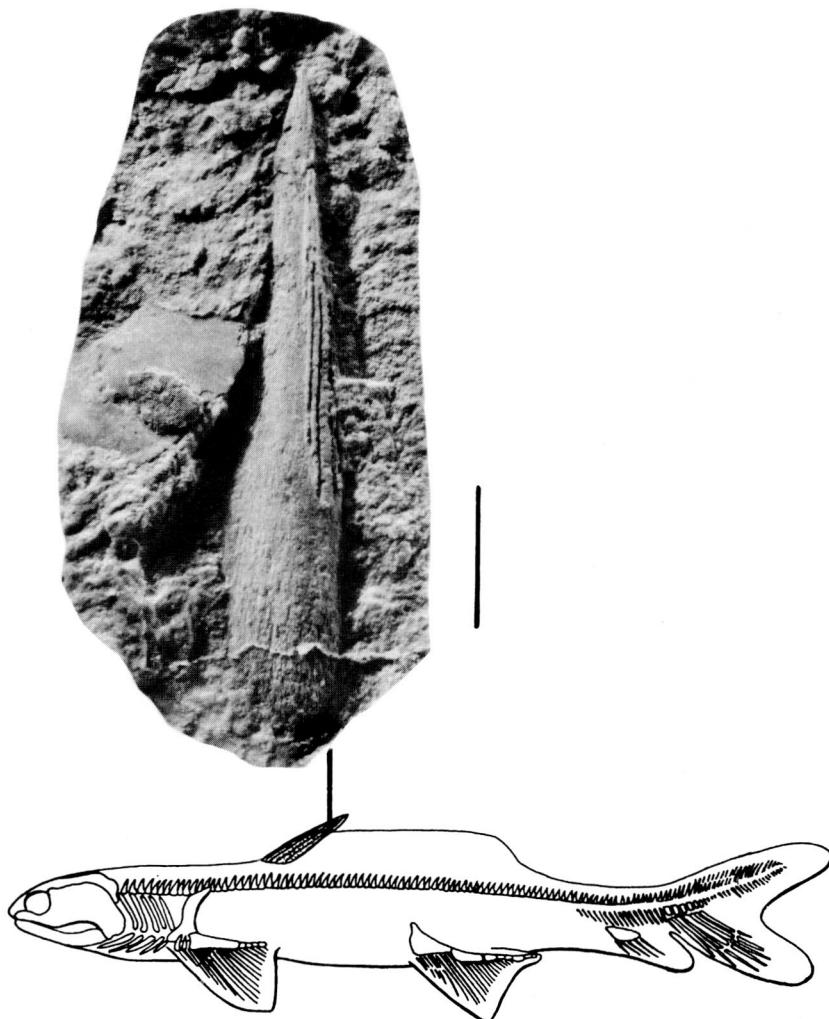


Fig. 8. Espina dorsal del Condrictio *Antarctilamna* sp. de la Formación Cuche y reconstrucción de *Antarctilamna prisca* del Givetiano de Antártida (según YOUNG 1991). Escala : 1 cm.

Potrero Rincón 3 presentan la ornamentación característica del Porolepiforme *Holptychius*, es decir pliegues sinuosos que se transforman por delante en filas de pequeños tubérculos triangulares (Fig. 11). Estas escamas son idénticas a las de las especies de *Holptychius* que se encuentran en abundancia en el Devónico Superior de Europa y de Norteamérica, particularmente en *H. jarviki* de Quebec (Fig. 11).

5.2. Osteolepiformes

Unos pocos huesos dérmicos y es-

camas, procedentes de Potrero Rincón 2, presentan la superficie externa cubierta por un tejido particular duro, la cosmina, que se encuentra en los peces Porolepiformes, los Dipneustos y los Osteolepiformes. Este tejido está constituido por una capa continua de dentina, cubierta por una capa fina de esmalte, perforada por numerosos poros de función aún desconocida. Los únicos Porolepiformes portadores de cosmina pertenecen al Devónico Inferior; además, la cosmina de los Dipneustos devónicos presentan líneas concéntricas de reabsorción ("líneas de Westoll") muy características.

Por eliminación, se puede suponer que estos fragmentos de huesos dérmicos de la Formación Cuche pertenecen a un Osteolepiforme, lo que, sin embargo, requiere confirmarse a través del descubrimiento de material más característico. En realidad, el gran tamaño de estas escamas cubiertas de cosmina sugiere su atribución a un Megalictiné, grupo Osteolepiforme que sobrevivió hasta el Pérmico Inferior (Fig. 3).

5.3 Rizodontiformes

Entre los restos de peces más abundantes en la Formación Cuche se encuentran las escamas grandes, finas y redondeadas, características de los Rizodontiformes (Fig. 12B). Su ornamentación externa está constituida por finos pliegues confluyentes, mientras que la superficie interna muestra una joroba central y pequeños tubérculos diseminados que servían para el anclaje en la dermis. También se ha encontrado una mandíbula de Rizodontiforme en Potrero Rincón 2, que muestra la dentadura característica de este grupo, es decir, presencia de un garfio dentario anterior con doble curvatura (Fig. 12C). El Rizodontiforme del Cuche parece muy próximo al género carbonífero *Strepsodus*. Los Rizodontiformes son grandes peces predadores que pueden alcanzar hasta seis metros de largo. Su posición filogenética aún se discute. Durante mucho tiempo se los ha considerado como un subgrupo de los Osteolepiformes, ahora se los ubica como un grupo-hermano de los Osteolepiformes, de los Panderictidos y de los Tetrápodos (Fig. 3).

BIOESTRATIGRAFIA

Si se exceptúan los pocos restos de peces de la Formación Floresta, que son aún muy fragmentarios para proporcionar información estratigráfica, los de la Formación Cuche concuerdan, en su conjunto, con una

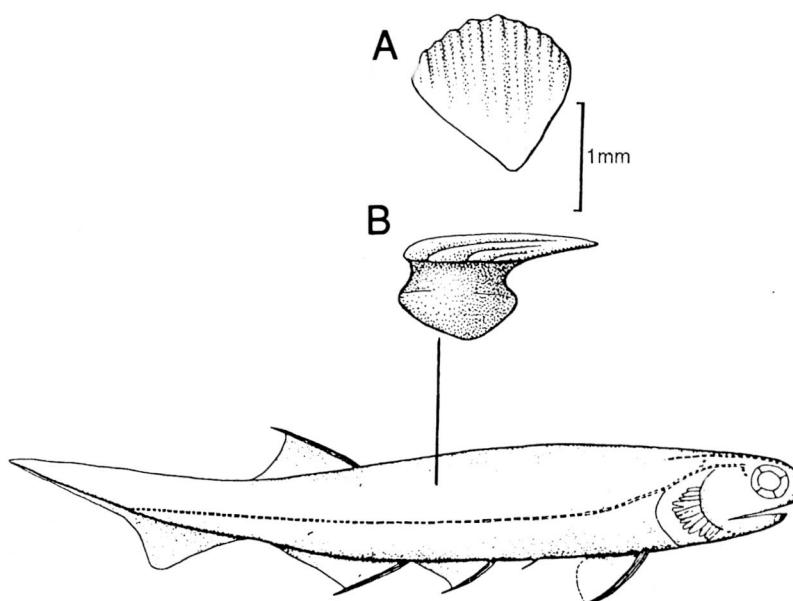


Fig. 9. Escama de Acantodio (A, vista externa ; B, vista lateral) de la Formación Cuche y reconstrucción de *Triazeugacanthus affinis* del Frasniano de Canadá (según GAGNIER 1996).

edad Devónica Superior (Fig. 13). La presencia de Placodermos excluye una edad Carbonífera, pues el grupo se extingue, a escala global, en el límite Fameniano-Turneasiano. La edad máxima se impone por la presencia de Rizodontiformes, que son conocidos de manera segura a partir del Frasniano Superior (*Sauripterus*) hasta el Baskiriano. No obstante, un supuesto Rizodontiforme (*Notorhizodon*) del Devónico de Antártida, ha sido referido con duda al Frasniano Inferior. *Asterolepis*, presente en el Cuche, si es correctamente identificado, podría aportar una precisión suplementaria, pues el género es desconocido en el Fameniano. Los otros grupos determinados aportan poca precisión bioestratigráfica, a no ser una edad Devónica Media a Superior.

Se puede entonces aceptar, provisionalmente, una edad Frasniana Superior para los niveles correspondientes de la Formación Cuche, edad que, por lo demás, es compatible con la presencia de ciertos elementos florísticos, como *Archaeopteris*.

AMBIENTE

La mayoría de los peces del Cuche pertenecen a géneros o a grupos que se encuentran generalmente en facies del tipo "Old Red Sandstone" de Europa, de Norteamérica o del Gondwana Oriental (Australia), a excepción de los Actinopterigios, cercanos a *Mimia*, que son muy comunes en las facies de plataformas carbonáticas, como el ambiente interarrecifal del Frasniano de Gogo, en Australia. En razón de su asociación con facies del tipo "Old Red Sandstone", estos peces han sido

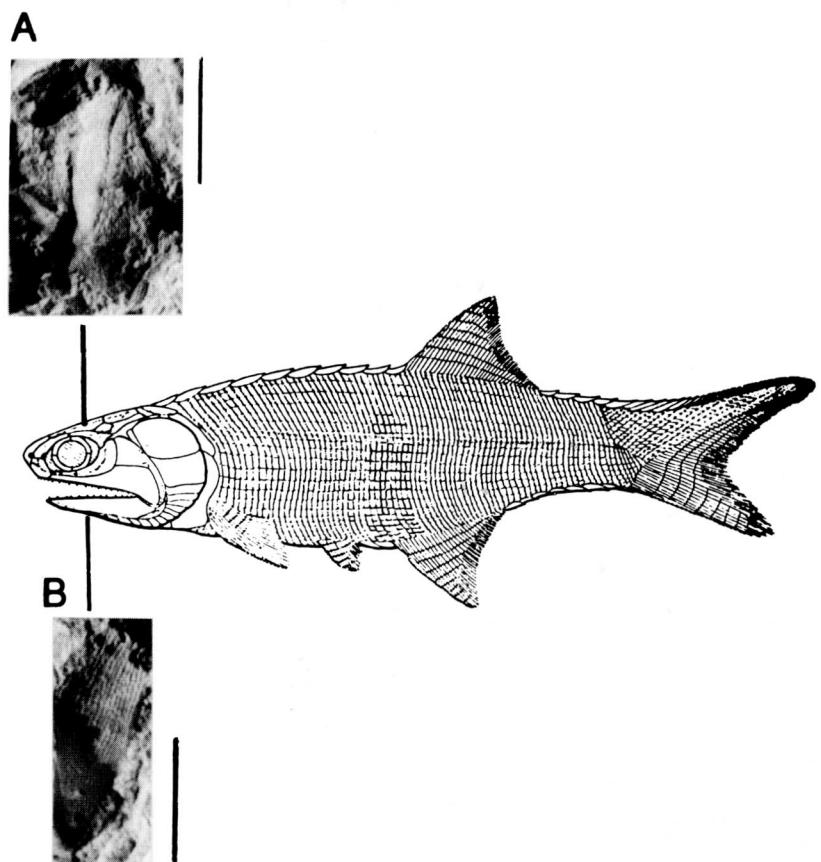


Fig. 10. Fragmento de bóveda craneana (A) y placa gularia (B) de Actinopterigio de la Formación Cuche y reconstrucción de *Mimia toombsi* del Frasniano de Australia (según GARDINER 1984). Escala : 1 cm.

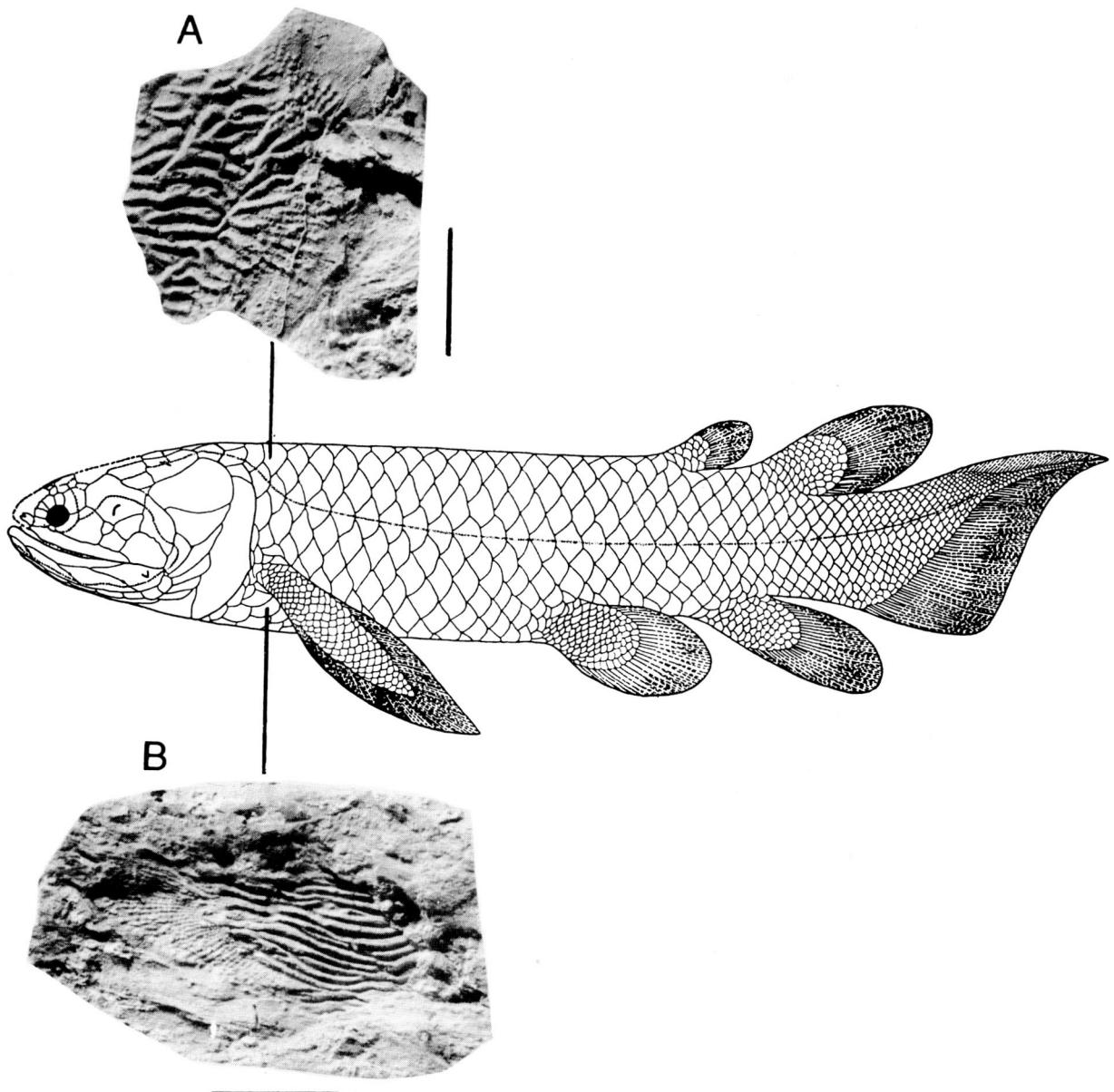


Fig. 11. Escamas (A, dorsal ; B, ventral) de *Holptychius* sp. de la Formación Cuche y reconstrucción de *Holptychius jarviki* del Frasniano de Canadá (según SCHULTZE & CLOUTIER 1996). Escala : 1 cm.

considerados durante mucho tiempo como si hubieran vivido en ambientes de aguas dulces. Ahora se sabe, por el estudio de isótopos estables en sus huesos y por su permanente asociación con algunos invertebrados marinos (en particular lóngulas), que ellos son en realidad marinos, aunque vivían en ambientes marginales, similares a lagunas costeras o en deltas someros. Su disposición en la Formación Cuche es igualmente coherente con esta interpretación. Los niveles con peces están siempre asociados con lóngulas, ostrácodos y bivalvos. Se puede supo-

ner que las acumulaciones de restos de peces, a veces todavía articulados, que se encuentran en los lentes como el de Potrero Rincón 2, corresponden a eventos de "mortalidad masiva", probablemente asociados a súbitos aportes de agua dulce de origen fluvial. Los "bone-beds", que contienen una gran proporción de huesos retrabajados, y nódulos fosfáticos, como en Potrero Rincón 3, podrían deberse a la acción de las olas en el margen de una laguna.

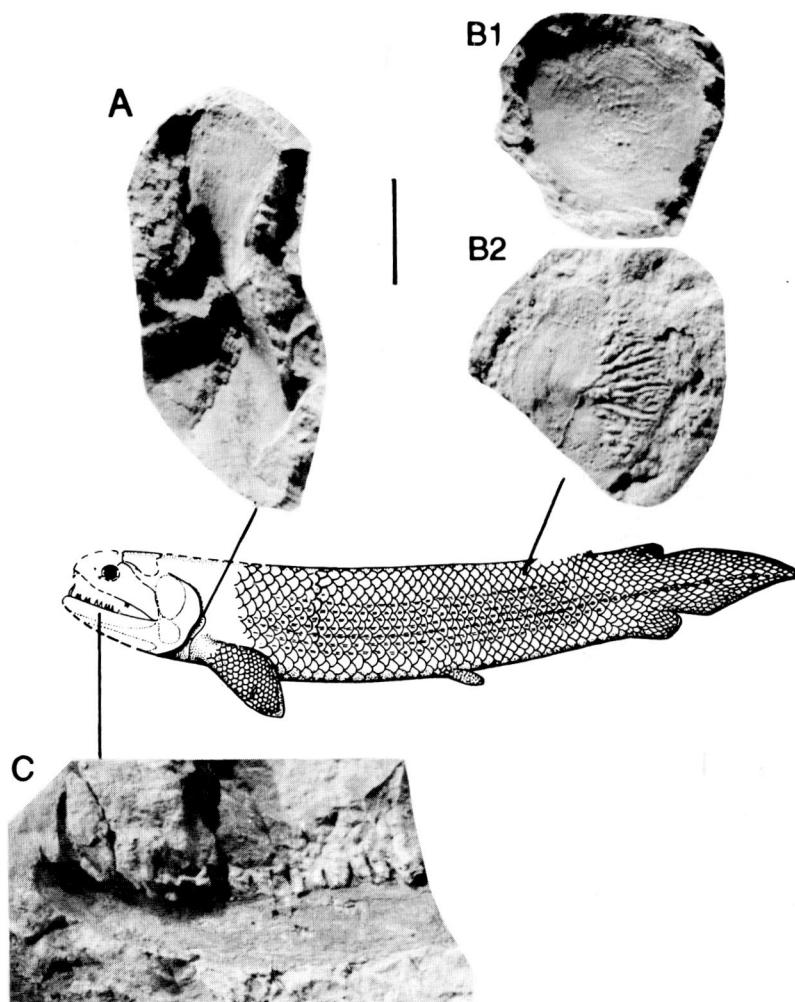


Fig. 12. Cleitrum (A), escama (B1, vista interna ; B2, vista externa) y mandíbula (C) del Rizodontiforme de la Formación Cuche y reconstrucción de *Stenopodus anculonamensis* del Carbonífero de Escosia (según ANDREWS 1985). Escala : 1 cm.

RELACIONES PALEOBIOGEOGRAFICAS

Uno de los aspectos más interesantes de la fauna de peces de la Formación Cuche reside en su semejanza con otros yacimientos de la misma edad del mundo. De forma general, uno queda impresionado por su parecido con los yacimientos frasnianos de Europa y de Norteamérica. La presencia de *Asterolepis* y *Holoptychius*, notablemente, le confiere un aspecto

Euroamericano. Por el contrario, la presencia de *Antarctilamna* puede considerarse como un sello Gondwánico. Los otros componentes de esta fauna poseen una distribución ecuménica. De la misma forma, esta fauna de peces difiere de la del Devónico de Bolivia, que, sin embargo, es más antigua, ya que los Placodermos conocidos del Devónico de este país son el Renánido *Bolivosteus*, del Eifeliano, y un gran Artrodiro Dinictidé del Fameniano. No

obstante, el Frasniano y el Fameniano del Altiplano boliviano comprenden espesas series siliciclásticas de influencia marina, las que serían muy favorables para la conservación de faunas comparables a las de la Formación Cuche. Es posible que la pobreza de peces en el Devónico Superior boliviano esté ligado a condiciones climáticas particulares, sin duda más frías.

CONCLUSIONES

Fuera de su asombrosa diversidad, la fauna de peces devónicos (probablemente de edad Frasniana Superior) de la Formación Cuche presenta una curiosa mezcla de formas consideradas Euroamericanas (*Asterolepis*, *Holoptychius*) y Gondwánicas (*Antarctilamna*). Esta asociación sugiere la existencia de un intercambio entre el Gondwana y el bloque Euroamericano en el Devónico Superior, tal vez a nivel del norte de Sudamérica. Las investigaciones ulteriores, que se emprenderán sobre la fauna colombiana, permitirán definir de manera cierta las determinaciones genéricas, quizás aún específicas, y así comprobar esta hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro sincero reconocimiento a los Doctores Enrique Forero y Jaime Mendoza, Decano de la Facultad de Ciencias y Director del Departamento de Geociencias, respectivamente, por el valioso apoyo que prestaron para la ejecución de los trabajos de campo.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALBANESI, G. L., BENEDETTO, J. L. & GAGNIER, P.-Y. (1995): *Sacabambaspis janvieri* (Vertebrata) y conodontes del Llandeilliano temprano en la Formación La Cantera, Precordillera de San Juan, Argentina.- Boletín de la Academia de Ciencias, Córdoba, 60(3), 519-543.

- BARRETT, S. F. 1985. Paleoenvironment and stratigraphy of Devonian sediments in

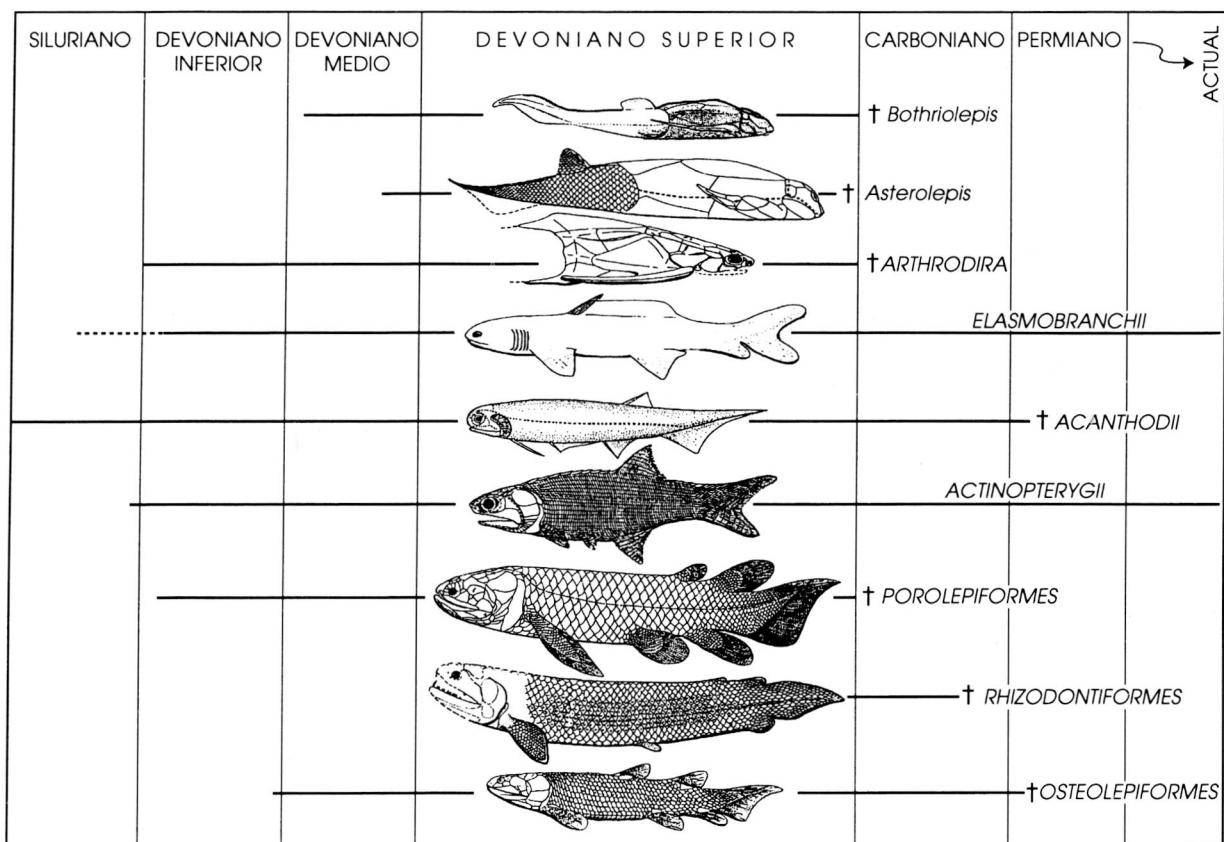


Fig. 13. Repartición estratigráfica de los taxones de la ictiofauna de la Formación Cuche.

- the northern Andes. Colombia: paleogeographic implications. (Tesis de PhD), 329 p.- University of Chicago, Department of Geophysical Sciences, Chicago.
- BARRETT, S.F. (1988): The Devonian System in Colombia. In MC MILLAN, N. J., EMBRY, A. F. & GLASS, D.J. (eds.). Devonian of the World.- Canadian Society of Petroleum Geologists, 1, 705-717.
- BLIECK, A.; GAGNIER, P.-Y.; BIGEY, F. P.; EDGECOMBE, G. D.; JANVIER, P.; LOBOZIAK, S.; RACHEBOEUF, P. R.; SEMPÉRÉ, T. & STEEMANS, P. (1996): New Devonian fossil localities in Bolivia.- Journal of South American Earth Sciences, 9(5-6), 295-308.
- BOTERO RESTREPO, G. (1950): Reconocimiento geológico del área comprendida por los municipios de Belén, Cerinza, Corrales, Floresta, Nobsa y Santa Rosa de Viterbo (Departamento de Boyacá).- Compilación de los Estudios Geológicos Oficiales en Colombia. Ministerio de Minas y Petróleos, Servicio Geológico Nacional, Bogotá, 8, 245-311.
- CARRILLO, F. 1992. Estudio estratigráfico y sedimentológico de la Formación Cuche en la vereda Hornero y Vivas (Macizo de Floresta, Depto. de Boyacá). (Trabajo de Grado), 65 p.- Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Geociencias, Bogotá.
- CASTER, K. E. (1939): A Devonian fauna from Colombia.- Bulletins of American Paleontology, 24(83), 101-318.
- CEDIEL, F. (1969): Geología del Macizo de Floresta.- Primer Congreso Colombiano de Geología, Memoria, 17-29.
- (1972): Movimientos tectónicos en el intervalo Paleozoico-Mesozoico en Colombia y la influencia en reconstrucciones paleogeográficas. Simposio Internacional sobre os Sistemas Carbonífero e Permiano na América do Sul.- Anais da Academia Brasileira de Ciencias (Suplemento), vol. 44, pgs. 87-93.
- (1979): Movimientos tectónicos en el intervalo Paleozoico-Mesozoico en Colombia y su influencia en reconstrucciones paleogeográficas. Simposio Internacional sobre os Sistemas Carbonífero e Permiano na América do Sul.- Anais da Academia Brasileira de Ciencias (suplemento), 44, 87-93.
- CUEVAS, R. D. & SANCHEZ, J. (1991): Análisis estratigráfico y facial de una sección de la Formación Floresta a lo largo del Río Pargua entre los municipios de Belén, Tutazá y Paz del Río, en el Departamento de Boyacá. (Trabajo de Grado), 82 p.- Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Geociencias, Bogotá.
- DIAZ-MARTINEZ, E.; SUAREZ-RIGLOS, M.; LELIÈVRE, H. & JANVIER, P. (1996): Première découverte d'Arthrodires (Vertebrata, Placodermi) dans le Dévonien d'Amérique du Sud.- Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 323, 349-356.
- GAGNIER, P.-Y. (1992): Ordovician vertebrates from Bolivia. En:

- Suárez-Soruco, R. (ed.). Fósiles y facies de Bolivia. I. Vertebrados.- Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, Santa Cruz, 12, 371-9.
- _____. (1993a): *Sacabambaspis janvieri*, Vertébré ordovicien de Bolivie. 1. Analyse morphologique.- Annales de Paléontologie (Vertébrés - Invertébrés), 79, 19-69.
- _____. (1993b): *Sacabambaspis janvieri*, Vertébré ordovicien de Bolivie. 2. Analyse phylogénétique.- Annales de Paléontologie (Vertébrés - Invertébrés), 79, 119-66.
- GAGNIER, P.-Y. & BLIECK, A. (1992): On *Sacabambaspis janvieri* and the vertebrate diversity in Ordovician seas. En: Mark-Kurik, E. (ed.). Fossil fishes as living animals.- Akademia, 1, 9-20.
- GAGNIER, P.-Y.; BLIECK, A. & RODRIGO, G. (1986): First Ordovician vertebrate from South America.- Geobios, 19, 629-34.
- GAGNIER, P.-Y.; TURNER, S.; FRIMAN, L.; SUAREZ-RIGLOS, M. & JANVIER, P. (1988): The Devonian vertebrate and mollusc fauna from Seripona (Chuquisaca, Bolivia).- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 176(2): 269-297.
- GAGNIER, P.-Y.; PARIS, F.; RACHEBOEUF, P.; JANVIER, P. & SUAREZ-RIGLOS, M. (1989): Les Vertébrés dévoniens de Bolivie: données biostratigraphiques et anatomiques complémentaires.- Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines, Lima, 18 (1): 75-93.
- GOUJET, D.; JANVIER, P. & SUAREZ-RIGLOS, M. (1984): Devonian vertebrates of South America.- Nature, London, 312: 311.
- _____. (1984): Devonian vertebrates of South America.- Nature, London, 312: 311.
- GOUJET, D.; JANVIER, P. & SUAREZ-RIGLOS, M. (1985): Un nouveau rhénanide (Vertebrata, Placodermi) de la Formation de Belén (Dévonien moyen), Bolivie.- Annales de Paléontologie (Vertébrés - Invertébrés), 71(1), 35-53.
- GOUJET, D.; JANVIER, P. & RACHEBOEUF, P. (1993): Placoderm and chondrichthyan remains from the Middle Devonian of Chacoma, La Paz area, Bolivia.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 1993(6), 355-372.
- GRÖSSER, J. R. & PRÖSSL, K. F. (1994): Palynologische Untersuchungen der Devonbasis in Floresta Massiv, Ostkordillere, Kolumbien, S.A.- Geissener Geologische Schriften, 51, 105-121.
- INGEOMINAS (1986): Mapa de terrenos geológicos de Colombia.- Publicaciones Geológicas Especiales, 14-I, 1-235.
- JANVIER, P. (1976): Description de restes d'élastombranches (Pisces) du Dévonien moyen de Bolivie.- Palaeovertebrata, Montpellier, 7(4), 126-132.
- _____. (1978): Los peces devónicos de Bolivia. Programma internacional de correlación geológica (nº 42, 44, 120), 1-13.- Academia Nacional de Ciencias, La Paz.
- _____. (1987): Les Vertébrés siluriens et dévoiens de Bolivie: remarques particulières sur les Chondrichthyens.- 4to. Congresso Latinoamericano de Paleontología, Santa Cruz, A, 159-178.
- _____. (1992): Silurian and Devonian vertebrates. Permian and Triassic vertebrates. En: Suárez-Soruco, R. (ed.). Fósiles y facies de Bolivia. I. Vertebrados.- Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, Santa Cruz, 12, 381-392.
- JANVIER, P. & DINGERKUS, G. (1991): Le synarcual de *Pucapampella* Janvier & Suarez-Riglos: une preuve de l'existence d'Holocéphales dès le Dévonien moyen.- Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 312 (2), 549-552.
- JANVIER, P. & MELO, J. H. G. (1987): Late Devonian actinopterygian scales from the Amazon Basin, Northwestern Brazil.- Annales da Academia Brasileira de Ciências, 59 (3), 213-218.
- _____. (1988): Acanthodian fish remains from the Upper Silurian or Lower Devonian of the Amazon Basin, Brazil.- Palaeontology, 31(3), 771-777.
- _____. (1992): New acanthodian and chondrichthyan remains from the Lower and Middle Devonian of Brazil.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 1992 (4), 193-206.
- JANVIER, P. & SUAREZ-RIGLOS, M. (1986): The Silurian and Devonian vertebrates of Bolivia.- Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines, Lima, 15(3-4), 73-114.
- _____. (1989): Los primeros Vertebrados devónicos de Sud América.- Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, Santa Cruz, 10 (3-4): 229-231.
- JANVIER, P. & VILLARROEL-ARISPE, C. (en prensa): The Devonian Vertebrates of Colombia.- Palaeontology.
- KAMMER, A. (1996): Estructuras y Deformaciones del borde oriental del Macizo de Floresta.- Geología Colombiana, no. 21, p. 65-80.
- LELIÈVRE, H., JANVIER, P. & BLIECK, A. (1993): Silurian-Devonian vertebrate biostratigraphy of western Gondwana and related terranes (South America, Africa, Armorica-Bohemia, Middle East).- En: Palaeozoic vertebrate biostratigraphy and biogeography (ed. J. A. Long), pp. 139-73, Belhaven, London.
- LONG, J. A. (ed.) (1993): Palaeozoic vertebrate biostratigraphy and biogeography.- Belhaven, London.
- MCNAIR, A. H. (1965): Devonian Bryozoa from Colombia.- Bulletins of American Paleontology, 25(93), 113-146.
- MOJICA, J. & VILLARROEL, C. (1984): Contribución al conocimiento de las unidades paleozoicas del área de Floresta (Cordillera oriental colombiana; Departamento de Boyacá) y en especial al de la Formación Cuché.- Geología Colombiana, no. 13, 55-79.
- MORALES, P. A. (1965): A contribution to the knowledge of the Devonian Faunas of Colombia.- Boletín de Geología, 19, 51-111.
- PAZ, M. G. & URRUTIA, A. D. (1996): Estratigrafía y ambientes de depósito de la Formación El Tibet (macizo de Floresta, Boyacá).

- (Trabajo de Grado), 51 p.- Universidad Nacional de Colombia,
Facultad de Ciencias, Departamento de Geociencias, Bogotá.
- ROYO Y GOMEZ, J. (1942): Fósiles devónicos de Floresta (Departamento de Boyacá).- Compilación de los Estudios Geológicos Oficiales en Colombia, Ministerio de Minas y Petróleos, Servicio Geológico Nacional, Bogotá, 5, 389-396.
- THERY, J. M. (1982): Constitution du nord-ouest du continent sud-américain avant les tectoniques andines. (Tesis).- Université de Bordeaux III, Francia.
- YOUNG, G. C. (1993c): Sin título.- Ichthyolith Issues, 11, 43.

Manuscrito recibido, Agosto de 1998.