

BIVALVOS SILURO-DEVONICOS DE BOLIVIA, CUANTO SABEMOS DE SU TAXONOMIA?

Alejandra DALENZ-FARJAT

XR s.r.l. Exploracionistas Regionales, Parque General Belgrano 1era Etapa, Manzana N
Casa 14, 4400 Salta, Argentina. Email: adf@salnet.com.ar

RESUMEN

Se dan a conocer la totalidad de géneros y especies de la Clase Bivalvia que se registran hasta hoy en la cuenca siluro-devónica de Bolivia. Se tienen 25 géneros y 39 especies colectados en secuencias desde ludlowianas hasta frasnianas. Por otro lado, se incluyen los resultados de investigaciones recientes donde se revisaron la mayoría de los puntos fosilíferos del país con malacofauna, dando a conocer nuevos hallazgos, tanto en el Altiplano, la Cordillera, el Interandino, el Subandino norte y sur como así también algunas referencias en afloramientos de la llanura beniana. Finalmente se evalúa cuanto se sabe sobre la taxonomía de bivalvos y cuales las pautas para continuar su investigación.

ABSTRACT

This paper propose an up-to-date of genus and species of Bivalvia Class recorded until now, in Silurian-Devonian basin of Bolivia. We know 25 genus and 39 species collected in ludlowian to frasnian sequences. Recent research is included where most of the fossiliferous sites of malacofaune have been revised, making known new rewards, from Altiplano, Cordillera, Interandean, north and south of Subandean and Benian plain. Finally, it is evaluated how much do we know until now about bivalves taxonomy and how to continue this research.

***Palabras claves:** Bivalvos, Siluro-Devónico, Taxonomía, Paleogeografía, Bolivia*

INTRODUCCION

Este trabajo tiene como objetivo preguntarnos y evaluar cuanto hemos avanzado hasta la fecha, en la taxonomía de bivalvos siluro-devónicos de Bolivia. En 1993 Babin & Dalenz Farjat, presentan un primer balance del conocimiento de los bivalvos paleozoicos bolivianos, dando a conocer las familias y los géneros que incursionaron en esta parte del Gondwana desde el Ordovícico hasta el Permo-Carbonífero. El presente trabajo trata de recoger y dar a conocer lo nuevo que se hizo en taxonomía de bivalvos silúricos y devónicos de Bolivia. Por otro lado se plantean las pautas por donde continuar la investigación futura.

Los bivalvos silúricos y devónicos de Bolivia comenzaron a ser estudiados desde finales del siglo XIX por Ulrich (1892) y principios del XX con trabajos sistemáticos de Knod (1908) y Kozłowski (1923). En los años 60 se tienen trabajos paleontológicos generales, donde los bivalvos se estudian con otros phyla (Chamot 1965, Branisa 1965, Fricke *et al*, 1963). En los años 70, Suárez Riglos presenta trabajos bioestratigráficos, donde la taxonomía de bivalvos comienza a ser estudiada comparándolos con fauna de otras cuencas gondwánicas. En los años 80, Suárez Soruco por un lado, y Dalenz Farjat por otro, retoman la sistemática de bivalvos. Sin embargo, en los 90 se presentan estudios detallados de paleotaxodóntidos y finalmente se prepara una actualización de toda la Clase Bivalvia (Dalenz Farjat, 2000 inédito y en prensa).

Este trabajo abarca el estudio de bivalvos silúricos bolivianos desde el piso Ludlowiano. Previo al Ludlowiano no se tienen registros de bivalvos que no sean ordovícicos (ver Babin & Dalenz Farjat, *op. cit.*). La cuenca en la que se desarrollaron los moluscos bivalvos que se presentan a continuación, es una cuenca marina posiblemente de retroarco sin acortamiento, con una plataforma silicoclástica de bajo ángulo y una depositación continua desde el Ludlowiano al Frasniano. Esta cuenca estuvo desarrollada en paleolatitudes altas, de más de 60° de latitud sur (Dalenz Farjat 2000 inédito, Albariño *et al.*, en prensa, Dalenz Farjat *et al.*, en prensa, Alvarez *et al.*, en prensa).

Que géneros están registrados?

Conocemos hasta el día de hoy 25 géneros de la Clase Bivalvia, divididos en 39 especies. Este resumen taxonómico incluye las últimas misiones al campo, donde se verificaron referencias mencionadas en la bibliografía, como así también los descubrimientos de nuevos yacimientos de interés para el estudio de los bivalvos. Esta información es expuesta género por género. Las descripciones taxonómicas detalladas de cada uno de los géneros acá expuestos se encuentran en prensa.

Praectenodonta

Uno de los géneros más viejos del Ludlowiano y recientemente descrito para Bolivia, es *Praectenodonta* Philip, (1962) con la especie endémica ludlowiana *Praectenodonta boliviensis* Dalenz Farjat, (2001 y en prensa), colectada en el centro del interandino boliviano, Chaquimayu (Fig. 1). Igualmente se registran formas abiertas en el Ludlowiano de Milluni y Villagranado, y en el Emsiano de La Escalera.

Este género paleotaxodóntido, pertenece a la Familia Ctenodontidae Wohrmann (1893), ampliamente desarrollada y registrada en sedimentitas ordovícicas del hemisferio norte y sur. En el Silúrico superior, su presencia es rara, como lo demuestran las escasas localidades registradas.

Praenucula

Otro de los géneros viejos del Ludlowiano es *Praenucula*, anteriormente registrado en nomenclatura abierta tanto en el Silúrico superior de Huari en el Altiplano central (Pojeta *et al.*, 1976), como en Huacani-Condo y Chaquimayu (Dalenz Farjat, 2001 y en prensa) (Fig. 1). *Praenucula* es un género ampliamente difundido en el Ordovícico de Laurentia (Tunncliff, 1982), siendo también común en el Silúrico del Gondwana (además de Bolivia, en Argentina, ver Sanchez, 1989). Recientemente se ha descrito la especie endémica *Praenucula quichua* Dalenz Farjat (en prensa) del Ludlowiano de Villagranado y de Sobo Sobo (Dalenz Farjat 2000, 2001 y en prensa).

Notonucula

Este es un paleotaxodóntido nucúlido nuevo, creado por Bradshaw en 1991 y define concretamente las diferencias entre los géneros *Nuculoidea* y *Notonucula* (ver al respecto Bradshaw & Mc Cartan 1991, Bradshaw 1999 y Dalenz Farjat, 2000 y en prensa). Su presencia es clara desde el Ludlowiano, varios millones de años antes de los niveles tipo del Devónico inferior de Antártica y de Nueva Zelanda (Bradshaw & McCartan, 1991 y Bradshaw, 1999).

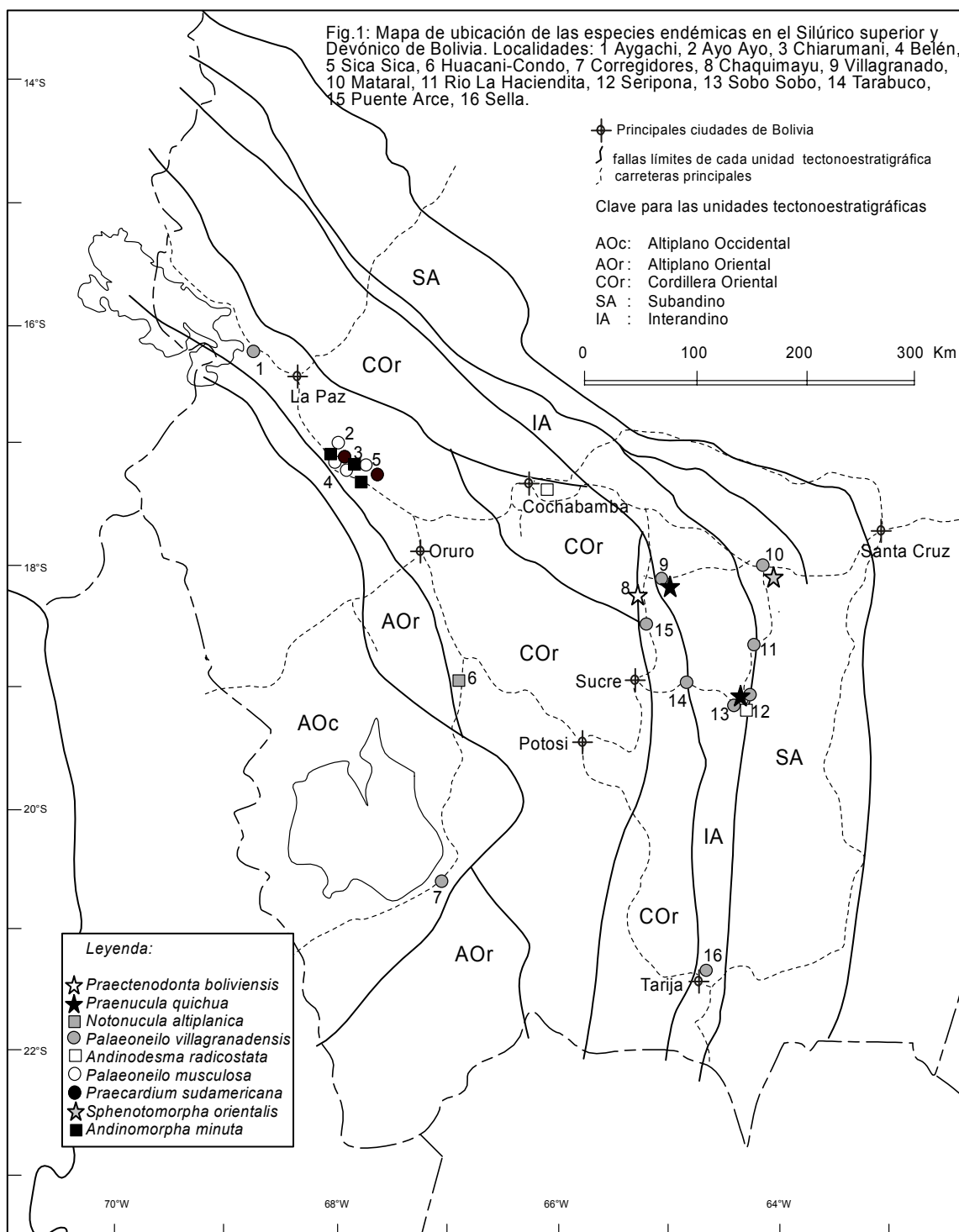
No se conocía su presencia en Bolivia, y además posibilitó aclarar algunas designaciones que pudieron habernos confundido en el pasado, entre los géneros *Ctenodonta*, *Nuculoidea* y *Palaeoneilo*.

Se encuentra registrado en el Ludlowiano de Huacani-Condo (Fig 1) como especie endémica, *Notonucula altiplanica* Dalenz Farjat (2001 y en prensa).

Igualmente se registra una segunda especie, esta vez en el Eifeliano de Belén (Fig. 2) que es *Notonucula umbra* (Bradshaw, 1974).

Se mantienen formas comparables a *N. cuspidis* Bradshaw, 1991 en el Ludlowiano de Corregidores, donde convendría incrementar las colectas.

Fig. 1: Mapa de ubicación de las especies endémicas en el Silúrico superior y Devónico de Bolivia. Localidades: 1 Aygachi, 2 Ayo Ayo, 3 Chiarumani, 4 Belén, 5 Sica Sica, 6 Huacani-Condo, 7 Corregidores, 8 Chaquimayu, 9 Villagranado, 10 Mataral, 11 Río La Hacienda, 12 Seripona, 13 Sobo Sobo, 14 Tarabuco, 15 Puente Arce, 16 Sella.



Nuculites

Este nuculanaceo es probablemente junto con *Palaeoneilo*, el género más colectado entre los bivalvos, en las sedimentitas del Silúrico superior y en todo el Devónico de Bolivia. Recientemente Bradshaw (1999) crea la Familia Nuculitidae, y pasa el género *Nuculites* de ser un Malletiidae a ser un Nuculitidae.

En Bolivia, se conocen siete especies, de las cuales, cinco se encuentran bien documentadas y dos se mantienen como formas comparables.

Tres son las especies más viejas en esta parte del Gondwana: *Nuculites ellipticus*, *N. frigidus* y formas comparables a *N. triqueter*.

Nuculites ellipticus (Maurer, 1886): esta especie es cosmopolita durante el Silúrico superior y hasta el Devónico inferior en el Gondwana y la provincia Báltica. En Bolivia, se la conoce en el Siluro-Devónico de Sayari (Dalenz Farjat, 1993), entre el Ludlowiano a Lochkoviano de Tarabuco – Kharamayu, del subandino norte Carrasco, y de Villagranado (Fig 2 y Dalenz Farjat en prensa). En niveles devónicos posiblemente post lochkovianos fue colectada esta especie en Chiarumani y Chacoma (Dalenz Farjat, 1993).

Nuculites frigidus Bradshaw & McCartan, 1991: esta especie fue reportada en Bolivia desde 1993. Desde entonces se ha incrementado notablemente su paleogeografía con nuevas e interesantes colectas. Ahora, sabemos que está desarrollada desde el Ludlowiano pero que persiste hasta el Emsiano – Eifeliano bolivianos. Está documentada en el Ludlowiano de Tarabuco, Carrasco, Sobo Sobo, Angosto de Alarache y Sella (Dalenz Farjat en prensa). En el Devónico inferior se la reporta de Sica Sica, Chiarumani – Chacoma, Ayo Ayo (Dalenz Farjat, 1993), en el Emsiano de Ayo Ayo (Dalenz Farjat en prensa) y el Eifeliano de Belén (Dalenz Farjat en prensa). Igualmente se registran formas comparables con esta especie en el Devónico inferior de Samaipata (Dalenz Farjat 1993) (Fig. 2).

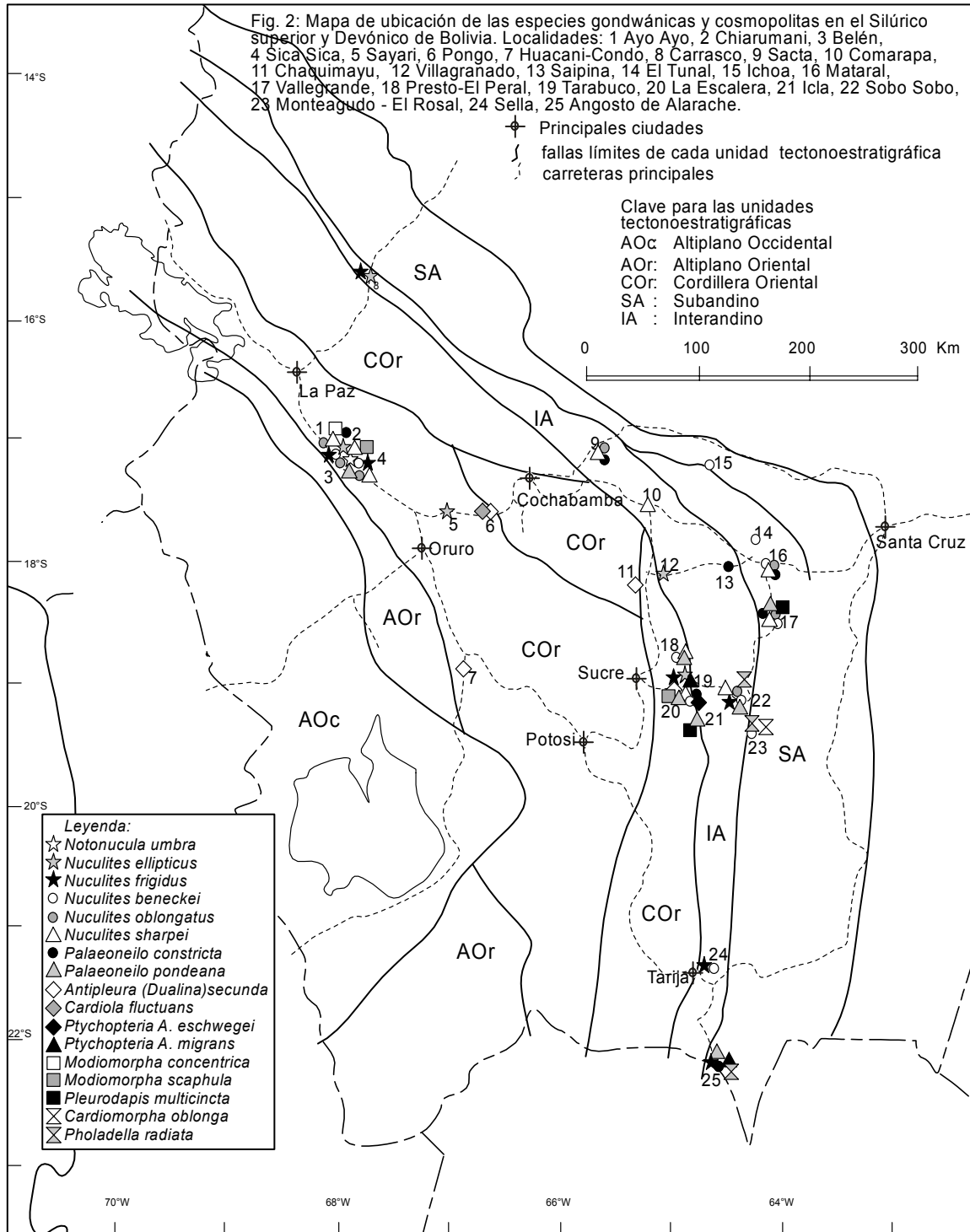
Nuculites triqueter Conrad, 1841: esta especie es boreal y no fue mencionada hasta ahora su presencia en el Gondwana. En la cuenca boliviana se reporta un lote de bivalvos, comparables a *N. triqueter*. Se encuentran distribuidos en el Ludlowiano a Pridoliano de Carrasco, Angosto de Alarache, Milluni, Villagranado y Sobo Sobo (Dalenz Farjat en prensa).

Su investigación en el Gondwana es interesante pues de probarse su presencia en niveles ludlowianos a pridolianos se estaría pensando en el origen de esta especie boreal devónica.

Las cuatro especies restantes son devónicas: *Nuculites beneckeii*, *N. oblongatus*, *N. sharpei* y *N. subrectangularis*.

Nuculites beneckeii Ulrich, 1892: bajo esta denominación se han englobado dos otras especies de *Nuculites*, que no estarían en la cuenca boliviana, *Nuculites branneri* Clarke, 1899 y *Nuculites pacatus* Reed, 1908. Los caracteres discriminantes de ambas especies no tendrían rango diagnóstico, por lo cual, fueron puestas en sinonimia (Dalenz Farjat 1993). La especie *N. beneckeii* es ampliamente registrada en Bolivia: se conocen individuos devónicos de Chilicuchu (Branisa, 1965), Sica Sica y Patacamaya (Kozlowski, 1923), Chiarumani – Chacoma, Ayo Ayo – Tarahuta y Colchani (Dalenz Farjat, 1993), Icla (Kozlowski, *op. cit.*, Chamot 1965 y Suarez Riglos 1975), Chahuarani (Ulrich, 1892), Padilla (Branisa, *op. cit.*), Presto – El Peral (Dalenz Farjat, *op. cit.*), en Monteagudo – El Rosal (Dalenz Farjat 1989, inéd.), en Sobo Sobo y Sella (Dalenz Farjat 2000 inéd. y en prensa), El Tunal – Chajrahuayco e Ichoa (Dalenz Farjat, 1993), Mataral (Hernández *et al.*, 2000) y Vallegrande – San Blas (Dalenz Farjat 2000 inéd. y en prensa) (Fig. 2).

Fig. 2: Mapa de ubicación de las especies gondwánicas y cosmopolitas en el Silúrico superior y Devónico de Bolivia. Localidades: 1 Ayo Ayo, 2 Chiarumani, 3 Belén, 4 Sica Sica, 5 Sayari, 6 Pongo, 7 Huacani-Condo, 8 Carrasco, 9 Sacta, 10 Comarapa, 11 Chaquimayu, 12 Villagranado, 13 Saipina, 14 El Tunal, 15 Ichoa, 16 Mataral, 17 Vallegrande, 18 Presto-El Peral, 19 Tarabuco, 20 La Escalera, 21 Icla, 22 Sobo Sobo, 23 Monteagudo - El Rosal, 24 Sella, 25 Angosto de Alarache.



Nuculites oblongatus Conrad, 1841: especie tipo del género, está en la cuenca boliviana desde el Emsiano terminal hasta el Givetiano, de Sica Sica (Kozłowski, 1923), Belén y Ayo Ayo (Dalenz Farjat 2000 ined. y en prensa), Chiarumani – Chacoma y Sacta (Dalenz Farjat, 1993), Mataral (Dalenz Farjat 2000 ined, en prensa y Hernández *et al.*, 2000) y Sobo Sobo (Hernández *et al.*, *op. cit.*). Formas comparables se registran en el Emsiano tardío de Vallegrande – San Blas (Dalenz Farjat *op. cit.*) (Fig. 2).

Nuculites sharpei Reed, 1908: esta especie gondwánica está bien documentada en la cuenca boliviana. Esta especie se registra en estratos emsianos, eifelianos y givetianos de Presto – El Peral (Dalenz Farjat, 1993), Campo Redondo, Comarapa (Suarez Riglos 1975), La Escalera, Vallegrande – San Blás, Mataral (Hernández *et al.*, *op. cit.*), Belén (Dalenz Farjat, 2000 inéd y en prensa), Ayo Ayo, Belén, Chiarumani, Colchani, Chacoma y Sacta (Dalenz Farjat, 1993). Como formas comparables se han colectado individuos en Carrasco (Dalenz Farjat, *op. cit.*) (Fig. 2).

Nuculites subrectangularis Babin, 1963: esta especie fue creada a partir de material frasniano de Rostellec, Noroeste de Francia (Babin, 1963 y 1966). En Bolivia se compara a esta especie, un individuo de mediana preservación, del Emsiano de Ayo Ayo (Dalenz Farjat 2000 inéd, y en prensa). Convendría mejorar las colectas de bivalvos en Ayo Ayo, para descartar o confirmar la presencia de esta especie en el Gondwana.

Dysodonta:

Este género es raro en el Silúrico de Bolivia. Figura registrado en nomenclatura abierta en el Siluro-Devónico de Pulquina (Babin & Dalenz Farjat, 1993). Este género no fue registrado en las siguientes colectas.

Palaeoneilo:

Este Malletiidae con pocos caracteres diagnósticos, suele ser mal identificado. Recientemente Bradshaw (1999) determina que aquellos “*Palaeoneilo*” que posean un seno paleal, deberán ser considerados dentro del género *Ctenodontella* Khalifin, 1940, en tanto que aquellos que posean una línea paleal deberán ser clasificados como *Palaeoneilo* Hall & Whitfield, 1869.

Como se mencionara líneas arriba, *Palaeoneilo* es otro de los paleotaxodóntidos más frecuentes en las colectas de material siluro-devónico de Bolivia. Cuatro son las especies presentes y dos se mantienen en nomenclatura abierta.

Palaeoneilo villagranadensis Dalenz Farjat, Goitia & Limachi 1995: especie endémica boliviana, desarrollada en las plataformas ludlowianas, pridolianas y lochkovianas de Aygachi (obs. pers. 1996), Corregidores, Tarabuco – Kharamayu, Sobo Sobo, Seripona (Gagnier *et al.*, 1988 como *P. unionoides*), Sella, Mataral (Dalenz Farjat 2000 inéd y en prensa), Villagranado (Dalenz Farjat *et al.*, 1995, Dalenz Farjat *op. cit.*, Hernández *et al.*, *op. cit.*), Río La Haciendita y Puente Arce (obs. pers. 1996) (Fig. 1).

Palaeoneilo constricta (Conrad, 1841): esta es la especie tipo del género. Esta especie es devónica y con una repartición boreal muy amplia. En Bolivia, fue registrada en el Devónico medio de Saipina y Sacta y como forma comparable en Chacoma y en el Lago Poopó (Dalenz Farjat, 1992). Se confirma su presencia en el Devónico medio del Altiplano, pues se registra en Ayo Ayo y Belén, Mataral (Hernández *et al.*, *op. cit.*), Vallegrande – San Blás (Dalenz Farjat, 2000 inéd y en prensa) y en Alarache (Hernández *et al.*, *op. cit.*) completan la distribución en la cuenca boliviana.

Por primera vez se reporta la presencia de esta especie en niveles algo más viejos que el Eifeliano, en el Emsiano terminal de La Escalera (Dalenz Farjat *op. cit.*, y Hernández *et al.*, *op. cit.*) (Fig. 2).

Palaeoneilo musculosa (Knod, 1908): esta es otra especie endémica boliviana, descrita por Knod, a partir de material emsiano y eifeliano de Cochabamba. Se incluye la especie *P. elliptica* Kozłowski 1923, en la sinonimia de *P. musculosa* (ver detalles en Dalenz Farjat *op. cit.*). Se conoce esta especie en Sica Sica (Kozłowski, 1923, Dalenz Farjat 1992 y Babin & Dalenz Farjat 1993), en Patacamaya (Kozłowski *op. cit.*), en Chiarumani – Chacoma (Dalenz Farjat 1992, Babin & Dalenz Farjat *op. cit.*), en Ayo Ayo y Belén (Dalenz Farjat *op. cit.*, Babin & Dalenz Farjat *op. cit.*, y Dalenz Farjat 2000 inéd y en prensa) (Fig. 1).

Palaeoneilo pondeana (Hartt & Rathbun, 1875): por la falta de caracteres diagnósticos de la especie *P. forbesi* Ulrich, 1892 se sugiere considerarla por lo menos como especie en revisión (ver detalles en Dalenz Farjat *op. cit.*). En cambio se considera que la especie *P. magnifica* Clarke, 1913 entraría en sinonimia con *P. pondeana* (ver detalles Dalenz Farjat 1992 y Dalenz Farjat 2000 inéd y en prensa).

La especie *P. pondeana* es una especie boreal pero cuya presencia en el Gondwana está bien documentada en Brasil (Clarke 1899), en Perú (Boucot *et al.*, 1980) y en Bolivia. En Bolivia se encuentra en Sica Sica y Patacamaya (Kozłowski, 1923), Chahuarani, Chiarumani – Chacoma y Colchani (Dalenz Farjat 1992), Belén, Ayo Ayo, La Escalera, Angosto de Alarache, Sobo Sobo y Vallegrande – San Blás (Dalenz Farjat 2000 inéd y en prensa), Padilla (Branisa, 1965), Presto – El Peral (Dalenz Farjat, 1992) e Icla – Candelaria (Hernández *et al.*, *op. cit.*) (Fig. 2).

Palaeoneilo sculptilis Clarke, 1913: esta es otra especie gondwánica endémica, definida a partir de material devónico de Paraná, Ponta Grossa. Únicamente se registra en Bolivia como especie abierta en Padilla (Branisa, *op. cit.*), Belén (Branisa *op. cit.*, y Dalenz Farjat 2000 inéd y en prensa) y Río Ichilo (Dalenz Farjat, 1989 inéd).

Convendría continuar con las pesquisas en el campo, para verificar si realmente se encuentra esta especie en la cuenca boliviana.

Palaeoneilo rhysa Clarke, 1913: Esta especie es muy endémica para el Devónico de Paraná y Ponta Grossa (Clarke, 1913 y Morsch 1983). En Bolivia, nunca dejó de ser mencionada como especie *affinis* en Sacta, Sica Sica (Dalenz Farjat 1992), Vallegrande – San Blas, Belén y Angosto de Alarache (Dalenz Farjat 2000 inéd y en prensa).

Como en el caso de especies que no tenemos certeza de su presencia en la cuenca boliviana, se deberá continuar con colectas de campo para mejorar las posibilidades de encontrar material mejor preservado.

Phestia:

Este nuculanidae creado a partir de material carbonífero de la cuenca del Don en Rusia, es registrado en Bolivia bajo nombres de otros géneros como *Nuculana* Link, 1807 o *Nucula*, o bien *Leda* Schumacher 1847. Se considera que *Phestia* Chernyshev 1951 agrupa los pequeños nuculanidos con un escudete pobremente desarrollado y con un surco umbonal interno mayor (ver detalles en Bradshaw 1999 y Dalenz Farjat *op. cit.*).

Este género es cosmopolita a partir del Devónico, tanto en Laurentia como en el Gondwana. En Bolivia se registran dos especies, ambas en nomenclatura abierta.

La primera es la especie emsiana *Phestia securiformis* (Goldfuss) de La Escalera (Dalenz Farjat *op. cit.*) y la segunda es la especie eifeliana *Phestia inornata* (Sharpe), registrada ampliamente en el Gondwana como *Nuculana inornata* (Sharpe) (Branisa, *op. cit.*, y Morsch 1986). Esta nueva combinación fue colectada del Eifeliano de Sica Sica (Dalenz Farjat *op. cit.*).

Praecardium:

Dentro de la Subclase Cryptodonta (según Newell 1969) se encuentra clasificada la familia Praecardiidae, con el género *Praecardium* Barrande, 1881. A partir de la sinonimia de *Praecardium*

establecida tanto por Newell (*op. cit.*) como por Babin (1966), se considera el género *Panenka* dentro de *Praecardium* (ver detalles en Dalenz Farjat *op. cit.*). Este género se encuentra en el Devónico boliviano con una sola especie, *Praecardium sudamericana* (Kozłowski, 1923) en Sapahaqui y Belén (Branisa, *op. cit.*) y Chiarumani (Dalenz Farjat *op. cit.*) (Fig. 1).

En el Ludlowiano a Pridoliano de Sella, se encontraron ejemplares de *Praecardium* que fueron mantenidos en nomenclatura abierta, en espera de coleccionar mejores ejemplares (Dalenz Farjat *op. cit.*).

Antipleura (Dualina):

El género *Dualina* es incluido como subgénero de *Antipleura* Barrande 1881, siguiendo a Newell (*op. cit.*). En Bolivia se tienen dos especies, ambas del Ludlowiano. Se trata de *Antipleura (Dualina) secunda*, y la segunda en nomenclatura abierta, *Antipleura (Dualina) comitans*. *A. (D.) secunda* Barrande 1881 es una especie muy cosmopolita para tiempos del Ludlowiano, habiendo sido creada en la Bohemia. En Bolivia fue reportada del Silúrico superior de Huari (Pojeta *et al.*, 1976, Suarez Riglos *et al.*, 1994). Además se la conoce en el Ludlowiano de Chaquimayu, Pongo y Tarabuco (Dalenz Farjat *op. cit.*). La segunda especie es *A. (D.) comitans* Barrande, 1881 está escasamente representada por un pequeño lote de individuos mal preservados del Ludlowiano de Pongo (Fig. 2, Dalenz Farjat *op. cit.*).

Cardiola:

Este género es el único de los Arcoidea que se registra en Bolivia. La especie es *Cardiola fluctuans* Barrande, 1881. En 1979 Kriz determinó la presencia de *Cardiola* en nomenclatura abierta, en el Silúrico superior de Cochabamba (com. escrita a Suarez Soruco). Posteriormente se encontró otro lote de *Cardiola fluctuans* en el Ludlowiano de Pongo (Dalenz Farjat *op. cit.*) (Fig. 2). Igualmente se reporta un individuo en nomenclatura abierta, en el Devónico inferior de Chiarumani (Dalenz Farjat *op. cit.*).

Mytilarca:

Aunque muy poco frecuente, es uno de los pterioideos que se registran en la cuenca silúrica de Bolivia. En nomenclatura abierta figura en el Silúrico Superior de Pojo y Huari (Pojeta *et al.*, 1976 y Suarez Riglos *et al.*, 1994).

Leptodesma (Leptodesma):

En la cuenca siluro-devónica boliviana se han reportado numerosos géneros del Orden Pterioidea. Uno de ellos es *Leptodesma*, ampliamente reportado tanto para el Silúrico como para el Devónico de Laurentia (Mc Alester 1962, Pojeta *et al.*, 1976), de Báltica (Krasilova 1963, 1975) y del Gondwana (Mergl & Massa 1992). En Bolivia se reportó hace poco *L. (Leptodesma)* en nomenclatura abierta, tanto en el Ludlowiano de Corregidores como en el Emsiano de La Escalera (Dalenz Farjat *op. cit.*).

Ptychopteria:

Como género en nomenclatura abierta, es reportado del Lochkoviano de Corregidores (Dalenz Farjat *op. cit.*) y del Ludlowiano – Pridoliano de Sella (Dalenz Farjat *op. cit.*).

Ptychopteria (Ptychopteria):

Como género y subgénero, se conocen en nomenclatura abierta en el Ludlowiano de Chaquimayu y de Tarabuco (Dalenz Farjat *op. cit.*), y por otro lado, en el Pragiano – Emsiano de Sella (Dalenz Farjat *op. cit.*).

Ptychopteria (Actinopteria):

Se conocen dos especies de este género en Bolivia. Por un lado *Ptychopteria (Actinopteria) eschwegei* Clarke, 1899 y por otro lado *Ptychopteria (Actinopteria) migrans migrans* (Barrande). La primera especie fue descrita a partir de material Devónico de Pará (Brasil). En Bolivia, se reporta en el Emsiano a Eifeliano de La Escalera (Dalenz Farjat *op. cit.*, Hernández *et al.*, *op. cit.*). La segunda especie es mucho más vieja, conocida en el Pridoliano y Lochkoviano de Bohemia entre otros, se la reporta como primicia en esta parte del Gondwana, en el Ludlowiano de Tarabuco (Dalenz Farjat *op. cit.*) y de Alarache (Hernández *et al.*, *op. cit.*) (Fig. 2).

Modiomorpha:

Siguiendo la clasificación de los modiomorphoidea dentro de la Subclase Isofilibranquia propuesta por Pojeta & Runnegar (1985) y retomada por Bradshaw (1999), se reportan tres especies de este género: *Modiomorpha concentrica*, *M. scaphula* Clarke, 1913 y *M. pimentana* Hartt & Rathbun.

M. concentrica (Conrad, 1838) es la especie tipo del género, creada a partir de material del Devónico medio y superior de Laurentia. Esta especie boreal fue registrada en Bolivia desde Branisa (1965) y Suárez Riglos (1975) y confirmada en el Río Isama (Dalenz Farjat 1989, inéd.). Actualmente, se amplía su paleogeografía al reportarse su presencia en el Eifeliano de Ayo Ayo (Dalenz Farjat *op. cit.*) (Fig. 2).

La especie *M. scaphula* Clarke, 1913 es común en el Devónico de Brasil (Clarke, 1913). En Bolivia también fue registrada desde Branisa (*op. cit.*) en Padilla, Belén y Pujrivi. Además se registra en el Eifeliano de La Escalera (Dalenz Farjat *op. cit.*) (Fig. 2).

La especie *M. pimentana* Hartt & Rathbun, es apenas mencionada en nomenclatura abierta a partir de material emsiano de La Escalera (Dalenz Farjat *op. cit.*).

Numerosas referencias se tienen de *Modiomorpha* en nomenclatura abierta, como ser un ejemplar de excelente preservación del Emsiano de Sobo Sobo, o bien individuos pequeños del Eifeliano de Belén (Dalenz Farjat *op. cit.*).

Sphenotomorpha:

Dentro de esta familia, *Sphenotomorpha* Williams & Breger, 1916 es un género que recién aparece citado hace poco, desde la nueva combinación que propusiera Morsch (1986) para formas conocidas en la bibliografía y las colecciones bolivianas como *Leptodomus*. Este último género es sinónimo de *Schizodus*, por lo tanto, se consideran válidas las observaciones de Morsch (*op. cit.*).

Se registran tres especies en el Devónico de Bolivia.

La primera es una especie nueva, *Sphenotomorpha orientalis* Dalenz Farjat (2000 y en prensa) es una especie endémica para el Emsiano de Mataral (Hernández *et al.*, *op. cit.*) (Fig. 1).

La segunda es *S. ulrichi* (Clarke) descrita de niveles eifelianos a frasnianos de Pujrivi (Babin & Dalenz Farjat, *op. cit.*). Esta especie fue descrita para formas procedentes del Devónico de Paraná (Clarke, 1913). En Bolivia individuos comparables a esta especie se registran en el Emsiano de Mataral (Dalenz Farjat *op. cit.*, Hernández *et al.*, *op. cit.*).

La tercera es *S. bodembenderi*. Formas comparables a esta especie se encuentran en el Devónico de Azurduy, San Roque (Babin & Dalenz Farjat, *op. cit.*).

Andinomorpha:

Este es un modiomórphido nuevo, creado a partir de individuos procedentes del Emsiano de Chiarumani y Belén (Fig. 1). La especie tipo es *Andinomorpha minuta* (Kozłowski, 1923), anteriormente descritas por Kozłowski como *Modiomorpha* (?). Los caracteres particulares de estos individuos, permitieron crear un nuevo género, *Andinomorpha* Dalenz Farjat (2000, 2001 y en prensa).

Pleurodapis:

Este es uno de los pocos heterodóntidos paleozoicos que se registran en la cuenca siluro-devónica de Bolivia. *Pleurodapis* Clarke, 1913 aparece en Bolivia con la especie tipo, *P. multincta* en el

Devónico de Icla (Branisa, 1965), del Alto del Inca (Dalenz Farjat, 1989), de Caigua (Pojeta *et al.*, 1976) y en el Emsiano de Vallegrande (Dalenz Farjat 2000 inédito, y en prensa) (Fig. 2). Además se ha encontrado un lote de individuos ludlowianos, en el Angosto de Alarache, que no corresponden a la especie tipo, clasificados en nomenclatura abierta (Dalenz Farjat *op. cit.*). Es claro que convendría continuar la búsqueda de posibles *Pleurodapis* en el Ludlowiano del sur de Bolivia, a fin de clarificar si se trata de una nueva especie o tal vez de un nuevo género?

Cardiomorpha:

La importante subclase de anomalodesmátidos está registrada en el Silúro-Devónico de Bolivia por varios géneros. *Cardiomorpha* de Koninck, 1841 es un género varias veces mencionado en el Devónico de Bolivia, como *Cardiomorpha oblonga* en el Devónico inferior de El Rosal (citado en Babin & Dalenz Farjat 1993) (Fig. 2). En nomenclatura abierta, se lo conoce en el río Beni (Branisa 1965), en Monteagudo – El Rosal (Dalenz Farjat, 1989), en el Eifeliano de Belén (Dalenz Farjat, 2000 inédito y en prensa) y en el Emsiano terminal a Devónico Medio de Sobo Sobo (Hernández *et al.*, *op. cit.*). Este es uno de los géneros que debería ser investigado con mayor profundidad, en secuencias devónicas, para encontrar individuos mejor conservados.

Pholadella:

Otro anomalodesmátido es *Pholadella* Hall, 1869 un género boreal para el Devónico. Se encuentra registrada solamente una especie, *P. radiata* Hall, a partir de material del Emsiano – Eifeliano de Monteagudo – El Rosal (Babin & Dalenz Farjat, 1993), Eifeliano de Alarache y Sobo Sobo (Hernández *et al.*, *op. cit.*) (Fig. 2). Se ha encontrado un pequeño lote de *Pholadella* sp. A del Ludlowiano de Villagranado (Dalenz Farjat *op. cit.*). Tratándose de fauna silúrica, convendría mejorar las colectas y definir la taxonomía de estos bivalvos.

Prothyris:

Se encuentra mencionado este género con la especie *Prothyris elegans* Meek 1871 en una colecta estudiada por Pojeta *et al.*, 1976. Posteriormente, no se ha vuelto a encontrar este género.

Grammysia:

La presencia de este anomalodesmátido en la cuenca Siluro-Devónica de Bolivia es aún dudosa. Este género fue registrado en nomenclatura abierta, en Monteagudo (citación de Babin & Dalenz Farjat *op. cit.*) y no volvió a ser colectado posteriormente.

Protomya:

Este es otro de los géneros de escasa presencia en el Silúrico de Bolivia. Fue mencionado una vez en el Silúrico superior de Lampaya y no volvió a ser colectado en las posteriores misiones. Figura como *Protomya oblonga* Hall (ver citación en Babin & Dalenz Farjat, *op. cit.*).

Sanguinolites:

Muy rara vez mencionado, este anomalodesmátido fue registrado en el Eifeliano de Belén, en nomenclatura abierta (Dalenz Farjat, *op. cit.*) y en el Eifeliano de Alarache (Hernández *et al.*, *op. cit.*).

Andinodesma:

Este género fue creado para individuos anomalodesmátidos procedentes del límite Silúrico – Devónico de Cochabamba por Rehfeld & Mehl en 1989. Posteriormente, se encontraron en el Ludlowiano de Sobo Sobo, ejemplares que corresponden a la especie tipo *Andinodesma radcostata* Rehfeld & Mehl (Dalenz Farjat, *op. cit.*) (Fig. 1).

CONCLUSION

En una cuenca extensa, de por lo menos 57 millones de años de duración, solamente se registran 25 géneros y 39 especies de bivalvos. Aunque las pesquisas tienden a incrementar el conocimiento de manera directa, es también cierto que la Clase Bivalvia es muy poco diversa en este intervalo de tiempo en el occidente del Gondwana. Posiblemente se incrementen los géneros y las especies en ciertos lugares, probando una diferenciación alopátrica dentro de la plataforma siluro-devónica, o bien, encontremos un aumento de la diversidad en ciertos niveles referidos a la mecánica de sedimentación de la cuenca. Por ejemplo se ha probado que durante el Devónico Inferior la fauna bentónica de la cuenca boliviana era más diversa en los highstand y still stand de las secuencias progradantes (Alvarez *et al*, en prensa). Finalmente, la cantidad de localidades revisadas y nuevamente muestreadas no es desdeñable como para no tener una idea medianamente seria de la baja diversidad de los bivalvos.

Por lo tanto, cuanto conocemos sobre la taxonomía de esta clase?, mucho y muy poco. Seguir con las investigaciones es la única manera que tenemos de responder a estas preguntas.

Agradecimientos: se agradece a Pluspetrol por haber autorizado la inclusión en este trabajo, de información de su propiedad. Igualmente agradezco el interés por la elaboración del mismo al Gerente de XR s.r.l., Roberto M. Hernández.

La base de este trabajo se encuentra descrita en una tesis doctoral de la autora, cuyo propietario de la información es YPFB-UNYC.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- ALBARIÑO L., A. DALENZ FARJAT, L. ALVAREZ, R. HERNANDEZ, M. PEREZ LEYTON, en prensa: Las Secuencias Sedimentarias del Devónico en el Subandino Sur y el Chaco. Bolivia y Argentina. *V Congreso Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos*. A ser presentado. Mar del Plata, 2002.
- ALVAREZ L. A., A. DALENZ FARJAT, R. M. HERNANDEZ, L. M. ALBARIÑO, en revisión: Integración del análisis de líneas – tiempo, facies y biofacies como metodología de trabajo en plataformas silicoclásticas devónicas del sur de Bolivia y noroeste Argentino. Sometido a Revista IAS.
- BABIN C., Y. PLUSQUELLEC, 1963: Sur la profondeur des mers dévoniennes dans l'Ouest du Finistère.- *Bull. Soc. Geol. Mineral. Bretagne*.- Nouv. Serie.
- BABIN C., 1966: Mollusques bivalves et céphalopodes du Paléozoïque armoricain. Etude systématique. Essai sur la phylogénie des bivalves. Esquisse paléocologique.- Thèse Doc. Fac. Scien. Rennes.
- BABIN C., A. DALENZ FARJAT, 1993: Bivalvos Paleozoicos Bolivianos. Fósiles & Facies de Bolivia, Volumen II. Invertebrados y Paleobotánica. *Rev. Tec. YPFB*:13-14(1-4).
- BABIN C., A. DALENZ FARJAT, 1994: Unusual accessory muscle scar patterns in two species of *Palaeoneilo*, a paleotaxodont bivalve from the Devonian of Bolivia.-*J. Paleont.* 68(5):1041-1047.
- BOUCOT A.J., P.E. ISAACSON, G. LAUBACHER, 1980: An early Devonian, eastern Americas realm faunule from the coast of Southern Peru.- *J. of Paleont.* 54(2): 359-365.
- BRADSHAW M.A., 1974: Morphology and mode of life of the bivalves *Nuculoidea vespa* n.sp. and *Nuculoidea umbra* n. sp. from the Devonian of New Zealand.- *N. Zealand J. of Geology and Geophysics*. 17(2): 447-464.
- BRADSHAW M.A., L. McCARTAN, 1991: Palaeoecology and systematics of Early Devonian bivalves from the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica.- *Alcheringa*, 15:1-42.
- BRADSHAW M.A., 1999: Lower Devonian bivalves from the Reefton Group, New Zealand. *Mem.20 Assoc. Australasian Paleontologists*. Canberra: 171 pgs.
- BRANISA L., 1965: *Los fósiles guías de Bolivia*. I. Paleozoico.-*Bol Geobol*, 6.
- CHAMOT G.A., 1965: The classical Devonian of Icla-Geology of the Icla-Huamampampa area Chuquisaca Department.- *BOGOC*, Geologic report 01.98.
- CLARKE J.M., 1899: The Devonian Mollusca of the State of Pará.- *Archivos do Mus. Nac. Rio de Janeiro*. 10. English Ed. 1900.
- CLARKE J.M., 1913: Fosséis devonianos do Parana.- *Mon. Serv. Geol. Min. Brasil*. 1:1-353.
- COX *et al.*, 1969: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (N). Mollusca 6.- Geolog. Soc. Am. Univ. Kansas Press. Moore (Eds.). Vol. 1 of 3, 2 of 3.
- DALENZ FARJAT A., 1989: Bioestratigrafía y sistemática del Phylum Mollusca en los ciclos Cordillerano y Subandino de Bolivia.- Tesis Grado UMSA. Inéd.

- DALENZ FARJAT A., 1992: Etude systématique des genres *Nuculites* Conrad et *Palaeoneilo* Hall & Whitfield (Palaeotaxodonta: Bivalvia) du Siluro-Dévonien de Bolivie. Esquisse de répartition paléobiogéographique.- Mem. DES Université Claude Bernard, Lyon I: 79p. 7pl. Lyon, Juin 1992.
- DALENZ FARJAT A., 1993: Estudio sistemático del género *Nuculites* Conrad (Palaeotaxodonta: Bivalvia) del Siluro-Devónico de Bolivia.- *Rev. Tec. YPFB* 13-14 (1-4): 121-154, Fósiles & Facies de Bolivia, Vol. II. Santa Cruz.
- DALENZ FARJAT A., V. H. GOITIA, R. LIMACHI, 1995: *Palaeoneilo villagranadensis* sp. nov., (Palaeotaxodonta: Bivalvia), nueva especie del Silúrico superior-Devónico inferior de Bolivia.- I. Encuentro de Geología del Cono Sur, Porto Alegre, Noviembre 1995: 215-219.
- DALENZ FARJAT A., 2000: Taxonomía, Paleocología y Paleogeografía de Moluscos Bivalvos del Siluro-Devónico del Altiplano, Cordillera Oriental, Interandino y Subandino de Bolivia. Tomos I y II. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Inéd.
- DALENZ FARJAT A., 2001: Dos nuevos paleotaxodotes (Bivalvia, Nuculoida) del Ludlowiano y Pridoliano de Bolivia.- XIV Congreso Geológico Boliviano. La Paz, 14-18 Nov.
- DALENZ FARJAT A., 2001: Un nuevo paleotaxodote (Bivalvia, Nuculoida) del Pridoliano del Altiplano Central de Bolivia.- XIV Congreso Geológico Boliviano. La Paz, 14-18 Nov.
- DALENZ FARJAT A., 2001: Un nuevo Paleoheterodóntido (Bivalvia, Modiomorphoidea) del Emsiano de Bolivia.- XIV Congreso Geológico Boliviano. La Paz, 14-18 Nov.
- DALENZ FARJAT A., *en prensa*: Taxonomía de Moluscos Bivalvos del Silúrico y Devónico de Bolivia.
- DALENZ FARJAT A., L. A. ALVAREZ, R. M. HERNANDEZ, L. M. ALBARIÑO, *en prensa*: Cuenca Siluro-Devónica del Sur de Bolivia y del Noroeste Argentino: algunas interpretaciones. *V Congreso Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos*. A ser presentado. Mar del Plata, 2002.
- DIENST P., 1913: Die fauna der unterkoblenz-Schichten (Michelbacher Schichten) des oberen bernbachtals bei densberg im Kellerwald.- *Jhb. K. preuss. geol. Landesanst.*, 34, 1,3.
- FRICKE W., CH. SAMTLEBEN, H. SCHMIDT-KALER, H. URIBE, A. VOGELZ, 1963: Investigaciones geológicas en la zona sudoccidental delantera de la Cordillera Tres Cruces (Quimsa Cruz), Bolivia y en el Macizo de la Cordillera Santa Vera Cruz.- *Inf. 49. Mis. Téc. Alemana*.
- GAGNIER P.Y., S. TURNER, L. FRIMAN, M. SUAREZ RIGLOS, P. JANVIER, 1988: The Devonian vertebrate and mollusc fauna from Seripona (Dept. of Chuquisaca) Bolivia.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 176.2: 269-297. Stuttgart.
- HERNANDEZ R. M., L. A. ALVAREZ, A. DALENZ FARJAT, 2000: Estratigrafía Secuencial y Paleocología de la Cuenca Subandina – Chaqueña (Siluro – Devónico). Bolivia – Noroeste Argentino. Informe Interno de XR s.r.l. para Pluspetrol. Salta, Argentina.
- KNOD R., 1908: Devonische faunen boliviens.- *N.J. Min. Geol. u Pal.*, 25:493-600. Stuttgart.
- KOZLOWSKI R., 1923: La faune dévonienne de Bolivie.- *Ann. Paleont.*, 12:1-112.
- KRASILOVA I.N., 1963: Stratigraphie et pélecypodes du Silurien Supérieur et du Dévonien Inférieur du N.E. du Lac Balkach.- *Akad. Naok. SSSR*, 75, 200pp, 14pl.
- KRASILOVA I.N., 1975: Kharakteristika fauny pogratinidnykh sloev silura i devona tsentralnogo kasakhstan.- *in Bivalves* V.V. Menner, rédacteur. Mockba, 1975, 12: 76-85, pl.18-21.
- KRIZ J., 1984: Autecology and ecogeny of Silurian Bivalvia.- *in Autecology of Silurian organisms*, Bassett & Lawson (eds.) *Special Papers in Palaeontology* (32): 183-195.
- MORSCH S.M. 1983: Resultado preliminar do estudo dos bivalvos (Mollusca) do Devoniano da bacia do Parana.- *Rev. Tec. YPFB*, IX(1-4): 93-109. Dic.
- MORSCH S.M., 1986: Bivalves (Mollusca) na Formação Ponta Grossa (Bacia do Paraná-Devoniano). Revisao sistemática. *An. Acad. brasil. Cienc.*, 58(3): 403-431.
- MORSCH S.M., 1987: *Pholadella? jaguaraiensis* sp.n. e *Pholadella? epops* (Clarke), n.comb. (Mollusca - Bivalvia) na Formação Ponta Grossa, Bacia do Parana, Devoniano (Brasil).- *Mem IV Cong. Paleont. Latino, SCZ*, t.I: 193-199.
- McALESTER A.L., 1962: Upper Devonian pelecypods of the New York Chemung Stage.- *Peabody Museum of Nat. Hist.- Univ. Yale, Bull.* 16.
- McALESTER A.L., 1962: Mode of preservation in Early Paleozoic pelecypods and its morphologic and ecologic significance.- *J. Paleont.* 36(1): 69-73.
- McALESTER A.L., 1962: Some comments on the species problem.- *J. Paleont.* - 36(6): 1377-1381.
- POJETA J., J. KRIZ, J. BERDAN, 1976: Silurian-Devonian pelecypods and Paleozoic stratigraphy of subsurface rocks in Florida and Georgia and related Silurian pelecypods from Bolivia, and Turkey.- *Geol. survey*, pp: 879: 1-32.
- POJETA J. Jr (Ed.), 1986: Devonian rocks and Lower and Middle Devonian Pelecypods of Guangxi, China, and the traverse group of Michigan.- *US Geol. Surv.* PP 1394-A-G.
- POJETA J.Jr, R. ZHANG, Z. YANG, 1986: Systematic paleontology of Devonian pelecypods of Guangxi and Michigan.- *US Geol. Surv.*, PP1394 A-G: 57-108, fig. 13-16, pl. 1-66.
- POJETA J.Jr, B.S. NORFORD, 1987: A bohemian type Silurian (Wenlockian) pelecypod faunule from Arctic Canada.- *J. Paleont.*- 61(3): 508-520. 6figs.
- POJETA J.Jr, 1988: The origin and paleozoic diversification of Solemyoid pelecypods.- *New Mexico Bureau of Mines & Mineral Resources*, Mem. 44: 201-215.

- REHFELD U., J. MEHL, 1989: *Andinodesma radicosata* n. gen. n. sp., a grammysiid taxon from the Lower Devonian Catavi-Formation (Bolivia) and its autecological and phylogenetic implications.- *Paläont.Z.*, 63(3/4): 263-279. 14 Abb. Stuttgart.
- SANCHEZ T., 1989: Bivalvos paleotaxodóntidos de la Formación Lipeón (Silúrico) de la Sierra de Zapla, Prov. de Jujuy, Argentina.- *Ameghiniana*, 26(3-4): 173-189.
- SUAREZ RIGLOS M., 1962 (1967): Some Devonian fossils from the State of Piauí, Brasil.- Dissert. for Master of Science, Univ. of Cincinnati, 52-79.
- SUAREZ RIGLOS M., 1969: Nota aclaratoria sobre algunos moluscos silúricos (Gotlándicos) de Huari-Oruro.- *Bol. Inst. Bol. Pet.* 9(1): 61-62.
- SUAREZ RIGLOS M., 1970: Estudio estratigráfico y paleontológico del area de Calamarca (Depto. La Paz).- Tesis Univ. Nacional de Cordoba: 61-68.
- SUAREZ RIGLOS M., 1973: Tabla de biozonas del Silúrico-Devónico en Bolivia.- *Soc. Geol. Boliviana* (Anal. III Conv. Nal. Geol.), 20:93-96, 1 tabla.
- SUAREZ RIGLOS M., 1975: Distribución estratigráfica de algunos fósiles Silúrico-Devónicos.- *Rev. Tec. YPFB*, Publicación especial, IV(#): 213-232, La Paz.
- SUAREZ RIGLOS M., 1975: Algunas consideraciones biocronoestratigráficas del Silúrico-Devónico en Bolivia.- *Actas, I Cong. Argenti. de Paleont. y Bioestrat.*, I: 293-317. Tucumán, 1975.
- SUAREZ RIGLOS M., A. DALENZ FARJAT, H. PEREZ GUARACHI, 1994: Contenido faunístico del Ludloviano-Pridoliano de Huari, Oruro (Altiplano de Bolivia).- *XI Cong. Geol. Bol.*: 214-225.
- SUAREZ SORUCO R., 1988: Estudio bioestratigráfico del Ciclo Cordillerano boliviano.- Tesis Acad. de Ciencias, 142ps.
- SUAREZ SORUCO R., 1989: El ciclo Cordillerano (Silúrico-Carbonífero inferior) en Bolivia y su relación con países limítrofes.- *Rev. Tec. YPFB*, 10(3-4): 233-243.
- TUNNICLIFF S.P., 1982: A revision of Late Ordovician bivalves from Pomeroy, Co. Tyrone, Ireland.- *Palaeontology*, 25(1): 43-88.
- ULRICH A., 1892: Palaeozoische versteinungen aus Bolivien.- *N. J. Min. Geol. u Pal.*, 8: 5-116, Stuttgart.