

# LOS GÉNEROS *Redonia* Y *Catamarcaia* (MOLLUSCA, BIVALVIA) DE LA FORMACIÓN SURI (ORDOVÍCIO TEMPRANO, OESTE DE ARGENTINA) Y SU INTERÉS PALEOBIOGEOGRÁFICO

Teresa M. SÁNCHEZ<sup>1</sup> y Claude BABIN<sup>2</sup>

- 1) CONICET. Fac. Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.  
Universidad Nacional de Córdoba; Vélez Sarsfield 299.  
(5000) Córdoba, Argentina.
- 2) Centre des Sciences de la Terre.  
Univ. Claude Bernard – Lyon I, et URA número 11, C.N.R.S., 27-43,  
boulevard du 11 Novembre.  
69622 Villeurbanne cedex, Francia.

## ABSTRACT

A new species, *Redonia suriensis*, is described from the Sierra de Narvéez (western Argentina). This find extends the distribution of *Redonia* beyond Europe and North Africa. It is found associated with a primitive arcoid, *Catamarcaia chaschuilensis*, which shows characters interesting for the phylogeny of pteriomorphs. An analysis of the faunistic affinities of bivalves on Perigondwanan shelves during Early Ordovician (Arenig) and Middle Ordovician (Llanvirn-Llandeilo) times shows a high degree of endemism. The important role of these shelves for the early diversification of bivalves is confirmed once again.

**Keywords:** Bivalvia; Lower-Middle Ordovician; West Argentina, Paleobiogeography.

## RESUMEN

Se da a conocer una nueva especie, *Redonia suriensis*, procedente de la Sierra de Narvéez, en el Oeste de Argentina. Esta especie está asociada a un arcoideo primitivo, *Catamarcaia chaschuilensis*, cuyos caracteres resultan importantes para comprender la filogenia de los Pteriomorpha. El análisis de las afinidades faunísticas basado en los moluscos bivalvos durante el Ordovícico temprano (Arenig) y medio (Llanvirn-Llandeilo) en áreas perigondwánicas indica un alto grado de endemismo. Se destaca el papel de las plataformas perigondwánicas en la diversificación de los bivalvos durante el Ordovícico temprano y medio.

**Palabras clave:** Bivalvia; Ordovícico temprano-medio; Oeste de Argentina. Paleobiogeografía.

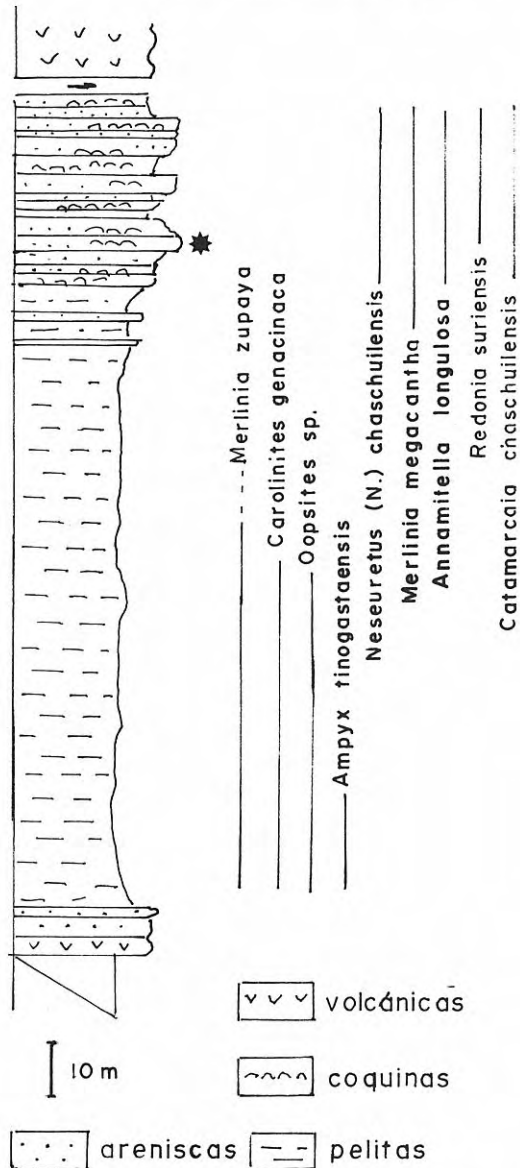
## INTRODUCCIÓN

La fauna de bivalvos de la Formación Suri (Ordovícico temprano del Sistema de Famatina) es poco conocida, excepto por la descripción de Aceñolaza y Toselli (1977) de *Actinodonta chaschuil* Aceñolaza y Toselli y de una forma asignada con dudas al género *Dipleurodonta*, que los autores no ilustran, procedentes de los afloramientos localizados en la región de Chaschuil (Provincia de Catamarca). Campañas recientes en esa zona han aportado abundantes bivalvos, parte de los cuales corresponden a una nueva especie del actinodóntido *Redonia*, que se da a conocer en este trabajo. Un importante número de ejemplares bien preservados, que coinciden con la descripción e ilustración de *A. chaschuil*, ha permitido verificar que ese material no pertenece a *Actinodonta* sino a un nuevo género, *Catamarcaia* (Sánchez y Babin, 1993). Asimismo se discute el interés paleobiogeográfico de esos nuevos datos.

En la Sierra de Narvéez (extremo Norte de la Sierra de Famatina), la Formación Suri aflora en una ancha franja de sentido aproximadamente Norte-Sur y es cortada por el Río Chaschuil, que corre aproximadamente en dirección Este-Oeste (Lám. I, Fig. 1). El material recolectado proviene de las sedimentitas que afloran en el margen sur del Río Chaschuil, entre los Puertos Chaschuil y Vuelta de las Tolas. La unidad (Fig. 1) consiste en pelitas y capas de areniscas, algunas de las cuales constituyen espesas coquinas conteniendo una abundante y variada fauna (bivalvos, braquiópodos, trilobites, equinodermos). Son comunes las intrusiones graníticas y las capas de tobas intercaladas en la secuencia. Detalles de la litología de esta formación han sido presentados por Aceñolaza y Toselli (1977); Mángano y Buatois (1990a, 1990b); Aceñolaza y Rábano (1990); Vaccari *et al.* (1993). Los ejemplares descritos provienen de las capas de coquinas del tercio superior del perfil estratigráfico estudiado.

## EDAD DE LA FORMACIÓN SURI

La edad de esta formación ha sido objeto de distintas opiniones. Originalmente fue considerada llanvirniense por Harrington y Leanza (1957), quienes definie-



**Figura 1** Columna estratigráfica de la Formación Suri y distribución de los trilobites y bivalvos recolectados. El asterisco señala el nivel de procedencia de *Redonia suriensis* n.sp.

ron las Zonas de *Merlinia megacantha* (= *Hoekaspis megacantha*) y *Annamitella tellecheai* en las formaciones Suri (inferior) y Molles (superior) de la Sierra de Famatina. Esta última especie fue considerada característica del Llanvirn en la Precordillera argentina. Tal edad fue postulada también por Benedetto (1976) para la "fauna de *Hoekaspis*" del Noroeste argentino, la que contiene elementos comunes con la fauna de la Formación Suri. Posteriormente, Aceñolaza y Toselli (1977) sugirieron que la edad de la Zona de *M. megacantha* podría ser arenigiense. Pero para Aceñolaza y Rábano (1990), la presencia de *Famatinolithus* y otros trinucleidos junto al género *Annamitella*, asociados a braquiópodos y moluscos similares a los de la parte alta de la Formación San Juan (Precordillera argentina), sugieren una edad llanvirniense. Sin embargo, estudios recientes han demostrado la edad arenigiense de las Zonas de *Annamitella tellecheai* (Vaccari, en prensa) y de *M. megacantha* (y de la "fauna de *Hoekaspis*") (Ottone *et al.*, 1992; Moya *et al.*, 1994).

Por otra parte, las faunas de trilobites y braquiópodos procedentes de los afloramientos de la Formación Suri en la región de Chaschuil (Vaccari *et al.*, 1993; Vaccari y Waisfeld, en prensa; Benedetto, en prensa) indican sin lugar a dudas una edad arenigiense. La edad arenigiense de las capas de la Formación Suri aflorantes en el Río Chaschuil fue confirmada por el hallazgo de conodontos pertenecientes a la Zona de *Baltoniodus navis* (Albanesi y Vaccari, en rev.).

## SISTEMÁTICA

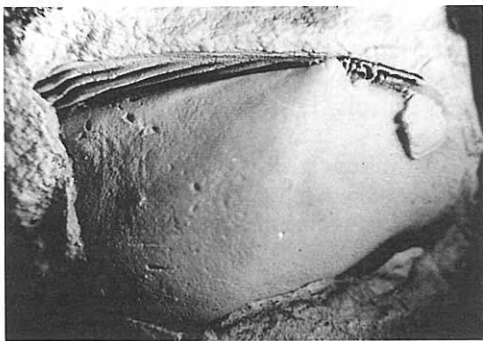
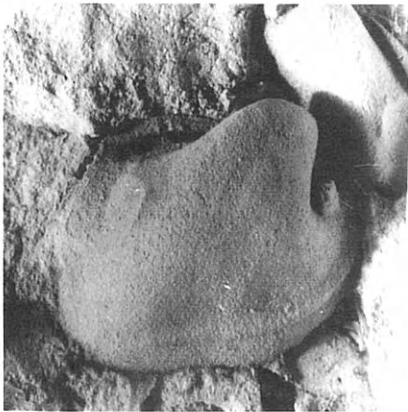
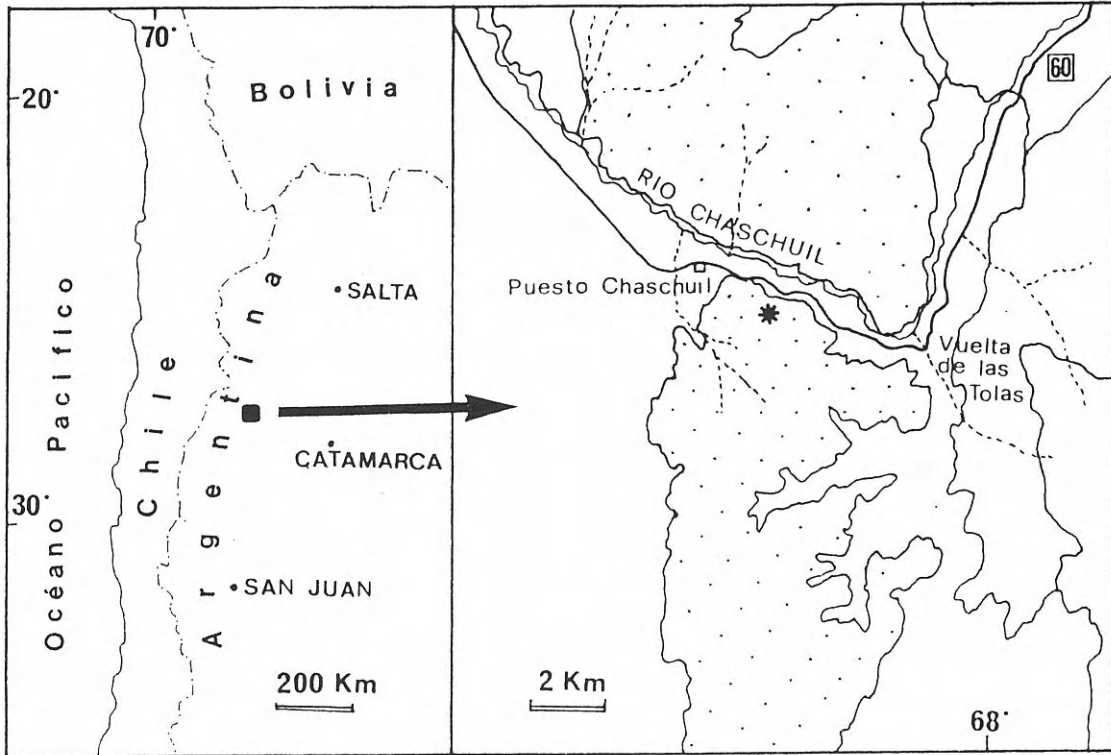
SUBCLASE HETEROCONCHIA Hertwig, 1895  
Orden ACTINODONTOIDA Douvillé, 1912  
Familia Redoniidae Babin, 1966

**Discusión:** La posición sistemática del género *Redonia* ha sido objeto de discusiones. En la revisión de los moluscos bivalvos del Paleozoico armoricano, Babin (1966) crea la Familia Redoniidae, monotípica en ese momento, y la incluye en el Orden Pantodontida Dall, 1900, junto a las familias Actinodontidae Douvillé, Lyrodesmatidae Ulrich y Caryidiidae Haffer, sobre la base de varios caracteres, de los cuales el más notorio es la dentición, que comprende dientes divergentes a partir del umbo (Babin, 1966:228). Newell (1969:339) ubicó al género *Redonia* en su nuevo orden Modiomorphoidea (Familia Modiomorphidae Miller) mientras que Chavan (1969:546) proponía una ubicación entre los Veneroidea

### Lámina I

- 1 Ubicación geográfica del área estudiada. En punteado, afloramientos de la Formación Suri; el asterisco señala la localización del perfil (Tomado de Turner, 1967).
- 2-4 *Redonia suriensis* n.sp. 2. Holotipo, molde interno de valva derecha, CEGH-UNC número 10474, × 6; 3. Vista antero-cardinal de un molde interno de valva derecha mostrando el pilar del músculo aductor anterior, la parte anterior de la foseta y el umbo recurvado, CEGH-UNC número 10479, × 13; 4. Charnela de un molde interno de valva derecha, CEGH-UNC número 10476, × 6.

- 5-7 *Catamarcaia chaschuilensis* (Aceñolaza y Toselli). 5. Molde interno de valva derecha, CEGH-UNC número 10530, × 2,7; 6. Detalle de los dientes anteriores del mismo ejemplar; nótese los músculos accesorios, × 8; 7. Réplica de látex de la charnela de un molde de valva derecha, CEGH-UNC número 10533, × 4.



(Familia Permophoridae van de Poel), desconociendo la Familia Redoniidae. Posteriormente, Pojeta (1971) consideró válido el ordenamiento de familias propuesto por Babin en 1966 pero propone reemplazar Pantodontida por Actinodontoida, de mayor difusión, para la categoría ordinal. Este ordenamiento es el que se sigue en el presente trabajo.

Género *Redonia* Rouault, 1851

**Especie tipo:** *Redonia deshayesiana* Rouault, 1851

*Redonia suriensis* n. sp.

Lám. I, Figs. 2-4

**Origen del nombre:** Alude a la Formación Suri, de donde proviene el material.

**Holotipo:** Un molde interno de valva derecha, CEGH-UNC n.º 10474 (Lám. I, Fig. 2).

**Material:** Se cuenta con alrededor de cincuenta ejemplares que aparecen con frecuencia en acumulaciones densas de individuos de distinto tamaño, que, al igual que los restantes taxones asociados, muestran varios grados de deformación. En consecuencia, para las ilustraciones y la descripción debieron seleccionarse los especímenes bien preservados, donde la deformación es escasa o nula. No se han hallado ejemplares con la concha preservada; el material consiste en moldes internos de valvas derechas e izquierdas, normalmente desarticuladas.

El material se encuentra depositado en la Cátedra de Estratigrafía y Geología Histórica (Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba) bajo la sigla CEGH-UNC, números 10474 al 10480 y 10521 al 10529.

**Localidad tipo:** Sierra de Narvárez, ribera Sur del Río Chaschuil, a aproximadamente 2 Km. al Este del Puesto Chaschuil.

**Estrato-tipo:** Nivel ubicado a 10 m. de la base del intervalo de areniscas, parte superior de la Formación Suri.

**Diagnosis:** *Redonia* con umbos fuertemente recurvados, pilar del músculo aductor anterior relativamente pequeño y contorno valvar subtrapezoidal.

**Descripción:** Conchas pequeñas de contorno subtrapezoidal, fuertemente convexas. Umbo muy prominente, recurvado sobre la línea cardinal, de posición anterior (no terminal) y prosogiro. La máxima inflación de la concha coincide con la máxima curvatura del umbo.

El músculo aductor anterior está limitado posteriormente por un profundo septo. En los moldes internos su aspecto es el de un tubérculo o pilar prominente (Lám. I, Fig. 3). La impresión del aductor posterior es poco marcada, amplia y ovalada. La línea paleal, bien impresa, es completa. Las impresiones musculares accesorias no se preservan frecuentemente; sólo en algunos ejemplares se observa una pequeña impresión redondeada, ubicada por encima del aductor posterior, correspondiente al músculo pedial posterior (Bradshaw, 1970: 642).

A pesar de la abundancia de ejemplares, son pocos los que tienen bien conservada la región de la charnela

(Lám. I, Fig. 4). La valva derecha en la región subumbonal tiene una profunda foseta "en chevron", en posición aproximadamente paralela al borde cardinal y cuyo vértice se dirige hacia atrás. Inmediatamente por detrás de esta foseta se inicia un dienteseudolateral posterior, lamelar, que llega hasta el extremo distal del músculo aductor posterior. La valva izquierda es la réplica de la anterior: lleva un pequeño dienteseudocardinal "en chevron", con las ramas dirigidas hacia adelante, ubicado ligeramente por detrás del músculo aductor anterior y una larga foseta para el dienteseudolateral, que comienza angosta y se ensancha hacia atrás. Los dientes son lisos, sin evidencias de crenulaciones. Un fino surco paralelo al borde cardinal, visible en algunos especímenes, señala la existencia de un ligamento opistodético.

El tamaño de la mayoría de los ejemplares oscila alrededor de 7 mm. de largo y 5 mm. de altura. Debe tenerse en cuenta que la altura máxima incluye el umbo, que en algunos casos sobrepasa en 1 mm. al borde cardinal. El tamaño máximo observado corresponde a un ejemplar deformado, cuya longitud no sobrepasa los 15 mm.

**Discusión:** La inclusión del material en el género *Redonia* no ofrece dudas debido a su característica forma general y dentición. Se diferencia claramente del género *Dulcineaia* Babin y Gutiérrez Marco, perteneciente a la misma familia (Babin y Gutiérrez Marco, 1991) por la ausencia de crenulaciones en los dientes.

La nueva especie es muy semejante a la especie tipo, *R. deshayesi*, aunque difiere de ella por el contorno, la fuerte prominencia del umbo y el relativamente escaso desarrollo del pilar que forma en los moldes internos al aductor anterior. En la región de la charnela existen también diferencias. En *R. suriensis* hay, como en *R. deshayesi*, un pseudocardinal "en chevron" pero es relativamente más pequeño y está orientado a la inversa (con el vértice hacia atrás).

Con respecto al contorno, cabe aclarar que en sus estudios sobre esa especie, Babin (1966) analiza las deformaciones sufridas por el material original y que llevaron a la erección de una especie distinta (*R. duvaliana* Rouault, 1851). A partir de ese análisis, Babin demuestra la coespecificidad de ambos taxones (*R. duvaliana* es invalidada) y prueba que el contorno (no deformado) de la especie *R. deshayesi* es ovalado. Si bien parte del material de Chaschuil presenta deformaciones que alteran su contorno, en los ejemplares bien preservados se mantiene en forma constante el contorno trapezoidal que constituye un carácter original.

Otras especies definidas del género han sido consideradas también como sinónimos de *R. deshayesi* por Babin y Gutiérrez Marco (1991): *R. bohémica* Barrande, 1881 y *R. megalodontoides* Termier y Termier, 1950. La especie *R. boblayei* Barrois, 1891, es aceptada con dudas por esos autores.

*R. suriensis* se diferencia de su contemporánea *R. michelae* Babin, 1982, del Arenig de la Montaña Negra (Francia) porque esta especie presenta contorno ovalado, septo miofórico ancho y por la presencia en la valva derecha de un dienteseudocardinal anterior a la foseta, que se confunde con el borde dorsal de la impresión del aductor anterior (Babin, 1982). Es interesante notar que estas dos especies (*R. michelae* y *R. suriensis*) tie-

nen en común su pequeño tamaño, rasgo que podría estar relacionado con su antigüedad (Arenig).

SUBCLASE PTERIOMORPHIA Beurlen, 1944

Orden ARCOIDA Stoliczka, 1871

Familia indeterminada

Género *Catamarcaia* Sánchez y Babin, 1993

**Especie tipo:** *Actinodonta chaschuil* Aceñolaza y Toselli, 1977.

**Diagnosis:** Conchillas de charnela completa, que incluye dos tipos dentarios: una serie continua de dientes actinodontos y una pequeña serie de elementos taxodontos. Los dientes actinodontos son ventralmente divergentes y se diferencian enseudocardinales,seudolaterales anteriores yseudolaterales posteriores; losseudolaterales posteriores nacen próximos al umbo y ocupan toda la región posterior de la charnela. La pequeña serie de elementos taxodontos se ubica por debajo delseudolateral posterior ventral. Ligamento duplivincular.

*Catamarcaia chaschuilensis* (Aceñolaza y Toselli, 1977)

Lám. I, Figs. 5-7

\*1977 *Actinodonta chaschuil* Aceñolaza y Toselli, 68, Lám. I, Figs. 11-12.

1993 *Catamarcaia chaschuilensis* (Aceñolaza y Toselli); Sánchez y Babin, Figs. 2-7.

**Diagnosis:** Igual que para el género.

**Distribución:** Intervalo superior de areniscas de la Formación Suri, aflorante en el margen sur del Río Chaschuil, Sierra de Narváez, Provincia de Catamarca; Arenig.

**Discusión:** La importancia filogenética del género *Catamarcaia*, actualmente monoespecífico, ha sido recientemente discutida (Sánchez y Babin, 1993); es importante señalar que este género presenta una dentición compleja en la que se asocian elementos actinodontos dominantes y algunos dientes (relictuales?) de tipo paleotaxodonto con un área ligamentaria estriada longitudinalmente, cuyas estrías, ligeramente, oblicuas al borde cardinal, permiten incluirla en el tipo duplivincular. Este último carácter nos condujo a asignar el género a los pteriormorfos a pesar de su dentición.

## INTERÉS PALEOGEOGRÁFICO DE ESTA FAUNA

Recientemente se han elaborado diversas síntesis relativas a la repartición geográfica de los bivalvos del Paleozoico temprano (Babin, 1993a, 1993b). Datos como los presentados aquí confirman la necesidad de continuar intensamente las investigaciones de campo. Si las recientes prospecciones en regiones bien conocidas han aumentado nuestros conocimientos de modo significativo (por ejemplo, Babin y Gutiérrez Marco, 1985, 1991, para España, o Cope, 1991, para el País de Gales) es evidente que regiones menos exploradas como América

del Sur pueden contener elementos importantes para nuestra comprensión de la distribución y evolución de las primeras faunas de moluscos bivalvos. El aporte que constituye el hallazgo de *Redonia* y *Catamarcaia* en Argentina demuestra la validez de estas consideraciones. La presencia de *Redonia* en el Oeste argentino amplía su distribución areal, restringida hasta el momento al Ordovícico de Europa y Norte de África (Pojeta, 1971; Babin y Gutiérrez Marco, 1991, Babin y Destombes, 1992) y constituye la primera mención de este género para Sudamérica.

El género *Redonia* es un conspicuo integrante de la Fauna de *Neseuretus*, definida por Fortey y Owens (1978), que caracteriza facies clásticas ordovícicas en áreas perigondwánicas. *Redonia* aparece en sedimentos finos de aguas probablemente frías del Arenig temprano de la Montaña Negra y en la Arenisca Armoricana (Arenig tardío). Por ello, Babin y Gutiérrez Marco (1991) consideran que fue una forma tolerante a distintos tamaños de grano (pelitas a areniscas) y restringida a aguas frías. Sin embargo, la fauna asociada en la región de Chaschuil indicaría aguas templadas (Vaccari *et al.*, 1993). Además, resulta llamativa su aparente ausencia en facies pelíticas contemporáneas del Noroeste argentino (Formación Acoite). Con respecto a la temperatura de las aguas pobladas por *Redonia* sería conveniente asegurarse de la real ausencia del género en Australia; Pojeta y Gilbert-Tomlinson indican (1977:30) que la forma atribuida a *Redonia* por Warris (1967) debe pertenecer al género *Noradonta*, que posee también un sistema miofórico desarrollado. Sin embargo, estos autores ilustran un fósil de las areniscas de Stairway (Llanvirn-Llandeilo) atribuido a *Nuculites* (Pl. 6, Fig. 6) cuya morfología recuerda a la de *Redonia* y cuya dentición aparentemente no ha podido ser observada. Si la presencia de *Redonia* pudiese ser establecida en Australia como lo ha sido en América del Sur, se confirmaría su amplia tolerancia a la temperatura, ya que Australia se encontraba entonces en latitudes bajas.

Por su edad arenigiense, *Redonia suriensis* n.sp. aparece como una especie casi contemporánea de *R. michelae* de la Montaña Negra y de Marruecos, o de *R. boblayei* (?) del Macizo Armoricano, y constituye, por lo tanto, uno de los registros más antiguos del género. El biocron de *Redonia* se extiende desde el Arenig temprano hasta el Llandeilo, aunque es muy común en las faunas de Bohemia, España, Portugal, Francia y Marruecos durante el Llanvirn.

La presencia en Argentina del género *Catamarcaia* ofrece otro aspecto interesante. Las relaciones de los paleotaxodontos, heteroconchos actinodontoides y pteriormorfos, cyrtodontos y arcoideos no están muy claras. El modelo filético más comúnmente aceptado postula que los heteroconchos actinodontoides se habrían originado de los paleotaxodontos y que los cyrtodontos, considerados como pteriormorfos primitivos, provendrían de los actinodontos. Sin embargo, los cyrtodontos tienen un ligamento de tipo preduplivincular, mientras que *Catamarcaia* presenta un ligamento duplivincular y puede por lo tanto ser ubicada en el rango de verdadero arcoideo primitivo, derivado de formas de hábitos actinodontoides. Podría pensarse en un polifiletismo de los pteriormorfos, en el cual los cyrtodontos constituirían una línea sin descendencia. En el contexto de tal

hipótesis y con los datos existentes, la región de Argentina aquí considerada podría ser el "centro de origen" de los arcoideos según un "paradigma de dispersión" (Blondel, 1986).

Con el fin de comparar las relaciones entre las localidades perigondwánicas en base a la distribución de los moluscos bivalvos, se realizaron tres análisis de agrupamiento, uno para el Arenig, uno para el Llanvirn-Llandeilo y otro que reúne los datos previos (Arenig-Llanvirn-Llandeilo). Las tablas de presencia-ausencia de

géneros por edades se presentan en las Tablas 1 y 2. Los cladogramas se construyeron por el modo Q y se utilizaron el coeficiente de Dice y el método de pares no ponderados (UPGMA).

Durante el Arenig, las localidades perigondwánicas muestran valores muy bajos de afinidad a partir de sus faunas de moluscos bivalvos. Pueden reconocerse, sin embargo, tres grupos principales (Fig. 2a). El grupo I incluye Argentina, Marruecos y la Montaña Negra, con un taxón común, *Redonia*; el grupo II comprende

ARENIG	Argentina	Marruecos	Montaña negra	Macizo armoricano	País de Gales	Australia (Pacoota)	Australia (Nora)
<i>Ctenodonta</i>	x	x					
<i>Praenucula</i>		x			x		
<i>Cardiolaria</i>				x			
<i>Ekaterodonta</i>			x				
<i>Palaeoneilo</i>							x
" <i>Praearca</i> "					x		
<i>Sthenodonta</i>							x
<i>Thoralia</i>			x				
<i>Cyrtodonta</i>					x		
<i>Cyrtodontula</i>						x	
<i>Pharcidoconcha</i>						x	
" <i>Parallelodon</i> "				x			
<i>Leconychia</i>							x
<i>Catamarcaia</i>	x						
<i>Modiolopsis</i>	x		x				
" <i>Hippomya</i> "				x			
<i>Goniophorina</i>	x						
<i>Colpantyx</i>						x	
<i>Xestoconcha</i>						x	
<i>Actinodonta</i>				x	x		
<i>Noradonta</i>			x				x
<i>Glyptarca</i>					x		
<i>Copidens</i>							x
<i>Redonia</i>	x	x	x	x			
<i>Babinka</i>		x	x				
<i>Coxiconcha</i>			x				
<i>Syneke</i>			x				
<i>Tromelinodonta</i>				x			
<i>Cymatonota</i>			x				
" <i>Cuneamyia</i> "	x						
Orthonotidae	x						

Tabla 1. Presencia-ausencia de los géneros de bivalvos para el Arenig.

el Macizo Armoricano y el País de Gales, que contienen como género común a *Actinodonta*; las dos localidades restantes, ubicadas en Australia, en realidad no conforman un agrupamiento ya que sus valores de unión son despreciables; la Formación Nora tiene sólo un género (*Noradonta*) compartido con otra localidad (Montaña Negra), de los cinco que hasta ahora se han hallado en ella.

En el Llanvirn-Llandeilo (Fig. 2b) Argentina, Bolivia y Australia aparecen aislados y sólo se define un grupo que incluye Marruecos, el Macizo Armoricano y la Península Ibérica, que comparten ocho géneros: *Ctenodonta*, *Praenucula*, *Cardiolaria*, *Cyrtodontula*, *Modiolopsis*, *Glyptarca*, *Redonia* y *Coxiconcha*. Es importante destacar que la causa de los bajos valores de afinidad que muestran Argentina y Bolivia en el dendrograma es

diferente a la de Australia. En el primer caso, ambas localidades tienen muy pocos taxones registrados. Bolivia tiene hasta ahora dos géneros (*Ekaterodonta* y *Glyptarca*) comunes a otras regiones. En Argentina hay tres, de los cuales dos son comunes a otras localidades (*Cadomia* y *Modiolopsis*). En consecuencia, la escasa afinidad es sólo el resultado de una diversidad extremadamente baja. Gutiérrez Marco y Aceñolaza (1992) mencionaron la presencia de *Coxiconcha* y *Ekaterodonta* en el Llanvirn del norte argentino. La confirmación de ese hallazgo sería de gran importancia porque aumentaría el grado de afinidad entre Argentina y otras áreas (Península Ibérica, Bolivia). En el caso de Australia los bajos valores de afinidad se deben a un alto grado de endemismo: hay sólo dos taxones comunes a otras localidades sobre un total de doce.

LLANVIRN-LLANDEILO	Argentina	Bolivia	Marruecos	Península ibérica	Macizo armoricano	Australia (Stairway)
<i>Ctenodonta</i>			x	x	x	x
<i>Praenucula</i>			x	x	x	
<i>Erithropis</i>						x
<i>Cardiolaria</i>			x	x	x	
<i>Ekaterodonta</i>		x		x		
<i>Cadomia</i>	x			x	x	
<i>Myoplusia</i>				x		
<i>Inaequidens</i>						x
<i>Johnmartinia</i>						x
<i>Nuculites</i>						x
<i>Palaeoneilo</i>						x
<i>Sthenodonta</i>						x
<i>Phestia</i>			x			
<i>Cyrtodonta</i>						x
<i>Cyrtodontula</i>			x	x	x	
<i>Pteronychia</i>						x
<i>Denticelox</i>						x
<i>Modiolopsis</i>	x		x	x	x	x
<i>Goniophora</i>				x		
<i>Glyptarca</i>		x	x	x	x	
<i>Ananterodonta</i>				x		
<i>Redonia</i>			x	x	x	
<i>Dulcineaia</i>				x		
<i>Babinka</i>			x	x		
<i>Coxiconcha</i>			x	x	x	
<i>Sphenosolen</i>						x
<i>Palaeoconcha</i>	x					

Tabla 2. Presencia-ausencia de los géneros de bivalvos para el Ordovícico medio (Llanvirn-Llandeilo).

La distribución de los taxones por localidades en el conjunto Arenig-Llanvirn-Llandeilo (Fig. 2c) sintetiza lo analizado en los gráficos anteriores. Por un lado, un agrupamiento bien definido, integrado por Marruecos, Península Ibérica y Macizo Armoricano, con ocho géneros comunes y por el otro, una serie de localidades aisladas, con valores de afinidad menores al 40%.

Deben señalarse algunos puntos importantes: en primer lugar, como se dijo, la baja afinidad de algunas localidades con respecto al resto se debe fundamentalmente al escaso registro de taxones (Argentina, Bolivia) y, en parte, a cierto grado de endemismo (*Catamarcaia*, por ejemplo). En segundo lugar, existe algo de imprecisión en algunas identificaciones taxonómicas que no permite confirmar o negar con certeza la presencia de determinado taxón en una o más localidades. Sin embargo, aparte de las deficiencias de muestreo y de las dudas sobre las determinaciones taxonómicas, surge claramente la existencia de un elevado grado de endemismo, notablemente en ciertas áreas como Australia. Las causas de este endemismo no están claras. La existencia de barreras de tipo geográfico no parece ser la

respuesta más adecuada, debido a la presencia de géneros comunes a varias de las localidades, como *Redonia*, *Glyptarca* y *Cyrtodontula*. Puede postularse que la barrera fue de tipo ambiental. Para resolver con certeza este problema se deberían conocer los distintos tipos de ambientes que dominaron en cada una de las zonas consideradas, ya que la sola enunciación de "facies clásticas" no indica la gama de posibilidades de variación relativas al tipo de sustrato, energía del medio, tasa de sedimentación, oxigenación, etc. Por otro lado, tampoco conocemos lo suficiente de las asociaciones en las cuales aparecen estos géneros como para comprender las interacciones bióticas que pueden haber controlado la instalación y proliferación de determinados taxones. La extensa plataforma perigondwánica, a pesar de su continuidad geográfica, debe haber tenido seguramente grandes variaciones locales que sólo pudieron ser franqueadas por algunos taxones tolerantes.

Estas consideraciones confirman la importancia, recientemente señalada por Babin (1993b), de las plataformas perigondwánicas en la diversificación de los bivalvos durante el Arenig y luego en el Ordovícico medio

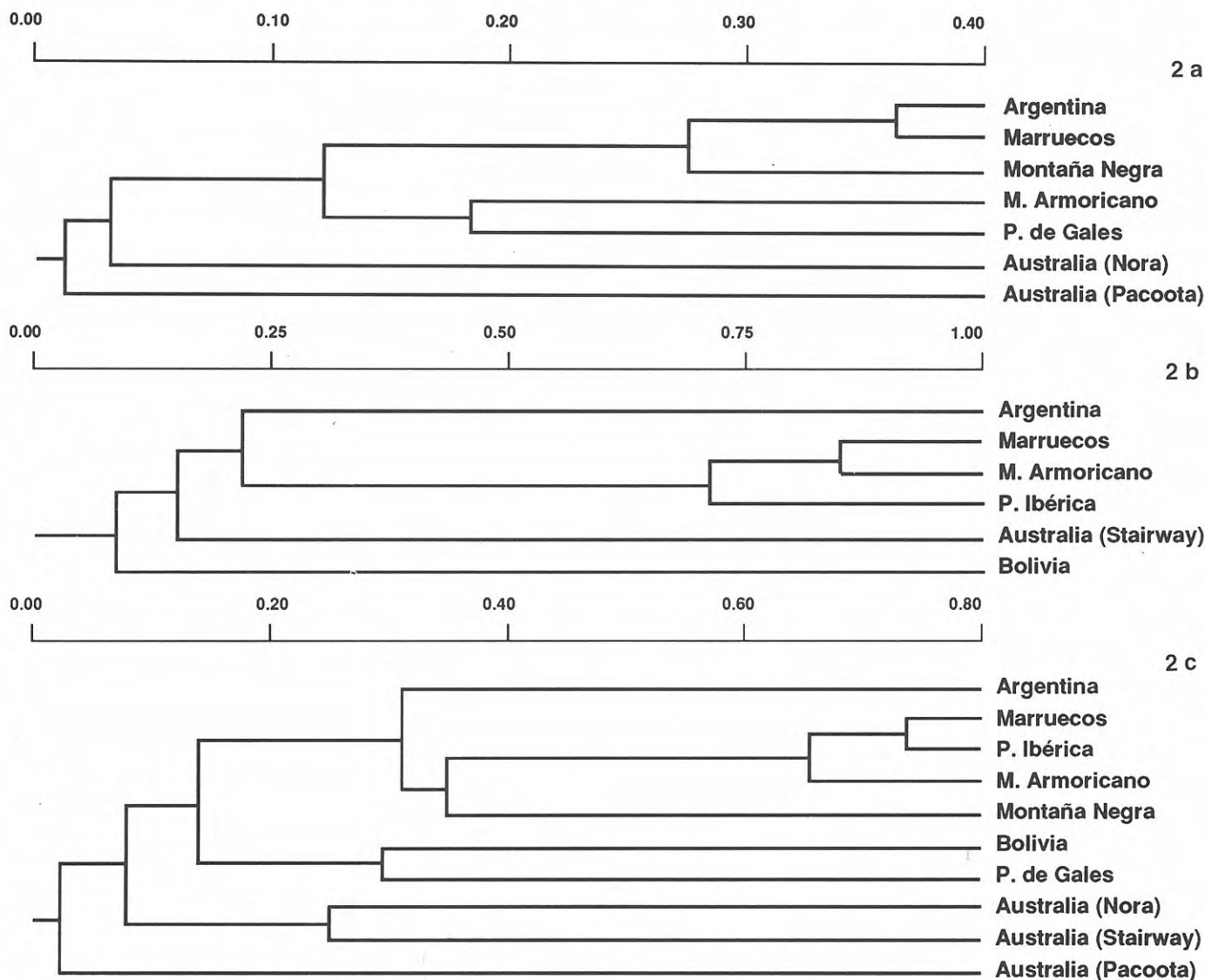


Figura 2. Cladogramas de los análisis de agrupamiento.

a. Arenig; b. Llanvirn-Llandeilo; c. Conjunto Arenig-Llanvirn-Llandeilo.



(Llanvirn-Llandeilo). Hasta ahora, la Montaña Negra (Babin, 1982), Marruecos (Babin y Destombes, 1992) y el País de Gales (Carter, 1971) constituyen desde el Arenig inferior, los sitios de origen de diferentes taxones como *Babinka*, *Redonia* o *Glyptarca*, formas esencialmente endobentónicas. Un poco más tarde, en el Arenig medio-superior, en aguas probablemente más templadas pero siempre en secuencias clásticas, Argentina por un lado y Australia por otro aparecen como centros de origen de otros taxones, entre los cuales las faunas semiendobentónicas adquieren mayor importancia. Simultáneamente, formas como *Redonia* llegan hasta América del Sur desde Europa occidental o África del Norte. Más tarde, en el Llanvirn, se produce un fenómeno similar con los géneros *Ekaterodonta* y *Coxiconcha*, que alcanzan Bolivia (Babin y Branisa, 1987) y posiblemente Argentina (Gutiérrez Marco y Aceñolaza, 1992) y *Cadomia*, que llega al Norte argentino (Sánchez, 1986). Por el contrario, la mayor parte de los taxones arenigienses del centro australiano no parecen haber sufrido gran dispersión. Parece claro, no obstante, que a pesar de los numerosos endemismos genéricos, estas diversas faunas del Arenig y del Llanvirn presentan afinidades, dado que pueden ser ubicadas, sin mayores dificultades, en las cinco grandes clases de paleotaxodontos, isofilibranquios, pteriomorfos, heteroconchos y, probablemente, anomalodesmata.

Estos son, entonces, los tipos estructurales fundamentales de los bivalvos que se constituyen en el curso del Arenig, ilustrando lo que Gould (1991) califica de disparidad; la diversidad de los géneros es limitada y la de las especies extremadamente baja (numerosos géneros son mono o pauciespecíficos). En estas faunas, formas compuestas, con caracteres intermedios (de las cuales *Catamarcaia* constituye un ejemplo complementario) aclaran algunas de las relaciones filogenéticas existentes entre las clases. La colonización de nuevas plataformas —lauréntica, báltica o siberiana— permitió ulteriormente, en medios a menudo carbonáticos, una diversificación rápida de los bivalvos durante el Ordovícico tardío.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado con la ayuda del Consejo de Investigaciones de la Provincia de Córdoba (CONICOR) mediante el Subsidio número 1547/90. Deseamos manifestar nuestro agradecimiento a los Dres. Juan C. Gutiérrez Marco y Jaime Truyols por sus valiosas sugerencias; a Arlette Armand y a Lysiane Thévenod (Universidad de Lyon I) por su colaboración en el dibujo y en la mecanografía durante la preparación del manuscrito.

## BIBLIOGRAFÍA

Aceñolaza, F. G. y Rábano, I. 1990. Nota sobre algunos trilobites Asaphina de la Formación Suri (Sierra de Famatina, La Rioja, Argentina). *V Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, I, 39-49.

- Aceñolaza, F. G. y Toselli, A. 1977. Observaciones geológicas y paleontológicas sobre el Ordovícico de la zona de Chaschuil, Provincia de Catamarca. *Acta Geológica Lilloana*, 14, 55-81.
- Albanesi, G. y Vaccari, N. E. (en revisión). Conodontes del Arenig de la Formación Suri, Sistema del Famatina, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología*.
- Babin, C. 1966. *Mollusques bivalves et céphalopodes du Paléozoïque armoricain*. Imprimerie Commerciale Administrative, Brest, 470 p.
- Babin, C. 1982. Bivalves et Rostroconches. In: *Brachiopodes (Articulés) et Mollusques (Bivalves, Rostroconches, Monoplacophores, Gastropodes) de l'Ordovicien inférieur (Tremadocien-Arenigien) de la Montagne Noire (France méridionale)*. (Eds. C. Babin, R. Courtessole, M. Melou, J. Pillet, D. Vizcaino et E. L. Yochelson). Mémoire Société Études Scientifiques Aude, Carcassonne, 37-49.
- Babin, C. 1993a. La répartition géographique des mollusques bivalves du Paléozoïque (Cambrien à Dévonien): une revue. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 100, 7-20.
- Babin, C. 1993b. Rôle des plates-formes gondwaniennes dans les diversifications des mollusques bivalves durant l'Ordovicien. *Bulletin Société Géologique France*, 164 (2), 141-153.
- Babin, C. y Branisa, L. 1987. *Ribeiria*, *Peelerophon* y otros moluscos del Ordovícico de Bolivia. 4.º *Congr. Latinoamericano Paleontología*, Santa Cruz, I, 119-129.
- Babin, C. et Destombes, J. 1992. Les mollusques bivalves et rostroconches ordoviciens de l'Anti Atlas marocain: Intérêt paléogéographique de leur inventaire. *Géologie méditerranéenne*, 17 (3-4) (1990), 243-261.
- Babin, C. et Gutiérrez Marco, J. C. 1985. Un nouveau cycloconchide (Mollusca, Bivalvia) du Llanvirn inférieur (Ordovicien) des Monts de Tolède (Espagne). *Geobios*, 18 (5), 609-616.
- Babin, C. and Gutiérrez Marco, J. C. 1991. Middle Ordovician bivalves from Spain and their phyletic and palaeogeographic significance. *Palaeontology*, 34, 109-147.
- Barrande, J. 1881. *Système Silurien du Centre de la Bohème*. Vol 6: *Acéphalés*. 342 pp. Paris et Prague.
- Barrois, Ch. 1891. Mémoire sur la faune du Grès armoricain. *Annales Société Géologique Nord*, Lille, 19, 134-237.
- Benedetto, J. L. 1976. Una nueva especie del género *Hoekaspis* Kobayashi de la Provincia de Jujuy, con consideraciones acerca de las faunas llanvirnianas de Argentina y Bolivia. *Ameghiniana*, 13 (3-4), 300-311.
- Benedetto, J. L. (en prensa). Branquiópodos del Ordovícico temprano (Arenigiano) de la Formación Suri en la región del Río Chaschuil. Provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana*.
- Blondel, J. 1986. *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, 221 pp.
- Bradshaw, M. A. 1970. The dentition and musculature of some Middle Ordovician (Llandeilo) Bivalves from Finistère, France. *Palaeontology*, 13, 623-645.
- Carter, R. M. 1971. Revision of Arenig Bivalvia from Ramsey Island, Pembrokeshire. *Palaeontology*, 14 (2), 250-261.
- Chavan, A. 1969. Superfamily Carditacea Fleming, 1820. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part N, 2 Mollusca 6, Bivalvia (Ed. E. C. Moore), N543-N561.
- Cope, J. C. W. 1991. Funny things from South Wales. *Palaeontology Newsletter*, 12, 22.
- Fortey, R. A. and Owens, R. M. 1978. Early Ordovician (Arenig) stratigraphy and faunas of the Camarthen district,

- south west Wales. *Bulletin British Museum Natural History, Geology*, **30**, 225-294.
- Gould, S. J. 1991. *La vie est belle. Les surprises de l'évolution*. Seuil, Paris, 391 pp.
- Gutiérrez Marco, J. L. y Aceñolaza, G. F. 1992. *Ribeiria* y *Tolmachovia* (Mollusca, Rostroconchia) en el Ordovícico inferior de la Cordillera Oriental Argentina. *Zbl. Geol. Paläont.*, **1** (6), 1799-1814.
- Harrington, H. G. and Leanza, A. F., 1957. *Ordovician trilobites of Argentina*. Department of Geology, University of Kansas, Special Publication 1, University of Kansas Press, Lawrence, 276 pp.
- Mángano, M. G. y Buatois, L. A. 1990a. Evolución paleoambiental del Ordovícico al sur del río Chaschuil, noroeste de la Sierra de Narváez, Sistema del Famatina, Argentina. *12 Congreso Geológico Argentino*, San Juan, Actas **2**, 227-231.
- Mángano, M. G. y Buatois, L. A. 1990b. Análisis tafonómico de concentraciones fósiles en las sedimentitas volcanoclásticas ordovícicas del sur del río Chaschuil, noroeste de la Sierra de Narváez, Catamarca, Argentina. *5 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Tucumán, Actas I, Ser. Correlación Geológica, **7**, 51-57.
- Moya, M. C., Malanca, S. Monteros, J. A. y Cuerda, A. 1994. Bioestratigrafía del Ordovícico Inferior en la Cordillera Oriental Argentina basada en graptolites. *Revista española de Paleontología*, **9**, 91-104.
- Newell, N. D. 1969. Subclase Palaeoheterodonta Newell, 1965. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part N, 1, Mollusca 6, Bivalvia (Ed. R. C. Moore), N393-N489. The University of Kansas Press and the Geological Society of America, Boulder.
- Ottone, E. G., Toro, B. A. and Waisfeld, B. G., 1992. Lower Ordovician palynomorphs from the Acoite Formation, Northwestern Argentina. *Palynology*, **16**, 93-116.
- Pojeta, J. 1971. Review of Ordovician Pelecypods. *U.S. Geological Survey, Prof. Paper*, **695**, Washington, 46 pp.
- Pojeta, J. y Gilbert-Tomlinson, J. 1977. Australian Ordovician Pelecypod Molluscs. *Dpt. National Resources, Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Bulletin* **174**, 64 pp.
- Rouault, M. 1850-51. Mémoires sur le terrain paléozoïque des environs de Rennes. *Bulletin Société Géologique France*, 2e.sér., **8**, 358-399.
- Sánchez, T. M. 1986. Una fauna de bivalvos de la Formación Santa Gertrudis (Ordovícico) de la Provincia de Salta (Argentina). *Ameghiniana*, **23** (3-4), 131-139.
- Sánchez, T. M. et Babin, C. 1993. Un insolite mollusque bivalve, *Catamarcaia* n.g., de l'Arenig (Ordovícien inférieur) d'Argentine *Compte Rendus Académie des Sciences*, Paris, **316**, sér. II, 265-271.
- Termier, H. et Termier, G. 1950. Paléontologie marocaine. T.2. Invertébrés de l'ère primaire. *Actualités Scientifiques*, **1094**, Hermann éd., Paris, 246 pp.
- Turner, J. C., 1967. Descripción geológica de la Hoja 13b, Chaschuil (Provincias de Catamarca y La Rioja). *Instituto Nacional de Geología y Minería*, Boletín **106**, 1-78.
- Vaccari, N. E. (en prensa). El género *Annamitella* Mansuy, 1920, en Argentina. *Ameghiniana*.
- Vaccari, N. E., Benedetto, J. L., Waisfeld, B. G. y Sánchez, T. M. (1993) La fauna de *Neseuretus* en la Formación Suri (Oeste de Argentina): edad y relaciones paleobiogeográficas. *Revista Española de Paleontología*, **8**, 185-190.
- Vaccari, N. E. y Waisfeld, B.G. (en prensa). Nuevos trilobites de la Formación Suri (Ordovícico temprano) en la región de Chaschuil, Provincia de Catamarca. Implicancias bioestratigráficas. *Ameghiniana*.
- Warris, B. J. 1967. *The Palaeozoic stratigraphy and palaeontology of northwestern New South Wales*. University Sydney, unpubl. Ph. D. dissertation, 470 pp.

*Manuscrito recibido:* 17 de diciembre, 1992  
*Manuscrito aceptado:* 17 de mayo, 1993