



# Première découverte d'un Arthrodire (Placodermi, Vertebrata) dans le Dévonien d'Amérique du Sud

Enrique Díaz-Martínez, Mario Suárez-Riglos, Hervé Lelièvre et Philippe Janvier

C.R. Acad. Sci. Paris,  
t. 323, série II a,  
p. 349 à 356,  
1996

**Résumé** Des plaques dermiques d'un grand Arthrodire eubranchyothoracide (Placodermi, Vertebrata), provisoirement attribuées à un Dunkleosteidae, ont été découvertes dans les faciès détritiques de la Formation de Colpacucho (Famennien), sur la Péninsule de Cumaná (Lac Titicaca, Bolivie). Il s'agit de la première découverte de restes d'Arthrodirés en Amérique du Sud. Ces plaques d'Arthrodire sont associées à une épine de Chondrichthyen évoquant certaines espèces de « *Ctenacanthus* » du Famennien et du Carbonifère inférieur.

**Mots-clés :** Dévonien, Bolivie, Vertebrata, Placodermi, Arthrodira, Chondrichthyes, Biostratigraphie, Sédimentologie.

E. D.-M. : ORSTOM-UR13,  
Casilla 9214, La Paz, Bolivie ;

M. S.-R. : Museo de Historia Natural  
Noel Kempff Mercado,  
Universidad Autónoma  
Gabriel René Moreno, Casilla 702,  
Santa Cruz, Bolivie ;

H. L. et P. J. : URA 12 du CNRS,  
Laboratoire de Paléontologie,  
Muséum National d'Histoire Naturelle,  
8, rue Buffon, 75005 Paris,  
France.

**Abstract** **First record of arthrodire (Placodermi, Vertebrata)  
from the Devonian of South America**

Dermal plates of a large eubranchyothoracid arthrodire (Placodermi, Vertebrata), provisionally referred to a dunkleosteid, are recorded from the detrital facies of the Famennian Colpacucho Formation, in the Cumaná Peninsula (Lake Titicaca, Bolivia). This is the first occurrence of arthrodirés in the Devonian of South America. These arthrodire plates are found in association with a large chondrichthyan spine which recalls some of the Famennian and Early Carboniferous species of "*Ctenacanthus*".

**Keywords:** Devonian, Bolivia, Vertebrates, Placodermi, Arthrodira, Chondrichthyes, Biostratigraphy, Sedimentology.

**Abridged  
English  
Version**

LOWER Palaeozoic vertebrates have long been virtually unknown from South America. However, since the 1970s, a number of Ordovician, Silurian and Devonian vertebrate localities have been discovered, essentially in Bolivia (Janvier and Suárez-Riglos, 1986; Gagnier, 1992), but also in Brazil and Venezuela (Lelièvre *et al.*, 1993). Nevertheless, the placoderms, which are one of the most abundant groups of Devonian vertebrates elsewhere in the world, remained poorly represented in South America. The discovery of large arthrodire remains in the Late

Devonian Colpacucho Formation of the Cumaná Peninsula of Bolivia is the first occurrence of the largest group of placoderms, the arthrodirés, in South America.

Upper Devonian rocks crop out in the southern part of Lake Titicaca as part of a Middle to Late Palaeozoic sequence involved in a West-vergent fold-thrust belt of Andean kinematic age (fig. 1 B).

Silurian to Early Carboniferous sedimentary rocks in the Bolivian Altiplano constitute a complex sequence of shallow siliclastic shelf and deltaic deposits. A regional low-angle dis-

**Note**

présentée par  
Philippe Taquet.

remise le 10 janvier 1996,  
acceptée après révision  
le 18 mars 1996.



Fonds Documentaire IRD

Cote : Bx23224 Ex : un

conformity of mid-Carboniferous age separates this sequence from the Late Carboniferous to Triassic Titicaca Group, characterized by carbonates, clastics and thin interbeds of volcanic tuff (fig. 1 C). A general outline of the palaeogeographic, palaeoclimatic, and geodynamic evolution of the Middle and Late Palaeozoic of the Central Andes has been proposed (Sempere, 1989, 1993; Díaz, 1992, 1995; Díaz *et al.*, 1993). There are several regional studies of the Devonian of the northern Altiplano (*see, e.g.*, Wolfart and Voges, 1968; Racheboeuf *et al.*, 1993), although there are no sedimentologic studies attempting more detailed environmental and palaeogeographical reconstructions. Regional correlations have failed to explain the impersistence and lateral changes of sandstone interbeds within the Devonian sequence. The Middle Devonian to Lower Carboniferous deposits (fig. 1 C) form a punctuated progradational sequence, which consists of the Sica Sica and Colpacucho formations, representing deeper and more distal facies, and the Kasa Formation (Tournaisian-Viséan), which represents a regressive tendency with progradation of braided deltas coming from the East. The sequence was interrupted in the Late Famennian and ?Early Tournaisian (Vavrdova *et al.*, 1993) by the glacial marine and resedimented deposits of the Cumaná Formation (Díaz and Isaacson, 1994). In the Copacabana Peninsula, the Kasa Formation is overlain by the Siripaca Formation, of Late Viséan-?Early Serpukhovian age (Ianuzzi *et al.*, 1993), consisting of higher-sinuosity deltaic plain and distal alluvial deposits with frequent coal and palaeosols. The mid-Carboniferous regression led to erosion of the underlying units, so that the Siripaca Formation and part of the Kasa Formation are missing in the Cumaná Peninsula (fig. 1 B, D). In other parts of the Altiplano (Ancoraimes, Yaurichambi, Colquencha; fig. 1 A), all the Lower Carboniferous and part of the Devonian sequence were eroded prior to Late Carboniferous deposition (Díaz, 1992, 1995).

The vertebrate remains were collected from the upper part of a thick (over 200 m) sandstone unit within the Colpacucho Formation, which can be tentatively correlated with the Santari Sandstone member of the type section (between Belen and Santari, in the Sica

Sica area) according to Díaz (1995). This sandstone outcrops along the eastern edge of the Cumaná Peninsula, and is characterized by a strong cementation by hematite. Other areas with a similar type of cementation were searched for fossils to the South (Cohana) and North (Cuyavi), but with negative results. This sandstone presents cross-stratified beds, rippled surfaces, and frequent bioturbation, and is interpreted as delta front deposits (sandy mouth bars). Mudstone interbeds are scarce and rarely exceed a few centimetres. High energy conditions can be deduced from grain size (medium to coarse), sedimentary structures, and a few extraclasts reaching up to 4 cm. Mudstone intraclasts are frequent, with plates that can reach up to 20 cm in diameter. It is proposed that sporadic high discharge of water and sediment are the origin of these facies, probably related with a glaciated source area, as in the overlying Cumaná Formation (Díaz and Isaacson, 1994).

The vertebrate remains of the Colpacucho Formation occur only in the vast slabs of ferruginous sandstone that skirt the eastern end of the Cumaná village (fig. 1 B, D). Because of the hardness of the rock, only three placoderm plates and a chondrichthyan spine could be collected. Many other plates remain on the site. Most of the specimens in this site are dermal plates, probably of the same arthrodire species.

The placoderm plates that have been extracted belong to a large eubrachythoracid arthrodire, as evidenced from the deep median keel and posteriorly excavated carinal process of the median dorsal plate (fig. 2 A 2). The outline of the median dorsal plate (fig. 2 A 3), the pattern of the sensory-line grooves on the marginal plate (fig. 2 B 1) and the lack of dermal ornamentation on all the dermal plates are suggestive of the large Famennian dunkleosteid arthrodires. Although it would be premature to provide a more detailed identification of these arthrodire remains, as long as the skull roof and gnathal plates are not known to a larger extent, it is probable that they belong to a large Dunkleosteidae, such as *Dunkleosteus* (fig. 2 B 2). This discovery not only represents the first occurrence of arthrodires in South America, but also one of the very rare occurrences of

these large Famennian arthrodiras outside Morocco and eastern North America.

The poorly preserved chondrichthyan spine found in association with these arthrodire plates is also quite similar to some of the Famennian and Early Carboniferous species referred to the genus "*Ctenacanthus*".

García and García (1994) mention *Tropidoleptus carinatus* (Conrad) and *Pustulatia curupina* (Hall) in the "Santari sandstone" of the Cumaná peninsula, below the vertebrate-bearing beds. These fossils are indicative of a Famennian age.

## INTRODUCTION

Pendant longtemps, l'Amérique du Sud a été le seul continent où très peu de Vertébrés du Paléozoïque inférieur avaient été signalés. Depuis les années 1970, plusieurs gisements de Vertébrés ordoviciens à dévoniens ont été découverts, principalement en Bolivie (Janvier et Suárez-Riglos, 1986 ; Gagnier, 1992), mais aussi au Brésil et au Vénézuéla (Lelièvre *et al.*, 1993). Cependant, les Placodermes, qui sont le groupe le plus répandu de Vertébrés dévoniens, ne restaient représentés en Amérique du Sud que par le seul rhénanide *Bolivosteus chacomensis*, du Dévonien moyen de l'Altiplano bolivien (Goujet *et al.*, 1985), et par quelques restes d'Antiarches du Dévonien supérieur du Vénézuéla (Young, comm. pers.). La découverte de restes de grands Arthrodiras dans le Famennien de la Formation de Colpacucho représente donc la première mention de ce groupe de Placodermes en Amérique du Sud.

## CADRE GÉOLOGIQUE

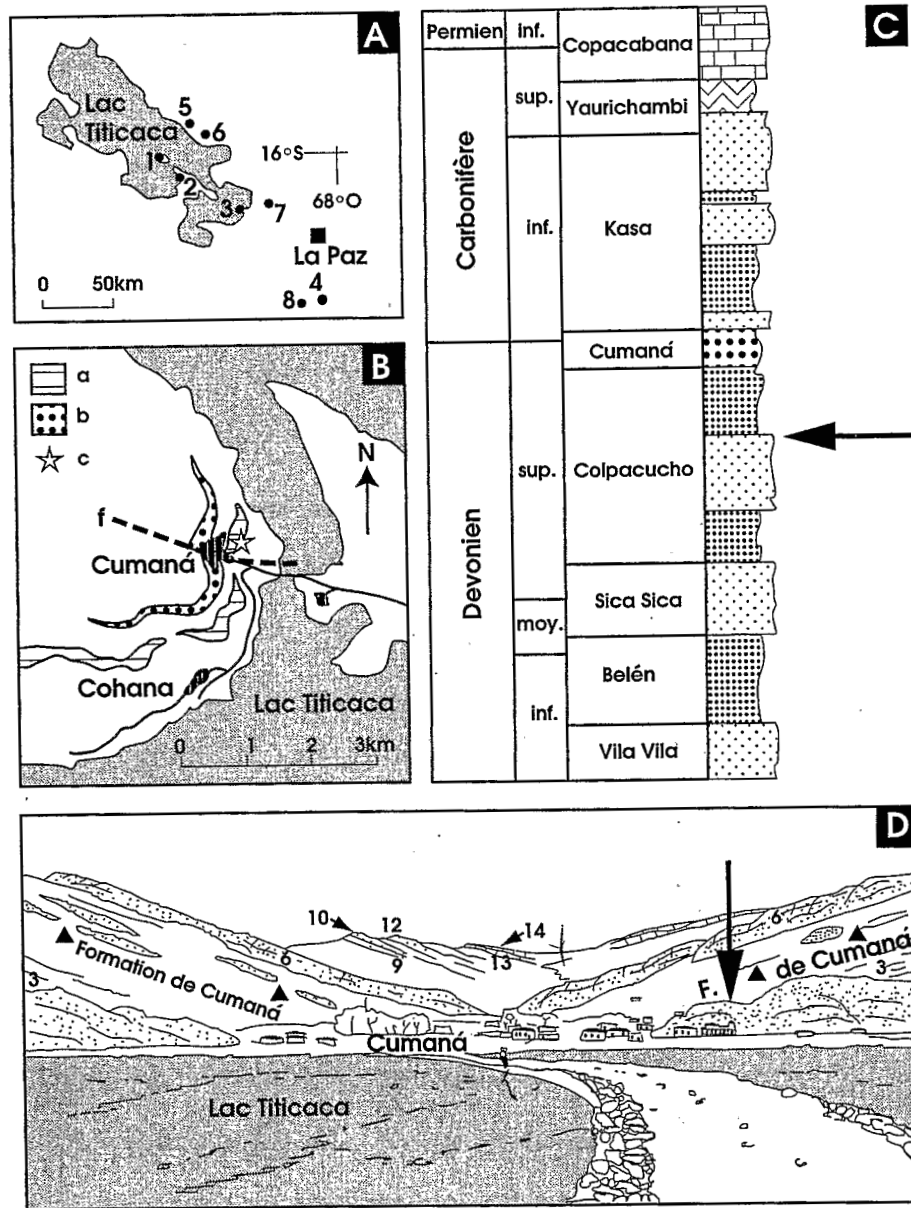
L'Altiplano actuel de Bolivie est constitué essentiellement de dépôts fluvio-lacustres à environ 4 000 m d'altitude. Plusieurs crêtes et dépressions font apparaître des sédiments du Protérozoïque au Paléogène ainsi que quelques petits affleurements magmatiques, tous soumis à un plissement andin dirigé vers l'Ouest. Dans quelques régions, telle que celle de la Péninsule de Cumaná, dans le Sud du Lac Titicaca, au NE de La Paz (fig. 1 A, B), les séquences pré-cénozoïques montrent bien la structure de cette ceinture orogénique. L'Altiplano est limité à l'Ouest

par la Cordillère Occidentale, un arc magmatique néogène à actuel, et à l'Est par la Cordillère Orientale, une ceinture orogénique du Paléozoïque inférieur à moyen, infiltrée par des plutons de granitoïdes permo-triasiques à tertiaires.

Les sédiments d'âge Silurien à Carbonifère inférieur de l'Altiplano bolivien constituent une séquence complexe de dépôts marginaux à deltaïques. Une faible discordance régionale d'âge Carbonifère moyen sépare cette séquence du Groupe de Titicaca (Carbonifère supérieur-Trias), dont font partie les formations de Yaurichambi et de Copacabana, et qui est caractérisé par des carbonates, des sédiments clastiques et de fines intercalations de tufs volcaniques (fig. 1 C). Un schéma général de l'évolution paléogéographique, paléoclimatique et géodynamique du Paléozoïque moyen et supérieur des Andes centrales a été proposé (Sempere, 1989, 1993 ; Díaz, 1992, 1995 ; Díaz *et al.*, 1993). Plusieurs études régionales du Dévonien du Nord de l'Altiplano ont été faites (par ex. Wolfart et Voges, 1968 ; Racheboeuf *et al.*, 1993), mais en l'absence de toute analyse détaillée de reconstitutions de l'environnement et de la paléogéographie. Les corrélations régionales ont été impuissantes à expliquer les discontinuités latérales des niveaux gréseux dans la séquence dévonienne. Les séries du Dévonien moyen au Carbonifère inférieur (fig. 1 C) forment une séquence progradante intermittente, constituée par les formations de Sica Sica et de Colpacucho, qui représentent des faciès de plus en plus profonds et distaux, ainsi que par la Formation de Kasa (Tournaisien-Viséen), qui représente une tendance régressive avec une invasion par les faciès del-

Fig. 1 Légende page suivante.

Caption on following page.



taïques venant de l'Est. La séquence a été interrompue au Famennien supérieur et au ?Tournaisien inférieur (Vavrdova et al., 1993) par les dépôts glaciaires marins et resédimentés de la Formation de Cumaná (Díaz et Isaacson, 1994). Dans la Péninsule de Copacabana, la Formation de Kasa est surmontée par la Formation de Siripaca, d'âge Viséen supérieur à ?Serpukhovien inférieur (Ianuzzi et al., 1993), qui consiste en dépôts alluviaux distaux et deltaïques, avec des niveaux de charbon et des paléosols. La

régression du Carbonifère moyen a conduit à une érosion des unités sous-jacentes, de telle sorte que la Formation de Siripaca et une partie de la Formation de Kasa manquent dans la Péninsule de Cumaná (fig. 1 D). Dans d'autres régions de l'Altiplano (Ancoraimas, Yaurichambi, Colquencha ; fig. 1 A), tout le Carbonifère inférieur et une partie de la série dévonienne ont été érodés avant le Carbonifère supérieur (Díaz, 1992, 1995).

**Fig. 1 A, B**, localisation (A) et carte géologique schématique (B) de la région étudiée, montrant l'emplacement des coupes types du Dévonien moyen et supérieur autour du Lac Titicaca (1, Île du Soleil ; 2, Hinchaka ; 3, Cumaná ; 4, Calamarca ; 5, Carabuco), et les sites où cette séquence a été partiellement érodée pendant le Carbonifère moyen (6, Ancoraimés ; 7, Yaurichambi ; 8, Colquencha) ; a, surface sommitale de la couche de grès (membre gréseux Santari de la Formation de Colpacucho) où se trouve le gisement de Vertébrés (étoile) ; b, Formation de Cumaná et début de la séquence carbonifère ; c, affleurement des niveaux fossilifères ; f, faille. **C**, Colonne stratigraphique simplifiée (sans échelle) de la région de Cumaná, indiquant l'âge approximatif des formations et des principales discordances. La flèche marque le niveau à Vertébrés, au sommet du membre gréseux Santari de la Formation de Colpacucho. **D**, esquisse de la Péninsule de Cumaná, vue de l'Est (la flèche marque l'emplacement du gisement de Vertébrés). 2, membre gréseux Santari de la Formation de Colpacucho ; 3, membre supérieur de la Formation de Colpacucho ; 6-12, Formation de Kasa ; 13, Formation de Yaurichambi ; 14, Formation de Copacabana.

**A, B**, location (A) and geologic sketch (B) of the study area, with indication of Upper and Middle Devonian type sections around Lake Titicaca (1, Isla del Sol; 2, Hinchaka; 3, Cumaná; 4, Calamarca; 5, Carabuco), and sites where this sequence was partially or totally eroded during the mid-Carboniferous (6, Ancoraimés; 7, Yaurichambi; 8, Colquencha); a, top bedding surface of sandstone bed (Santari sandstone member of the Colpacucho Formation) where the fossils were found (star); b, Cumaná Formation and beginning of the Carboniferous sequence; c, site of the vertebrate-bearing beds; f, fault. **C**, simplified stratigraphic column (not to scale) for the Cumaná area, indicating the approximate ages of formations and main discontinuities. The arrow indicates the vertebrate-bearing bed, at the top the Santari sandstone member of the Colpacucho Formation. **D**, view of the Cumaná Peninsula from the East (arrow indicates the location of the vertebrate locality); 2, Santari sandstone member of the Colpacucho Formation; 3, upper member of the Colpacucho Formation; 6-12, Kasa Formation; 13, Yaurichambi Formation; 14, Copacabana Formation.

Les grès de la Formation de Colpacucho sont des quartzarénites et des sublitharénites, avec quelques subarkhoses et litharénites. Ces types de grès ont été interprétés comme des sédiments remaniés de la ceinture orogénique. Il existe des arguments en faveur de l'existence d'un arc magmatique lié à la subduction à l'Ouest (pluton de San Nicolas, Massif d'Arequipa; Mukasa et Henry, 1990). Des glissements synsédimentaires dans la Formation de Colpacucho, au Nord du Lac Titicaca, suggèrent une instabilité tectonique et des paléopentes dirigées vers l'Est (Díaz, 1992). Les isopaques des sédiments du Dévonien supérieur montrent la même tendance, parallèlement à une marge active présumée (Isaacson et Sablock, 1990). Le cadre tectonique du Dévonien supérieur peut être vu comme une ceinture orogénique associée à un arc marginal, probablement situé à l'Ouest et au Sud de la région étudiée.

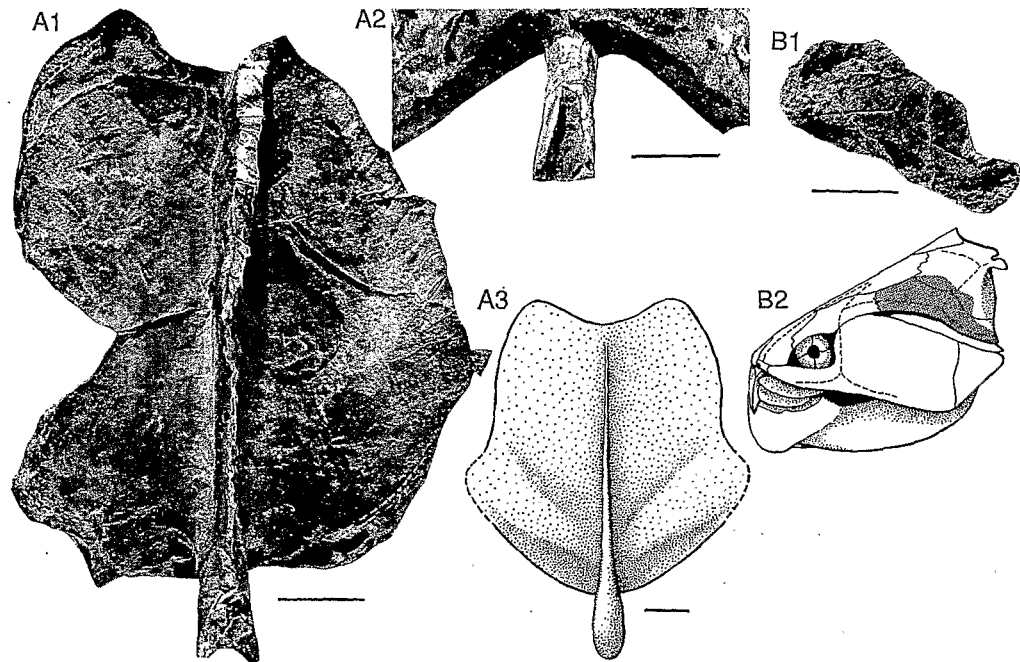
Les restes de Vertébrés décrits ici ont été récoltés dans la partie supérieure d'une épaisse unité gréseuse (plus de 200 m) de la Formation de Colpacucho, qui est supposée être corrélée avec le membre gréseux Santari de la section-type (entre Belén et Santari, dans la région de Sica Sica ; Díaz, 1995). Ce grès à ciment hématitique affleure le long de la rive orientale de la Péninsule de Cumaná. Aucun fossile n'a cependant été découvert

dans les autres affleurements présentant le même type de gangue (Cohana au Sud et Cuyavi au Nord). Ce grès présente des stratifications entrecroisées, des « ripple-marks » et de fréquentes bioturbations et il est interprété comme un dépôt d'avant-delta. Les intercalations d'argilite sont rares et excèdent rarement quelques centimètres. La granulométrie (moyenne à grossière) et les figures sédimentaires suggèrent un environnement de haute énergie, quelques extraclastes atteignant jusqu'à 4 cm. Des intraclastes d'argilite sont fréquents, atteignant 20 cm de diamètre. Ceci suggère des décharges sporadiques d'eau et de sédiment importantes, probablement liées à des sources glaciaires, comme on le voit dans la Formation de Cumaná sus-jacente (Díaz et Isaacson, 1994).

#### FAUNE DE VERTÉBRÉS

Les restes de Vertébrés de la Formation de Colpacucho ne se rencontrent que dans les dalles de grès ferrugineux qui bordent le village de Cumaná à l'Est. En raison de la dureté du sédiment, seuls quatre spécimens ont pu être extraits : deux plaques médianes dorsales incomplètes (MHNNKM P.1251, 1254) et un fragment d'un toit crânien (dont la plaque marginale) d'un Arthrodire (MHNNKM P.1253), ainsi qu'une épine de

**Fig. 2** Dunkleosteidae gen. et sp. indet., Famennien, Formation de Colpacucho, Péninsule de Cumaná, Bolivie. A, surface interne d'une plaque médiane dorsale incomplète (MHNNKM P.1251) en vue ventrale (A1, limites de la plaque en pointillé), vue postérieure du processus carinal (A2) et reconstitution (A3, contour basé sur l'observation *in situ* du spécimen). B, fragment de la partie postéro-latérale gauche du toit crânien, montrant essentiellement la plaque marginale (B1, MHNNKM P.1252) et position de ce fragment (en grisé) sur une reconstitution du crâne dermique de *Dunkleosteus terelli*, Famennien des USA (B2, d'après Carr, 1995). Échelle : 5 cm.



Dunkleosteidae gen. et sp. indet., Famennian, Colpacucho Formation, Cumaná Peninsula, Bolivia. A. Internal surface of an incomplete median dorsal plate in ventral view (A1, limits of the plate dashed), posterior view of the carinal process (A2), and reconstruction (A3, outline based on the observation of the specimen *in situ*). B, fragment of the left posterolateral part of the skull roof, including the marginal plate (B1) and location of this fragment on the reconstruction of the dermal skull of *Dunkleosteus terelli*, Famennian of the USA (B2, from Carr, 1995). Scale bar: 5 cm.

Chondrichthyen très mal conservée (MHNNKM P.1254). De nombreuses autres plaques d'Arthrodire sont restées sur l'affleurement. Les plaques ont été préparées par dissolution de l'os à l'acide chlorhydrique et moulage du moule naturel à l'élastomère. Ce matériel appartient à la collection du Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado (MHNNKM), Universidad Autónoma de Santa Cruz, Bolivie.

Les seuls autres fossiles trouvés dans ce niveau à Vertébrés sont quelques restes de Conulaires, ainsi que de grands restes de plantes, la plupart macérés et ne montrant plus de structure. Seul un petit fragment de Lycophyte a pu être identifié. Dans des niveaux sous-jacents de la même formation (« Grès de Santari »), García et García (1994) ont signalé *Tropidoleptus carinatus* (Conrad) et *Pustulatia curupina* (Hall) qui suggèrent un âge famennien.

Placodermi McCoy 1848.

Arthrodira Woodward 1891.

Eubrachythoracei Miles 1971.

Dunkleosteidae Stensiö 1963.

Dunkleosteidae gen. et sp. indet.

### 1. Plaque médiane dorsale

La plaque médiane dorsale la mieux conservée (fig. 2 A) présente les caractères des Arthrodiras eubrachythoracides. Elle possède une quille ventrale élevée, avec un grand processus carinal excavé postérieurement (fig. 2 A 2). Le contour de cette plaque, reconstitué à partir du spécimen *in situ*, montre de grandes expansions postéro-latérales et un bord antérieur relativement étroit et faiblement échancré (fig. 2 A 3). Cette morphologie générale, hormis la faible échancrure antérieure, évoque celle des Dunkleosteidae (Heintz, 1932; Denison, 1978). Quatre plaques médianes dorsales identiques ont été découvertes à peu de distance sur la même dalle, avec exactement la même orientation E-W, probablement due au courant.

### 2. Toit crânien

Un fragment de toit crânien (fig. 2 B 1) comprend la plaque marginale. La disposition des sillons sensoriels infraorbitaire, post-marginal et de la ligne latérale principale, ainsi que le bord sinueux de la plaque marginale, s'accordent bien avec ce que l'on

connaît chez les Arthrodires Dunkleosteidae du Famennien, tel que *Dunkleosteus* (fig. 2 B 2).

### 3. Autres plaques

De nombreuses autres plaques d'Arthrodires n'ont pu être extraites. Nous avons ainsi pu reconnaître sur le terrain des plaques nuchale, paranuchale, sous-orbitaire et peut-être une préorbitaire et une antéro-dorsolatérale. La plaque sous-orbitaire évoque également celle des Arthrodires Dunkleosteidae.

Chondrichthyes Huxley 1880.

La grande épine de Chondrichthyen découverte avec les plaques d'Arthrodires présente des faces latérales très larges, ornées de nombreuses rides noueuses de dentine (environ 13 rides par centimètre à mi-hauteur de l'épine). Son aspect général rappelle les épines de Chondrichthyens attribuées au genre « *Ctenacanthus* », en particulier l'espèce famennienne *Ctenacanthus clarkei* Newberry et l'espèce carbonifère « *Ctenacanthus* » *speciosus* St. John et Worthen (Maisey, 1981).

**Remerciements :** Les recherches sur le terrain ont été effectuées grâce au soutien financier de l'Institut Français d'Études Andines (Lima), l'ORSTOM (La Paz) et le Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado de l'Universidad Autónoma Gabriel René Moreno de Santa-Cruz. Les auteurs remercient les autorités locales de Cumaná, qui les ont autorisés à récolter les fossiles, ainsi que les enfants de Cumaná, qui les ont aidés à les repérer sur le terrain.

## CONCLUSIONS

Bien qu'il soit prématuré de fournir une détermination plus précise de ces restes d'Arthrodires de la Formation de Colpacucho, tant que les plaques du toit crânien et surtout les plaques gnathales n'en sont pas mieux connues, il est clair que la morphologie et l'absence d'ornementation superficielle du matériel qui a pu être étudié s'accordent le mieux avec ce que l'on connaît des grands Eubrachythoracei famenniens, en particulier les Dunkleosteidae. Ce matériel représente non seulement la première découverte d'Arthrodires en Amérique du Sud, mais aussi l'une des rares découvertes de ces formes géantes du Famennien, en dehors du Maroc et de l'Est des États-Unis (Carr, 1995). Cette répartition des Dunkleosteidae est en accord avec le modèle paléogéographique proposé par Scotese et McKerrrow (1990) et montrant un contact étroit entre l'Amérique du Nord et le Gondwana occidental au Famennien.

- CARR, R. K., 1995. Placoderm diversity and evolution, p. 85-125. In *Studies on Early Vertebrates (VIIIth International Symposium, 1991, Miguash Parc, Quebec)*, ARSENAULT, M., LELIEVRE, H., et JANVIER, Ph., éd., *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 17(C) 1-4, 529 p.
- DENISON, R. H., 1978. Placodermi. In SCHULTZE, H.-P., éd., *Handbook of Paleichthyology*, vol. 5. Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.
- DIAZ, E., 1992. Inestabilidad tectónica en el Devónico superior del Altiplano de Bolivia: evidencias en el registro sedimentario, *VIII Congreso Latinoamericano de Geología*, Salamanca, 4, p. 35-39.
- DIAZ, E., 1995. *Devónico superior y Carbonífero del Altiplano de Bolivia: estratigrafía, sedimentología y evolución paleogeográfica*, ORSTOM Bolivia, Informe n° 46, 164 p.
- DIAZ, E. et ISAACSON, P. E., 1994. Late Devonian glacially-influenced marine sedimentation in western Gondwana: the Cumaná Formation, Altiplano, Bolivia, *Canad. Soc. Petrol. Geol., Memoir*, 17, p. 511-522.
- DIAZ, E., PALMER, B. A. et LEMA, J. C., 1993. The Carboniferous sequence of the northern Altiplano of Bolivia: from glacial marine to carbonate deposition, *Proc. XII Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy and Geology*, Buenos Aires, 2, p. 203-222.
- GAGNIER, P. Y., 1992. Ordovician vertebrates from Bolivia. In SUAREZ-SORUCO, R., éd., *Fosiles y facies de Bolivia. I. Vertebrados*, *Rev. técn. Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, Santa Cruz, 12, p. 371-9.
- GARCIA, H. et GARCIA, R., 1994. *Carta geológica de Bolivia. Hoja de Tiawanacu*, Escala 1:100.000. Geobol-SGAB, série I-CGB-31, La Paz, Bolivia.
- GOUJET, D., JANVIER, P. et SUAREZ-RIGLOS, M., 1985. Un nouveau Rhénanide (Vertebrata, Placodermi) de la Formation de Belén (Dévonien Moyen), Bolivie, *Ann. Paléont.*, 71, p. 35-53.
- HEINTZ, A., 1932. The structure of *Dimichthys*: A contribution to the knowledge of the Arthrodira, in *Archaic Fishes. Bashford Dean Memorial Volume*, 4, p. 115-224, American Museum of Natural History, New York, 224 p.
- IANUZZI, R., RÖSSLER, O. et SUAREZ, R., 1993. A flora carbonífera da Formação Siripaca em Belén, Península de Copacabana, e a importância das formas trifoliadas, *Rev.*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- téc. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, Santa Cruz, 13-14, p. 181-194.
- ISAACSON, P. E. et SABLOCK, P. E. 1990. Devonian paleogeography and paleobiology of the Central Andes, *Geol. Soc. London, Memoir*, 12, p. 429-433.
- JANVIER, P. et SUAREZ-RIGLOS, M. 1986. The Silurian and Devonian vertebrates of Bolivia, *Bull. Inst. fr. Et. andines*, Lima, 15, p. 73-112.
- LELIEVRE, H., JANVIER, P. et BLIECK, A., 1993. Silurian-Devonian vertebrate biostratigraphy of western Gondwana and related terranes (South America, Africa, Armorica-Bohemia, Middle East), p. 139-173 in LONG, J. A., ed., *Paleozoic vertebrate biostratigraphy and biogeography*, Belhaven, London, 369 p.
- MAISEY, J. C., 1981. Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No. 1. Historical review and revised diagnosis of *Ctenacanthus*, with a list of referred taxa, *Amer. Mus. Novitates*, 2718, p. 1-22.
- MUKASA, S. B. et HENRY, D. J., 1990. The San Nicolas batholith of coastal Peru: Early Paleozoic continental arc or continental rift magmatism? *J. geol. Soc. London*, 147, p. 27-39.
- RACHEBOEUF, P., LE HERISSE, A., PARIS, F., BABIN, C., GUILLOCHEAU, F., TRUYOLS-MASSONI, M., et SUAREZ-SORUCO, R., 1993. Le Dévonien de Bolivie : biostratigraphie et chronostratigraphie, *C. R. Acad. Sci. Paris* 317, série II, p. 795-802.
- SCOTESE, C. R., et McKERROW, W. S., 1990. Revised world maps and introduction, p. 1-21 in McKERROW, W. S. et SCOTESE, C. R., éd., *Paleozoic biogeography and palaeobiogeography*. *Geol. Soc. London Mem.*, 12, 435 p.
- SEMPERE, T., 1989. Paleozoic evolution of the Central Andes (10-26°S), *Abstracts, 28th International Geological Congress, Washington D C*, 3, p. 73.
- SEMPERE, T., 1993. Paleozoic to Jurassic evolution of Bolivia, *Second International Symposium on Andean Geodynamics, Oxford*, p. 547-550.
- VAVRDOVA, M., ISAACSON, P. E., DIAZ, E. et BEEK, J., 1993. Devonian-Carboniferous boundary at Lake Titikaka, Bolivia: preliminary palynological results, *Proc. XII International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy and Geology, Buenos Aires*, 1, p. 187-199.
- WOLFART, R. et VOGES, A., 1968. Beiträge zur Kenntnis des Devons von Bolivien, *Geol. Jb. Beih.*, 74, p. 1-241.