EXTINCIONES MASIVAS EN EL DEVÓNICO

Jenaro Luis GARCÍA-ALCALDE, Miguel ARBIZU
y Montserrat TRUYOLS-MASSONI[1]

Resumen. Se analiza el significado de los eventos geo-biológicos, en particular los que entrañan extinciones masivas a escala global, indicando algunas de sus principales características y utilidad estratigráfica. Se describen los principales eventos del Devónico identificados en España, definiendo sus características litológicas y paleontológicas generales y las específicas que presentan en nuestro país.

Palabras clave. Eventos geo-biológicos, extinciones masivas, Devónico, España.

Abstract. Geo-biological events, especially those involving global massive extinctions, are analyzed and characterized, emphasizing their stratigraphical usefulness. The main Devonian events identified so far in Spain are described, underlining both their general and specific features.

Keywords. Geo-biological events, massive extinctions, Devonian, Spain.

INTRODUCCIÓN

La historia de la Tierra, tal como se registra en la columna estratigráfica, está jalonada por acontecimientos de variable trascendencia y alcance geográfico que se reflejan en la litología y en el contenido fósil, a los que se denomina «eventos geobiológicos» o «eventos», a secas.

El estudio de eventos, en particular de los globales, es una línea de investigación pluridisciplinar de actualidad, pero tiene, de hecho, una larga tradición. La Estratigrafía usó, desde sus comienzos, cambios litológicos

[1] Depto. de Geología. Universidad de Oviedo. C/ Jesús Arias de Velasco, s/n. E-33005 Oviedo (Asturias). España.

y paleontológicos acusados para establecer las fronteras de las unidades de la escala estratigráfica. Recordemos, a este efecto, al gran John Phillips, el eminente naturalista inglés del siglo XIX, quien propuso la división del Fanerozoico en Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico, y fue por ello denominado «creador de épocas», basándose en los grandes cambios faunísticos que se advertían en los límites de las unidades.

Prácticamente todas las unidades de la escala estratigráfica representan cortes abruptos de un tipo u otro en el registro, aunque la calidad e intensidad de la señal para los Pisos es casi siempre más ambigua y débil que para las unidades de rango superior. Esto ha determinado, en buena medida, el *modus operandi* de la Comisión Estratigráfica Internacional, consagrada a la definición formal de unidades, que inició su labor partiendo de unidades de alto rango, como los Sistemas, para continuar luego en orden descendente con Series y Pisos. La frecuente correspondencia entre el nivel jerárquico de las unidades y la intensidad de la señal para reconocerlas se acusa también en su grado de aceptación. Así, mientras los Sistemas son universalmente compartidos, existen intervalos temporales donde coexisten aún varios esquemas clasificatorios de Pisos y Series.

Conviene advertir, en cualquier caso, que la Comisión Estratigráfica Internacional utiliza eventos de significado y relieve muy diferentes, con tal que tengan suficiente consistencia y generalidad. Así, mientras se han aprovechado fenómenos importantes, del tipo de extinciones masivas como las provocadas por la abrupta glaciación finiordovícica o por la pronunciada variación eustática de fines del Pérmico, para reconocer formal o informalmente los límites basales de Silúrico y Triásico, respectivamente (y otros fenómenos geológicos similares para reconocer otros Sistemas), en la primera —históricamente hablando— definición formal de un Sistema, la del Devónico, se optó por una sucesión rocosa donde, al decir de muchos geólogos, «no había pasado nada», porque el evento definitorio era tan banal como el nacimiento de una nueva especie (*Monograptus uniformis* PŘIBYL., 1940) en cierta línea evolutiva de graptolitos.

CARACTERÍSTICAS DE LOS EVENTOS

Los rasgos que caracterizan los eventos son muy variados, dependiendo del origen, desarrollo y ámbito geográfico de las alteraciones que reflejan. Un excelente análisis de las causas, perfiles y consecuencias de los eventos se encuentra en WALLISER (1996, y numerosa bibliografía allí). Aquí nos interesa resaltar sólo que:

1) Los geo-eventos comprenden todo tipo de señales abióticas relacionadas con sucesos terrestres como eustatismo, vulcanismo, tectónica de placas, paleoclimatología, etc., o extraterrestres, como impactos meteoríticos o cometarios y diversas alteraciones en la intensidad de la radiación solar y luminosidad, etc. Por su parte, los bio-eventos abarcan variaciones en la composición de los ecosistemas: cambios de diversidad reflejando extinciones o radiaciones, innovaciones biológicas, etc. Cuanto más importante fue el suceso (vulcanismo paroxismal, colisión con cuerpos siderales gigantescos, extinciones masivas y globales, etc.) más fácil resulta reconocer la señal estratigráfica y más extendida se encuentra ésta. En concreto, las extinciones masivas suelen tener una clara expresión en la brusca variación de la diversidad en determinados niveles, afectando a organismos de niveles tróficos y medios muy diferentes.

2) La mejora y hallazgo de nuevas técnicas de observación permite detectar señales hasta entonces imperceptibles o ambiguas y decidir la causa última de las dudosas. Por ejemplo, la técnica de catodoluminiscencia permitió apreciar que los sistemas de microfisuras de ciertos granos minerales del límite Cretácico-Paleógeno reflejaban presiones mucho más intensas que las desarrolladas en los fenómenos volcánicos o tectónicos, compatibles con una causa catastrófica del tipo de un impacto meteorítico. Y el reconocimiento de espinelas niquelíferas en cuerpos esferoidales (microtectitas), halladas en el mismo límite estratigráfico, acusa la existencia de presiones y temperaturas superlativas, propias de los casquetes de fusión de cuerpos extraterrestres al entrar en la atmósfera.

3) Las extinciones masivas suelen manifestarse de manera clara en dominios paleoecológicos concretos. Pero en nuestra Tierra, los distintos biotopos se relacionan unos con otros por partes de la cadena trófica general. De manera que, en principio, dichos eventos deberían reflejarse en todo tipo de facies, aunque la señal sea más débil y difícil de reconocer en unas que en otras. En cualquier caso, la posibilidad de detectar eventos en dominios faciales diversos, incluso extremos, es una garantía de su carácter global.

Una importante característica de los eventos globales relacionados con límites estratigráficos, el tiempo, fue en ocasiones hipervalorado, lo que se refleja en la forma de designarlos. Esto se debe, en parte, a que el análisis original de muchos eventos se desarrolló en sucesiones pelágicas condensadas, donde la señal parece ligada, con frecuencia, a un sólo estrato y, como consecuencia, muchos de ellos se bautizaron con términos cronoestratigráficos (Evento del límite Precámbrico/Cámbrico, Evento del límite Ordovícico/Silúrico, Evento Lochkoviense/Praguiense, etc.; ver BARNES *et al.*, 1996), reclamando una subitaneidad que, de hecho, no existe casi nunca. Los eventos tienen una duración y se reflejan en espesores discretos de

roca más que en planos de estratificación. Ésta, que parece una conclusión razonable del conocimiento de los fenómenos naturales, no fue, sin embargo, tenida en cuenta y demostrada adecuadamente, más que en contados casos. WEDDIGE y STRUVE (1988), por ejemplo, señalaron que un importante bio-evento de la parte alta del Eifeliense (Kacak-Otomari), que se registra prácticamente en un sólo estrato en sucesiones pelágicas en Marruecos, se desarrolla en Alemania, en la región del Eifel, a lo largo de una espesa sucesión de casi 100 m de potencia. Y GARCÍA-ALCALDE y SOTO (1999) demostraron que el mismo evento, en la Cordillera Cantábrica (N de España), se desarrolla en sucesiones pelágicas de la provincia de Palencia, en torno a una delgada formación siliciclástica de no más de 6 m de potencia, mientras que lo hace en un espesor cuatro a cinco veces superior en sucesiones neríticas de la misma región.

ESTRUCTURA INTERNA DE LOS BIO-EVENTOS

Muchos bio-eventos siguen un patrón denominado secuencia E/R (extinción/radiación), con una fase de extinción masiva, que puede registrarse, aunque no necesariamente, en un plano de estratificación seguida, después de un cierto tiempo, por una fase de radiación que, igualmente, podría situarse en un sólo plano de estratificación. Aunque los fenómenos que desencadenan los cambios faunísticos pueden comenzar antes de que se produzca una extinción importante, el bio-evento se identifica, de hecho, con la extinción (WALLISER, 1996) y las señales abióticas más claras suelen coincidir con ella. En el pasado y en la práctica estratigráfica corriente, la primera aproximación a determinados límites donde «sí pasó algo» se basaba en el reconocimiento de las señales geo-biológicas de los eventos; se trata de los llamados límites «naturales» (WALLISER, 1985). Sin embargo, la técnica estratigráfica habitual exige que las unidades cronoestratigráficas se definan mediante la primera aparición de taxones particulares; se trata de los llamados «límites de Comisión» (WALLISER, 1985). Es decir, el límite formal de las unidades se asociaría, de hecho, con la etapa de radiación, relativamente tardía, incluso terminal, del bio-evento, que rara vez está caracterizada por lito-eventos u otras señales abióticas marcadas. Este aspecto fue denunciado por varios autores basándose en que los límites de Comisión serían menos claros que los naturales. Pero tiene una explicación práctica que suele olvidarse: las alteraciones sedimentológicas que provocan casi todos los eventos (lagunas, condensaciones, retrabajamiento, etc.) se encuentran muy cerca de, e incluso coinciden con, la fase de extinción. Por ello, trasladar el límite formal a la fase de radiación, permite evitar las indeseables consecuencias que podrían acarrear dichas alteraciones; por ejemplo, la imposibilidad de reconocer el límite en otras

localidades distintas que la típica. Y los correspondientes geo- y bio-eventos tomarían más bien el papel de elementos caracterizantes del límite. Esta práctica es un argumento más en contra de la denominación de los eventos con términos cronoestratigráficos.

Las secuencias E/R (y las muy parecidas de Innovación-Radiación, I/R), confieren, con frecuencia, aspecto bifásico a los eventos, cuando pueden analizarse en detalle. Esto condujo a desdoblar ciertos eventos, de manera artificial. Por ejemplo, el propio evento Kacak-Otomari, un típico fenómeno E/R, ha sido desdoblado en eventos 1 y 2 (Kacak Inferior y Kacak Superior, respectivamente; WALLISER, 1996). Nuevas técnicas de estudio, como la de Eventos de Susceptibilidad Magnética y Cicloestratigrafía (MSEC; CRICK *et al.*, 1994, 1997, 2000), parecen mostrar una notable continuidad de los procesos abióticos asociados al evento, que habla en contra de la existencia de procesos independientes en cada fase.

EVENTOS DEL FANEROZOICO. BIO-EVENTOS DEL DEVÓNICO DE ESPAÑA

Como ya se dijo, una de las características de la mayoría de fenómenos geológicos de alcance mundial es su traducción en bio-eventos más o menos intensos. Esto es lógico, puesto que cualquier alteración drástica y generalizada de las condiciones medio-ambientales conduce a variaciones de la biomasa que transforman los ecosistemas. Los bio-eventos más conocidos representan la desaparición de cierto número de elementos, los más vulnerables a los cambios ambientales específicos en las distintas áreas paleobiogeográficas. En BARNES *et al.* (1996) se citan más de 70 bio-eventos globales fanerozoicos y el número crece cada día, a medida que los estudios estratigráficos se hacen más precisos, completos y generalizados.

Ciñéndonos a los del Devónico, que los autores conocen mejor, incluso de primera mano, se citaron más de 14 (BARNES *et al.*, 1996). De ellos, al menos ocho o nueve tienen clara expresión en la Cordillera Cantábrica (N de España) y algo más oscura en otras áreas del país, particularmente en Celtiberia y Zona Centroibérica Meridional (Fig. 1) y, en parte, pueden estudiarse en ámbitos faciales contrastados (por ejemplo, Dominios Asturleonés y Palentino de la Cordillera Cantábrica; *cf.* GARCÍA-ALCALDE, 1997, 1998). La fuerte tectónica, incluso metamorfismo, que afecta a muchas de las sucesiones del resto de España hace difícil el estudio de eventos en ellas. Por esa razón, sólo se describirán con detalle los eventos reconocidos en la Cordillera Cantábrica, con comentarios breves sobre los de Celtiberia, Zona Centroibérica Meridional y, ocasionalmente, otras áreas españolas.

De los grupos fósiles que los autores analizaron más en detalle, en razón de sus respectivas especialidades, los braquiópodos (J. L.G.-A.) y los trilobites (M. A.) permiten caracterizar mejor los bio-eventos en facies neríticas, mientras que los mismos trilobites y los dacrioconáridos (M. T.-M.) son más expresivos para las facies pelágicas.

EVENTO SULCATUS (SE)

En Bohemia y otras regiones, la transición cronoestratigráfica Lochkoviense-Praguiense se sitúa ligeramente por debajo de un marcado cambio de litología dentro de la Biozona de conodontos *Eognathodus sulcatus sulcatus*, coincidiendo con la entrada de formas típicas de *Nowakia acuaria* (RICHTER, 1854) (CHLUPÁČ y KUKAL, 1988). El cambio biológico a escala global consiste en el declive de varios linajes de graptolitos, trilobites, braquiópodos y quitinozoos y el nacimiento de nuevos elementos, sobre todo, entre las faunas bentónicas.

En el N de España, muchos de los fósiles característicos del Evento Sulcatus faltan y otros aparecen en niveles más jóvenes que en otras regiones, debido a problemas de facies, como ocurre con el propio dacrioconárido indicador, *N. acuaria* (RICHTER, 1854) (GARCÍA-ALCALDE *et al.*, 1990). El evento puede caracterizarse, sin embargo, igual que en Bohemia, por un marcado cambio de coloración de las rocas en la parte media de la Formación Lebanza (Dominio Palentino) y en la superior de la Formación Nieva (Dominio Asturleonés) (Fig. 1). Dicho cambio suele interpretarse como indicando una rápida regresión, acompañada de un evento anóxico a corto término. Sin embargo, los resultados preliminares obtenidos con análisis de susceptibilidad magnética (MSEC; ELLWOOD, *com. pers.*) parecen indicar que tanto en Bohemia como en el N de España correspondería a un intervalo de inflexión paulatina de condiciones transgresivas a regresivas. Respecto a los braquiópodos, el bio-evento se manifiesta entre los Intervalos Faunísticos 4 y 5 de GARCÍA-ALCALDE (1996). Entre los Athyridida, se extingue el último representante de la Subfamilia Pradoiinae *(Guaxa)*. Entre los Plicathyridinae, aparecen *Plicathyris* y *Anathyris*. Entre los Espiriféridos, lo hacen *Hysterolites* y *Vandercammenina*. También se originan nuevos géneros estrofeodóntidos como *Boucotstrophia*, *Fascistropheodonta* y *Plicostropheodonta*. Las asociaciones de trilobites muestran asimismo algunos cambios interesantes; así el importante género *Acastella*, ampliamente distribuido en capas del Lochkoviense, se extingue cerca del nivel del evento, mientras por encima se registra la primera diversificación del grupo de los asteropiginos en la región, naciendo varias especies de *Pseudocryphaeus* y otras formas. Poco después del evento, aparecen, por primera vez en el Devónico de la Cordillera Cantábrica, pequeñas construcciones biohermales coralinas.

En Celtiberia (Guadarrama Oriental y Aragón), el Evento Sulcatus está representado por calizas encriníticas de tonos claros, tanto en la base del tramo MS 11 de la Formación Cercadillo, en Guadarrama, como en el submiembro d2bα2 de la Formación Nogueras, en Aragón (*cf.* CARLS, 1988), donde se registran la mayoría de cambios bioestratigráficos señalados en la Cordillera Cantábrica (GARCÍA-ALCALDE, 1998).

En las Cadenas Costero Catalanas, el evento parece representado en la Formación Olorda, coincidiendo con un marcado lito-evento representado por la transición de calizas tableadas a nodulosas, en el cual se extinguieron los dacrioconáridos *Homoctenowakia* y *Paranowakia* y varias formas de conodontos, al tiempo que aparece por primera vez *N. acuaria* (RICHTER, 1854) (GARCÍA- LÓPEZ *et al.*, 1990).

EVENTO ZLICHOV BASAL (BZE)

La datación de este evento adolece de los problemas de definición formal del Emsiense a causa de la falta de acuerdo en la interpretación de las formas-guía de conodontos entre los especialistas. En todo caso, se trata de un fenómeno que tiene lugar claramente después de la aparición del índice zonal del Piso (*Polygnathus kitabicus* YOLKIN, WEDDIGE, IZOKH y ERINA, 1994).

El evento fue considerado al principio como de menor cuantía y controlado tectónicamente (CHLUPÁČ y KUKAL, 1988). Sin embargo, GARCÍA-ALCALDE (1997), entre otros, mostró que se trataba de un fenómeno importante, fácil de reconocer lejos de Bohemia en todo tipo de facies, y esta conclusión parece haberse impuesto, al advertirse la influencia que tiene, por ejemplo, en la variación de las faunas de trilobites (primera gran diversificación y expansión geográfica de los asteropiginos), braquiópodos, graptolitos (extinción final de los graptoloideos) y aparición próxima de los primeros ammonoideos (no bactritoideos).

En España el evento está representado por una variación litológica marcada, asociada a un pulso transgresivo de alcance posiblemente global, perteneciente al ciclo T-R Ib de JOHNSON *et al.* (1985). En las facies pelágicas del Dominio Palentino, el evento se inicia con la presencia de limolitas calcáreas muy fosilíferas, debajo del Miembro Requejada de la Formación Abadía (Fig. 1), mientras en las facies neríticas del Dominio Asturleonés, se localiza en un brusco cambio litológico de las dolomías de las Formaciones Bañugues/Felmín a las calizas y pizarras de mar abierto (Formación La Ladrona y correlativas). El evento se localiza en ambos casos en la Biozona de conodontos *Polygnathus dehiscens* (Fig. 1) y se caracteriza por una importante radiación de trilobites. Los del Dominio Palentino pertenecen a la Asociación *Reedops-Odontochile*, con formas de afinidades mixtas neríti-

co-pelágicas, como *Spinodontochile spinifera* (BARRANDE, 1852), *Devonodontochile mccoyi* (BARRANDE, 1852), *Odontochile seillouensis* MORZADEC, 1976 y *Redops* cf. *sternbergi* (CORDA, 1847) y otras formas de facópidos, homalonótidos y asteropiginos, junto con raros escutélidos y hárpidos. En el Dominio Asturleonés, por su parte, la radiación está dominada por formas de asteropiginos (*Pseudocryphaeus, Pilletina* y *Comura*).

Poco antes, o en el mismo nivel del evento, aparece *Nowakia zlichovensis* BOUČEK, 1964, un importante elemento caracterizante del BZE, utilizado también en Bohemia para definir la base del antiguo Piso Zlichoviense.

Los braquiópodos son escasos y de afinidades mixtas neríticas y pelágicas, sobre todo en el Dominio Palentino, mientras en el Asturleonés evidencien un marcado cambio entre los Intervalos faunísticos 7 y 8 de GARCÍA-ALCALDE (1996), destacando en toda la Cordillera Cantábrica la aparición abundante de formas de *Euryspirifer, Arduspirifer, Acrospirifer fallax* (GIEBEL, 1858) y *Plicanoplia carlsi* RACHEBOEUF, 1981 (GARCÍA-ALCALDE, 1997). En los mismos niveles, hay corales abundantes, constituyendo la asociación más diversa conocida de la llamada «Fauna de *Cyathaxonia*» (SOTO y KULLMANN, 1996).

La transición arenisca-caliza dolomitizada de la parte superior de la Formación Cercadillo, en el Guadarrama oriental y la de las Formaciones Santa Cruz y Mariposas, en Celtiberia (Fig. 1), en la parte alta de la Biozona *P. dehiscens* (o *P. excavatus*), podrían representar el evento Zlichoviense Inferior en dichas regiones, donde se registra también la proliferación de *Euryspirifer pellicoi* (D'ARCHIAC y VERNEUIL, 1841), *Acrospirifer* gr. *fallax* (GIEBEL, 1858) y *Arduspirifer*. Por su parte, el paso entre las Formaciones Risquillo y Herrera (Fig. 1) correspondería probablemente también al evento en la Zona Centroibérica Meridional, aunque los datos bioestratigráficos, sobre todo de braquiópodos, no son demasiado claros (PARDO ALONSO y GARCÍA-ALCALDE, 1996).

EVENTO DALEJE-CANCELLATA (DCE)

Este evento es uno de los más marcados a escala global en el Devónico, a pesar de lo cual su desarrollo fue, posiblemente, más dilatado que el de todos los demás. Tiene lugar dentro de un periodo transgresivo (T-R Ib; JOHNSON *et al.*, 1985) que se inicia mucho antes, quizás cerca del comienzo del Emsiense en su definición formal. En el ámbito pelágico el fenómeno se refleja en una sedimentación siliciclástica fina extendiéndose a lo largo de, al menos, las Biozonas *de Nowakia elegans* y *N. cancellata*, con intercalaciones carbonatadas que tienden a desaparecer a partir de la frontera entre ambas, que es donde se registran los cambios faunísticos más nota-

bles del bio-evento (acmé de los asteropiginos: Morzadec, 1992; aparición de numerosas formas de braquiópodos, etc.). En términos de biozonas de conodontos, el Evento DCE se produce en la parte baja de la de *Polygnathus laticostatus*. En el ámbito nerítico, el evento se refleja en un cambio de sedimentación, de carbonatada a pizarrosa.

Ambas situaciones son evidentes a lo largo de la Cordillera Cantábrica, y en todas las localizaciones paleogeográficas se puso de manifiesto el paso de *N. elegans* (BARRANDE, 1867) a *N. cancellata* (RICHTER, 1854), hacia el comienzo de la Biozona de *P. laticostatus*, constituyendo el mejor indicador del evento. En dicha transición, además, aparecen *Viriatellina hercynica* BOUČEK, 1964, *N.* aff. *karpinski* LJASHENKO, 1959, *Costulatostyliolina* y abundantes *Styliolina*. En el Dominio Palentino, nacen también los primeros undastriatostiliolínidos, mientras que en el Dominio Asturleonés, *N. asturica* TRUYOLS-MASSONI, 1994 acompaña a *N. cancellata* (RICHTER, 1854) (TRUYOLS-MASSONI, 1999; TRUYOLS-MASSONI y GARCÍA-ALCALDE, 1994).

A lo largo del Emsiense Superior, se produjo la diversificación de los trilobites asteropiginos (ARBIZU, 1979; SMEENK, 1983) pero no puede establecerse con claridad si existe alguna radiación concreta asociada al Evento DCE.

En el Dominio pelágico Palentino, el bio-evento afectó acusadamente a las faunas de ammonoideos, aparecidas poco antes. La llamada «Fauna de *Anetoceras*», con *Erbenoceras, Mimosphinctes, Celaeceras* y algunas especies primitivas de *Mimagoniatites*, como *M. erbeni* KULLMANN, 1960, desapareció y fue relevada por otras formas del mismo género y de *Gyroceratites* (referencias en GARCÍA-ALCALDE 1997). En el Dominio nerítico Asturleonés el cambio faunístico parece gradual y refleja más nuevos orígenes de braquiópodos a lo largo del Intervalo Faunístico 10 (GARCÍA-ALCALDE, 1996) y de trilobites que extinciones. Entre las nuevas formas de braquiópodos tienen importancia en correlaciones inter-regionales e, incluso, internacionales, *Arduspirifer (Arduspirifer) latronensis* GARCÍA-ALCALDE, 1994, *Brachyspirifer* aff. *carinatus* (SCHNUR, 1853), *Anathyris phalaena* (PHILLIPS, 1841) y *Struveina ferronesensis* (COMTE, 1938), mientras entre las desapariciones cabe destacar las de *Acrospirifer fallax* (GIEBEL, 1858) y *Arduspirifer prolatestriatus* MITTMEYER, 1973.

Coincidiendo con el clímax del evento, vuelven a ser importantes las formas coralinas de la «Fauna de *Cyathaxonia*» (SOTO, 1986; SOTO y KULLMANN, 1996).

Estudios de susceptibilidad magnética (ELLWOOD *et al.*, 2001) han puesto en evidencia una marcada anomalía hacia valores altos en el nivel del evento, indicando una transición brusca a condiciones regresivas, en sucesiones de diferentes situaciones paleogeográficas en Marruecos, Bolivia y

Cordillera Cantábrica. Nuevas secciones estudiadas recientemente en la Cordillera Cantábrica y en el Guadarrama oriental reflejan el mismo tipo de anomalía en los niveles esperados (algo por encima del límite entre Ce7 y Ce8; Fig. 1), de acuerdo con los datos bioestratigráficos disponibles (ELLWOOD, com. pers.).

En la Cordillera Ibérica, CARLS (1988) interpretó el DCE como un proceso desarrollado a lo largo de la fase de depósito de pizarras hemipelágicas desde la base del submiembro d4bβ de la Formación Mariposas hacia arriba (Fig. 1), comprendiendo la Biozona de *P. laticostatus*, y la parte inferior de la de *P. serotinus* (Biozonas *Nowakia elegans a N. richteri*, de dacrioconáridos).

La situación más probable del evento en la Zona Centroibérica Meridional sería en la transición litológica entre las areniscas inferiores de la Formación Herrera y las calizas del Miembro Molino de La Dehesa de la misma formación (Fig. 1), donde se registra la desaparición de *Acrospirifer fallax* (GIEBEL, 1858) y la aparición escalonada de numerosas braquiópodos propios del Intervalo Faunístico 10 de la Cordillera Cantábrica. Sin embargo, GARCÍA-LÓPEZ *et al.* (1999) interpretaron, basándose en faunas de icriódidos, que la base de las calizas era fuertemente diacrónica.

La conjunción de fenómenos bioestratigráficos, litológicos y de susceptibilidad magnética en la transición *N. elegans/N. cancellata* hace que este nivel sea el más adecuado para designar un estratotipo de la base del Emsiense Superior, uno de los problemas más interesantes de los que se ocupa hoy día la Subcommission on Devonian Stratigraphy.

EVENTO CHOTEC-JUGLERI (CJE)

Este evento es también muy marcado en todo tipo de facies. En Bohemia está representado por la transición de las calizas de Trebotov y Chotec y Suchomasty/Acanthopyge, algo por encima del límite cronoestratigráfico basal del Eifeliense. La entrada de pizarras negras u oscuras se interpreta como indicador de una rápida profundización de la cuenca. El bio-evento comprende extinciones masivas más que nuevas apariciones.

En la Cordillera Cantábrica, se identifica en ambos dominios faciales por el cambio de calizas de colores claros de la parte superior de las Formaciones Santa Lucía y Polentinos, y otras equivalentes, a rocas de colores oscuros, principalmente pizarras, con calizas micríticas, margas, limolitas o areniscas de grano fino intercaladas (Formaciones Naranco, Huergas y parte terminal de la Formación Polentinos; Fig. 1), prácticamente en la base de la Biozona de conodontos *P. costatus costatus* y hacia la transición

de la de dacrioconáridos *N. holynensis/N. sulcata.* Las faunas de dacrioconáridos en el evento son abundantes dominadas por estiliolínidos, pero también con *Viriatellina gracilistriata* (HALL, 1879), *Costulatostyliolina paucicostata* BOUČEK, 1964 y los últimos ejemplares de *N. holyocera* ALBERTI, 1981.

En el Dominio Palentino, desaparece *Anarcestes lateseptatus* (BEYRICH, 1837), relevado por una importante asociación en la que destacan *Agoniatites (Fidelites) occultus* (BARRANDE, 1865), *Werneroceras cf. vernarhenanum* (MAURER, 1876) y *Foordites platypleura* (FRECH, 1899). Sin embargo, uno de los mejores indicadores del evento, la especie *Pinacites jugleri* (A. ROEMER, 1843) aparece por encima de este nivel, posiblemente alto en su rango real.

SMEENK (1983), señaló un marcado cambio faunístico entre los trilobites en la parte alta de la Formación Polentinos (Fig. 1), sin duda relacionado con el evento, indicado por la desaparición de su Fauna IX, que entrañó la extinción total de todos los Asteropyginae y Proetidae en la región. El último grupo se recuperó muy lentamente con formas procedentes de otras áreas, pero el primero nunca más volvió a repoblar el Dominio Palentino.

La «Fauna de *Cyathaxonia*», muy importante a lo largo del Emsiense, desaparece por completo en el área palentina, coincidiendo con el Evento CJE.

En el Dominio Asturleonés, el cambio más acusado es la casi total desaparición de la importante asociación de *Uncinulus orbignyanus* (VERNEUIL, 1850), *Paraspirifer cultrijugatus* (F. ROEMER, 1844) y *Alatiformia alatiformis* (DREVERMANN, 1907) y otras muchas formas del Intervalo Faunístico 17 (GARCÍA-ALCALDE, 1996, 1998).

Según CARLS (1988), el evento de profundización relacionado con el CJE se registra en la Cordillera Ibérica en la parte más alta de la Formación Monforte y se prolonga en las formaciones siguientes, Moyuela y Recutanda (Fig. 1); pero es difícil, en ausencia de sucesiones continuas, precisar la situación del acmé del evento y sus consecuencias bioestratigráficas en Aragón.

EVENTO KACAK-OTOMARI (KOE)

La intensidad, desarrollo y repercusiones de este evento fueron variablemente interpretadas. CHLUPÁČ y KUKAL (1988), por ejemplo, lo compararon en importancia con el evento fini-Ordovícico. Con frecuencia, se le relaciona con la desaparición del importante dominio paleogeográfico Malvino-Africano, debido a un cambio abrupto en el gradiente climático global (BOUCOT, 1990). La existencia de una laguna de información, de

extensión variable («Great Gap» de STRUVE, 1982), en las sucesiones del Eifeliense de casi todo el mundo, principalmente en las neríticas, parece también conectada con el desarrollo del KOE. En cualquier caso, hoy día parece existir un cierto acuerdo en que se trata de un evento relacionado con la aparición de condiciones anóxicas en una fase eustática transgresiva, registrada en la parte alta de la Biozona de *Tortodus kockelianus* y en la de *Polygnathus ensensis*, dentro de la de dacrioconáridos *Nowakia otomari*. Las referidas condiciones dieron lugar a importantes extinciones entre los conodontos, braquiópodos, crinoideos, corales y ammonoideos, que se desarrollaron al menos en dos fases (separadas como eventos distintos en WALLISER, 1996), pero también a la aparición de algunas nuevas formas. En particular, en el dominio pelágico nacieron los primeros goniatítidos y en el nerítico los braquiópodos mucrospiriféridos y otros grupos de afinidades givetienses. Los referidos eventos son importantes elementos caracterizantes del límite cronoestratigráfico basal del Givetiense, aunque éste fue definido formalmente en un nivel más reciente.

En el Dominio Palentino, las principales fases del evento se desarrollan en una sucesión de menos de 10 m dentro de la Biozona de *Nowakia otomari*, en torno a una intercalación de areniscas de grano fino y limolitas (Miembro Man, parte alta de la Formación Gustalapiedra), limitada por pizarras negras con intercalaciones esporádicas de calizas nodulosas (Fig. 1). A lo largo del evento, se registra la desaparición de *Pinacites jugleri* (A. ROEMER, 1843), *Subanarcestes macrocephalus* SCHINDEWOLF, 1933 y otros ammonoideos (TRUYOLS-MASSONI *et al.*, 1990; GARCÍA-ALCALDE, 1998) y la aparición de *Agoniatites costulatus* (D'ARCHIAC y VERNEUIL, 1842), *Wedekindella, Parodiceras y Tornoceras*, así como la proliferación de especies de *Cabrieroceras*. Los dacrioconáridos son abundantes durante todo el evento, representados, además de por *N. otomari* BOUČEK, 1964, por *N. pumilio* (ALBERTI, 1979) y otras nuevas formas del género y diferentes especies de *Viriatellina*, *Costulatostyliolina* y *Styliolina*.

El hallazgo de unos pocos ejemplares de *Subanarcestes*, *Cabrieroceras* y *Nowakia otomari* BOUČEK, 1964, junto con la proliferación de braquiópodos Mucrospiriferidae y otras formas de afinidades givetienses (*Cupularostrum soetenicum* SCHMIDT, 1941, *Gypidula* gr. *abunda* STRUVE, 1992, etc.; Intervalo faunístico 19 de GARCÍA-ALCALDE [1996]) así como la existencia de variaciones litológicas marcadas, permite reconocer y acotar el Evento KOE en el Dominio Asturleonés a lo largo de una sucesión de más de 40 m en la Formación Naranco/Huergas (GARCÍA-ALCALDE y SOTO, 1999) (Fig. 1). El evento se completa con la aparición de nuevas formas de corales rugosos solitarios (*Angustiphyllum, Crassicyclus*) y una débil recuperación del grupo de trilobites asteropíginos (nacimiento de *Kayserops? cantarmoricus* MORZADEC y ARBIZU, 1978 y *Comura nova*, ARBIZU, 1979).

Recientes análisis de Susceptibilidad Magnética (SM; ELLWOOD, com. pers.) han confirmado la situación estratigráfica, correlación y desarrollo del evento en ambos dominios faciales de la Cordillera Cantábrica (Palentino y Asturleonés), según curvas muy similares a las obtenidas en Marruecos (estrato-tipo del límite Eifeliense-Givetiense, en Jbel Mech Irdane y otras secciones), Francia y República Checa (CRICK *et al.*, 1997). Las gráficas señalan que el evento se produce de manera continua, dentro de un episodio prolongado de valores bajos de SM, que indicaría condiciones transgresivas, con una característica variación intermedia hacia valores más altos.

La extensa laguna estratigráfica existente en la Zona Centroibérica entre el Devónico Inferior y el Devónico Superior, podría estar relacionada con la "Great Gap" (STRUVE, 1982) y ser, por ello, una consecuencia del KOE. La ausencia de sucesión rocosa impide estudiar este evento, el anterior (CJE), así como los dos siguientes (Eventos Pharciceras y Frasnes).

En Celtiberia los afloramientos de rocas del Devónico Medio y Devónico Superior constituyen parches aislados, donde es difícil investigar niveles de eventos. En cualquier caso, el KOE podría encontrarse cerca de la Formación Recutanda (CARLS, 1988), que parece correlativa con la Arenisca de Man, del Dominio Palentino.

EVENTO PHARCICERAS (PHE)

Este evento fue interpretado como relacionado con la transgresión Tagánica (T-R IIa; JOHNSON *et al.*, 1985). Sin embargo, los cambios biológicos más acusados (sobre todo extinciones, pero también radiaciones) se registran hacia la base de la Biozona *Schmidtognathus hermanni-Polygnathus cristatus*. Su importancia es muy grande, hasta el punto que ha sido relacionado con la desaparición del dominio paleogeográfico de las Américas Orientales debido a un nuevo cambio radical del gradiente climático global (BOUCOT, 1990). Sin embargo, un evento tan notable no lleva aparejado un lito-evento similar. A escala mundial, entraña la desaparición de prácticamente todos los ammonoideos de tiempos anteriores (agoniatítidos, pinacítidos y tornocerátidos, salvo *Tornoceras*), relevados por farcicerátidos con suturas multilobuladas, trilobites (extinción regional de *Greenops* y otras formas), corales y braquiópodos (particularmente estringocefálidos) (BRICE *et al.*, 2000). Entre los dacrioconáridos, los Nowakiidae experimentan una disminución de la diversidad, que culminará, más tarde, en su desaparición durante el Evento Frasnes.

En el Dominio Palentino, el evento se localiza en la Formación Cardaño en un nivel entre la desaparición de todos los ammonoideos conocidos

anteriormente (salvo *Tornoceras*), en la Biozona de conodontos *Polygnathus varcus* y la primera aparición de farcicerátidos multilobulados (*Pharciceras* y *Stenopharciceras*), *Mesobeloceras* y *Timanites*, en la Biozona *Schmidtognathus hermanni/P. cristatus* (Fig. 1; MONTESINOS y HENN, 1986; GARCÍA-ALCALDE, 1998).

En el Dominio Asturleonés, el PHE se reconoce en la parte alta de la Formación Portilla y unidades equivalentes (Fig. 1) por el evento de extinción más marcado del Devónico afectando a los braquiópodos, entre los Intervalos Faunísticos 22 y 23 (GARCÍA-ALCALDE, 1996), que entrañó la desaparición de todos los estringocefálidos y de más del 70% de las demás formas. La gran cantidad de nichos vacantes permitió el desarrollo de importantes linajes como los Cyrtospiriferidae y géneros como *Douvillina* y *Apousiella*. Por otro lado, los biohermos y biostromos de corales y estromatoporoideos de la segunda gran fase de desarrollo arrecifal en la Cordillera Cantábrica sufrieron severas pérdidas, aunque se recobraron más tarde.

EVENTO FRASNES (FE)

La caracterización y edad del Evento Frasnes ha sido muy discutida. Nuestra opinión coincide con la de WALLISER (1996) que lo sitúa en la base de la Biozona de *Polygnathus asymmetricus* más baja y lo caracteriza como un brusco evento transgresivo que provocó la extinción de la mayoría de ammonoideos farcicerátidos preexistentes, de muchos braquiópodos, corales y estromatoporoideos y de todos los dacrioconáridos Nowakiidae. La extinción de los Nowakiidae permitió una importante renovación del zooplancton, en particular la proliferación de homocténidos (TRUYOLS-MASSONI, 1989).

El evento se registra hacia el techo del miembro calcáreo inferior de la Formación Cardaño (Fig. 1), en el Dominio Palentino, justo antes del comienzo de la Biozona *P. asymmetricus* Inferior y está representado por la desaparición de casi todos los farcicerátidos anteriores y de *Timanites? taouzense* (MONTESINOS y HENN, 1986). Por encima de estos niveles, aparece progresivamente una variada fauna de manticocerátidos, belocerátidos, tornocerátidos y triainocerátidos (MONTESINOS y SANZ-LÓPEZ, 1997).

En el Dominio nerítico Asturleonés, el evento se aprecia, sobre todo, en la eliminación de las importantes construcciones arrecifales de la parte más alta del Miembro Valdoré de la Formación Nocedo y unidades equivalentes (Fig. 1), que ya no recobraron el pasado esplendor, y en una modesta extinción de braquiópodos entre los Intervalos Faunísticos 23 y 24 (GARCÍA-ALCALDE, 1996). *Greenops*, que ya había desaparecido de muchas regiones del mundo, se extingue durante este evento, pero aún se produce una cierta renovación de la fauna de asteropiginos, con la aparición de varias formas nuevas de *Bradocryphaeus* y *Heliopyge* (ARBIZU, 1979).

EVENTOS KELLWASSER (LKE+UKE)

Los Eventos Kellwasser (Kellwasser Inferior, LKE, y Kellwasser Superior, UKE) son considerados por algunos autores como fases de un mismo proceso y se distinguen por la aparición, en el dominio de facies pelágicas, de pizarras negras y/o calizas micríticas negras, en la Biozona *Palmatolepis rhenana* y en la parte más alta de *P. linguiformis*. Ambos eventos se relacionan con el fenómeno transgresivo más acusado de todo el Devónico (Ciclo T- R IId; JOHNSON *et al.*, 1985). Las condiciones anóxicas o hipóxicas asociadas con la transgresión originaron importantes extinciones y, en general, una marcada pérdida de diversidad en numerosos grupos. Hay que destacar en este contexto la desaparición en el LKE de los últimos arrecifes de corales y estromatoporoideos, la extinción de muchos gefurocerátidos y braquiópodos y la de los, hasta entonces, ubicuos Styliolinidae, Striatostyliolinidae y Undastriatostyliolinidae. En el UKE, por su parte, se extinguieron también muchos trilobites (FEIST, 1991; FEIST y SCHINDLER, 1994), ostrácodos y braquiópodos, prácticamente todos los homocténidos (algún superviviente en la misma base del Fameniense), tentaculítidos (contra la opinión de algunos autores, que extienden su rango hasta el Carbonífero Inferior) y ammonoideos preexistentes (salvo *Archoceras* y algunos tornocerátidos) y todos los conodontos ancirodélidos (WALLISER, 1996, y referencias allí). Algo por encima del nivel del Evento UKE se registra una renovación importante de las faunas de ammonoideos y trilobites.

En el Dominio Palentino, el LKE se desarrolla en la Biozona *P. rhenana* Superior (SANZ-LÓPEZ *et al.*, 1999) y está representado por varias delgadas capas de pizarras negras intercaladas en calizas nodulosas de la mitad inferior del Miembro Calizo Superior, en la parte alta de la Formación Cardaño (Fig. 1). Un poco antes de dichos niveles, desaparecen todos los ammonoideos anteriores y los Styliolinidae (MONTESINOS y SANZ-LÓPEZ, 1997; GARCÍA-ALCALDE, 1998). Entre los braquiópodos atrípidos, sólo una forma de lisatrípido superó las adversas condiciones de éste y del siguiente evento UKE, y proliferó durante el Fameniense Inferior. Por su parte, el UKE se desarrolla inmediatamente sobre el Miembro Calcáreo Superior, en la Biozona *P. linguiformis* (SANZ-LÓPEZ *et al.*, 1999) y registra la desaparición final de los homocténidos (*Homoctenus ultimus* y otros) en la Cordillera Cantábrica, así como la de muchas pequeñas formas de bivalvos (*Buchiola* y otros) y ostrácodos. Sobre el nivel de extinción, y aún dentro de la parte más alta de la Formación Cardaño (Fig. 1), en el Dominio Palentino, aparecen nuevas formas de trilobites, entre ellas *Trimerocephalus* y *Cryphops* y de ammonoideos (*Falcitornoceras, Phoenixites* y *Aulatornoceras*; MONTESINOS y SANZ-LÓPEZ, 1997).

En el Dominio nerítico Asturleonés, no puede identificarse, por el momento, el evento debido sobre todo a la existencia de una ubicua laguna

estratigráfica que comprende la transición Frasniense-Fameniense a lo largo de casi todo el Dominio y la ausencia de indicadores bioestratigráficos adecuados en las escasas sucesiones disponibles (GARCÍA-ALCALDE, 1998).

En Celtiberia, los afloramientos de rocas del Devónico Superior están, habitualmente, muy dispersos, e impiden el reconocimiento y estudio del KE. Una excepción es la espesa sucesión de más de 1.300 m de rocas siliciclásticas del Frasniense-Fameniense que aflora en Tabuenca. El KE estaría representado en la parte alta de la Formación Bolloncillos (Fig. 1) por la entrada de pizarras gris-azuladas, donde se registra la desaparición de varias especies de homocténidos (*Homoctenus ultimus ultimus* ZAGORA, 1964, y otras) y de ostrácodos. 10 a 20 m por encima del nivel de extinción, y dentro de la Formación La Hoya (Fig. 1), aparecen algunas subespecies del ammonoideo *Falcitornoceras* (MONTESINOS *et al.*, 1990).

En la Zona Centroibérica Meridional, el evento se localizaría en el paso entre las Formaciones Valdegregorio y Guadalmez, con un marcado cambio litológico de areniscas a pizarras oscuras nodulosas y calizas micríticas oscuras, donde, muy cerca de la base, aparecen formas de *Falcitornoceras* (PARDO ALONSO y GARCÍA-ALCALDE, 1996).

El Evento UKE, o la crisis Kellwasser, en conjunto, es uno de los cinco eventos de extinción en masa más importantes de todo el Fanerozoico. Las claras señales litológicas y biológicas hacen que sea un elemento esencial en la caracterización del límite inferior del Piso Fameniense.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es una contribución al Proyecto de Investigación básico PB 98/1542 del Ministerio de Educación y Cultura, Dirección General de Enseñanza Superior e Investigación Científica, y al Proyecto Internacional de Correlación Geológica, de la UNESCO, P.I.C.G. 421.

BIBLIOGRAFÍA

ARBIZU, M. 1979. Asteropyginae (Trilobita) du Dévonien des Montagnes Cantabriques (Espagne). *Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, série C, 9 (2), 59-102.

BARNES, C., HALLAM, A., KALJO, D., KAUFFMAN, E. G. and WALLISER, O. H. 1996. Global Event Stratigraphy. *In*: *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic.* (Ed. O. H. WALLISER.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 319-333.

BOUCOT, A. J. 1990. Silurian and pre-Upper Devonian bio-events. *In*: *Extinction Events in Earth History*. (Eds. E. G. KAUFFMAN and O. H. WALLISER.) Lecture Notes in Earth Sciences, 30, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 125-132.

BRICE, D., CARLS, P., COCKS, L. R. M., COPPER, P., GARCIA-ALCALDE, J. L., GODEFROID, J. and RACHEBOEUF, P. R. 2000. Brachiopoda. *In*: Subcommission on Devonian Stratigraphy. Fossil groups important for boundary definition. (Ed. P. BULTYNCK.) *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, **220**, pp. 65-86.

CARLS, P. 1988. The Devonian of Celtiberia (Spain) and Devonian paleogeography of SW Europe. *In*: Devonian of the World. (Proceedings of the 2nd International Symposium on the Devonian System, Calgary 1987.) (Eds. N. J. MCMILLAN, A. F. EMBRY and D. J. GLASS.) *Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir*, **14** (1), pp. 421-466.

CHLUPÁČ, I. and KUKAL, Z. 1988. Possible global events and the stratigraphy of the Paleozoic of the Barrandian (Cambrian-Middle Devonian, Czechoslovakia). *Sborník geologických věd*, Geologie, **43**, pp. 83-146.

CRICK, R. E., ELLWOOD, B. B. and EL HASSANI, A. 1994. Integration of biostratigraphy, magnetic susceptibility and relative sea-level change: a new look at high resolution correlation. *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter*, **11**, pp. 59-66.

CRICK, R. E., ELLWOOD, B. B., EL HASSANI, A. and FEIST, R. 2000. Proposed Magnetostratigraphy Susceptibility Magnetostratotype for the Eifelian-Givetian GSSP (Anti-Atlas, Morocco). *Episodes*, **23** (2), pp. 93-101.

CRICK, R. E., ELLWOOD, B. B., EL HASSANI, A., FEIST, R. and HLADIL, J. 1997. MagnetoSusceptibility Event and Cyclostratigraphy (MSEC) of the Eifelian-Givetian GSSP and associated boundary sequences in north Africa and Europe. *Episodes*, **20** (3), pp. 167-175.

ELLWOOD, B. B., CRICK, R. E., GARCÍA-ALCALDE, J. L., SOTO, F. M., TRUYOLS-MASSONI, M., EL HASSANI, A. and KOVAS, E. J. 2001. Global correlation using magnetic susceptibility data from Lower Devonian rocks. *Geology*, **29** (7), pp. 583-586.

FEIST, R. 1991. The Late Devonian trilobite crises. *Historical Biology*, **5**, pp. 197-214.

FEIST, R. and SCHINDLER, E. 1994. Trilobites during the Frasnian Kellwasser Crisis in European Late Devonian cephalopod limestones. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **169**, pp. 195-223.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. 1996. El Devónico del Dominio Astur-Leonés en la Zona Cantábrica (N de España). *In*: X Jornadas de Paleontología, Madrid, 3, 4 y 5 de noviembre de 1994. (Eds. M. J. COMAS-RENGIFO y S. RODRIGUEZ.) *Revista Española de Paleontología*, **nº Extraordinario**, pp. 58-71.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. 1997. North Gondwanan Emsian events. *Episodes*, **20** (4), pp. 241-246.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. 1998. Devonian events in northern Spain. *Newsletters in Stratigraphy*, **36** (2/3), pp. 157-175.

GARCÍA-ALCALDE, J. L., ARBIZU, M., GARCÍA-LÓPEZ, S., LEYVA, F., MONTESINOS, R., SOTO, F. and TRUYOLS-MASSONI, M. 1990. Devonian stage boundaries (Lochkovian/Pragian, Pragian/Emsian, and Eifelian/Givetian) in the Cantabric region (NW Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **180** (2), pp. 177-207.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. y SOTO, F. 1999. El límite Eifeliense/Givetiense (Devónico Medio) en la Cordillera Cantábrica (N de España). *In*: Homenaje al Profesor Jaime Truyols. (Ed. M. L. MARTÍNEZ CHACÓN.) *Revista Española de Paleontología*, **nº extr. Homenaje al Prof. J. Truyols**, pp. 43-56.

GARCÍA-LÓPEZ, S., JULIVERT, M., SOLDEVILA, J., TRUYOLS-MASSONI, M. y ZAMARREÑO, I. 1990. Biostratigrafía y facies de la sucesión carbonatada del Silúrico Superior y Devónico Inferior de Santa Creu d'Olorda (Cadenas Costeras Catalanas, NE de España). *Acta Geològica Hispànica*, **25** (1-2), pp. 141-168.

GARCÍA-LÓPEZ, S., SANZ LÓPEZ, J. y PARDO ALONSO, M. V. 1999. Conodontos (bioestratigrafía, biofacies y paleotemperaturas) de los sinclinales de Almadén y Guadalmez (Devónico-Carbonífero Inferior), Zona Centroibérica meridional, España. *In*: Homenaje al Profesor Jaime Truyols. (Ed. M. L. MARTÍNEZ CHACÓN.) *Revista Española de Paleontología*, **nº extr. Homenaje al Prof. J. Truyols**, pp. 161-172.

JOHNSON, J. G., KLAPPER, G. and SANDBERG, C. A. 1985. Devonian eustatic fluctuations in Euramerica. *Geological Society of America Bulletin*, **96**, pp. 567-587.

MONTESINOS, J. R. y HENN, A. 1986. La fauna de *Pharciceras* (Ammonoidea) de la Formación Cardaño (Dominio Palentino, Cordillera Cantábrica, NO de España). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **16**, pp. 61-76.

MONTESINOS, J. R. y SANZ-LÓPEZ, J. 1997. Los ammonoideos de la parte superior de la Formación Cardaño (unidad del Gildar-Montó, NE de la provincia de León, España) y su aplicación a la bioestratigrafía del Devónico Superior. *Revista Española de Paleontología*, **12** (2), pp. 243-248.

MONTESINOS, J. R., TRUYOLS-MASSONI, M. y GOZALO, R. 1990. Una aproximación al límite Frasniense-Famenniense en la Sierra de Tabuenca (Cordillera Ibérica, NE de España). *Revista Española de Paleontología*, **5**, pp. 35-39.

MORZADEC, P. 1992. Evolution des Asteropyginae (Trilobita) et variations eustatiques au Dévonien. *Lethaia*, **25**, pp. 85-96.

PARDO ALONSO, M. V. y GARCÍA-ALCALDE, J. L. 1996. El Devónico de la Zona Centroibérica. *In*: X Jornadas de Paleontología, Madrid, 3, 4 y 5 de noviembre de 1994. (Eds. M. J. COMAS-RENGIFO y S. RODRÍGUEZ.) *Revista Española de Paleontología*, **nº Extraordinario**, pp. 72-81.

SANZ-LÓPEZ, J., GARCÍA-LÓPEZ, S. y MONTESINOS, J. R. 1999. Conodontos del Frasniense superior y Fameniense inferior de la Formación Cardaño (unidad del

Gildar-Montó, Dominio Palentino, Zona Cantábrica). *Revista Española de Paleontología*, **14** (1), pp. 25-35.

SMEENK, Z. 1983. Devonian trilobites of the southern Cantabrian Mountains (Northern Spain) with a systematic description of the Asteropyginae. *Leidse Geologische Mededelingen*, **52** (2), pp. 383-511.

SOTO, F. 1986. Asociaciones coralinas del Devónico Asturleonés (Cordillera Cantábrica, NO de España). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **16**, pp. 25-35.

SOTO, F. und KULLMANN, J. 1996. Hornförmige Einzelkorallen (Rugosa) vom Typ der «*Cyathaxonia*-Fauna» im Unter-Emsium des östlichen Kantabrischen Gebirges, NW-Spanien. *Geobios*, **29** (6), pp. 651-669.

STRUVE, W. 1982. The Eifelian within the Devonian frame, history, boundaries, definitions. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **55**, pp. 401-432.

TRUYOLS-MASSONI, M. 1989. Devonian Homoctenids of the Cantabrian Zone (NW, Spain): an attempt of biozonation. *Geobios*, **22** (5), pp. 671-676.

TRUYOLS-MASSONI, M. 1999. El género *Undastriatostyliolina* en la Cordillera Cantábrica (NO de España). Sistemática, evolución y paleobiogeografía. *In*: Homenaje al Profesor Jaime Truyols. (Ed. M. L. MARTÍNEZ CHACÓN.) *Revista Española de Paleontología*, **nº extr. Homenaje al Prof. J. Truyols**, pp. 239-249.

TRUYOLS-MASSONI, M. et GARCÍA-ALCALDE, J. L. 1994. Faune rhéno-bohémienne (Dacryoconarides, Brachiopodes) à la limite Emsien Inférieur/Supérieur au Cabo La Vela (Asturies, Espagne). *Geobios*, **27** (2), pp. 221-241.

TRUYOLS-MASSONI, M., MONTESINOS, R., GARCÍA-ALCALDE, J. L. and LEYVA, F. 1990. The Kacak-Otomari event and its characterization in the Palentine Domain (Cantabrian Zone, NW Spain). *In*: *Extinction Events in Eart History*. (Eds. E. G. KAUFFMAN and O. H. WALLISER.) Lecture Notes in Earth Sciences, 30, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 133-143.

WALLISER, O. H. 1985. Natural boundaries and Commission boundaries in the Devonian. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **75**, pp. 401-408.

WALLISER, O. H. 1996. Patterns and causes of global events. *In*: *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. (Ed. O. H. WALLISER.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 7-19.

WEDDIGE, K. and STRUVE, W. 1988. Towards a «natural» Givetian boundary. Voting for a conodont based boundary close to the culmination of the Otomari Event. *Internal Report of the Subcommission on Devonian Stratigraphy*, **26**, pp. 1-12.

Figura 1. Principales eventos geo-biológicos detectados en el Devónico de España, en especial en la Cordillera Cantábrica, y su situación respecto a las biozonas estándar de conodontos y de dacrioconáridos, a los Intervalos Faunísticos *(I.F.)* basados en braquiópodos de GARCÍA-ALCALDE (1996) y a las unidades litoestratigráficas de Asturias, León, Palencia, Cordillera Ibérica, Guadarrama oriental y Zona Centroibérica meridional. *Abreviaturas de unidades cronoestratigráficas. Cron:* cronoestratigrafía. *Eifel:* Eifeliense; *Ems:* Emsiense; *Famen:* Fameniense; *Frasn:* Frasniense; *Givet:* Givetiense; *I:* Inferior; *Lochk:* Lochkoviense; *Prag:* Praguiense; *S:* Superior. *Abreviaturas de eventos. BZE:* Evento Zlichov basal; *DCE:* Evento Daleje-Cancellata; *CJE:* Evento Chotec-Jugleri; *FE:* Evento Frasnes; *KE:* Eventos Kellwasser; *KOE:* Evento Kacak-Otomari; *PHE:* Evento Pharciceras; *SE:* Evento Sulcatus. *Abreviaturas de Bioestratigrafía. Cost:* Costatus; *FE:* fin de los estiliolínidos (Styliolinidae, Striatostyliolinidae, Undastriatostyliolinidae); *FH:* fin de los Homocténidos; *FN:* fin de los Nowakiidae; *Henn./Crist:* Hermanni/Cristatus; *Rhen.-Linguif:* Rhenana a Linguiformis *Abreviaturas de Litoestratigrafía. B:* Formación Baleas; *C:* Formación Candamo; *CI:* Miembro calcáreo inferior; *Cord.:* Cordillera; *CS:* Miembro calcáreo superior; *D. Pal:* Dominio Palentino; *Guad. E;* Guadarrama Oriental; *Gustalap:* Formación Gustalapiedra; *LE:* Formación Las Ermitas; *LL:* Miembro La Loma; *Polent:* Formación Polentinos; *Req:* Miembro Requejada; *V:* Formación Vegamián.

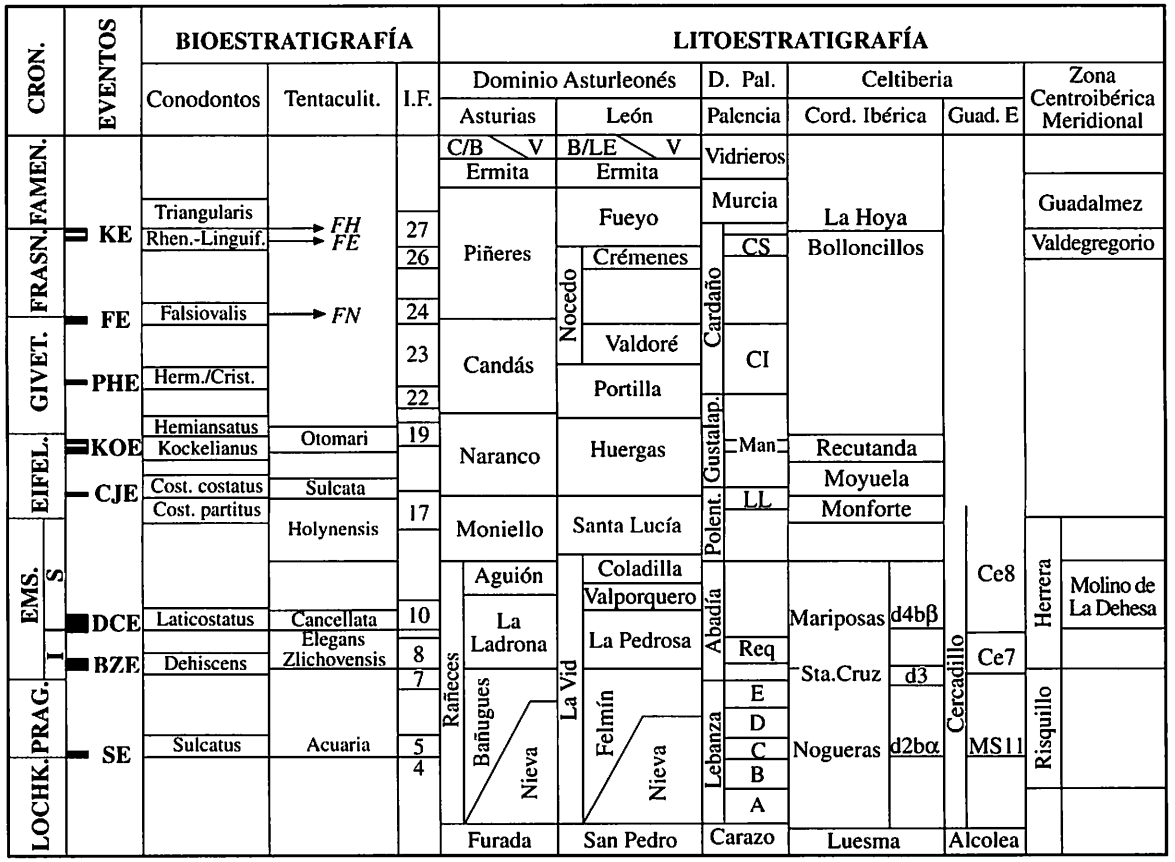
CRON.
EVENTOS
BIOESTRATIGRAFÍA
Conodontos
Tentaculit.
I.F.
LITOESTRATIGRAFÍA
Dominio Asturleonés
D. Pal.
Celtiberia
Zona Centroibérica Meridional
Asturias
León
Palencia
Cord. Ibérica
Guad. E
FAMEN.
FRASN.
GIVET.
EIFEL.
EMS.
S
I
PRAG.
LOCHK.
KE
FE
PHE
KOE
CJE
DCE
BZE
SE
Triangularis
Rhen.-Linguif.
Falsiovalis
Herm./Crist.
Hemiansatus
Kockelianus
Cost. costatus
Cost. partitus
Laticostatus
Dehiscens
Sulcatus
FH
FE
FN
Otomari
Sulcata
Holynensis
Cancellata
Elegans
Zlichovensis
Acuaria
27
26
24
23
22
19
17
10
8
7
5
4
C/B
V
B/LE
V
Ermita
Piñeres
Candás
Naranco
Moniello
Aguión
La Ladrona
Rañeces
Bañugues
Nieva
Furada
Fueyo
Crémenes
Nocedo
Valdoré
Portilla
Huergas
Santa Lucía
Coladilla
Valporquero
La Pedrosa
La Vid
Felmín
Nieva
San Pedro
Vidrieros
Murcia
Cardaño
CS
CI
Gustalap.
Man
Polent.
LL
Abadía
Req
Lebanza
E
D
C
B
A
Carazo
La Hoya
Bolloncillos
Recutanda
Moyuela
Monforte
Mariposas
d4bβ
Sta.Cruz
d3
Nogueras
d2bα
Luesma
Cercadillo
Ce8
Ce7
MS11
Alcolea
Guadalmez
Valdegregorio
Herrera
Molino de La Dehesa
Risquillo

Figura 1.