

Las colecciones paleontológicas como herramientas de reconstrucción paleoambiental: un nuevo enfoque para los braquiópodos de la Asociación Museo de la Vida de Floresta, Boyacá

Diego Andrés Jaimes Peñaloza

Trabajo de Grado para Optar por el Título de Biólogo

Director

Edwin Orlando López Delgado

Biólogo, MSc., PhD.

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2025

### **Dedicatoria**

A mi madre, Miriam Peñaloza Villamizar, quiero expresar mi más profundo agradecimiento por ser el pilar fundamental de mi vida y mi trayectoria académica. Tu amor incondicional, tu paciencia y tu orientación han sido el faro que ha iluminado mi camino. Has sido la fuente de inspiración que me ha permitido superar cada desafío y celebrar cada éxito. No hay palabras suficientes para expresar cuánto valoro que me hayas brindado la fortaleza para seguir adelante, tanto en los momentos de triunfo como en los de dificultad.

A mis hermanos, María Margarita, Jose Luis y Juan Fernando, mi gratitud es igualmente inmensa. Cada uno de ustedes ha jugado un papel crucial en mi vida, ofreciéndome su apoyo inquebrantable y su aliento constante. Gracias por creer en mí y animarme a alcanzar mis metas.

A mis queridos sobrinos, Mariana y Thomás, quiero decirles cuánto me han motivado a ser una mejor persona. Su inocencia y su admiración me han impulsado a esforzarme siempre por ser un ejemplo digno de su orgullo.

A mis amigos, Mafe, Angie, Wendy y Diego, les estoy eternamente agradecido. Su amistad ha sido un refugio constante durante mi trayectoria universitaria. Cada risa, cada anécdota y cada momento compartido fueron fundamentales para poder llegar hasta aquí.

A Juan Diego, quiero agradecer tu orientación y consejo a lo largo de mi crecimiento como científico. Tu experiencia y apoyo han sido invaluable para mi desarrollo profesional y personal. Gracias por contribuir de manera significativa a mi evolución en el campo académico.

Finalmente, mi agradecimiento se extiende a todos aquellos que, de alguna manera, han aportado su granito de arena en la formación del científico que soy hoy en día. Cada consejo, cada palabra de aliento y cada gesto de apoyo han sido esenciales para llegar hasta aquí.

Gracias a todos, de corazón.

### **Agradecimientos**

Este estudio ha sido parcialmente financiado por el “Proyecto Semillero de Paleooceanografía y Paleoclimatología 3887” de la Vicerrectoría de Investigación y Extensión de la Universidad Industrial de Santander (UIS).

Se agradece al director de la Asociación Museo de la Vida, Don Luis Antonio Becerra Rincón por brindar acceso a sus instalaciones, compartir su talento humano y permitir la manipulación de la Colección Paleontológica de braquiópodos de la Formación Floresta.

También se agradece a la Escuela de Biología UIS por proporcionar el talento humano, recursos intelectuales y el material fotográfico y métrico que fue utilizado durante el proyecto.

Se extiende un profundo agradecimiento al Dr. Edwin Orlando López Delgado por asumir la dirección del trabajo y por su disposición para acompañar el proceso de oficialización de la entrega del informe final.

Se agradece al Dr. Sergio Andrés Marchant Rojas, al Dr. Andrés Felipe Castaño González, al Dr. Jorge Hernández Torres, al Dr. Francisco Alberto Velandia Patiño y a Doña Elfa Becerra Zárate por su apoyo y orientación durante la gestión administrativa para la presentación del Trabajo de Grado.

Igualmente, se agradece a la Escuela de Geología UIS por el talento humano brindado a través del semillero de Paleooceanografía y Paleoclimatología (SPP), al cual pertenece la Dra. Gatsby Emperatriz López Otálvaro, quién orientó parte de este proyecto.

**Tabla de Contenido**

	<b>Pág.</b>
Introducción .....	9
1. Objetivos .....	10
1.1 Objetivo General .....	10
1.2 Objetivos Específicos .....	10
2. Marco Referencial .....	11
2.1 Marco Geológico .....	11
2.1.1 Formación El Tíbet .....	11
2.1.2 Formación Floresta .....	12
2.1.3 Formación Cuche .....	12
2.2 Marco Biológico .....	13
2.3 Marco Paleontológico .....	14
2.4 Marco Paleobiogeográfico .....	15
3. Metodología .....	16
3.1 Selección del Material .....	16
3.2 Identificación y Descripción de Especies .....	17
3.3 Determinación de Rasgos Paleoecológicos .....	18
3.4 Obtención y Análisis de Datos Espaciotemporales .....	18
3.5 Material Complementario .....	19

BRAQUIÓPODOS DE FLORESTA Y SU INFORMACIÓN PALEOAMBIENTAL	5
4. Resultados .....	20
4.1 Identificación de Especies.....	20
4.2 Paleoecología .....	24
4.3 Paleogeografía.....	26
5. Discusión.....	30
5.1 Consideraciones Taxonómicas .....	30
5.2 Consideraciones Paleoecológicas .....	31
5.3 Consideraciones Paleogeográficas.....	35
6. Conclusiones .....	38
Recomendaciones .....	39
Referencias bibliográficas.....	40

### Lista de Figuras

	<b>Pág.</b>
<b>Figura 1</b> Ubicación geográfica del municipio de Floresta y sus localidades fosilíferas del Devónico Medio .....	16
<b>Figura 2</b> Filogenia del <i>phylum</i> Brachiopoda.....	20
<b>Figura 3</b> Localidades de ocurrencia de los braquiópodos de la Formación Floresta de acuerdo con la configuración continental actual .....	26
<b>Figura 4</b> Distribución geográfica de los braquiópodos de la Formación Floresta en las regiones paleobiogeográficas del Eifeliense .....	27
<b>Figura 5</b> Distribución estratigráfica y ocurrencia global de las especies identificadas .....	29
<b>Figura 6</b> Reconstrucción paleogeográfica del Eifeliense y distribución de los braquiópodos de la Formación Floresta .....	35

### Lista de Tablas

	<b>Pág.</b>
<b>Tabla 1</b> Braquiópodos de la Formación Floresta organizados por orden y familia.....	21
<b>Tabla 2</b> Hábitos de vida de los braquiópodos de la Formación Floresta.....	24
<b>Tabla 3</b> Distribución de los braquiópodos de la Formación Floresta en los reinos y provincias paleobiogeográficas del Eifeliense .....	28

### Apéndices Disponibles en el Repositorio Institucional

**Apéndice A** Paleontología Sistemática.

**Apéndice B** Catálogo de la colección de braquiópodos de la Asociación Museo de la Vida.

**Apéndice C** Guía de identificación para los braquiópodos de la Asociación Museo de la Vida.

**Apéndice D** Etiquetas paleontológicas para los braquiópodos de la Asociación Museo de la Vida.

### Resumen

**Título:** las colecciones paleontológicas como herramientas de reconstrucción paleoambiental: un nuevo enfoque para los braquiópodos de la Asociación Museo de la Vida de Floresta, Boyacá\*

**Autor:** Jaimes-Peñaloza Diego Andrés\*\*

**Palabras clave:** braquiópodos, Devónico Medio, Formación Floresta, paleoambiente.

El Macizo de Floresta destaca a nivel mundial por su excepcional diversidad de fósiles devónicos. En reconocimiento a su tesoro geológico, se fundó la Asociación Museo de la Vida en el municipio de Floresta, Boyacá, con el fin de educar y promover la conservación del geopatrimonio local. Aunque la Asociación Museo de la Vida alberga una valiosa colección de braquiópodos de la Formación Floresta, la falta de estudios enfocados en estos especímenes ha limitado su potencial para interpretar las condiciones paleoambientales de la región. Este estudio tiene como objetivo reconstruir los factores paleoambientales del Devónico Medio de la Formación Floresta a partir de la caracterización de las comunidades de braquiópodos de la Colección Paleontológica de la Asociación Museo de la Vida. Se analizaron 160 especímenes de braquiópodos, determinando sus rasgos paleoecológicos mediante un enfoque morfológico y taxonómico. Además, se recopiló información espaciotemporal de 66 localidades a nivel global para correlacionar las distribuciones paleobiogeográficas y estratigráficas de las especies con las características paleogeográficas del Devónico Medio. Los resultados mostraron una amplia diversidad taxonómica y múltiples hábitos de vida. Las especies identificadas son indicadoras de un mar epicontinental subtropical de baja energía, lodoso, cálido y con turbidez moderada, donde la ocurrencia de fauna de talla grande se atribuye a un medio altamente competitivo con poca presión predatoria. Finalmente, las comunidades de braquiópodos indican que la Formación Floresta se situaba en una zona geográfica influenciada por recambios bióticos impulsados por las corrientes marinas del Océano Rheico, eventos de transgresión oceánica y la estabilización climática del Devónico Medio.

---

\* Trabajo de grado

\*\* Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Director: Edwin Orlando López Delgado. Doctor en ciencias de la vida silvestre y pesqueras.

### Abstract

**Title:** paleontological collections as tools for paleoenvironmental reconstruction: a new approach for the brachiopods of the Asociación Museo de la Vida from Floresta, Boyacá\*

**Author:** Jaimes-Peñaloza Diego Andrés\*\*

**Key words:** brachiopods, Floresta Formation, Middle Devonian, paleoenvironment.

The Floresta Massif is internationally recognized for its exceptional diversity of devonian fossils. In acknowledgment of this significant geological heritage, the Asociación Museo de la Vida was founded in the municipality of Floresta, Boyacá, with the objective of promoting education and fostering awareness regarding the conservation of local geodiversity. Although the Asociación Museo de la Vida houses a valuable collection of brachiopods from the Floresta Formation, the lack of studies focused on these specimens has limited their potential for interpreting the paleoenvironmental conditions of the region. This study aims to reconstruct the paleoenvironmental factors of the Middle Devonian of the Floresta Formation based on the characterization of brachiopod communities housed in the Colección Paleontológica de la Asociación Museo de la Vida. A total of 160 brachiopod specimens were analyzed, and their paleoecological traits were determined through a morphological and taxonomic approach. In addition, spatiotemporal data from 66 localities worldwide were compiled to correlate the paleobiogeographic and stratigraphic distributions of the species with the paleogeographic characteristics of the Middle Devonian. The results revealed a wide taxonomic diversity and multiple life habits. The identified species are indicative of a low-energy, muddy, warm, moderately turbid subtropical epeiric sea, where the presence of large-sized fauna is attributed to a highly competitive environment with low predatory pressure. Finally, the brachiopod communities show that the Floresta Formation was located in a geographic zone influenced by biotic turnovers driven by Rheic Ocean currents, marine transgression events, and the climatic stabilization of the Middle Devonian.

---

\* Degree work

\*\* Faculty of Science, Department of Biology. Director: Edwin Orlando López Delgado. PhD in Wildlife and fisheries sciences.

## Introducción

La Formación Floresta, ubicada en el Macizo de Floresta en la Cordillera Oriental de Colombia, es reconocida por sus yacimientos fosilíferos del Devónico Medio, donde destacan los braquiópodos, briozoos y corales (Morales, 1965; Moreno-Sánchez *et al.*, 2008; Amorocho-Parra *et al.*, 2024). Los trabajos de Caster (1939), Morales (1965) y Morzadec *et al.* (2015) documentaron la abundancia de braquiópodos fósiles en la Formación Floresta. Sin embargo, estas investigaciones estuvieron centradas principalmente en descripciones taxonómicas, dejando vacíos en la comprensión de los rasgos paleoambientales que influyeron en su composición.

En respuesta a la necesidad de proteger y divulgar sobre el patrimonio paleontológico de la Formación Floresta, se fundó la Asociación Museo de la Vida en el municipio de Floresta, Boyacá (Grupo Interdisciplinario de Investigaciones Arqueológicas e Históricas [GIIAH]; Bustos *et al.*, 2021). Esta institución alberga una valiosa colección de fósiles del Devónico Medio, en la que destacan los braquiópodos, que hasta ahora no habían sido objeto de un estudio sistemático. Por lo cual, el análisis de las características taxonómicas, paleoecológicas y paleogeográficas de los braquiópodos de la Formación Floresta no solo resulta relevante para reconstruir condiciones paleoambientales, también podría fortalecer el papel de los repositorios locales en la generación de conocimiento científico e impulsar iniciativas de conservación del geopatrimonio.

Este estudio se basa en los braquiópodos de la Formación Floresta contenidos en la Colección Paleontológica de la Asociación Museo de la Vida. La investigación busca responder a la pregunta: ¿qué factores paleoambientales del Devónico Medio de la Formación Floresta pueden reconstruirse a partir de la caracterización de sus comunidades de braquiópodos? Para ello, se adopta un enfoque integral que combina el análisis taxonómico, paleoecológico y paleogeográfico de estos metazoos.

## **1. Objetivos**

### **1.1 Objetivo General**

Reconstruir los factores paleoambientales del Devónico Medio de la Formación Floresta a partir de la caracterización de las comunidades de braquiópodos de la Colección Paleontológica de la Asociación Museo de la Vida de Floresta, Boyacá.

### **1.2 Objetivos Específicos**

1. Identificar a nivel de especie los ejemplares de la colección.
2. Determinar las características paleoecológicas de las comunidades de braquiópodos.
3. Analizar los rasgos paleogeográficos que moldearon la distribución de las especies.

## 2. Marco Referencial

### 2.1 Marco Geológico

Durante el Devónico (419,2  $\pm$ 3,2 Ma a 358,9  $\pm$ 0,4 Ma) la Tierra se caracterizó por el aumento del nivel del mar, el clima cálido, la diversificación de la vida marina, la aparición de los primeros tetrápodos y la elevada producción de carbonato de calcio por parte de los arrecifes de coral (McGhee, 2005; Cohen *et al.*, 2013; Becker *et al.*, 2020; Moreno-Sánchez *et al.*, 2020).

En el transcurso las décadas de 1930 a 1960 se ejecutaron investigaciones en Colombia que documentaron satisfactoriamente algunas localidades devónicas como El Imán, Amoyá, cuenca Llanos, Manaure, Santa Isabel, Areniscas de Gutiérrez, la Serranía de Perijá, la Serranía de La Macarena, Farallones de Medina, Ubalá-Gachalá y el Macizo de Floresta (Caster, 1939; Bürlg, 1960; Morales, 1965; Moreno-Sánchez *et al.*, 2008; Pastor-Chacón *et al.*, 2013; Pastor Chacón, 2020). Gracias a estos trabajos, se lograron ejecutar análisis integrales de componentes faunísticos y estratigráficos que permitieron conocer y optimizar las interpretaciones del desarrollo geológico y paleontológico del país durante el Devónico.

La localidad más importante es el Macizo de Floresta, cuya litología y paleofauna sugieren la existencia de un mar epicontinental abierto hacia el Norte durante el Devónico Medio-Superior que, influyó la distribución geográfica de los braquiópodos (Barrett, 1988; Schemm-Gregory *et al.*, 2012; Morzadec *et al.*, 2015). A continuación, se describirán brevemente las tres formaciones que componen la secuencia devónica del Macizo.

#### 2.1.1 Formación El Tibet

Constituye la unidad más baja del Paleozoico sedimentario del Macizo de Floresta (Janvier y Villarroel, 2000). Su datación fue posible mediante análisis palinológicos que confirmaron su depositación durante el inicio de una etapa transgresiva en el Devónico Inferior (Emsiense)

(Janvier y Villarroel, 2000; Amorocho-Parra, *et al.*, 2024). Se compone de 600 m de areniscas de grano grueso intercaladas con capas finas de lodolitas y arcillolitas que se acumularon en ambientes litorales y continentales (Mojica y Villarroel, 1984; Moreno-Sánchez *et al.*, 2020).

### **2.1.2 Formación Floresta**

Es una sucesión pelítica con alrededor de 600 m de espesor que constituye la unidad intermedia del Paleozoico sedimentario del Macizo de Floresta, la cual se depositó desde el Devónico Inferior (Emsiense tardío) hasta el Devónico Medio (Givetiense temprano) (Janvier y Villarroel, 2000; Morzadec *et al.*, 2015; Amorocho-Parra, *et al.*, 2024). Está compuesta por lodolitas meteorizadas con intercalaciones arenosas e intrusiones de granito (Morales, 1965; Mojica y Villarroel, 1984; Moreno-Sánchez *et al.*, 2020). Sus características litológicas son indicativas de sedimentación en un ambiente marino epicontinental de baja energía y con condiciones tectónicas estables (Morales, 1965; Barrett, 1983; Mojica y Villarroel, 1984; Janvier y Villarroel, 2000; Morzadec *et al.*, 2015; Moreno-Sánchez *et al.*, 2020).

### **2.1.3 Formación Cuche**

Representa la unidad superior del Paleozoico sedimentario del Macizo de Floresta (Janvier y Villarroel, 2000). Está conformada por lodolitas, arcillolitas y areniscas feldespáticas intercaladas en una sucesión con un grosor aproximado de 750 m que se depositó en un ambiente costero con ensenadas, marismas y depósitos de lodo (Mojica y Villarroel, 1984; Janvier y Villarroel, 2000; Olive *et al.*, 2019; Moreno-Sánchez *et al.*, 2020; Pastor Chacón, 2020). La edad de la formación Cuche se ha establecido al Devónico Superior (Frasniense) mediante observaciones estratigráficas y estudios paleontológicos de apoyo, ya que algunas investigaciones preliminares la asignaban al Carbonífero (Mojica y Villarroel, 1984; Janvier y Villarroel, 2000; Amorocho-Parra *et al.*, 2024).

## 2.2 Marco Biológico

El *phylum* Brachiopoda es un taxón monofilético caracterizado por poseer un lófóforo soportado por un par de braquias y una concha equilateral con dos inequivalvas organofosfáticas u organocarbonáticas que pueden estar unidas o no por una articulación (Manceñido y Damborenea, 2008; Carlson, 2016; Harper *et al.*, 2017). Sus hábitos sésiles durante la etapa adulta derivaron en el desarrollo de un sistema alimenticio basado en la filtración de la materia orgánica disuelta o en suspensión, lo que les permitió ser los filtradores por excelencia del Paleozoico (Manceñido y Damborenea, 2008; Jain, 2017; Halamski *et al.*, 2022).

Estos metazoos son originarios del Cámbrico Inferior y se encuentran poco representados en la fauna actual (~400 especies), pero fueron muy abundantes durante el Paleozoico (~30000 especies), siendo el Devónico, el periodo donde alcanzaron su máxima diversidad (Manceñido y Damborenea, 2008; Benton y Harper, 2009; Schemm-Gregory y Henriques, 2013a; Harper *et al.*, 2017; Jain, 2017).

Aunque el registro fósil de los braquiópodos posee una abundancia y riqueza envidiable, se considera que su diversidad está subestimada a causa de las sutiles diferencias morfológicas entre especies y sus caracteres ampliamente convergentes (Carlson, 2016; Rojas y Sandy, 2019; Cisterna y Sterren, 2022; Halamski *et al.*, 2022). Estas diferencias a menudo suelen ser consideradas variantes intra e interpoblacionales, lo que dificulta la interpretación de patrones paleoecológicos y evolutivos (Schemm-Gregory *et al.*, 2012; Rojas y Sandy, 2019). Su amplia distribución en los estratos paleozoicos los vuelve útiles para la datación, la identificación, descripción y correlación de zonas paleobiogeográficas (Schemm-Gregory y Henriques, 2013b; Cisterna y Sterren, 2022).

### 2.3 Marco Paleontológico

Generalmente, los restos fósiles de braquiópodos constituyen ensamblajes de productidos y espiriféridos asociados con moluscos, briozoos, artrópodos y conodontos (Schemm-Gregory *et al.*, 2012; Cisterna y Sterren, 2022). Los registros más antiguos de estos lofoforados para Colombia datan del Cámbrico-Ordovícico en la Serranía de La Macarena y corresponden a moldes valvares externos e internos de algunos lingúlidos y órthidos (Harrington y Kay, 1951; Morales, 1965; Schemm-Gregory *et al.*, 2012; Moreno-Sánchez *et al.*, 2020).

Los braquiópodos del Macizo de Floresta han sido estudiados desde la primera mitad del siglo XX gracias a su ocurrencia y composición particular en las tres unidades del Paleozoico sedimentario (Caster, 1939; Morales, 1965; Morzadec *et al.*, 2015). La Formación El Tíbet es la menos fosilífera, allí solo han sido hallados algunos braquiópodos discinoideos y espiriféridos (Moreno-Sánchez *et al.*, 2020). La Formación Floresta ha sido objeto de la mayoría de estudios paleontológicos del macizo, gracias a su excepcional registro fósil de braquiópodos, briozoos, crinoideos, ostrácodos, trilobites, gasterópodos, corales y bivalvos (Mojica y Villarroel, 1984; Morzadec *et al.*, 2015; Plusquellec, 2019). La Formación Cuche es menos fosilífera que la Formación Floresta debido a sus características continentales, lo que está soportado por restos de plantas terrestres (Mojica y Villarroel, 1984; Janvier y Villarroel, 2000; Burrow *et al.*, 2003; Olive *et al.*, 2019).

La composición de braquiópodos de la Formación Floresta permite diferenciar el Devónico Inferior del Devónico Medio (Morzadec *et al.*, 2015). Por otro lado, los análisis de flora y fauna de la Formación Cuche han sido claves para inferir su ambiente de depositación lagunar y soportar la hipótesis de una regresión marina durante el Frasnense y Famenniense (Mojica y Villarroel, 1984; Angiolini *et al.*, 2003; Morzadec *et al.*, 2015).

Finalmente, es menester enfatizar que la mayoría de invertebrados del Macizo de Floresta fueron descritos hace más de 80 años por Caster (1939) y McNair (1940). Se requiere entonces de una revisión taxonómica exhaustiva para que puedan ser descritos, clasificados e interpretados en términos de la taxonomía actual.

#### **2.4 Marco Paleobiogeográfico**

La fauna devónica de Colombia y en particular, del Macizo de Floresta, exhibe una evidente similitud a la fauna de la Serranía de Perijá, Norteamérica y Europa (McNair, 1940; Morzadec *et al.*, 2015; Olive *et al.*, 2019). Esto sugiere conexiones marinas entre Euramérica y Gondwana durante el Devónico Medio, lo que homogeneizó la fauna entre ambos continentes y finalizó el acentuado provincialismo del Devónico Inferior (Morales, 1965; Janvier y Villarroel, 2000; Moreno-Sánchez *et al.*, 2020; Penn-Clarke y Harper, 2021).

En cuanto a los braquiópodos del Macizo de Floresta, las primeras interpretaciones paleobiogeográficas indicaron una fuerte afinidad con los grupos Hamilton y Onondaga de Norteamérica, gracias a la ocurrencia de *Mediospirifer audaculus*, *Nucleospira concinna*, *Spinulicosta spinulicosta*, *Tropidoleptus carinatus* y *Eodevonaria arcuata* (Caster, 1939). Además, se ha determinado que dichas localidades albergan especies estrechamente relacionadas con los géneros *Megastrophia*, *Dictyostrophia*, *Strophodonta*, *Atrypa*, *Meristella*, *Pentagonia*, *Elita*, *Ambocoelia* y *Cryptonella* (Morales, 1965). Lo que concuerda con los estudios paleobiogeográficos modernos realizados por Penn-Clarke y Harper (2021) y Cisterna y Sterren (2022). Finalmente, la composición contrastante entre los braquiópodos del Reino del Este de las Américas y el Reino Malvinocáfrico indica la presencia de una barrera geográfica durante el Devónico Medio entre estas dos regiones (Morzadec *et al.*, 2015; Penn-Clarke y Harper, 2021).

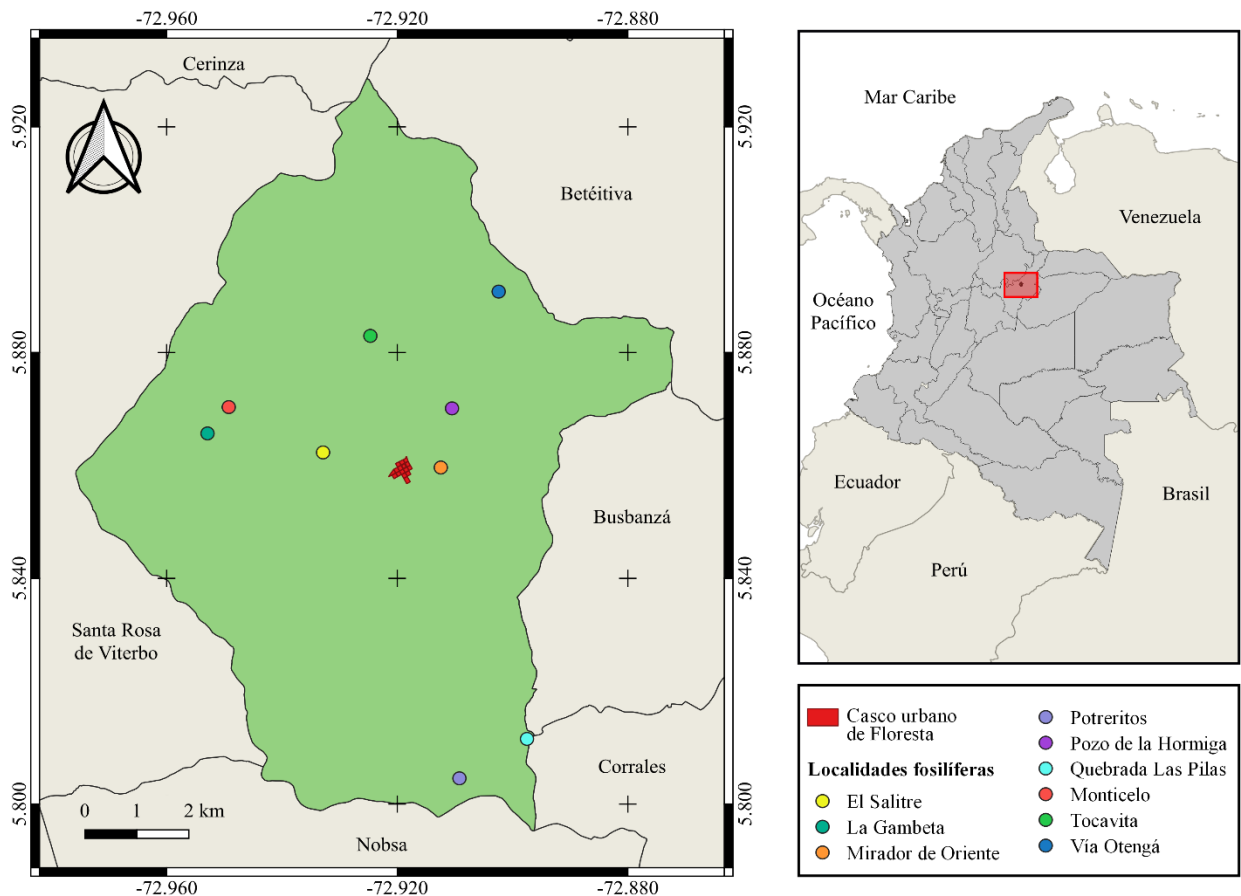
### 3. Metodología

#### 3.1 Selección del Material

Se seleccionaron muestras con número de catálogo y datos de ocurrencia, priorizando aquellas con buena conservación de sus rasgos diagnósticos, como la ornamentación y morfología muscular, para permitir su identificación a nivel de especie. Se analizaron 160 especímenes contenidos en 102 rocas provenientes de nueve localidades de la Formación Floresta (Figura 1). Las muestras han sido obtenidas de colectas fortuitas y están almacenadas en la Colección Paleontológica de la Asociación Museo de la Vida, bajo los números de catálogo MV-CPL-0037, 38, 83 al 91, 93 al 101, 103 al 111, 114 al 120, 122 al 152, 154 al 186, 221 y 224.

#### Figura 1

*Ubicación geográfica del municipio de Floresta y sus localidades fosilíferas del Devónico Medio*



### 3.2 Identificación y Descripción de Especies

Mediante un calibrador digital Mitutoyo CD-6 ASX-B se registró la morfometría en milímetros (mm) de los siguientes caracteres: amplitud máxima de la concha, amplitud de diductores, longitud máxima de la concha, y longitud de diductores. Cabe destacar que las medidas musculares solo aplican para moldes y *casts* internos. Las fotografías fueron tomadas con una cámara fotográfica Sony  $\alpha$ 6400. Los moldes internos articulados fueron fotografiados en vista dorsal, ventral, anterior, posterior y lateral; mientras que los moldes y *casts* de valvas desarticuladas se tomaron en vista en planta.

La identificación tuvo como base a las especies de braquiópodos reportadas para el Devónico Medio de Colombia por Caster (1939), Morales (1965) y Morzadec *et al.* (2015). Para aquellos especímenes que no coincidieron con las descripciones de dichos autores, se realizó una revisión bibliográfica de braquiópodos devónicos a nivel global, enfatizando en las localidades de mayor similitud faunística con Colombia como Venezuela, Norteamérica y Europa (Caster, 1939; McNair, 1940; Morales, 1965; Morzadec *et al.*, 2015; Olive *et al.*, 2019).

Las descripciones de las especies cuentan con la siguiente información: tamaño de la concha (pequeño, < 15 mm; medio, 15-30 mm; y grande, > 30 mm), naturaleza del área cardinal, convexidad, contorno, ornamentación, características internas, morfología muscular, dimensiones y ocurrencia (Apéndice A: apartado de descripción). La terminología implementada se obtuvo de Manceñido y Damborenea (2008).

La organización sistemática de los ejemplares obedece a las clasificaciones propuestas en el Tratado de Paleontología de Invertebrados, Parte H (Brachiopoda) (Williams *et al.*, 2000, 2002, 2006 y 2007) y en los trabajos de Schemm-Gregory (2008a, 2008b) y Harper *et al.* (2010).

### 3.3 Determinación de Rasgos Paleoecológicos

Por medio de los trabajos de Williams *et al.* (1997), Manceñido y Damborenea (2008), Benton y Harper (2009) y Feldman (2015) fue posible inferir, mediante un enfoque morfológico y taxonómico, los hábitos de vida y las relaciones con el sustrato de las especies identificadas. Siguiendo a Zatoñ *et al.* (2022) se documentaron las incrustaciones por esclerobiontes, identificados a partir de rasgos morfológicos específicos según el *phylum* (discos de adhesión, sarcoseptos y tubos), su forma y patrones de distribución en la superficie de los fósiles. Se seleccionaron los esclerobiontes, puesto que estos se conservan *in situ* con respecto al sustrato habitado, son bioindicadores y pueden colonizar otros organismos, por lo que representan fuentes valiosas de información paleoecológica (Bordeaux, 1990; Villas *et al.*, 2021; Zatoñ *et al.*, 2022). Fundamentándose en las investigaciones de Hoffmeister *et al.* (2003) y Gómez-Espinoza *et al.* (2015) se registraron las marcas de depredación, cuya identificación se basó en los patrones de perforación observables en los fósiles.

### 3.4 Obtención y Análisis de Datos Espaciotemporales

Se compilaron datos geográficos y estratigráficos a partir de literatura científica especializada, generando una base de datos donde se incluyeron 66 localidades de 20 países distribuidos entre América, Europa, África, Asia, Oceanía y la Antártida (Figura 3). Se indicaron las localidades de ocurrencia de las especies dentro de las regiones paleobiogeográficas del Eifeliense (Figura 4), de acuerdo con los mapas paleogeográficos del Devónico Medio de Scotese (2014) y Dowding y Ebach (2018). Esta información se correlacionó con las distribuciones estratigráficas de las especies (Figura 5). De esta forma se analizaron los rasgos paleogeográficos de los sitios de ocurrencia y se obtuvo información sobre corrientes marinas y barreras geográficas.

### 3.5 Material Complementario

Se generó un catálogo, una guía de identificación y etiquetas paleontológicas que fueron donadas a la Asociación Museo de la Vida, los cuales también están disponibles en el repositorio de la Universidad Industrial de Santander.

El catálogo de la colección de braquiópodos de la Asociación Museo de la Vida de Floresta, Boyacá (Apéndice B) siguió el formato implementado por Schemm-Gregory y Henriques (2013a) de la colección tipo Krantz. Dicho material cuenta con un texto introductorio, seguido de una lista de muestras seleccionadas, donde se incluye su número de catálogo, la nomenclatura actual y en desuso de las especies, sus localidades de procedencia y la cantidad de especímenes de una misma especie en cada muestra. Los especímenes son presentados en orden sistemático, de acuerdo con sus números de catálogo.

La guía de identificación para los braquiópodos de la Asociación Museo de la Vida (Apéndice C) estuvo basada en el trabajo de Whitmore *et al.* (2013). Este archivo contiene fotografías complementadas con descripciones morfológicas. Adicionalmente, se incluyen acápites enfocados hacia la Anatomía, Morfología y Sistemática.

En las etiquetas paleontológicas (Apéndice D) se muestra la siguiente información: nombre de la colección, código de inventario, Paleontología Sistemática (*phylum*, *subphylum*, clase, orden, familia, género y especie), tipo de fosilización del espécimen (molde o *cast* interno, externo, articulado, dorsal o ventral) y localidad de procedencia.

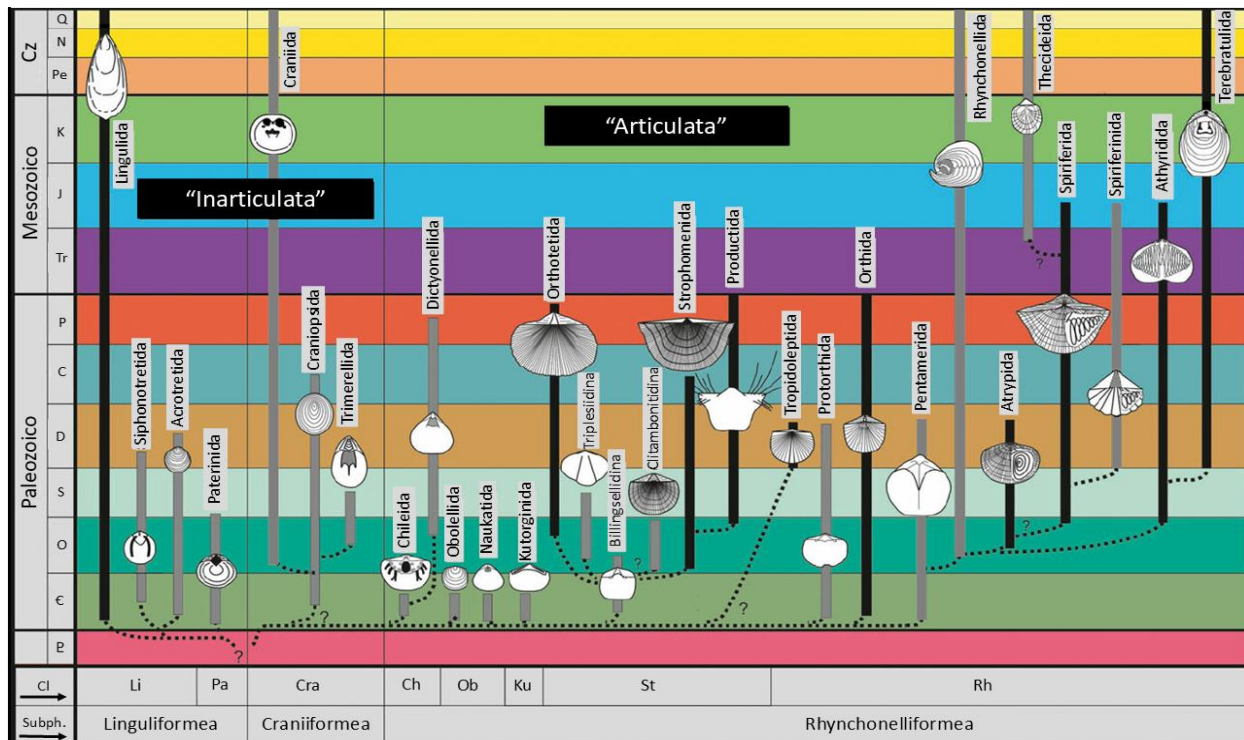
## 4. Resultados

### 4.1 Identificación de Especies

Se identificaron 55 especies pertenecientes a 44 géneros, 29 familias, 10 órdenes, 3 clases y 2 *subphyla*. La lista de especies está organizada sistemáticamente de acuerdo con la Figura 2.

**Figura 2**

*Filogenia del phylum Brachiopoda*



*Nota.* Los órdenes representados en la Colección Paleontológica de la Asociación Museo de la Vida están marcados con barras negras. Las abreviaturas corresponden a distribuciones estratigráficas (E: Cámbrico, C: Carbonífero, Cz: Cenozoico, D: Devónico, J: Jurásico, K: Cretácico, N: Neógeno, O: Ordovícico, P: Pérmico, Pe: Paleógeno, E: Proterozoico, Q: Cuaternario, S: Silúrico, Tr: Triásico), niveles taxonómicos (Cl: clase, Subph: *Subphylum*) y clases (Ch: Chileata, Cra: Craniata, Ku: Kutorginata, Li: Lingulata, Ob: Obolellata, Pa: Paterinata, Rh: Rhynchonellata, St: Strophomenata). Adaptado de Schemm-Gregory y Henriques (2013b).

A continuación, se presenta la lista de especies de braquiópodos identificados en la Formación Floresta, agrupados según los órdenes y familias representados en la Colección Paleontológica de la Asociación Museo de la Vida (Tabla 1).

**Tabla 1**

*Braquiópodos de la Formación Floresta organizados por orden y familia.*

<b>Orden</b>	<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Lingulida	Lingulidae	<i>Lingula randalli</i>
Orthotetida	Pulsiidae	<i>Schellwienella goldringae</i>
	Schuchertellidae	<i>Schuchertella variabilis</i>
Strophomenida	Rafinesquinidae	<i>Leptaena boyaca</i>
		<i>Leptaena rhomboidalis</i>
	Leptaenoideidae	<i>Leptaenisca concava</i>
	Douvillinidae	<i>Cymostrophia dickeyi</i>
		<i>Cymostrophia waringi</i>
	Leptostrophiidae	<i>Leptostrophia caribbeana</i>
	Strophodontidae	<i>Megastrophia hopkinsi</i>
		<i>Megastrophia pygmaea</i>
<i>Dictyostrophia cooperi</i>		
<i>Strophodonta kozlowskii</i>		
	<i>Strophodonta (Strophodonta) demissa</i>	
	Strophonellidae	<i>Strophonella meridionalis</i>
Productida	Chonostrophiidae	<i>Chonostrophia knodi</i>
	Anopliidae	<i>Arcuaminetes scitulus</i>

---

	Eodevonariidae	<i>Eodevonaria arcuata</i>
		<i>Loreleiella dilatata</i>
	Chonetidae	<i>Amziella rahirensis</i>
		<i>Devonochonetes coronatus</i>
		<i>Montsenetes boliviensis</i>
		<i>Montsenetes notius</i>
		<i>Montsenetes pervulgatus</i>
Tropidoleptida	Tropidoleptidae	<i>Tropidoleptus carinatus titanius</i>
Orthida	Rhipidomellidae	<i>Rhipidomella penelope</i>
Atrypida	Atrypidae	<i>Atrypa harrisi</i>
		<i>Atrypa (Atrypa) reticularis</i>
		<i>Spinatrypa spinosa</i>
		<i>Pseudoatrypa missouriensis</i>
Spiriferida	Spinocyrtiidae	<i>Spinocyrtia granulosa</i>
	Spiriferidae	<i>Spirifer kingi</i>
	Hysterolitidae	<i>Arduspirifer mosellanus</i>
		<i>Australospirifer antarcticus</i>
		<i>Euryspirifer paradoxus</i>
		<i>Paraspirifer cultrijugatus</i>
		<i>Patriaspirifer duodenaria</i>
	Acrospiriferidae	<i>Acrospirifer olssoni</i>
	Filispiriferidae	<i>Filispirifer merzakhsaiensis</i>
	Costispiriferidae	<i>Costispirifer arenosus</i>

---

---

	Cyrtinopsidae	<i>Megakozłowskiella magnapleura</i>
		<i>Megakozłowskiella sculptilis</i>
	Mucrospiriferidae	<i>Mucrospirifer mucronatus</i>
		<i>Eleutherokomma mutabilis</i>
	Elythidae	<i>Elita colombiana</i>
Athyridida	Athyrididae	<i>Athyris spiriferoides</i>
	Meristellidae	<i>Meristella wheeleri</i>
		<i>Meristina nasuta</i>
		<i>Pentagonia transversa</i>
		<i>Pentagonia unisulcata</i>
Terebratulida	Centronellidae	<i>Amphigenia elongata</i>
		<i>Amphigenia parva</i>
		<i>Cludothyris australis</i>
		<i>Cludothyris postovalis</i>
	Meganterididae	<i>Scaphiocoelia boliviensis</i>

---

La fauna de braquiópodos está compuesta comúnmente por especies de tamaño medio (15-30 mm) a grande (>30 mm). Los spiriféridos son dominantes en riqueza (15 spp.), seguidos por los strophoménidos (12 spp.), productidos (9 spp.), athyrídidos (5 spp.), terebratúlidos (5 spp.), atrypidos (4 spp.) orothétidos (2 spp.), lingúlidos (1 sp.), tropidoléptidos (1 sp.) y órthidos (1 sp.).

Las siguientes especies identificadas en este proyecto representan nuevos registros para la Formación Floresta: *L. randalli*, *S. variabilis*, *L. rhomboidalis*, *L. concava*, *A. scitulus*, *L. dilatata*, *A. rahirensis*, *D. coronatus*, *M. boliviensis*, *M. notius*, *M. pervulgatus*, *R. penelope*, *A. (Atrypa) reticularis*, *P. missouriensis*, *S. granulosa*, *A. mosellanus*, *E. paradoxus*, *P. cultrijugatus*, *P.*

*duodenaria*, *C. arenosus*, *M. magnapleura*, *M. sculptilis*, *M. mucronatus*, *E. mutabilis*, *F. merzakhsaiensis*, *A. spiriferoides*, *M. nasuta*, *P. transversa*, *P. unisulcata*, *A. elongata*, *A. parva*, *C. postovalis* y *S. boliviensis*. Además, todas estas especies, excepto *S. boliviensis*, representan nuevos registros para los braquiópodos del Devónico Medio de Colombia.

Se actualizaron taxonómicamente las especies: *L. caribbeana* (antes *Leptostrophia* (*Rhytistrophia*) *caribbeana*), *Strophodonta kozlowskii* (antes *Stropheodonta kozlowskii*) y *Elita colombiana* (antes *Elytha colombiana*).

#### 4.2 Paleoecología

Se determinaron siete hábitos de vida y sus respectivas relaciones con el sustrato, destacándose los epifaunales con 38 especies, seguidos por los semi-infaunales con 16 especies y finalmente los infaunales con una única especie (Tabla 2). De igual forma, se evidenció la dominancia de formas ambitópicas (con pedúnculo atrofiado en la adultez) con 42 especies, sobre las formas pedunculadas, con 13 especies.

**Tabla 2**

*Hábitos de vida de los braquiópodos de la Formación Floresta*

Hábito de vida	Grupo taxonómico	N
Infaunal hemisésil pedunculado	<i>L. randalli</i>	1
Semi-infaunales, ambitópicos y liberosésiles, posados dentro del sustrato sobre su valva convexa	Orthotetida, Strophomenida, Trepidoleptida y Terebratulida ( <i>S. boliviensis</i> )	16
Epifaunales, ambitópicos, nectobentónicos e hidroeyectantes	Chonetoidea	9

Epifaunales, fixosésiles y plenipedunculados	Orthida, Atrypida, Terebratulida y Athyridida (Excepto <i>Pentagonia</i> )	12
Epifaunales y liberosésiles, posados en el sustrato con su comisura subhorizontal	<i>Pentagonia</i> spp.	2
Epifaunales, ambitópicos y liberosésiles, posados sobre el sustrato sobre su área cardinal	Spiriferida (excepto Mucrospiriferidae)	12
Epifaunales, ambitópicos y liberosésiles, posados sobre el sustrato con sus extremos laterales mucronados	Spiriferida: Mucrospiriferidae e Hysterolitidae ( <i>E. paradoxus</i> )	3

*Nota.* La columna “N” indica la cantidad de especies identificadas que presentan cada hábito de vida y su relación con el sustrato. La información precisa para cada especie está consignada en el Apéndice A (apartado de paleoecología).

Los 160 especímenes de braquiópodos contienen 28 esclerobiontes representados a nivel genérico. Los esclerobiontes están constituidos por al menos cuatro taxones de los *phyla* Ectoprocta, Echinodermata, Annelida y Cnidaria. Así mismo, están compuestos tanto por incrustantes solitarios (crinoideos, poliquetos tubícolas y corales rugosos), como por incrustantes coloniales (briozoos).

Los esclerobiontes más comunes son los briozoos, representados por siete discos de adhesión en cinco valvas de braquiópodos. Seguidos por los corales rugosos, con siete incrustaciones en cuatro valvas; los crinoideos, con tres discos de adhesión en tres valvas; y los poliquetos tubícolas, con 11 incrustaciones en una única valva. Los esclerobiontes se registraron principalmente en muestras de Monticelo y la Quebrada Las Pilas, donde también ocurrieron la mayor parte de formas plenipedunculadas, en contraste con localidades como Tocavita y Potreritos, caracterizadas por una mayor representación de formas ambitópicas y pocos esclerobiontes.

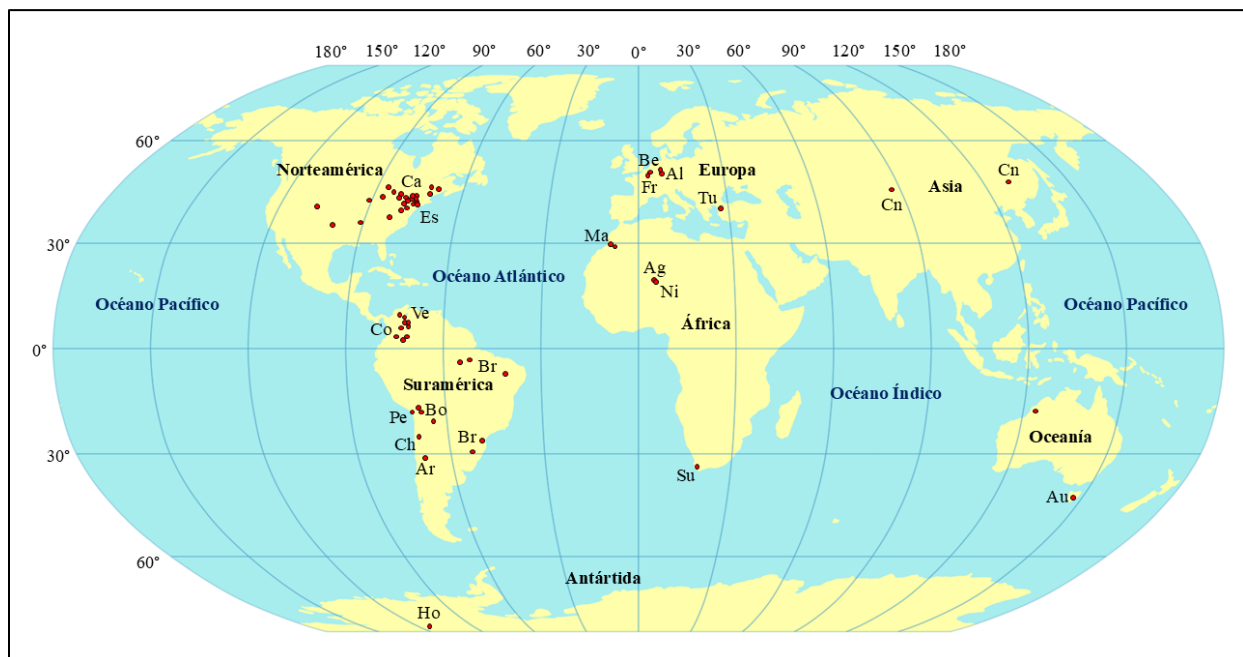
Por otra parte, se observó una baja intensidad de durofagia y selectividad hacia especies de gran tamaño como *C. dickeyi*, *C. waringi*, *E. colombiana*, *L. boyaca*, *L. rhomboidalis*, *M. magnapleura*, *S. spinosa* y *T. carinatus titanius*. Lo que se evidenció como marcas de perforaciones y puntuaciones alrededor del área visceral.

### 4.3 Paleogeografía

Los registros de ocurrencia global de las especies de braquiópodos identificadas, compilados en el Apéndice A (apartado de paleobiogeografía), indican que representantes de esta fauna ocurren en 21 localidades de Suramérica, 27 de Norteamérica, ocho de Europa, cinco de África, dos de China, dos de Australia y una de la Antártida (Figura 3).

### Figura 3

*Localidades de ocurrencia de los braquiópodos de la Formación Floresta de acuerdo con la configuración continental actual*



*Nota.* Ag: Argelia; Al: Alemania; Ar: Argentina; Au: Australia; Be: Bélgica; Bo: Bolivia; Br: Brasil; Ca: Canadá; Ch: Chile; Cn: China; Co: Colombia; Es: Estados Unidos (EE. UU.); Fr:



**Tabla 3**

*Distribución de los braquiópodos de la Formación Floresta en los reinos y provincias paleobiogeográficas del Eifeliense*

<b>Reino del Este de Las Américas</b>	
Appohimchi	<i>A. elongata</i> , <i>A. parva</i> , <i>A. scitulus</i> , <i>A. (Atrypa) reticularis</i> , <i>A. spiriferoides</i> , <i>C. postovalis</i> , <i>C. arenosus</i> , <i>D. coronatus</i> , <i>E. arcuata</i> , <i>L. rhomboidalis</i> , <i>L. randalli</i> , <i>M. magnapleura</i> , <i>M. sculptilis</i> , <i>M. nasuta</i> , <i>M. mucronatus</i> , <i>P. duodenaria</i> , <i>P. unisulcata</i> , <i>R. penelope</i> , <i>S. spinosa</i> , <i>S. (Strophodonta) demissa</i> , <i>S. variabilis</i> , <i>S. granulosa</i> y <i>T. carinatus</i> .
Cuenca de Michigan	<i>A. parva</i> , <i>A. (Atrypa) reticularis</i> , <i>C. postovalis</i> , <i>C. arenosus</i> , <i>D. coronatus</i> , <i>E. arcuata</i> , <i>L. rhomboidalis</i> , <i>M. sculptilis</i> , <i>M. mucronatus</i> , <i>P. unisulcata</i> , <i>R. penelope</i> , <i>S. spinosa</i> , <i>S. (Strophodonta) demissa</i> , <i>S. granulosa</i> y <i>T. carinatus</i> .
Nevada	<i>L. rhomboidalis</i> , <i>L. concava</i> , <i>M. magnapleura</i> y <i>P. missouriensis</i> .
Colombo-venezolana	Las 55 especies identificadas en este proyecto.
<b>Reino del Viejo Mundo</b>	
Euramericana	<i>A. mosellanus</i> , <i>E. paradoxus</i> , <i>L. dilatata</i> , <i>M. mucronatus</i> , <i>P. cultrijugatus</i> y <i>R. penelope</i> .
Junggar-Xinan	<i>A. Spiriferoides</i> .
Norte de África	<i>A. elongata</i> , <i>A. rahirensis</i> , <i>A. mosellanus</i> , <i>E. mutabilis</i> , <i>F. merzakhsaiensis</i> , <i>M. pervulgatus</i> , <i>P. cultrijugatus</i> y <i>T. carinatus</i> .
Este de Australia	<i>A. (Atrypa) reticularis</i> .
Ural-Sur de Tianshan	<i>L. rhomboidalis</i> y <i>P. cultrijugatus</i> .

### Reino Malvinocáfrico

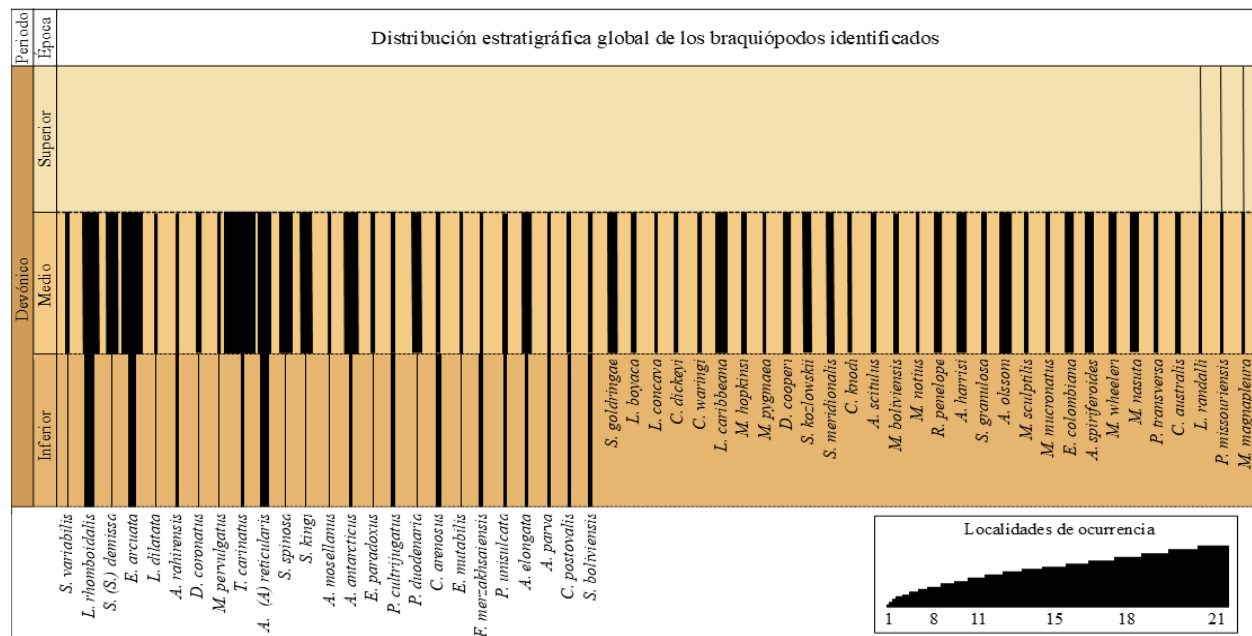
N/A *A. rahirensis*, *A. (Atrypa) reticularis*, *A. antarcticus*, *E. arcuata* *S. boliviensis* y *T. carinatus*

*Nota.* Las distribuciones aquí descritas obedecen a los datos de ocurrencia global compilados en el Apéndice A (apartado de paleobiogeografía).

Las especies identificadas cuentan con hasta 21 localidades de ocurrencia a nivel global (Figura 5). Los braquiópodos con la mayor cantidad de ocurrencias fueron: *T. carinatus*, *E. arcuata*, *L. rhomboidalis*, *A. (Atrypa) reticularis*, *A. antarcticus* y *A. olssoni*. Mientras que, entre las especies raras destacan: *A. parva*, *E. mutabilis*, *L. dilatata*, *L. concava* y *M. pygmaea*, siendo esta última la única especie que solo cuenta con registros de ocurrencia en la Formación Floresta.

### Figura 5

*Distribución estratigráfica y ocurrencia global de las especies identificadas*



*Nota.* El grosor de las barras indica la cantidad de localidades a nivel mundial donde se han reportado las especies. La información ilustrada obedece a los datos compilados en el Apéndice A (apartados de distribución estratigráfica y paleobiogeografía).

La fauna de braquiópodos del Devónico Medio albergada en la Asociación Museo de la Vida está compuesta por 25 especies que datan del Devónico Inferior del Reino Malvinocáfrico y las provincias Colombo-venezolana, Euroamericana, Appohimchi, Cuenca de Michigan, Norte de África, Este de Australia y Ural-Sur de Tianshan. Adicionalmente, cuenta con las especies *L. randalli*, *M. magnapleura* y *P. missouriensis*, las cuales hacen parte de la fauna del Devónico Superior de las provincias Appohimchi y Nevada ubicadas en el Reino del Este de las Américas.

## 5. Discusión

La caracterización de las comunidades de braquiópodos permite reconstruir los factores paleoambientales de la Formación Floresta que habrían influido en su composición. Estos factores incluyen: (I) sustratos lodosos no consolidados que favorecieron las formas ambitópicas; (II) una baja energía hidrodinámica que propició la estabilidad del medio; (III) corrientes hídricas débiles que permitieron los flujos continuos de agua y nutrientes; (IV) un clima cálido asociado a la ubicación paleogeográfica de la Formación Floresta; y (V) la estabilización climática global durante el Devónico Medio. Estas condiciones favorecieron el desarrollo de comunidades diversas de braquiópodos con distintos hábitos de vida, influyendo también en la representatividad de esclerobiontes y la competencia con otros organismos suspensívoros.

### 5.1 Consideraciones Taxonómicas

Los nuevos registros taxonómicos de los braquiópodos en la Formación Floresta constituyen una valiosa contribución que complementa y actualiza los trabajos previos de Caster (1939), Morales (1965) y Morzadec *et al.* (2015). Estos hallazgos no solo subrayan la relevancia paleontológica de la Formación Floresta, también el papel de la Asociación Museo de la Vida como un centro clave para la conservación y el estudio del registro fósil en Colombia. De igual forma, las nuevas especies registradas ratifican las conclusiones de Caster (1939) sobre la afinidad boreal de la fauna, la abundancia de elementos euroasiáticos y su correspondencia al Eifeliense.

La alta riqueza taxonómica de los braquiópodos en la Formación Floresta está asociada con ambientes marinos someros de baja energía, caracterizados por la estabilidad hidrodinámica y fondos lodosos influenciados por corrientes marinas suaves. Lo que garantizó un flujo constante de agua, esencial para los hábitos suspensívoros de los braquiópodos. Esta combinación de factores favoreció la coexistencia de múltiples grupos taxonómicos con distintos hábitos de vida, sugiriendo que la composición de la comunidad no tuvo una limitación ambiental fuerte.

La escasa ocurrencia de taxones comunes y abundantes durante el Devónico, como los órdenes Tropicidoleptida y Orthida, así como la ausencia de los representantes de Rhynchonellida, Cranida y Spiriferidina descritos por Caster (1939) y Morales (1965) son atribuidas a sesgos derivados de los esfuerzos de muestreo. En contraste, la abundancia de spiriféridos, strophoménidos y orthotétidos en la Colección Paleontológica de la Asociación Museo de la Vida concuerda con lo reportado por Morales (1965), quien destacó la abundancia de los géneros *Acrospirifer*, *Leptaena*, *Leptostrophia* y *Schellwienella* en la Formación Floresta.

## 5.2 Consideraciones Paleoecológicas

La composición de los braquiópodos de la Formación Floresta indica comunidades marinas dominadas por brachiozoos, lo que Struve (1963) definió como “brachiopodeta” o praderas de braquiópodos. Los “brachiopodeta” correspondían a ambientes cálidos, lodosos, someros (entre 45-60 m) y con oxigenación buena o moderada, ubicados en mares epicontinentales abiertos (Struve, 1963; Racki *et al.*, 1993; Woźniak *et al.*, 2022).

Las diferencias observadas en los hábitos de vida de los braquiópodos de la Formación Floresta sugieren distintas estrategias que podrían estar relacionadas con la forma de acceso a recursos alimenticios o la estabilización sobre el fondo marino. La dominancia de formas ambitópicas sobre pedunculadas indica comunidades ubicadas principalmente en sustratos no consolidados con influencia de corrientes hídricas débiles, lo que se relaciona con un

paleoambiente marino epicontinental, lodoso, cálido, bien oxigenado, con salinidad normal (30% a 40%), poca energía hidrodinámica y turbidez moderada (Ager, 1967; Doyle, 1996; Williams *et al.*, 1997; Christensen, 1999; Frey *et al.*, 2014; Feldman, 2015; Stanley, 2020; Dievert *et al.*, 2021).

La comunidad bentónica de la Formación Floresta posee una estructura trófica conformada por suspensívoros de nivel alto, como briozoos, crinoideos y corales; suspensívoros de nivel bajo, como bivalvos y braquiópodos; y detritívoros epifaunales, como gasterópodos. Esta organización trófica indica una comunidad estable y altamente competitiva, evidenciada por sus taxones con numerosas adaptaciones a microhábitats particulares que les permitían explotar un mismo recurso (Turpaeva, 1957; Walker, 1972; Christensen, 1999; Stanley, 2008; Harper y Peck, 2024).

Sumado a esto, la competencia por alimento con otros organismos suspensívoros pudo promover la dominancia de braquiópodos de tamaño medio y grande en la Formación Floresta. Vermeij (2016) y Angiolini *et al.* (2019) confirmaron que la competencia es un factor más relevante que la depredación en la ocurrencia de especies grandes. Por lo cual, los depredadores epifaunales registrados en la Formación Floresta por Morales (1965) y Janvier y Villarroel (2000) no parecen haber influenciado esta composición particular.

En ese sentido, las dimensiones alcanzadas por las formas semi-infaunales en la Formación Floresta no pueden atribuirse a la presión predatoria. Adicionalmente, autores como Clack (2007), Glasspool y Scoott (2010), Qiao y Shen (2015), Sperling *et al.* (2015), Krause *et al.* (2018), Sperling y Stockey (2018) y Qie *et al.* (2019) vinculan la ocurrencia de braquiópodos y artrópodos de gran tamaño durante el Devónico con concentraciones elevadas de oxígeno en el medio. Este escenario resalta la importancia de realizar análisis de isótopos de oxígeno en la Formación Floresta para evaluar si este factor influyó en las dimensiones corporales de los braquiópodos.

Los braquiópodos de la Formación Floresta son similares a los de la comunidad *Atrypa-Coelospira-Nucleospira* de Hudson Valley (EE. UU.), descrita por Feldman (2015). Lo que se ve

respaldado por la ocurrencia de los morfotipos característicos de dicha comunidad, representados en la Formación Floresta por las especies *S. goldringae*, *A. spiriferoides*, *A. olssoni* y *A. harrisi*, así como su composición taxonómica, los múltiples hábitos de vida y la dominancia de formas ambitópicas. La comunidad *Atrypa-Coelospira-Nucleospira* es indicativa de paleoambientes neríticos tranquilos, cálidos y lodosos (Copper, 1966; Johnson, 1974; Feldman, 2015).

Los esclerobiontes incrustados en las valvas de los braquiópodos indican tasas de sedimentación moderadas que permitieron la exposición prolongada de los hospederos en la interfaz agua-sedimento, posibilitando la colonización y crecimiento de los epibiontes. Sin embargo, la baja ocurrencia de epibiontes y su distribución aparentemente homogénea sugieren que la fauna incrustante era uniforme en el paleoambiente.

El gremio de esclerobiontes de la Formación Floresta se asemeja al conjunto de esclerobiontes de baja diversidad del Devónico Medio de Alberta (Canadá) y Nueva York (EE. UU.), los cuales se desarrollaron en regímenes de aguas someras, eufóticas, eutróficas, turbias y con altas tasas de sedimentación (Brett *et al.*, 2012; Barclay *et al.*, 2013; Zatoñ *et al.*, 2022). A diferencia de estos, la ocurrencia de corales incrustados en los braquiópodos de la Asociación Museo de la Vida, así como su abundancia dentro de la Formación Floresta (Morales, 1965), respaldan las evidencias de turbidez y sedimentación moderadas. Lo que es consistente con los análisis de paleocomunidades coralinas por Baird y Brett (1983). Por otro lado, otros ecosistemas devónicos, como el Grupo Hamilton en EE. UU. y la cuenca de Mader en Marruecos presentan comunidades de esclerobiontes más diversas y una mayor disponibilidad de microhábitats (Bordeaux y Brett, 1990; Zatoñ *et al.*, 2022). Esto sugiere que las condiciones en la Formación Floresta, aunque propicias para algunos epibiontes, no favorecieron su diversificación, en comparación con otros entornos contemporáneos.

Si bien se reconoce la existencia de un sesgo implícito en el muestreo debido a las diferencias en la representatividad de muestras dentro de las localidades de la Formación Floresta, es posible identificar ciertas variaciones locales en la paleoecología de las comunidades de braquiópodos. La ocurrencia de esclerobiontes en especímenes de la Quebrada Las Pilas y Monticelo podrían reflejar ambientes más estables hidrodinámicamente y una menor turbidez, en contraste con las muestras procedentes de Tocavita y Potreritos.

Del mismo modo, la distribución de los hábitos de vida entre localidades sugiere variaciones microambientales dentro de la Formación Floresta. En Monticelo ocurren formas plenipedunculadas que indican sustratos más estables, mientras que en Tocavita se registran más formas ambitópicas, sugiriendo ambientes con fondos más blandos e inestables. Estas diferencias podrían reflejar gradientes locales en la consolidación del sustrato, influyendo en la distribución de los braquiópodos. Estas observaciones, aunque cualitativas, permiten proponer que la Formación Floresta albergó diferentes condiciones locales que influyeron en la estructura de las comunidades bentónicas.

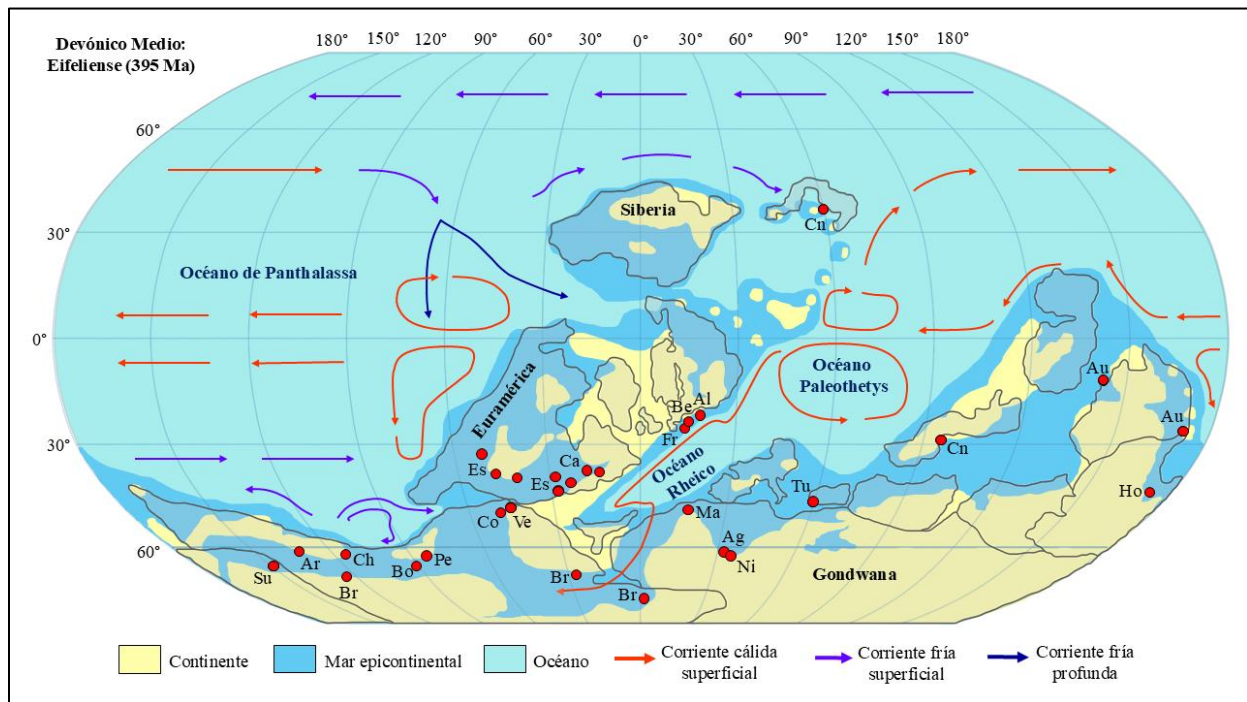
Finalmente, las perforaciones por durofagia observadas en los braquiópodos se asocian con los gasterópodos platycerátidos parásitos de la especie *Platyceras nodosum* reportados por Morales (1965) en la Formación Floresta, quienes serían los responsables de dichas marcas. Las cuales son consistentes con las perforaciones producidas por gasterópodos descritas por Ausich y Gurrola (1979), Baumiller (1996), Hoffmeister *et al.*, (2003) y Gómez-Espinosa *et al.* (2015). La baja intensidad de perforación se atribuye a la ocurrencia de taxones con mayor volumen de tejidos blandos, como los bivalvos identificados por Caster (1939) en la Formación Floresta y a la naturaleza facultativa de los gasterópodos parásitos (Hoffmeister *et al.*, 2003).

### 5.3 Consideraciones Paleogeográficas

Las distribuciones geográficas durante el Devónico Medio de los braquiópodos identificados son predominantes en el hemisferio sur (Figura 6). Estos metazoos abarcaron un amplio rango paleolatitudinal entre las zonas subtropicales y templadas, indicando que la fauna se desarrolló en un entorno de aguas relativamente cálidas. Lo que respalda su afinidad con otros entornos contemporáneos con condiciones geográficas y ambientales similares, como la Formación Onondaga, en EE. UU. (Feldman, 2015), la Cuenca de Namur-Dinant, en Europa (Jamart y Denayer, 2020) y la Cuenca de Tamesna, en Argelia y Níger (Mergl y Massa, 2004).

#### Figura 6

*Reconstrucción paleogeográfica del Eifeliense y distribución de las especies de braquiópodos de la Formación Floresta*



*Nota.* Mapa base adaptado de Scotese (2014: Map69 395MaCsPolSL40720Dv2). Corrientes oceánicas adaptadas de Hüneke (2006), Askew y Wellman (2019) y Suttner *et al.* (2021).

Las identificaciones confirman que la dispersión de la fauna desde el Reino del Viejo Mundo ocurrió en sentido este-oeste de Euramérica, extendiéndose hacia las plataformas continentales del oeste de Gondwana y Euramérica desde el Devónico Inferior hasta el Devónico Medio. Este proceso estuvo influenciado por las corrientes cálidas superficiales del Océano Rheico reportadas por Hüneke (2006), Scotese (2008, 2016), Askew y Wellman (2020) y Suttner *et al.* (2021) (Figura 6). Lo que es consistente con las reconstrucciones paleogeográficas realizadas a través de análisis de plancton, polen y corales por Copper y Scotese (2003), Askew y Wellman (2020) y Jamart y Denayer (2020). Estas corrientes también facilitaron el asentamiento de la biota típica del Viejo Mundo en el suroeste de Euramérica. Como resultado, se configuró parte de la composición de braquiópodos de la Formación Floresta, contribuyendo a la homogeneización de la fauna a ambos lados del continente y derivando en la ocurrencia de géneros ampliamente distribuidos como *Athyris*, *Atrypa*, *Leptaena*, *Paraspirifer* y *Tropidoleptus*. Sin embargo, la dispersión de fauna del Viejo Mundo hacia el Este de las Américas durante el Devónico Medio-Superior fue restringida por eventos orogénicos que unieron el sureste de Euramérica con Gondwana en el Givetense tardío, cerrando la vía marítima entre Europa-noreste de África-Suramérica (Copper y Scotese, 2003; Scotese, 2008, 2014, 2016, 2021; Benedetto, 2018; Qie *et al.*, 2019; Askew y Wellman, 2020; Jamart y Denayer, 2020).

Por otra parte, la composición taxonómica y distribución estratigráfica de los braquiópodos de la Formación Floresta (Figura 5) indican que el Reino del Este de las Américas es su principal centro de origen. La afinidad con esta región paleobiogeográfica se evidencia por la ocurrencia de géneros endémicos como *Acrospirifer*, *Costispirifer* y *Megakozłowskiella*. Lo que refuerza su equivalencia con las localidades de Hamilton, Onondaga y Jeffersonville en Norteamérica, tal como lo señalaron Caster (1939), McNair (1940), Morales (1965), Barrett (1985), Barrett y Isaacson (1988), Dowding y Ebach (2018) y Moreno-Sánchez *et al.* (2020).

La colonización de la Formación Floresta desde el Reino del Este de las Américas se vio favorecida por la dispersión de los braquiópodos de la provincia Appohimchi hacia el sur durante el Devónico Inferior tardío-Devónico Medio. Este proceso estuvo impulsado por la expansión de los mares epicontinentales y la consecuente depositación de la Formación Floresta en el Emsiense, asociada a una transgresión marina documentada por Benedetto (2018), Moreno-Sánchez *et al.* (2020), Penn-Clarke y Harper (2021), Scotese (2021) y Suttner *et al.* (2021). En contraste, la ocurrencia limitada de braquiópodos en las provincias de Nevada y Appohimchi en el Devónico Superior concuerda con la extinción del Famenniense, atribuida a eventos glaciales, eutróficos y anóxicos, como se describe en los estudios de Baliński (2002), Clack (2007), Qie *et al.* (2019), Becker *et al.* (2020) y Kabanov y Jiang (2020).

En la Formación Floresta, la fauna típica del Devónico Inferior del Reino Malvinocáfrico es menos frecuente. No obstante, conforma una parte fundamental en las comunidades de braquiópodos de la localidad, donde está representada por *Australospirifer*, *Scaphiocoelia*, y *Schellwienella*. La dispersión de estos géneros hacia zonas más boreales se atribuye a la reducción de la temperatura oceánica, lo que impulsó su migración hacia el norte en busca de aguas más cálidas, facilitando su asentamiento en la Formación Floresta. Las evidencias del enfriamiento del océano en el polo sur durante el Devónico Inferior, así como los cambios tectónicos y batimétricos que reconfiguraron la biogeografía de la fauna, han sido descritas por Boucot *et al.* (2001), Isaacson (2007), Elrick *et al.* (2009), Benedetto (2018), Dowding y Ebach (2018), Brugger *et al.* (2019), Jamart y Denayer (2020), Penn-Clarke y Harper, (2021) y Cisterna y Sterren, (2022). Estos eventos fueron precedidos por una estabilización climática durante el Emsiense-Eifeliense con temperaturas medias anuales de ~20 °C, propiciando la diversificación y dispersión de la biota marina (Brugger *et al.*, 2019; Elrick *et al.*, 2009; Suttner *et al.*, 2021).

## 6. Conclusiones

La Formación Floresta cuenta con una fauna diversa, compuesta por al menos 55 especies de braquiópodos que conformaban comunidades representadas principalmente por spiriféridos, strophoménidos y orthotétidos, mientras que los lingúlidos, órthidos y tropidoléptidos son poco comunes. La notable diversidad taxonómica y la ocurrencia de diferentes hábitos de vida, en los que destacan las formas ambitópicas y epifaunales, indican la existencia de un mar epicontinental con un fondo lodoso e inconsolidado influenciado por corrientes marinas débiles.

Las interacciones ecológicas entre braquiópodos y otros *phyla* revelan un “brachiopodetum” ubicado en un paleoambiente con presión predatoria ocasional o facultativa y altamente competitivo entre metazoos suspensívoros, propiciando la ocurrencia de braquiópodos de gran tamaño. Mientras que, la baja frecuencia y composición uniforme de esclerobiontes sugiere un entorno nerítico somero con tasas de sedimentación moderadas.

La composición de las comunidades de braquiópodos indica que la Formación Floresta se depositó en un área geográficamente privilegiada, cuya ubicación paleolatitudinal favoreció el asentamiento de fauna de los tres reinos paleobiogeográficos del Eifeliense. La colonización por la fauna del Viejo Mundo ocurrió mediante las corrientes cálidas del océano Rheico en sentido este-oeste durante el Devónico Inferior-Devónico Medio, siendo restringida en el Givetiense tardío por la convergencia de Euramérica con Gondwana. Por otro lado, la dispersión de braquiópodos desde el Reino del Este de las Américas estuvo influenciada por la transgresión marina que marcó el inicio de la depositación de la Formación Floresta en el Devónico Inferior tardío.

La ocurrencia de especies comunes del Devónico Inferior del Reino Malvinocáfrico se ve soportada por las evidencias de enfriamientos polares que impulsaron la migración de fauna hacia latitudes más bajas, favoreciendo su establecimiento en las aguas cálidas de la Formación Floresta.

### **Recomendaciones**

Considerando el alcance de este estudio, se sugieren las siguientes recomendaciones para mejorar y complementar futuras investigaciones sobre los braquiópodos de la Formación Floresta:

Para fortalecer el análisis de los braquiópodos de la Formación Floresta, se recomienda ampliar el esfuerzo de muestreo e integrar datos estratigráficos de las localidades fosilíferas. Esto reduciría sesgos derivados de muestreos selectivos o insuficientes y permitiría establecer correlaciones estratigráficas con otras localidades a nivel global. Así mismo, la incorporación de estudios tafonómicos y litológicos detallados de las muestras proporcionaría información clave sobre la energía hidráulica, salinidad, bioturbación, tasas de sedimentación, posiciones de vida y mineralogía del sustrato, lo que permitiría reconstrucciones paleoambientales más precisas.

El análisis de isótopos estables de oxígeno ayudaría a evaluar fluctuaciones en la concentración de oxígeno ambiental y su posible impacto en el desarrollo de la fauna. Además, la aplicación de métodos cuantitativos, como análisis de redes ecológicas y estadística multivariada, permitiría una evaluación más profunda de las interacciones entre los braquiópodos, sus esclerobiontes y sus depredadores. Estas aproximaciones contribuirían a una interpretación más integral de la estructura paleoecológica y paleobiogeográfica de las comunidades devónicas de la Formación Floresta.

**Referencias bibliográficas**

- Ager, D. V. (1967). Brachiopod Palaeoecology. *Earth-Science Reviews*, 3, 157-179.
- Amorocho-Parra, R., Rodríguez-Patiño, C. C., Ríos-Reyes, C. A., Ramírez-Arias, J. C., y Castellanos-Alarcón, Ó. M. (2024). Tectono-stratigraphic and sedimentological analysis of the Early to Middle Devonian Floresta Formation: Insights from the Floresta Massif, Northern Andes, Colombia. *Andean Geology*, 51(1), 169-193.
- Angiolini, L., Racheboeuf, P. R., Villarroel, C. A., y Concha, A. E. (2003). Stratigraphy and Brachiopod fauna of the Carboniferous El Imán Formation, Colombia. *Spanish Journal of Palaeontology*, 18(2), 151–158. <https://doi.org/10.7203/sjp.18.2.21641>
- Askew, A. J., y Wellman, C. H. (2020). Reconstructing the terrestrial flora and marine plankton of the Middle Devonian of Spain: implications for biotic interchange and palaeogeography. *Journal of the Geological Society*, 177(2), 315-324.
- Ausich, W. I., & Gurrola, R. A. (1979). Two boring organisms in a Lower Mississippian community of southern Indiana. *Journal of Paleontology*, 335-344.
- Baird, G. C., & Brett, C. E. (1983). Regional variation and paleontology of two coral beds in the Middle Devonian Hamilton Group of western New York. *Journal of Paleontology*, 417-446.
- Baliński, A. (2002). Frasnian-Famennian brachiopod extinction and recovery in southern Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47(2), 289-305.
- Barclay, K. M., Schneider, C. L., & Leighton, L. R. (2013). Palaeoecology of Devonian sclerobionts and their brachiopod hosts from the Western Canadian Sedimentary Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 383, 79-91.
- Barrett, S. F. (1983). Paleogeographic implications of Devonian faunal distributions in the Circum-Caribbean area. En *Proceedings Caribbean Geological Conference*, 10. Cartagena.

- Barrett, S. F. (1985). Early Devonian continental positions and climate: A framework for paleophytogeography. En B. Tiffney (Ed.), *Geological Factors and the Evolution of Plants*. Yale University Press, p. 93–127. New Haven, USA.
- Barrett, S. F. (1988). The Devonian System in Colombia. En N. J. McMillan, A. F. Embry, y D. J. Glass (Eds.), *Devonian of the World, Second International Symposium on the Devonian System Calgary*. Canadian Society of Petroleum Geologists 14: 705-717.
- Barrett, S. F., y Isaacson, P. E. (1988). Devonian paleogeography of South America. En N. J. McMillan, A. F. Embry, y D. J. Glass (Eds.), *Devonian of the world. Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System* (pp. 655–667). Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 14.
- Baumiller, T. K. (1996). Boreholes in the Middle Devonian blastoid *Heteroschisma* and their implications for gastropod drilling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123(1-4), 343-351.
- Becker, R. T., Marshall, J. E. A., Da Silva, A. C., Agterberg, F. P., Gradstein, F. M., y Ogg, J. G. (2020). The Devonian period. In *Geologic time scale 2020* (pp. 733-810). Elsevier.
- Benedetto, J. L. (2018). Los Sistemas Silúrico y Devónico. En *El continente de Gondwana a través del tiempo: una introducción a la Geología Histórica* (3ª ed., pp. 207–257). Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina.
- Benton, M. J., y Harper, D. A. (2009). Spiralian 1: lophophorates. En *Introduction to Paleobiology and the Fossil Record* (1ª ed., pp. 297–325). John Wiley & Sons.
- Bordeaux, Y. L., & Brett, C. E. (1990). Substrate specific associations of epibionts on Middle Devonian brachiopods: implications for paleoecology. *Historical Biology*, 4(3-4), 203-220.

- Boucot, A. J., Rowell, A. J., Racheboeuf, P. R., Pereira, E., Gonçalves de Melo, J. H., & de Siquiera, L. P. (2001). Position of the Malvinokaffric Realm's northern boundary (Early Devonian) based on newly discovered brachiopods from the Parecis Basin (Brazil). *Journal of the Czech Geological Society*, 46(3-4), 109-120.
- Brett, C. E., Smrecek, T., Hubbard, K. P., & Walker, S. (2012). Marine sclerobiofacies: encrusting and endolithic communities on shells through time and space. En J. A. Talent (ed.), *Earth and Life: Global Biodiversity, Extinction Intervals and Biogeographic Perturbations Through Time*, 129-157. Springer-Science+Business Media, B. V.
- Brugger, J., Hofmann, M., Petri, S., & Feulner, G. (2019). On the sensitivity of the Devonian climate to continental configuration, vegetation cover, orbital configuration, CO<sub>2</sub> concentration, and insolation. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 34(8), 1375-1398.
- Burrow, C. J., Janvier, P., y Villarroel, C. (2003). Late Devonian acanthodians from Colombia. *Journal of South American Earth Sciences*, 16, 155–161.
- Bustos, J., Martínez-Matiz, D., Mora, L., Rengifo-Cajias, L., y Gómez-Pérez, M. (2021). *Informe de caracterización y valoración de la colección geológica del Museo de la Vida, Floresta (Boyacá)*. Servicio Geológico Colombiano.
- Camacho, H. H., Damborenea, S. E., y del Río, J. C. (2008). Gastropoda. En H. H. Camacho y M. I. Longobucco (Eds.), *Los Invertebrados Fósiles* (1ª Ed., Vol. 1, pp. 323–376). Vázquez Mazzinni Editores.
- Carlson, S. J. (2016). The Evolution of Brachiopoda. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 44, 409–438.
- Caster K. E. (1939). A Devonian fauna from Colombia, *Bulletins of American Paleontology*. 24(83), 1-218.

- Christensen, A. M. (1999). Brachiopod Paleontology and Paleocology of the Lower Mississippian Lodgepole Limestone in Southeastern Idaho. En S. S. Hughes & G. D. Thackray (Eds.), *Guidebook to the Geology of Eastern Idaho* (pp. 57-67). Pocatello, Idaho Museum of Natural History.
- Cisterna, G. A., y Sterren, A. F. (2022). Brachiopod zonation in the late Paleozoic sequences of Argentina and its correlation with other South American basins. *Journal of South American Earth Sciences*, 117.
- Clack, J. A. (2007). Devonian climate change, breathing, and the origin of the tetrapod stem group. *Integrative and Comparative Biology*, 47(4), 510–523.
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., y Fan, J. X. (2013). International Chronostratigraphic Chart. *The ICS International Chronostratigraphic Chart*, 36, 199–204.
- Copper, P. (1966). Ecological distribution of Devonian atrypid brachiopods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2, 245-266.
- Copper, P., & Scotese, C. R. (2003). Megareefs in Middle Devonian supergreenhouse climates. En M. A. Chan, & A. W Archer (eds.), *Extreme depositional environments: Mega end members in geologic time: Vol. 370* (pp. 209–230). Geological Society of America.
- Dievert, R. V., Gingras, M. K., & Leighton, L. R. (2021). The functional performance of productidine brachiopods in relation to environmental variables. *Lethaia*, 54, 806-822.
- Dowding, E. M., y Ebach, M. C. (2018). An interim global bioregionalisation of Devonian areas. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 98, 527-547.
- Doyle, P. (1996). Brachiopods. En *Understanding Fossils: An Introduction to Invertebrate Paleontology* (pp. 182–199). John Wiley and Sons Ltd.
- Elrick, M., Berkyová, S., Klapper, G., Sharp, Z., Joachimski, M., & Frýda, J. (2009). Stratigraphic and oxygen isotope evidence for My-scale glaciation driving eustasy in the Early–Middle

- Devonian greenhouse world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 276(1-4), 170-181.
- Feldman, H. R. (2015). *Paleontology and Geology of the Martinsburg, Shawangunk, Onondaga and Hornerstown Formations (Northeastern United States) with some field guides*. Touro College Press.
- Frey, L., Naglik, C., Hofmann, R., Schemm-Gregory, M., Frýda, J., Kröger, B., Taylor, P. D., Wilson, M.A. & Klug, C. (2014). Diversity and palaeoecology of Early Devonian invertebrate associations in the Tafilalt (Anti-Atlas, Morocco). *Bulletin of Geoscience* 89(1), 75–112.
- Giraud López, M. J. (2014). *El mar en la localidad tipo del Devónico Medio de Floresta, Boyacá-Colombia* (Tesis de Especialización). Institución Universitaria, Bogotá.
- Glasspool, I. J., & Scott, A. C. (2010). Phanerozoic concentrations of atmospheric oxygen reconstructed from sedimentary charcoal. *Nature Geoscience*, 3(9), 627-630.
- Gómez-Espinosa, C., Gío-Argáez, R., & de la Vega, M. C. (2015). Estado del conocimiento de la durofagia en el registro fósil: interacción depredador-presa en moluscos marinos (Clases Gastropoda y Bivalvia). *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 18(1), 61-70.
- Grupo Interdisciplinario de Investigaciones Arqueológicas e Históricas. (2012). *Inventario, georreferenciación y valoración del Patrimonio Arqueológico del municipio de Floresta, Provincia de Tundama, Boyacá*. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
- Halamski, A. T., Baliński, A., y Koppka, J. (2022). Middle Devonian Brachiopods from Northern Maider (Eastern Anti-Atlas, Morocco). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 92, 1–86.

- Harper, D. A. T., Popov, L. E., y Holmer, L. E. (2017). Brachiopods: origin and early history. *Palaeontology*, 60(5), 609–631.
- Harper, E. M., & Peck, L. S. (2024). The demise of large tropical brachiopods and the Mesozoic marine revolution. *Royal Society Open Science*, 11(3), 231630.
- Harrington, H. J., y Kay, M. (1951). Cambrian and Ordovician Faunas of Eastern Colombia. *Journal of Paleontology*, 25(5), 655–668.
- Hoffmeister, A. P., Kowalewski, M., Bambach, R. K., & Baumiller, T. K. (2003). Intense drilling in the Carboniferous brachiopod *Cardiarina cordata* Cooper, 1956. *Lethaia*, 36(2), 107–117.
- Hüneke, H. (2006). Erosion and deposition from bottom currents during the Givetian and Frasnian: Response to intensified oceanic circulation between Gondwana and Laurussia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 234, 146–167.
- Isaacson, P. E. (2007). Mid-Paleozoic Biogeography of the Central Andes: Endemic Faunas, Immigrants, and Palaeogeography. En E. Díaz-Martínez e I. Rábano (Eds.), *4<sup>th</sup> European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America* (pp. 213–218). Cuadernos del Museo Geominero, nº 8. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Jain, S. (2017). Brachiopods. En *Fundamentals of Invertebrate Palaeontology: Macrofossils* (pp. 229–277). Springer India.
- Jamart, V. & Denayer, J. (2020). The Kačák event (late Eifelian, Middle Devonian) on the Belgian shelf and its effects on rugose coral palaeobiodiversity. *Bulletin of Geosciences* 95(3), 279–311.
- Janvier, P., y Villarroel, C. (2000). Devonian Vertebrates from Colombia. *Paleontology*, 43(4), 729–763.

- Johnson, J. G. (1974). Early Devonian brachiopod biofacies of western and arctic North America. *Journal of Paleontology*, 48(4), 809-819.
- Kabanov, P., & Jiang, C. (2020). Photic-zone euxinia and anoxic events in a Middle-Late Devonian shelfal sea of Panthalassan continental margin, NW Canada: changing paradigm of devonian ocean and sea level fluctuations. *Global and planetary change*, 188, 103153.
- Klug, C., Kröger, B., Kiessling, W., Mullins, G. L., Servais, T., Frýda, J., Korn, D., & Turner, S. (2010). The Devonian nekton revolution. *Lethaia*, 43(4), 465-477.
- Krause, A. J., Mills, B. J., Zhang, S., Planavsky, N. J., Lenton, T. M., & Poulton, S. W. (2018). Stepwise oxygenation of the Paleozoic atmosphere. *Nature Communications*, 9(1), 4081.
- Manceñido, M. O., y Damborenea, S. E. (2008). Brachiopoda. En H. H. Camacho y M. I. Longobucco (Eds.), *Los Invertebrados Fósiles* (1ª Ed., Vol. 1, pp. 243–292). Vázquez Mazzinni Editores.
- McGhee, G. R. (2005). Palaeozoic/Devonian. En R. C. Selley, L. R. M. Cocks, y I. R. Plimer (Eds.), *Encyclopedia of Geology* (1<sup>st</sup> edition, pp. 194–200). Elsevier academic press.
- McNair, A. H. (1940). Devonian Bryozoa from Colombia. *Bulletins of American Paleontology*, 25(93), 1–34.
- Mergl, M., y Massa, D. (2004). Devonian brachiopods of the Tamesna Basin (Central Sahara; Argelia and north Niger). Part 1. *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B, Natural History*, 60(3/4), 61-112.
- Mojica, J., y Villarroel, C. (1984). Contribución al conocimiento de las unidades Paleozoicas del área de Floresta (cordillera oriental colombiana; departamento de Boyacá) y en especial al de la Formación Cuche. *Geología Colombiana*, 13, 55–80.
- Morales, P. A. (1965). A contribution to the knowledge of the Devonian faunas of Colombia. *Boletín de Geología*, 19, 51–111.

- Moreno-Sánchez, M., de Jesús Gómez, A., y Castillo González, H. (2008). Ocurrencias de fósiles paleozoicos al este de la parte norte de la cordillera central y discusión sobre su significado geológico. *Boletín de Ciencias de La Tierra*, 22, 39–47.
- Moreno-Sánchez, M., Gómez-Cruz, A., y Buitrago-Hincapié, J. (2020). Paleozoic of colombian Andes: New paleontological data and regional stratigraphic review. En J. Gómez y D. Mateus-Zabala (Eds.), *The Geology of Colombia, Proterozoic - Paleozoic* (Vol. 1, pp. 167-203). Servicio Geológico colombiano, Publicaciones Geológicas Especiales 35.
- Morzadec, P., Mergl, M., Villarroel, C., Janvier, P., y Racheboeuf, P. R. (2015). Trilobites and inarticulate Brachiopods from the Devonian Floresta formation of Colombia: A review. *Bulletin of Geosciences*, 90(2), 331–358.
- Olive, S., Pradel, A., Martínez-Pérez, C., Janvier, P., Lamsdell, J. C., Gueriau, P., Rabet, N., Duranleau-Gagnon, P., Cárdenas-Rozo, A. L., Zapata Ramírez, P. A., y Botella, H. (2019). New insights into Late Devonian vertebrates and associated fauna from the Cuche Formation (Floresta Massif, Colombia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(3).
- Pastor Chacón, A. F. (2020). Sedimentología y caracterización como roca generadora de hidrocarburos de la Formación Floresta, Macizo de Floresta, Colombia (Tesis de Maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Pastor-Chacón, A. F., Reyes-Abril, J., Cáceres-Guevara, C., Sarmiento, G., y Cramer, T. (2013). Análisis estratigráfico de la sucesión del Devónico-Pérmico al oriente de Manaure y San José de Oriente (Serranía del Perijá, Colombia). *Geología Colombiana*, 38, 5-24.
- Penn-Clarke, C. R., y Harper, D. A. T. (2021). Early-Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitudes: A case study from southwestern Gondwana. *Bulletin of the Geological Society of America*, 133(3–4), 819–836.

- Plusquellec, Y. (2019). Unusual upper emsian tabulata and rugosa from the floresta formation of columbia. *Bulletin of Geosciences*, *94*(4), 441–454.
- Qiao, L., y Shen, S. Z. (2015). A global review of the Late Mississippian (Carboniferous) *Gigantoproductus* (Brachiopoda) faunas and their paleogeographical, paleoecological, and paleoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *420*, 128–137.
- Qiao, L., Qie, W. K., Mao, Y. Y., Song, J. J., Lu, J. F., Mu, L., Liang, K., & Li, Y. (2021). New observations on Devonian in the Baoshan Block of western Yunnan, China. *Geological Journal*, *56*(12), 5938-5950.
- Qie, W., Algeo, T. J., Luo, G., & Herrmann, A. (2019). Global events of the late Paleozoic (early Devonian to Middle Permian): a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *531*, 109259.
- Racki, G., Makowski, I., Miklas, J. & Gawlik, S. (1993). Brachiopod biofacies in the Frasnian reef-complexes: an example from the Holy Cross Mts, Poland. *Prace Naukowe Uniwersytetu Śląskiego, 1331, Geologia, 12–13*, 64–109.
- Rojas, A., y Sandy, M. R. (2019). Early Cretaceous (Valanginian) brachiopods from the Rosablanca Formation, Colombia, South America: Biostratigraphic significance and paleogeographic implications. *Cretaceous Research*, *96*, 184–195.
- Schemm-Gregory, M., y Henriques, M. H. (2013a). Catalogue of the Krantz Brachiopod Collection at the Science Museum of the University of Coimbra (Portugal). *Zootaxa*, *3677*(1), 1–173.
- Schemm-Gregory, M., y Henriques, M. H. (2013b). The Devonian Brachiopod Collections of Portugal - a Palaeontological Heritage. *Geoheritage*, *5*, 107–122.

- Schemm-Gregory, M., Rojas-Briceño, A., Patarroyo, P., y Jaramillo, C. (2012). First report of *Hadrosia* Cooper, 1983 in South America and its biostratigraphical and palaeobiogeographical implications. *Cretaceous Research*, 34, 257–267.
- Scotese, C. (2008). *The PALEOMAP Project PaleoAtlas for ArcGIS, v.1, Volume 4, Late Paleozoic Paleogeographic, Paleoclimatic, and Plate Tectonic Reconstructions*. PALEOMAP Project, Arlington, TX.
- Scotese, C. R. (2014). *Atlas of Devonian Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, Volume 4, The Late Paleozoic, Maps 65-72 (Mollweide Projection)*. Evanston, IL PALEOMAP Project.
- Scotese, C. (2016). Tutorial: *PALEOMAP PaleoAtlas for GPlates and the PaleoData Plotter Program*. Tutor, PALEOMAP Project. <https://www.earthbyte.org/paleomap-paleoatlas-for-gplates/>
- Scotese, C. R. (2021). An atlas of Phanerozoic paleogeographic maps: the seas come in and the seas go out. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 49(1), 679-728.
- Sperling, E. A., & Stockey, R. G. (2018). The temporal and environmental context of early animal evolution: Considering all the ingredients of an “explosion”. *Integrative and Comparative Biology*, 58(4), 605-622.
- Sperling, E. A., Wolock, C. J., Morgan, A. S., Gill, B. C., Kunzmann, M., Halverson, G. P., Macdonald, F. A., Knoll, A. H. & Johnston, D. T. (2015). Statistical analysis of iron geochemical data suggests limited late Proterozoic oxygenation. *Nature*, 523(7561), 451-454.
- Stanley, S. M. (2008). Predation defeats competition on the seafloor. *Paleobiology*, 34(1), 1-21.
- Stanley, S. M. (2020). Evidence that more than a third of Paleozoic articulate brachiopod genera (Strophomenata) lived infaunally. *Paleobiology*, 46(3), 405-433.

- Struve, W. (1963). Das Korallen-Meer der Eifel vor 300 Millionen Jahren—Funde, Deutungen, Probleme. *Natur und Museum*, 93, 237-276.
- Suttner, T. J., Kido, E., Joachimski, M. M., Vodrážková, S., Pondrelli, M., Corradini, C., Corrigan, M. G., Simonetto, L. & Kubajko, M. (2021). Paleotemperature record of the middle Devonian Kačák Episode. *Scientific Reports*, 11(1), 16559.
- Turpaeva, E. P. (1957). Food interrelationships of dominant species in marine benthic biocoenoses. En B. N. Nikitin (ed.), *Marine Biology*, 137-148.
- Vermeij, G. J. (2016). Gigantism and its implications for the history of life. *PLoS One*, 11(1), e014609.
- Villas, E., Mayoral, E., Santos, A., Colmenar, J., & Gutiérrez-Marco, J. C. (2021). Annelid Borings on Brachiopod Shells from the Upper Ordovician of Peru. A Long-Distance Co-migration of Biotic Partners. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9, 766290.
- Walker, K. R. (1972). Trophic analysis: a method for studying the function of ancient communities. *Journal of Paleontology*, 46, 82-93.
- Whitmore, J., Cheney, M., Clarck, A., Couser, V., Goodling, M., Griffin, C., Gustafson, R., Krob, J., McKevitt, D., Menendez, A., O'Donnell, S., Shula, E., y Shula, N. (2013). En C. Anderson y C. Smith (Eds.), *Identification Guide for Common Fossils of the Cincinnati*. Cedarville University.
- Williams, A., Brunton, C. H. C., Carlson, S. J., Álvarez, F., Ansell, A. D., Baker, P. G., Bassett, M. G., Blodgett, R. B., Boucot, A. J., Carter, J. L., Cocks, L. R. M., Cohen, B. L., Copper, P., Curry, G. B., Cusack, M., Dagys, A. S., Emig, C. C., Gawthrop, A. B., Gourvennec, R., ... Wright, A. D. (1997). Part H, Brachiopoda, Revised. En P. A. Selden (Ed.), *Treatise on invertebrate paleontology: Vol. 1: Introduction* (pp. 7–502). Geological Society of America y Paleontological Institute.

Williams, A., Brunton, C. H. C., Carlson, S. J., Álvarez, F., Ansell, A. D., Baker, P. G., Bassett, M. G., Blodgett, R. B., Boucot, A. J., Carter, J. L., Cocks, L. R. M., Cohen, B. L., Copper, P., Curry, G. B., Cusack, M., Dagys, A. S., Emig, C. C., Gawthrop, A. B., Gourvennec, R., ... Wright, A. D. (2000). Part H, Brachiopoda, Revised. En P. A. Selden (Ed.), *Treatise on invertebrate paleontology: Vol. 2 y 3: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part)* (pp. 1–902). Geological Society of America y Paleontological Institute.

Williams, A., Brunton, C. H. C., Carlson, S. J., Álvarez, F., Ansell, A. D., Baker, P. G., Bassett, M. G., Blodgett, R. B., Boucot, A. J., Carter, J. L., Cocks, L. R. M., Cohen, B. L., Copper, P., Curry, G. B., Cusack, M., Dagys, A. S., Emig, C. C., Gawthrop, A. B., Gourvennec, R., ... Wright, A. D. (2002). Part H, Brachiopoda, Revised. En P. A. Selden (Ed.), *Treatise on invertebrate paleontology: Vol. 4: Rhynchonelliformea (part)* (pp. 921–1674). Geological Society of America y Paleontological Institute.

Williams, A., Brunton, C. H. C., Carlson, S. J., Álvarez, F., Ansell, A. D., Baker, P. G., Bassett, M. G., Blodgett, R. B., Boucot, A. J., Carter, J. L., Cocks, L. R. M., Cohen, B. L., Copper, P., Curry, G. B., Cusack, M., Dagys, A. S., Emig, C. C., Gawthrop, A. B., Gourvennec, R., ... Wright, A. D. (2006). Part H, Brachiopoda, Revised. En P. A. Selden (Ed.), *Treatise on invertebrate paleontology: Vol. 5: Rhynchonelliformea (part)* (pp. 1689–2307). Geological Society of America y Paleontological Institute.

Williams, A., Brunton, C. H. C., Carlson, S. J., Álvarez, F., Ansell, A. D., Baker, P. G., Bassett, M. G., Blodgett, R. B., Boucot, A. J., Carter, J. L., Cocks, L. R. M., Cohen, B. L., Copper, P., Curry, G. B., Cusack, M., Dagys, A. S., Emig, C. C., Gawthrop, A. B., Gourvennec, R., ... Wright, A. D. (2007). Part H, Brachiopoda, Revised. En P. A. Selden (Ed.), *Treatise on*

*invertebrate paleontology: Vol. 6: Supplement* (pp. 2321–3169). Geological Society of America y Paleontological Institute.

Woźniak, P., Halamski, A. T. & Racki, G. (2022). Cyclic ecological replacement of brachiopod assemblages in the top-Eifelian Dobruchna Brachiopod Shale Member (Skały Formation) of the Holy Cross Mountains (Poland). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 92, 445–463.

Zatoń, M., Nawrot, R., Jakubowicz, M., Ernst, A., Rakociński, M., Berkowski, B., & Belka, Z. (2022). Middle Devonian brachiopod-hosted sclerobiont assemblage from the northern shelf of Gondwana (Mader Basin, Morocco): Diversity, colonization patterns and relation to coeval palaeocommunities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 594, 110947.