

New Discoveries of Devonian Vertebrates from South America, and implications for Gondwana–Euramerica contact

Gavin C. Young^{a*}, John M. Moody^b, Jhonny E. Casas^c

^a Department of Geology, Australian National University, Canberra ACT 0200, Australia

^b Museo de Biología, Universidad del Zulia, Apartado 526, Maracaibo 4011, Venezuela

^c Maraven S.A., Department de Geología, Apartado 829, Caracas 1010A, Venezuela

Received 7 July 2000; accepted 7 November 2000

Communicated by Philippe Taquet

Abstract – A new fossil fish fauna from western Venezuela provides the first South American Devonian record of antiarch and phyllolepid placoderms, and sarcopterygians including lungfishes, groups widely distributed on other continents. Endemic elements in the fish fauna indicate Gondwana affinities, and the age of the phyllolepid placoderm occurrence is consistent with a model of biotic dispersal between Gondwana and Euramerica near the Frasnian–Famennian boundary. A narrow marine barrier separating northern and southern landmasses is indicated, in contrast to the wide equatorial ocean for the Late Devonian postulated from palaeomagnetic data. © 2000 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Venezuela / Frasnian–Famennian / Devonian fishes / biogeography / palaeogeography

Résumé – Nouvelles découvertes de vertébrés dévoniens en Amérique du Sud et leurs implications dans le contact entre le Gondwana et l'Euramérique. Une nouvelle ichthyofaune fossile, découverte dans l'Ouest du Venezuela, constitue la première mention, en Amérique du Sud, de certains groupes majeurs de vertébrés dévoniens : les placodermes (antiarches et phyllolepides), et les dipneustes. Des éléments endémiques appartenant aux vertébrés indiquent des affinités gondwaniennes. L'âge des phyllolepides permet d'émettre une hypothèse sur la dispersion biotique entre le Gondwana et l'Euramérique à la limite entre le Frasnien et le Famennien. La reconstitution d'une barrière marine étroite séparant les masses continentales du Nord et du Sud est préférable à celle qui préconise, pour cette même région, un large océan équatorial, ainsi que le suggèrent les données paléomagnétiques du Dévonien terminal. © 2000 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Venezuela / Frasnien–Famennien / poissons dévoniens / biogéographie / paléogéographie

Version abrégée

1. Introduction

Une nouvelle ichthyofaune, d'âge Dévonien, a été découverte dans la Sierra de Perijá, dans l'Ouest du Venezuela (figure 1A). Elle constitue la première donnée qui atteste la présence, sur le continent Sud-

Américain, de plusieurs groupes de gnathostomes de cette époque. Ont été récoltés des sarcoptérygiens (poissons à nageoires charnues), y compris des dipneustes (poissons à poumons) et des placodermes, représentés par des antiarches et des phyllolepides. L'existence de ces taxons est connue depuis longtemps sur les autres aires continentales du monde à la même époque, où les placodermes constituent le composant

* Correspondence and reprints.
E-mail address: gyoung@geology.anu.edu.au (G.C. Young).

le plus significatif de la plupart des assemblages de vertébrés fossiles du Dévonien. Des vertébrés dévoniens, connus au préalable en Amérique du Sud [13, 20], sont caractérisés par la dominance des chondrichthyens et des acanthodiens. Représentés dans la nature actuelle par les *Lepidosiren*, des formes d'eau douce, des dipneustes sont maintenant attestés en Amérique du Sud, dès le Dévonien moyen ou supérieur, par la découverte d'écailles recouvertes de cosmine et portant des lignes de résorption ou lignes de Westoll, entre autres caractéristiques des dipneustes.

Dans cette région du Venezuela ont été décrites des faunes dévoniennes d'invertébrés [23], ainsi que des plantes [4, 6], dans la formation de Campo Chico sous-jacente (*figure 1B*). Signalons encore qu'une localité proche de celle qui fait l'objet de cet article avait livré une faune de vertébrés labyrinthodontes et était datée du Mississippien [2]; elle contient au moins huit genres différents de vertébrés dévoniens. La description systématique de l'ensemble des taxons de vertébrés dévoniens sera proposée ultérieurement. Le but de cet article est de présenter les éléments dont la signification biogéographique permet de discuter des relations paléogéographiques entre l'Euramérique et le Gondwana au Paléozoïque moyen (Siluro-Dévonien). Non seulement les affinités de cette nouvelle faune de vertébrés sont significatives dans le débat actuel sur ces relations continentales, mais elles peuvent aussi apporter une information clé quant au changement global du climat, considéré comme responsable de l'extinction catastrophique à la limite entre le Frasnien et le Famennien (*figure 1B*). Les données paléomagnétiques connues permettent de reconstituer un océan de 2 000 km de large, séparant les masses continentales du nord et du sud, mais cela est contredit par l'ensemble des données biogéographiques.

2. Nouvelle faune de la Sierra de Perijá

L'élément le plus commun est *Bothriolepis*, un placoderme du groupe des antiarches; c'est aussi le taxon qui possède la répartition biogéographique la plus vaste pendant le Dévonien supérieur [37]. De fait, son apport à l'analyse biogéographique n'est pas déterminant. Les restes d'un autre antiarce rapporté à un *Asterolepidae* sont, quant à eux, plus significatifs, parce qu'ils évoquent ceux qui sont connus dans les gisements dévoniens de Victoria Land dans l'Antarctique (*figure 2D*). Cette indication d'une affinité gondwanienne est soulignée par d'autres éléments de la faune, tels que des restes d'aiguillons de *Machaeracanthus*, de chondrichthyens antarctilamnides et des restes de placoderme phyllolépide (*figure 2F*). La répartition paléogéographique des phyllolépidés est demeurée énigmatique, car leur diffusion s'est effectuée sur deux aires continentales disjointes. L'une recouvrait, à l'est du Gondwana, l'Australie et l'Antarctique, l'autre, à l'ouest, l'Euramérique. Leur répartition s'élargit au nord du Gondwana par la découverte, dans le Dévonien termi-

nal de Turquie, de *Phyllolepis* [16]. À l'opposé de celle de *Bothriolepis*, la présence de phyllolépidés n'a jamais été signalée dans les faunes siluro-dévoniennes d'Asie [30], suggérant peut-être l'existence de barrière(s) marine(s) infranchissable(s) par ces formes.

3. Signification biogéographique

Les plantes dévoniennes récoltées au Venezuela montrent, elles aussi, des affinités avec celles de l'Est du continent nord-américain [5, 6]; cependant, la faune de vertébrés inférieurs donne un signal biogéographique différent. Des formes à répartition géographique mondiale, comme *Bothriolepis*, se sont probablement dispersées par voie marine, mais les antarctilamnides, le nouvel antiarce astérolepide et le phyllolépide sont des taxons endémiques au Gondwana.

Les vertébrés du Dévonien inférieur ont une répartition biogéographique à caractère provincial fortement marqué [25, 33, 39]. Ainsi, les agnathes ostéostracés et hétérostracés sont-ils abondants dans les assemblages siluro-dévoniens des blocs continentaux d'Euramérique (l'Europe à l'ouest de l'Oural, *plus* le continent nord-américain), et sont connus en Sibérie. En revanche, ils n'ont jamais été découverts en Asie [30], dans le Dévonien d'Australie ou sur un quelconque des blocs qui forment le Gondwana. La répartition des vertébrés pendant le Dévonien supérieur contraste nettement avec celle de la période précédente; ainsi, des assemblages de faunes (incluant des dipneustes, des phyllolépidés et les premiers tétrapodes) sont partagés entre l'est de l'Australie et de l'Euramérique.

Young [33, 38, 39] a défini, pour l'ensemble australo-antarctique une province biogéographique gondwanienne, caractérisée par des taxons endémiques apparus dans les registres paléontologiques plus tôt que sur les blocs continentaux de l'hémisphère nord, mettant ainsi en évidence une probable migration des vertébrés du premier ensemble vers les seconds au Dévonien supérieur. La nouvelle faune de poissons dévoniens du Venezuela, par sa localisation critique pour tester l'hypothèse de dispersion des vertébrés gondwaniens, démontre l'existence de groupes endémiques qui indiquent aussi la persistance d'une barrière biogéographique marine, associée à un environnement de plateforme nécessaire pour expliquer le partage d'espèces de brachiopodes entre le Venezuela et l'Est du continent nord-américain [3]. Les plantes contemporaines et associées étaient homosporées, avec la capacité de coloniser de vastes aires géographiques [6], une barrière marine étroite ne limitant pas leurs capacités de dispersion, comme cela fut le cas pour les vertébrés d'eau douce.

L'existence d'un nouveau taxon de phyllolépide représente un cas particulier pour lequel l'âge des dépôts est crucial. Agassiz [1] créa le genre *Phyllolepis*, mais son origine et ses relations sont restées obscures, jusqu'à ce que des taxons endémiques du Dévonien inférieur et moyen de l'est du Gondwana aient été

décrits (*figure 2E*). Les phyllolepides d'Euramérique sont confinés au Famennien (*figure 1B*), alors qu'ils sont connus, au Givétien et au Frasnien, dans l'Est du Gondwana [40]. Les palynomorphes et les plantes indiquent un âge Givétien pour la formation de Campo Chico [5]. Un événement de dispersion proche de la limite Frasnien–Famennien entre les masses continentales des hémisphères Nord et Sud a été envisagé, afin d'expliquer le soudain remplacement dans les séries fossilifères des hétérostracés psammostéides, au Frasnien, par les placodermes phyllolepides, au Famennien. Pour ces derniers, le problème majeur que représentait leur origine géographique supposée dans la province australo-antarctique est résolu par leur découverte dans une région du Nord-Ouest du Gondwana. Young [38, p. 58] avait d'ailleurs préalablement cité « la découverte de phyllolepide pré-famennien en Amérique du Sud » comme la seule possibilité de découvrir ce taxon dans une nouvelle aire géographique, qui ne réfuterait pas une hypothèse de dispersion, au Dévonien terminal, du Gondwana vers l'Euramérique.

4. Implications paléogéographiques et paléoclimatiques

Il existe des contradictions importantes entre ces schémas biogéographiques et la collision dextre ou transpression de la Laurentia avec le Gondwana admis pour le Siluro-Dévonien [12, 20], collision suivie d'une rotation senestre du Gondwana, qui a ré-ouvert un vaste océan en position équatoriale au Dévonien terminal (*figure 3*). Ce schéma requiert un mouvement septentrional du Gondwana, qui s'opère à une vitesse de vingt centimètres par an [9, 28]. Le modèle d'un vaste océan à cette époque du Dévonien, avancé par certains paléomagnéticiens [32, « option c »], est contredit par l'éventail des données biogéographiques disponibles [36], qui montrent l'existence de barrières biogéographiques entre les masses continentales situées au nord et au sud. Ces données suggèrent l'existence, au Dévonien moyen, de mouvements convergents entre les masses continentales séparées par des milieux marins peu profonds, qui auraient disparu, tandis que des connexions terrestres se seraient établies au Dévonien supérieur.

5. Extinction Frasnien–Famennien

Au Dévonien supérieur, l'événement catastrophique de la limite Frasnien–Famennien est considéré comme l'un des trois plus importants du Paléozoïque, avec ceux de la fin de l'Ordovicien et de la fin du Permien. Un impact météoritique, un refroidissement global, une élévation des températures océaniques, un événement anoxique mondial, des fluctuations importantes du niveau marin, une extension d'eaux saumâtres, une apparition de plantes terrestres, une forte activité volcanique sous-marine ainsi que de multiples impacts ont été tour à tour invoqués comme des causes possibles [14, 15]. L'hypothèse d'un refroidissement global, engendré par la fermeture de l'océan s'étendant entre Gondwana et Euramérique [10, 11], qui avait été avancée, fut rejetée, car contradictoire avec les données paléomagnétiques citées ci-dessus. Des groupes comme les phyllolepides, géographiquement limités pendant le Famennien à l'hémisphère Nord, ont une extension stratigraphique plus ancienne sur le Gondwana et présentent une diversité croissante après la limite Frasnien–Famennien [8]. En fait, les vertébrés dévoniens n'ont été que peu affectés par les crises de cette époque [17] et le seul groupe dont la disparition soit significative est celle des Psammosteidae, un groupe d'hétérostracés endémiques d'Euramérique, qui ont été remplacés par des placodermes aux adaptations comparables, les phyllolepides.

6. Conclusions

Nous attribuons aux dispersions fini-dévonniennes des causes paléogéographiques. La nouvelle faune de vertébrés fossiles du Venezuela satisfait les prédictions du test d'un modèle de dispersion biotique, qui requiert une connexion entre le Gondwana et l'Euramérique pour expliquer l'échange de faunes de vertébrés supposés d'eau douce à la limite Frasnien–Famennien. Un échantillonnage de différents groupes fossiles fournit des preuves indépendantes d'une proximité croissante entre ces deux masses continentales pendant le Dévonien moyen–supérieur. À l'opposé, l'explication alternative fondée sur les données paléomagnétiques est rejetée, car elle prône l'ouverture d'un vaste océan, en position équatoriale, séparant ces deux masses continentales.

1. Introduction

The four major groups of jawed fishes (acanthodians, placoderms, osteichthyans, chondrichthyans) first diversified during the Devonian Period (354–415 Myr ago). Devonian fossil fish assemblages have long been known from all the major continental areas with appropriate rocks exposed, with the notable exception of South America. The first discoveries from here [13] are

anomalous in the preponderance of chondrichthyans (cartilaginous fishes), and rarity of osteichthyans and placoderms (bony and armoured fishes), both common faunal elements in most other areas [39].

Our new fossil fish fauna comes from the Sierra de Perijá on the Venezuelan–Colombian border (*figure 1A*), an area where Devonian marine invertebrates have long been known [23]. The overlying non-marine sequence (Campo Chico Formation, *figure 1B*) has yielded well-

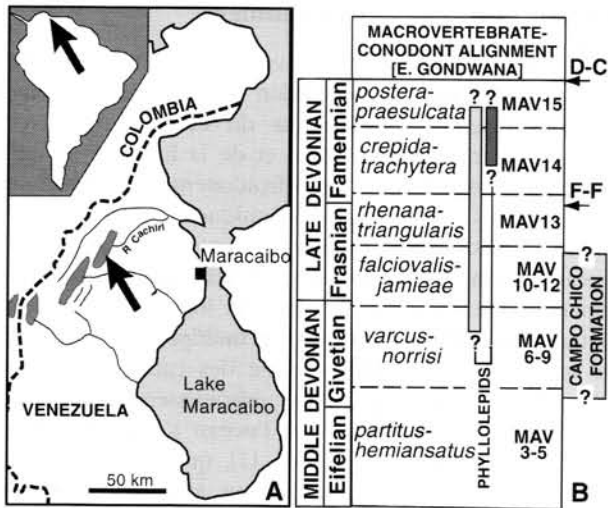


Figure 1. A. Region of the Sierra de Perijá, western Venezuela, showing general areas of Devonian outcrop, and the new fossil fish locality (arrow). B. Assumed age of the fish-bearing Campo Chico Formation, shown against stages of the Middle–Late Devonian, and the Frasnian–Famennian (F–F) extinction and Devonian–Carboniferous (D–C) boundaries. Earlier stratigraphic appearance of phyllolepid placoderms in Gondwana (Givetian stage, light shading) is shown against their Famennian range in Euramerica (dark shading), and conodont and macrovertebrate (MAV) zonation [40, 43].

Figure 1. A. Localisation du nouveau gisement dévotionien (flèche) dans la région de la Sierra de Perija, Ouest du Venezuela. B. Âge supposé de la faune de vertébrés inférieurs de la formation Campo Chico. Cette formation est replacée dans le contexte du Dévotionien moyen et supérieur; la limite Frasnien–Famennien (F–F) et la limite Dévotionien–Carbonifère (D–C) sont également représentées. Les extensions stratigraphiques des phyllolepides sont indiquées en gris clair pour le Gondwana, en gris foncé pour le continent Euraméricain. Les zones standard à conodontes et à macrorestes de vertébrés (MAV) sont données d’après [40, 43].

preserved Devonian plants [4, 6]. A nearby vertebrate occurrence, previously attributed to Mississippian labyrinthodont amphibians [2], was recollected to reveal bones of the placoderm *Bothriolepis*, the most widespread known Devonian fish (figures 2A and 2B), previously recorded from all continents [37], except South America. Venezuela lies on the northwestern margin of the Palaeozoic supercontinent of Gondwana, and a new freshwater fossil fish assemblage had the potential to test competing hypotheses of Late Devonian palaeogeography, and related issues of climatic change as a cause of the global Frasnian–Famennian boundary extinction event (figure 1B). A 1992 field expedition produced substantial collections, and biogeographic significance of the new fauna is presented here (systematic descriptions will be presented elsewhere).

2. The new vertebrate fauna

2.1. Placoderms

The antiarch *Bothriolepis* is most common, with skull bones (figure 2A) resembling those of *B. askinae* from

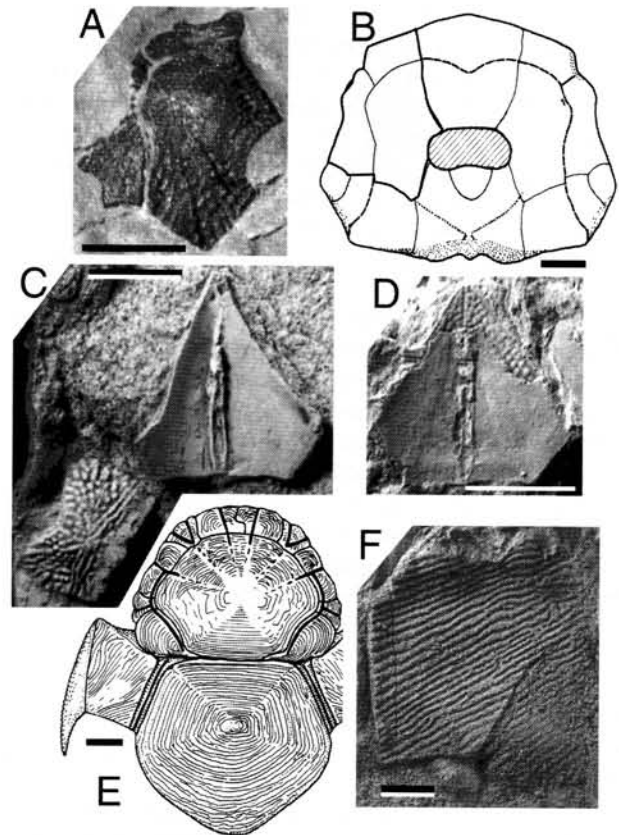


Figure 2. A. Left lateral bone from the skull of *Bothriolepis*, Caño Colorado Sur, Sierra de Perijá, Venezuela. B. Corresponding bone (stippled) on skull restoration of *Bothriolepis askinae*, Aztec Siltstone, Antarctica [37]. C. Holotype (Aztec Siltstone, Antarctica) provisionally assigned [37] to *Pambulaspis antarctica*. D. Corresponding bone (anterior median dorsal, internal view) from Caño Colorado Sur. E. Restoration of the phyllolepid placoderm *Placolepis budawangensis* from East Gondwana (after [25]). F. Bone impression with distinctive phyllolepid ornament from Rio Socuy roadcut, Sierra de Perijá. Scale bars = 1 cm.

Figure 2. A. Plaque latérale gauche du crâne de *Bothriolepis*, Caño Colorado Sur, Sierra de Perijá, Venezuela. B. Plaque latérale, remplacée sur le crâne reconstitué de *Bothriolepis askinae*, Aztec Siltstone, Antarctique [37]. C. Holotype (Aztec Siltstone, Antarctique) provisoirement rapporté [37] à *Pambulaspis antarctica*. D. Vue interne d’une plaque médiane dorsale antérieure de Caño Colorado Sur (Venezuela). E. Reconstitution des cuirasses dermiques du placoderm *Placolepis* du Gondwana-Est (d’après [25]). F. Empreinte d’une plaque à l’ornementation caractéristique de phyllolepide, Rio Socuy, Sierra de Perijá. Échelle = 1 cm.

Antarctica (figure 2B). A new genus of asterolepid antiarch (figure 2D) closely resembles another Antarctic taxon (figure 2C), thus supporting the Gondwanan affinities of this fauna, despite its present (and perhaps Devonian) geographic proximity to North America. Another *Bothriolepis* fauna has recently been found across the Venezuelan-Colombian border [19]. Phyllolepid (figure 2F) are a distinctive placoderm group with a wide latitudinal distribution in modern geography (73°N to 79°S), which reduces on a Devonian recon-

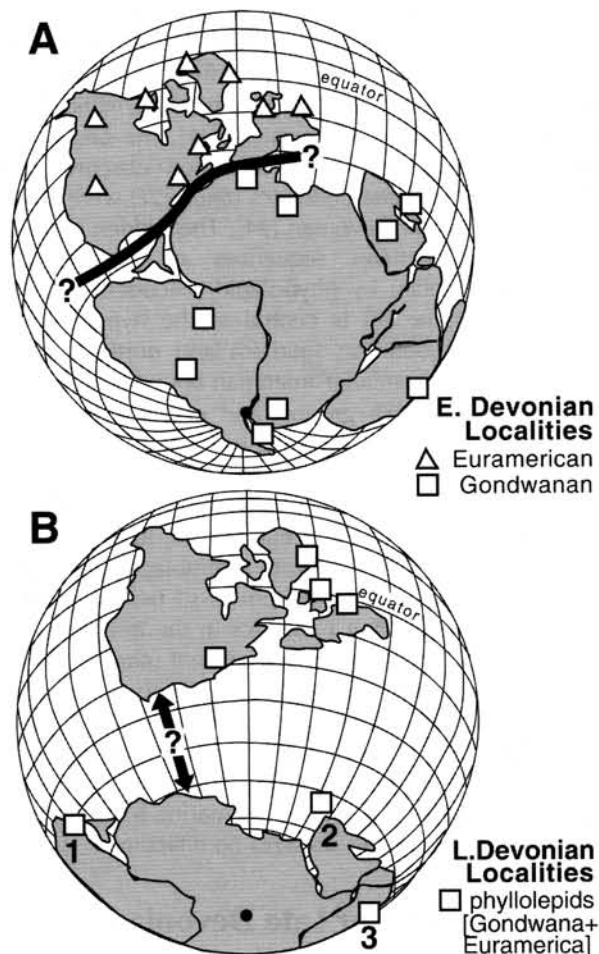
Figure 3. Fossil fish localities shown on reconstructions of Devonian palaeogeography (summarised from [12, 20, 22, 31, 32]). **A.** Early Devonian juxtaposition of Laurentia (Euramerica) and Gondwana indicated by palaeomagnetic data, when continental fish assemblages require a significant marine barrier (heavy line). Triangles generalised from 40+ Laurentian agnathan localities [18, fig. 4.1]; squares summarise West and East Gondwanan fish localities [25, figs 7.2, 12.6]. **B.** Wide Late Devonian ocean between Gondwana and Laurentia (Euramerica) proposed from palaeomagnetic data, but contradicted by the distribution of phyllolepid placoderms (squares) in both Euramerica (all Famennian) and Gondwana (Givetian–Frasnian). A non-marine biotic dispersal episode (continental connection; heavy arrow) is required at or near the F–F boundary to explain the stratigraphic and geographic range of this group (see figure 1B). **1:** new Venezuelan locality; **2:** discovery in Turkey [16]; **3:** numerous East Gondwanan localities [40].

Figure 3. Localités fossilifères à vertébrés inférieurs replacées sur des reconstitutions paléogéographiques (d'après [12, 20, 22, 31, 32]). **A.** Position respective de l'Euramérique et du Gondwana, d'après les données paléomagnétiques; cet assemblage implique, d'après les vertébrés continentaux, l'existence d'une barrière marine significative, indiquée en trait gras. Les triangles représentent la répartition de 40 localités à agnathes regroupées sur l'Euramérique [18, fig. 4.1], les carrés, celle des localités à vertébrés inférieurs du Gondwana est et ouest [25, figs. 7.2 et 12.6]. **B.** Extension de l'océan séparant le Gondwana et l'Euramérique au Dévonien terminal, d'après les données du paléomagnétisme. Cette reconstitution paléogéographique est contredite par la répartition des placodermes phyllolepides (carrés), à la fois sur le bloc continental euraméricain (âge Famennien) et sur le Gondwana (âge Givétien–Frasnien). Un épisode de dispersion par l'intermédiaire de connexions continentales (flèches) est requis à proximité de la limite Frasnien–Famennien, afin de rendre compte des extensions géographique et stratigraphique des phyllolepides (voir figure 1B). **1:** nouvelle localité vénézuélienne; **2:** localité de Turquie [16]; **3:** localités regroupées pour l'Est du Gondwana [40].

struction to a disjunct distribution in two main areas: East Gondwana (Australia, Antarctica) and Euramerica. A discovery in Turkey [16], and this new occurrence, extend their range across the northern Gondwana margin to connect the two areas.

2.2. Other groups

An osteolepiform sarcopterygian (lobe-fin), represented by teeth and cosmoid scales up to 20 mm across, was a large fish like *Koharalepis* from the Antarctic Aztec fauna [44]. Other scales show well-developed 'Westoll-lines', a characteristic feature of dipnoan (lungfish) scales. These are the oldest lungfish remains known from South America, today the home of one of the three surviving genera (*Lepidosiren*). Fin-spine impressions are referred to *Machaeracanthus*, and to antarctilamnid sharks, a Gondwanan group first described from south-eastern Australia and Antarctica [34], with related forms from Iran, Bolivia, and southern Africa. These sharks inhabited freshwater environments, and it has been postulated that a major Late Palaeozoic group of freshwater sharks (xenacanth) originated with the antarctilamnids in Gondwana, and gained access to the northern hemisphere landmasses during the Late Devonian [36, 38, 39].



3. Biogeographic significance

Early Devonian fishes show a marked provincial distribution, with faunas on different continental blocks readily distinguished by the presence or absence of major taxa [33, 39]. Two major groups of armoured agnathans (osteostracans, heterostracans) are abundant in Siluro-Devonian assemblages from Euramerica (Europe west of the Urals, plus North America, Greenland, etc.), and Siberia, but have never been found in Asia, nor in the Devonian of Australia or the other Gondwana continents [7, 17]. This is compelling evidence that Gondwana was isolated at that time by a persistent marine barrier wider than the Uralian seaway, rather than in contact with Euramerica as inferred from palaeomagnetic evidence (figure 3A).

Both invertebrates and plants from Venezuela show clear affinities with eastern North America [5, 6], yet the new fish fauna gives a different biogeographic signal. Widespread forms like *Bothriolepis* no doubt dispersed through the sea, but the antarctilamnid shark, the new asterolepid antiarch, and the phyllolepid, represent an endemic Gondwanan component. The phyllolepid is a special case where the age of the deposit is crucial. In the northern hemisphere phyllolepids are typical of the

Famennian Stage (*figure 1B*), but in East Gondwana they occur at least two stages earlier, in the Givetian–Frasnian [40], the age also indicated by plants and palynomorphs from the Campo Chico Formation [6]. First described over 150 years ago [1], the origin and relationships of phyllolepid s remained obscure until related East Gondwana endemics (*figure 2E*) were found in the Early–Middle Devonian [24]. The sudden replacement in Euramerican sequences of psammosteoid agnathans (Frasnian) by phyllolepid placoderms in the Famennian (*figure 1B*) is central to the hypothesis of biotic dispersal between southern and northern landmasses near the Frasnian–Famennian boundary.

Major endemic fish groups, and others with earlier biostratigraphic first appearances in Australia–Antarctica, were used to define a distinctive Gondwanan biogeographic province [33, 39]. However, a hypothesised Late Devonian dispersal into Euramerica, to account for the close similarity in vertebrate assemblages from both regions [38], lacked support from fossil faunas in West Gondwana. Gondwanan endemics in the new Venezuelan fish fauna now indicate a persistent marine barrier, but with continuous shelf environments to explain the closely similar brachiopod species between Venezuela and eastern North America [3]. Since the plants were homosporous, with the capacity to colonise wide areas [6], their dispersal across a narrow marine barrier which stopped freshwater fishes presents no difficulty.

4. Implications for Late Devonian palaeogeography and climate

A 'dextral transpressional collision' between Laurentia and Gondwana in the Silurian–Early Devonian [12, 20], followed by rapid counter-clockwise rotation of Gondwana to re-open a wide equatorial ocean in the Late Devonian [22, 31, 32], are completely inconsistent with the evidence of Devonian vertebrate distributions (*figure 3*). Postulated southerly movement of West Gondwana at a rate of some 20 cm·yr⁻¹ [9] has been considered to represent a 'plate-tectonic speed limit' [28], but the equatorial ocean model [32, 'option C'] is contradicted by a wide range of biogeographic data, indicating continuous shallow marine habitats between the converging landmasses during the Middle Devonian [36]. In particular, our new Venezuelan phyllolepid placoderm occurrence provides definitive evidence against the wide ocean model – phyllolepid s occur on both sides of an equatorial ocean hypothesised to be several thousand kilometres across (*figure 3B*). Li et al. [22] proposed an alternative 'Asian migration route', but phyllolepid s have never been found in the extensive Siluro-Devonian fish faunas of Asia [30], which shows that they were constrained by marine barriers. Biostratigraphic evidence indicates three chronologically distinct

vertebrate distribution patterns in the Late Devonian, with significant range enlargement of phyllolepid s into Euramerica during the Frasnian–Famennian (F–F) boundary interval (*figure 1B*).

5. Frasnian–Famennian extinction event

Oceanic circulation and climatic patterns during the Devonian would be dramatically different under these competing palaeogeographic models, with significant implications for understanding the cause of the F–F extinction event, one of the three major extinctions of the Palaeozoic [29]. Asteroid impact, high oceanic temperatures, anoxia, sea-level fluctuations, brackish oceans, rise of land plants, and oceanic volcanism are some alternative explanations [14, 15, 27]. Closure of the ocean between Gondwana and Euramerica may have caused global cooling [10, 11], and this continental connection has been assumed in considering faunal change across the F–F boundary [21, fig. 3]. Devonian fishes were supposed to show a much higher survival rate in non-marine than marine environments [26], with placoderms, the most diverse Devonian fish group, cited as severely affected by extinction [14]. However modern data indicate that all gnathostomes passed through the F–F boundary without significant diversity change [17, p. 291]. The only notable extinction amongst agnathans (psammosteoid heterostracans) coincides with the Famennian appearance in Euramerica of the adaptively similar phyllolepid placoderms (see above), one of the few fossil groups to show a diversity increase across the boundary [8].

6. Conclusions

Analysis of faunal change across the F–F boundary must take account of biogeographic factors, and our new evidence supports major palaeogeographic change as a significant cause of the Late Devonian extinction, requiring continental connection between Gondwana and Euramerica in the Late Devonian. Long-standing discrepancies between Devonian palaeomagnetic and biogeographic data have been attributed to methodological differences [31], but suggested differences in testability are rejected [35, 39, 41, 42]. Fossil discoveries in new areas have the potential to overturn existing hypotheses, and 'discovery of pre-Famennian phyllolepid s in South America' was previously cited [38, p. 58] as the only hypothetical discovery of this taxon in a new area which would not refute a hypothesis of Late Devonian dispersal of phyllolepid s from Gondwana into Euramerica. Further detailed tests of this and other new discoveries will depend on maximising information content through detailed taxonomic description.

Acknowledgements. We thank the Biological Museum, University of Zulia for logistic support, A.L. Vilorio, G. Mosco, J. Coty, V. Gutierrez and E. Narvaes for field assistance, R.E. Barwick and J. Caton for help with illustrations, and H. Lelièvre and Á. Blicek for French translation. This work was finalised during a visiting professorship (GCY) at the Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

References

- [1] Agassiz L., Monographie des poissons fossiles du Vieux Grès Rouge ou système dévonien (Old Red Sandstone) des îles Britanniques et de Russie, Jent et Gassmann, Neuchâtel, 1844.
- [2] Benedetto G., Síntesis biostatigráfica del Paleozoico tardío en la Sierra de Perijá, Venezuela, An. Acad. Brasil. Ciencia 52 (1980) 827–839.
- [3] Benedetto G., Les brachiopodes dévoniens de la Sierra de Perijá (Venezuela), Biostratigraphie du Paléozoïque (Brest) 1 (1984) 1–191.
- [4] Berry C.M., First record of the Devonian lycophyte *Leclercqia* from South America, Geol. Mag. 131 (1994) 269–272.
- [5] Berry C.M., Edwards D., A new species of the lycopsid *Gilboaphyton* Arnold from the Devonian of Venezuela and New York State, with a revision of the closely related genus *Archaeosigillaria* Kidson, Rev. Palaeobot. Palynol. 96 (1997) 47–70.
- [6] Berry C.M., Casas J.E., Moody J.M., Diverse Devonian plant fossil assemblages from Venezuela, Doc. Labo. Géol. Lyon 125 (1993) 29–42.
- [7] Blicek A., Janvier P., Silurian–Devonian vertebrate dominated communities, with particular reference to agnathans, in: Boucot A.J., Lawson J.D. (Eds.), Paleocommunities: a case study from the Silurian and Lower Devonian, Cambridge University Press, 1999, pp. 79–105.
- [8] Carr R.K., Placoderm diversity and evolution. Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 4 ser. 17 C (1–4) (1995) 85–125.
- [9] Chen Z., Li Z.X., Powell C.McA., Balme B.E., Palaeomagnetism of the Brewer Conglomerate in central Australia, and fast movement of Gondwanaland during the Late Devonian, Geophys. J. Int. 115 (1993) 564–574.
- [10] Copper P., Frasnian–Famennian mass extinction and cold-water oceans, Geology 14 (1986) 835–839.
- [11] Copper P., Evaluating the Frasnian–Famennian mass extinction: comparing brachiopod faunas, Acta Pal. Polon. 43 (1998) 137–154.
- [12] Dalziel I.W.D., Dalla Salda L.H., Gahagan L.M., Paleozoic Laurentia–Gondwana interaction and the origin of the Appalachian–Andean mountain system, Bull., Geol. Soc. Am. 106 (1994) 243–252.
- [13] Goujet D., Janvier P., Suarez-Riglos M., Devonian vertebrates from South America, Nature 312 (1984) 311.
- [14] Hallam A., Wignall P.B., Mass extinctions and their aftermath, Oxford University Press, Oxford, 1997.
- [15] Hallam A., Wignall P.B., Mass extinctions and sea-level changes, Earth Sci. Rev. 48 (1999) 217–250.
- [16] Janvier P., Les vertébrés dévoniens de la Nappe Supérieure d'Antalya (Taurus Lycien occidental, Turquie), Geol. Méditerran. 10 (1983) 1–13.
- [17] Janvier P., Early Vertebrates, Clarendon Press, Oxford, 1996.
- [18] Janvier P., Blicek A., The Silurian–Devonian agnathan biostratigraphy of the Old Red Continent, in: Long J.A. (Ed.), Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography, Belhaven Press, 1993, pp. 67–86.
- [19] Janvier P., Villarreal C., Devonian vertebrates from Colombia, Palaeontology 43 (2000) 729–763.
- [20] Kent D.V., Van der Voo R., Palaeozoic palaeogeography from palaeomagnetism of the Atlantic-bordering continents, Geol. Soc. London, Mem. 12 (1990) 49–56.
- [21] Lethiers F., Casier J.G., Autopsie d'une extinction biologique. Un exemple : la crise de la limite Frasnien–Famennien (364 Ma), C. R. Acad. Sci. Paris, série Ila 329 (1999) 303–315.
- [22] Li Z.X., Powell C.McA., Trench A., Palaeozoic global reconstructions, in: Long J.A. (Ed.), Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography, Belhaven Press, 1993, pp. 25–53.
- [23] Liddle R.A., Harris G., Wells J.W., The Rio Cachiri section in the Sierra de Perijá, Venezuela, Bull. Amer. Paleont. 27 (1943) 273–365.
- [24] Long J.A., New phyllolepid from Victoria and the relationships of the Group, Proc. Linn. Soc. N.S.W 107 (1984) 263–308.
- [25] Long J.A. (Ed.), Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography, Belhaven Press, London, 1993.
- [26] McGhee G.R., The Frasnian–Famennian extinction event: a preliminary analysis of Appalachian marine ecosystems, Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 190 (1982) 491–500.
- [27] McGhee G.R., The Late Devonian mass extinction. The Frasnian–Famennian Crisis, Columbia University Press, New York, 1996.
- [28] Meert J.G., Van der Voo R., Powell C.McA., Li Z.X., Chen Z., Symons D.T.A., A plate-tectonic speed limit?, Nature 363 (1993) 216–217.
- [29] Sepkoski J.J., Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases, in: Walliser O.H. (Ed.), Global events and event stratigraphy, Springer Verlag, 1996, pp. 35–52.
- [30] Tong-Dzuy T., Janvier P., Ta Hoa P., Fish suggests continental connections between the Indochina and South China blocks in Middle Devonian time, Geology 24 (1996) 571–574.
- [31] Van der Voo R., Paleozoic paleogeography of North America, Gondwana, and displaced terranes: comparisons of paleomagnetism with paleoclimatology and biogeographical patterns, Geol. Soc. Am. Bull. 100 (1988) 311–324.
- [32] Van der Voo R., Paleomagnetism of the Atlantic, Tethys and Iapetus oceans, Cambridge University Press, Cambridge, 1993.
- [33] Young G.C., Biogeography of Devonian vertebrates, Alcheringa 5 (1981) 225–243.
- [34] Young G.C., Devonian sharks from south-eastern Australia and Antarctica, Palaeontology 25 (1982) 817–843.
- [35] Young G.C., Cladistic methods in Paleozoic continental reconstruction, J. Geol. 94 (1986) 523–537.
- [36] Young G.C., Devonian palaeontological data and the Armorica problem, Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol. 60 (1987) 283–304.
- [37] Young G.C., Antiarchs (placoderm fishes) from the Devonian Aztec Siltstone, southern Victoria Land, Antarctica, Palaeontographica A202 (1988) 1–125.
- [38] Young G.C., The Aztec fish fauna of southern Victoria Land – evolutionary and biogeographic significance, Geol. Soc. London Spec. Publ. 47 (1989) 43–62.
- [39] Young G.C., Devonian vertebrate distribution patterns, and cladistic analysis of palaeogeographic hypotheses, Geol. Soc. London Mem. 12 (1990) 243–255.
- [40] Young G.C., Middle Palaeozoic macrovertebrate biostratigraphy of eastern Gondwana, in: Long J.A. (Ed.), Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography, Belhaven Press, 1993, pp. 208–251.
- [41] Young G.C., Early vertebrates and paleogeographic models, Geobios (special issue) 19 (1995) 129–134.
- [42] Young G.C., Application of cladistics to terrane history – parsimony analysis of qualitative geological data, J. SE Asian Earth Sci. 11 (1995) 167–176.
- [43] Young G.C., Laurie J.R. (Eds.), An Australian Phanerozoic Timescale, Oxford University Press, Melbourne, 1996.
- [44] Young G.C., Long J.A., Ritchie A., Crossopterygian fishes from the Devonian of Antarctica: systematics, relationships and biogeographic significance, Rec. Austr. Mus. (Suppl.) 14 (1992) 1–77.