

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
Faculdade de Ciências - Campus de Bauru

Henrique Bazzo Martins

**Família Homalonotidae: Reavaliação e Novas Classificações sob o
Olhar Filogenético**

Bauru

2024

Henrique Bazzo Martins

**Família Homalonotidae: Reavaliação e Novas Classificações sob o
Olhar Filogenético**

Documento de Defesa de Mestrado
apresentado à Universidade Estadual
Paulista (UNESP), Faculdade de
Ciências, Bauru, para a obtenção do título
de Mestre em Biociências

Área de Concentração: Caracterização e
Aplicação da Diversidade Biológica

Orientador: Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi

Bauru
2024

M386f Martins, Henrique Bazzo
 Família Homalonotidae: Reavaliação e Novas Classificações
 sob o Olhar Filogenético / Henrique Bazzo Martins. -- Bauru,
 2024
 100 p. : il., tabs., fotos, mapas

 Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista
 (UNESP), Faculdade de Ciências, Bauru
 Orientador: Renato Pirani Ghilardi

 1. Análises Filogenéticas. 2. Taxonomia. 3. Trilobita.
 4. Homalonotidae. 5. Devoniano. 6. Gondwana. I. Título.

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE Mestrado de HENRIQUE BAZZO MARTINS, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOCÊNCIAS, DA FACULDADE DE CIÊNCIAS - CÂMPUS DE BAURU.

Aos 23 dias do mês de agosto do ano de 2024, às 14:00 horas, por meio de Videoconferência, realizou-se a defesa de DISSERTAÇÃO DE Mestrado de HENRIQUE BAZZO MARTINS, intitulada **Família Homalonotidae: Reavaliação e Novas Classificações sob o Olhar Filogenético**. A Comissão Examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Prof. Dr. RENATO PIRANI GHILARDI (Orientador(a) - Participação Presencial) do(a) Departamento de Ciências Biológicas / Faculdade de Ciências - Unesp/Câmpus de Bauru, Profa. Dra. JULIANA DE MORAES LEME BASSO (Participação Virtual) do(a) Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental / Instituto de Geociências - USP, Prof. Dr. JONATHAS DE SOUZA BITTENCOURT RODRIGUES (Participação Virtual) do(a) Departamento de Geologia / Universidade Federal de Minas Gerais. Após a exposição pelo mestrando e arguição pelos membros da Comissão Examinadora que participaram do ato, de forma presencial e/ou virtual, o discente recebeu o conceito final: APROVADO. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelo(a) Presidente(a) da Comissão Examinadora.

Prof. Dr. RENATO PIRANI GHILARDI



AGRADECIMENTOS

Agradeço à todas as pessoas e instituições que colaboraram para a conclusão desta dissertação:

À Edna Marta Bazzo Martins e Devanil Martins, meus pais, Gabriel Bazzo Martins, meu irmão, por todo o apoio incondicional, incentivo, encorajamento, amor e carinho ao longo de toda a minha caminhada nesse ciclo de mestrado e também, por todas as horas ouvindo-me conversar sobre fósseis, geologia e outros assuntos relacionados à paleontologia.

À Laís Prestes Redondo, minha companheira, por todo o acima citado e por tornar tudo tão leve e agradável em minha vida.

Ao Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi, pela orientação, reuniões, cafés e outros momentos de conversa que muito colaboraram para minha dissertação e para minha vida acadêmica. Aos doutores Caio Fabrício Cezar Geroto e Fábio Augusto Carbonaro, por toda a paciência e pelas dúvidas esclarecidas em longos áudios e/ou chamadas de vídeo, em especial ao primeiro, por toda a ajuda em superar os desafios que essa nova área me propôs.

Aos amigos Silvio Cesar Marqui Limeira Júnior, Ana Laura Dangió, Poliany Ferreira Camargo, Mateus Bocate Franco, Paulo Henrique Yusuke Kanno, Maria Emília Meyer Kono, Matheus Cardoso Parmegiani, Davi de Sordi Bueno, Beatriz Hidemi Sakamoto, Gabriel Ferreira Silvério, Débora Eliza Henriques Baumann Di Lábio, Felipe Nascimento Sousa, Victor Rodrigues Ribeiro, por todo o companheirismo, respeito, incentivo e troca de conhecimentos, além das viagens e dos momentos de descontração, regados a muita sinuca. Ao meu tutorado e amigo Maurício Pedro da Silva, por todas as conversas e confiança em meus ensinamentos.

Ao Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados pela estrutura disponibilizada para que eu pudesse realizar este trabalho com todos os méritos. E por fim, à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, ao Programa de Pós-Graduação em Biociências Interunidades e ao Departamento de Ciências Biológicas pela infraestrutura e ensino disponibilizados.

“Para mim, sou apenas uma criança brincando na praia, enquanto vastos oceanos de verdade repousam ocultos à minha frente”

Isaac Newton

RESUMO

Com uma disposição continental diferente da atual, o período Devoniano apresentava grande diversidade biológica marinha nas biorregiões que compunham seus territórios, composta sobretudo por macroinvertebrados como bivalves, braquiópodes, briozoários, corais, conularídeos, gastrópodes, trilobitas, entre outros. Representante da classe dos trilobitas, a família Homalonotidae encontrava-se distribuída por todas as regiões do período, com destaque para a Biorregião de Altas Latitudes (60°S - 90°S), no qual representavam um dos principais grupos de trilobitas. No entanto, apesar de bem conhecida para a biorregião, a família Homalonotidae apresenta problemas relacionados à descrição de algumas de suas espécies, as quais necessitam de revisão e de novas classificações. Com a finalidade de solucionar esta questão, a presente dissertação foi dividida em dois capítulos. O primeiro focado na realização de um levantamento das diagnoses das espécies de homalonotídeos descritas para a biorregião. O segundo, voltado à realização de análises filogenéticas das espécies da família. O levantamento bibliográfico resultou em doze espécies distintas pertencentes aos gêneros *Burmeisteria*, *Burmeisterella*, *Digonus* e *Dipleura*, definidas com base em características diagnósticas. A análise destas características culminou na interpretação da existência de táxons consolidados e também, de incoerências e ambiguidades descritivas, que provocam dúvidas sobre a veracidade de algumas das espécies. Este fato sugeriu a necessidade de novas análises e classificações, seja como sinônimas ou como pertencentes a outros gêneros. Essas novas classificações devem ter por base, novas metodologias analíticas como, por exemplo, a filogenia de caracteres, utilizada aqui para auxiliar no entendimento das relações existentes entre os táxons. Nas análises filogenéticas, além dos táxons de interesse, foram adicionadas espécies externas à biorregião, ou de períodos distintos, totalizando 37 táxons, com 56 caracteres morfológicos. Foram obtidas 12 árvores mais parcimoniosas (MPT), com 236 passos, representadas por uma árvore de consenso com 244 passos. Constatou-se então que a família Homalonotidae apresenta clados com sinapomorfias fortemente estáveis, com boa parte dos táxons exibindo relações e posições filogenéticas bem estabelecidas, como é o caso do gênero *Burmeisteria*. Todavia, notou-se politomias entre alguns táxons na árvore de consenso (e.g. *Burmeisteria*) e a formação de clados incoerentes, com a correlação de espécies de gêneros distintos (e.g. *Dipleura kayseri* e *Digonus derbyi*). A correlação entre os resultados de ambos os capítulos permitiu a manutenção do status de algumas espécies, como *Burmeisteria fontinalis*, *Burmeisteria herschelii* e *Burmeisterella braziliensis*; a proposição de novas classificações, como *Burmeisteria clarkei* para *Digonus clarkei* e; o estabelecimento do status de *Burmeisteria* sp. para os táxons mais incertos.

Palavras-chave: análises filogenéticas; taxonomia; trilobita; Homalonotidae; Devoniano; Gondwana.

ABSTRACT

With a continental arrangement different from the current one, the Devonian period exhibited a high marine biological diversity within the bioregions that constituted its territories, primarily composed of macroinvertebrates such as bivalves, brachiopods, bryozoans, corals, conulariids, gastropods, trilobites, among others. Representative of the trilobite class, the family Homalonotidae was distributed across all regions of the period, with particular prominence in the High-Latitudes Bioregion (60°S - 90°S) where they represented one of the main groups of trilobites. However, despite being well-known within the bioregion, the family Homalonotidae presents issues related to the description of some of its species, which require revision and reclassification. To address this issue, the present dissertation was divided into two chapters. The first focusing on compiling diagnoses of the homalonotid species described within the bioregion. The second aimed at conducting phylogenetic analyses of the family's species. The bibliographic survey resulted in twelve distinct species belonging to the genera *Burmeisteria*, *Burmeisterella*, *Digonus*, and *Dipleura*, defined based on diagnostic characteristics. The analysis of these characteristics led to the interpretation that there are consolidated taxa, but also inconsistencies and descriptive ambiguities that raise doubts about the validity of some species. This finding suggests the need for new analyses and classifications, either as synonyms or as belonging to different genera. These new classifications should be based on novel analytical methodologies, such as character phylogeny, employed here to aid in understanding the relationships among taxa. In the phylogenetic analyses, in addition to the taxa of interest, species external to the bioregion or from different periods were included, totaling 37 taxa, with 56 morphological characters. Twelve most parsimonious trees (MPT) were obtained, with 236 steps, and a consensus tree with 244 steps. It was found that the Homalonotidae family exhibits clades with strongly stable synapomorphies, with a good portion of the taxa showing well-established phylogenetic relationships and positions, as is the case with the genus *Burmeisteria*. However, polytomies were noted among some taxa in the consensus tree (e.g., *Burmeisteria*) and the formation of incoherent clades, with the correlation of species from different genera (e.g., *Dipleura kayseri* and *Digonus derbyi*). The correlation between the results of both chapters allowed for the maintenance of the status of certain species, such as *Burmeisteria fontinalis*, *Burmeisteria herschellii*, and *Burmeisterella braziliensis*; the proposal of new classifications, such as *Burmeisteria clarkei* for *Digonus clarkei* and; the establishment of *Burmeisteria* sp. status for the most uncertain taxa.

Keywords: phylogenetic analyses; taxonomy; trilobite; Homalonotidae; Devonian; Gondwana.

LISTA DE FIGURAS

- Figura A - Representação esquemática das segmentações transversal (1) e sagital (2) do exoesqueleto dos trilobitas. Criada pelo autor. 13
- Figura B - Coluna cronoestratigráfica simplificada, com destaque para o período Devoniano. Modificado de Cohen *et al.* (2013). 14
- Figura C - Localidades da Biorregião de Altas Latitudes no Devoniano do Gondwana, com representantes da família Homalonotidae. Modificado de Penn-Clarke & Harper (2021). 16
- Figura D - Biorregião de Altas Latitudes e suas subdivisões. Modificado de Penn-Clarke & Harper (2021). 17
- Figura E - Diagrama ilustrando as principais partes do exoesqueleto de um trilobita, em vista dorsal. Figura pelo autor. 23
- Figura 1.1 - Representação esquemática das divisões sagital e transversal dos trilobitas. 28
Figura pelos autores.
Figure 1.1 - Schematic representations of the sagittal and transverse divisions of trilobites. Figure by the authors.
- Figura 1.2 - Biorregião de Altas Latitudes e suas subdivisões. Modificado de Penn-Clarke & Harper (2021). 30
Figure 1.2 - High-Latitudes Bioregion and its subdivisions. Modified from Penn-Clarke & Harper (2021).
- Figura 1.3 - Algumas das espécies mencionadas neste artigo são: A) *Burmeisterella braziliensis* (MN 7588-I, céfalo; figura 2-C, Carvalho, 2005); B-C) *Burmeistera herschelii* (AMNH 51003, céfalo; pl. 1, figura 1, Carvalho, 2006 e, CEGH-UNC 12754, pigídio parcialmente preservado; figura 4-4; cortesia de Juan José Rustán, da Universidad Nacional de Córdoba, Argentina); D) *Digonus derbyi* (MN 3370-I, sintipo; figura 2-1, Carvalho & Ponciano, 2015); E-F) *Burmeisteria antarcticus* (UCMP 14692, céfalo e, UCMP 14690, pigídio; imagens por Bob Day, CalPhotos, 2023); G) *Burmeisteria notica* (55-DGM, lectótipo; figura 1-A, Meira, 2016); H) *Burmeisterella braziliensis* (MN 7588-I, tórax-pigídio; figura 2-A, Carvalho, 2005); I) *Burmeisteria herschelii* (tórax; cortesia de Juan José Rustán, da Universidad Nacional de Córdoba, Argentina). Algumas das espécies não possuem imagens disponibilizadas pelos autores, e, portanto, não puderam ser representadas nas figuras deste trabalho.
Figure 1.3 - Some of the species reported in this article A) Burmeisterella braziliensis (MN 7588-I, cephalon; figure 2-C, Carvalho, 2005); B-C) Burmeistera herschelii (AMNH 51003, cephalon; pl. 1, figure 1, Carvalho, 2006 and, CEGH-UNC 12754, partially preserved pygidium; figure 4-4; courtesy of Juan José Rustán, from Universidad Nacional de Córdoba, Argentina); D) Digonus derbyi (MN 3370-I, syntype; figure 2-1, Carvalho & Ponciano, 2015); E-F) Burmeisteria antarcticus (UCMP 14692, cephalon and, UCMP 14690, pygidium; images by Bob Day, CalPhotos, 2023); G) Burmeisteria notica (55-DGM, lectotype; figure 1-A, Meira, 2016); H) Burmeisterella braziliensis (MN 7588-I, thoracic-pygidium; figure 2-A, Carvalho, 2005); I) Burmeisteria herschelii (thorax; courtesy of Juan José Rustán, from Universidad Nacional de Córdoba, Argentina). Some of the species do not have images made available by the authors and so could not be represented in the figures in this work.
- Figura 2.1 - Localidades da Biorregião de Altas Latitudes no Devoniano do Gondwana. Modificado de Penn-Clarke & Harper (2021). 60
- Figura 2.2 - Diagrama ilustrando as principais partes do exoesqueleto de um trilobita, em vista dorsal. Figura pelo autor. 62
- Figura 2.3 - *Burmeisterella braziliensis*: (A) céfalo em vista anterior e (D) visão dorsal do 63

tóraco-pigídio (MN 7588-I; Carvalho, 2005); *Digonus derbyi*: (B) céfalo em vista dorsal (MN 3370-I; Carvalho & Ponciano, 2015b); *Burmeisteria herscheli*: (C) céfalo em vista dorsal (AMNH 51003; Carvalho, 2006), (F) visão dorsal do tórax (imagem fornecida pelo Professor Doutor Juan José Rustán, CICTERRA-UNC) e (I) vista dorsal do pigídio (DZP-2247b; Meira, 2016); *Burmeisteria oiara*: (E) desenho esquemático do céfalo parcial (Clarke, 1890); *Burmeisteria accraensis*: (G) holótipo em vista dorsal (MCZ 7622; Saul, 1967); *Burmeisteria notica*: (H) espécime completo em visão dorsal (55-DGM; Meira, 2016).

Figura 2.4 - *Dipleura kayseri*: (A) desenho esquemático do céfalo em vista anterior e (D) 64
desenho esquemático do pigídio (Thomas, 1905); *Burmeisteria antarcticus*: (B) céfalo em
vista lateral (UCMP 14692) e (E) pigídio em vista lateral (UCMP 14690; imagens por Bob
Day, fornecidas pelo Museu de Paleontologia da Universidade da Califórnia - Berkeley,
CalPhotos 2023); *Burmeisteria clarkei*: (C) vista dorsal do céfalo e (F) do pigídio parcial
(Kozłowski, 1923); *Dipleura boliviensis*: espécime completo em vista dorsal (Wolfart,
1968); *Burmeisteria fontinalis*: holótipo em vista dorsal (SMC-A3069; Cooper, 1982);
Dipleura dekayi: espécime completo em vista dorsal (CMCIP 77138; Carvalho, 2018).

Figura 2.5 - Topologias representativas das árvores mais parcimoniosas (MPT), com 69
comprimento de 236 passos, índice de consistência igual a 30 e índice de retenção igual
a 60. Os ramos em vermelho destacam as 12 espécies de interesse, analisadas no
presente estudo. Observa-se que em todas elas algumas espécies apresentam posições
estáveis (*Burmeisteria fontinalis* e *Dipleura boliviensis*), enquanto que outras estão ora
associadas a um clado, ora a outro (*Burmeisteria oiara* e *Burmeisteria antarcticus*).

Figura 2.6 - Árvore de consenso obtida nas análises filogenéticas, com um comprimento 70
de 244 passos, índice de consistência igual a 29 e índice de retenção igual a 58. Os
ramos pretos representam o grupo externo utilizado nas análises. Todas as espécies
ligadas a ramos de coloração azul são representantes da família Homalonotidae. Os
ramos vermelhos representam o gênero *Burmeisteria*, enquanto que os laranjas integram
representantes dos demais gêneros analisados (*Dipleura*, *Digonus* e *Burmeisterella*). No
ramo rosa encontra-se a espécie *Dipleura boliviensis*, caracterizada como pertencente ao
gênero *Trimerus* (ramos verdes).

Figura 2.7 - Sinapomorfias e autapomorfias que sustentam os clados e as espécies na 79
árvore de consenso. Os números acima dos ramos correspondem aos caracteres
sinapomórficos e os abaixo, aos respectivos status de cada um.

Figura 2.8 - Topologias representativas das árvores mais parcimoniosas (MPT) para as 81
análise exploratória, que possuem comprimento de 220 passos, índice de consistência
igual a 33 e índice de retenção igual a 60. Os ramos em vermelho destacam as oito
espécies analisadas. Nota-se uma grande estabilidade de suas posições, apenas com a
troca de posição entre *Burmeisterella braziliensis* e *Dipleura dekayi* nas árvores.

Figura 2.9 - Árvore de consenso obtida nas análises filogenéticas exploratórias, com um 82
comprimento de 223 passos, índice de consistência de 32 e índice de retenção de 59. Os
ramos pretos representam o grupo externo utilizado nas análises. Todas as espécies
ligadas a ramos de coloração azul são representantes da família Homalonotidae. Os
ramos vermelhos representam o gênero *Burmeisteria*, enquanto que os laranjas integram
representantes dos demais gêneros analisados (*Dipleura*, *Digonus* e *Burmeisterella*). No
ramo rosa encontra-se a espécie *Dipleura boliviensis*, caracterizada como pertencente ao
gênero *Trimerus* (ramos verdes). Nota-se uma maior estabilidade em *Burmeisteria*, sem a
presença de um ramo politomizado, o que possivelmente indica uma diminuição das
homoplasias no gênero.

Figura 2.10 - Sinapomorfias e autapomorfias que sustentam os clados e as espécies na 83
árvore de consenso das análise exploratória. Os números acima dos ramos
correspondem aos caracteres sinapomórficos e os abaixo, aos respectivos status de
cada um.

LISTA DE TABELAS

Tabela A - Espécies da família Homalonotidae, com quantidade de espécimes analisados, suas autorias, acervo de localização e número de tombo.	19
Tabela B - Unidades geológicas e localidades de ocorrência das espécies.	20
Tabela 2.1 - Espécies utilizadas para a codificação das análises filogenéticas.	66
Tabela 2.2 - Relação do número de passos, índice de consistência e de retenção para as árvores mais parcimoniosas e de consenso para a análise filogenética.	68
Tabela 2.3 - Número de passos, índice de consistência e de retenção para as árvores mais parcimoniosas e de consenso para a análise exploratória.	80
Tabela 2.4 - Mudanças nas sinapomorfias e autapomorfias para os clados e táxons das árvores da filogenia completa e da filogenia sem as espécies ruído. Os valores dos nós descritos para cada um dos componentes representam, respectivamente, a árvore de consenso da filogenia completa e da filogenia sem ruídos.	82
Tabela 2.5 - Status atual dos táxons devonianos da família Homalonotidae na Biorregião de Altas Latitudes após os levantamentos, análises e proposições da presente dissertação.	85

SUMÁRIO

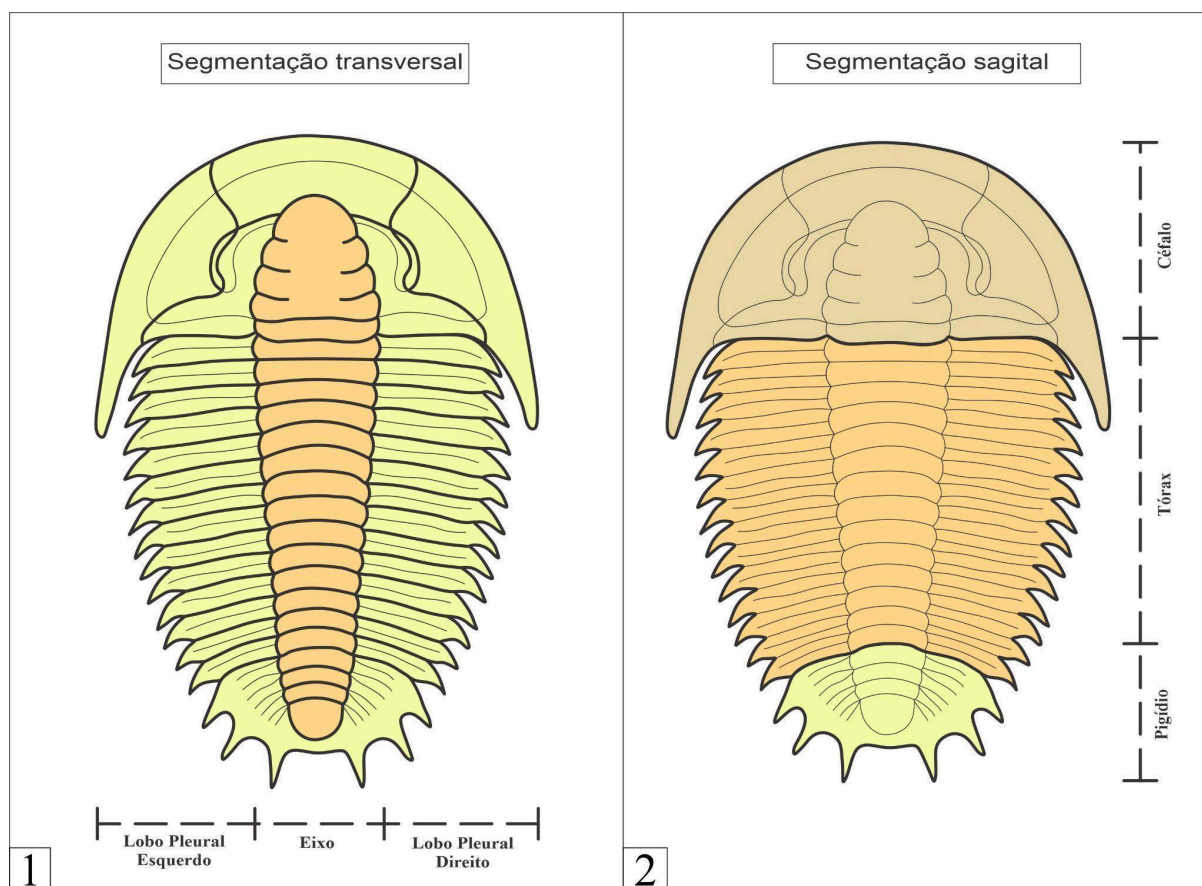
Introdução.....	13
A. Biorregiões de Altas Latitudes (60°-90° S).....	15
B. Objetivos Gerais.....	17
C. Material e Métodos.....	18
Análises Sistemáticas.....	18
Análise Filogenética.....	21
Terminais.....	22
Caracteres morfológicos.....	22
Resultados.....	23
Capítulo 1.....	26
Homalonotidae Family (Trilobite) from Devonian of High-Latitudes Bioregion: species and systematic issues.....	26
ABSTRACT.....	27
1.1. Introduction.....	28
1.2. Material and Methods.....	31
1.3. Paleontological Systematics.....	32
1.4. Results.....	43
1.5. Conclusion.....	49
1.6. Disclosure statement.....	50
1.7. Funding.....	50
1.8. References.....	51
Capítulo 2.....	57
Homalonotidae no Devoniano (Trilobita: Phacopida): Desvendando as relações filogenéticas da família na Biorregião de Altas Latitudes.....	57
2.1. Introdução.....	59
2.2. Classificação Sistemática.....	61
2.3. Material e Métodos.....	61
2.3.1. Lista de Abreviaturas.....	65
2.3.2. Lista de Caracteres.....	65
2.3.3. Análises Filogenéticas.....	65
2.4. Resultados.....	67
2.5. Discussão.....	70
2.5.1. Burmeisteria.....	71
<i>Burmeisteria fontinalis</i>	71
<i>Burmeisteria herschellii</i>	72
<i>Burmeisteria notica</i>	72
<i>Burmeisteria oiara</i>	72
<i>Burmeisteria antarcticus</i>	73
<i>Burmeisteria accraensis</i>	74
<i>Burmeisteria clarkei</i>	74
2.5.2. Burmeisterella, Dipleura e Digonus.....	76

<i>Burmeisterella braziliensis</i>	76
<i>Digonus derbyi</i>	77
<i>Dipleura boliviensis</i>	77
<i>Dipleura dekayi</i>	78
<i>Dipleura kayseri</i>	78
2.5.3. Análise Exploratória.....	79
2.6. Conclusões.....	83
2.7. Referências.....	86
Considerações Finais.....	96
Referências.....	98

Introdução

Trilobita Walch, 1771 é o termo usado para designar uma classe extinta de artrópodes marinhos pertencentes ao subfilo Trilobitomorpha Størmer, 1944, sendo considerados os mais primitivos seres deste grupo do ponto de vista evolutivo (Ruppert & Barnes, 1994). Segundo Carvalho (1995), seu nome deriva do fato de estes organismos possuírem como característica a trilobação longitudinal, composta por um eixo central e dois segmentos pleurais (Figura A-1), além de uma segmentação sagital dada por céfalo, tórax e pigídio (Figura A-2).

Figura A - Representação esquemática das segmentações transversal (1) e sagital (2) do exoesqueleto dos trilobitas. Criada pelo autor.

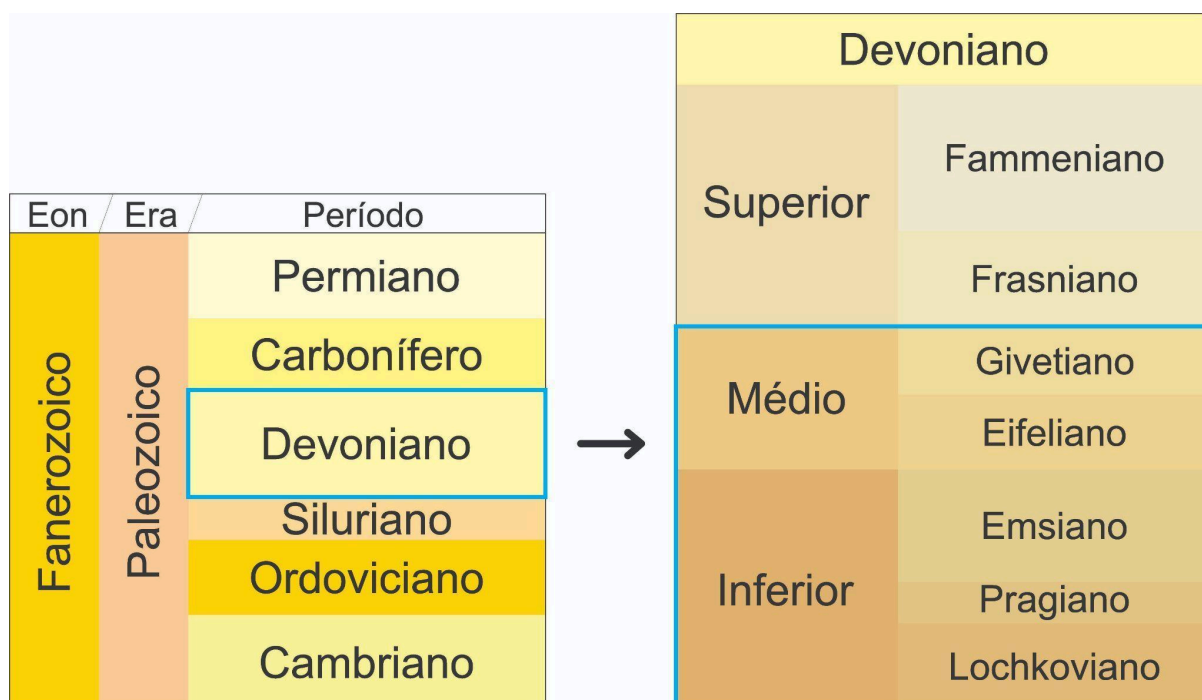


Com ampla ocorrência nos mares do Paleozoico, o táxon tem sua distribuição máxima entre os períodos Cambriano e Ordoviciano, com destaque para as ordens Phacopida Hawle & Corda, 1847, que contempla a Família Homalonotidae Chapman, 1890 e, Proetida Salter, 1864. Com origem ao final do Fioniano, no Ordoviciano Inferior e ocorrência até o final do Devoniano Médio, extinguindo-se no

limite Givetiano-Frasniano (figura B), a família Homalonotidae é considerada cosmopolita, com um grande número de espécies formalmente descritas para as bacias do intervalo Lochkoviano-Givetiano (Hartt; Rathbun, 1875; Clarke, 1890, 1913; Reed, 1925; Méndez-Alzola, 1938; Saul, 1965, 1967; Cooper, 1982; Carvalho, 1995; Sandford, 2005; Simões; Leme; Soares, 2009; Carvalho; Ponciano, 2015; Carbonaro *et al.*, 2018; Rustán; Waisfeld; Vaccari, 2020). Dentre os gêneros que a compõem, podem ser citados *Burmeisteria* Salter, 1865, *Burmeisterella* Reed, 1918, *Digonus* Gürich, 1909 e *Dipleura* Green, 1832.

De acordo com Ghilardi e Simões (2007), os primeiros estudos de trilobitas devonianos nas regiões de altas latitudes datam do final do século XIX, com a realização das expedições Thayer e Morgan entre 1870 e 1871, nas bacias sedimentares do norte e nordeste do Brasil. Tais expedições foram realizadas sob a liderança de naturalistas e geólogos norte-americanos, como Charles F. Hartt, Orville A. Derby, Herbert H. Smith, Theo B. Comstock e Richard Rathbun. É neste período que ocorre a descrição da primeira espécie de trilobita homalonotídeo para a biorregião, classificada como *Homalonotus oiara* Hartt & Rathbun, 1875, coletado em arenitos da Formação Ererê na Bacia do Amazonas, Brasil (Ghilardi e Simões, 2007).

Figura B - Coluna cronoestratigráfica simplificada, com destaque para o período Devoniano. Modificado de Cohen *et al.* (2013).



Apesar de bem conhecida na região estudada, a família Homalonotidae apresenta problemas relacionados às questões descritivas, tendo em vista que, das 22 espécies descritas para a biorregião até o momento, 10 são consideradas sinonímias de outras ou necessitadas de novas análises sistemáticas. Isto ocorre pois suas descrições são baseadas em espécimes ontogenéticos ou espécies pré-existentes, conforme relatado por Carvalho (1995), Sandford (2005) e Rustán *et al.* (2020). Para entender este fato, é importante ter em mente que o registro fóssil apresenta limitações e a designação de novas espécies se embasam em características morfológicas, as quais podem sofrer influências de processos de fossilização. Estes processos muitas vezes não eram levados em conta em descrições mais antigas, como as do final do século XIX e começo do século XX. Assim, ainda que haja espécies bem estabelecidas para esta biorregião (*e.g. Burmeisterella braziliensis*), há as que geram dúvidas sobre sua veracidade, principalmente pela falta de informações e características ímpares que as diferenciam das demais (*e.g. Burmeisteria oiara*).

Não obstante, juntamente aos problemas sistemáticos apresentados, há poucos estudos referentes à filogenia, visto que não são facilmente encontrados trabalhos com esta temática para a família na literatura. Apenas o trabalho de Congreve & Lieberman (2008) pode ser citado, enquanto outros, como Carbonaro (2017), abordam outras famílias (*e.g. Calmoniidae*). No que tange ao período de interesse, a situação é ainda mais complicada, uma vez que Congreve & Lieberman (2008) abordam as espécies dos períodos Ordoviciano e Siluriano, com nenhum outro trabalho focado no Devoniano.

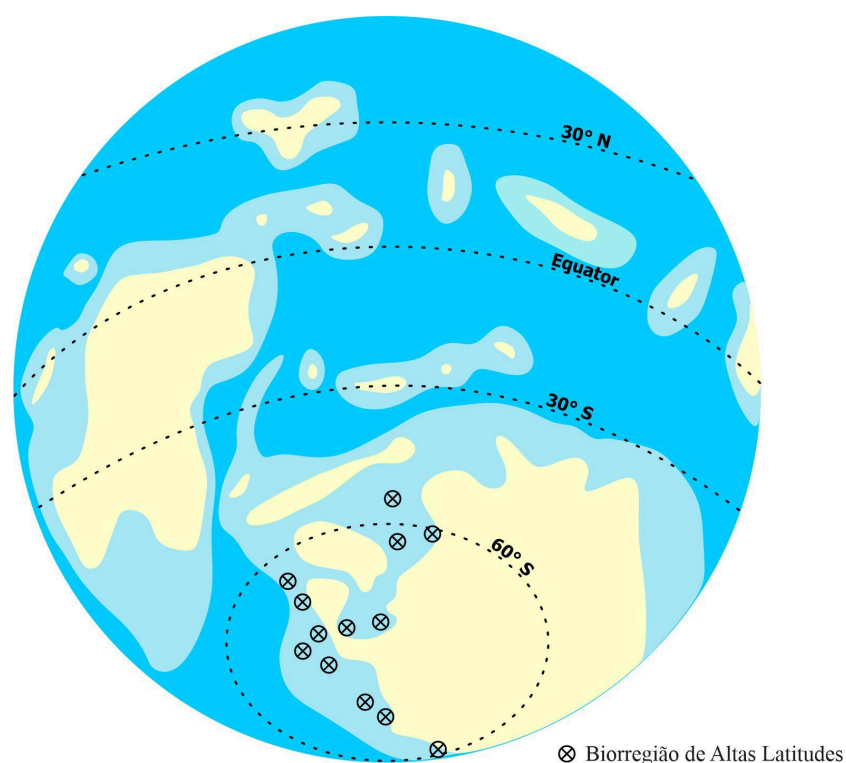
Portanto, apesar de bastante abordada na literatura, a família Homalonotidae necessita de novos detalhamentos e aprimoramentos, sobretudo no que diz respeito à filogenia, dado à imprecisão classificatória de algumas de suas espécies e carência de dados filogenéticos. Estas questões podem dificultar futuros trabalhos que busquem tratar de reconstruções paleoambientais, paleoecológicas e paleobiogeográficas relacionadas à essa família.

A. Biorregiões de Altas Latitudes (60°-90° S)

Caracterizada por um alto grau de endemismo sobretudo de macroinvertebrados marinhos, como braquiópodes e trilobitas (Penn-Clarke &

Harper, 2021), a Biorregião de Alta Latitude (figura C) teve sua primeira definição, “Flabellite Lands”, dada por Schwarz (1905, 1906) devido a fauna de *Leptocoelia flabellites* presente em suas rochas devonianas. Ao notar que os trilobitas da Bacia do Paraná (Brasil) eram semelhantes às das Ilhas Falklands/Malvinas e da África do Sul, Clarke (1913) utilizou a denominação “Fauna Austral” para diferenciá-la da fauna boreal típica do hemisfério Norte e a redefiniu como Falklandia em 1919. Richter e Richter (1942), a fim de designarem o provincialismo e o alto grau de endemismo das faunas de trilobitas de localidades distintas do hemisfério Sul (Bolívia, Brasil, África do Sul e Ilhas Falklands/Malvinas), cunharam o termo Malvinocáfrico para esta província. Após a definição de Kauffman (1973), Boucot (1975) indicou que a designação correta passa a ser Reino Malvinocáfrico, visto que a definição de reino é superior a definição de província. Eldredge e Ormiston (1979) determinaram que o reino, chamado por eles de “Domínio Malvinocáfrico”, engloba as províncias Andina, Brasileira e a Malvino-Sul-Africana.

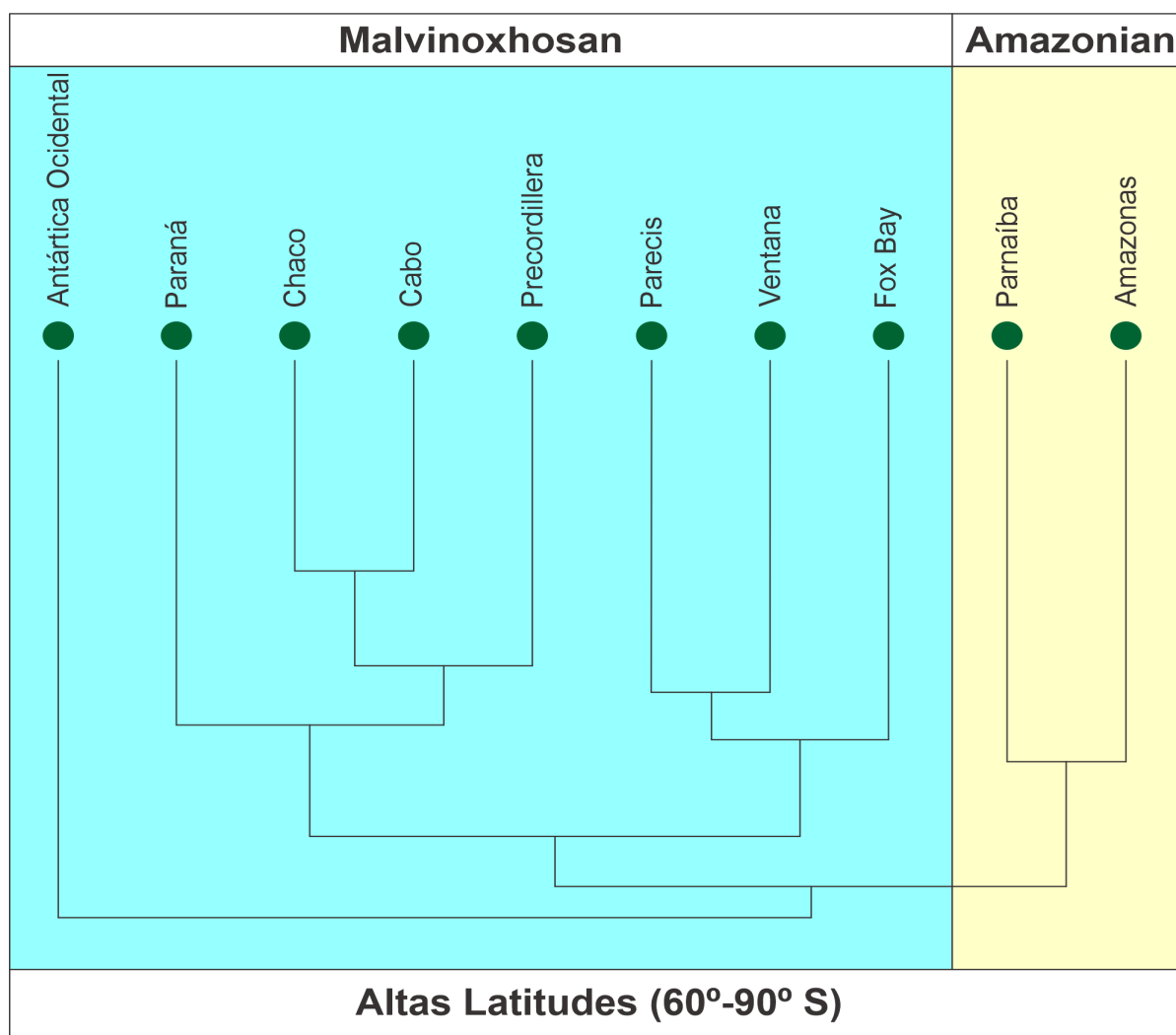
Figura C - Localidades da Biorregião de Altas Latitudes no Devoniano do Gondwana, com representantes da família Homalonotidae. Modificado de Penn-Clarke & Harper (2021).



Baseados na fauna de braquiópodes, Penn-Clarke & Harper (2021) apresentaram uma nova configuração para o Oeste do Gondwana, com duas principais biorregiões, a de Latitudes Temperadas (30°-60° S) e a de Altas Latitudes

(60°-90° S). Esta última consiste em duas áreas paleobiogeográficas de segunda ordem, conhecidas como Amazonian (50°-70° S) e Malvinoxhosan (70°-90° S), como mostra a figura D. O uso do termo Malvinoxhosan ao invés de Malvinocáfrico foi definido pelos autores com a finalidade de eliminar o sentido conotativo que esse termo possui e, homenagear o povo Xhosa, que habita as terras africanas que davam a biorregião o nome “cáfrico”.

Figura D - Biorregião de Altas Latitudes e suas subdivisões. Modificado de Penn-Clarke & Harper (2021).



B. Objetivos Gerais

Para incrementar o conhecimento sobre a família Homalonotidae durante o per odo Devoniano em biorregi es de altas latitudes, esta disserta  o visa contribuir para a amplia  o dos conhecimentos acerca das rela  es taxon micas e

filogenéticas entre os trilobitas dessa família. O objetivo é validar as espécies descritas para essas biorregiões no Devoniano, por meio de uma análise detalhada e rigorosa.

No intuito de concretizar esses objetivos, será essencial:

- a) Analisar dados sistemáticos das espécies de homalonotídeos do Devoniano, com base na literatura existente à respeito, a fim de apontar possíveis problemas relacionados à descrição das espécies e, quando existentes, sugerir reclassificação e sinonimização das espécies;
- b) Realizar análises filogenéticas das espécies, tendo em consideração seus caracteres morfológicos distintivos e assim, analisar as relações filogenéticas dos táxons da família dentro da biorregião no período Devoniano.

C. Material e Métodos

Análises Sistemáticas

Para a realização do proposto no Capítulo 1, foram analisados 45 espécimes de doze espécies pertencentes à família Homalonotidae, apresentados a seguir com as instituições dos acervos de deposição e respectivos números de tombo (tabela A). As localidades de ocorrência e respectivas unidades geológicas das espécies podem ser observadas na tabela B.

Tabela A - Espécies da família Homalonotidae, com número de espécimes analisados, suas autorias, acervo de localização e número de tomo.

Espécie	Espécimes	Autor	Coleção Científica	Número de Tombo
<i>Burmeisteria oiara</i>	1	Hartt & Rathbun, 1875	Museu do Estado de Nova Iorque	NYSM 4494
<i>Burmeisteria accraensis</i>	4	Saul, 1967	Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard	MCZ 7622; 7623; 7623-2; 7623-5
<i>Burmeisteria antarcticus</i>	3	Saul, 1965	Museu de Paleontologia da Universidade da Califórnia, Berkeley	UCPM 14690; 14691; 14692
<i>Burmeisteria fontinalis</i>	1	Reed, 1925	Museu Sedgewick, Cambridge	SMC A-3069
<i>Burmeisteria herschelii</i>	9	Murchison, 1832	Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista, Botucatu	DZP 3390; 2247b; 17330
			Divisão de Geologia e Mineralogia da ANM, Rio de Janeiro	DGM 57; 63
			Museu Americano de História Natural	AMNH 51003
			Centro de Investigações Paleobiológicas da Universidade Nacional de Córdoba, Argentina	CEGH-UNC 12752; 12753; 12754; 24253; 24260
<i>Burmeisteria notica</i>	8	Clarke, 1913	Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo	DZP 3360a; 3367a
			Divisão de Geologia e Mineralogia da ANM, Rio de Janeiro	DGM 55-I; 5005-I
			Fundação Museu do Homem Americano, São Raimundo Nonato, Piauí	FUMDHAM 169045; 169056; 197602
<i>Burmeisteria clarkei</i>	2	Kozlowski, 1923	-----	-----
<i>Burmeisterella braziliensis</i>	1	Carvalho, 2005	Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro	MN 77588-I
<i>Digonus derbyi</i>	1	Clarke, 1890	Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro	MN 3370-I

Espécie	Espécimes	Autor	Coleção Científica	Número de Tombo
<i>Dipleura dekayi</i>	1	Green, 1832	Museu do Centro de Paleontologia de Invertebrados de Cincinnati	CMCIP 77138
<i>Dipleura kayseri</i>	2	Thomas, 1905	-----	-----
<i>Dipleura boliviensis</i>	11	Wolfart, 1968	-----	-----

Tabela B - Unidades geológicas e localidades de ocorrência das espécies.

Táxons	Unidade Geológica	Localidade
<i>Burmeisteria herschelii</i>	Fm. Gamoneda	Bolívia
	Fm. Talacasto	Argentina
	Fm. Tra-Tra	África do Sul
	Fm. Voorstehoek	
	Fm. Gydo	
	Fm. Gamka	
	Fm. Ponta Grossa	Brasil
	Fm. Cordobés	Uruguai
	Fm. Fox Bay	Ilhas Falklands/Malvinas
<i>Burmeisteria accraensis</i>	Série Accra	Ghana
<i>Burmeisteria antarcticus</i>	Fm. Horlick	Antártica
<i>Burmeisteria oiara</i>	Fm. Ererê	Brasil
<i>Burmeisteria notica</i>	Fm. Belén	Bolívia
	Fm. Catavi	
	Fm. Pimenteira	Brasil
	Fm. Ponta Grossa	
	Fm. Voorstehoek	África do Sul
	Fm. Gydo	
	Fm. Talacasto	
<i>Burmeisteria fontinalis</i>	Grupo Bokkeveld	África do Sul
<i>Burmeisteria clarkei</i>	Fm. Icla	Bolívia
<i>Burmeisterella braziliensis</i>	Fm. Ponta Grossa	Brasil
<i>Digonus derbyi</i>	Fm. Maecuru	Brasil
<i>Dipleura dekayi</i>	Fm. Talacasto	Argentina
<i>Dipleura kayseri</i>	Formações Huamampampa e Sica-Sica	Bolívia
<i>Dipleura boliviensis</i>	Fm. Sica-Sica	Bolívia

Os espécimes e suas descrições diagnósticas encontram-se em literaturas sobre o assunto (e.g. Hartt; Rathbun, 1875; Clarke, 1913; Saul, 1965; 1967; Carvalho, 1995; Simões; Leme; Soares, 2009; Carvalho; Ponciano, 2015), disponíveis em periódicos online, livros e repositórios de instituições, como Elsevier, Springer, Biodiversity Heritage Library, BioONE, JSTOR e diversas universidades brasileiras e estrangeiras. Parte das bibliografias estudadas está disponibilizada na coleção digital do Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA), da UNESP - Câmpus de Bauru, ao qual o trabalho está vinculado. A leitura do material possibilitou levantar as principais características descritivas de cada uma das espécies, relacionadas às três partes que compõem o exoesqueleto dos trilobitas (céfalo, tórax e pigídio), o que propiciou assimilações e distinções entre elas, bem como uma compreensão da proximidade apresentada por algumas, com base em suas morfologias.

Análise Filogenética

A análise filogenética, envolveu a utilização de 37 táxons e 56 caracteres morfológicos, que viabilizaram a confecção de uma matriz táxon-caracter, apresentada no Anexo III do Capítulo 2. A montagem dessa matriz deu-se através do programa ASADO ver. 1.61 (Nixon, 2002), uma atualização do Winclada, que possibilita também a verificação de caracteres problemáticos. Todos os caracteres foram considerados sem peso e os multi-estado foram considerados sem ordenação, visto que não haveria critério óbvio para assim classificá-los. Pronta a matriz, ela foi exportada como arquivos de formato .ss, compatível com o programa TNT 1.6 (Goloboff; Morales, 2023), no qual foi realizada a análise da filogenia, com base nas análises de parcimônias. A escolha deste programa para a análise deve-se aos métodos que ele oferece, os quais facilitam significativamente o processo analítico (Goloboff; Farris; Nixon, 2008) e, por implementar diversos critérios para análise por parcimônia.

A hipótese apresentada no segundo capítulo do presente trabalho foi executada com a submissão de dados à análises de parcimônia pelo método de busca tradicional por meio do algoritmo TBR (*Tree Bisection Reconnection*). Neste método, as análises começaram com uma árvore de Wagner, com um máximo de 20000 árvores na memória, 1000 replicações, adição randômica de táxons (*random*

seed 0) e 10 árvores salvas por replicação. Outras estratégias de busca não foram utilizadas, uma vez que os resultados obtidos foram considerados satisfatórios.

Terminais

Foram selecionados 37 táxons, dentre os quais *Kozlowskiaspis subseciva*, *Kozlowskiaspis superna* e *Dalmanitoides drevermanni* foram escolhidos como grupo externo por pertencerem à família Calmoniidae e Dalmanitidae, respectivamente. *Burmeisterella braziliensis*, *Burmeisteria fontinalis*, *Burmeisteria herschellii*, *Burmeisteria notica*, *Burmeisteria antarcticus*, *Burmeisteria accraensis*, *Burmeisteria oiara*, *Burmeisteria clarkei*, *Digonus derbyi*, *Dipleura boliviensis*, *Dipleura dekayi* e *Dipleura kayseri* são as 12 espécies analisadas que representam a família Homalonotidae na Biorregião de Altas Latitudes, durante o Devoniano.

Os outros 22 táxons, mesmo não pertencendo ao período ou a biorregião, foram incluídos para que as relações entre as espécies de interesse pudessem ser testadas de forma mais fidedigna. *Trimerus kinglakensis*, *Trimerus jelli*, *Wenndorfia expansa*, *Wenndorfia lilydalensis*, *Digonus wenndorfi* e *Digonus zeehanensis* representam os táxons devonianos pertencentes a família, mas não integrantes da biorregião, pertencendo as regiões das atuais Austrália e Nova Zelândia (Sandford, 2005). Os táxons restantes que completam a matriz foram escolhidos por pertencerem à família Homalonotidae e possuírem características semelhantes às espécies foco. Com exceção de *Trimerus lineares*, estes táxons foram retirados do trabalho de filogenia de Congreve & Lieberman (2008).

Caracteres morfológicos

Dos 56 caracteres aqui utilizados, 22 foram retirados de Congreve e Lieberman (2008) e os demais foram propostos pelo autor do presente trabalho (caracteres 1, 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 21, 22, 23, 24, 26, 27, 28, 30, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55), com base nas características morfológicas do exoesqueleto dos trilobitas, apresentadas na diagnose das espécies do Capítulo 1 (figura E).

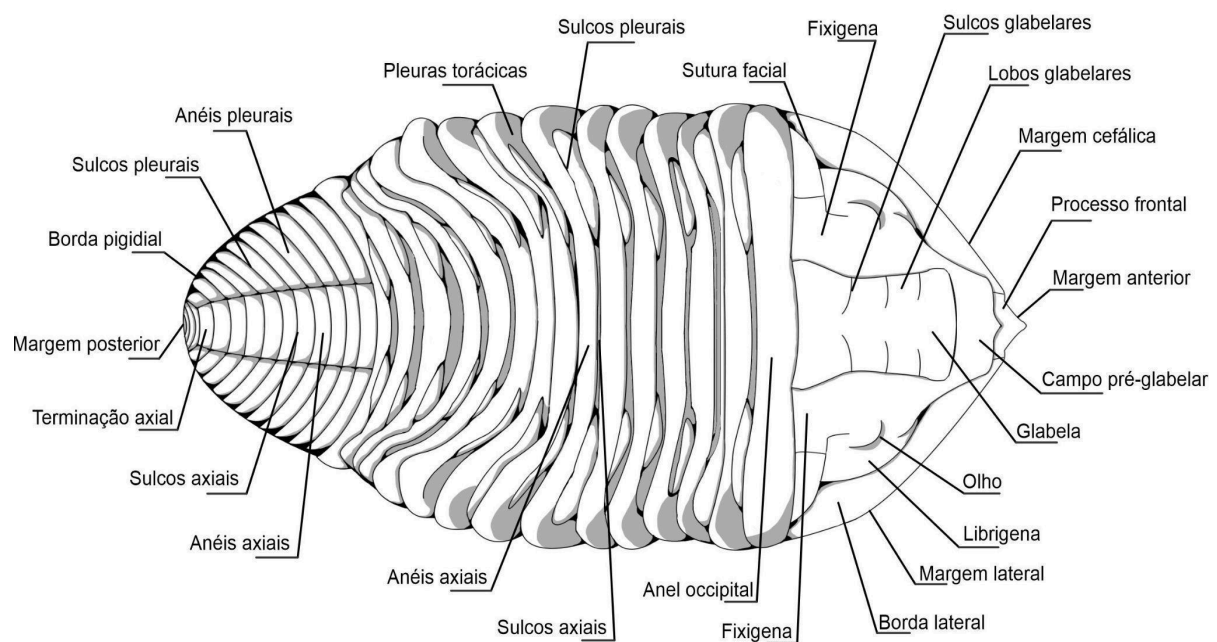
Os caracteres de 0 a 32 e 38 estão relacionados à região cefálica; o intervalo do 33 ao 35 e o 38, ao tórax; o caracter 37 e o intervalo do 39 ao 55, ao pigídio. A lista de caracteres utilizados e seus possíveis estados é apresentada no Anexo II (*Appendix II*) deste trabalho. Com exceção do caracter 10, relacionado à sutura

rostral, os demais caracteres estão relacionados à porção dorsal do exoesqueleto dos trilobitas.

Alguns dos caracteres de Congreve & Lieberman (2008) tiveram seus estados alterados, com a adição e/ou remoção de valores (e.g. caracter 0 - relacionado ao contorno cefálico - com adição do estado 3 e modificação do estado 0). Nem todos os caracteres destes autores foram utilizados, sobretudo por envolverem aspectos que podem ser considerados de difícil comparação entre as espécies.

Os caracteres 6, 7, 8, 52, 53, relacionados a razões entre dimensões da região cefálica (céfalo e glabela) e pigidial (pigídio e seu eixo), tiveram suas medidas aferidas por meio do programa ImageJ 1.54d, o qual permite padronizar escalas para medição.

Figura E - Diagrama ilustrando as principais partes do exoesqueleto de um trilobita, em vista dorsal. Figura pelo autor.



Resultados

Os resultados obtidos contemplaram o que foi proposto nos objetivos e encontram-se distribuídos nos capítulos seguintes:

Capítulo 1: “*Homalonotidae Family (Trilobite) from Devonian of High-Latitudes Bioregion: species and systematic issues*” - apresentou as espécies consideradas válidas para a família Homalonotidae no Devoniano da Biorregião de

Altas Latitudes. O levantamento destas espécies e de suas características diagnósticas possibilitou o entendimento sobre quais delas apresentam-se como bem estabelecidas (e.g. *Burmeisteria herschelii*) e quais podem ser consideradas de caráter dúbio, devido a alta semelhança com outros táxons ou também, a insuficiência de características que permitem às distinguir como espécies válidas (e.g. *Burmeisteria accraensis* e *Burmeisteria oiara*).

Pôde-se perceber que as dúvidas existentes perante a classificação dos táxons deve-se sobretudo ao fato que, para as descrições originais, os autores não consideraram fatores tidos hoje como essenciais. Dentre eles podem ser citados: os relacionados a processos diagenéticos que podem alterar fisicamente a morfologia dos trilobitas, ao ocasionarem achatamentos e estiramentos do exoesqueleto como um todo ou de partes em específico (e.g. glabela e céfalo); os desgastes por abrasão com sedimentos da zona tafonomicamente ativa (Soares; Simões; Leme, 2008). Observou-se também que, em alguns casos, os autores não realizaram comparações com espécies já estabelecidas, como é o caso de *Burmeisteria accraensis* Saul, 1967, o qual, segundo Carvalho (1995), não foi comparada à táxons já descritos na América do Sul.

Os resultados obtidos deixam claro a necessidade de revisões sistemáticas, juntamente com análises filogenéticas, para que os táxons possam ser classificados de maneira mais coerente, podendo ser validados como espécies únicas ou definidos como sinônimos de outras já existentes. As discussões e conclusões relacionadas à sistemática foram abordadas no Capítulo 1 desta dissertação.

Capítulo 2: “*Homalonotidae no Devoniano (Trilobita: Phacopida): Desvendando as relações filogenéticas da família na biorregião de Altas Latitudes*” - a análise filogenética baseada na matriz taxon-character resultou em 12 árvores mais parcimoniosas (MPT), com 238 passos realizados pela busca heurística, índice de consistência (CI) igual a 31, índice de retenção (RI) de 60 e com quatro principais topologias, representadas na figura 2.5. Elas estão representadas por uma árvore de consenso estrito, com 246 passos, CI = 30 e RI = 58, apresentada na figura 2.6. A árvore de consenso possibilitou interpretar as sinapomorfias e autapomorfias que sustentam os clados e ramos de cada nó, as quais são baseadas nas características morfológicas observadas no primeiro capítulo deste trabalho.

Pôde-se assim notar que a família Homalonotidae possui uma relação filogenética bem estabelecida, com a maioria de seus táxons ocupando posições

bem definidas nas árvores filogenéticas. Sua elevada estabilidade pode ser responsável pela grande quantidade de homoplasias apresentadas pelas espécies analisadas.

Apesar da estabilidade, algumas situações precisam ser tratadas com devida atenção, como é o caso do gênero *Burmeisteria*. Embora este gênero se apresentou como um clado fortemente sustentado pelas sinapomorfias não ambíguas, há espécies suas que não se apresentam de forma totalmente estabilizada nas árvores, as chamadas *wild cards*, que ora estão relacionadas a um táxon, ora a outro (vide *Burmeisteria antarcticus*, figura 2.5). Além disso, na árvore de consenso o gênero apresentou uma politomia entre suas espécies, com exceção de *Burmeisteria fontinalis*.

Observou-se também a existência de táxons cujas análises filogenéticas indicaram a necessidade de reclassificação, uma vez que há clados constituídos por representantes de gêneros distintos. Isto ocorre com *Burmeisteria clarkei* e *Dipleura boliviensis*, que passam a ser designadas como *Digonus clarkei* e *Trimerus boliviensis*, respectivamente, devido às suas associações com espécies destes gêneros.

Com a finalidade de testar possibilidades, uma nova análise foi realizada, com a remoção das espécies que apresentaram instabilidades na primeira análise filogenética (*Burmeisteria oiara*, *Burmeisteria accraensis*, *Burmeisteria antarcticus* e *Dipleura kayseri*). A principal mudança observada nesta nova análise foi a ausência da politomia de *Burmeisteria* na árvore de consenso. No que diz respeito às espécies que foram reclassificadas, seus posicionamentos foram mantidos nesta nova análise, o que corrobora com as propostas de nomenclatura apresentadas.

No entanto, a remoção de táxons para análises filogenéticas não é recomendada, pois essas espécies não deixaram de existir. Ao invés disso, elas necessitam de novas descrições e/ou nomenclaturas sob a perspectiva da filogenia. Portanto, para solucionar eventuais problemas, como as politomias, é indicado não apenas esta revisão dos táxons, como também a inserção de novas espécies e caracteres para que sejam minimizados problemas como os *missing data*. As discussões e conclusões relacionadas às análises filogenéticas foram abordadas no Capítulo 2 desta dissertação.

Capítulo 1

Homalonotidae Family (Trilobite) from Devonian of High-Latitudes Bioregion: species and systematic issues

HENRIQUE B. MARTINS¹, RENATO P. GHILARDI^{1,2}

¹Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Faculdade de Ciências, Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Núcleo Res. Pres. Geisel, Bauru, SP, Brasil.

²Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Faculdade de Ciências, Departamento de Biologia, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Núcleo Res. Pres. Geisel, Bauru, SP, Brasil.

Artigo elaborado segundo a norma da revista
Historical Biology (ISSN 0891-2963).

ABSTRACT

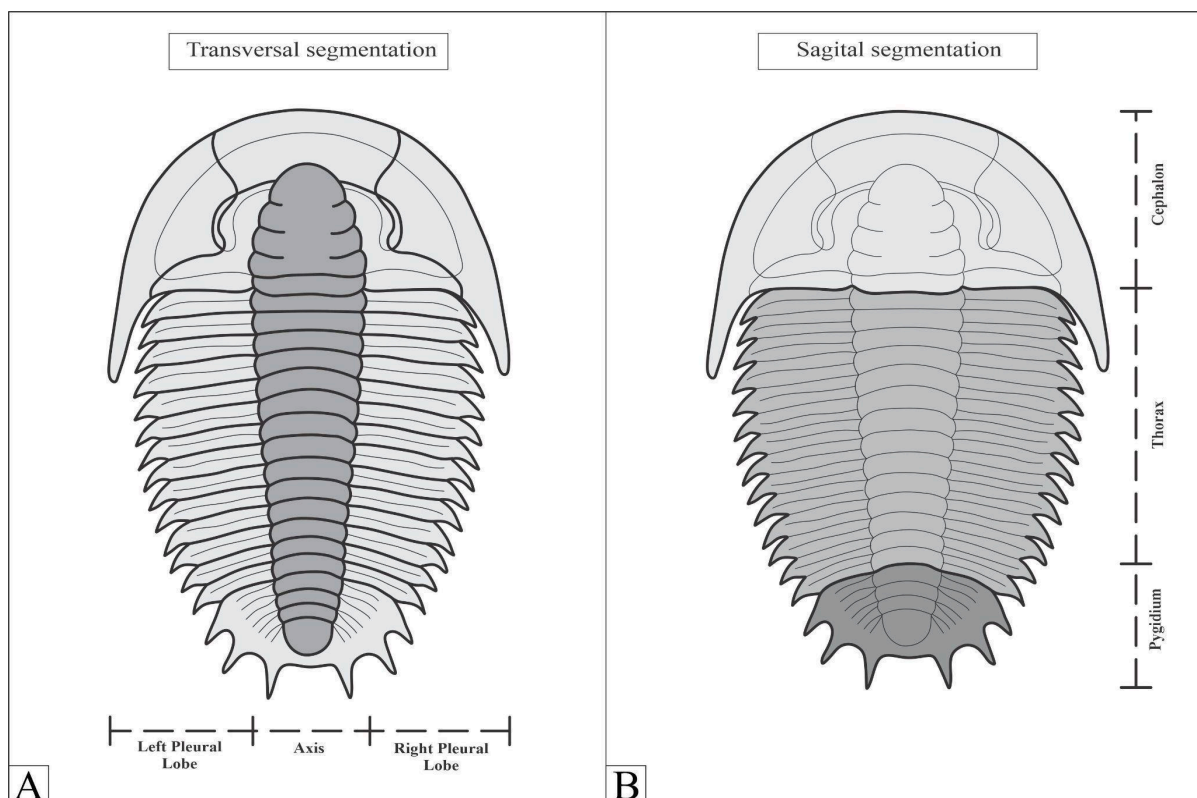
Issues concerning species classification are prevalent in paleontology. The family Homalonotidae (Phacopida; Trilobites) from the Devonian period in the High-Latitudes Bioregion exemplifies this challenge, as out of its 22 species described since the 19th century, only twelve are currently recognized as valid. This discrepancy largely stems from poorly defined diagnoses, inadequate species comparisons, and outdated concepts. To address these issues and propose solutions, this study conducted a comprehensive bibliographic survey. The survey identified 12 species of Homalonotidae belonging to the genera *Burmeisteria*, *Burmeisterella*, *Digonus*, and *Dipleura*. Analysis revealed instances of high similarity between some species (e.g., *Burmeisteria accraensis* and *Burmeisteria notica*), while others lacked distinct diagnostic features (e.g., *Burmeisteria oiara*). Consequently, new analyses and classifications were suggested based on specific case considerations and the application of contemporary concepts such as taphotaxon.

Key words: Homalonotidae trilobites, Gondwana, Devonian, paleontological systematics.

1.1. Introduction

Trilobita Walch, 1771 is used to define an extinct class of marine arthropods belonging to the subphylum Trilobitomorpha Størmer, 1944. The class name is derived from the transverse trilobation (tr.) displayed by the organisms (Størmer, 1944; Ruppert; Barnes, 1994), with a central axis and lateral pleural areas on both sides (figure 1.1-A). There is also a triple segmentation in the sagittal direction (sag.), represented by the cephalon, thorax and pygidium (figure 1.1-B). According to Carvalho (1995), the taxon had its maximum chronostratigraphic distribution between the Cambrian and Ordovician, being widely distributed in the Paleozoic seas. Notwithstanding it went extinct in the Permian, analysis of the group allows us to infer the way of life, morphological and behavioral characteristics and evolution of these taxa (Carvalho, 1995).

Figure 1.1 - Schematic representations of the sagittal and transverse divisions of trilobites. Figure by the authors.



Defined by Penn-Clarke & Harper (2021), the High-Latitudes Bioregion (60°-90° S) encompasses two second-order bioregions: the Amazonian, restricted to 50°-60° S, and the Malvinoxhosan, located at paleolatitudes above 60°-70° S, along with

their respective subdivisions (figure 1.2). According to the authors, the High-Latitudes are characterized by a high degree of endemism in marine macroinvertebrates, particularly brachiopods and trilobites.

According to Boucot (1985), important groups of trilobites disappeared in the transition from the Silurian to the Devonian period, such as Raphiophoridae Angelin, 1854 and Illanidae Hawle & Corda, 1847, with the rise of the orders Phacopida Hawle & Corda, 1847 and Proetida Salter, 1864.

During Devonian, the Phacopida order was represented by the families Homalonotidae Chapman, 1890, Dalmanitidae Vogdes, 1890 and Calmoniidae Delo, 1935, the former being the focus of this work. Among the four subfamilies that compose Homalonotidae, species studied here are from Homalonotinae subfamily and from genera *Burmeisteria* Salter, 1865; *Digonus* Gürich, 1909; *Dipleura* Green, 1832 and; *Burmeisterella* Reed, 1918 (Harrington *et al.*, 1959; Carvalho, 1995).

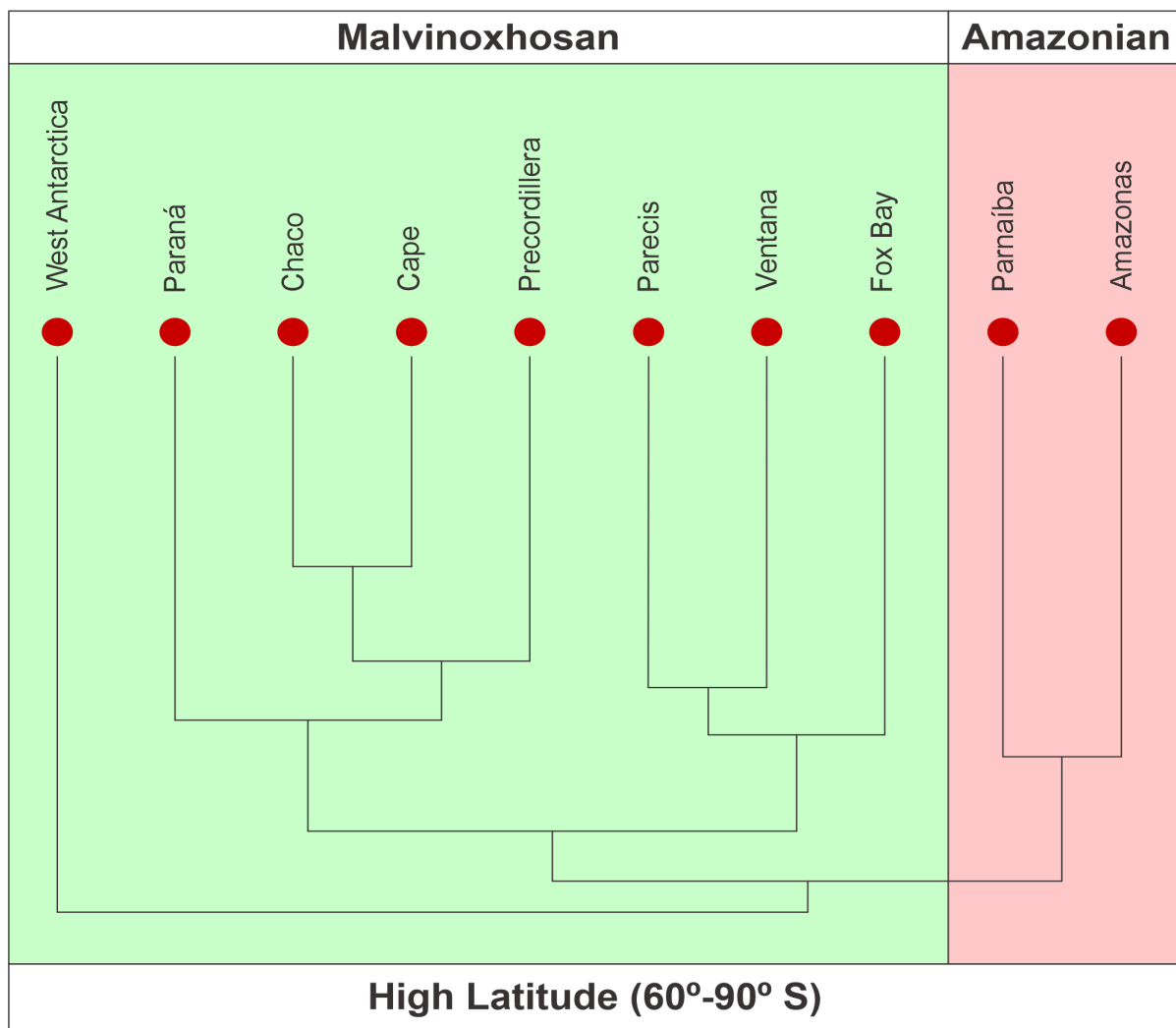
Descriptions of this family in the High-Latitudes Bioregion started with Hartt & Rathbun (1875), which defined *Burmeisteria oiara* for specimens from Ererê Formation, Amazon Basin, state of Pará, Brazil and, over the years, several species and occurrences of the family have been described in basins throughout the bioregion (Clarke, 1890; 1913; Thomas, 1905; Kozłowski, 1923; Reed, 1925; Méndez-Alzola, 1938; Saul, 1965, 1967; Cooper, 1982; Pek; Vaněk, 1991; Carvalho, 1995, 2005; Simões; Leme; Soares, 2009; Rustán; Waisfeld; Vaccari, 2020). Nonetheless, due to the limitations of the fossil record, the designation of new species in paleontology is based on morphological characters that differentiate the organisms from each other and so, new species do not always have a strong diagnostic basis, which can lead to doubts about their classification. The survey of taxa and their diagnostic morphological characteristics showed that there are problems related to the systematic description of some of them, because although there are well-established species, there are those that cause doubts about their veracity, mainly due to the lack of information and characteristics that differentiate them from others, and in some cases are present similarities with existing species.

It should be noted that at the time the vast majority of species were described, concerns about taphonomic processes during fossilization and concepts such as taphotaxon (Lucas, 2001) did not exist, which may have led to classifications based on characteristics altered during diagenesis (see Soares *et al.*, 2008). Another factor that may have influenced species designations is the lack of comparisons between

the “new specie” with taxa already established in other works and collections, so that individuals of the same species may have been classified as different species (Carvalho, 1995; *Burmeisteria notica* and *Burmeisteria accraensis*).

Hence, the aim of this study is to gather information on the species of the Homalonotidae family described for the High-Latitudes Bioregion and to point out possible problems related to their diagnoses, in order to propose probable solutions that will contribute to the correct designation of the taxa presented. It is hoped, therefore, that this work can contribute to studies that will investigate the species mentioned here, especially those of a taxonomic nature.

Figure 1.2 - High-Latitudes Bioregion and its subdivisions. Modified from Penn-Clarke & Harper (2021).



1.2. Material and Methods

Twelve taxa of trilobites from the Homalonotidae family were analyzed: *Burmeisteria oiara* Hartt & Rathbun, 1875; *Burmeisteria accraensis* Saul, 1967; *Burmeisteria antarcticus* Saul, 1965; *Burmeisteria fontinalis* Reed, 1925; *Burmeisteria herschellii* Murchison, 1839; *Burmeisteria notica* Clarke, 1913; *Burmeisteria clarkei* Kozlowski, 1923; *Burmeisterella braziliensis* Carvalho, 2005; *Digonus derbyi* Clarke, 1890; *Dipleura dekayi* Green, 1832; *Dipleura boliviensis* Wolfart, 1968 and; *Dipleura kayseri* Thomas, 1905. Taxa occurrence in the High-Latitudes Bioregions can be seen in Appendix I.

The literature used is available in the digital collections of institutions and online journals such as Elsevier, Springer, Biodiversity Heritage Library and BioONE. Materials not available online were requested and acquired through the Bibliographic Commutation System of the Universidade Estadual Paulista Library (COMUT - UNESP). It is worth mentioning that some of the materials here consulted are available in the digital collection of the Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA) at UNESP - Bauru - SP.

The taxa analyzed are held in the collections of various institutions: Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ); Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM); Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista - Campus de Botucatu (DZP-UNESP); Divisão de Geologia e Mineralogia da Agência Nacional de Mineração (DGM/ANM); National Museum of Victoria (NMV); New York State Museum (NYSM).; Museum of Comparative Zoology - Harvard (MCZ); Sedgewick Museum of Earth Science - Cambridge (SMC); University of California Museum of Paleontology, Berkeley (UCPM); Natural History Museum - London (NHM); Centro de Investigaciones Paleobiológicas de la Universidad Nacional de Córdoba (CEGH-UNC). Some of them can be seen in figure 1.3.

1.3. Paleontological Systematics

Class TRILOBITA Walch, 1771

Order PHACOPIIDA Salter, 1864

Suborder CALYMENINA Swinnerton, 1915

Family HOMALONOTIDAE Chapman, 1890

Subfamily HOMALONOTINAE Chapman, 1890

Genus *Burmeisteria* Salter, 1865

Burmeisteria herschelii (Murchison, 1839)

Homalonotus herschelii Murchison, 1839

Homalonotus herschelii Salter, 1856

Homalonotus (Burmeisteria) herschelii Salter, 1865

Homalonotus perarmatus Frech, 1897

Homalonotus herschelii Lake, 1904

Homalonotus quernus Lake, 1904

Homalonotus colossus Lake, 1904

Homalonotus herschelii Schwarz, 1906

Homalonotus herschelii Murchison Salter var? Schwarz, 1906

Homalonotus horridus Schwarz, 1906

Homalonotus agrestis Schwarz, 1906

Homalonotus hippocampus Schwarz, 1906

Homalonotus lex Schwarz, 1906

Homalonotus herscheli Clarke, 1913

Homalonotus (Burmeisteria) herschelii Reed, 1925

Homalonotus (Burmeisteria) herschelii var. *rectisuturalis* Reed, 1925

Homalonotus (Burmeisteria) herschelii var. *colossus* Reed, 1925

Homalonotus (Burmeisteria) herschelii var. *fusiformis* Reed, 1925

Homalonotus (Burmeisteria) herschelii var. *grahami* Reed, 1925

Homalonotus (Burmeisteria) herschelii var. *bituberculata* Reed, 1925

Homalonotus (Burmeisteria) herschelii var. *perarmata* Reed, 1925

Homalonotus (Burmeisteria) quernus Reed, 1925

Homalonotus (Burmeisteria?) hippocampus Reed, 1925

Homalonotus (Burmeisteria) sp. Reed, 1925

Burmeisteria hippocampus Sdzuy, 1957

Burmeisteria herschelii Saul, 1965

Burmeisteria herschelii Braniša, 1965

Burmeisteria cf. *herschelii* Braniša, 1965

Burmeisteria (Burmeisteria?) sp. Wolfart, 1968

Burmeisteria verrucosa Pek & Vaněk, 1991

Burmeisteria herschelii Soares *et al.*, 2008

Burmeisteria herscheli Simões *et al.*, 2009

Burmeisteria herschelii Rustán *et al.*, 2020

Type species: *Homalonotus herschelii*, Emsian, Gydo Formation, Bokkeveld Group, South Africa, by the original designation (Murchison, 1839).

Type material: Paratypes, AMNH 51003; CEGH-UNC n° 12754, 24253 and 24260; DGM n° 57 and 63; DZP n° 3390, 2247b and 17330.

Revised diagnosis: subtriangular cephalon, with a trapezoid-shaped glabella, with broad (exasagittal), weakly defined glabellar furrows. Triangular-shaped genae, curved downwards and with small eyes situated at their highest point. The occipital ring has a deep furrow. Pygidium with a triangular outline and elongated shape (sagittal), with up to 16-17 axial rings. Presence of granules distributed irregularly over the entire surface, with a tendency to become aligned longitudinally on the thorax and pygidium (Carvalho, 2006; Soares, 2007; Rustán; Waisfeld; Vaccari, 2020).

Stratigraphic and geographic distribution: Talacasto Formation, Argentina; Gamoneda Formation, Bolivia; Ponta Grossa Formation, Brazil; Fox Bay Formation, Falkland/Malvinas Islands; Tra-Tra, Voorstehoek, Gydo and Gamka formations, South Africa; Cordobés Formation, Uruguay.

Range: Lochkovian-Eifelian

Burmeisteria oiara (Hartt & Rathbun, 1875)

Homalonotus oiara Hartt & Rathbun, 1875

Homalonotus oiara Clarke, 1890

Burmeisteria oiara Carvalho & Ponciano, 2015

Type species: *Homalonotus oiara*, internal mold of a cephalic fragment, by original designation Hartt and Rathbun, 1875, Emsian, Ererê Formation, Amazon Basin, Brazil.

Type material: Holotype, internal mold of a cephalic fragment, NYSM 4494.

Revised diagnosis: urceolate glabella, strongly curved at the lateral margins, with a non-lobed surface and no granules (Hartt; Rathbun, 1875; Clarke, 1890; Carvalho; Ponciano, 2015b).

Stratigraphic and geographic distribution: Ererê Formation, Amazon Basin, Brazil.

Range: Emsian.

Burmeisteria notica (Clarke, 1913)

Homalonotus noticus Clarke, 1913

Homalonotus sp. Kozłowski, 1913

Homalonotus cf. *noticus* Kozłowski, 1923

?*Homalonotus* (*Burmeisteria*) *herschelii* var. *rectisuturalis* Reed, 1925

Homalonotus (*Digonus*) *noticus* var. *africana* Reed, 1925

Digonus noticus Sdzuy, 1957

Digonus noticus Ahlfeld and Braniša, 1960

Digonus cf. *noticus* Braniša, 1965

Burmeisteria (*Digonus*) *noticus* Saul, 1967

Burmeisteria (*Digonus*) cf. *noticus* Wolfart, 1968

Burmeisteria (*Burmeisteria*) *notica* Castro, 1968

Burmeisteria notica Cooper, 1982

Digonus noticus (Clarke) Melo, 1985

Burmeisteria notica (Clarke) Carvalho, 1995

Burmeisteria noticus Sandford, 2005

Digonus noticus Soares *et al.*, 2008

Digonus noticus Simões *et al.*, 2009

Burmeisteria noticus Simões *et al.*, 2009

Burmeisteria notica Rustán *et al.*, 2020

Type species: *Homalonotus noticus* Clarke, 1913, Pragian, Ponta Grossa Formation, Paraná Basin, Brazil.

Type material: Lectotype, complete articulated internal mold, DGM 55-I (Carvalho, 1995). Paralectotypes, DGM-DNPM n° 56-1, 57-1, 581, 59-1, 60-1, 61-62-1, 63-1, 64-1 and 65-1; DGM-DNPM n° 5005-1, 5006-1, 5007-1, 5013-1 and 5014-1.

Revised diagnosis: cephalon wider (tr.) than longer (sag.), with obtusely rounded genal angles. Glabella subtrapezoidal to urceolate, with indistinct to absent furrows. Eye lobes are mammiform, well marked and very small. Thorax elongated (sag.) and broad (tr.), with around 13 segments and clear but shallow dorsal furrows. It has a row of small longitudinal thoracic tubercles, adjacent to the axial furrows. Pygidium triangular in outline, strongly convex, apparently equilateral, with nine to 15 axial rings and seven to nine pairs of pygidial pleurae. Granules distributed over the entire surface of the pygidium. No spines or tubercles along the entire carapace (Clarke, 1913; Carvalho, 1995; Soares, 2007; Meira, 2016; Rustán; Waisfeld; Vaccari, 2020).

Stratigraphic and geographic distribution: Belén and Catavi formations, Bolivia; Ponta Grossa Formation, Paraná Basin and Pimenteira Formation, Parnaíba Basin, Brazil; Gydo and Voorstehoek formations, South Africa; Cordobés Formation, Uruguay.

Range: Lochkovian-Givetian.

Burmeisteria fontinalis (Reed, 1925)

Homalonotus (Digonus) fontinalis Reed, 1925

Burmeisteria fontinalis Cooper, 1982

Type species: *Homalonotus (Digonus) fontinalis*, Bokkeveld Group, Emsian, South Africa, by the original designation (Reed, 1925).

Type material: Holotype, complete specimen, SMC A-3069.

Revised diagnosis: cephalon with truncated anterior edge, excavated in the middle. Glabella weakly inflated, almost flattened, with indistinct lobation, sub-rectangular outline and tapering slightly in the anterior portion. Glabellar furrows directed strongly posteromedially and slightly convex anteromedially. Occipital furrow straight, narrow, of uniform depth and distinctly narrower than the occipital ring. Distinct posterior

border furrows and dorsally widened posterior borders. The cephalon has a granular surface. Thorax with 13 segments, broad axis and granular surface. Pygidium is strongly convex, subtrigonal in outline and with very well-developed trilobation. Pygidial axis with approximately 15 rings slightly wider than the furrows, quite wide anteriorly and tapering posteriorly into a rounded tip to leave a short postaxial area. Pleural areas of the pygidium sub-trigonal and ornamented with 14-15 pleural segments clearly elevated, reaching the pygidial margin and adorned with coarse granules (Reed, 1925; Cooper, 1982).

Stratigraphic and geographic distribution: Bokkeveld Group - South Africa.

Range: Emsian.

Burmeisteria antarcticus (Saul, 1965)

Burmeisteria (Digonus) antarcticus Saul, 1965

Type species: *Burmeisteria (Digonus) antarcticus*, Pragian, Horlick Formation, Antarctica, by the original designation (Saul, 1965).

Type material: Holotypes, cephalon (UCMP 1469) and two pygidia (UCMP 14690 and UCMP 14693), from University of California Museum of Paleontology database collection.

Revised diagnosis: Cephalon semicircular in outline, approximately twice wider than longer. Glabella urceolate, with posterior width (tr.) slightly exceeding its length (sag.) and posterior margin slightly indented. Pre-glabellar furrow wide (tr.) and shallow, while the pre-glabellar area is flattened and of almost uniform width (tr.). There are two types of pygidium described, both with a similar paraboloidal outline, but which differ in the quantity and appearance of the annular furrows, as one has between seven and nine very weak furrows, while the other has 12 well-defined shallow furrows. Small granules are abundantly present in portions of the glabella (Saul, 1965).

Stratigraphic and geographic distribution: Horlick Formation, Ohio Range Antarctica.

Range: Pragian.

Burmeisteria accraensis (Saul, 1967)*Burmeisteria (Digonus) accraensis* Saul, 1967

Type species: *Burmeisteria (Digonus) accraensis*, Emsian, Accraian Series, Ghana, by original designation (Saul, 1967).

Type material: Holotype, almost complete specimen, MCZ 7622 (Saul, 1967).

Revised diagnosis: Elongated body shape, tapering towards the back. Trilobation is practically indistinct, especially on the thorax and pygidium. Cephalon with a length (sag.) slightly less than twice its width (tr.) and semicircular to trapezoidal in shape. Glabella urceolate in adult individuals, wide and without lobation. Pre-glabellar furrow distinct, although wide and shallow, pre-glabellar area moderately wide and uniform in width. Posterior edge furrow is deep and very distinct, generally rectilinear in outline. Granules generally absent in the deepest parts of the furrows on the cephalic shield. Adult thorax with 13 flat axial segments and pleural extremities rounded. The granules are absent or scarce near the edges and ends of the thoracic segments. Pygidium slightly longer (sag.) than the cephalon and slightly wider than long, with a parabolic outline and pointed termination. Axis weakly terminated and triangular in shape, with seven to eight furrows, of which only the first (most anterior) is well marked and deep, while the others are visible, but without any relevant depth. Around seven pleural furrows of the pygidium are also visible, but without any relevant depth (Saul, 1967).

Stratigraphic and geographic distribution: Accraian Series, Ghana.

Range: Emsian.

Burmeisteria clarkei (Kozłowski, 1923)*Homalonotus clarkei* Kozłowski, 1923*Homalonotus clarkei* Saul, 1967*Digonus clarkei* Wolfart, 1968*Trimerus clarkei* Tomczykowa, 1975*Burmeisteria clarkei* Cooper, 1982*Dipleura clarkei* Wenndorf, 1990*Burmeisteria clarkei* Sandford, 2005

Burmeisteria clarkei Soares, 2007

Burmeisteria clarkei Simões *et al.*, 2009

Burmeisteria clarkei Carvalho & Ponciano, 2015

Burmeisteria clarkei Rustán *et al.*, 2020

Type species: *Homalonotus clarkei*, Lower Devonian, Bolivia, by the original definition (Kozłowski, 1923).

Type material: Holotypes, two cephalon and two pygidia (pl.1, figs. 12-15, Kozłowski, 1923).

Revised diagnosis: Subtriangular cephalon, wider than longer, with posterior angles rounded and lateral borders and slightly convex lateral edges; anterior end elongated and spatula-shaped. Trapezoidal glabella, convex, with a wide base at the level of the eyes, rounded frontal angles; posterior, frontal, and lateral edges slightly concave. Lateral furrows almost indistinct and dorsal furrows barely noticeable. Occipital ring rather wide and flat, and occipital furrow deep. Very small eyes. Facial suture starting on each side of the genal angle. Thorax with an axis narrower than the pleurae. Pygidium semi-conical in shape, with slightly concave lateral edges. Dorsal furrows indistinct and about eight rings indicated only by very fine lines, which is also the number of pleural segments in the pygidium. Surface of the exoskeleton covered with granulation.

Stratigraphic and geographic distribution: Maecuru Formation, Amazon Basin, Brazil; Huamampampa and Icla formations, Bolivia.

Range: Emsian-Eifelian.

Genus *Burmeisterella* Reed, 1918

Burmeisterella braziliensis Carvalho, 2005

Burmeisterella braziliensis Carvalho, 2005

Type species: *Burmeisterella braziliensis*, Emsian, Ponta Grossa Formation, Parecis Basin, Brazil, by the original designation (Carvalho, 2005).

Type material: Holotype, complete specimen, MN 7588-I (Carvalho, 2005).

Revised diagnosis: Cephalon wider (tr.) than long (sag.). Glabella subtrapezoidal, with obsolete glabellar furrows and two swollen spine bases. Librigena shows at

least two spines. Thorax with indistinct trilobation and thoracic segments shows four or five paired hollow spines. Pygidium with 10 to 12 axial rings and a slightly narrow axis, almost reaching the posterior margin. Only the first four rings have paired spines and the fourth, fifth and sixth are strongly convex anteriorly. Pygidial pleura irregularly ornamented, with or without spines (Carvalho, 2005).

Stratigraphic and geographic distribution: Ponta Grossa Formation, Parecis Basin, Brazil.

Range: Emsian.

Genus *Digonus* Gürich, 1909

Digonus derbyi (Clarke, 1890)

Homalonotus derbyi Clarke, 1890

Homalonotus derbyi Clarke, 1913

Homalonotus derbyi Clarke, Kozłowski, 1923

Homalonotus derbyi Clarke, Katzer, 1933

Digonus? derbyi Tomczykowa, 1975

“*Homalonotus*” *derbyi* Clarke, Cooper, 1982

Digonus? derbyi (Clarke), Sandford, 2005

Digonus derbyi Carvalho & Ponciano, 2015

Type species: *Homalonotus derbyi*, Emsian, Maecuru Formation, Amazon Basin, Brazil, by the original definition (Clarke, 1890).

Type material: Lectotype, external mold of an almost complete cephalon, MN 3370-I; Paralectotype, small incomplete internal mold of cephalon, MN 3371-I (Carvalho & Ponciano, 2015).

Revised diagnosis: Subtriangular cephalon; subtrapezoidal glabella, with indistinct lobation and convex sagittally and transversely. Prominent preglabellar area and slightly concave rostral suture. Small eyes, situated on the summit of the palpebral lobe. Paraglabellar area distinct. Well-developed occipital furrow, narrow, almost transverse, curving slightly forward. Occipital ring moderately wide and convex (sag. and tr.), above the level of the glabella (Clarke, 1890; Carvalho; Ponciano, 2015b).

Stratigraphic and geographic distribution: Ererê Formation, Amazon Basin, Brazil.

Range: Emsian.

Genus *Dipleura* Green, 1832
Dipleura kayseri (Thomas, 1905)

Homalonotus kayseri Thomas, 1905

Type species: *Homalonotus kayseri*, Talacasto Formation, Precordillera, Cerro del Fuerte, Argentina, by the original designation (Thomas, 1905).

Type material: cephalon and pygidium schematic representation (pl. XI, figs. 5-6b, Thomas, 1905).

Revised diagnosis: Flattened cephalon, quite wide and curved. Glabella is long and almost equally wide. The ocular protrusions are very close to the glabella and project strongly and gradually forward. Occipital furrow quite deep and sharply cut. Occipital ring is quite wide and rounded. Rostral suture, of the proparian type, cutting the cephalon on its lateral margins, in front of the genal angle. Pygidium is strongly convex, triangular, with pointed end, weak trilobation and very smooth lateral lobes. It has around 12 distinct axial rings (Thomas, 1905).

Stratigraphic and geographic distribution: Talacasto Formation, Argentina.

Range: Lochkovian.

Dipleura dekayi Green, 1832

Dipleura dekayi Green, 1832

Dipleura dekayi Sandford, 2005

Dipleura dekayi Carvalho, 2018

Type species: *Dipleura dekayi*, Middle Devonian, Hamilton Group, New York State, United States of America (Green, 1832).

Type material: Paratype, internal mold, CMCIP 77138 (Carvalho, 2018).

Revised diagnosis: Cephalon subtriangular in outline and covered with granules. Glabella trapezoidal, without lobation, with weak transverse and longitudinal convexity, densely covered with small granules. Indistinct paraglabellar areas. Palpebral lobes located behind the mid-length of the glabella. Thirteen thoracic

segments in broad axis, with indistinct trilobation. Transverse rostral suture moderately convex towards the front. Ventral surface of the rostral plate flattened, without projection. Pygidium semi-elliptical in outline, with weak trilobation, very shallow axial furrows. Pygidial axis with moderately visible annular furrows and shallow to faint pleural furrows (Green, 1832; Carvalho, 2018).

Stratigraphic and geographic distribution: Huamampampa and Sica Sica formations, Bolivia.

Range: Eifelian-Givetian.

Dipleura boliviensis (Wolfart, 1968)

Homalonotus dekayi Kozłowski, 1923

Homalonotus dekayi Swartz, 1925

Trimerus (Dipleura) dekayi Sdzuyi, 1957

Dipleura dekayi Braniša, 1960

Dipleura dekayi Fricke *et al.*, 1964

Dipleura dekayi Braniša, 1965

Trimerus (Dipleura) dekayi boliviensis Wolfart, 1968

Dipleura boliviensis Sandford, 2005

Dipleura boliviensis Simões *et al.*, 2009

Type species: *Trimerus (Dipleura) dekayi boliviensis*, Lower Devonian, Sica Sica Formation, Bolivia (Wolfart, 1968).

Type material: Holotype, partially preserved cephalon (pl. 1, fig. 5). Paratypes, four cephalons (pl. 1, figs. 4a, 4b, 3b; pl. 2, figs. 1a, 1b, 2b, 2c), four pygidia (pl. 2, figs. 4, 5a, 5b; pl. 3, figs. 1a, 1c, 2a, 2b, 2c), a cephalothorax (pl. 2, fig. 6) and a complete specimen (pl. 1, fig. 2), all plates and figures from Wolfart (1968).

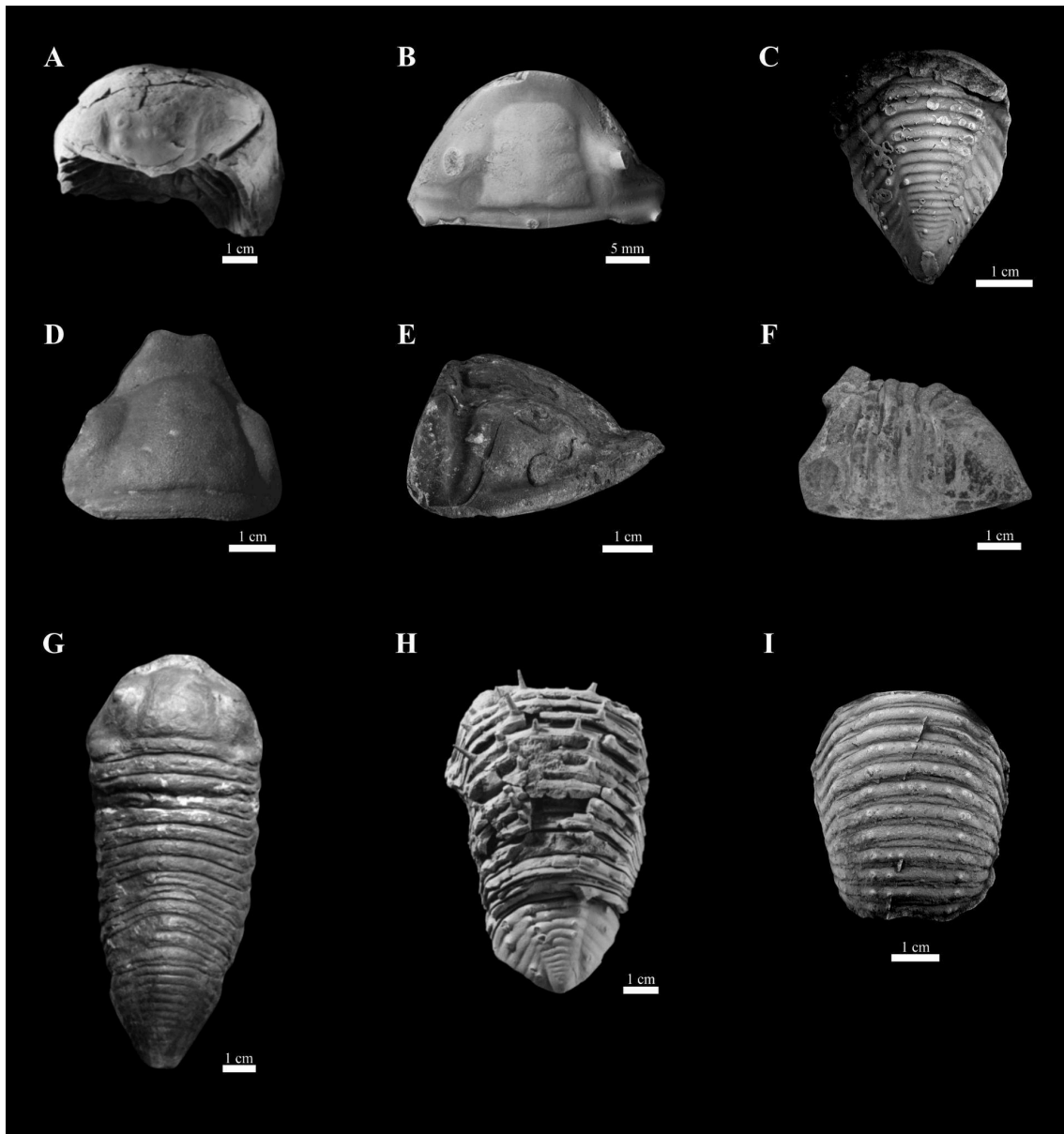
Revised diagnosis: Voluminous carapace, covered with tubular pores. Cephalon with a length of about 0.59 times its width and strongly rounded corners. Glabella narrows towards the frontal portion, becoming wider again in the longitudinal section. The width of the glabella is approximately 0.72 times its length. Glabellar segmentation is weakly pronounced. Paraglabellar fields are distinct. Rostral suture is crossed, arched, and librigenas are high, strongly curved, and sharply inclined outward and forward. Pygidium length averages 0.86 times its width. Terminal

margin is strongly convexly curved. Very strong transverse arching. Pygidium trilobation and segmentation are weak. Posterior end of the pygidium is flattened and elongated.

Stratigraphic and geographic distribution: Sica Sica Formation, Bolivia.

Range: Emsian-Eifelian.

Figure 1.3 - Some of the species reported in this article A) *Burmeisterella braziliensis* (MN 7588-I, cephalon; figure 2-C, Carvalho, 2005); B-C) *Burmeistera herschellii* (AMNH 51003, cephalon; pl. 1, figure 1, Carvalho, 2006 and, CEGH-UNC 12754, partially preserved pygidium; figure 4-4; courtesy of Juan José Rustán, from Universidad Nacional de Córdoba, Argentina); D) *Digonus derbyi* (MN 3370-I, syntype; figure 2-1, Carvalho & Ponciano, 2015); E-F) *Burmeisteria antarcticus* (UCMP 14692, cephalon and, UCMP 14690, pygidium; images by Bob Day, CalPhotos, 2023); G) *Burmeisteria notica* (55-DGM, lectotype; figure 1-A, Meira, 2016); H) *Burmeisterella braziliensis* (MN 7588-I, thoracic-pygidium; figure 2-A, Carvalho, 2005); I) *Burmeisteria herschellii* (thorax; courtesy of Juan José Rustán, from Universidad Nacional de Córdoba, Argentina). Some of the species do not have images made available by the authors and so could not be represented in the figures in this work.



1.4. Results

For the Homalonotidae family, the main morphological characteristics presented in the literature are: subtrapezoidal glabella, with a maximum of four pairs of furrows, usually shallow or absent; facial sutures that cut the lateral margins of the

cephalon at the genal angles or in front of them; subtriangular rostral plate and sub-square to trapezoidal hypostome; thorax with 13 segments and practically indistinct axis, which is very wide in relation to the width (tr.) of the thorax; elliptical to triangular pygidium, with strong convexity and a pleural region curving downwards, generally exhibiting numerous segments in the younger individuals (Harrington *et al.* 1959).

On the other hand, the subfamily Homalonotinae is characterized by the following features: subtriangular and moderately convex cephalon; small raised eyes on the genae; urceolate to trapezoidal glabella; paraglabellar area commonly distinct; thorax with a very wide axis and trilobation tending to be indistinct (very weak); triangular pygidium, longer (sag.) than wider (tr.), with well-defined segmentation (Harrington *et al.*, 1959; Carvalho, 1995).

The survey and analysis of the Homalonotidae family in the Devonian from High-Latitudes Bioregion allowed us to identify the existence of well-established species, based on a set of morphological characters that differentiate them from the others. However, there are species among them that are dubious as to their validity. It is important to note that some of the characteristics used as diagnoses for certain taxa are inherent to the family, subfamily or genus to which they belong, and cannot therefore be considered distinctive among the other species in the family (e.g. number of thoracic axis segments, common to the entire family).

Burmeisteria herschelii and *Burmeisteria notica* represent the species that have the largest geographical distribution within the bioregion, with occurrences in basins from Bolivia, Argentina, Uruguay, Brazil, South Africa and the Falklands/Malvinas Islands (Hartt; Rathbun, 1875; Clarke, 1890, 1913; Reed, 1925; Kegel, 1953; Cooper, 1982; Carvalho, 2006; Simões; Leme; Soares, 2009; Leme *et al.*, 2013; Carvalho; Ponciano, 2015b). *Burmeisteria herschelii* differs from the other species mainly due to its subtriangular cephalon, together with its trapezoidal glabella, triangular pygidium with up to 17 rings on its axis and the presence of granules all over the surface of its exoskeleton. *Burmeisteria notica*, on the other hand, also has a subtriangular cephalon, but with a urceolate glabella, practically without furrows and a triangular pygidium with between nine and 15 rings on its axis, however, in general, it has an exoskeleton with a smooth surface (without granules), although the existence of specimens of *Burmeisteria notica* with two small rows of thoracic tubercles is reported by Rustán *et al.* (2020).

Despite being well consolidated, these species show many similarities to each other, with distinctions given by the shape of the glabella, the size of the pre-glabellar shield and the presence of granules throughout the exoskeleton (Carvalho, 1995) and, even if they are considered distinctive, these characteristics may be subject to the influence of diagenetic processes in fossilization, as presented by Soares *et al.* (2008). So, it is essential to carry out a thorough analysis of the diagnostic characteristics in order to establish whether any of these species cannot be considered a taphoton, by the definition of Lucas (2001).

Burmeisteria fontinalis is considered to be relatively close to *Burmeisteria notica* (Cooper, 1982), but differs from it by the presence of a shorter pre-glabellar area, longer and sub-square shaped glabella, and especially by the greater number of pleural segments in the pygidium. These characteristics are also used to distinguish *Burmeisteria fontinalis* from *Burmeisteria accraensis* (Cooper, 1982). The unambiguity of the characteristics presented and their relevance in their determination indicate that *Burmeisteria fontinalis* is unlikely to be refuted as a valid taxon of Homalonotidae. The same cannot be said for *Burmeisteria oiara*, described by Hartt & Rathbun (1875) based on characteristics of the internal mold of a fragmented cephalon, such as the urceolate shape of the glabella and the absence of glabellar lobation. However, these characteristics, in addition to being common to other taxa (*e.g.* *Burmeisteria notica* has a urceolate glabella), are insufficient to validate a new species. Even though Clarke (1890) allege that the shape of the glabella clearly differentiates it from *Digonus derbyi*, the material is very incomplete and “too imperfect to admit of proper description” (Hartt & Rathbun, 1875, pg. 114), insufficient to determine a new species. Thus, based on this and the poor preservation of the material, we propose the classification of this species as *Burmeisteria* sp.

Burmeisteria accraensis differs from the others by a trapezoidal to semicircular cephalon and by the absence of tubercles and lobation. Cooper (1982) affirmed that the absence of lobation and tubercles are inherent characteristics of *Burmeisteria notica* and that the proportions of the cephalon of both species are practically indistinguishable. Carvalho (1995) says that the diagnostic differences proposed by Saul (1967) for these species are questionable, especially since the author did not compare the specimens from Ghana with the Brazilian ones. So, according to Carvalho (1995), these species can be regarded as correlates, and

Burmeisteria accraensis may potentially be considered a synonym of *Burmeisteria notica*.

To distinguish *Burmeisteria antarcticus*, Saul (1965) based on the rostral suture of the specimen he found, which is particularly short and straight compared to other species. However, the author himself states that it would be incorrect to distinguish the other species from each other based on the nature of their rostral sutures. So, the validity of *Burmeisteria antarcticus* can be considered dubious, especially since, when comparing the species with *Burmeisteria herschellii*, Saul (1965) alleged that there are no major morphological differences between them, and cites the size of the eyes as one of the ways of distinguishing these species, a characteristic that may be related to the ontogenetic development. Furthermore, Cooper (1982) reported that Saul (1965) was unable to distinguish one of the pygidia from those of *Burmeisteria notica*, suggesting potential taxonomic relationships. Consequently, *Burmeisteria antarcticus* may actually be a junior synonym of *Burmeisteria herschellii* or *Burmeisteria notica*. This hypothesis is supported by the wide distribution of these species across the High-Latitude Bioregions, including Bolivia, Argentina, Uruguay, Brazil, the Falkland Islands, and South Africa, and can be further validated through systematic reviews of the specimens described by Saul (1965). Therefore, due to the similarities observed with species of the genus *Burmeisteria*, in the present study, *Burmeisteria antarcticus* will be classified as *Burmeisteria* sp.

Burmeisteria clarkei was initially described as *Homalonotus clarkei* by Kozłowski (1923) based on internal molds of two cephalons and two incomplete pygidia, which were attributed to the same species by the author because they were found in the same deposit without records of other species of this genus. Subsequent analysis have attributed the species to various genera, such as *Digonus* (Wolfart, 1968), *Trimerus* (Tomczykowa, 1975), *Burmeisteria* (Cooper, 1982), and *Dipleura* (Wenndorf, 1990), leading Sandford (2005) to consider it as *incertae sedis*. Although currently regarded as *Burmeisteria clarkei*, the phylogenetic analyses in Chapter 2 suggest that a reclassification as *Digonus clarkei* appears to be more accurate. This fact can be supported by the specimen exhibiting the following characteristics, which are common to the genus *Digonus* (Sandford, 2005): glabella with a width approximately 50% to 70% the cephalon width (tr.); visible convexity on

the lateral margin of the glabella; indistinguishable pygidial trilobation, and; a pygidium with a sagittal length to transverse width ratio of 0.8.

Digonus derbyi was classified by Clarke (1890) based on a set of characteristics from an almost complete mold of a cephalon, such as the size of the eyes and the well-detached pre-glabellar area. Nevertheless, some of the features considered diagnostic are common to other taxa, like the size of the eyes, which is usual in the Homalonotinae subfamily. Clarke (1890) refers to the species as a *Trimerus* subgenus [*Trimerus (Digonus)*], whilst Cooper (1982) considers it to be a kind of *Trimerus*. Tomczykowa (1975) and Sandford (2005) reclassify it as belonging to *Digonus*, though Carvalho & Ponciano (2015a) alleged that, despite having similar characteristics to other *Digonus* taxa, the classification of this specimen in this genus is hampered by the incompleteness of the material. Nevertheless, the present study will maintain the validation of this species, noting the need for a review of Clarke's (1890) material for a potentially more accurate designation.

Unlike the two previous species, *Burmeisterella braziliensis* has a description that consolidates it as a valid species within the bioregion. First described as belonging to the genus *Burmeisteria* (Carvalho *et al.*, 1997), *Burmeisterella braziliensis* was reclassified by Carvalho (2005), based mainly on the shape of the pygidium, the length of the pygidial axis (which almost reaches the posterior margin) and also the presence of spines dispersed evenly throughout the exoskeleton. Kennedy (1994) states that the characteristics related to the trilobation of the thorax and pygidium may be related to the conditions of preservation and, therefore, are insufficient to distinguish *Burmeisterella* and *Burmeisteria*. However, Carvalho (2005) maintains them as distinct species, as she claims that the morphological features of the pygidium are not very variable and are sufficient for such a distinction. This study sought to maintain the status of *Burmeisterella braziliensis* as a valid species for the studied bioregion.

Few studies mention *Dipleura kayseri* (e.g. Thomas, 1905; Simões; Leme; Soares, 2009; Carvalho, 2018), with only the first author citing morphological characteristics that define it as a new species in his work, where it presents a reconstitution of a partially preserved cephalon and a pygidium. Although considered valid, since Thomas (1905) there are no studies on the morphological characteristics of the species. The phylogenetic analysis presented in Chapter 2 suggests that reclassifying this specimen to the genus *Digonus* is more appropriate, supported by

the trapezoidal glabella, which lacks lobation. However, the limited information on *Dipleura kayseri* underscores the necessity for further analysis of the material described by Thomas (1905), as well as the need to seek new specimens that could validate its status as a species.

Dipleura boliviensis was described by Wolfart (1968) based on a set of characteristics from five cephalae, one of which is the holotype, four pygidia, a cephalothorax, and one complete specimen. This species, initially described by the author as a subspecies of *Dipleura dekayi*, differs from it in the shape of the glabella, the curvature of the pygidium, and the convex curvature of the anterior margin of the exoskeleton. Sandford (2005) pointed out that, due to its larger cephalic proportions, more tapered glabella, and more anteriorly positioned eyes, *Dipleura boliviensis* should be considered an independent species. However, despite this, the phylogenetic analysis in Chapter 2 indicates that a change to the genera *Trimerus* is more appropriate for this species. This statement can be supported by the following characteristics exhibited by the specimens, which are common to the genus *Trimerus* (Harrington *et al.*, 1959; Sandford, 2005): cephalon with a length-to-width ratio greater than 0.5; glabella slightly narrowing forward; indistinct glabellar lobation; defined paraglabellar region; pygidium with six to nine axial rings and 5 to 10 pleural ribs.

Distinguishable from other taxa mainly by the rounded pygidium with very weak trilobation and a high density of granules throughout the exoskeleton, *Dipleura dekayi* has no problems with the validation of the species, but on the other hand, its occurrence in the High-Latitudes Bioregion is uncertain. This is due to the fact that, despite being cited by Simões *et al.* (2009) as present in the Huamampampa and Sicasica formations in Bolivia, Carvalho (2018) affirms that until the publication of her work, this species was undoubtedly only known in North America, which raises questions about the species cited by Simões *et al.* (2009). In an attempt to resolve this issue, we point out the need to review the material cited by Simões *et al.* (2009), in order to clarify whether their classification is correct and then be able to identify whether the bioregion has representatives of *Dipleura dekayi*. Nevertheless, this species will be regarded as independent in this document.

It is important to emphasize that the reclassification of species in the Homalonotidae family is not new to the High-Latitudes Bioregion, with several species having gone through this process before. *Homalonotus colossus* and

Homalonotus quernus (Lake, 1904) were considered to be junior synonyms of *Burmeisteria herschelii* by Rustán *et al.* (2020). The same applies to *Homalonotus magnus*, *Homalonotus buqueti*, *Homalonotus spatulirostrus* and *Homalonotus coarsii*, defined by Méndez-Alzola (1938), now considered synonymous for *Burmeisteria herschelii* and *Burmeisteria notica* (Rustán *et al.*, 2020).

According to Rustán *et al.* (2020), *Homalonotus magnus* should be considered a junior synonym of *Burmeisteria herschelii*, because they have a broad exoskeleton, tubercles or spines at the base of some thoracic segments and urceolate glabella with lobation, typical features of *Burmeisteria herschelii*. *Homalonotus hippocampus* Schwarz, 1905, was defined by the presence of a middle ridge along the glabella. Nevertheless, Reed (1925) said that this characteristic was very possibly related to taphonomic processes and, based on glabellar features, assumed that the species was a young specimen of *Burmeisteria herschelii*, which is corroborated by Rustán *et al.* (2020). Analyzing *Homalonotus buqueti* and *Homalonotus spatulirostrus*, Sandford (2005) considers them synonyms of *Homalonotus clarkei* Kozłowski, 1923.

Burmeisteria boliviana, *Burmeisteria limabambaensis* and *Burmeisteria verrucosa* (Pek & Vaněk, 1991) were considered synonymous species of *Burmeisteria herschelii* by Cooper (1982) and Rustán *et al.* (2020), because they have very similar diagnostic characteristics to this species and do not have features that allow them to be distinguished as independent species.

1.5. Conclusion

The dubiousness presented by some of the species is mainly due to the fact that their original descriptions did not take into account the action of external factors that can modify morphological characteristics during fossilization, such as the taphonomic processes acting during diagenesis. Therefore, new systematic analyses of species, taking these factors into account, are essential for solving this problem.

In conjunction with the systematic reviews, we propose to realize phylogenetic analyses in order to establish correlations between the taxa, understand how the diagnostic morphological characteristics bring them together in a phylogenetic tree and understand the mono-, para- and polyphyletic relationships between them. These analyses, in addition to contributing to those understandings, will facilitate

better understanding which species need to be reclassified, so that their nomenclatures are more consistent with the characteristics they present.

As we have seen, the reclassification of species and the definition of synonyms is common within the definition of fossils and is of great help in better understanding the organism, being important to understand that even the most consolidated species can go through this process if future work indicates the need to do so. It is hoped that this work will contribute not only to future works that aim to study the Homalonotidae family, but also to those that aim to understand the problems related to the definition of some species belonging to it.

1.6. Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

1.7. Funding

The author received no specific funding for this work.

1.8. References

- Boucot, A. J. (1985). Late Silurian-Early Devonian Biogeography, Provincialism, Evolution and Extinction [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 309(1138), 323–339.
- Bradshaw, M. A., & McCartan, L. (1991). Palaeoecology and systematics of Early Devonian bivalves from the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 15(1), Article 1.
<https://doi.org/10.1080/03115519108619008>
- CalPhotos (2023). Regents of the University of California, Berkeley. Accessed on April 4, 2023. Available online at: <https://calphotos.berkeley.edu/>
- Carvalho, M. G. P. (1995). *Trilobitas Devonianos da Bacia do Parnaíba (Formações Pimenteira, Cabeças e Longá)* [Tese de Doutorado]. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Carvalho, M. G. P. (2005). Primeira Ocorrência de *Burmeisterella* (Trilobita, Homalonotidae) do Devoniano do Brasil (Bacia do Parecis) com a Descrição de uma Espécie Nova. *Arquivos Do Museu Nacional*, 63(3), Article 3.
<https://revistas.ufrj.br/index.php/amn/article/view/48835>
- Carvalho, M. G. P. (2006). Devonian Trilobites from the Falkland Islands. *Palaeontology*, 49(1), 21–34. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2005.00529.x>
- Carvalho, M. G. P. (2018). Occurrence of *Dipleura dekayi* Green, 1832 (Trilobita; Homalonotidae) in the Devonian of Colombia. *American Museum Novitates*, 2018(3902), 1–8. <https://doi.org/10.1206/3902.1>
- Carvalho, M. G. P., Edgecombe, G. D., & Lieberman, B. S. (1997). *Devonian Calmonioid Trilobites from the Parnaíba Basin, Piauí State, Brazil*. *American Museum novitates*; no. 3192. 3192, 11.
- Carvalho, M. G. P., & Ponciano, L. C. M. O. (2015a). Devonian Trilobites from the Amazonas Basin: Systematic Diversity, Taphonomy, and Biogeographic Significance. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais*, 10(1), Article 1.
<https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v10i1.492>
- Carvalho, M. G. P., & Ponciano, L. C. M. O. (2015b). The Devonian Trilobites of Brazil: A Summary. *Journal of South American Earth Sciences*, 64, 217–228.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.10.010>
- Clarke, J. M. (1890a). As Trilobitas do Grez de Ereré e Maecurù. *Revista Do Museu Nacional*, 1, 1–58.
- Clarke, J. M. (1890b). As Trilobitas do Grez de Ererê e Maecuru, Estado do Pará, Brazil. In *Archivos do Museu Nacional* (Vol. 9, pp. 1–58).
- Clarke, J. M. (1913). *Fósseis Devonianos do Paraná*.

Cooper, M. R. R. (1982). A Revision of the Devonian (Emsian-Eifelian) Trilobita from the Bokkeveld Group of South Africa. *Annals of the South African Museum. Annale van Die Suid-Afrikaanse Museum*, 89, 1–174.

Green, J. (1832). *A monograph of the trilobites of North America: With coloured models of the species* (pp. 1–130). J. Brano. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.66801>

Harrington, H. J., Heeningsmoen, G., Howell, B. F., Jaanusson, V., Lochman-Balk, C., Moore, R. C., Poulsen, C., Rasetti, F., Richter, E., Schmidt, H., Sdzuy, K., Struve, W., Størmer, L., Stubblefield, C. J., Tripp, R., Weller, J. M., & Whittington, H. B. (1959). Trilobita. In R. C. Moore, *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O: Arthropoda*. Moore, R. C.

Hartt, C. F., & Rathbun, R. (1875). *Morgan Expeditions, 1870-'71: On the Devonian Trilobites and Mollusks of Ereré, Province of Pará, Brazil* (pp. 1–38). Salem Press. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/54498>

Kegel, W. (1953). *Contribuição para o Estudo do Devoniano da Bacia do Parnaíba*. Serviço gráfico do Inst. Brasileiro de geografia e estatística.

Kennedy, R. J. (1994). British Devonian Trilobites. *Monographs of the Palaeontographical Society*, 148(595), 1–39. <https://doi.org/10.1080/25761900.2022.12131776>

Kozłowski, R. (1923). Faune Dévonienne de Bolivie. *Annales de Paléontologie*, 12, 1–112.

Lake, P. (1904). The Trilobites of the Bokkeveld Beds. In *Annals of the South African Museum: Vol. IV* (pp. 201–220). South African Museum. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/30235>

Leme, J. M., Meira, F. van E., Stasi, A. M. D., & Soares, S. P. (2013). A Ocorrência de Trilobitas Phacopida da Formação Pimenteira em João Costa, Piauí, Brasil. *Geologia USP. Série Científica*, 13(3), Article 3. <https://doi.org/10.5327/Z1519-874X201300030003>

Lucas, S. G. (2001). Taphotaxon. *Lethaia*, 34(1), 30–30. <https://doi.org/10.1080/002411601300068198>

Meira, F. van E. (2016). *Revisão Sistemática e Paleobiogeográfica de Trilobitas Phacopida (Homalonotidae e Calmoniidae) do Devoniano das Bacias do Parnaíba e Amazonas, Brasil* [Tese de Doutorado]. Universidade de São Paulo.

Méndez-Alzola, R. (1938). Fósiles Devónicos del Uruguay. *Boletín Do Intituto Geológico Del Uruguay*, 24, 1–115.

Pek, I., & Vaněk, J. (1991). On Some Silurian and Devonian Trilobites of Bolivia. *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis - Facultas Rerum Naturalium - Geographica-Geologica XXX*, 103, 75–104.

- Penn-Clarke, C. R., & Harper, D. A. T. (2021). Early–Middle Devonian Brachiopod Provincialism and Bioregionalization at High Latitudes: A Case Study from Southwestern Gondwana. *GSA Bulletin*, 133(3–4), 819–836. <https://doi.org/10.1130/B35670.1>
- Reed, F. R. C. (1925). Revision of the Fauna of the Bokkeveld Beds. In *Annals of the South African Museum* (Vol. 22, pp. 27–225). South African Museum. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/126184>
- Richter, R., & Richter, E. (1942). Die Trilobiten der Weismes-Schichten am Hohen Venn, mit Bemerkungen über die Malvinocaffrische Provinz. *Senckenbergiana*, 25, 156–179.
- Ruppert, E. E., & Barnes, R. D. (1994). *Zoologia de Invertebrados* (6th ed.). Roca.
- Rustán, J. J., Waisfeld, B. G., & Vaccari, N. E. (2020). The homalonotid trilobite *Burmeisteria* Salter, 1865 in the Lower Devonian of Argentina: New data in the context of southwestern Gondwana. *Journal of Paleontology*, 94(3), 498–512. <https://doi.org/10.1017/jpa.2019.104>
- Sandford, A. C. (2005). Homalonotid Trilobites from the Silurian and Lower Devonian of South-Eastern Australia and New Zealand (Arthropoda: Trilobita: Homalonotidae). *Memoirs of Museum Victoria*, 62(1), 1–66. <https://doi.org/10.24199/j.mmv.2005.62.1>
- Saul, J. G. (1965). Lower Devonian Fauna of the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica¹. In J. B. Hadley, *Geology and Paleontology of the Antarctic* (pp. 241–274). American Geophysical Union (AGU). <https://doi.org/10.1029/AR006p0241>
- Saul, J. M. (1967). *Burmeisteria (Digonus) accraensis*, a New Homalonotid Trilobite from the Devonian of Ghana. *Journal of Paleontology*, 41(5), 1126–1136.
- Simões, M. G., Leme, J. M., & Soares, S. P. (2009). Systematics, Taphonomy, and Paleoecology of Homalonotid Trilobites (Phacopida) from the Ponta Grossa Formation (Devonian), Paraná Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12, 27–42. <https://doi.org/10.4072/rbp.2009.1.03>
- Soares, S. P. (2007). *Sistemática, Tafonomia e Paleoecologia de Trilobita Phacopida (Homalonotidae, Calmoniidae), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Sub-Bacia Apucarana, Estado do Paraná, Brasil* [Dissertação de Mestrado]. Universidade de São Paulo.
- Soares, S. P., Simões, M. G., & Leme, J. M. (2008). O Papel da Fossilização e do Intemperismo na Sistemática de Trilobites Phacopida (Calmoniidae e Homalonotidae) do Devoniano da bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11(2), 117–128. <https://doi.org/10.4072/rbp.2008.2.04>
- Størmer, L. (1944). *On the Relationships and Phylogeny of Fossil and Recent Arachnomorpha: A Comparative Study on Arachnida, Xiphosura, Eurypterida, Trilobita, and Other Fossil Arthropoda*. Dybwad.

Thomas, I. (1905). Neue Beiträge zur Kenntniss der devonischen Fauna Argentinien. In *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* (Vol. 57, pp. 233–290).

Tomczykowa, E. (1975). *The Trilobite Subfamily Homalonotinae from the Upper Silurian and Lower Devonian of Poland*. 20(1), 52.

Torsvik, T. H., & Cocks, L. R. M. (2013). Gondwana From Top to Base in Space and Time. *Gondwana Research*, 24(3), 999–1030.
<https://doi.org/10.1016/j.gr.2013.06.012>

Wenndorf, K.-W. (1990). Homalonotinae (Trilobita) aus dem Rheinischen Unter-Devon. *Palaeontographica Abteilung A*, 1–184.

Wolfart, R. (1968). Die Trilobiten aus dem Devon Boliviens und ihre Bedeutung für stratigraphie und tiergeographie. In *Beitriige zur Kenntnis des Devons von Bolivien. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch* (Vol. 74, pp. 5–201). R. Wolfart & A. Voges.

APPENDIX I

Occurrences of Homalonotidae taxa in the High-Latitudes Bioregion, according to Clarke (1890, 1913); Kegel (1953); Bradshaw & McCartan (1991); Carvalho (1995, 2006); Sandford (2005); Simões *et al.* (2009).

TAXA	GEOLOGIC UNITY	LOCALITY
<i>Burmeisteria herschelii</i> Murchison, 1839	Gamoneda Formation	Bolívia
	Talacasto Formation	Argentina
	Tra-Tra Formation	
	Voorstehoek Formation	South Africa
	Gydo Formation	
	Gamka Formation	
	Ponta Grossa Formation	Brazil
	Cordobés Formation	Uruguay
Fox Bay Formation	Falklands/Malvinas Islands	
<i>Burmeisteria accraensis</i> Saul, 1967	Accraian Series	Ghana
<i>Burmeisteria antarcticus</i> Saul, 1965	Horlick Formation	Antarctic
<i>Burmeisteria oiara</i> Hartt & Rathbun, 1875	Ererê Formation	Brazil

<i>Burmeisteria notica</i> Clarke, 1913	Belén Formation	Bolivia
	Catavi Formation	
	Pimenteira Formation	Brazil
	Ponta Grossa Formation	
	Voorstehoek Formation	South Africa
	Gydo Formation	
Talacasto Formation	Argentina	
<i>Burmeisteria fontinalis</i> Reed, 1925	Bokkeveld Group	South Africa
<i>Burmeisteria clarkei</i> Kozlowski, 1923	Maecuru Formation	Brazil
<i>Burmeisterella braziliensis</i> Carvalho, 2005	Ponta Grossa Formation	Brazil
<i>Digonus derbyi</i> Clarke, 1890	Maecuru Formation	Brazil
<i>Dipleura kayseri</i> Thomas, 1905	Talacasto Formation	Argentina
<i>Dipleura dekayi</i> Green, 1832	Huamampampa and Sica Sica formations	Bolivia
<i>Dipleura boliviensis</i> Wolfart, 1968	Sica Sica Formation	Bolivia

Capítulo 2

Homalonotidae no Devoniano (Trilobita: Phacopida): Desvendando as relações filogenéticas da família na Biorregião de Altas Latitudes

HENRIQUE B. MARTINS¹, CAIO F. C. GEROTO², RENATO P. GHILARDI^{1,3}

¹Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Faculdade de Ciências, Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Núcleo Res. Pres. Geisel, Bauru, SP, Brasil.

²Universidade Paulista, Instituto de Ciências da Saúde, Av. Independência, Iporanga, Sorocaba, SP, Brasil.

³Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Faculdade de Ciências, Departamento de Biologia, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Núcleo Res. Pres. Geisel, Bauru, SP, Brasil.

RESUMO

Considerado um dos principais grupos da biota marinha devoniana, os trilobitas da família Homalonotidae encontravam-se distribuídos por todas as biorregiões do período. Apesar de bem conhecida no contexto cladístico, a família apresenta problemas inerentes à falta de diagnoses revisadas e validação taxonômica de táxons descritos com base em características ontogenéticas e/ou espécimes altamente fragmentados e mal preservados. Ademais, raros são os estudos com abordagem filogenética para a família e, conseqüentemente, raras as suposições sobre as relações entre os táxons terminais. Com a finalidade de resolver as relações filogenéticas entre os táxons de Homalonotidae para a Biorregião de Altas Latitudes, foi implementada uma análise filogenética pelo método de busca heurística. Esta busca se baseia em uma matriz composta por 37 táxons, dos quais 12 pertencem a biorregião e, 56 caracteres morfológicos distintos baseados no exoesqueleto dos trilobitas. As análises resultaram em 12 árvores mais parcimoniosas, representadas por uma árvore de consenso estrito. Estas árvores permitiram o mapeamento das sinapomorfias sustentadoras dos gêneros e espécies, colaborando com a compreensão das relações entre os táxons. Observou-se que, em sua maioria, as espécies possuem relações filogenéticas bem estabelecidas e grande estabilidade sinapomórfica, com posições bem definidas nas árvores, que é o caso de *Burmeisteria fontinalis*, *Dipleura dekayi* e *Burmeisterella braziliensis*. No entanto, nem todos os táxons analisados possuem esse comportamento, como *Burmeisteria oiara* e *Burmeisteria antarcticus*. Elas mudam de localização nas diferentes topologias apresentadas para as árvores e podem ser conhecidas como *wild cards*. Este comportamento está relacionado a dificuldade do programa em alocar estas espécies, muito possivelmente devido à baixa quantidade de informações morfológicas existentes para elas. Foram observadas também a ocorrência de algumas politomias, como em *Burmeisteria*, na árvore de consenso, relacionadas ao elevado número de homoplasias das espécies. Observou-se também a correlação entre espécies de gêneros distintos, como *Dipleura kayseri* e *Digonus derbyi*. Assim, para compreender a influência das *wild cards* nos resultados, foi realizada uma nova análise com a remoção deste táxon. Os novos resultados constaram em duas árvores mais parcimoniosas, com uma árvore de consenso que, não apresenta politomia para *Burmeisteria*, mas mantém espécies de gêneros distintos unidas. No entanto, apesar de promissores, os resultados desta análise exploratória devem ser considerados apenas para comparação, uma vez que não é recomendada a remoção de espécies, mesmo que dúbias, para a realização de análises filogenéticas. Para melhorar os resultados, é recomendada a adição de táxons e/ou caracteres à matriz utilizada. Além do mais, os resultados indicaram a necessidade de reclassificação de algumas espécies, de forma a considerar a filogenia e, portanto, propostas de reclassificações foram feitas, como a de *Burmeisteria clarkei* para *Digonus clarkei* e a consideração de *Burmeisteria oiara* como *Burmeisteria* sp.

Palavras-chave: sistemática; análises filogenéticas; Homalonotidae; biorregiões; Gondwana; trilobitas devonianos.

2.1. Introdução

Homalonotidae Chapman, 1890 é uma família de trilobitas que surge ao final do andar Fioniano, no Ordoviciano Inferior (471.8 Ma) e persiste até o final do Devoniano Médio, extinguindo-se no limite Givetiano-Frasniano (382.7 Ma). Seus fósseis são encontrados comumente em rochas representantes de ambientes costeiros (Congreve; Lieberman, 2008). Trata-se de um grupo cosmopolita, com ampla distribuição e grande número de gêneros e espécies formalmente descritos para as bacias intracratônicas dos continentes no intervalo Lochkoviano–Givetiano (Hartt; Rathbun, 1875; Clarke, 1890, 1913; Reed, 1925; Méndez-Alzola, 1938; Saul, 1965; Saul, 1967; Cooper, 1982; Carvalho, 1995; Sandford, 2005; Simões; Leme; Basso, 2009; Carvalho; Ponciano, 2015; Carbonaro *et al.*, 2018; Rustán; Waisfeld; Vaccari, 2020).

A família distingue-se das demais por características morfológicas distintas como glabela subtrapezoidal, podendo ou não apresentar sulcos rasos; sutura rostral cortando as margens do céfalo nos ângulos genais ou a frente deles; tórax mais largo na porção anterior, com cerca de 13 segmentos e pigídio com contorno triangular, fortemente convexo (Harrington *et al.*, 1959; Congreve; Lieberman, 2008). Internamente, porém, os homalonotideos não apresentam grande diversidade, apresentando certa estabilidade morfológica.

Apesar dos diversos táxons conhecidos, a família Homalonotidae apresenta problemas de ordem sistemática e taxonômica, sobretudo no que diz respeito às diagnoses genéricas e específicas. Uma revisão da literatura, pertinente ao histórico taxonômico e sistemático de Homalonotidae, mostrou que diversas espécies vieram a ser descritas com base em semaforontes ontogenéticos dos gêneros e espécies já descritos, sendo assim sinónimas {e.g. Schwarz (1905); Pek & Vaněk, (1991)}.

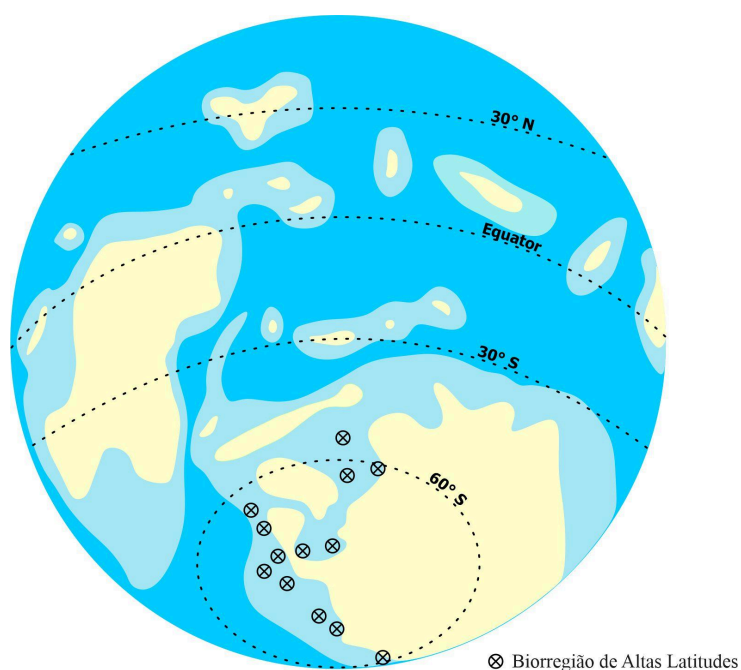
O histórico de pesquisas sistemáticas dentro de trilobita, em especial Homalonotidae, é rico em trabalhos de cunho gradístico, sendo raros os trabalhos que abordam análises filogenéticas dos trilobitas nas bacias devonianas do Gondwana e, conseqüentemente, da Biorregião de Altas Latitudes (Amazonian e Malvinohosan) (Brezinski, 2008; Congreve; Lieberman, 2008, 2011; Gapp; Congreve; Lieberman, 2012; Sundberg, 2014; Carbonaro *et al.*, 2018). Aqui ressaltam-se os dois mais recentes, Congreve & Lieberman (2008) e Carbonaro (2017). O primeiro tem como foco as relações internas da família Homalonotidae,

apesar de serem tratados apenas os períodos Ordoviciano e Siluriano, de modo que o Devoniano encontra-se defasado neste tipo de estudo, sobretudo no que diz respeito às biorregiões analisadas.

Definido como uma das biorregiões do Gondwana por Penn-Clarke & Harper (2021), a Biorregião de Altas Latitudes (figura 2.1) possui uma biota marinha muito diversificada e bem descrita para o Devoniano (Carbonaro *et al.*, 2018; Penn-Clarke; Harper, 2021), sendo os representantes mais pertinentes desta biota os braquiópodes rinconeliformes e os trilobitas (phacopidas e proetidias). A ordem Phacopida, mais abundante na biorregião, é constituída pelas famílias Calmoniidae, Dalmanitidae e Homalonotidae (Harrington *et al.*, 1959). Foco do presente estudo, os homalonotídeos são, em geral, considerados cosmopolitas ao nível de gênero, com representantes em outras biorregiões do período Devoniano, porém, com espécies endêmicas de algumas bacias das biorregiões devonianas, como *Burmeisteria notica* (Penn-Clarke; Harper, 2021).

Deste modo, o presente trabalho apresenta e discute uma nova matriz de dados para Homalonotidae na Biorregião de Altas Latitudes (Penn Clarke; Harper, 2021), buscando recuperar as relações internas dos táxons e apontar os possíveis problemas de ordem sistemática e taxonômica que existem dentro da classificação atual deste clado de trilobita.

Figura 2.1 - Localidades da Biorregião de Altas Latitudes no Devoniano do Gondwana. Modificado de Penn-Clarke & Harper (2021).



2.2. Classificação Sistemática

Classe **Trilobita** Walch, 1771

Ordem **Phacopida** Salter, 1864

Subordem **Calymenina** Swinnerton 1915

Superfamília **Calymenoidea** Burmeister, 1843

Família **Homalonotidae** Chapman, 1890

Subfamília **Homalonotinae** Chapman, 1890

Gêneros *Burmeisteria* Salter, 1865

Burmeisterella Reed, 1918

Digonus Gürich, 1909

Dipleura Green, 1832

A classificação completa das espécies analisadas encontra-se no Anexo IV.

2.3. Material e Métodos

Trinta e sete táxons específicos foram analisados, com o grupo interno composto por espécies da família Homalonotidae, incluídos aí os gêneros *Burmeisteria* Salter, 1865, *Digonus* Gürich, 1909, *Dipleura* Green, 1832 e *Burmeisterella* Reed, 1918 pertencentes às Altas Latitudes. A inclusão do maior número possível de táxons homalonotídeos se deu como estratégia para identificar as homologias primárias, minimizar o ruído do *missing data*, dado que grande parte do material de trilobitas encontra-se fragmentado, desarticulado ou alterado tafonomicamente e, auxiliar na identificação das homologias secundárias.

Para o grupo externo foram selecionados *Kozlowskiaspis subseciva* Clarke, 1913, *Kozlowskiaspis superna* Braniša & Vaněk, 1973 e *Dalmanitoides drevermanni* Thomas, 1906, ambos pertencentes à ordem Phacopida (Salter, 1864), mas à famílias distintas (Calmoniidae Delo, 1935 e Dalmanitidae, Vogdes, 1890, respectivamente). *Kozlowskiaspis subseciva*, *Kozlowskiaspis superna* e *Dalmanitoides drevermanni* se mostraram táxons melhores para o ordenamento dos caracteres na análise do que *Neseuretus vaningeni* Dean & Martin 1978, utilizado como grupo externo por Congreve e Lieberman (2008). Isso, sobretudo, devido ao fato de os autores terem realizado polarização a priori para esta espécie, que

consiste em determinar todos seus estados com valor zero e estabelecer os estados dos demais táxons a partir desta classificação.

A discussão dos resultados restringiu-se aos táxons de interesse pertencentes ao Devoniano Médio das Altas Latitudes: *Burmeisterella braziliensis* Carvalho, 2005; *Burmeisteria accraensis* Saul, 1967; *Burmeisteria antarcticus* Saul, 1965; *Burmeisteria fontinalis* Reed, 1925; *Burmeisteria herschelii* Murchison, 1839; *Burmeisteria notica* Clarke, 1913; *Burmeisteria oiara* Hartt & Rathbun, 1875; *Burmeisteria clarkei* Kozłowski, 1923; *Digonus derbyi* Clarke, 1890; *Dipleura dekayi* Green, 1832; *Dipleura kayseri* Thomas, 1905 e *Dipleura boliviensis* Wolfart, 1968.

A terminologia morfológica utilizada respeita o estabelecido por Harrington *et al.* (1959). O material analisado encontra-se disponível em diversas publicações, como periódicos, dissertações, teses e capítulos de livros, tendo sido acessado por meio das páginas online das instituições que os armazenam. Os espécimes originais utilizados nas análises encontram-se depositados em coleções científicas de diversas instituições, catalogadas na seção 2.3.1. e, imagens de seus representantes podem ser vistos nas figuras 2.3 e 2.4.

Figura 2.2 - Diagrama ilustrando as principais partes do exoesqueleto de um trilobita, em vista dorsal. Figura pelo autor.

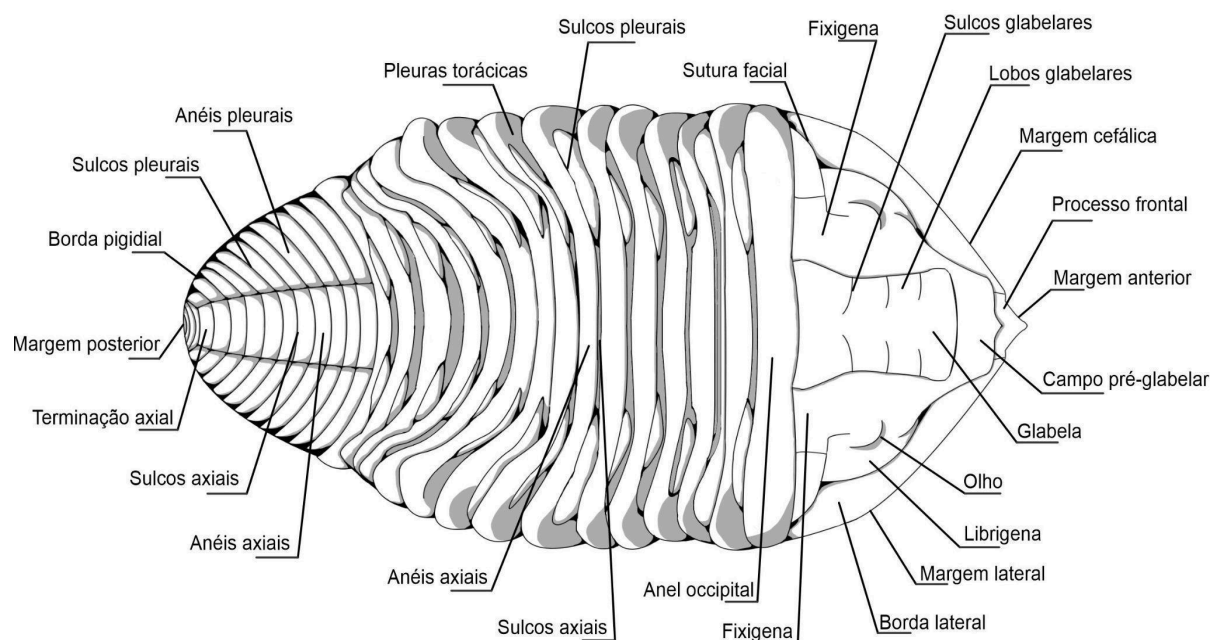


Figura 2.3 - *Burmeisterella braziliensis*: (A) céfalo em vista anterior e (D) visão dorsal do tóraco-pigídio (MN 7588-I; Carvalho, 2005); *Digonus derbyi*: (B) céfalo em vista dorsal (MN 3370-I; Carvalho & Ponciano, 2015b); *Burmeisteria herschellii*: (C) céfalo em vista dorsal (AMNH 51003; Carvalho, 2006), (F) visão dorsal do tórax (imagem fornecida pelo Professor Doutor Juan José Rustán, CICTERRA-UNC) e (I) vista dorsal do pigídio (DZP-2247b; Meira, 2016); *Burmeisteria oiara*: (E) desenho esquemático do céfalo parcial (Clarke, 1890); *Burmeisteria accraensis*: (G) holótipo em vista dorsal (MCZ 7622; Saul, 1967); *Burmeisteria notica*: (H) espécime completo em visão dorsal (55-DGM; Meira, 2016).

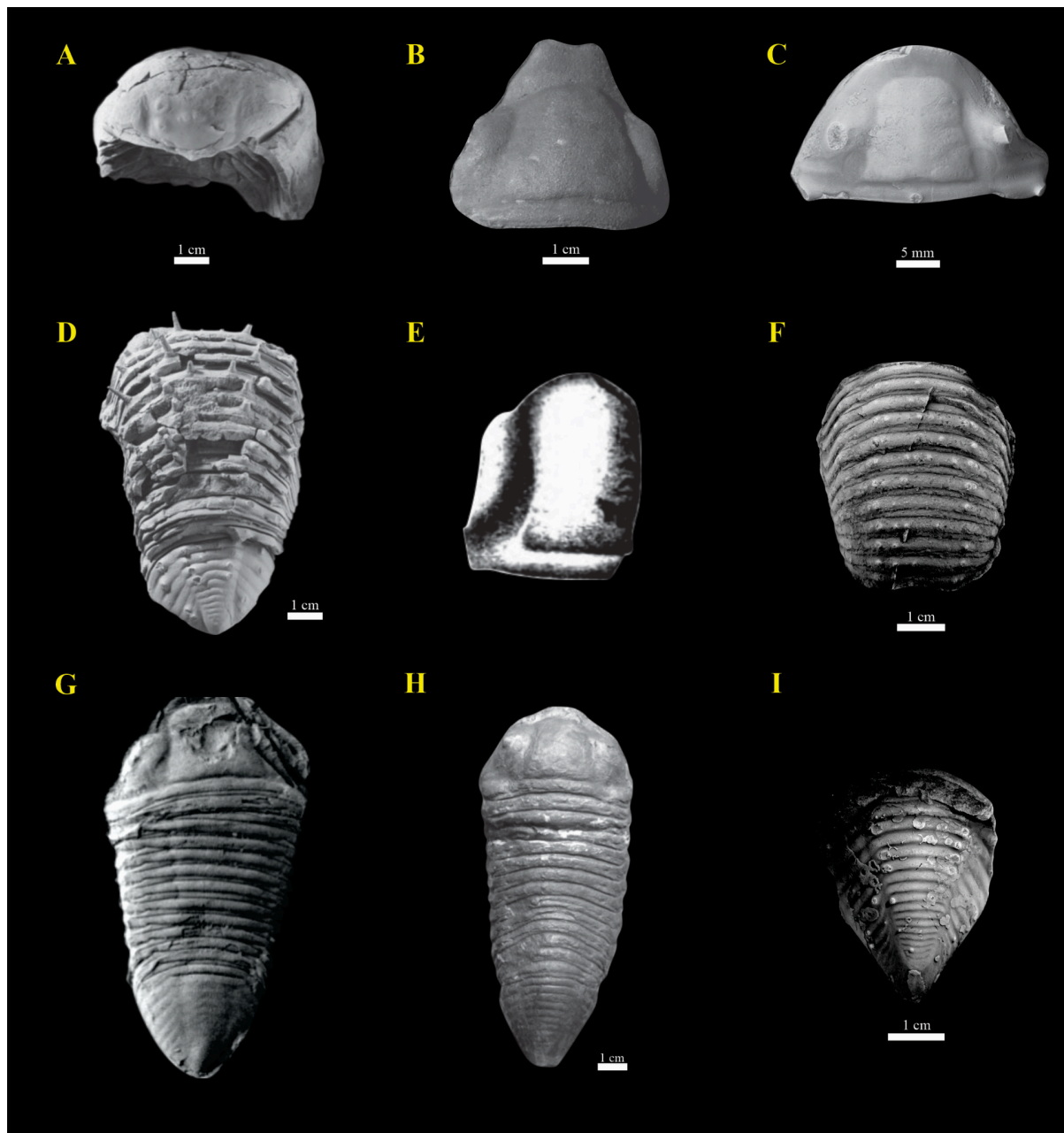
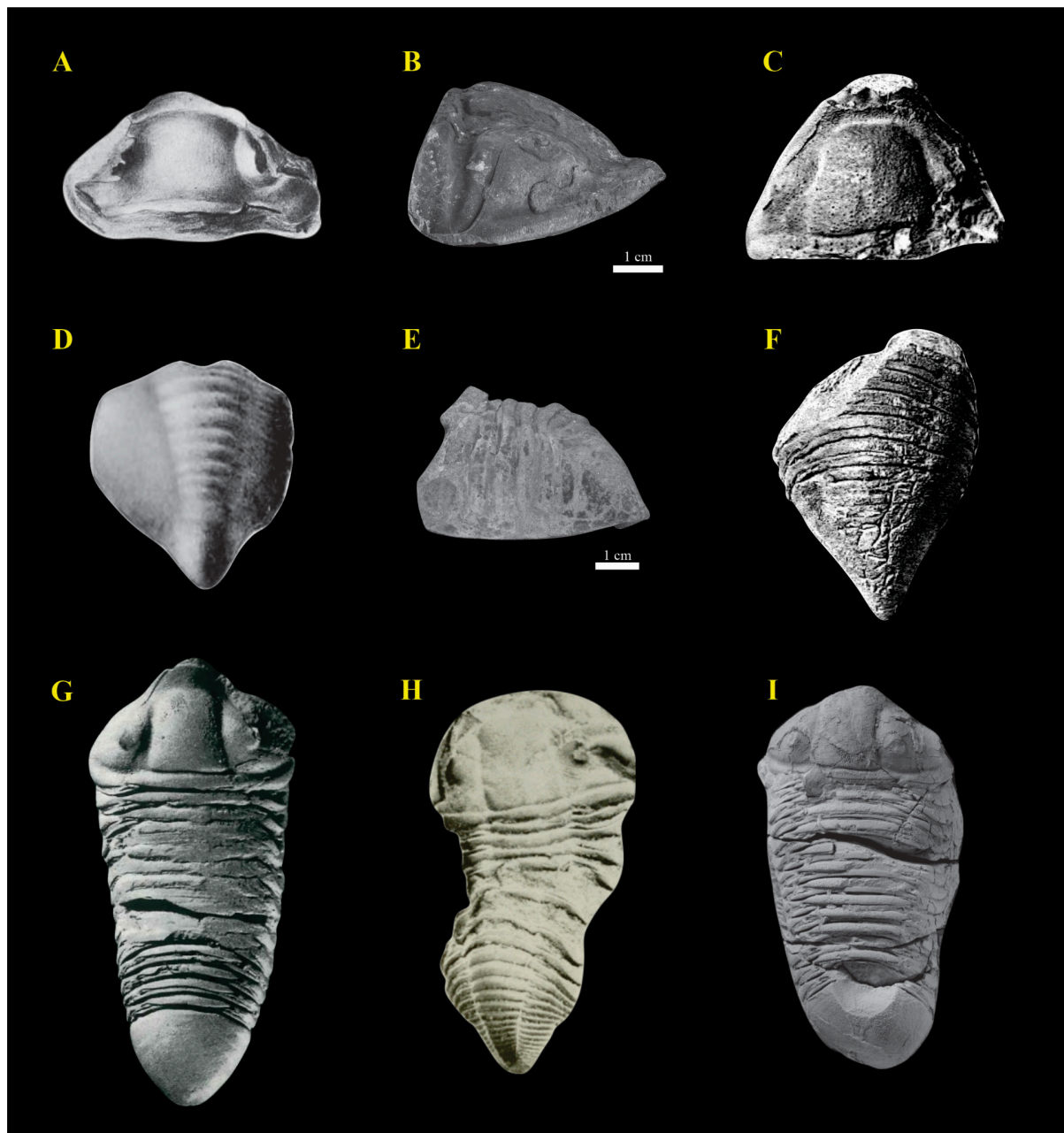


Figura 2.4 - *Dipleura kayseri*: (A) desenho esquemático do céfalo em vista anterior e (D) desenho esquemático do pigídio (Thomas, 1905); *Burmeisteria antarcticus*: (B) céfalo em vista lateral (UCMP 14692) e (E) pigídio em vista lateral (UCMP 14690; imagens por Bob Day, fornecidas pelo Museu de Paleontologia da Universidade da Califórnia - Berkeley, CalPhotos 2023); *Burmeisteria clarkei*: (C) vista dorsal do céfalo e (F) do pigídio parcial (Kozlowski, 1923); *Dipleura boliviensis*: espécime completo em vista dorsal (Wolfart, 1968); *Burmeisteria fontinalis*: holótipo em vista dorsal (SMC-A3069; Cooper, 1982); *Dipleura dekayi*: espécime completo em vista dorsal (CMCIP 77138; Carvalho, 2018).



2.3.1. Lista de Abreviaturas

CEGH-UNC = Centro de Investigações Paleobiológicas da Universidade Nacional de Córdoba - ARG; CMCIP = Centro de Paleontologia de Invertebrados do Museu de Cincinnati - EUA; DGM-ANM = Divisão de Geologia e Mineralogia da Agência Nacional de Mineração - BRA; DZP-UNESP - Departamento de Zoologia da UNESP - Botucatu/SP - BRA; FUMDHAM = Fundação Museu do Homem Americano - BRA; MN-UFRJ = Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro - BRA; MCZ = Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard - USA; NHM = Museu de História Natural de Londres - ING; NMV = Museu Nacional de Victoria - AUS; NYSM = Museu do Estado de Nova Iorque - EUA; sag = sagital; SMC = Museu Sedgewick, em Cambridge - ING; tr. = transversal; UCMP = Museu de Paleontologia da Universidade da Califórnia, Berkeley - EUA.

2.3.2. Lista de Caracteres

Foram utilizados para as análises um total de 56 caracteres. Deste total, 22 foram baseados na lista de caracteres proposta e utilizada por Congreve & Lieberman (2008), enquanto que os demais foram propostos pelos autores do presente trabalho. Os caracteres e seus estados de codificação foram propostos seguindo as bases lógicas de Sereno (2007) e os estados de caracteres quantitativos foram medidos no ImageJ 1.54d. De modo geral, os caracteres utilizados estão relacionados às três segmentações corporais e enfatizam o exoesqueleto dorsal dos espécimes. As características da porção ventral são representadas apenas pela sutura rostral, uma vez que na maioria dos táxons analisados informações desta região estão ausentes. A lista completa dos caracteres pode ser conferida no Anexo II.

2.3.3. Análises Filogenéticas

A matriz com os táxons e caracteres, apresentada no Anexo II, foi confeccionada no Winclada ASADO 1.61 (Nixon, 2002), uma atualização do Winclada. Todos os caracteres foram considerados sem peso e os caracteres multiestados foram ponderados sem ordenamento, uma vez que não havia um critério óbvio que justificasse classificá-los deste modo. Os dados foram analisados por meio do TNT v1.6 (Goloboff; Morales, 2023). Foram realizadas análises exploratória, com diferentes parâmetros na montagem da matriz, para compreender

o funcionamento da família na filogenia. A primeira consistiu na matriz completa, com todas as espécies de interesse e a segunda, na remoção das espécies consideradas ruídos, ou seja, com problemas de validação, no Capítulo 1 (*Burmeisteria oiara*, *Burmeisteria accraensis*, *Burmeisteria antarcticus* e *Dipleura kayseri*). As espécies utilizadas para codificação dos caracteres a serem analisados estão apresentadas na tabela 2.1.

As análises foram realizadas pelo método de busca tradicional (TBR), iniciadas com árvores de Wagner, com máximo de 20.000 árvores na memória, 1.000 replicações, 0 *random seed* e 10 árvores salvas por replicação, o que possibilitou determinar as árvores mais parcimoniosas (MPT) para os dados da matriz. As imagens das árvores foram geradas pelo TNT e editadas no FigTree v1.4.4 e CoreIDRAW 2021 v.23.1.0.389.

Tabela 2.1 - Espécies utilizadas para a codificação das análises filogenéticas.

Espécies	Nº Tombo	Imagem	Autoria das imagens
<i>Burmeisteria accraensis</i>	MCZ 7623	Est. 143; figs. 2 e 5	Saul (1967)
<i>Burmeisteria antarcticus</i>	UCMP 14690 UCMP 14691 UCMP 14692	—	CalPhotos (2023)
<i>Burmeisteria clarkei</i>	—	Est. 1; figs. 12 à 15	Kozlowski (1923)
<i>Burmeisteria fontinalis</i>	SMC A3069	Est. X; fig. 6	Reed (1925)
		Fig. 31	Cooper (1982)
<i>Burmeisteria herschellii</i>	AMNH 51003	Est. 1; fig. 1	Carvalho (2006)
	DGM 57 e 63	Fig. 1-B	Meira (2016)
	CEGH-UNC 12752 CEGH-UNC 12754 CEGH-UNC 24253	—	Rustán <i>et al.</i> (2020)
<i>Burmeisteria notica</i>	DGM 55-I	Est. 1; fig. 1-A	Carvalho (1995)
	DGM 5005-I	Est. 1; figs. 2-A e 2-B	
	FUMDHAM 169056	Fig. 3-A	Leme <i>et al.</i> (2013)
	FUMDHAM 169045	Figs. 3-B, 3-D e 3E	

Espécies	Nº Tombo	Imagem	Autoria
<i>Burmeisteria oiara</i>	NYSM 4494	Est. 1; fig. 5	Clarke (1890)
<i>Burmeisterella braziliensis</i>	MN 7588-I	Est. 1; fig. 5	Carvalho (2005)
<i>Dalmanitoides drevermanni</i>	CEGH-UNC 10499	Figs. 3-1, 3-2 e 3-3	Rustán & Vaccari (2012)
	CEGH-UNC 12738	Figs. 4-1 e 4-5	
<i>Digonus derbyi</i>	MN 3370-I	Fig. 1-A	Carvalho & Ponciano (2015)
<i>Dipleura boliviensis</i>	—	Est. 1; figs. 2, 4 e 5	Wolfart (1968)
	—	Est. 2; figs. 1, 2, 4 e 5	
	—	Est. 3; figs. 1 e 2	
<i>Dipleura dekayi</i>	CMCIP 77138	Fig. 2 A e B	Carvalho (2018)
<i>Dipleura kayseri</i>	—	Est. XI; figs. 5 e 6	Thomas (1905)
<i>Kozlowskiaspis subseciva</i>	CGP/1A-2 CGP1A-208	Fig. 9 - A, C, D e F	Kerber (2021)
	DGM 25 DGM 28	Fig. 5-H e J	Mori e Leme (2016)
<i>Kozlowskiaspis superna</i>	AMNH 36711 AMNH 36712 NMHN 245640	Fig. 27 - A, B e E	Eldredge & Braniša (1980)
	NMHM 245643	Fig. 29 - C	

2.4. Resultados

A análise filogenética possibilitou a obtenção de 12 árvores mais parcimoniosas, representadas por uma árvore de consenso estrito. Os números de passos (L), o valor do índice de consistência (CI) e o índice de retenção (RI) foram tabulados, conforme indicado na tabela 2.2. As topologias mais representativas das MPT são apresentadas na figura 2.5, enquanto que a figura 2.6 mostra a árvore de consenso.

Com a árvore de consenso foi possível mapear as sinapomorfias que sustentam os clados e assim, verificar quais podem ser considerados monofiléticos, parafiléticos ou polifiléticos, principalmente a nível de gênero.

Tabela 2.2 - Relação do número de passos, índice de consistência e de retenção para as árvores mais parcimoniosas e de consenso, na análise filogenética.

	L	CI	RI
MPT	236	30	60
Árvore de consenso	244	29	58

Nas discussões adiante serão apresentadas as sinapomorfias e autapomorfias dos clados e espécies, com enfoque nas espécies de idade devoniana pertencentes às Altas Latitudes.

Figura 2.5 - Topologias representativas das árvores mais parcimoniosas (MPT), com comprimento de 236 passos, índice de consistência igual a 30 e índice de retenção igual a 60. Os ramos em vermelho destacam as 12 espécies de interesse, analisadas no presente estudo. Observa-se que em todas elas algumas espécies apresentam posições estáveis (*Burmeisteria fontinalis* e *Dipleura boliviensis*), enquanto que outras estão ora associadas a um clado, ora a outro (*Burmeisteria oiara* e *Burmeisteria antarcticus*).

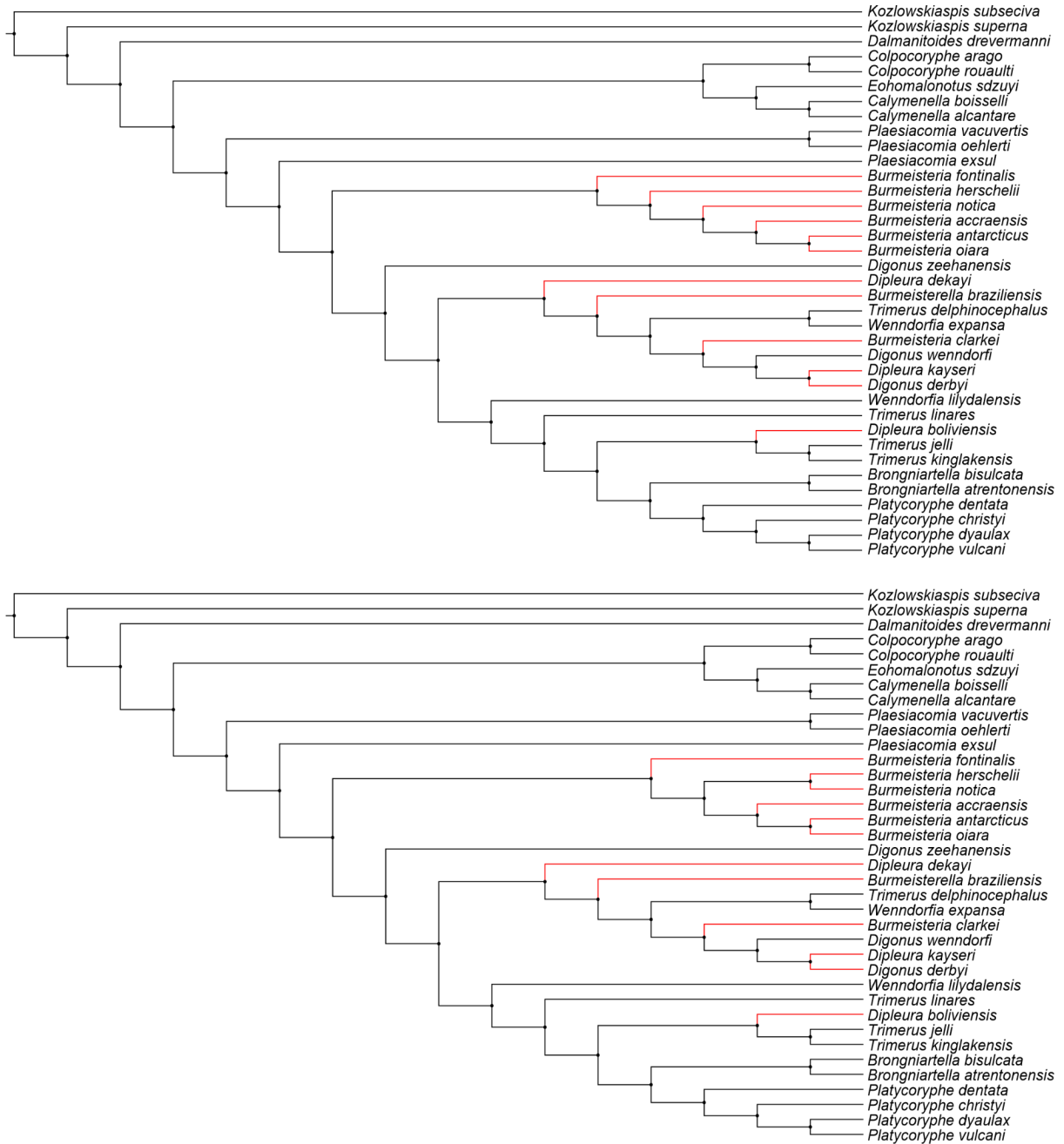
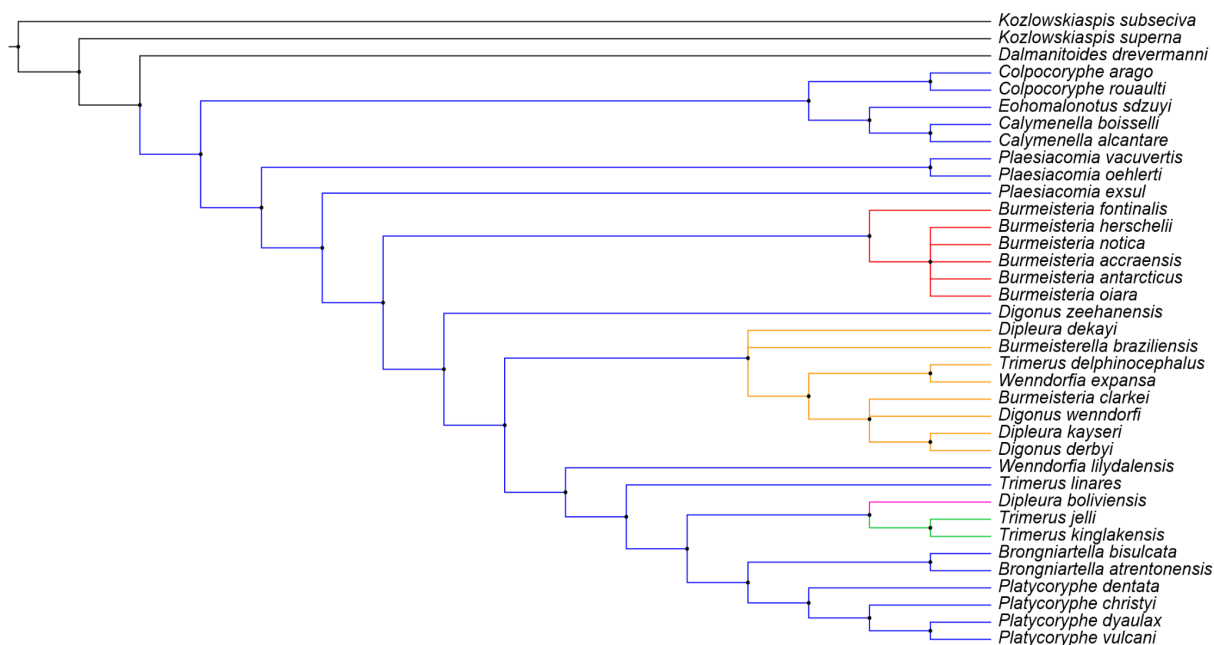


Figura 2.6 - Árvore de consenso obtida nas análises filogenéticas, com um comprimento de 244 passos, índice de consistência igual a 29 e índice de retenção igual a 58. Os ramos pretos representam o grupo externo utilizado nas análises. Todas as espécies ligadas a ramos de coloração azul são representantes da família Homalonotidae. Os ramos vermelhos representam o gênero *Burmeisteria*, enquanto que os laranjas integram representantes dos demais gêneros analisados (*Dipleura*, *Digonus* e *Burmeisterella*). No ramo rosa encontra-se a espécie *Dipleura boliviensis*, caracterizada como pertencente ao gênero *Trimerus* (ramos verdes).



2.5. Discussão

Uma leitura dos dados presentes na literatura taxonômica de Homalonotidae revelaram uma grande inconsistência nas diagnoses de gênero e espécie, com alguns autores assumindo até mesmo divisões pouco usuais (e.g. sub-gênero) para alguns grupos, como Harrington *et al.* (1959) e Cooper (1982). Estes dados, uma vez codificados na matriz, expuseram politomias formadas pelo alto nível de homoplasias, indicado pelo baixo índice de consistência (tabela 2.2). O gênero *Burmeisteria* será considerado aqui como recuperado de forma monofilética, visto que apenas *Burmeisteria clarkei* não foi recuperada junto às demais e seu caso será tratado adiante, na seção 2.5.1. *Digonus* e *Dipleura* foram recuperados como grupos polifiléticos, enquanto que *Burmeisterella* não se classifica desta forma, por ser representada por uma única espécie (*Burmeisterella braziliensis*). As proposições aqui apresentadas tiveram como base os resultados filogenéticos (sinapomorfias e autapomorfias; figura 2.6), em conjunto às informações obtidas para cada espécie no Capítulo 1. Os caracteres listados e seus respectivos estados podem ser vistas na subseção Lista de Caracteres (2.3.2).

A família Homalonotidae foi recuperada pelas sinapomorfias não ambíguas relacionadas à largura da base da glabela entre 50% e 70% do valor da largura (tr.) do céfalo (8[1]); olhos pequenos e arredondados (14[0], 15[0]); glabela de formato arredondado (24[2]); sulcos glabellares em sua maioria rasos ou ausentes (25[0]); campo pré-glabellar de forma não elíptica (26[1]); glabela não afunilando em direção a região posterior do céfalo (27[1]); ausência do espinho genal (38[0]); lateral do pigídio com convexidade aparente (46[0]); comprimento do eixo pigidial com razão menor que 1,0 em relação ao comprimento (sag.) do pigídio (52[0]) e; eixo pigidial não alcançando a margem posterior do pigídio (54[1]).

Seis destas características apresentam variações em seus estados na família (8, 15, 24, 26, 27, 46), enquanto que as demais possuem valores únicos de estado para todos os representantes do ramo familiar, que em sua maioria estão de acordo com o proposto por Harrington *et al.* (1959). Assim, podem ser considerados como sinapomorfias verdadeiras. Em todas as árvores Homalonotidae apresenta-se formado por dois clados, um deles agrupando os gêneros *Colpocoryphe*, *Eohomalonotus* e *Calymenella*; outro, mais abrangente, com os gêneros *Plaesiacomia*, *Burmeisteria*, *Digonus*, *Dipleura*, *Trimerus*, *Burmeisterella*, *Platycoryphe*, *Wenndorfia* e *Brongniartella*.

2.5.1. *Burmeisteria*

Os táxons inicialmente atribuídos ao gênero *Burmeisteria* foram recuperados todos, com exceção de *Burmeisteria clarkei*, compondo um clado. *Burmeisteria clarkei*, no entanto, apresenta problemas de diagnose e não se enquadra em *Burmeisteria*, o que será discutido adiante. Portanto, consideramos que o gênero *Burmeisteria* é monofilético.

Para a árvore de consenso o clado que representa este gênero é sustentado pelas sinapomorfias da margem anterior cefálica pontiaguda (1[2]) e eixo pigidial com mais de 12 anéis (50[2]). Observa-se que *Burmeisteria fontinalis* é recuperada como uma espécie consolidada dentro do gênero, com suas próprias autapomorfias, enquanto que as demais espécies foram recuperadas em uma politomia.

Burmeisteria fontinalis

As análises filogenéticas realizadas permitiram consolidar *Burmeisteria fontinalis* como uma espécie considerada válida, vide que em todas as situações ela

foi recuperada como autapomórfica com boa sustentação dada pelos caracteres que a distinguem das demais, relativos à trilobação cefálica aparente (5[0]), margem posterior pigidial convexa (44[0]) e pleuras pigidiais com mais de 12 segmentos (53[2]). As características apresentadas estão de acordo com o proposto por Reed (1925) em sua descrição da nova espécie.

Burmeisteria herschelii

Mesmo que possa ser considerada uma das espécies mais consolidadas da família Homalonotidae, a análise filogenética recuperou *Burmeisteria herschelii* como pertencente ao ramo politomizado da árvore de consenso. Sua sustentação é dada pelas autapomorfias não ambíguas dos caracteres relacionados à: razão entre o comprimento (sag.) e largura (tr.) do céfalo com valores entre 0,6 - 0,7 (6[0]), sutura facial opistoparariana (9[1]) e sutura rostral côncava (10[1]). Tal fato possivelmente está relacionado à presença de características homoplásicas na espécie, como a sutura facial opistoparariana, comum a outros indivíduos do mesmo gênero.

Apesar disso, o status da espécie é mantido aqui como válido, visto que sua posição nas topologias das MPT pode ser considerada estável e, quando variou, estava mais relacionada à presença de espécies instáveis, como *Burmeisteria antarcticus* e *Burmeisteria oiara*.

Burmeisteria notica

Semelhante ao que ocorre com *Burmeisteria herschelii*, esta espécie também possui alterações de posição nas diferentes topologias das árvores mais parcimoniosas diretamente relacionadas às instabilidade de outras espécies do gênero. Recuperada como parte da politomia na árvore de consenso, suas autapomorfias são referentes à superfície lisa do céfalo (12[1]) e à pleura posterior pigidial não destacada (41[0]). Tais características são concordantes com o proposto por Clarke (1913) e Carvalho (1995) para validar *Burmeisteria notica* como uma espécie válida e portanto, assim ela será considerada no presente trabalho.

Burmeisteria oiara

Apesar de recuperada com duas autapomorfias relacionadas a ausência de espinhos ou tubérculos no céfalo (12[1]) e convexidade lateral da glabella não

perceptível (18[0]), a espécie não apresenta a maior parte dos caracteres considerados para as análises filogenéticas. Apenas 46% do total dos caracteres estão presentes e alguns deles são relacionados à outras espécies, como o caracter 12, comum também à *Burmeisteria notica*. A baixa quantidade de informações condiciona a espécie a se comportar como um *wild card* nas árvores mais parcimoniosas, o que significa que sua posição nos ramos e suas relações com as demais espécies não é bem estabelecida. Este fato ocasiona um aumento no número de topologias possíveis para as MPT.

A grande quantidade de *missing data* está relacionada sobretudo à alta fragmentação do espécime analisado por Hartt & Rathbun (1875). Esta condição do material inviabiliza a coleta de outras características, as quais poderiam colaborar com a descrição da espécie. O difícil acesso ao material tipo (NYSM 4494), que encontra-se perdido (informação pessoal da Dr^a. Lisa Amati, curadora de Paleontologia do NYSM, 2024), junto a disponibilidade de uma ilustração (Clarke, 1890; estampa 1, figura 5) e imagens do molde do holótipo, dificultam a validação da espécie *Burmeisteria oiara*.

Devido ao fato de a nível de gênero, ela sempre ser recuperada junto às demais espécies de *Burmeisteria*, a espécie passa a ser considerada aqui como *Burmeisteria* sp.

Burmeisteria antarcticus

Recuperada como parte da politomia, *Burmeisteria antarcticus* encontra-se sustentada pela autapomorfia dos caracteres relacionados à lobação glabellar não distinguível (22[0]), pigídio com menos de nove aneis axiais (50[1]) e entre quatro e sete segmentos pleurais (53[0]). No entanto, nem todas estas características são exclusivas de *Burmeisteria antarcticus*, como é o caso da lobação glabellar fraca, típica do gênero (Harrington *et al.*, 1959)

Aliado a isso, seu comportamento de *wild card* nas MPTs, além de dificultar sua correta distinção das demais espécies de *Burmeisteria* e consequente correlação, colabora com a formação de uma politomia na árvore de consenso recuperada.

O espécime tentativamente classificado como *Burmeisteria antarcticus* por Saul (1965) apresenta um grande número de estados homoplásticos com outros táxons da matriz, tornando sua diagnose original insuficiente para distingui-lo de

outros táxons. Soma-se a isso o fato de o autor ter relacionado diversos fragmentos distintos à uma mesma espécie, como é o caso dos pigídios apresentados por ele. Assim, apesar de poder existir esta nova espécie, validá-la não é tão simples e, por estar inserida de forma estável no clado de seu gênero, *Burmeisteria antarcticus* passa a ser considerada como *Burmeisteria* sp.

Burmeisteria accraensis

Inserida na politomia de seu gênero, *Burmeisteria accraensis* foi recuperada com sustentação dada pelas autapomorfias: sutura facial gonatopariana (9[2]); não convexidade da margem anterior da glabella (17[0]); eixo pigidial arredondado (39[1]) e convexidade lateral do pigídio não evidenciada (46[1]). Tais características não são concordantes com a diagnose proposta por Saul (1967) para estabelecer a espécie. O autor teve como base a forma trapezoidal do céfalo, a ausência de lobação e de tubérculos para tal classificação.

De acordo com Cooper (1982), as características utilizadas por Saul (1967) são comuns a diagnose de *Burmeisteria notica*. Este fato é comprovado na literatura pelas descrições de Clarke (1913) e Carvalho (1995). Junto a isto, Carvalho (1995) questiona a validade de *Burmeisteria accraensis*, ao afirmar que o autor não comparou seus espécimes com exemplares de *Burmeisteria notica* descritos para a Bacia do Parnaíba, nordeste do Brasil. Esta correlação é embasada pela proximidade geográfica das regiões (Gana e nordeste brasileiro) no Devoniano Inferior (Torsvik; Cocks, 2013). Além disso, a conexão entre ambas foi possível, devido à subida dos níveis dos mares no referido período (Carvalho, 1995; Simões; Leme; Soares, 2008; Torsvik; Cocks, 2013).

Importante ressaltar que *Burmeisteria accraensis* apresentou-se como um *wild card*, sem uma posição bem definida e com mais de uma possibilidade de correlação com as demais espécies desse gênero. Semelhantemente a *Burmeisteria antarcticus*, isso colaborou com a politomia da árvore de consenso. Deste modo, as evidências aqui apresentadas permitem propor a sinonimização de *Burmeisteria accraensis* à *Burmeisteria notica*.

Burmeisteria clarkei

Recuperada como parte de uma politomia com *Digonus wenddorfi* e o clado formado por *Digonus derbyi* e *Dipleura kayseri*, *Burmeisteria clarkei* é sustentada

pelas autapomorfias referentes ao contorno cefálico subtriangular (0[3]); margem anterior cefálica reta (1[0]); porção posterior das suturas faciais cortando a margem do céfalo próximo aos ângulos genais (11[2]); céfalo sem processos frontais (13[1]); glabela não afunilando em direção a parte posterior do céfalo (27[0]); pigídio com menos de nove segmentos axiais (50[1]) e pleuras pigidiaias com quatro a sete segmentos (53[0]).

Descrita inicialmente como *Homalonotus clarkei* Kozlowski, 1923, esta espécie foi atribuída na literatura a diversos gêneros de homalonotídeos como *Digonus* (Wolfart, 1968), *Trimerus* (Tomczykowa, 1975), *Burmeisteria* (Cooper, 1982) e *Dipleura* (Wenndorf, 1990), até ser considerada como *incertae sedis* por Sandford (2005) a nível de gênero. Mesmo com tal definição, Rustán *et al.* (2020) consideram a espécie como pertencente ao gênero *Burmeisteria*, vide que, segundo os autores, várias características da espécie são semelhantes a *Burmeisteria notica*, podendo ser ela sinonímia desta.

No entanto, vale ressaltar que nenhum dos trabalhos citados teve como princípio realizar análises filogenéticas da espécie. Assim, ao ser analisada filogeneticamente, *Burmeisteria clarkei* foi recuperada em uma politomia com *Digonus wenndorfi*, *Digonus derbyi* e *Dipleura kayseri*. Esta politomia possivelmente está relacionada ao comportamento de *wild card* apresentado pela espécie em questão, que apresenta instabilidade de conexão com as demais espécies do clado.

A sustentação do referido clado é dada pelas sinapomorfias: largura da base da glabela entre 50% e 70% do valor da largura (tr.) do céfalo (8[1]); convexidade da glabela em sua margem lateral não visível (18[0]); trilobação pigidial não distinta (49[1]) e; pigídio com razão entre seu comprimento (tr.) e sua largura (sag.) maior que 0,8 (51[2]).

Além das sinapomorfias descritas, o táxon apresenta outras características que o assemelha ao gênero *Digonus*: céfalo e glabela trapezoidais em seus contornos; porção frontal da glabela bem definida, semelhante à *Digonus derbyi* (Clarke, 1890); pigídio de contorno triangular; eixo pigidial com cerca de oito anéis e; borda pigidial pouco definida. Tais características são concordantes ao proposto por Harrington *et al.* (1959) e Sandford (2005) para *Digonus*. Portanto, com os resultados das análises filogenéticas, conjuntamente as características diagnósticas presentes na literatura (vide Capítulo 1), propomos aqui a transferência do táxon

para o gênero *Digonus*, passando a ser denominado como *Digonus clarkei*, de forma concordante ao proposto por Wolfart (1968).

2.5.2. *Burmeisterella*, *Dipleura* e *Digonus*

Os demais gêneros e espécies pertencentes às Altas Latitudes encontram-se inseridas no clado sustentado pelas sinapomorfias não ambíguas relativas à glabela possuir base com largura inferior à 50% da largura (tr.) do céfalo (8[0]) e não apresentar lobação glabellar distinguível (22[0]). Deste clado serão debatidas as espécies *Burmeisterella braziliensis*, *Digonus derbyi*, *Dipleura boliviensis*, *Dipleura dekayi* e *Dipleura kayseri*.

Burmeisterella braziliensis

Representante de um gênero monoespecífico para o Devoniano da Biorregião de Altas Latitudes, *Burmeisterella braziliensis* foi recuperada na árvore de consenso em uma politomia com *Dipleura dekayi* e um clado com representantes dos gêneros *Trimerus*, *Wenndorfia*, *Dipleura*, *Digonus* e *Burmeisteria*, e encontra-se sustentada por seis autapomorfias não ambíguas: contorno cefálico trapezoidal (0[0]); margem anterior cefálica reta (1[0]); razão do comprimento da glabela em relação ao comprimento (sag.) do céfalo com valor entre 0,6 e 0,7 (7[0]); razão da largura da glabela em relação a largura (tr.) do céfalo com valor maior que 70% (8[2]); margem anterior da glabela não convexa (17[0]); e pleuras pigidiais com um número de segmentos entre quatro e sete (53[0]).

Kennedy (1994) considera o gênero *Burmeisterella* sinônimo-júnior de *Burmeisteria*, com a proposição de que ambos possuem revestimento pigidial mais estreito e um sulco estreito em sua margem, característica que os diferencia de *Digonus*. No entanto, Sandford (2005) suporta o status independente de *Burmeisterella* com base na presença de um campo pré-glabellar muito curto, eixo pigidial elevado não conectado ao escudo pleural e que estende-se sobre a margem posterior como uma ponta fina. Além disso, o pigídio de *Burmeisterella* tem uma margem lateral mais convexa e sempre apresenta um par de nós ou espinhos proeminentes na costela pleural mais anterior.

Nossos resultados corroboram a validade de *Burmeisterella braziliensis* como independente de *Burmeisteria*, com as autapomorfias concordantes com o proposto na literatura, como é o caso dos caracteres 0[0] e 53[0] (Harrington *et al.*, 1959;

Carvalho, 2005; Sandford, 2005). Portanto, o status da espécie será mantido neste trabalho.

Digonus derbyi

Recuperada de forma monofilética junto à *Dipleura kayseri*, a espécie *Digonus derbyi* sustenta-se pela autapomorfia relativa à evidente distinção da área paraglabelar (28[0]), concordante a diagnose da espécie proposta por Clarke (1890) e Carvalho & Ponciano (2015). Apesar da sustentação e da estabilidade filogenética apresentadas pela espécie, deve-se ressaltar que *Digonus derbyi* é representada apenas por um céfalo, o que ocasiona uma maior quantidade de *missing data* quanto às demais partes do exoesqueleto da espécie. Este fato pode ter influenciado os resultados obtidos. Apesar disto, *Digonus derbyi* apresenta uma estabilidade morfológica e filogenética, sem apresentar variações na análise exploratória (ver figuras 2.6 e 2.9) e assim, seu status taxonômico será mantido.

Dipleura boliviensis

Dipleura boliviensis foi recuperada como um táxon irmão do clado *Trimerus kinglakensis* + *Trimerus jelli*. Essa relação é sustentada por duas sinapomorfias não ambíguas: margem cefálica lateral arredondada (2[1]) e evidente convexidade lateral do pigídio (46[0]). A sustentação do táxon é dada por nove sinapomorfias não ambíguas: presença de espinhos ou tubérculos no céfalo (12[0]); presença de processos frontais cefálicos (13[1]); olhos de formato reniforme (15[1]); notável convexidade da glabela em sua margem lateral (18[0]); campo pré-glabelar elíptico (26[0]); afunilamento da glabela em direção a porção posterior do céfalo (27[0]); contorno pigidial arredondado (42[1]); pigídio sem trilobação distinguível (49[1]) e presença de tubérculos no pigídio (55[0]).

O grande número de características que sustentam este táxon, junto à sua grande estabilidade nas árvores filogenéticas e a diagnose de Wolfart (1968), corroboram com a manutenção seu status de independente, concordante ao proposto por Sandford (2005). No entanto, sua forte assimilação com espécies de outro gênero (*Trimerus*), com grande estabilidade do clado formado pelos táxons em todas as análises, indica a necessidade de mudança em sua classificação a nível genérico. Recomenda-se aqui que o táxon seja transferido para o gênero *Trimerus*, com a espécie passando a ser *Trimerus boliviensis*. Esta proposição ainda tem

como embasamento a classificação original de Wolfart (1968), que diz ser *Dipleura* um subgênero de *Trimerus*, com o adendo de que *boliviensis* não é mais considerada uma subespécie de *dekayi*, conforme indicado pelo autor.

Dipleura dekayi

As topologias das MPTs permitiram observar que esta espécie possui alta estabilidade filogenética. Sua sustentação é dada pela autapomorfia relativa à não expansão da margem lateral da glabela para adquirir forma de um sino (19[1]). Esta característica é condizente com o proposto por Carvalho (2018) para a diagnose da espécie. Assim, com base nas análises filogenéticas, que mostra boa sustentação do táxon nas MPTs e, no apresentado para *Dipleura dekayi* no Capítulo 1, o status independente da espécie será mantido no presente trabalho.

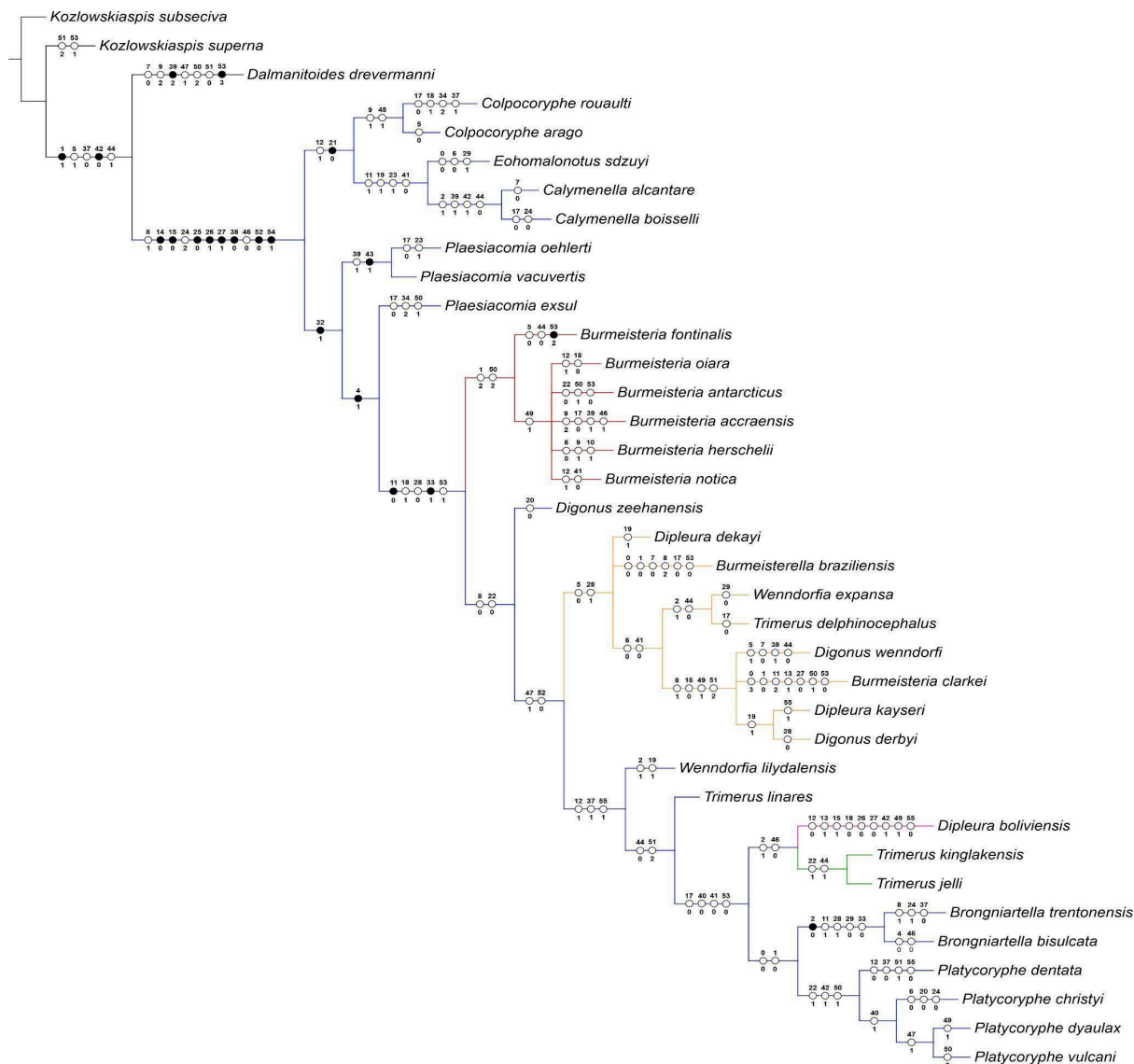
Dipleura kayseri

Dipleura kayseri foi recuperada em um clado mais abrangente (figura 2.6) como um táxon irmão de *Digonus derbyi*, compartilhando a sinapomorfia relacionada a não perceptível expansão lateral da glabela em sua última seção lateral para adquirir forma de sino (19[1]). O clado *Dipleura kayseri* + *Digonus derbyi*, por sua vez, formam um clado com *Digonus wenndorfi* e *Burmeisteria clarkei*, com sustentações apresentadas na seção de *Burmeisteria clarkei*.

Uma vez que a politomia desse clado deve-se ao comportamento de *wild card* de *Burmeisteria clarkei*, a estabilidade do clado *Digonus wenndorfi* + (*Dipleura kayseri* + *Digonus derbyi*) é garantida e coloca dúvidas sobre a classificação genérica de *Dipleura kayseri*, com sustentação dada pela autapomorfia relacionada à ausência de tubérculos no pigídio (55[1]).

Até o momento, apenas Thomas (1905) figurou imagens de *Dipleura kayseri* para descrição sistemática, enquanto outros trabalhos presentes na literatura (e.g. Simões *et al.*, 2009) apenas fazem citação ao original. Tal fato indica uma grande quantidade de enviesamento para a definição da espécie, vide que não houveram revisões sistemáticas relatadas na literatura. Tendo como argumentos os resultados apresentados e discutidos aqui para a posição filogenética do espécime, e visando uma maior estabilidade da nomenclatura taxonômica, recomendamos que o táxon em questão seja transferido para o gênero *Digonus*, com a espécie passando a ser *Digonus kayseri*.

Figura 2.7 - Sinapomorfias e autapomorfias que sustentam os clados e as espécies na árvore de consenso. Os números acima dos ramos correspondem aos caracteres sinapomórficos e os abaixo, aos respectivos status de cada um.



2.5.3. Análise Exploratória

Com o intuito de explorar outros possíveis resultados, uma segunda análise filogenética foi realizada com a remoção dos táxons considerados que apresentam instabilidade na primeira análise da matriz (*Burmeisteria oiara*, *Burmeisteria antarcticus*, *Burmeisteria accraensis* e *Dipleura kayseri*).

Burmeisteria oiara foi removida devido ao seu comportamento instável, baixa quantidade de caracteres disponíveis e fraca sustentação por autapomorfias na primeira análise. *Burmeisteria accraensis*, por sua vez, foi removida por suas semelhanças com *Burmeisteria notica* e falta de comparação do material original

com os espécimes encontrados na Bacia do Parnaíba. A remoção de *Burmeisteria antarcticus* foi determinada pela instabilidade na primeira análise e também pelas incoerências apresentadas pelos materiais utilizados por Saul (1967) na descrição da nova espécie. Por fim, *Dipleura kayseri* foi removida por apresentar, na primeira análise, baixa sustentação autapomórfica e poucas informações taxonômicas na literatura.

A segunda análise recuperou duas árvores mais parcimoniosas, que são representadas por uma árvore de consenso, com número de passos, índice de consistência (CI) e índice de retenção (RI) apresentados na tabela 2.3. As figuras 2.8 e 2.9 representam as novas topologias e a árvore de consenso obtidas nesta análise.

Tabela 2.3 - Número de passos, índice de consistência e de retenção para as árvores mais parcimoniosas e de consenso para a análise exploratória.

	L	CI	RI
MPT	220	33	60
Árvore de consenso	223	32	59

A se comparar a árvore de consenso obtida pela análise exploratória com aquela da primeira análise observa-se a forte sustentação do clado monofilético de Homalonotidae, que não apresenta alterações; a recuperação de *Burmeisteria* quase que totalmente como monofilético (com exceção de *Burmeisteria clarkei*, explicado anteriormente); a estabilidade de *Burmeisteria clarkei* e *Dipleura boliviensis* quanto às suas posições nas árvores filogenéticas e; a não alteração das autapomorfias que sustentam *Burmeisterella braziliensis*, *Burmeisteria fontinalis* e *Dipleura boliviensis*.

Algumas diferenças entre eles também foram notadas, como a ausência da politomia entre os representantes de *Burmeisteria*; a estabilidade entre *Burmeisteria herschelii* e *Burmeisteria notica* como táxons irmãos e; o aumento e/ou alterações no número de sinapomorfias na sustentação de clados e espécies (tabela 2.4). As sinapomorfias e autapomorfias que sustentam os clados e ramos podem ser vistas na figura 2.10.

Figura 2.8 - Topologias representativas das árvores mais parcimoniosas (MPT) para as análise exploratória, que possuem comprimento de 220 passos, índice de consistência igual a 33 e índice de retenção igual a 60. Os ramos em vermelho destacam as oito espécies analisadas. Nota-se uma grande estabilidade de suas posições, apenas com a troca de posição entre *Burmeisterella braziliensis* e *Dipleura dekayi* nas árvores.

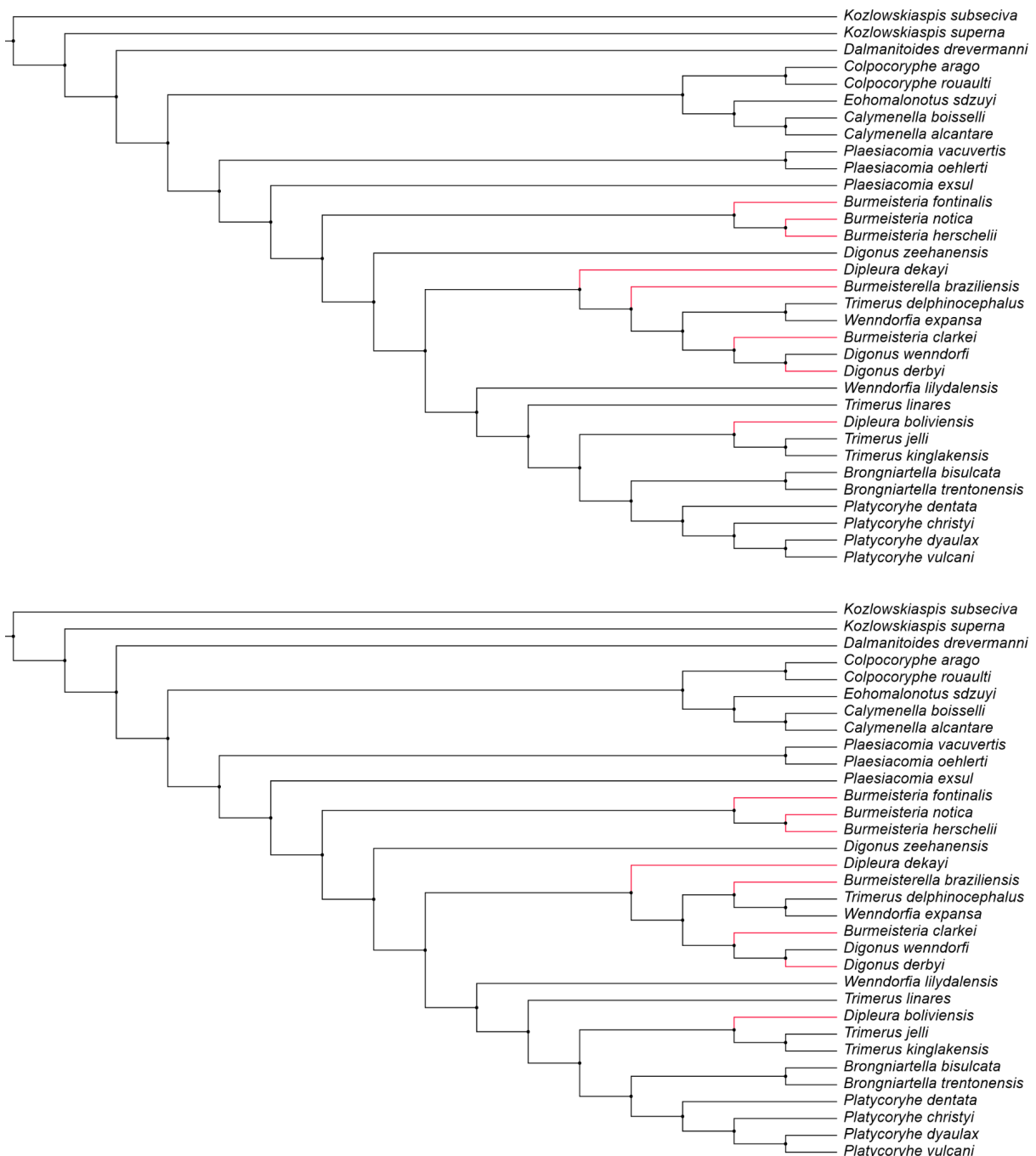


Figura 2.9 - Árvore de consenso obtida nas análises filogenéticas exploratórias, com um comprimento de 223 passos, índice de consistência de 32 e índice de retenção de 59. Os ramos pretos representam o grupo externo utilizado nas análises. Todas as espécies ligadas a ramos de coloração azul são representantes da família Homalonotidae. Os ramos vermelhos representam o gênero *Burmeisteria*, enquanto que os laranjas integram representantes dos demais gêneros analisados (*Dipleura*, *Digonus* e *Burmeisterella*). No ramo rosa encontra-se a espécie *Dipleura boliviensis*, caracterizada como pertencente ao gênero *Trimerus* (ramos verdes). Nota-se uma maior estabilidade em *Burmeisteria*, sem a presença de um ramo politomizado, o que possivelmente indica uma diminuição das homoplasias no gênero.

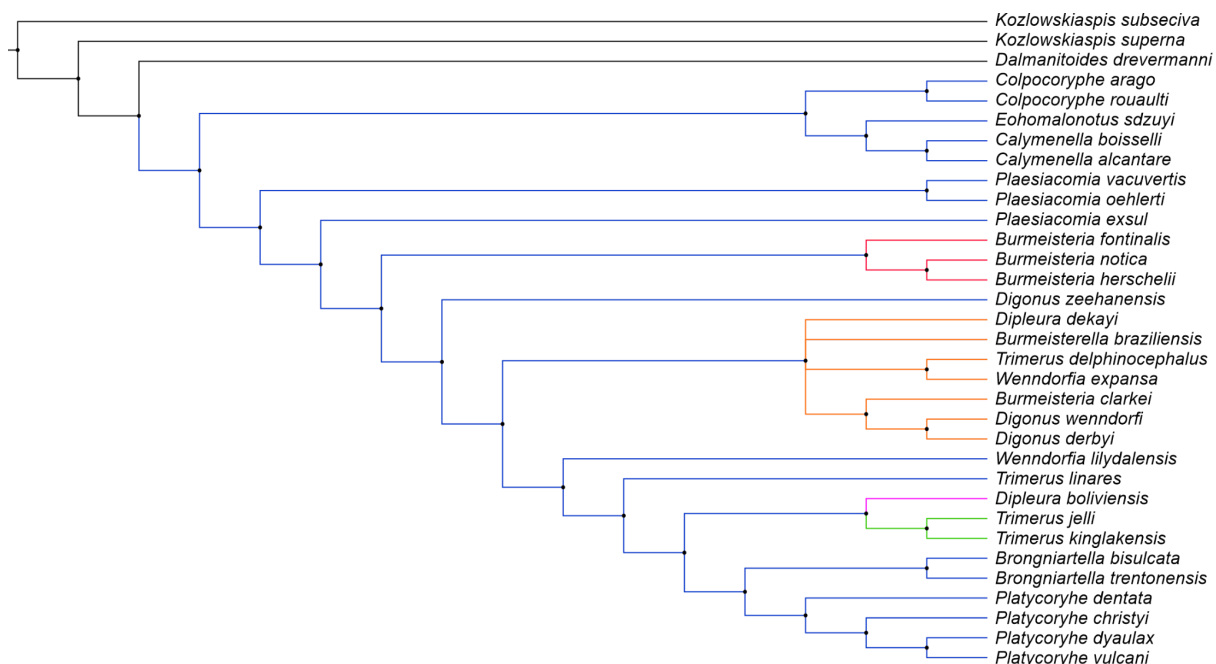


Tabela 2.4 - Mudanças nas sinapomorfias e autapomorfias para os clados e táxons das árvores da filogenia completa e da filogenia sem as espécies ruído. Os valores dos nós descritos para cada um dos componentes representam, respectivamente, a árvore de consenso da filogenia completa e da filogenia sem ruídos.

	Análise filogenética completa (figura 2.7)	Análise filogenética exploratória (figura 2.10)
<i>Burmeisteria</i>	1 (2); 50 (2)	1 (2); 7 (0); 50 (2)
<i>Burmeisteria notica</i>	12 (1); 41 (0)	7 (1); 12 (1); 41 (0); 51 (2)
<i>Burmeisteria herschelii</i>	6 (0); 9 (1); 10 (1)	9 (1); 10 (1); 29 (0)
<i>Burmeisteria clarkei</i>	0 (3); 1 (0); 11 (2); 13 (1); 27 (0); 50 (1); 53 (0)	0 (3); 1 (0); 11 (2); 13 (1); 27 (0); 43 (0); 50 (1); 53 (0)
<i>Digonus derbyi</i>	28 (0)	10 (1); 19 (1); 24 (2)
<i>Dipleura dekayi</i>	19 (1)	19 (1); 23 (0)
Clado com <i>Dipleura</i>, <i>Digonus</i> e <i>Burmeisterella</i>	5 (0); 28 (1)	5 (0); 23 (1); 43 (1)

Figura 2.10 - Sinapomorfias e autapomorfias que sustentam os clados e as espécies na árvore de consenso das análise exploratória. Os números acima dos ramos correspondem aos caracteres sinapomórficos e os abaixo, aos respectivos status de cada um.



2.6. Conclusões

As análises sugerem que a maior parte dos táxons de trilobitas pertencentes a família Homalonotidae no Devoniano da Biorregião de Altas Latitudes possuem relações filogenéticas bem estabelecidas e posições estáveis nas MPTs. Estes táxons são, em geral, altamente autapomórficos para os caracteres da análise e Homalonotidae pode ser considerado um grupo fortemente estável com relação a suas sinapomorfias.

A redução da quantidade de homoplasias e consequente reestruturação das árvores filogenéticas mostra-se possível quando da retirada de espécies instáveis

dentro das análises, os chamados *wild cards* (*Burmeisteria oiara*, *Burmeisteria accraensis*, *Burmeisteria antarcticus*, *Dipleura kayseri*), que são responsáveis por incertezas quanto à melhor topologia das árvores mais parcimoniosas. Apesar de ser uma solução mais próxima do ideal no que diz respeito aos resultados, remover táxons para as análises não é recomendado, em razão de as espécies existirem e apenas possuírem classificações equivocadas, não podendo ser desconsideradas quando trata-se desta área e família de estudo.

Portanto, a reclassificação das espécies, assim como proposto, mostra-se como a principal ferramenta para solucionar os problemas apresentados nas árvores filogenéticas da família Homalonotidae, devido à ser fortemente sustentada pelos resultados das análises filogenéticas. Para *Burmeisteria oiara* e *Burmeisteria antarcticus*, a consideração de ambas como *Burmeisteria* sp., fortemente sustentada por em todas as análises ambas estarem presentes no clado deste gênero, revela-se como uma boa solução. Com essa nomenclatura, elas não poderiam ser consideradas para as análises e desta forma, as instabilidades relacionadas a elas não iriam ocorrer.

Os resultados das análise também sustentam a reclassificação de *Burmeisteria clarkei* e *Dipleura boliviensis* respectivamente para *Digonus clarkei* e *Trimerus boliviensis*, visto que em todas as análises as espécies apresentaram forte correlação com seus novos gêneros. Por fim, os resultados filogenéticos, juntamente com as características diagnósticas e dados da literatura, permitiram correlacionar *Burmeisteria accraensis* à *Burmeisteria notica*, tornando-a uma espécie sinônima desta. Deste modo, apenas *Burmeisteria notica* poderia ser considerada para as análises e as instabilidades relacionadas à *Burmeisteria accraensis* não ocorreriam, como visto na análise exploratória. Os status dos táxons após as análises podem ser vistos na tabela 2.5, com as devidas proposições de reclassificação realizadas neste trabalho.

Portanto, fica evidente a importância das análises filogenéticas para a classificação sistemática das espécies, uma vez que elas possibilitam uma compreensão mais a fundo das relações de parentesco entre as espécies.

Tabela 2.5 - Status atual dos táxons devonianos da família Homalonotidae na Biorregião de Altas Latitudes após os levantamentos, análises e proposições da presente dissertação.

TÁXON	STATUS ATUAL
<i>Burmeisteria fontinalis</i>	Espécie válida
<i>Burmeisteria herschellii</i>	Espécie válida
<i>Burmeisteria notica</i>	Espécie válida
<i>Burmeisteria accraensis</i>	Sinonímia de <i>Burmeisteria notica</i>
<i>Burmeisteria antarcticus</i>	<i>Burmeisteria</i> sp.
<i>Burmeisteria oiara</i>	<i>Burmeisteria</i> sp.
<i>Burmeisteria clarkei</i>	Reclassificada para <i>Digonus clarkei</i>
<i>Burmeisterella braziliensis</i>	Espécie válida
<i>Digonus derbyi</i>	Espécie válida
<i>Dipleura boliviensis</i>	Reclassificada para <i>Trimerus boliviensis</i>
<i>Dipleura dekayi</i>	Espécie válida
<i>Dipleura kayseri</i>	Reclassificada para <i>Digonus kayseri</i>

2.7. Referências

BREZINSKI, D. K. Phylogenetics, Systematics, Paleoecology, and Evolution of the Trilobite Genera *Paladin* and *Kaskia* from the United States. **Journal of Paleontology**, v. 82, n. 3, p. 511–527, 2008.

CALPHOTOS. **Regents of the University of California**, Berkeley. 2023. Accessed on April 4, 2023. Available online at: <https://calphotos.berkeley.edu/>.

CARBONARO, F. A. et al. Inferring Ancestral Range Reconstruction Based on Trilobite Records: A Study-case on *Metacryphaeus* (Phacopida, Calmoniidae). **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 15179, 2018.

CARVALHO, M. G. P. **Trilobitas Devonianos da Bacia do Parnaíba (Formações Pimenteira, Cabeças e Longá)**. Tese de Doutorado—Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1995.

CARVALHO, M. G. P. Occurrence of *Dipleura dekayi* Green, 1832 (Trilobita; Homalonotidae) in the Devonian of Colombia. **American Museum Novitates**, v. 2018, n. 3902, p. 1–8, 2018.

CARVALHO, M. G. P.; PONCIANO, L. C. M. O. The Devonian Trilobites of Brazil: A Summary. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 64, p. 217–228, 2015.

CLARKE, J. M. As Trilobitas do Grez de Ererê e Maecuru, Estado do Pará, Brazil. Em: **Archivos do Museu Nacional**. v. 9p. 1–58, 1890.

CLARKE, J. M. **Fósseis Devonianos do Paraná**. Monografia—Rio de Janeiro, 1913.

CONGREVE, C. R.; LIEBERMAN, B. S. Phylogenetic and Biogeographic Analysis of Ordovician Homalonotid Trilobites. **The Open Paleontology Journal**, v. 1, n. 1, 2008.

CONGREVE, C. R.; LIEBERMAN, B. S. Phylogenetic and Biogeographic Analysis of Sphaerexochine Trilobites. **PLOS ONE**, v. 6, n. 6, p. 11, 27 jun. 2011.

COOPER, M. R. A revision of the Devonian (Emsian-Eifelian) Trilobita from the Bokkeveld Group of South Africa. **Annals of the South African Museum. Annale van die Suid-Afrikaanse Museum**, v. 89, p. 1–174, 1982.

ELDREDGE, N.; BRANIŠA, L. Calmonioid Trilobites of the Lower Devonian Scaphiocoelia Zone of Bolivia, with Remarks on Related Species. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, [s. l.], v. 165, p. 1–116, 1980.

GAPP, I. W.; CONGREVE, C. R.; LIEBERMAN, B. S. Unraveling the Phylogenetic Relationships of the Eccoptochilinae, an Enigmatic Array of Ordovician Cheirurid Trilobites. **PLOS ONE**, v. 7, n. 11, p. 7, 2012.

GOLOBOFF, P. A.; MORALES, M. E. TNT version 1.6, with a graphical interface for

MacOS and Linux, including new routines in parallel. **Cladistics**, v. 39, n. 2, p. 144–153, 2023.

HARRINGTON, H. J. et al. Trilobita. Em: MOORE, R. C. (Ed.). **Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O: Arthropoda**. Geological Society of America and University of Kansas Press: Moore, R. C., 1959.

HARTT, C. F.; RATHBUN, R. **Morgan Expeditions, 1870-'71: on the Devonian Trilobites and Mollusks of Ereré, Province of Pará, Brazil**. Nova Iorque: Salem Press, p. 1–38, 1875.

KENNEDY, R. J. British Devonian Trilobites. **Monographs of the Palaeontographical Society**, v. 148, n. 595, p. 1–39, 1994.

KERBER, G. **Trilobitas Malvinocáfricos da Sub-bacia Alto Garças (Devoniano Inferior, Bacia do Paraná, Brasil): composição e taxonomia**. Dissertação de Mestrado—Campo Grande - MS: Universidade Federal do Mato Grosso do Sul - UFMS, 2021.

MÉNDEZ-ALZOLA, R. Fósiles Devónicos del Uruguay. **Boletín del Instituto Geológico del Uruguay**, v. 24, p. 1–115, 1938.

MORI, A.; LEME, J. Systematic revision of Calmoniidae (Trilobita, Phacopida) of the Ponta Grossa Formation (Devonian), Paraná Basin, Apucarana Sub-basin, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 19, p. 167–180, 25 ago. 2016.

NIXON, K. C. **WinClada ver. 1.0000**. Published by the author, Ithaca, NY, USA, 2002.

PEK, I.; VANĚK, J. On Some Silurian and Devonian Trilobites of Bolivia. **Acta Universitatis Palackianae Olomucensis - Facultas Rerum Naturalium - Geographica-Geologica XXX**, v. 103, p. 75–104, 1991.

PENN-CLARKE, C. R.; HARPER, D. A. T. Early–Middle Devonian Brachiopod Provincialism and Bioregionalization at High Latitudes: A Case Study from Southwestern Gondwana. **GSA Bulletin**, v. 133, n. 3–4, p. 819–836, 2021.

REED, F. R. C. Revision of the Fauna of the Bokkeveld Beds. Em: **Annals of the South African Museum**. Cape Town: South African Museum. v. 22p. 27–225, 1925.

RUSTÁN, J. J.; VACCARI, N. A revision of the Devonian Malvinokaffric dalmanitid trilobite *Dalmanitoides Delo*, 1935, on the basis of new data from Argentina. **Palaeontologia Electronica**, v. 15, 2012.

RUSTÁN, J. J.; WAISFELD, B. G.; VACCARI, N. E. The homalonotid trilobite *Burmeisteria* Salter, 1865 in the Lower Devonian of Argentina: new data in the context of southwestern Gondwana. **Journal of Paleontology**, v. 94, n. 3, p. 498–512, 2020.

SANDFORD, A. C. Homalonotid Trilobites from the Silurian and Lower Devonian of

South-Eastern Australia and New Zealand (Arthropoda: Trilobita: Homalonotidae). **Memoirs of Museum Victoria**, v. 62, n. 1, p. 1–66, 2005.

SAUL, J. Lower Devonian Fauna of the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica. Em: **Geology and Paleontology of the Antarctic**. Antarctic Research. [s.l.] Jarvis B. Hadley, v. 6p. 269–271, 1965.

SAUL, J. M. *Burmeisteria (Digonus) accraensis*, a New Homalonotid Trilobite from the Devonian of Ghana. **Journal of Paleontology**, v. 41, n. 5, p. 1126–1136, 1967.

SCHWARZ, E. H. L. The Rocks of Tristan D'acunha, Brought Back by H.m.s. Odin, 1904, with Their Bearing on the Question of the Permanence of Ocean Basins. **Transactions of the South African Philosophical Society**, v. 16, n. 1, p. 9–51, 1 jan. 1905.

SERENO, P. C. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, v. 23, n. 6, p. 565–587, 2007.

SIMÕES, M. G.; LEME, J. M.; SOARES, S. P. Systematics, Taphonomy, and Paleocology of Homalnotid Trilobites (Phacopida) from the Ponta Grossa Formation (Devonian), Paraná Basin, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 12, p. 27–42, 2009.

SUNDBERG, F. A. Phylogenetic Analysis of the Spiny Oryctocephalids (Trilobita, Corynexochida?, Oryctocephalidae), Cambrian. **Journal of Paleontology**, v. 88, n. 3, p. 556–587, 2014.

THOMAS, I. Neue Beiträge zur Kenntniss der devonischen Fauna Argentinien. Em: **Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft**. Berlin, v. 57p. 233–290, 1905.

TOMCZYKOWA, E. The Trilobite Subfamily Homalonotinae from the Upper Silurian and Lower Devonian of Poland. v. 20, n. 1, p. 52, 1975.

TORSVIK, T. H.; COCKS, L. R. M. Gondwana From Top to Base in Space and Time. **Gondwana Research**, v. 24, n. 3, p. 999–1030, 2013.

WENNDORF, K.-W. Homalonotinae (Trilobita) aus dem Rheinischen Unter-Devon. **Palaeontographica Abteilung A**, p. 1–184, 1990.

WOLFART, R. Die Trilobiten aus dem Devon Boliviens und ihre Bedeutung für Stratigraphie und Tiergeographie. Em: **Beiträge zur Kenntnis des Devons von Bolivien**. [s.l.] R. Wolfart & A. Voges, p. 5–201, 1968.

ANEXO II

Lista de Caracteres

0. Contorno cefálico: (0) trapezoidal; (1) arredondado; (2) triangular; (3) subtriangular.
1. Margem cefálica anterior: (0) reta; (1) arredondada; (2) pontiaguda.
2. Margem cefálica lateral: (0) reta; (1) côncava; (2) convexa.
3. Margem anterior do céfalo quanto à sua inflação: (0) inflada; (1) não inflada.
4. Convexidade lateral do céfalo: (0) notória; (1) não distinguível.
5. Trilobação cefálica: (0) aparente; (1) não aparente.
6. Razão entre o comprimento (sag.) e a largura (tr.) da base do céfalo: (0) 0,60 a 0,70; (1) $< 0,60$; (2) $> 0,70$.
7. Porcentagem do comprimento da glabella em relação ao comprimento (sag.) do céfalo: (0) $< 50\%$; (1) 50% a 60%; (2) $> 60\%$.
8. Porcentagem da largura da base da glabella em relação à largura (tr.) da base do céfalo: (0) $< 50\%$; (1) 50% a 70%; (2) $> 70\%$.
9. Sutura facial: (0) propariana; (1) opistopariana; (2) gonatopariana.
10. Sutura rostral: (0) transversa; (1) côncava; (2) moderadamente curvada.
11. Parte posterior das suturas faciais: (0) cortam a margem do céfalo em frente aos ângulos genais; (1) cortam as margens genais nos ângulos genais; (2) cortam a margem do céfalo próximo aos ângulos genais; (3) não definida.
12. Espinhos e/ou tubérculos no céfalo: (0) presente; (1) ausente.
13. Processo frontal cefálico: (0) ausente; (1) presente.
14. Tamanho dos olhos em relação ao tamanho do céfalo: (0) pequenos; (1) grandes.
15. Formato dos olhos: (0) arredondados; (1) reniformes.
16. Expansão do campo pré-glabelar: (0) 2x o comprimento de L0; (1) 1x o comprimento L0.
17. Margem anterior da glabella: (0) não convexa; (1) convexa.
18. Convexidade da glabella em sua margem lateral: (0) visível; (1) não visível.
19. Expansão lateral da glabella em sua última seção lateral para adquirir forma de sino: (0) notável; (1) não notável.
20. Margem posterior da glabella: (0) convexa; (1) não convexa.

21. Extensão dos sulcos glabellares: (0) invadem o eixo sagital da glabella; (1) restritos às margens laterais da glabella ou indistintos.
22. Lobação glabellar: (0) não visível / não distinta; (1) visível / distinta.
23. Razão entre o comprimento (sag.) e a largura da base (tr.) da glabella: (0) $\geq 0,90$; (1) $< 0,90$.
24. Formato da glabella: (0) trapezoidal; (1) urceolada; (2) arredondada; (3) pentagonal.
25. Sulcos glabellares: (0) rasos ou ausentes; (1) profundos e bem marcados.
26. Campo pré-glabellar (0) elíptico; (1) não elíptico.
27. Glabella afunila para trás em direção à porção posterior do céfalo: (0) sim; (1) não.
28. Distinção da área paraglabellar: (0) evidente; (1) não evidente.
29. Formato da margem posterior da fixigena: (0) subangular; (1) arredondada.
30. Ângulo posterior fixigenal: (0) 30° a 40° ; (1) $> 50^\circ$.
31. Processos laterais dos anéis axiais: (0) presente; (1) ausente.
32. Anel occipital: (0) mais espesso medialmente; (1) largura uniforme.
33. Trilobação torácica: (0) visível; (1) não visível.
34. Número de segmentos torácicos: (0) 11 a 13; (1) < 11 ; (2) > 13 .
35. Sulcos axiais torácicos: (0) evidentes; (1) não evidentes.
36. Espinhos pigidiais: (0) presentes; (1) ausentes.
37. Espinhos e/ou tubérculos no tórax: (0) presente; (1) ausente.
38. Espinhos genais: (0) ausentes; (1) presentes.
39. Formato do eixo pigidial: (0) afunilado; (1) arredondado.
40. Tubérculo inchado na extremidade posterior do pigídio: (0) presente; (1) ausente.
41. Pleura posterior pigidial: (0) acentuada; (1) não acentuada.
42. Contorno pigidial: (0) cônico; (1) arredondado.
43. Número de sulcos no eixo pigidial: (0) ≥ 5 ; (1) ≤ 4 .
44. Margem posterior do pigídio: (0) convexa; (1) não convexa.
45. Sulco coaptivo pigidial: (0) ausente; (1) presente.
46. Convexidade lateral do pigídio: (0) evidente; (1) não evidente.
47. Convexidade dorsal do pigídio: (0) acentuada; (1) não acentuada.
48. Expansão lateral do último segmento do pigídio: (0) ausente; (1) presente.
49. Trilobação do pigídio: (0) distinguível; (1) não distinguível.

- 50.** Número de anéis no eixo pigídal: (0) 9 a 12; (1) < 9; (2) > 12.
- 51.** Razão entre o comprimento (sag.) e a máxima largura (tr.) do pigídio: (0) entre 0,70 e 0,80; (1) < 0,70; (2) > 0,80.
- 52.** Razão entre o comprimento do eixo pigídal e o comprimento total (sag.) do pigídio: (0) < 1,0; (1) 1,0.
- 53.** Número de segmentos pleurais do pigídio: (0) 4 a 7; (1) 8 a 12; (2) > 12.
- 54.** Eixo atinge a margem posterior do pigídio: (0) sim; (1) não.
- 55.** Tubérculos pigídalais: (0) presentes; (1) ausentes.

Anexo IV

Descrição sistemática das espécies

Gênero	Espécie	Sistemática
<p><i>Burmeisteria</i> Salter, 1865</p>	<p><i>Burmeisteria</i> <i>herschelii</i></p>	<p><i>Homalonotus herschelii</i> Murchison, 1839 <i>Homalonotus herschelii</i> Salter, 1856 <i>Homalonotus (Burmeisteria) herschelii</i> Salter, 1865 <i>Homalonotus perarmatus</i> Frech, 1897 <i>Homalonotus herschelii</i> Lake, 1904 <i>Homalonotus quernus</i> Lake, 1904 <i>Homalonotus colossus</i> Lake, 1904 <i>Homalonotus herschelii</i> Schwarz, 1906 <i>Homalonotus herschelii</i> Murchison Salter var? Schwarz, 1906 <i>Homalonotus horridus</i> Schwarz, 1906 <i>Homalonotus agrestis</i> Schwarz, 1906 <i>Homalonotus hippocampus</i> Schwarz, 1906 <i>Homalonotus lex</i> Schwarz, 1906 <i>Homalonotus herscheli</i> Clarke, 1913 <i>Homalonotus (Burmeisteria) herschelii</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Burmeisteria) herschelii</i> var. <i>rectisuturalis</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Burmeisteria) herschelii</i> var. <i>colossus</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Burmeisteria) herschelii</i> var. <i>fusiformis</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Burmeisteria) herschelii</i> var. <i>grahami</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Burmeisteria) herschelii</i> var. <i>bituberculata</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Burmeisteria) herschelii</i> var. <i>perarmata</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Burmeisteria) quernus</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Burmeisteria?) hippocampus</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Burmeisteria)</i> sp. Reed, 1925 <i>Burmeisteria hippocampus</i> Sdzuy, 1957 <i>Burmeisteria herschelii</i> Saul, 1965 <i>Burmeisteria herschelii</i> Braniša, 1965 <i>Burmeisteria</i> cf. <i>herschelii</i> Braniša, 1965 <i>Burmeisteria (Burmeisteria?)</i> sp. Wolfart, 1968 <i>Burmeisteria verrucosa</i> Pek & Vaněk, 1991</p>

	<p><i>Burmeisteria herschellii</i> Soares et al., 2008 <i>Burmeisteria herscheli</i> Simões et al., 2009 <i>Burmeisteria herschellii</i> Rustán et al., 2020</p>
<i>Burmeisteria oiara</i>	<p><i>Homalonotus oiara</i> Hartt & Rathbun, 1875, <i>Homalonotus oiara</i> Clarke, 1890 <i>Burmeisteria oiara</i> Carvalho & Ponciano, 2015</p>
<i>Burmeisteria fontinalis</i>	<p><i>Homalonotus (Digonus) fontinalis</i> Reed, 1925 <i>Burmeisteria fontinalis</i> Cooper, 1982</p>
<i>Burmeisteria antarcticus</i>	<p><i>Burmeisteria (Digonus) antarcticus</i> Saul, 1965</p>
<i>Burmeisteria accraensis</i>	<p><i>Burmeisteria (Digonus) accraensis</i> Saul, 1967</p>
<i>Burmeisteria notica</i>	<p><i>Homalonotus noticus</i> Clarke, 1913 <i>Homalonotus</i> sp. Kozłowski, 1913 <i>Homalonotus</i> cf. <i>noticus</i> Kozłowski, 1923 ? <i>Homalonotus (Burmeisteria) herschellii</i> var. <i>rectisuturalis</i> Reed, 1925 <i>Homalonotus (Digonus) noticus</i> var. <i>africana</i> Reed, 1925 <i>Digonus noticus</i> Sdzuy, 1957. <i>Digonus noticus</i> Ahlfeld and Braniša, 1960 <i>Digonus</i> cf. <i>noticus</i> Braniša, 1965 <i>Burmeisteria (Digonus) noticus</i> Saul, 1967 <i>Burmeisteria (Digonus)</i> cf. <i>noticus</i> Wolfart, 1968 <i>Burmeisteria (Burmeisteria) notica</i> Castro, 1968 <i>Burmeisteria notica</i> Cooper, 1982 <i>Digonus noticus</i> (Clarke) Melo, 1985 <i>Burmeisteria notica</i> (Clarke) Carvalho, 199 <i>Burmeisteria noticus</i> Sandford, 2005 <i>Digonus noticus</i> Soares et al., 2008 <i>Digonus noticus</i> Simões et al., 2009 <i>Burmeisteria notica</i> Rustán et al., 2020</p>

	<i>Burmeisteria clarkei</i>	<p><i>Homalonotus clarkei</i> Kozłowski, 1923</p> <p><i>Digonus clarkei</i> Wolfart et al., 1968</p> <p><i>Trimerus? clarkei</i> Tomczykowa, 1975</p> <p><i>Burmeisteria clarkei</i> Cooper, 1982</p> <p><i>Dipleura clarkei</i> Wenndorf, 1990</p> <p><i>Burmeisteria clarkei</i> Sandford, 2005</p> <p><i>Burmeisteria clarkei</i> Rustán et al., 2020</p>
<i>Digonus</i> Gürich, 1909	<i>Digonus derbyi</i>	<p><i>Homalonotus derbyi</i> Clarke, 1890</p> <p><i>Homalonotus derbyi</i> Clarke, 1913</p> <p><i>Homalonotus derbyi</i> Clarke, Kozłowski, 1923</p> <p><i>Homalonotus derbyi</i> Clarke, Katzer, 1933</p> <p><i>Digonus? derbyi</i> Tomczykowa, 1975</p> <p>"<i>Homalonotus</i>" <i>derbyi</i> Clarke, Cooper, 1982</p> <p><i>Digonus? derbyi</i> (Clarke), Sandford, 2005</p> <p><i>Digonus derbyi</i>, Carvalho & Ponciano, 2015</p>
<i>Burmeisterella</i> Reed, 1918	<i>Burmeisterella braziliensis</i>	<i>Burmeisterella braziliensis</i> Carvalho, 2005
<i>Dipleura</i> Green, 1832	<i>Dipleura dekayi</i>	<p><i>Dipleura dekayi</i> Green, 1832</p> <p><i>Dipleura dekayi</i> Sandford, 2005</p> <p><i>Dipleura dekayi</i> Carvalho, 2018</p>
	<i>Dipleura kayseri</i>	<i>Homalonotus kayseri</i> Thomas, 1905
	<i>Dipleura boliviensis</i>	<p><i>Homalonotus dekayi</i> Green, 1832</p> <p><i>Homalonotus dekayi</i> Kozłowski, 1923</p> <p><i>Homalonotus dekayi</i> Swartz, 1925</p> <p><i>Trimerus (Dipleura) dekayi</i> Sdzuyi, 1957</p> <p><i>Dipleura dekayi</i> Braniša, 1960</p> <p><i>Dipleura dekayi</i> Fricke et al., 1964</p> <p><i>Dipleura dekayi</i> Braniša, 1965</p> <p><i>Trimerus (Dipleura) dekayi boliviensis</i> Wolfart, 1968</p> <p><i>Dipleura boliviensis</i> Sandford, 2005</p> <p><i>Dipleura boliviensis</i> Simões et al., 2009</p>

Considerações Finais

A literatura acerca da família Homalonotidae no período Devoniano relata a existência de 12 espécies consideradas válidas para a Biorregião de Altas Latitudes. No entanto, as análises de suas descrições sistemáticas permitem identificar potenciais incertezas e ambiguidades quanto à diagnose de alguns táxons. É o que ocorre com *Burmeisteria accraensis*, que apresenta características muito semelhantes à de *Burmeisteria herschelii* e *Burmeisteria notica*, e à de *Burmeisteria oiara*, que possui poucas características realmente diagnósticas para ser considerada como uma espécie válida. Observa-se que tais incoerências estão por vezes relacionados à falta de metodologias e de termos que requerem maior rigor descritivo na época em que estas espécies foram descritas.

Estas incertezas não as invalidam como espécies, mas indicam a necessidade de se realizar novas observações e descrições que considerem métodos analíticos mais recentes, que podem colaborar com o esclarecimento das possíveis ambiguidades existentes. No entanto, os resultados não estão relacionados apenas às incertezas, de modo que a classificação de algumas espécies são corroboradas pelo estudo, como *Burmeisterella braziliensis*, tida como pertencente ao gênero *Burmeisteria* por alguns autores (e.g. Kennedy, 1994), mas mantida aqui como o proposto por Carvalho (2005), devido às suas características singulares.

A reclassificação das espécies e a associação com outras já existentes (determinação de sinonímias) mostra-se como uma ferramenta útil para a sistemática, visto que uma determinação mais precisa das espécies possibilita um melhor entendimento da biota que outrora existiu em cada região do planeta. A aplicação das análises filogenéticas auxiliaram no entendimento das distinções e similaridades dos táxons; das relações filogenéticas entre eles e; no esclarecimento de quais espécies mais necessitam de novas análises e de nova classificação.

Os resultados das análises filogenéticas apresentadas no Capítulo 2 deste manuscrito colaboram com as ideias de reclassificação propostas no primeiro capítulo. Apesar de apresentarem a existência de espécies com alta estabilidade sinapomórfica e com relações filogenéticas bem estabelecidas, expuseram a presença de táxons com comportamentos instáveis na árvore (*wild cards*).

Com base no que foi observado em ambos os capítulos, foi possível determinar que táxons como *Burmeisteria fontinalis*, *Burmeisteria herschellii*, *Burmeisteria notica*, *Digonus derbyi*, *Burmeisterella braziliensis* e *Dipleura dekayi* mantêm seus status de espécies, sem quaisquer modificações em suas nomenclaturas, devido a sua alta estabilidade nas árvores filogenéticas. Entretanto, o mesmo não é válido para as demais espécies, cujas análises indicaram a necessidade de mudanças em suas classificações. *Burmeisteria accraensis* foi sinonimizada à *Burmeisteria notica*. *Burmeisteria oiara* passa a ser considerada como *Burmeisteria* sp., em razão da falta de características e instabilidade filogenética. De modo semelhante, *Burmeisteria antarcticus* também é considerada *Burmeisteria* sp., devido às incertezas descritivas que os espécimes apresentam.

Dipleura boliviensis e *Burmeisteria clarkei* recebem nova classificação com mudança em seus gêneros e passam a ser consideradas, respectivamente, como *Trimerus boliviensis* e *Digonus clarkei*. Semelhante às anteriores, *Dipleura kayseri* muda de gênero e passa a ser considerada *Digonus kayseri*, mas, com o porém de ser uma das espécies com maior necessidade de revisão do material descrito originalmente. Os status dos táxons após as análises podem ser vistos na tabela 8.

No que diz respeito aos gêneros, pôde-se observar que somente *Burmeisteria* aproximou-se de um monofiletismo, assim podendo ser considerado com a reclassificação de *Burmeisteria clarkei*, enquanto que *Digonus* e *Dipleura* foram recuperados como polifiléticos. *Burmeisterella*, por ter apenas uma espécie representante, não pôde ser assim classificada.

Por fim, a construção de árvores filogenéticas com adição de outras espécies de homalonotídeos (de outras biorregiões, outros reinos e/ou períodos), propiciou compreender que Homalonotidae é muito estável no que diz respeito às sinapomorfias que definem seus clados, com a maior parte de seus táxons apresentando relações e posições filogenéticas bem estabelecidas, sobretudo na biorregião, como é o caso do gênero *Burmeisteria*. Todavia, a presença de muitas homoplasias, alguns *missing data* e de táxons determinados por materiais altamente fragmentados, corroboraram com a necessidade de reclassificação de algumas espécies por meio da sistemática filogenética, assim como proposto.

Referências

- BOUCOT, A. J. **Evolution and Extinction Rate Controls**. Corvallis, USA: Elsevier, 1975.
- CARBONARO, F. A. Fósseis Devonianos do Estado de Goiás com Ênfase na Filogenia e Paleobiogeografia dos Trilobitas do Gênero *Metacryphaeus* (Phacopida, Calmoniidae). 2017.
- CARBONARO, F. A. et al. Inferring Ancestral Range Reconstruction Based on Trilobite Records: A Study-case on *Metacryphaeus* (Phacopida, Calmoniidae). **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 15179, 2018.
- CARVALHO, M. G. P. **Trilobitas Devonianos da Bacia do Parnaíba (Formações Pimenteira, Cabeças e Longá)**. Tese de Doutorado—Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1995.
- CARVALHO, M. G. P. Primeira Ocorrência de *Burmeisterella* (Trilobita, Homalonotidae) do Devoniano do Brasil (Bacia do Parecis) com a Descrição de uma Espécie Nova. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 63, n. 3, 2005.
- CARVALHO, M. G. P.; PONCIANO, L. C. M. O. The Devonian Trilobites of Brazil: A Summary. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 64, p. 217–228, 2015.
- CLARKE, J. M. As trilobitas do grez de Ererê e Maecuru, estado do Pará, Brazil. Em: **Arquivos do Museu Nacional**. Rio de Janeiro. v. IXp. 1–58, 1890.
- CLARKE, J. M. **Fósseis Devonianos do Paraná**. Monografia—Rio de Janeiro, 1913.
- CLARKE, J. M. Falklandia. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 5, n. 4, p. 102–103, 1919.
- COHEN, K. M. et al. The ICS International Chronostratigraphic Chart. **Episodes**, v. 36, n. 3, p. 199–204, 2013 (updated).
- CONGREVE, C. R.; LIEBERMAN, B. S. Phylogenetic and Biogeographic Analysis of Ordovician Homalonotid Trilobites. **The Open Paleontology Journal**, v. 1, n. 1, 2008.
- COOPER, M. R. A revision of the Devonian (Emsian-Eifelian) Trilobita from the Bokkeveld Group of South Africa. **Annals of the South African Museum. Annale van die Suid-Afrikaanse Museum**, v. 89, p. 1–174, 1982.
- ELDREDGE, N.; ORMISTON, A. R. Biogeography of Silurian and Devonian Trilobites of the Malvinokaffric Realm. Em: **Historical Biogeography, Plate Tectonics, and the Changing Environment**. Oregon, USA. p. 147–167, 1979.
- GHILARDI, R. P.; SIMÕES, M. G. History and Development of Trilobite Research in Brazil. p. 1–9, 2007.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774–786, 2008.

GOLOBOFF, P. A.; MORALES, M. E. TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. **Cladistics**, v. 39, n. 2, p. 144–153, 2023.

HARTT, C. F.; RATHBUN, R. **Morgan Expeditions, 1870-'71: on the Devonian Trilobites and Mollusks of Ereré, Province of Pará, Brazil**. Nova Iorque: Salem Press, 1875. p. 1–38.

KAUFFMAN, E. G. Cretaceous Bivalves. Em: HALLAM, A. (Ed.). **Atlas of Palaeobiogeography**. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 1973. p. 353–383.

KENNEDY, R. J. British Devonian Trilobites. **Monographs of the Palaeontographical Society**, v. 148, n. 595, p. 1–39, 1994.

MÉNDEZ-ALZOLA, R. Fósiles Devónicos del Uruguay. **Boletín do Instituto Geológico del Uruguay**, v. 24, p. 1–115, 1938.

NIXON, K. C. **WinClada ver. 1.0000**. Published by the author, Ithaca, NY, USA, 2002.

PENN-CLARKE, C. R.; HARPER, D. A. T. Early–Middle Devonian Brachiopod Provincialism and Bioregionalization at High Latitudes: A Case Study from Southwestern Gondwana. **GSA Bulletin**, v. 133, n. 3–4, p. 819–836, 2021.

REED, F. R. C. Revision of the Fauna of the Bokkeveld Beds. Em: **Annals of the South African Museum**. Cape Town: South African Museum, 1925. v. 22p. 27–225.

RICHTER, R.; RICHTER, E. Die Trilobiten der Weismes-Schichten am Hohen Venn, mit Bemerkungen über die Malvinocaffrische Provinz. **Senckenbergiana**, v. 25, p. 156–179, 1942.

RUPPERT, E. E.; BARNES, R. D. **Zoologia de Invertebrados**. 6. ed. São Paulo: Roca, 1994.

RUSTÁN, J. J.; WAISFELD, B. G.; VACCARI, N. E. The homalonotid trilobite *Burmeisteria* Salter, 1865 in the Lower Devonian of Argentina: new data in the context of southwestern Gondwana. **Journal of Paleontology**, v. 94, n. 3, p. 498–512, 2020.

SANDFORD, A. C. Homalonotid Trilobites from the Silurian and Lower Devonian of South-Eastern Australia and New Zealand (Arthropoda: Trilobita: Homalonotidae). **Memoirs of Museum Victoria**, v. 62, n. 1, p. 1–66, 2005.

SAUL, J. G. Lower Devonian Fauna of the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica¹. Em: HADLEY, J. B. (Ed.). **Geology and Paleontology of the Antarctic**. [s.l.] American Geophysical Union (AGU), p. 241–274, 1965.

SAUL, J. M. *Burmeisteria* (*Digonus*) *accraensis*, a New Homalonotid Trilobite from the Devonian of Ghana. **Journal of Paleontology**, v. 41, n. 5, p. 1126–1136, 1967.

SCHWARZ, E. H. L. The Rocks of Tristan D'acunha, Brought Back by H.m.s. Odin, 1904, with Their Bearing on the Question of the Permanence of Ocean Basins. **Transactions of the South African Philosophical Society**, v. 16, n. 1, p. 9–51, 1 jan. 1905.

SCHWARZ, E. H. L. The Former Land Connection between Africa and South America. **The Journal of Geology**, v. 14, n. 2, p. 81–90, 1906.

SIMÕES, M. G.; LEME, J. M.; BASSO, S. P. S. Systematics, Taphonomy, and Paleocology of Homalnotid Trilobites (*Phacopida*) from the Ponta Grossa Formation (Devonian), Paraná Basin, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 12, p. 27–42, 2009.