

RESSALVA

Atendendo solicitação da autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 24/08/2025.

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 BIOCIÊNCIAS, 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 Dangiό, 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 herschelii*, 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 <i>et al.</i> (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. Figura pelos autores. <i>Figure 1.1 - Schematic representations of the sagittal and transverse divisions of trilobites. Figure by the authors.</i>	28
Figura 1.2 - Biorregião de Altas Latitudes e suas subdivisões. Modificado de Penn-Clarke & Harper (2021). <i>Figure 1.2 - High-Latitudes Bioregion and its subdivisions. Modified from Penn-Clarke & Harper (2021).</i>	30
Figura 1.3 - Algumas das espécies mencionadas neste artigo são: A) <i>Burmeisterella braziliensis</i> (MN 7588-I, céfalo; figura 2-C, Carvalho, 2005); B-C) <i>Burmeistera herschelii</i> (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) <i>Digonus derbyi</i> (MN 3370-I, sintipo; figura 2-1, Carvalho & Ponciano, 2015); E-F) <i>Burmeisteria antarcticus</i> (UCMP 14692, céfalo e, UCMP 14690, pigídio; imagens por Bob Day, CalPhotos, 2023); G) <i>Burmeisteria notica</i> (55-DGM, lectótipo; figura 1-A, Meira, 2016); H) <i>Burmeisterella braziliensis</i> (MN 7588-I, tórax-pigídio; figura 2-A, Carvalho, 2005); I) <i>Burmeisteria herschelii</i> (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. <i>Figure 1.3 - Some of the species reported in this article A) Burmeisterella braziliensis</i> (MN 7588-I, cephalon; figure 2-C, Carvalho, 2005); B-C) <i>Burmeistera herschelii</i> (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) <i>Digonus derbyi</i> (MN 3370-I, syntype; figure 2-1, Carvalho & Ponciano, 2015); E-F) <i>Burmeisteria antarcticus</i> (UCMP 14692, cephalon and, UCMP 14690, pygidium; images by Bob Day, CalPhotos, 2023); G) <i>Burmeisteria notica</i> (55-DGM, lectotype; figure 1-A, Meira, 2016); H) <i>Burmeisterella braziliensis</i> (MN 7588-I, thoracic-pygidium; figure 2-A, Carvalho, 2005); I) <i>Burmeisteria herschelii</i> (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.	43
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 - <i>Burmeisterella braziliensis</i> : (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

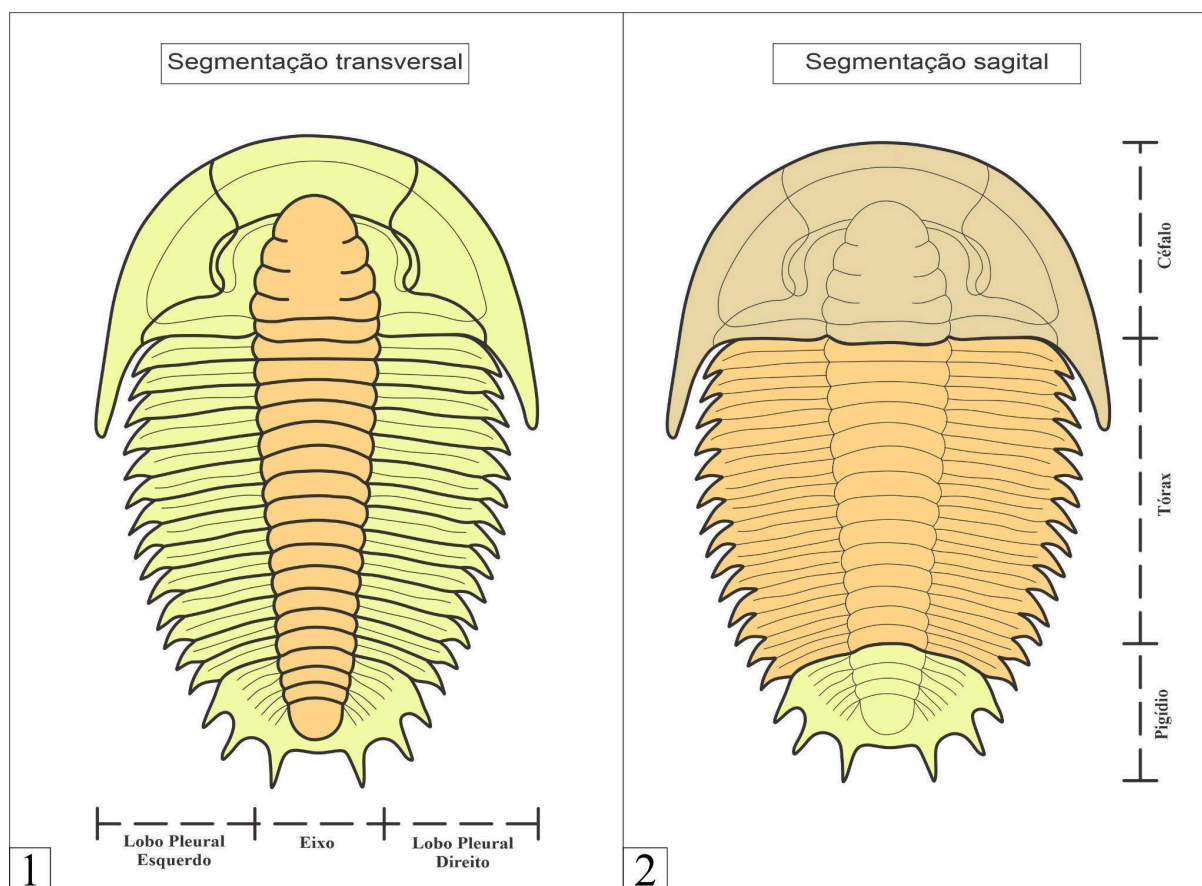
Introdução.....	13
A. Biorregiões de Altas Latitudes (60°-90° S).....	15
B. Objetivos Gerais.....	17
C. Material e Métodos.....	18
Análises Sistemáticas.....	18
Análise Filogenética.....	21
Terminais.....	22
Caracteres morfológicos.....	22
Resultados.....	23
Capítulo 1.....	26
Homalonotidae Family (Trilobite) 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.

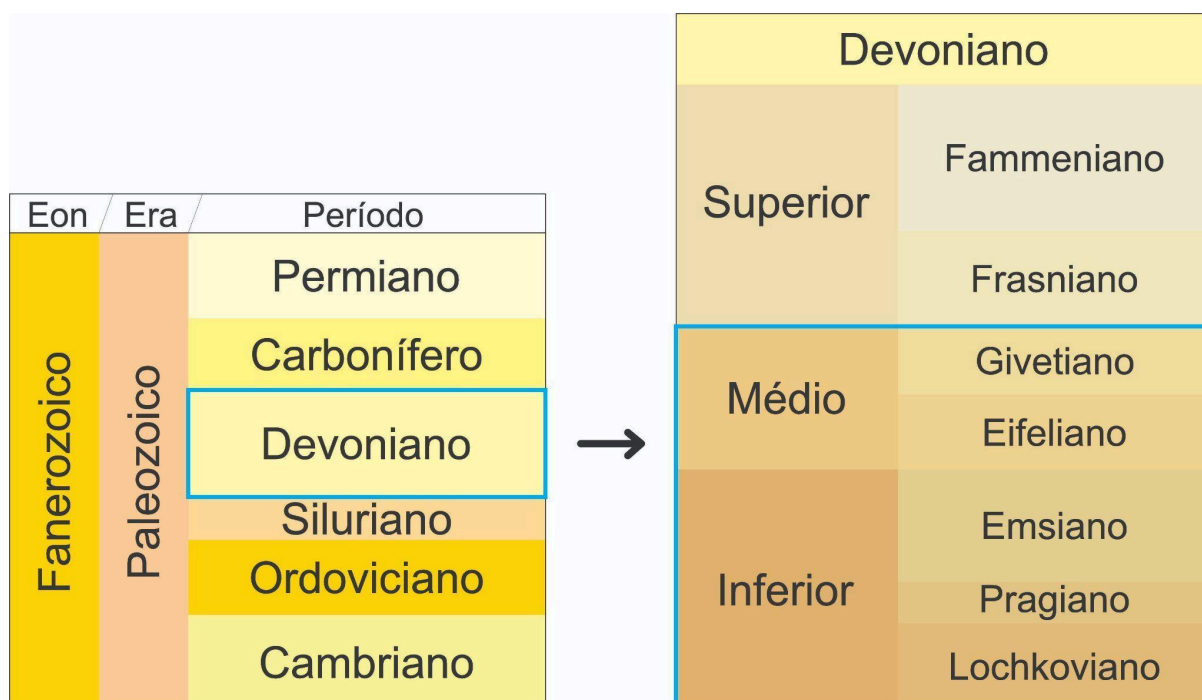


Com ampla ocorrência nos mares do Paleozoico, o táxon tem sua distribuição máxima entre os períodos Cambriano e Ordoviciano, com destaque para as ordens Phacopida Hawle & Corda, 1847, que contempla a Família Homalonotidae Chapman, 1890 e, Proetida Salter, 1864. Com origem ao final do Fioniano, no Ordoviciano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

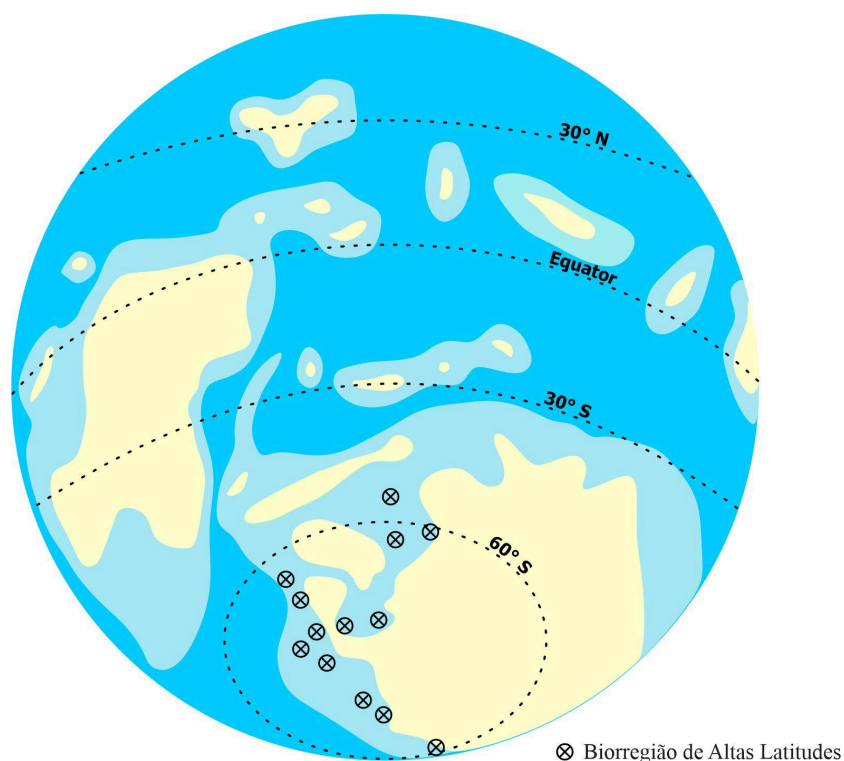
Portanto, apesar de bastante abordada na literatura, a família Homalonotidae necessita de novos detalhamentos e aprimoramentos, sobretudo no que diz respeito à filogenia, dado à imprecisão classificatória de algumas de suas espécies e carência de dados filogenéticos. Estas questões podem dificultar futuros 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, “Flabelite 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.

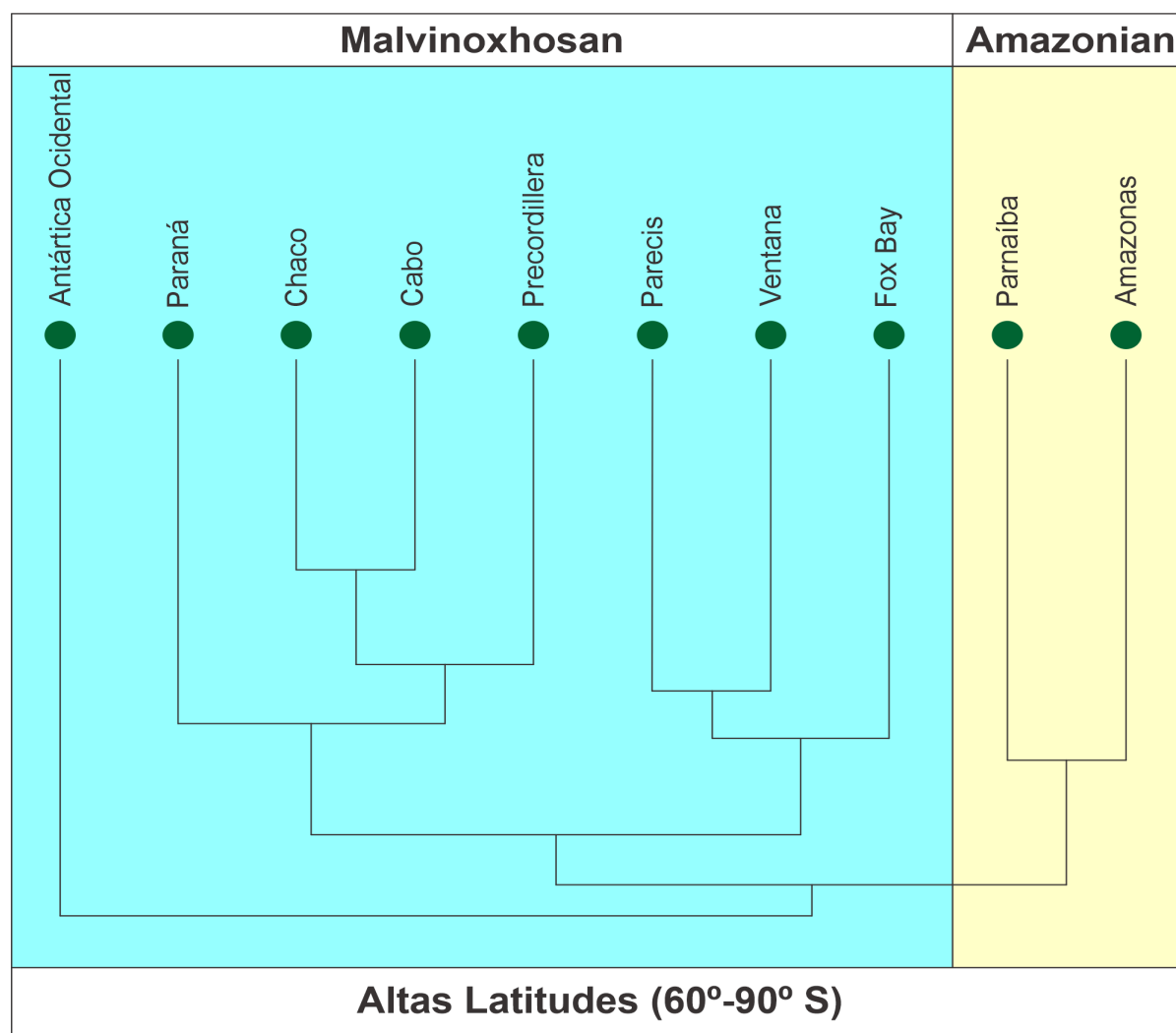
Figura C - Localidades da Biorregião de Altas Latitudes no Devoniano do Gondwana, com representantes da família Homalonotidae. Modificado de Penn-Clarke & Harper (2021).



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 período Devoniano em biorregiões de altas latitudes, esta dissertação visa contribuir para a ampliação dos conhecimentos acerca das relações taxonômicas 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 tombo.

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	Argentina
<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 herschelii*, *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 linares*, 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).

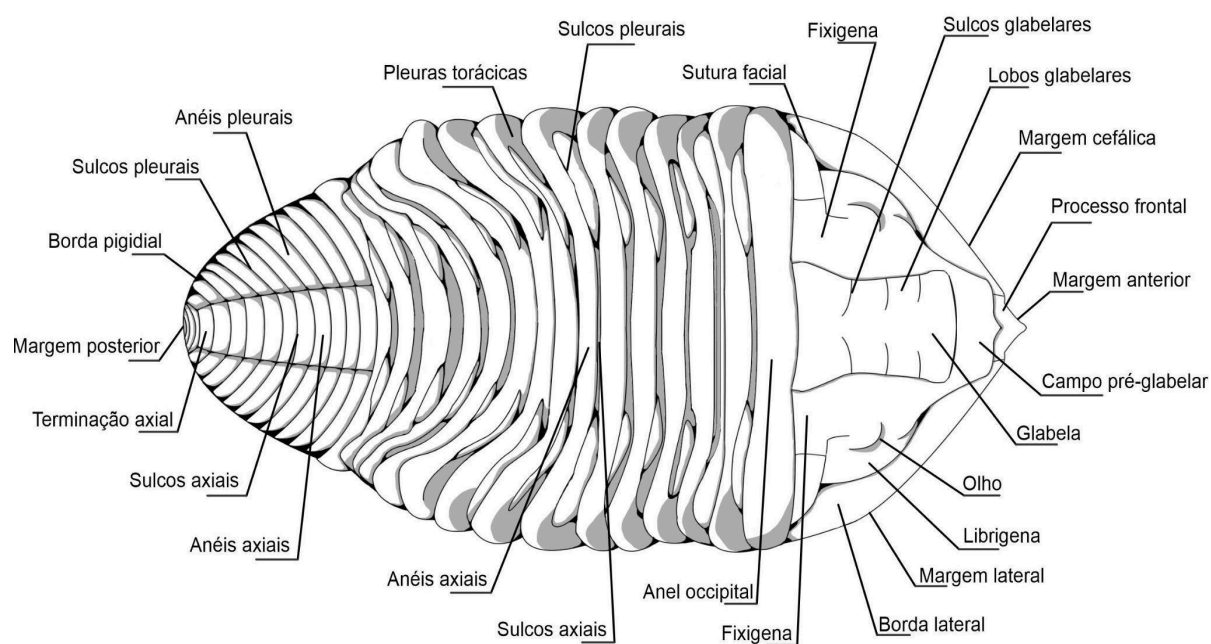
Os caracteres de 0 a 32 e 38 estão relacionados à região cefálica; o intervalo do 33 ao 35 e o 38, ao tórax; o caracter 37 e o intervalo do 39 ao 55, ao pigídio. A lista de caracteres utilizados e seus possíveis estados é apresentada no Anexo II (*Appendix II*) deste trabalho. Com exceção do caracter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

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 herschelii</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 pigidial: (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 pigidial 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 pigidiaes: (0) presentes; (1) ausentes.

Taxon / Caracrer	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55				
Kozłowskiaspis subcervica	1	2	2	?	0	0	1	1	0	?	0	1,2	3	1	?	1	1	0	1	1	0	1	1	0	3	1	0	?	0	?	?	0	0	?	?	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	?	1	?	0	0	1	1	0	0	1				
Kozłowskiaspis suprema	1	2	2	?	?	?	0	1	?	?	0	0,1,2	?	0	?	1	1	?	1	?	0	0	1	1	0	3	1	0	?	0	?	?	0	0	?	?	0	1	1	0	1	1	0	0	?	?	0	0	?	2	1	1	0	?	1					
Dalmanitoides drevermanni	1	1	2	0	1	1	1	0	0	2	0,1,2	?	0	1	1	1	?	1	0	1	1	1	1	0	3	1	0	?	0	?	?	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	?	1	1	0	2	0	1	1	0	0						
Platycoryphe dyaulax	0	0	2	1	?	1	2	0	?	0,1,2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	2	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	1					
Platycoryphe dentata	0	0	2	1	1	?	?	?	?	0,1,2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	2	0	1	1	0	1	1	1	1	?	?	?	1	0	0	?	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0				
Platycoryphe christyi	0	0	2	1	1	1	0	2	0	?	0,1,2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	?	?	?	1	1	0	?	1	0	0	1	0	0	1	?	0	0	1	?	0	0	1	1				
Platycoryphe vulcani	0	0	2	1	1	?	?	?	?	0,1,2	?	0	0	0	0	1	?	?	0	1	1	1	1	?	?	?	0	1	0	1	1	1	1	?	?	?	1	?	?	?	0	1	0	0	1	1	0	0	?	0	0	1	?							
Brongniartella bisulcata	0	0	0	1	0	1	?	?	0	1,1,2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	?	?	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1						
Brongniartella trentonensis	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0,1,2	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	1	1			
Colpocoryphe arago	1	1	2	1	0	0	?	?	?	?	0,1,2	2	1	0	0	1	?	?	0	1	1	1	0	0	0	1	?	?	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	?				
Colpocoryphe rouaulti	1	1	2	1	0	1	?	?	?	?	0,1,2	2	1	0	0	1	?	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	?	?	?	?	1	?					
Calymenella boisseli	1	1	1	0	?	1	?	1	?	0,1,2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	1	?	0	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	1	1							
Calymenella alcantarae	1	1	1	0	?	1	1	0	2	0,1,2	1	?	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	1	?	0	1	?	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1					
Echomalonotus sztywi	0	1	2	?	?	?	?	?	?	0,1,2	1	?	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	1	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	1	?				
Trimerus delphinocephalus	2	2	1	1	0	0	2	0	0	0,1,2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	1	0							
Trimerus jelli	?	?	1	?	1	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	?	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	0	0	1	?	?	?	?	?	0	0	1	1						
Trimerus kinglakensis	2	2	1	?	?	?	?	?	?	?	0,1,2	2	0	1	0	0	?	?	0	1	?	?	?	?	0	?	?	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Trimerus linareis	2	2	2	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Burnmeisterella braziliensis	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?	0,1,2	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Wemdorffia expansa	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Wemdorffia lilydalensis	2	1	1	?	?	1	2	0	0	?	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Dipleura delayi	2	1	2	?	?	?	?	?	?	?	0,1,2	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Dipleura kayseri	2	1	2	?	?	?	?	?	?	?	0,1,2	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Dipleura boliviensis	2	1	1	0	1	1	2	0	?	?	2	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Dipleura boliviensis	2	1	1	0	1	1	2	0	?	?	2	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Plaesiocomia vacuervis	1	1	2	0	1	1	2	1	0	0,1,2	2	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Plaesiocomia oehleri	1	1	2	0	1	?	?	?	?	?	0,1,2	2	?	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?					

Anexo IV

Descrição sistemática das espécies

Gênero	Espécie	Sistemática
<i>Burmeisteria</i> Salter, 1865	<i>Burmeisteria</i> <i>herschelii</i>	<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

		<i>Burmeisteria herschelii</i> Soares <i>et al.</i> , 2008 <i>Burmeisteria herscheli</i> Simões <i>et al.</i> , 2009 <i>Burmeisteria herschelii</i> Rustán <i>et al.</i> , 2020
	<i>Burmeisteria</i> <i>oiara</i>	<i>Homalonotus oiara</i> Hartt & Rathbun, 1875, <i>Homalonotus oiara</i> Clarke, 1890 <i>Burmeisteria oiara</i> Carvalho & Ponciano, 2015
	<i>Burmeisteria</i> <i>fontinalis</i>	<i>Homalonotus (Digonus) fontinalis</i> Reed, 1925 <i>Burmeisteria fontinalis</i> Cooper, 1982
	<i>Burmeisteria</i> <i>antarcticus</i>	<i>Burmeisteria (Digonus) antarcticus</i> Saul, 1965
	<i>Burmeisteria</i> <i>accraensis</i>	<i>Burmeisteria (Digonus) accraensis</i> Saul, 1967
	<i>Burmeisteria</i> <i>notica</i>	<i>Homalonotus noticus</i> Clarke, 1913 <i>Homalonotus</i> sp. Kozłowski, 1913 <i>Homalonotus</i> cf. <i>noticus</i> Kozłowski, 1923 <i>?Homalonotus (Burmeisteria) herschelii</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 <i>et al.</i> , 2008 <i>Digonus noticus</i> Simões <i>et al.</i> , 2009 <i>Burmeisteria notica</i> Rustán <i>et al.</i> , 2020

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

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 herschelii*, *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: **Archivos 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 Paleoecology of Homalnotid Trilobites (Phacopida) from the Ponta Grossa Formation (Devonian), Paraná Basin, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 12, p. 27–42, 2009.