

**TAXONOMÍA E HISTORIA DE LOS TRILOBITES
(ARTHROPODA: ARACHNOMORPHA)
DEL MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL, SANTIAGO**

Félix Pérez Romero^a y Leonardo Pérez-Barría^a

^aÁrea Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Parque Quinta Normal s/n, Casilla 787, Santiago, Chile;
felixbiologo@gmail.com, leonardo.perez@museoschile.gob.cl

RESUMEN

Se describen por primera vez las colecciones de trilobites del MNHN (105 especímenes). Los órdenes Phacopida, Redlichiida, Asaphida y Proetida son reconocidos, con un total de veinte especies y siete familias. A partir de las identificaciones y etiquetas se propone una edad y posible procedencia geográfica. La mayoría de los especímenes pudieron haber sido recolectadas en el Devónico boliviano con representantes endémicos del “Dominio Malvinocáfrico” [*Metacryphaeus rotundatus?*, *Eldredgeia eocryphaea*, *Wolfartaspis cornutus*, *Wolfartaspis liebermani*, *Plesiomalvinella boulei*, *Malvinella buddeae*, *Vogesina lacunafera*, *Pennaia verneuili*, *Paciphacops (Viaphacops) orurensis*, *Schizostylus (Schizostylus) cf. brevicaudatus*, *Paciphacops (Paciphacops) aff. waisfeldae*, *Vogesina cf. aspera*]. Los restantes ejemplares provendrían del Devónico de Alemania [*Gerastos cuvieri*], del Ordovícico y Silúrico de República Checa [*Dalmanitina cf. socialis* y *Pseudocheirurus beyrichi* respectivamente], del Cámbrico-Ordovícico de Inglaterra [*Pseudoasaphus? sp.*] y posiblemente del Ordovícico de Baltoscandia en el noroeste europeo [*Asaphus? sp.*]. Ejemplares cámbricos [*Ellipsocephallus hoffi?* y *Paradoxides gracilis*] resultan ser los fósiles más antiguos depositados en la institución. A través de etiquetas originales la colección es rastreada hasta la época de R.A. Philippi, en el siglo XIX. Este trabajo es una contribución a la museología chilena como también a la investigación científica y patrimonial.

Palabras clave: Taxonomía de Trilobita, Museología, Investigación Patrimonial, Paleozoico, Chile.

ABSTRACT

Taxonomy and history of the Trilobites (ARTHROPODA: ARACHNOMORPHA) of the Museo Nacional de Historia Natural, Santiago 105 trilobites are here described which had remained unattended for more than a century. Phacopida, Redlichiida, Asaphida and Proetida are distinguished distributed across twenty species and seven families. The age and a possible geographic origin are proposed based on the identification and labels available. The most of the specimens would have been recollected from the Devonian outcrops in Bolivia with endemic representatives of the “Malvinokaffric Realm” [*Metacryphaeus rotundatus?*, *Eldredgeia eocryphaea*, *Wolfartaspis cornutus*, *Wolfartaspis liebermani*, *Plesiomalvinella boulei*, *Malvinella buddeae*, *Vogesina lacunafera*, *Pennaia verneuili*, *Paciphacops (Viaphacops) orurensis*, *Schizostylus (Schizostylus) cf. brevicaudatus*, *Paciphacops (Paciphacops) aff. waisfeldae*, *Vogesina cf. aspera*]. The remaining samples most likely proceed from Devonian Germany [*Gerastos cuvieri*] and North America [*Eldredgeops milleri*], Ordovician and Silurian Czech Republic [*Dalmanitina cf. socialis* and *Pseudocheirurus beyrichi*, respectively], Cambrian-Ordovician England [*Pseudoasaphus? sp.*] and possibly from the Ordovician Baltoscandia (Northeastern Europe) [*Asaphus? sp.*]. Cambrian samples [*Ellipsocephallus hoffi?* and *Paradoxides gracilis*] are the most ancient fossils located in this museum. Using the original labels this collection is tracked down to the R.A. Philippi epoch in the nineteenth century. This work is a contribution to the Chilean museology as well as the scientific and patrimonial research.

Keywords: Taxonomy of Trilobite, Museology, Patrimonial Research, Paleozoic, Chile.

INTRODUCCIÓN

De todos los Phyla animales registrados a inicios del Paleozoico, los Arthropoda presentan una de las mayores radiaciones evolutivas. Con el tiempo llegarían a ser inclusive el grupo más diverso del planeta (Camacho y Longobucco 2008; Minelli *et al.* 2013). Uno de los más numerosos y ‘avanzados’ fue la Clase Trilobita Walch, 1771, que con excepción de los Agnostida posee cerca de 20.000 especies descritas en 11 órdenes y 167 familias (Adrain 2011).

Vivieron prácticamente todo el Paleozoico por cerca de 291 m.a. (Cámbrico – Pérmico), con su mayor apogeo durante el Ordovícico (Gradstein *et al.* 2012). Estaban armados con un exoesqueleto quitinoso mineralizado, presentando un bajo grado de tagmosis (cefalón, torax y pigidio), numerosos apéndices birrámicos, ojos facetados particularmente complejos en épocas tempranas de la evolución de los artrópodos, y que, en algunos casos, se ha documentado incluso la presencia de estructuras sensoriales (véase Levi-Setti 1993; Schoenemann y Clarkson 2013).

Habitaron ambientes marinos (Whittington *et al.* 1997) desarrollando diversas estrategias que los volvieron un grupo ecológicamente complejo, ocupando numerosas categorías de alimentación al igual que los crustáceos lo hacen al día de hoy. Aunque el modo de vida de cada grupo sigue siendo un tema de controversia se consideran principalmente: sedimentívoros, filtradores, suspensívoros pero también depredadores/carroñeros (Schmalzfuss 1981; Fortey y Owens 1999; Camacho y Longobucco 2008; Selly *et al.* 2016). La interpretación morfofuncional de los distintos grupos permite también inferir modos de vida planctónicos, nectónicos o necto-bentónicos, epibentónicos y ocasionalmente endobentónicos (Rustán *et al.* 2011). Se ha propuesto incluso casos de simbiosis con bacterias sulfurosas (véase Fortey 2000).

La reproducción sigue siendo uno de los temas menos comprendidos (Fortey y Hughes 1998), considerada por algunos como un verdadero misterio (Hegna *et al.* 2017). Se cree que presentaban dimorfismo sexual como la mayoría de los artrópodos (Ruppert *et al.* 2004) pero son muy pocos los casos documentados con esta característica. Liñan *et al.* (2009) exponen un caso especial dentro de Paradoxidae, mientras que Clarkson (1969) describe un posible ejemplo en los ojos del género *Paladin* (Proetida). También se ha propuesto recientemente un interesante caso en *Asaphellus cuervoae* del Ordovícico inferior de Marruecos (Corbacho y Calzada 2014). De igual modo, a la fecha, los tejidos reproductivos siguen siendo desconocidos en cualquier trilobite, aunque recientemente el hallazgo de estructuras microscópicas elípticas piritizadas, de un único ejemplar Ptychopariida-Olenidae (*Triarthrus eatoni*) procedente del Ordovícico de Nueva York, han sido interpretados como huevos alojados en el ángulo genal del cefalón (Hegna *et al.* 2017). De igual forma son escasos los estudios sobre anatomía interna, aunque existen nuevos avances en la interpretación de las estructuras del sistema digestivo (e.g.: Lerosey-Aubril *et al.* 2010; Eriksson y Terfelt 2012)

Desde que fueran descubiertos por Edward Lhuyd a finales del siglo XVII, estos animales han generado un enorme interés para la ciencia. En sus orígenes Lhuyd desconocía incluso su verdadera naturaleza biológica, y los nombró “peces planos” y “Trinucleum”. A principios del siglo XVIII se reconoció que estas “piedras” eran en realidad un remanente de seres del pasado, y fue el naturalista alemán Johann Walch (1771) quien finalmente acuñó el nombre Trilobitae, basado en la presencia de un cuerpo cuyo rasgo principal era el desarrollo de tres lóbulos longitudinales (dos laterales simétricos y uno central). Otros nombres fueron propuestos por Whalenberg (1818) quien prefirió llamarlos Entomostracites, y Dalman (1827) quien los llamó Palaeades. Sin embargo, ninguno de estos nombres tuvo una mayor aceptación en la extensa literatura posterior (e.g.: Harrington *et al.* 1959; Whittington *et al.* 1997; Whiteley *et al.* 2002; Mikulic *et al.* 2007).

Actualmente, tanto en colecciones privadas como en museos públicos de todo el mundo, existen numerosas colecciones que aún aguardan estudio. Muchas de estas fueron donadas a museos nacionales sin adecuada documentación. En Chile, existen colecciones legadas por naturalistas del siglo XIX, como Rodolfo Amandus Philippi, quien fuera el más ilustre científico, y director del MNHN, y que no alcanzaron a ser estudiados. Su muerte en 1904 trajo consigo el abandono en la investigación de muchas de las colecciones, incluyendo la de los trilobites hasta hoy.

EL PROBLEMA HISTORICO DE LOS TRILOBITES DEL MNHN

En 2013 cerca de 9.367 fósiles que en apariencia se hallaban descontextualizados de las colecciones principales fueron reorganizados y reubicados para su adecuada conservación bajo el acrónimo SGO.PE. (Salazar *et al.* 2014). Entre ellos, se agruparon a una centena de trilobites bajo el nombre de Colección “Trilobitomorpha”. En 2017 se realizó un nuevo levantamiento de información con el objetivo de identificar estos ejemplares e intentar comprender su valor científico, histórico y patrimonial. Los resultados preliminares dieron cuenta de una dominancia de taxa sudamericanos, entre otros europeos y algunos de distribución cosmopolita. Seis crustáceos habían sido también incluidos erróneamente (Pérez 2017).

Las escasas etiquetas originales (cuatro) no ofrecen muchos datos relevantes que orienten sobre el origen de la colección. Otras, hechas con posterioridad, aparentemente antes de los años 20's y luego también en los 60's, contienen incluso errores de identificación. No obstante, una de ellas corresponde exactamente con el estilo tipográfico visto en otras escritas por R.A. Philippi, confirmando que al menos parte de las colecciones estuvieron bajo su escrutinio.

En 1917, cuando se habría realizado un primer ordenamiento de estos trilobites (post-Philippi), se identificaron preliminarmente como “Crustacea, Palaeostraca y Trilobitae indeterminables”. No se han hallado más antecedentes sino hasta octubre de 1963, fecha en que se habría hecho el último ordenamiento de un espécimen de esta colección. Es probable que los numerosos cambios tanto administrativos como de personal especializado, como también los numerosos terremotos e incluso incendios ocurridos durante el siglo pasado, hayan incidido negativamente en la documentación y estudio de estas colecciones.

En marzo de 2018 hemos confirmado la existencia de otros 14 ejemplares vinculados con R.A. Philippi, cada uno con etiquetas escritas de su puño y letra y, por lo tanto, revisados personalmente. Las razones mencionadas sumadas al valor patrimonial e histórico de los materiales motivaron la presente contribución como resultado de un avance más detallado a partir de los resultados provistos previamente por Pérez (2017) y comunicados en Pérez y Pérez-Barría (2018). Un total de 105 ejemplares son aquí estudiados por primera vez de manera sistemática, desde que R.A. Philippi los legará a la institución hace más de un siglo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares se encuentran actualmente depositados en dos colecciones: SGO.PE. “Trilobitomorpha” y SGO.PI. “Philippi”. Los materiales se componen principalmente de moldes de especímenes incompletos, mayormente no deformados. Algunos ejemplares completos y articulados son también ilustrados junto con detalles anatómicos relevantes para la identificación taxonómica.

Las determinaciones siguen los criterios y terminología morfológica dados por Harrington *et al.* (1959), Eldredge y Braniša (1980), Lieberman *et al.* (1991), Lieberman (1993) y Whittington *et al.* (1997). El ordenamiento taxonómico, tal como se presenta en la sección sistemática, sigue la propuesta de Adrain (2011). El uso de subgéneros, cuando se consideró una aplicación necesaria para clarificar afinidades, siguen a Eldredge y Braniša (1980), Maksimova (1972) y McKellar y Chatterton (2009). Un esquema de la morfología general de un trilobite y de las estructuras mencionadas en las descripciones, se presenta en la Figura 1.

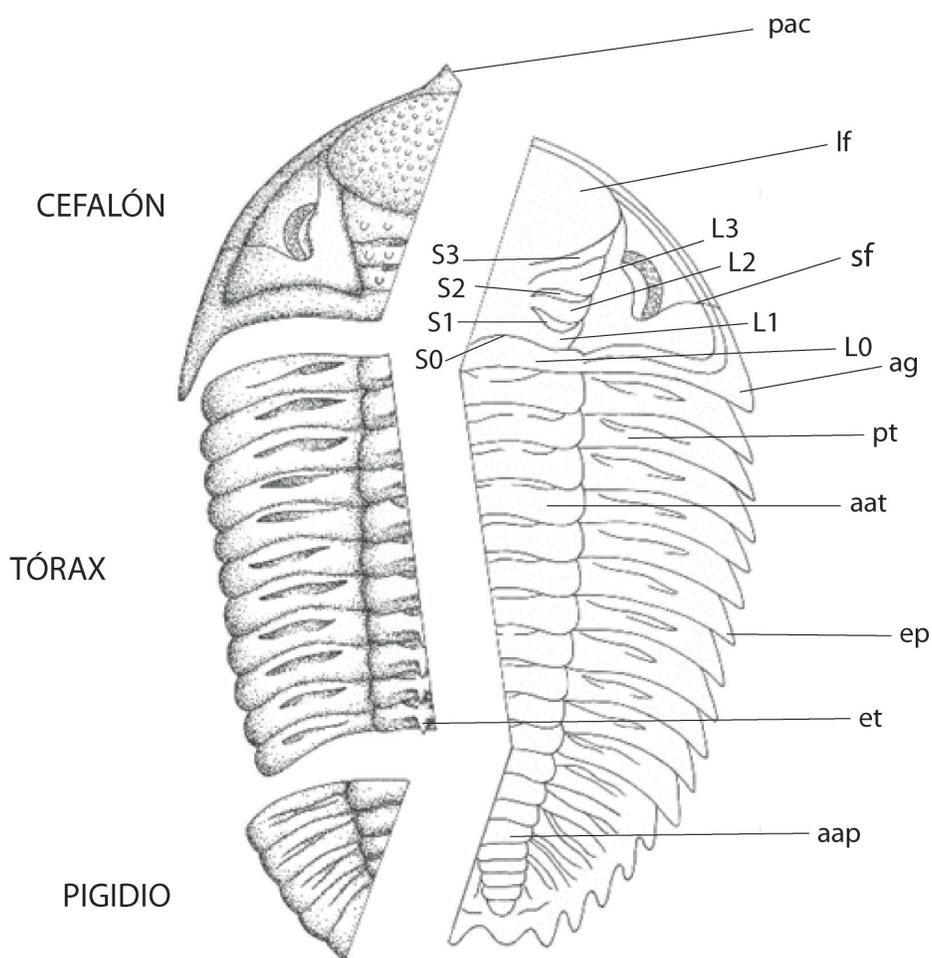


Figura 1. Diversidad anatómica esquematizada de Trilobita, basado en Calmoniidae. **pac**: proceso anterior cefálico. **lf**: lóbulo frontal. **L(1,2,3)**: lóbulos glabulares cefálicos. **S(1,2,3)**: surcos glabulares cefálicos. **S0**: surco occipital. **L0**: lóbulo occipital. **sf**: sutura facial. **ag**: ángulo genal. **pt**: pleura torácica. **aat**: anillo axial torácico. **ep**: espina pleural. **et**: espina torácica. **aap**: anillo axial pigidial.

El uso de abreviaciones en voz latina cf. (*confer*) y aff. (*affinis*) siguen el sentido de Lincoln *et al.* (2009). El uso de nomenclatura abierta, incluyendo “?” sigue las recomendaciones de Bengtson (1988).

Materiales de comparación estuvieron disponibles en la colección del CICTERRA en la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, institución que fue visitada por Félix Pérez en noviembre de 2017, en el marco de su tesis de licenciatura (Pérez 2017).

La edad y procedencia fue estimada con la mayor precisión posible, debido a que las colecciones se hallaban prácticamente desprovistas de antecedentes. Se tuvo atención a las unidades litoestratigráficas donde el taxón es conocido, y en cuyo caso, la propuesta de procedencia puede tener soporte.

Este trabajo no es una re-descripción de los taxones indicados, sí lo es la descripción detallada de los materiales disponibles, con el objetivo de documentarlas lo más detalladamente posible. Por esta razón no se agregan listas sinonímicas. Tampoco se proponen actos nomenclaturales formales siguiendo la recomendación ICZN (1999), no obstante, en algunos casos se realizan observaciones y sugerencias que se consideran relevantes y pueden ser consideradas en nuevos estudios.

Algunos materiales en la colección SGO.PI. “Philippi” identificados como Agnostida (*Battus pisiformis*) directamente por R.A. Philippi, no serán aquí considerados, siendo preferentemente tratados en un trabajo independiente, ya que la relación filogenética entre Agnostida y Trilobita sigue siendo una cuestión irresoluta. Nótese que Whittington *et al.* (1997), en *Treatise on Invertebrate Paleontology* (versión revisada), los ubica como una Superfamilia dentro de la Clase Trilobita. Otros autores han propuesto que los Agnostida no son propiamente trilobites (Resser 1938; Ramsköld y Edgecombe 1991). Del mismo modo, Adrain (2011) tampoco los considera incluyendo sólo a Eodicida (Tradicionalmente un Agnostida). Por otra parte, los análisis cladísticos también difieren entre sí (ver Ramsköld y Edgecombe 1991; Fortey y Theron 1994).

Una síntesis de los resultados taxonómicos, incluyendo el número de especímenes según grupo taxonómico identificado, es presentado en el Cuadro 1. En adición, los materiales con identificaciones hasta el nivel de Orden y Familia (mayormente restos fragmentarios) son resumidos en el Cuadro 2, donde se propone una identificación preliminar.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Clase Trilobita Walch, 1771
 Orden Redlichiida Richter, 1932
 Suborden Redlichiina Richter, 1932
 Superfamilia Ellipsocephaloidea Matthew, 1887
 Familia Ellipsocephalidae Matthew, 1887
 Género *Ellipsocephalus* Zenker, 1833
 Especie tipo: *Trilobites hoffi* Schlotheim, 1833. Cámbrico medio,
 Formación Jince (Área Barrandiana), República Checa.

Ellipsocephalus hoffi? (Schlotheim, 1823)
 Figura 2, A-B.

Materiales: Cuatro ejemplares [SGO.PE.3769, 3801, 3813, 3836].



Figura 2. *Ellipsocephalus hoffi*?: A) SGO.PE.3801, moldes en positivo y negativo; B) SGO.PE.3836, cefalones desarticulados y otros moldes en negativo. *Paradoxides gracilis*: C-D) SGO.PE.3758 y SGO.PE.3814, vista dorsal del cefalón (D, está deformado); E) SGO.PE.3757 y SGO.PE.3770 (dos muestras re-adheridas), vista de tórax con el lóbulo derecho ausente; F) anverso de 'E', con detalle de las últimas pleuras torácicas. *Metacryphaeus rotundatus*?: G) SGO.PE.3815, vista dorsal del cefalón. *Wolfartaspis cornutus*: H) SGO.PE.3816, vista del cefalón. *Eldredgeia eocryphaea*: I-L) SGO.PE.3742, 3744, 3783, 3743. Vistas complementarias de cefalón, tórax y pigidio.

Descripción: Cefalón semicircular. Área pre-glabelar débil. Librígena angosta. Los surcos axiales corren en paralelo sin alcanzar el margen anterior, continuando en un surco pre-glabelar fino; en su centro presenta una leve desviación hacia el eje axial. El ángulo genal es redondeado, sin espina genal. Área palpebral muy amplia. Los ojos son pequeños con respecto al tamaño del cefalón y están situados cerca del surco lateral cefálico. La glabela es dos veces más larga (sagital) que ancha, siendo el extremo anterior corto y terminado en punta; los surcos glabellares laterales están ausentes, al igual que los lóbulos glabellares laterales. El surco occipital está pobremente desarrollado. Tórax con 12 segmentos, los cuales disminuyen en tamaño hacia el posterior; los surcos pleurales son anchos; las bandas pleurales anteriores y posteriores son estrechas; los extremos pleurales presentan espinas. Pigidio muy reducido.

Discusión: Orłowski (1985) y Snajdr (1990) describen e ilustran *Ellipsocephalus hoffi*. El material aquí estudiado coincide con la forma del cefalón, glabela y ángulo genal, también en la ubicación y tamaño de los ojos, la ausencia de surcos glabellares laterales, en el número de segmentos torácicos y tamaño del pigidio. De acuerdo a Orłowski (1985) esta especie se diferencia de *E. sandomiri* Orłowski, 1985, la cual presenta una glabela más convexa con márgenes paralelos, además de que el anillo occipital y los surcos son más notorios. El angostamiento en el centro de la glabela también es un carácter útil para diferenciar entre estas especies, no obstante, dichos elementos no están representados de manera clara en el material aquí estudiado, como para asignarlo con certeza a la especie *E. hoffi*. Hemos preferido consignar la duda y emplear nomenclatura abierta, no obstante, consideramos que es la especie más probable.

Edad y distribución: *Ellipsocephalus hoffi* es conocida en el Cámbrico medio. De acuerdo a Snajdr (1990) en la Formación Jince (Bohemia, República Checa), en la parte inferior de la zona *Hydrocephalus lielli*, raramente encontrado en las capas más altas de la zona de *Paradoxides gracilis*. De acuerdo a Orłowski (1985) también en las Montañas Holy Cross de Polonia.

Superfamilia Paradoxidoidea Hawle y Corda, 1847

Familia Paradoxididae Hawle y Corda, 1847

Género *Paradoxides* Brongniart, 1822

Especie tipo: *Entomostracites paradoxissimus* Wahlenberg, 1818. Cámbrico medio, Formación Alum Shale en Oltorp, Suecia.

Paradoxides gracilis (Boeck, 1827)

Figura 2, C-F.

Materiales: Cuatro ejemplares [SGO.PE.3757, 3758, 3770, 3814]. SGO.PE.3757 y SGO.PE.3770 corresponden al mismo espécimen.

Descripción: [Cefalón incompleto]. Borde anterior cefálico estrecho en la parte media; sutura facial opistoparia; los ojos son estrechos, alargados y más anchos hacia el posterior. El área palpebral es extensa y levemente inflada. Lóbulos palpebrales reducidos. La glabela tiene una forma bulbosa que asemeja a un bombillo eléctrico; los surcos glabellares laterales son transglabellares, algo someros; S2 describe una onda sinusoidal, mientras que S1 es cóncavo respecto al margen anterior. El surco occipital se encuentra elevado en su parte central; el lóbulo occipital es amplio sagitalmente. [Tórax incompleto con al menos 12 segmentos visibles]. Anillos axiales robustos, bien definidos y de igual amplitud. Pleuras con espinas largas curvadas hacia posterior; la última pleura torácica es notoriamente más grande y robusta, extendiéndose más allá del límite del pigidio. Pigidio con anillos axiales parcialmente fusionados, con el borde posterior pigidial más largo que ancho sagitalmente.

Discusión: Los materiales aquí estudiados coinciden tanto en proporciones como en las estructuras de *Paradoxides gracilis* ilustrado por Snajdr (1958, p. 158). Difiere de la especie tipo, *P. paradoxissimus* (Wahlenberg, 1821), figurado por Harrington *et al.* (1959: o213, fig.153-2), la cual presenta un par S2 que no se intersectan y un S1 menos cóncavo.

Edad y distribución: *Paradoxides gracilis* es conocido en el Cámbrico medio. Formación Jince, Zona de *Paradoxides gracilis*, Bohemia, República Checa (Fatka 2003).

Orden Phacopida Salter, 1864

Suborden Phacopina Struve, 1959

Superfamilia Acastoidea Delo, 1935

Familia Calmoniidae Delo, 1935

Género *Metacryphaeus* Reed, 1907

Especie tipo: *Phacops caffer* Salter, 1856. Formación Voorsteoek, Gydow Pass y Leo Hoek, Devónico Medio (Eifeliano) de Sudáfrica.

Comentario: Harrington *et al.* (1959) proponen en la primera edición del *Treatise on Invertebrate Paleontology* una diagnosis para el género *Metacryphaeus*. A la luz del conocimiento actual ésta ha quedado obsoleta pues no permite separar dicho género de otros válidos reconocidos con posterioridad. Algunos autores han agregado y reubicado nuevas especies dentro de *Metacryphaeus* (Wolfart 1968; Cooper 1982; Eldredge y Braniša 1980). Lieberman *et al.* (1991) señalaron que algunas de las especies incluidas crean un problema de parafilia, indicando la necesidad de que *Metacryphaeus* sea restringido a un grupo monofilético. Seguido, Lieberman (1993), para resolver el “Problema *Metacryphaeus*” reubicó algunas especies, define otras nuevas y propuso los géneros *Eldredgeia*, *Clarkeaspis*, *Malvinocooperella* y *Plesioconvexa*, entre otros. En este trabajo la identificación del material examinado sigue a Lieberman *et al.* (1991) y Lieberman (1993).

Metacryphaeus rotundatus? (Kozłowski, 1923)

Figura 2, G.

Materiales: Un ejemplar [SGO.PE.3815].

Descripción: Cefalón de contorno sub-triangular con la superficie lisa, sin gránulos; sutura facial propia; el borde lateral es poco notorio y estrecho mientras que el borde anterior no es visible desde un plano dorsal, excepto en su línea axial donde se eleva moderadamente; el surco cefálico lateral es poco marcado, mientras que el surco cefálico posterior es muy definido, recto y profundo; los surcos axiales divergen levemente hacia el anterior. [Espinass genales no preservadas]. La glabella se encuentra bien diferenciada en un lóbulo frontal y posterior; el lóbulo frontal es sub-triangular, inflado y redondeado en la parte anterior, exhibiendo una impresión mediana posterior; los tres pares de lóbulos glabellares laterales son moderadamente inflados, separados por el área central posterior; L1 es transglabellar, estrecho y menos visible que L2 y L3; los surcos glabellares laterales alcanzan al surco axial; S3 es oblicuo y más amplio que S1 y S2, mientras que S2 es cóncavo hacia posterior y S1 cóncavo hacia anterior; el surco occipital es recto con menor incisión en la parte mediana; el lóbulo occipital es amplio y presenta un pequeño gránulo en la área central. [Ojos, tórax y pigidio no se encuentran preservados].

Discusión: En Lieberman (1993) se indica una combinación de caracteres diagnósticos basándose en el lectotipo designado y otros materiales ilustrados. La descripción coincide con el material aquí estudiado, en particular en la presencia de un lóbulo frontal anteriormente redondeado, espinass genales, un surco

occipital débilmente inciso en su parte mediana y L1 débilmente convexo (o cóncavo hacia anterior). Sin embargo, nótese que la numeración de la figura donde se ilustra la especie (Lieberman 1993: p. 561, fig. 5) se comete un error, al consignar dos ejemplares diferentes como el lectotipo (especímenes 4 y 6) y, además, no se incluyó en la leyenda uno de los ejemplares ilustrados (especímen 5), que al parecer correspondería al mismo individuo (especímen 4) en diferente vista. La designación del lectotipo no es específica ya que genera ambigüedad, por lo que requiere revisión en concordancia con el Art. 74 (ICZN 1999). Por otra parte, algunos ejemplares en la misma figura muestran un L2 y L3 más bien inflados (véase Lieberman 1993, fig. 5, 7-8) lo que difiere de la descripción, en la que se indica que debieran ser aplanados (o poco convexos). Lo anterior, nos genera dudas respecto del valor taxonómico y la interpretación que Lieberman (1993) asignó a dichos caracteres.

Pereira *et al.* (2008) identificaron *M. rotundatus* de Brasil en el que describen el par L3 achatado. Es posible que dentro de esta especie exista gran variabilidad intraespecífica para dicho carácter o que bajo el mismo nombre esté involucrada más de una especie. Consideramos que *Metacryphaeus rotundatus* (Kozłowski, 1923) requiere revisión.

El material aquí descrito se diferencia de *Metacryphaeus tuberculatus* (Kozłowski, 1923) la cual tiene una superficie dorsal con tubérculos, y de *M. australis* (Clarke, 1913) que no posee espinas genales. Se diferencia de *M. giganteus* (Ulrich, 1892) la cuál si bien posee dichas espinas, exhibe un lóbulo frontal considerablemente más expandido anteriormente (Lieberman 1993; Pereira *et al.* 2008).

Edad y distribución: *Metacryphaeus rotundatus* es conocido en el Devónico Inferior – Pragiano a Emsiano – (Pereira *et al.* 2008). Las siguientes localidades son dadas por Lieberman (1993): Padilla, Otorongo y Limabamba, Formación Icla, Departamento Chuquisaca, Bolivia; Presto, capas esquistosas superiores de la Formación Icla, Departamento Chuquisaca, Bolivia; Quilco, capas esquistosas superiores de la Formación Icla, Departamento de Santa Cruz, Bolivia; Negro Pujio, Formación Icla, Departamento de Cochabamba, Bolivia. Según Pereira *et al.* (2008): Formación Punta Grossa, Miembro Jaguariaíva, Secuencia B, Brasil.

Género *Eldredgeia* Lieberman, 1993

Especie tipo: *Metacryphaeus venustus* Wolfart, 1968. Devónico Medio (Givetiano), Formación Sica-Sica, Departamento de La Paz, Bolivia.

Eldredgeia eocryphaea Carvalho *et al.* 2003

Figura 2, I-L.

Comentario: En Carvalho *et al.* (2003) se tipea el nombre específico con dos declinaciones diferentes: “*E. eocryphaea*” y “*E. eocryphaeus*”. Aquí empleamos *E. eocryphaea*, la cual es la primera mención seguida de la indicación “new species”.

Materiales: Ocho ejemplares [SGO.PE.3742-3744, 3760, 3782, 3783, 3809, 3825].

Descripción: Superficie dorsal ornamentada por gránulos pequeños que otorgan un aspecto áspero. Cefalón de contorno sub-triangular con el borde anterior delgado y estrecho, con un proceso mediano frontal triangular corto. Área preglabellar ausente. Los surcos axiales son casi rectos, levemente divergentes. La librigena se encuentra abruptamente declinada hacia el anterior. Ojos, cada uno con 24 filas dorsoventrales y con un máximo de 10 lentes cada una; borde anterior ocular ubicado próximo al surco axial. El área palpebral es inflada. El ángulo genal es corto y curvo. La glabella es deprimida y exhibe una impresión

mediana posterior; el lóbulo frontal es elíptico; los lóbulos glabellares laterales no se encuentran fusionados, excepto el par L1, que es transglabellar y angosto; por su parte L2 es levemente cóncavo hacia el anterior y L3 es amplio y moderadamente oblicuo; los surcos glabellares laterales se fusionan abaxialmente, sin excepción con el surco axial, siendo éstos bien incisos; S1 es levemente cóncavo hacia el anterior; S2 es recto y estrecho; S3 es oblicuo y muy amplio. El lóbulo occipital es casi recto. Tórax con 12 anillos axiales, más amplio en la parte anterior y estrechándose ligeramente hacia el posterior. Pigídio con diez anillos axiales; el surco interpleural es más amplio y profundo que el surco pleural; el borde posterior es amplio con el margen ondulado.

Discusión: La superficie granosa, forma de la librígena, proceso anterior triangular corto y el número de filas dorsoventrales de los ojos coinciden con la descripción dada por Carvalho *et al.* (2003). Se diferencia de su especie más cercana *E. venustus* (Wolfart, 1968) la cual posee ojos con un número mayor de filas de lentes dorsoventrales (n=27).

Edad y distribución: Devónico Inferior, Zona de *Scaphiocoelia* (Eldredge y Braniša 1980). Las siguientes localidades son dadas por Carvalho *et al.* (2003) en Bolivia: Miembro inferior de la Formación Belén, Tikani, Depto. de la Paz; Tarija, Formación Gamoneda, Dpto. de Tarija.

Género *Wolfartaspis* Cooper, 1982

Especie tipo: *Metacryphaeus cornutus* Wolfart, 1968. Devónico Inferior (Emsiano), de la parte inferior de la Formación Belén, Departamento de La Paz, Bolivia.

Wolfartaspis cornutus (Wolfart, 1968)

Figura 2, H.

Materiales: Tres ejemplares [SGO.PE.3762, 3816, 3819].

Descripción: Superficie dorsal lisa. Cefalón semicircular con el borde lateral cefálico estrecho, poco notorio y con el borde anterior apenas visible en vista dorsal; el surco lateral cefálico es amplio y poco profundo mientras que el surco posterior se encuentra levemente curvado abaxialmente hacia el anterior. Espinas genales ausentes. [Ojos insuficientemente preservados]. Glabella bien diferenciada entre el lóbulo frontal y el lóbulo posterior; el lóbulo frontal es globoso y posee una impresión mediana posterior notoria; los lóbulos glabellares laterales son amplios; L1 es levemente cóncavo hacia el anterior, mientras que L2 es recto transversalmente y L3 oblicuo; los surcos glabellares laterales son rectos y bien incisos; S2 no se conecta con el surco axial; S3 es oblicuo y más profundo. El surco occipital es levemente arqueado en la parte mediana. Lóbulo occipital presenta en su centro una espina gruesa. Tórax incompleto, con anillos axiales amplios. [Pigídio no preservado].

Discusión: La presencia de una espina central en el lóbulo occipital confirma la asignación al género *Wolfartaspis* Cooper, 1982. Se diferencia de *W. lieberman* Carvalho *et al.*, 2003, la cual posee ojos más pequeños y un cefalón menos redondeado, además de una espina en el lóbulo occipital más débil.

Edad y distribución: Devónico Inferior-Medio. Las siguientes localidades son dadas por Lieberman (1993): Campos de escombros glaciales de Chacoma, Departamento de La Paz, Bolivia (probablemente la Formación Belén); Belén, Formación Belén, Departamento de La Paz, Bolivia; lutitas superiores de Belén en Pujravi, departamento de La Paz, Bolivia. Newell (1949) señala: Jarajache, Formación Cabanillas, Perú. Wolfart (1968) señala: La localidad tipo de la Formación Belén en Hiskachili, Departamento de La Paz, Bolivia; Mollepunco-Tal, Formación Belén, Departamento de La Paz, Bolivia; Padilla y Otorongo, Formación

Icla, Departamento de Chuquisaca, Bolivia; Aiquile, Formación Icla, Departamento de Cochabamba, Bolivia.

Wolfartaspis liebermani Carvalho *et al.* 2003

Figura 3, A.

Materiales: Un ejemplar [SGO.PE.3803].

Descripción: Superficie dorsal lisa. Cefalón sub-triangular con el borde anterior cefálico estrecho y agudo sagitalmente. Surcos axiales levemente divergentes hacia el anterior. Los ojos son pequeños en proporción al tamaño del cefalón. La glabella es ancha y deprimida y se encuentra bien diferenciada entre los lóbulos frontal y posterior; el lóbulo frontal es subtriangular y expandido anteriormente; los lóbulos glabellares laterales son amplios, siendo L1 el más estrecho exasagitalmente; los surcos glabellares laterales se encuentran bien incisos; S1 profundo y amplio con una marcada depresión abaxial, mientras que S2 es delgado, recto y poco profundo; S3 es amplio y oblicuo. El surco occipital es más estrecho en la porción sagital, ampliándose en dirección a los surcos axiales. L0 es amplio sagitalmente y arqueado en su sección transversal, siendo cóncavo hacia posterior. [Tórax y pigidio no están preservados].

Discusión: Esta especie se distingue de *Wolfartaspis cornutus* por el tamaño de los ojos y la forma del cefalón (véase discusión previa en *W. cornutus*).

Edad y distribución: Devónico Inferior-Medio. Kochis Hills, Formación Icla, Departamento de Cochabamba, Bolivia (Carvalho *et al.* 2003).

Género *Plesiomalvinella* Lieberman *et al.* 1991

Especie tipo: *Metacryphaeus boulei pujravii* Wolfart, 1968. Devónico (Emsiano/Eifeliano?), Miembro superior de la Formación Belén, Departamento de la Paz, Bolivia.

Plesiomalvinella boulei (Kozłowski, 1923)

Figura 3, B.

Materiales: Un ejemplar [SGO.PE.3761].

Descripción: Cefalón de contorno sub-triangular. Proceso anterior cefálico estrecho y redondeado. Sutura facial propia. Surco axial estrecho y superficial. La glabella es ancha y está cubierta por numerosos gránulos tuberosos; el lóbulo frontal es muy globoso y posee una impresión mediana posterior somera; el área central del lóbulo posterior se encuentra densamente granulada formando dos columnas difusas; los lóbulos glabellares laterales están bien definidos, teniendo L1 un único gránulo mientras que L2 y L3 poseen dos y tres gránulos respectivamente; por su parte los surcos glabellares laterales son bien incisos siendo S2 el surco menos profundo. [Ojos, tórax y pigidio no se encuentran preservados].

Discusión: El lóbulo frontal globoso, tipo y densidad de gránulos, la presencia de dos columnas de granos en el área central posterior de la glabella y forma del proceso cefálico coinciden con la descripción de Lieberman *et al.* (1991). Se diferencia de *Plesiomalvinella pujravii* (Wolfart, 1968) la cual presenta una glabella menos inflada, líneas de gránulos de distribución más simétrica en el área posterior, y un proceso anterior cefálico triangular (Lieberman *et al.* 1991).

Edad y distribución: Devónico Inferior-Medio. Wolfart (1968) indica la localidad tipo en Patacamaya (Miembro inferior de la Formación Belén), también en Hiskachili, Mollepunco-Tal, Belén, Cahuana,

Chacoma y Colchani, Departamento de La Paz, Bolivia; en Pujravi (Miembro Superior de la Formación Belén), Departamento de La Paz, Bolivia; Padilla, Formación Lela, Departamento de Chuquisaca, Bolivia. Newell (1949) la registra en Jarajache, Perú.

Género *Malvinella* Wolfart, 1968

Especie tipo: *Anchiopella haugi* Kozłowski, 1923. Devónico, Formación Icla de Padilla, Departamento Chuquisaca, Bolivia.

Malvinella buddeae Lieberman *et al.* 1991

Figura 3, L.

Materiales: Dos ejemplares [SGO.PE.3810, 3824].

Descripción: Cefalón subtriangular. Proceso anterior presente (visible sólo parcialmente debido a la preservación). Los surcos axiales son notoriamente divergentes hacia el anterior. La glabella es ancha, inflada, deprimida y posee bases de espinas gruesas (espinas no visibles en el material); el lóbulo frontal es redondeado de aspecto tuberoso y más ancho que el lóbulo posterior. Lóbulo posterior presenta dos columnas de espinas bien definidas que se extienden a lo largo del área central, hasta la base del lóbulo frontal; L1 es muy pequeño, apenas visible; L2 y L3 son prominentes y cubiertos de espinas (bases visibles), de los cuales L2 presenta uno y L3 más de uno. Los surcos glabellares laterales son incisos; S2 es corto, cóncavo hacia posterior y desconectado del surco axial; S3 es más amplio y levemente curvo. El tórax (incompleto en los materiales disponibles) se encuentra cubierto de espinas. [Ojos y pigidio no se encuentran preservados].

Discusión: La superficie espinosa, la presencia de dos columnas de espinas en el lóbulo posterior, el número de espinas en L2 y L3, la forma de S2 y la presencia de un proceso anterior coinciden con la combinación de caracteres dada por Lieberman *et al.* (1991). *Malvinella buddeae* se asemeja a *M. haugi* (Kozłowski, 1923) también de Bolivia en los caracteres generales de forma y superficie, pero ésta última presenta espinas más finas distribuidas de manera asimétrica, además, L2 contiene un número mayor de espinas. Existen otras especies de Brasil como *M. tumiloba* y *M. australis* que de acuerdo a Van Enck (2016) difieren de la boliviana en el área pre-glabellar y el proceso anterior cefálico.

Edad y distribución: Devónico Inferior-Medio. De acuerdo a Wolfart (1968) en Pujravi, Miembro inferior de la Formación Belén, Departamento de La Paz, Bolivia; en Belén, Cachuni, Cahuanota, Chacoma, Chiarumani, Letanias, Patacamaya, Pujravi, Miembro superior de la Formación Belén, Departamento de La Paz, Bolivia.

Género *Vogesina* Wolfart, 1968

Especie tipo: *Acaste devonica* Ulrich, 1892. Devónico (inferior/medio?), Formación Icla, Departamento Chuquisaca, Bolivia.

Vogesina lacunifera Wolfart, 1968

Figura 3, C-G.

Materiales: 18 ejemplares [SGO.PE.3750, 3759, 3775, 3776, 3785, 3786, 3795-3798, 3804, 3806, 3811, 3818, 3821, 3827-3829].



Figura 3. *Wolfartaspis liebermani*: A) SGO.PE.3803, cefalón (tórax erosionado). *Plesiomalvinella boulei*: B) SGO.PE.3761, cefalón incompleto. *Vogesina lacunafera*: C) SGO.PE.3759, vista dorsal del cefalón y tórax (márgenes erosionados); D-E) SGO.PE.3798, vista lateral (tórax erosionado) y detalle del pigidio; F-G) SGO.PE.3811 y SGO.PE.3818, vista dorsal de cefalones (ojos no preservados). *Vogesina cf. aspera*: H-K) SGO.PE.3799, vistas complementarias de cefalón, tórax y pigidio. *Malvinella buddeae*: L) SGO.PE.3810, vista dorsal del cefalón y tórax (incompletos). *Schizostylus cf. brevicaudatus*: M-N) SGO.PE.3751 y SGO.PE.3753, vista dorsal de ejemplares completos. *Pseudoasaphus?* sp.: O) SGO.PE.3835 (deformado), cefalón con tórax incompleto.

Descripción: Cefalón semicircular, con el margen anterior a ras de la glabella; borde lateral amplio; el surco lateral cefálico es somero y amplio, mientras que el surco posterior es el más profundo de estos. Espina genal corta y amplia. Área palpebral reducida. La longitud de los ojos es larga y se extiende desde L3 hasta muy próximo el S1. El surco axial es estrecho, superficial y no logra llegar al margen anterior cefálico, mientras que su parte anterior alcanza el lóbulo anterolateral presentando una hendidura notoria en forma de cuña. La glabella es muy curvada axialmente y no se diferencia muy claramente el lóbulo frontal del lóbulo posterior; la impresión mediana posterior es un surco longitudinal poco perceptible; lóbulo posterior extendido dorsoventralmente, y decae abruptamente hacia el lóbulo anterior; los surcos glabellares laterales no se encuentran muy bien desarrollados y no se comunican con el surco axial; S1 es un hoyuelo corto, amplio, aislado y el más profundo de los surcos glabellares, mientras que S2 y S3 son someros; S3 se encuentra muy inclinado adaxialmente hacia posterior; los lóbulos glabellares laterales son planos; L1 es el más estrecho, corto y delgado, siendo L3 el lóbulo más amplio. El surco occipital es muy amplio. Sagitalmente el lóbulo occipital es más corto que el surco occipital. En la región torácica los anillos axiales son casi de la misma longitud que las pleuras; el surco pleural es amplio y el extremo pleural cóncavo. Pigidio liso con nueve anillos axiales, seis de los cuales son bien definidos mientras que los tres últimos poco marcados; pleuras pigidiales dirigidas de manera oblicua hacia el posterior.

Discusión: La profundidad de los surcos axiales, el grado de incisión de los lóbulos glabellares laterales, la baja elevación de L2-L3, la longitud del ojo y la amplitud del surco occipital coinciden con la combinación de caracteres dada para esta especie (Wolfart 1968; Lieberman *et al.* 1991). Existen también otras especies como *V. devonica* (Ulrich, 1892) la cual presenta una gena considerablemente más arqueada. Se distingue de *V. aspera* (Wolfart, 1968), la cual posee un surco axial más profundo, mayor elevación de L2 y L3, ojos más cortos, un lóbulo occipital más amplio que el surco occipital y un pigidio granuloso.

Edad y distribución: Devónico Inferior (Emsiano). Miembro inferior de la formación Belén, Bolivia (Wolfart 1968).

Vogesina cf. aspera Wolfart, 1968
Figura 3, H-K.

Materiales: Dos ejemplares [SGO.PE.3756, 3799].

Descripción: Cefalón semicircular y granuloso. La librígena se encuentra muy inclinada anteroventralmente siendo poco reconocible de vista dorsal. El surco axial es muy profundo y con una incisión aguda y profunda (“pit”) a la altura del margen anterior del ojo, continuando hacia el borde anterior cefálico. Glabella amplia y extendida axialmente; lóbulo frontal y lóbulo posterior poco diferenciados; los lóbulos glabellares laterales son moderadamente inflados; L1 corto, L2 más amplio que el anterior, mientras que L3 el más amplio de los tres; los surcos glabellares laterales están notoriamente desarrollados y no logran comunicarse con el surco axial; S1 es corto, inciso y cóncavo hacia anterior, mientras que S2 y S3 se encuentran más desarrollados e inclinados de manera oblicua de abaxial a adaxial. El surco occipital recto, más amplio hacia anterior en la zona media. El lóbulo occipital es más grande sagitalmente que el surco occipital. [Tórax incompleto exhibe al menos 8 segmentos]. Pigidio exhibe nueve anillos axiales, de los cuales, los últimos tres son poco marcados. La pleura y el borde pigidial están doblados posteroventralmente.

Discusión: *Vogesina aspera* se asemeja a *Vogesina lacunifera* en la forma del cefalón y pigidio, pero se diferencian en la longitud de los ojos, en los surcos glabellares laterales y la amplitud de S0 y L0 (ver discusión previa en *V. lacunifera*). Wolfart (1968) ilustró ejemplares de *V. aspera* con un pigidio

granuloso. El material aquí examinado difiere parcialmente al notarse más liso (Ver Fig. 3,K), sin embargo, esta característica podría ser el resultado de la preservación. Dada la combinación de caracteres, y tomando en cuenta la falta de otros materiales que incluyan pigidio mejor preservado, se ha optado por nomenclatura abierta.

Edad y distribución: *Vogesina aspera* es conocida en el Devónico Inferior - Medio. Miembro superior de la Formación Belén, Bolivia (Wolfart 1968).

Género *Schizostylus* Delo, 1935

Subgénero *Schizostylus* (*Shizostylus*) Delo, 1935

Especie tipo: *Dalmanites brevicaudatus* Kozłowski, 1923. Devónico Inferior, Zona *Scaphiocoelia*, Bolivia.

Schizostylus (*Schizostylus*) cf. *brevicaudatus* (Kozłowski, 1923)

Figura 3, M-N.

Materiales: Tres ejemplares [SGO.PE.3751-3753].

Descripción: Superficie dorsal lisa. Cefalón muy arqueado y triangular; borde lateral estrecho y con el borde anterior apenas visible en vista dorsal; el borde posterior es recto e inclinado hacia el posterior; los surcos posterior y lateral cefálicos son someros. Surco axial superficial y delgado. [Ojos no preservados]. La glabella bien diferenciada entre los lóbulos frontal y posterior; el lóbulo frontal presenta un proceso con base amplia [no preservado]; L1 es estrecho adaxialmente, ampliándose abaxialmente; S1 es el más profundo de los surcos glabulares laterales y se encuentra curvado adaxialmente hacia anterior, conectándose con el surco axial; S2 es recto, superficial y está desconectado del surco axial, mientras que S3 es superficial, oblicuo y conectado con el surco axial; la región central del lóbulo posterior es moderadamente inflada y triangular, con el área estrechándose hacia el anterior. Surco occipital somero. Lóbulo occipital con una espina en su centro. El Tórax con 11 anillos axiales. Pigidio pequeño con siete anillos axiales.

Discusión: Eldredge y Braniša (1980) crearon el subgénero *Schizostylus* (*Curuyella*) para diferenciarlo de *Schizostylus* (*Schizostylus*), agregando una diagnosis enmendada de esta última. *Schizostylus* (*Schizostylus*) posee un cefalón más arqueado, carece de ornamentación en la superficie dorsal y tiene un proceso anterior cefálico delgado y largo, mientras que *Schizostylus* (*Curuyella*) *granulata* (especie tipo) presenta un cefalón más amplio y plano, superficie ornamentada con gránulos, careciendo de una espina en el lóbulo occipital, la cual está presente en *S.* (*Schizostylus*). Existen otras especies de Calmoniidae que podrían confundirse con *Schizostylus* spp, por ejemplo, *Probolops glabellirostris* (Kozłowski, 1923) y *Cryphaeoides rostratus* (Kozłowski, 1923) que coinciden con la presencia de un proceso anterior largo y la forma general del cefalón, pero se distinguen por la presencia de una espina extra en el borde posterior cefálico (cerca a la espina genal) y otra en el lóbulo posterior entre el par L1 (Eldredge y Braniša, 1980).

La falta de ejemplares con una mejor preservación del proceso anterior dificulta confirmar la asignación a la especie *S. brevicaudatus*, por lo cual se prefiere emplear nomenclatura abierta. Nótese que Eldredge y Braniša (1980, p. 227), basados en las diferencias observadas entre materiales provenientes de distintas localidades bolivianas (Icla y Sica Sica), sugirieron la existencia de varias especies de *Schizostylus* (*Schizostylus*) presentes en las rocas más jóvenes de la Zona de *Scaphiocoelia*. Se requeriría una revisión para confirmar la identidad de posibles nuevas especies.

Edad y distribución: *Schizostylus* (*Schizostylus*) *brevicaudatus* se conoce en el Devónico Inferior, Zona de *Scaphiocoelia*, en las Formaciones Icla, Belén y Gamoneda, Bolivia (Eldredge y Braniša, 1980).



Figura 4. *Paciphacops (P.)* aff. *waisfeldae*: A-B) SGO.PE.3771, vista en diagonal de cefalón y tórax (incompleto), y vista dorsal con detalle ampliado del área de inserción de la espina. *Pennaia verneuli*: C-F) SGO.PE. 3837, 3822, 3780, 3787, vistas complementarias del cefalón, tórax y pigidio. *Dalmanitina* cf. *socialis*: G) SGO.PE.3774, molde de cefalón con espina genal derecha preservada. *Paciphacops (V.) orurensis*: H-I) SGO.PE.3820, vista dorsal y lateral oblicua del cefalón. *Eldredgeops milleri*: J) SGO.PE.3830, vista lateral (ejemplar en matriz); K-L) SGO. PI.7125, vista dorsal y frontal del cefalón, con surco vincular visible. *Gerastos cuvieri*: M-O) SGO.PI.8288, vistas complementarias del cefalón, tórax y pigidio. *Pseudocheirurus beyrichi*: P) SGO.PI.8298, vista dorsal del cefalón (incompleto). *Asaphus?* sp.: Q) SGO.PI.8289, pigidio con detalle ampliado de las líneas de terraza.

Género *Pennaia* Clarke, 1913

Especie tipo: *Pennaia paulina* Clarke, 1913. Devónico Inferior (Lochkoviano), Formación Ponta Grossa, Cuenca del Paraná, Brasil.

Pennaia verneuili (d'Orbigny, 1842)

Figura 4, C-F.

Materiales: Siete ejemplares [SGO.PE.3780, 3787, 3792, 3817, 3822, 3823, 3837].

Descripción: Cefalón oval; bordes posteriores y bordes laterales curvados anteroventralmente; el borde anterior no es visible en vista dorsal; el surco posterior se curva hacia el anterior. Gena abruptamente inclinada. Surcos axiales levemente divergentes y amplios. El ángulo genal se encuentra a la altura del margen posterior del ojo. La glabela es moderadamente inflada y tiende a ser plana en su región central del lóbulo posterior; lóbulo frontal granoso, curvo y cae abruptamente hacia el ventral; lóbulos glabulares laterales inflados; L1 pequeño, mientras que L2 es el más amplio exasagitalmente; L3 es moderadamente oblicuo; los surcos glabulares laterales son incisos; S1 es el más profundo y amplio exasagitalmente y logra comunicarse con el surco axial, tendiendo a ser convexo; S2 es levemente inciso, estrecho, cóncavo hacia posterior y no se comunica con el surco axial; S3 es levemente inciso, estrecho y oblicuo. El surco occipital está arqueado hacia el anterior. Lóbulo occipital con el margen posterior recto, con el margen anterior ampliándose hacia la zona media. Tórax con 11 anillos axiales. El pigidio es pequeño y posee seis anillos axiales, de los cuales los tres últimos son poco marcados.

Discusión: *Pennaia verneuili* se diferencia de su especie más cercana, *P. gamonedensis* Eldredge y Braniša, 1980, la cual tiene ojos más pequeños ubicados a la altura de S2, y por tener los surcos glabulares laterales notoriamente más incisos. Otras especies como *P. paulina* Clarke, 1913 y *P. pupillus* Lake, 1904, presentan un S2 más bien recto.

Edad y distribución: Devónico Inferior-Medio. Miembro superior de la Formación Belén, Bolivia (Wolfart, 1968).

Superfamilia Dalmanitoidea Vogdes, 1890

Familia Dalmanitidae Vogdes, 1890

Género *Dalmanitina* Reed, 1905

Especie tipo: *Phacops socialis* Barrande, 1846. Ordovícico Medio, Formación Letna, República Checa.

Dalmanitina cf. *socialis* (Barrande, 1846)

Figura 4, G.

Materiales: Tres especímenes incompletos insertos en la misma roca [SGO.PE.3774].

Descripción: Cefalón de contorno sub-triangular; el borde lateral es estrecho y angosto continuando hacia el borde anterior, el cual no es visible en vista dorsal; el surco lateral cefálico es profundo y más amplio que el borde lateral. Las espinas genales son delgadas, largas y agudas. Ojos medianos a pequeños, distantes del surco posterior, ubicados a la altura entre S1 y S3; el área post-ocular es amplia y se encuentra inclinada hacia posterior; área palpebral reducida. El surco axial es profundo, amplio y levemente curvo. La glabela se encuentra deprimida y posee una impresión mediana posterior pequeña y estrecha; el lóbulo frontal es notoriamente más corto (sagitalmente) que el lóbulo posterior y se encuentra curvado hacia el ventral en el extremo anterior; los surcos glabulares laterales son bien incisos; S3 es sigmoidal y somero;

S2 es curvo y no alcanza al surco axial; S1 es el más profundo, recto y bifurcado adaxialmente. Lóbulos glabellares laterales moderadamente planos. El surco occipital es más somero en la región central que en los extremos donde se estrecha y profundiza en apodemas bien distinguible. [Tórax y pigidio no están preservados].

Discusión: Existen varias similitudes entre *Dalmanitina* Reed, 1905 y *Mucronaspis* Destombes, 1963 (originalmente un subgénero de *Dalmanitina*), ambos con amplia distribución. Los ejemplares aquí estudiados se diferencian de *Mucronaspis* los cuales presentan espinas genales más largas, ojos más grandes y un cefalón menos convexo (véase combinación de caracteres en Owen 1981).

Snajdr (1990, p.231) redescubrió la especie *Dalmanitina socialis* (Barrande, 1846). Con los cefalones aquí disponibles no encontramos puntos disímiles con el ejemplar ilustrado por Snajdr y tampoco con el ejemplar tipo ilustrado en Harrington *et al.* (1959, O474). No obstante, la falta de materiales más completos y mejor preservados dificultan confirmar la asignación. De esta forma se ha preferido emplear nomenclatura abierta.

Edad y distribución: *Dalmanitina socialis* se conoce en el Ordovícico Medio. Formación Letna, República Checa (Snajdr 1990). También descrita en Marruecos (véase Horný, 1997).

Superfamilia Phacopoidea Hawle y Corda, 1847

Familia Phacopidae Hawle y Corda, 1847

Género *Eldredgeops* Struve, 1990

Especie tipo: *Phacops rana* (Green, 1832). Devónico Superior (Frasniano), Formación de Cazenovia, Estados Unidos.

Eldredgeops milleri (Stewart, 1927)

Figura 4, J-L.

Materiales: Seis ejemplares [SGO.PE.3830; SGO.PI.7125, 7790, 7827, 3802, 8008].

Descripción: Cefalón subtriangular, con la librígena abruptamente declinada anteroventralmente. Ángulo genal redondeado. Ojos grandes en relación al cefalón, reniformes, con 18 filas de lentes dorsoventrales, con 5-6 lentes. El lóbulo palpebral exhibe una mayor granulación en relación al área palpebral. La glabella es granulosa, siendo la parte posterior la que concentra los gránulos de tamaño más grande; el lóbulo frontal, L2 y L3 se encuentran fusionados formando un lóbulo compuesto; S1 está fusionado con el surco occipital formando un surco más amplio y profundo, mientras que S2 y S3 se encuentran levemente incisos. El lóbulo preoccipital es muy pequeño, corto y en su parte lateral es rectangular. [Tórax incompleto]. El pigidio presenta márgenes redondeados con bordes estrechos y al menos 9 anillos axiales con 7 pleuras pigidiales recorridas por filas de pequeños gránulos apenas perceptibles.

Discusión: *Phacops* (Emmrich, 1839) es un género de amplia distribución con registros tanto en Europa como en Norteamérica y norte de África principalmente. Struve (1990) consideró que varias especies podían incluirse dentro de un nuevo género (*Eldredgeops*). Éste puede diferenciarse de *Phacops latifrons* (especie tipo de *Phacops*) la cual presenta una tuberculación glabellar más gruesa, la parte lateral del lóbulo preoccipital redondeada, además de una glabella comparativamente menos globosa.

Previamente, varias subespecies de Norteamérica (*Phacops rana rana*, *P. rana crassituberculata*, *P. rana iowaensis*, *P. rana milleri*, *P. rana norwoodensi*, *P. rana paucituberculata*) fueron descritas por

Eldredge (1972). Posteriormente estos nombres sub-específicos se han empleado como especies válidas dentro de *Eldredgeops* (e.g.: Crônier y François 2013; Schoenemann *et al.* 2014; Lee *et al.* 2012). Se adicionan las especies *Eldredgeops africanus* y *Eldredgeops tindoufensis* de Burton y Eldredge (1974) procedentes de Marruecos.

El ejemplar aquí estudiado se asigna a *Eldredgeops* debido, tal como fuese previamente señalado, por el tipo de granulación más suave y por la forma del área lateral del lóbulo preoccipital rectangular propias del género (Ver Fig. 4,K), diferenciándose por ello de las especies de *Phacops* (*s. str.*). *Eldredgeops milleri* (Stewart, 1927) se diferencia de *Eldredgeops crassituberculata* (Stumm, 1953), la cual presenta tubérculos comparativamente más gruesos (véase para referencia adicional Sandy *et al.* 2012, fig. 6 A-F; Schoenemann *et al.* 2014, fig. 1-2). También se diferencia de *E. iowensis* (Delo, 1935), la cual presenta un número menor de filas de lentes dorsoventrales (n=13). Se diferencia además de las especies *E. norwoodensis* (Stumm, 1953) en que los tubérculos son muy gruesos en la parte central de la glabella, y con 15 filas de lentes dorsoventrales. También de *E. paucituberculata* (Eldredge, 1972) donde los tubérculos de la glabella se encuentran muy dispersos, y posee además menos filas de lentes dorsoventrales (n=15). Finalmente, se diferencia de *E. rana* (Green, 1832) porque esta especie presenta ojos con menos filas de lentes dorsoventrales (n=17).

Edad y distribución: Los estudios paleobiogeográficos de Crônier y François (2013) concluyen que *Eldredgeops* es un género endémico del Frasniano (Devónico Superior bajo) del Este de Estados Unidos.

Género *Paciphacops* Maksimova, 1972

Subgénero *Paciphacops* (*Paciphacops*) Maksimova, 1972

Especie tipo: *Phacops logani* Hall, 1861. Devónico Inferior (Lockoviano), Formación New Scotland, Estado de Nueva York, Estados Unidos.

Comentarios: Maksimova (1972) definió *Paciphacops* con dos subgéneros: *Paciphacops* y *Viaphacops*. Ramsköld y Werdelin (1991) y luego Linsley (1994) elevaron *Viaphacops* a nivel de género, rango que fue usado posteriormente por Carvalho y Moody (2000). Sin embargo, McKellar y Chatterton (2009) apoyados en análisis filogenético concluyeron que *Paciphacops* y *Viaphacops* deben retornar a la categoría de subgénero propuesta por Maksimova (1972). Rustán *et al.* (2011) han seguido el concepto filogenético mencionado, aunque señalan la necesidad de realizar otros análisis más exhaustivos. En este trabajo se emplea *Phaciphacops* como subgénero siguiendo la opinión más actualizada de McKellar y Chatterton (2009).

Paciphacops (*Paciphacops*) aff. *waisfeldae* Edgecombe y Ramsköld, 1994

Figura 4, A-B.

Materiales: Un ejemplar incompleto [SGO.PE.3771].

Descripción: Superficie dorsal granosa, con granos uniformes y equidistantes. Cefalón robusto y redondeado, con estructuras bien diferenciadas; borde lateral muy estrecho, apenas perceptible en vista dorsal, mientras que el borde anterior está muy reducido y ubicado por detrás del límite anterior de la glabella; los surcos posterior y lateral cefálicos son muy amplios y distintivos. [Espina genal no preservada, aunque presenta la base]. Ojos incompletos, con al menos 17 filas de lentes dorsoventrales, con un máximo de cinco lentes por fila; área esclerética gruesa y bien desarrollada. El lóbulo y el área palpebral están inflados. La librigena abruptamente inclinada hacia el ventral. Los surcos axiales divergentes, más estrechos y profundos que los surcos cefálicos. Glabella subpentagonal, inflada, amplia, más ancha que larga (sagital),

granosa y proyectada sobre el borde anterior; lóbulo frontal, L2 y L3 fusionados; lóbulos glabellares laterales poco definidos; L1 es corto y estrecho separado del resto de la glabella; Surcos glabellares laterales son levemente definidos; S1 es transglabellar, profundo y se comunica con el surco axial; lóbulo preoccipital parcialmente reducido, apreciándose un débil anillo intercalado que separa al surco preoccipital del surco occipital. Lóbulo occipital estrecho. Surco vincular amplio y profundo. Nódulos vinculares presentes. [Tórax incompleto]. Anillos axiales son cortos y curvos; en el centro del primer anillo axial existe un área estrecha y circular, la cual se infiere podría corresponder a la base de una espina; extremos de las pleuras redondeadas. [Pigídio no preservado].

Discusión: Siguiendo a Maksimova (1972) la especie se incluye dentro de *Paciphacops* (*Paciphacops*) basado en la presencia de un lóbulo preoccipital parcialmente reducido. Este subgénero se diferencia de *Paciphacops* (*Viaphacops*) el cual tiene el lóbulo preoccipital reducido completamente, generándose la fusión de los surcos preoccipital y occipital. El género *Kainops* Ramsköld y Werdelin, 1991, es muy cercano a los dos anteriores, pero se diferencia en que presenta ojos con una esclera notoriamente más delgada, nodos vinculares débiles comparativamente, y reteniendo la condición más primitiva, al contener los lentes más empaquetados o cercanos entre sí (véase Hansen 2009).

El ejemplar estudiado presenta un máximo de cinco lentes por fila dorsoventral coincidiendo con *Paciphacops waisfeldae* Eldgecombe y Ramsköld, 1994. No obstante, difiere de ésta al presentar un lóbulo frontal más abultado y proyectado hacia afuera, lo cual es una característica más cercana a *Paciphacops argentinus* (Thomas, 1905) (véase Eldgecombe y Ramsköld 1994, fig. 4, A-F). La presencia de ambos caracteres en un mismo ejemplar sugiere que podría corresponder a una especie diferente, o que la variabilidad morfológica del lóbulo frontal es también parte de la variabilidad intraespecífica. Desafortunadamente no existe información sobre la procedencia de este ejemplar, lo cual nos impide avanzar hacia una conclusión más precisa. Al comparar con los materiales ilustrados por Rustan *et al.* (2011, véase también suplemento GSA Repository), se aleja de *P. argentinus*, el cual carece de una espina en el primer anillo axial. Pensamos que es más probable que corresponda a una especie no descrita de afinidad *P. waisfeldae*. Así mismo, *Paciphacops* (*Paciphacops*) sp. nov. A, de la Formación Talacasto (Lockoviano inferior), Provincia de San Juan, Argentina, también ilustrada por Rustán *et al.* (2011. Véase figura 2a y suplemento GSA Repository, figura DR3, G-J), muestra una espina en el área dorsal del primer anillo axial. Esta estructura, también presente en la especie aquí descrita (Ver Fig. 4,B), sugiere una relación.

Edad y distribución: *Paciphacops* (*s. str.*) tiene una distribución bastante amplia. *Paciphacops waisfeldae* del Devónico Inferior se conoce en la unidad C2 de la Formación Catavi en Cochabamba, Bolivia (Edgecombe y Ramsköld 1994). Por su parte, *P. argentinus* se conoce en unidades del Silúrico de la Formación Lo Espejo, Provincia de San Juan, Argentina (Waisfeld *et al.* 1988; Rustán *et al.* 2011). La relación con la especie de la Formación Talacasto [*P. (Paciphacops)* sp. nov. A in Rustán *et al.* (2011)] requiere de un estudio comparativo más exhaustivo.

Paciphacops (*Viaphacops*) Maksimova, 1972

Especie tipo: *Phacops pipa* Hall y Clarke, 1888. Devónico Inferior/Medio, Formación de Onondaga, Estado de Nueva York, Estados Unidos.

Paciphacops (*Viaphacops*) *orurensis* (Bonarelli, 1921)

Figura 4, H-I.

Materiales: Dos ejemplares [SGO.PE.3745, 3820].

Descripción: Cefalón subtriangular, con el borde lateral muy estrecho, apenas perceptible en vista dorsal; borde anterior muy reducido y ubicado por detrás del límite anterior de la glabella; los surcos posterior y lateral cefálicos son muy amplios y distintivos. Los ojos tienen 17 filas de lentes dorsoventrales. El lóbulo y área palpebral se encuentran inflados; los surcos axiales son divergentes hacia el anterior y más estrechos y profundos que los surcos cefálicos. La glabella es pentagonal, amplia e inflada, más ancha que larga y con una distribución homogénea de sus gránulos; cerca del área vincular los gránulos son más pequeños; el lóbulo frontal, L2 y L3 se encuentran fusionados, mientras que L1 es corto, estrecho y separado del resto del lóbulo compuesto; los surcos glabulares laterales se encuentran levemente definidos, excepto S1 que junto al surco occipital forman un surco más amplio y profundo debido a la ausencia del lóbulo preoccipital. El lóbulo occipital es amplio sagitalmente. El surco vincular se encuentra presente en frente de la glabella. [Tórax y pigidio no preservados]

Discusión: Siguiendo a Maksimova (1972) la reducción total de la porción mediana del lóbulo preoccipital, junto con la fusión del surco preoccipital y del surco occipital, confirman la asignación de estos materiales dentro del subgénero *Paciphacops* (*Viaphacops*). Se asigna a *P. (Viaphacops) orurensis* la cual posee L3, a diferencia de *P. (Viaphacops) pipa* Hall y Clarke, 1888, que carece (obsoleto) de esta estructura (véase Stumm 1954). Según Carvalho y Moody (2000) *P. (Viaphacops) orurensis* (Bonarelli 1921) es la única especie dentro del subgénero en presentar 17 filas de lentes dorsoventrales, mientras que las demás presentan de 13 a 14.

Edad y distribución: Acorde con Rustán *et al.* (2012), Devónico Medio (Givetiano?), Formación Sica Sica, Patacamaya, La Paz Bolivia. Carvalho y Moody (2000) mencionan Devónico inferior.

Suborden Cheirurina Harrington y Leanza, 1957

Familia Cheiruridae Hawle y Corda, 1847

Género *Pseudocheirus* Prantl y Přibyl, 1947

Especie tipo: *Pseudocheirus beyrichi* (Barrande, 1846). Silúrico Superior de República Checa.

Pseudocheirus beyrichi (Barrande, 1846)

Figura 4, P.

Materiales: Dos ejemplares [SGO.PI.8298, 8299].

Descripción: [Cefalón incompleto]. El borde posterior es profundo y amplio. Sutura proparia. Glabella subrectangular y expandida hacia adelante. Fixígena porosa; lóbulos anterior y posterior bien definidos; el lóbulo posterior presenta una región central muy amplia, con tres pares de lóbulos y surcos glabulares laterales; L1 subtriangular y levemente más grande e inflado que L2 y L3; el par S1 es curvo y fusionados con el surco occipital en el axis, separando a L1 del resto de la glabella; los surcos glabulares laterales son diagonales; S2 y S3 son menos profundos y más cortos. [Tórax incompleto]. Segmentos pleurales torácicos pequeños y notoriamente separados entre sí. [Pigidio no preservado].

Discusión: De acuerdo a Harrington *et al.* (1959), *Cheirus* (*Cheirus*) posee una fixígena más amplia (transglabular) respecto del anillo occipital, mientras que *Cheirus* (*Pseudocheirus*) presenta una fixígena casi tan amplia (más corta) que el anillo occipital. La ilustración de *Cheirus insignis* en Harrington *et al.* (1959, fig. 335, 9) difiere del tipo de *Cheirus insignis* en Beyrich (1845, fig. 1) la cual presenta espinas genales notablemente más largas. Kobayashi y Hamada (1985) agregan que, los típicos *Cheirus* (*s.str.*) poseen un lóbulo pre-occipital (L1) subcuadrado y un surco occipital subrectangular. El material aquí observado presenta un lóbulo preoccipital subrectangular y un surco occipital arqueado, propio de *Pseudocheirus*. Esta especie coincide bien con *P. beyrichi* ilustrado en Harrington *et al.* (1959, o432, fig. 4A).

Philippi identificó en etiqueta a estos materiales como *Cheirurus insignis*. El género *Pseudocheirurus* sería creado recién hasta medio siglo después (Prantl y Přibyl 1947). Tanto *Ch. insignis* y *P. beyrichi* son muy cercanos y puede generar confusión.

Edad y distribución: Silúrico Superior. República Checa (Kobayashi y Hamada 1985).

Orden Proetida Fortey y Owens, 1975

Familia Proetidae Salter, 1864

Género *Gerastos* Goldfuss, 1843

Especie tipo: *Proetus cuvieri* Steininger, 1831. Devónico Medio (Eifeliano), Formación Ahrdorf, Eifel, Alemania.

Gerastos cuvieri (Steininger, 1831)

Figura 4, M-O.

Materiales: Dos ejemplares [SGO.PI.7577, 8288].

Descripción: Cefalón parcialmente completo cubierto de pequeños gránulos, apenas perceptibles. Bordes cefálicos bien desarrollados con el borde anterior inflado y truncado. Campo preglabellar ausente. Surcos cefálicos posterior y lateral muy profundos y amplios, con el campo librigenal levantado. Sutura opistoparia. Ojo pequeño junto a la glabella y fusionado al surco axial, el ojo presenta una estructura de apoyo parecido a un zócalo. Angulo genal sin espina. Glabella inflada de forma subtrapezoidal y con una delimitación no tan clara entre el lóbulo anterior y posterior. Lóbulos glabellares laterales poco perceptibles, distinguiéndose a la vista únicamente L1, en la cual S1 es somero de igual forma; S1 muy flexionado y alejado de S0. Surco occipital derecho y el lóbulo occipital arqueado, inflado y con un gránulo en el centro. Tórax incompleto, con al menos diez segmentos. Pigidio con márgenes redondeados, el axis no alcanza el margen posterior, presentando siete-ocho anillos axiales.

Discusión: El S1, así como el espacio entre S1 y S0, la curvatura del axis pigidial, la porción anterior de la glabella cuadrada y el zócalo del ojo coinciden con la diagnosis de Lieberman (1994) y las descripciones de Magrean (2007). Se diferencia de *G. dhondti* Magrean, 2007, por poseer un borde anterior cefálico menos inflado, unos ojos más grandes, una glabella más ancha y un ángulo genal más redondeado. Difiere de *G. tuberculatus* (Barrande, 1846) y *G. prox* (Richter y Richter, 1956), las cuales presenta tubérculos gruesos en la glabella, *G. prox* también en el zócalo del ojo.

Edad y distribución: Devónico Medio (Eifeliano), Distrito Eifel de Alemania (Lieberman 1994). Subespecies de *G. cuvieri* han sido descritas en Marruecos (Gibb y Chatterton 2010). Otras especies son también conocidas en Bélgica y Francia, con un rango chronoestratigráfico para el género extendido hasta el entre el Eifeliano-Givetiano (Van Vierssen y Prescher 2008), también en Marruecos (Chatterton *et al.* 2006).

Orden Asaphida Salter, 1864

Superfamilia Asaphoidea Burmeister, 1843

Familia Asaphidae Burmeister, 1843

Género *Asaphus* Brongniart, 1822

Especie tipo: *Entomostracites expansus* Wahlenberg, 1821. Ordovícico de Suecia.

Asaphus? sp.

Figura 4, Q.

Materiales: Dos pigidios [SGO.PI.8289, 8300].

Descripción: [Cefalón y tórax no se encuentran preservados]. Pigidio liso de márgenes redondeados, con al menos ocho anillos axiales, angostos, juntos entre sí, subparalelos. Al menos cinco costillas pleurales. Surco pigidial lateral y posterior apenas perceptibles, con un borde muy amplio. El pigidio presenta además líneas de crestas escarpadas empinadas hacia atrás que recorren la cutícula del exoesqueleto.

Comentario: Las crestas escarpadas son líneas de terraza. Existen dos tipos que ocurren independientemente uno del otro, dorsales y ventrales (Miller 1975; Schmalfuss 1981). Las líneas de terraza de este material corresponden las del tipo dorsal transversales, como las figuradas en *Asaphus* sp. (Schmalfuss 1981: p. 332, fig. 1). Su función sería la de facilitar el proceso de excavación mediante un aumento de fricción.

Discusión: Los ejemplares contienen una etiqueta escrita por Philippi que las identifica como *Asaphus expansus* (Wahlenberg, 1821). El material preservado es incompleto y se desconoce si originalmente hubo restos en mejor condición. Basados únicamente en los materiales disponibles resulta difícil confirmar la identificación. Nótese que los ejemplares estudiados muestran anillos axiales pigidiales más bien completos (sin truncamiento), subparalelos, lo que difiere de las ilustraciones de la especie tipo *A. expansus* en Harrington *et al.* (1959, p. O335, fig. 248-1). Por tales motivos, la identificación es tratada con cautela, consignando la duda sobre el género propuesto por Philippi. De igual modo las diferencias en los anillos axiales en la figura de la especie tipo indicada, sugieren que se trata de una especie distinta de *A. expansus*, razón por la cual, se mantiene una nomenclatura abierta.

Edad y distribución: *Asaphus* es bien conocido en el Ordovícico Inferior - Ordovícico Medio, con amplia distribución en el Noroeste de Europa (Harrington *et al.* 1959).

Género *Pseudoasaphus* Schmidt, 1904

Especie tipo: *Ptychopyge globifrons* Eichwald, 1857. Ordovícico de Baltoscandia (Latvia, Estonia, Lituania).

Pseudoasaphus? sp.

Figura 3, O.

Materiales: Un ejemplar [SGO.PE.3835].

Descripción: Superficie lisa. Cefalón semicircular con la librígena muy amplia y dividida por suturas faciales opistoparia, las que convergen en el margen anterior del axis. Glabela pequeña, moderadamente larga, sin alcanzar el margen cefálico anterior. El tórax posee ocho segmentos torácicos. [Pigidio y ojos no están preservados].

En el molde de la cara interna del pigidio se hallan líneas de terraza del tipo dorsal transversales (ver comentario de referencia en *Asaphus?* sp.).

Discusión: Los materiales coinciden con la diagnosis de Harrington *et al.* (1959) para la familia, en la cual, la librígena se encuentra separada anteriormente por una sutura en la región medial. Descartamos *Asaphus*, la cual posee una glabela extendida hasta el margen anterior cefálico. El género *Plectoasaphus* Jaanusson, 1953, presenta ángulos genales cortos y punteagudos, rasgos que no son perceptibles debido a la preservación, sin embargo, su glabela es considerablemente más ancha. Por su parte, *Ogmasaphus* Jaanusson, 1953, se distingue por presentar una cefalón considerablemente más angosto en su región frontal. El material se acerca más a *Pseudoasaphus* Schmidt, 1904, por su área frontal más amplia y por

la mayor amplitud del campo librigenal que lo distingue de *Plectoasaphus* y *Ogmasaphus*. Otros géneros como *Ptichopyge* Angelin, 1854, poseen un campo librigenal considerablemente más amplio.

Los rasgos externos del pigidio empleados en las diagnósicos de varios de los géneros mencionados no se encuentran aquí disponibles, por lo cual se ha preferido emplear el nombre genérico más cercano según las características observables, teniendo además en cuenta la deformación. Por lo anteriormente señalado se ha preferido la cautela empleando nomenclatura abierta.

Edad y distribución: Asaphidae es un grupo cosmopolita conocido desde el Cámbrico superior - Ordovícico Superior (Harrington *et al.* 1959). Una etiqueta adherida a este material indica que el ejemplar proviene de Inglaterra.

SÍNTESIS TAXONÓMICA

La diversidad descrita en este trabajo comprende 20 especies contenidas en cuatro órdenes y ocho familias (Cuadro 1). Algunos materiales no pudieron ser identificados debido a la preservación, la carencia de estructuras diagnósticas, o en algunos casos, por la falta de literatura especializada. Estos materiales (n=32) se indican en el Anexo 1, para los cuales se proporciona una identificación preliminar.

Cuadro 1. Diversidad de la colección descrita subdividida en órdenes (4), familias (8), número de especies (20) y el número de ejemplares de cada familia en la colección (n=72).

Orden	Familia	Nº especies	Nº ejemplares descritos
Phacopida	Calmoniidae	10	46
	Phacopidae	3	10
	Dalmanitidae	1	1
	Cheiruridae	1	2
Redlichiida	Ellipsocephalidae	1	4
	Paradoxididae	1	4
Asaphida	Asaphidae	2	3
Proetida	Proetidae	1	2

De la diversidad global conocida de Trilobita (siguiendo a Adrain 2011), los órdenes Eodiscida, Corynexochida, Lichida, Odontopleurida, Aulacopleurida, Olenida y Harpida no fueron reconocidos.

Otros ejemplares

En esta lista (Anexo 1) se incluyó el ejemplar SGO.PI.8279 (Col. Philippi) que corresponde a un hipostoma desarticulado, el cual, según etiqueta original, correspondería a *Asaphus dubius*. La falta del exoesqueleto dorsal no permitió confirmar la identificación. En adición, se agrega un material cuya etiqueta indica el nombre *Fanasfa angulata*. Basados en Jell y Adrian (2002) *Fanasfa* no es un género de Trilobite. Se desconoce si dicha etiqueta podría corresponder a un material diferente.

DISCUSIÓN

La colección de trilobites del MNHN se conforma principalmente de Calmoniidae (50%, spp.: 10). Esta familia presenta dos particularidades relevantes: primero, son considerados como un grupo endémico del hemisferio sur (excluyendo Australia e India en Gondwana) con amplio registro en Brasil, Argentina, Perú, Bolivia, Islas Malvinas y Sudáfrica. Dicha distribución es denominada biogeográficamente como “Dominio Malvinocáfrico” (Richter y Richter 1942; Eldredge y Ormiston 1979); segundo, los Calmoniidae se consideran restringidos al Devónico Inferior y Medio (Kozłowski 1923; Braniša 1965; Wolfart 1968; Eldredge y Ormiston 1979; Eldredge y Braniša 1980; Lieberman *et al.* 1991; Lieberman 1993), con algunas excepciones de *Metacryphaeus* que llegan al Frasniano (Carbonaro *et al.* 2018).

De acuerdo a Wolfart (1968), Eldredge y Braniša (1980), Lieberman *et al.* (1991) y Lieberman (1993), las siguientes especies aquí identificadas son consideradas endémicas de Bolivia: *Malvinella buddeae*, *Eldredgeia eocryphaea*, *Vogesina lacunifera*, *Vogesina aspera*, *Wolfartaspis liebermani*, *Pennaia vernuili*, *Schizostylus (Schizostylus) brevicaudatus*. Otras especies tienen una distribución un poco más amplia como *Metacryphaeus rotundatus*, que se conoce tanto en Formaciones de Bolivia (Lieberman, 1993) como de Brasil (Pereira *et al.* 2008). El material de *M. rotundatus*? es más próximo morfológicamente a los ilustrados por Lieberman (1993) de Bolivia y difieren de los de Brasil en las características de L2 y L3. Por su parte, *Wolfartaspis cornutus* y *Plesiomalvinella boulei*, ambos de Bolivia (Lieberman *et al.* 1991; Lieberman, 1993), tendrían también un registro en la localidad de Jarajache, Perú (Newell, 1949 *vide* Lieberman, 1993).

Dado que los Calmoniidae aquí identificados son en su mayoría taxa endémicos de Bolivia, resulta lógico considerar en primera instancia que su más probable proveniencia corresponda a alguna de las localidades conocidas. Probablemente estudios geoquímicos de la matriz sedimentaria podrían ayudar a esclarecer este asunto.

Los Phacopidae son la segunda familia más numerosa en la colección (15%, spp.: 3). *Paciphacops (Viaphacops) orurensis* es conocida únicamente en Formaciones bolivianas del Devónico Inferior (véase Carvalho y Moody 2000; Rustán *et al.* 2012). Por su parte, *Paciphacops (Paciphacops) waisfeldae* tiene registro en Cochabamba, Bolivia (Edgecombe y Ramsköld 1994), no obstante, el empleo de nomenclatura abierta usada en la asignación específica (*P. aff. waisfeldae*) sugiere una identidad diferente (*¿sp. nov.?*), posiblemente relacionada también con especies no descritas de Argentina (véase Rustán *et al.* 2011), lo cual requiere de mayores estudios. Finalmente, *Eldredgeops milleri* (nombre más actualizado del taxón) tendría como proveniencia más probable el este de Norte América. Otro Phacopida Dalmanitidae ocupa un 5% (spp.: 1). La especie *Dalmanitina socialis* tiene registro en el Ordovícico Medio de Bohemia en República Checa (Snajdr, 1990) y Marruecos (Horný 1997). El estudio de trilobites de Marruecos es posterior a la época de Philippi por lo que resulta poco probable que el material provenga de dicha área geográfica. Los trilobites de Rep. Checa (Bohemia) por su parte, fueron bien conocidos, y literatura de la biblioteca personal del naturalista (vistos durante este estudio) muestran varios títulos con descripciones detalladas de las especies del centro europeo.

El último Phacopida identificado corresponde a un Cheiruridae (5%; spp.: 1), *Pseudocheirus beyrichi*, con registros en la formación Kopanina en Bohemia (República Checa) de edad Devónico Inferior - Lochkoviano - (Horný y Bastl 1970; Kobayashi y Hamada 1985). Con posterioridad a Philippi, quien identificó este material como *Cheirus insignis*, muchas especies han sido reagrupadas en otros géneros (e.g. *Pseucheirus* y *Ceraurinus*) principalmente por las diferencias del cranidio (véase Ludvigsen 1977; Kobayashi y Hamada 1985). Philippi realizó una identificación coherente con el conocimiento de la época. Tal como ocurre con un inmenso número de especies descritas antes del siglo XX éstas han cambiado de

posición genérica, se han sinonimizado, o se han descrito nuevas especies en revisiones actualizadas que han clarificado las relaciones entre los diferentes taxones propuestos.

El orden Proetida es el menos numeroso (5%, spp.:1). *Gerastos cuvieri* se conoce en Alemania para el Devónico Inferior. El tipo de preservación y coloración aquí visto es muy similar a otros materiales de la especie provenientes de la Formación Ahrdorf, Miembro Flesten, en Alemania, con rango de edad atribuido al Eifeliano - Devónico Inferior - (Van Viersen *et al.* 2009).

El orden Redlichiida está representado por las familias Ellipsocephalidae (5%; spp.: 1) y Paradoxidae (5%, spp.: 1), con las especies *Ellipsocephalus hoffi?* y *Paradoxides gracilis* respectivamente. El orden se encuentra restringido al Cámbrico inferior y medio de las Series 2 y 3 (Whittington *et al.* 1997; Gradstein *et al.* 2012). Mientras que *Ellipsocephalus hoffi* ha sido registrado tanto en República Checa como en Polonia (Snajdr 1990; Orłowski 1985). A pesar de que en este trabajo la especie ha sido identificada con duda, no existe razón para no aceptar en primera instancia su origen europeo, consignando ambas regiones como posibles proveniencias (Rep. Checa y Polonia), hasta la inclusión de nuevos antecedentes. Por su parte *Paradoxides gracilis* es conocida en el Cámbrico de República Checa (Snajdr 1958). El descubrimiento de estas dos especies en las colecciones del MNHN (*Ellipsocephalus hoffi?* y *Paradoxides gracilis*) es de valor patrimonial para el Museo Nacional de Historia Natural, pues los convierte en los ejemplares fósiles de edad geológica más antiguos de esta institución.

El orden Asaphida está representado por dos especies (10%, spp.: 2). El orden incluye numerosas taxa cosmopolitas del Ordovícico y Silúrico. Finalmente *Asaphus?* sp., representado por un único pigidio, junto con *Pseudoasaphus?* sp., los únicos materiales de esta colección que presenta líneas de terraza. Estas resultan interesantes por cuanto dan cuenta de rasgos de la conducta durante la excavación y enterramiento del animal, un rasgo en general poco conocido en otros grupos de trilobites.

SOBRE EL ORIGEN DE LA COLECCIÓN

La data más antigua puede rastrearse hasta la época de R.A. Philippi durante el siglo XIX, confirmado por la existencia de etiquetas de su puño y letra. Es claro que luego de la muerte del naturalista esta colección fue nuevamente manipulada en 1917 y luego en 1963, por algunas notas en papel adicionadas.

La alta prevalencia de trilobites sin una etiqueta, podría explicarse por un manejo inadecuado y la intermitente continuidad de curadores, lo que favoreció su abandono desde el punto de vista científico. No olvidar, que la historia del MNHN está también marcada por traslados, sin dejar de lado, los numerosos desastres naturales que han afectado su infraestructura desde principios de siglo XX, incluyendo al menos nueve terremotos, el último en 2010, que alcanzó una magnitud de 8,8 Mw (Barrientos 2010) y un incendio en 1957.

No existen antecedentes en los registros internos que sugieran la adición de ejemplares post-Philippi. Lo más probable es que todos los materiales fueran parte de una única gran colección descontextualizada con el tiempo. Hay que tener presente que luego de la muerte de R.A. Philippi en 1904, el estudio de este grupo al interior del Museo fue totalmente descontinuado.

De igual modo causa extrañeza el gran número de Calmoniidae, algunos considerados como endémicos de Bolivia, y es lógico pensar que estos pudieran haber venido de dicho país. Solo consta en documentos de la época, que en 1869 R.A. Philippi, en correspondencia con el Sr. Clemente Torreti, un escultor italiano que vivió muchos años en Bolivia, e interesado en el Museo Chileno y sus colecciones,

estableció con Philippi vínculos a través del Jefe de Aduanas y del Diputado Sr. Lorenzo Claro, para el intercambio de especies entre ambas naciones (véase la obra “*El Orden Prodigioso del Mundo Natural*”: p. 105-106). Por otra parte, Federico Philippi (hijo de R.A. Philippi) y también director del MNHN viajó hasta Argentina y Bolivia después de la guerra del pacífico (1879-1884), época en que R.A. Philippi ya alcanzaba los 80 años de edad.

Todas las localidades y edades mencionadas para Calmoniidae provienen de la literatura consultada. Sin embargo, no existe ninguna información segura de que estos ejemplares provengan efectivamente de dichas áreas o unidades Formacionales. Si los materiales fueron recolectados por Philippi, o si fueron parte de una donación, esto sigue siendo un misterio. De momento se les considera exóticos (Pérez y Pérez-Barría 2018) hasta la adición de nuevos antecedentes.

CONCLUSIONES

Esta es la primera investigación en Chile que aborda de manera crítica una colección museológica de trilobites. La falta de curaduría por larga data ha favorecido condiciones adversas que sugieren hubo pérdida material y de etiquetas. Los recientes esfuerzos de conservación y estudio han subsanado parcialmente el problema. No obstante, este museo mantiene las mismas problemáticas en otras colecciones que esperan atención. Mientras no exista mayor apertura y apoyo a la investigación y publicación de resultados, los museos verán seriamente comprometido su rol fundamental en la difusión del conocimiento que resguardan.

Nosotros pudimos explorar y descubrir una historia inédita en la Paleontología chilena. El hecho de que R.A. Philippi fuera también un estudioso de los trilobites resulta ser a lo menos asombroso y reviste no solo un carácter histórico, sino también patrimonial. Fue la primera colección de ejemplares paleozoicos sudamericanos disponible en el entonces Museo Nacional de Chile. Si bien, se desconoce si Philippi tuvo o no la intención de documentar estas formas sudamericanas (los Calmoniidae en este caso), es claro que reunió también varios ejemplares de referencia europeos y de Estados Unidos.

En Chile no ha habido suficiente atención a las faunas Paleozoicas. Trilobites chilenos comenzaron a ser reportados recién en la segunda mitad del siglo XX, sin que a la fecha exista un taxón de nombre específico confirmado. El caso más llamativo es la descripción de un Calmoniidae aff. *Bainella* en el sur de Chile (véase Fortey *et al.* 1992), donde no ha habido nuevas campañas para esclarecer la identidad de ésta y otras especies mencionadas. Por su parte, el material de Cecioni (1982) asignado a *Hoeskapis* cf. *schlagintweiti*, se encuentra perdido y no hay registros de su ingreso a la colección del Museo Geológico Lajos Biró del Departamento Ciencias de la Tierra de la Universidad de Concepción (*com. pers.* Gerardo Flores, Curador). Existen también menciones para el norte de Chile cf. Phacopida, homalonotidos y dalmanitidos en la Formación Zorritas, que carecen de repositorio informado (véase Boucot *et al.* 1995).

Para terminar, es claro que el escaso conocimiento de los trilobites chilenos requiere tanto de revisiones como nuevas colecciones. Por ello, este trabajo aporta también al método investigativo en la museología chilena, una disciplina fundamental para mantener al día, en especial, las colecciones que han sido desatendidas por larga data. Éstas, potencialmente, pueden favorecer otras investigaciones científicas, así como, fortalecer el acervo patrimonial del país.

AGRADECIMIENTOS

A Emilio Vaccari y Juan José Rustán por sus valiosos comentarios y apoyo durante la pasantía de investigación de Félix Pérez realizada en el centro de investigación CICTERRA de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. También a los revisores anónimos de este artículo y Jose Pérez Marín del Museo de Caldera. A Marcela Castillo Ibáñez y Manuel Alarcón Calderón por sus aportes en el esquema ilustrado y de algunas fotografías. A Ivette Araya Henríquez, Encargada de Colecciones, y David Rubilar Rogers, Jefe del Área Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural, por el incondicional apoyo prestado durante la realización de esta investigación.

REFERENCIAS

- ADRAIN, J.M.
2011 Class Trilobita Walch, 1771. *In*: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa* 3148: 104–109.
- BARRIENTOS, S.
2010 Informe Técnico actualizado 27 mayo 2010. Terremoto Cauquenes 27 febrero 2010. Servicio sismológico, Universidad de Chile. 10 pp.
- BENGTSON, P.
1988 Open Nomenclature. *Palaeontology* 31: 223-227.
- BEYRICH, E.
1845 Uber einige böhmische Trilobiten. Reimer (Berlin).
- BOUCOT, A. J., H. BAHLBURG, C. BREITKREUZ, P. E. ISAACSON, H. NIEMEYER, y F. URZUA
1995 Devonian Brachiopods From Northern Chile. *Journal of Paleontology* 69: 257-263.
- BRANIŠA, L.
1965 Los fósiles guías de Bolivia I. Paleozoico. *Servicio Geológico de Bolivia* 6: 1-282.
- BURTON, C. y N. ELDREDGE
1974 Two new species of *phacops rana* [Trilobita] from the middle Devonian of North-West Africa. *Palaeontology* 17: 349-363.
- CAMACHO, H. H. y M. LONGOBUCCO
2008 Los Invertebrados Fósiles. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Ediciones Vazquez Mancini, Buenos Aires.
- CARBONARO, F. A., M. C. LANGER, S. SH. NIHEI, G. S. FERREIRA y GHILARDI R. P.
2018 Inferring ancestral range reconstruction based on trilobite records: a study-case on *Metacryphaeus* (Phacopida, Calmoniidae). *Scientific Reports* 8: 1-12.
- CARVALHO, M. G. P. y J. MOODY
2000 A Middle Devonian Trilobite Assemblage from Venezuela. *American Museum Novitates* 3292: 1-15.

CARVALHO, M.G.P., G. D. EDGEcombe y L. SMITH

2003 New Calmoniid Trilobites (Phacopina: Acastoidea) from the Devonian of Bolivia. *American Museum Novitates* 3047: 1-17.

CECIONI, A.

1982 Antecedentes bioquímicos del yacimiento cuprífero de Curacarel, Región del Bio - Bio, Concepción, Chile. Tercer Congreso Geológico Chileno.

CHATTERTON, B. D., R. A. FORTEY, Y K. D. BRETT, S. L. GIBB y R. C. MCKELLAR

2006 Trilobites from the upper Lower to Middle Devonian Timrhahart Formation, Jbel Gara el Zguilma, southern Morocco. *Palaeontographica Canadiana* (25): 1-177.

CLARKE, J. M.

1913 Fósseis devonianos do Paraná. Serviço Geológico e Mineralógico do Brazil. Monografía 1: 1-353.

CLARKSON, E. N. K.

1969b Dimorphism of the eye in *Weberides shunnerensis* (King). [Trilobita.]. En *Westermann G. E. G ed. Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications*. International Union Geological Science Series A1: 185-195.

COOPER, M. R.

1982 A revision of the Devonian (Emsian-Eifeilan) Trilobita from the Bokkeveld Group of South Africa. *Annals of the South African Museum* 89: 1-174.

CORBACHO y CALZADA

2014 Posible dimorfismo sexual en Trilobites del Ordovícico inferior. *Batalleria* 21: 22-26.

CRÔNIER, C. y A. FRANÇOIS

2013 Distribution patterns of Upper Devonian phacopid trilobites: Paleobiogeographical and paleoenvironmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 404: 12-23

DALMAN, J. W.

1827 Om palaeaderna, eller de sa kallade trilobiterna. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 113-294.

EDGEcombe, G. D. y L. RAMSKÖLD

1994 Earliest Devonian phacopide trilobites from central Bolivia. *Paläontologische Zeitschrift* 68(3): 397-410.

ELDREDGE, N.

1972 Systematics and Evolution of *Phacops rana* (Green, 1832) and *Phacops iowensis* Delo, 1935 (TRILOBITA) From the Middle Devonian of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 147(2): 45-114.

ELDREDGE, N. y A. R. ORMISTON

1979 Historical Biogeography, Plate Tectonics, and the Changing Environment. En *Biogeography of Silurian and Devonian Trilobites of the Malvinokaffric Realm*. pp. 147-168. Oregon State University Press.

ELDREDGE, N. y L. BRANIŠA

1980 Calmoniid trilobites of the lower Devonian Scaphiocoelia Zone of Bolivia, with remarks on related species. *Bulletin of American Museum of Natural History* 165: 181-290.

ERIKSSON, M. E. y F. TERFELT

2012 Exceptionally preserved Cambrian trilobite digestive system revealed in 3D by synchrotron-radiation X-ray tomographic microscopy. *PLoS One* 7(4): e35625.

FATKA, O.

2003 Biostratigraphy of the Jince formation (Middle Cambrian) in the Příbram-Jince Basin: Historical review. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 47: 53–61.

FORTEY, R.

2000 Olenid trilobites: The oldest known chemoautotrophic symbionts?. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 6574-6578.

FORTEY, R.

2001 Trilobite Systematics: The Last 75 Years. *Journal of Paleontology* 75: 1141-1151.

FORTEY, R. A. y N. C. HUGHES

1998 Brood pouches in trilobites. *Journal of Paleontology* 72: 638-649.

FORTEY, R. A. y J. THERON

1994 A new Ordovician arthropod *Soomaspis* and the agnostid problem. *Palaeontology* 37:841–861.

FORTEY, R., R. J. PANKHURST y F. HERVÉ

1992 Devonian Trilobites at Buil, Chile (420°S). *Revista Geológica de Chile* 19: 133-144.

FORTEY, R. A. y R. M. OWENS

1999 Feeding habitats in Trilobites. *Paleobiology* 42: 429- 465.

GIBB, S. y B. CHATTERTON

2010 *Gerastos* (Order Proetida; Class Trilobita) from the Lower to Middle Devonian of the southern Moroccan Anti-Atlas region. *Palaeontographica Canadiana* 29: 1-89.

GRADSTEIN, F.M., J. G. OGG, M.D. SCHMITZ y G.M. OGG

2012 The Geological Time Scale 2012. Vol. 1. Amsterdam, Elsevier.

HANSEN, G. P.

2009 Trilobites of Black Cat Mountain. Editorial IUniverse.

HARRINGTON, H. J., G. HENNINGSMOEN, B.F. HOWELL, V. JAANUSSON, C. LOCHMAN-BALK, R.C.

MOORE, C. POULSEN, F. RASETTI, E. RICHTER, R. RICHTER, H. SCHIMDT, K. SDZUY, W. STRUVE, L.

STOMER, C.J. STUBBLEFIELD, R. TRIPP, J.M. WELLER, H.B. WHITTINGTON

1959 Treatise on invertebrate paleontology, Part O, Arthropoda 1, Arthropoda-General Features, Protarthropoda, Euarthropoda-General Features, Trilobitomorpha. Geological Society of America, University of Kansas Press.

HEGNA, T. A., M. J. MARTIN y S. A. F. DARROCH

2017 Pyritized in situ trilobite eggs from the Ordovician of New York (Lorraine Group): Implications for trilobite reproductive biology. *Geology* 45: 199-202.

HORNÝ, R. y F. BASTL

1970 Type Specimens of Fossils in the National Museum Prague, Vol. 1 Trilobita. 354p.

HORNÝ, R. J.

1997 Ordovician Tergomya and Gastropoda (Mollusca) of the Anti-Atlas (Morocco). *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B - Historia Naturalis* 53(3-4): 37-78.

ICZN

1999 Código internacional de nomenclatura zoológica. Cuarta edición, español.

JELL, P. A. y J. M. ADRAIN,

2002 Available generic names for trilobites. *Memoirs of the Queensland Museum* 48: 331-553.

KOBAYASHI, T. y T. HAMADA

1985 Additional Silurian Trilobites to the Yokokura-Yama Fauna from Shikoku, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series* 139: 206-217.

KOZŁOWSKI, R.

1923 Faune dévonienne de Bolivie. *Annales de Paleontologie* 12: 1-112.

LEE, M. R., C. TORNEY y A. W. OWEN

2012 Biomineralisation in the Palaeozoic oceans: Evidence for simultaneous crystallisation of high and low magnesium calcite by phacopine trilobites. *Chemical Geology* 314-317: 33-44.

LEROSEY-AUBRIL, R., T. A. HEGNA, y S. OLIVE

2011 Inferring internal anatomy from the trilobite exoskeleton: the relationship between frontal auxiliary impressions and the digestive system. *Lethaia* 44(2): 166-184.

LEVI-SETTI, R.

1993 Trilobites. Second Edition. University of Chicago Press, Chicago.

LIEBERMAN, B. S., G.D. EDGECOMBE y N. ELDREDGE

1991 Systematics and biogeography of the "Malvinella group," Calmoniidae (Trilobita, Devonian). *Journal of Paleontology* 65: 824-843.

LIEBERMAN, B. S.

1993 Systematics and biogeography of the "Metacryphaeus group" Calmoniidae (Trilobita, Devonian), with comments on adaptive radiations and the geological history of the Malvinokaffric Realm. *Journal of Paleontology* 67(4): 549-570.

LIEBERMAN, B. S.

1994 Evolution of the trilobite subfamily Proetinae Salter, 1864, and the origin, diversification, evolutionary affinity, and extinction of the Middle Devonian proetid fauna of eastern North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 223: 1-176.

LINCOLN, R., G.A. BOXSHALL Y P.F. CLARK

2009 Diccionario de ecología, taxonomía y evolución. Fondo de cultura económica USA, segunda edición.

- LINSLEY, D. M.
1994 Devonian paleontology of New York. Paleontological Research Institution Special.
- LIÑAN, E., J.A. GÁMEZ, R. GOZALO, M.E. DIES, J.B. CHIRIVELLA y J. ESTEVE
2009 Las especies de “paradoxides” del yacimiento Cámbrico de Murero y el hallazgo de dimorfismo sexual en los trilobites. *Naturaleza Aragonesa* 23: 4-11.
- LUDVIGSEN, R.
1977 The Ordovician Trilobite *Ceraurinus* Barton in North America. *Journal of Paleontology* 51: 959-972.
- MAGREAN, B.
2007 A revision of Devonian trilobites from Belgium-Part 2. The genera *Gerastos* and *Cornuproetus*. *Bulletin De L’Institut Royal Des Sciences Naturelles De Belgique* 77: 31-40.
- MAKSIMOVA, Z.A.
1972 Novye devonskiye trilobity Phacopidea. *Paleontologicheskii Zhurnal* 1: 88-94.
- MCKELLAR, R.C. y B.D.E. CHATTERTON
2009 Early and Middle Devonian Phacopidae (Trilobita) of southern Morocco. *Palaeontographica Canadiana* 28: 1-114.
- MIKULIC, D. G., E.D. LANDING y J. KLUESSENDORF
2007 Fabulous Fossils-300 years of WorldWide research on Trilobites. *New York State Museum Bulletin*.
- MILLER, J.
1975 Structure and function of trilobite terrace lines. *Fossils and Strata* 4: 155-178.
- MINELLI, A., G. BOXSHALL y G. FUSCO
2013 *Arthropod Biology and Evolution, Molecules, Development, Morphology*. Springer.
- NEWELL, N.D.
1949 Geology of the Lake Titicaca region, Peru and Bolivia. *Geological Society of America, Memoir* 36, 111 p.
- ORLOWSKI, S.
1985 New data on the Middle Cambrian trilobites and stratigraphy in the Holy Cross Mts. *Acta geologica Polonica* 35: 252-262.
- OWEN, A.
1981 The trilobite *Mucronaspis* in the uppermost Ordovician of the Oslo Region, Norway. *Norsk Geologisk Tidsskrift* 61: 271-279.
- PEREIRA, S.S., M.S GUIMARAES y J.L. MORAES
2008 *Metacryphaeus rotundatus*, um Novo Elemento da Fauna de Trilobites Calmoniidae (Phacopida), da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil. *Revista do Instituto de Geociências* 8: 15-24.
- PÉREZ, F.
2017 Los Trilobites del Museo Nacional de Historia Natural de Chile (MNHNCL). *Universidad Andrés Bello, Seminario de Investigación* p. 54.

PÉREZ, F. y L. PÉREZ-BARRÍA

2018 La colección exótica de Arachnomorpha (Trilobita y Agnostida) del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago: avances en museología e investigación. I Congreso de Paleontología en Chile, Punta Arenas. Actas, 36-37.

PHILIPPI, R.A.

2017 El orden prodigioso del mundo natural. Ediciones Uach 198 pp.

PRANTL, F. y A. PŘIBYL

1947 Classification of some Bohemian Cheiruridae (Trilobitae). Acta Mus. Nationalis Prage 3: 1-44.

RAMSKÖLD, L. y G. D. EDGECOMBE

1991 Trilobite monophyly revisited. Historical Biology, 4: 267–283.

RAMSKÖLD, L. y L. WERDELIN

1991 The phylogeny and evolution of some phacopid trilobites. Cladistics 7: 29–74.

RESSER, C. E.

1938 Cambrian System (restricted) of the southern Appalachians. Geological Society of America, Special Paper 15: 1–140.

RICHTER, R. y E. RICHTER

1942 Die Trilobiten der Weimes Schichten am Hohen Venn mit Bemerkungen über die Malvinocaffrische Provinz. Senckenbergian. 25: 156-179.

RUPPERT, E.E., R.S. FOX, Y R.D. BARNES

2004 Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach. Seventh Edition. Thomson, Brooks/Cole.

RUSTÁN, J.J., N.E VACCARI. y R.A. ASTINI

2011 Early Devonian trilobites from the Sierras de las Minitas, Northernmost precordillera (La Rioja province), Argentina. Ameghiniana 48 (2): 226 – 241.

RUSTÁN, J. J., D. BALSEIRO, Y. IWASAKI y R. D. FOGLIA

2012 Infaunal molting in *Viaphacops orurensis* (Bonarelli 1921) and its evolutionary implications. Abstracts. En *The 5th Conference on Trilobites and their relatives*, Praga.

SALAZAR, C., S. SOTO-ACUÑA y A. HERMANS

2014 La Colección de Paleontología de Invertebrados del Museo Nacional de Historia Natural: Conservación y Documentación. En IV Simposio de Paleontología en Chile 41pp.

SANDY, M.R, D. MIELKE y A. FABIAN

2012 On and around the Cincinnati Arch and Niagara Escarpment: Geological field trips in Ohio and Kentucky for the GSA north-central section Meeting, Dayton, Ohio, 2012. En *Fossil collecting from the Middle Devonian Silica Formation, Paulding, Paulding county, northwest Ohio*. The Geological society.

SCHMALFUSS, H.

1981 Structure, patterns and function of cuticular terraces in trilobites. Lethaia 14: 331-341.

SCHOENEMANN, B. y E. N. K. CLARKSON

2013 Discovery of some 400 million year-old sensory structures in the compound eyes of trilobites. *Scientific Reports* 3: 1-5.

SELLY, T. J. W. HUNTLEY, K.L. SHELTON y J.D. SCHIFFBAUER

2016 Ichnofossil record of selective predation by Cambrian trilobites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 444: 28-38.

SCHOENEMANN, B., N.K. CLARKSON y U. RYCK

2014 Colour Patterns in Devonian Trilobites. *The Open Geology Journal* 8: 113-117.

SNAJDR, M.

1958 Trilobiti ceskeho kambría. *Rozpr. ustr. Ustav. geol. Phaha*.

SNAJDR, M.

1990 Bohemian trilobites. *Czech Geological Survey, Prague*.

STRUVE, W.

1990 *Palaeozoologie III (1986–1990)*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 127, 251–279.

STUMM, E. C.

1954 Lower Middle Devonian phacopid trilobites from Michigan, southwestern Ontario, and the Ohio Valley. *Ibid.* 11(11): 201–221.

VAN ENCK, F.M.

2016 Revisao sistematica e paleobiogeografica de trilobitas phacopida (Homalontidae e Calmoniidae) do Devoniano das bacias do Parnaíba e Amazonas, Brazil. *Universidad de Sao Paulo. Tesis doctoral*.

VAN VIERSEN, A.P. y H. PRESCHER

2008 Devonian Proetidae (Trilobita) from the Ardennes Massif (Belgium, N France) and the Eifel Hills (W Germany). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 78: 9-29.

VAN VIERSEN, A. P., H. PRESCHER y J. SAVELSBERGH

2009 Description of two new trilobites from the Ahrdorf Formation (Middle Devonian) at the "Trilobitenfelder" of Gees, Eifel, Rhenish Mountains. *Bulletin De L'Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique* 79: 43-53.

WAISFELD, B. G, B. A. TORO y E. D. BRUSSA

1988 Trilobites Silúricos de la Formación Los Espejos, sector occidental del cerro del fuerte, precordillera de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 25 (4): 305-320.

WAHLENBERG, G.

1818 [con fecha 1821], *Petrificata telluris Svecanae*. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 8:1-116.

WHITELEY, T.E., G.J. KLOC y C.E. BRETT

2002 *Trilobite of New York*. *Cornell University Press*.

WHITTINGTON, H.B. y S.R.A. KELLY

1997 Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1, Trilobita, Revised. Morphological terms applied to Trilobites. En: *Kaesler, R.L.* (Ed.). Geological Society of America, University of Kansas Press.

WOLFART, R.

1968 Die Trilobiten aus dem Devon Boliviens und ihre Bedeutung für Stratigraphie und Tiergeographie. In: R. Wolfart, and A. Voges (Eds.), Beiträge zur Kenntnis des Devons von Bolivien. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch 74: 5–201.

ANEXO I

Cuadro 2. Otros materiales (n=33) disponibles en la “Colección Trilobitomorpha” (SGO.PE.) y en la “Colección Philippi” (SGO.PI.) en condición fragmentaria, con mala preservación, o carentes de los caracteres diagnósticos necesarios para una identificación confiable, se identificaron preliminarmente con nombres tentativos en categorías taxonómicas superiores. A continuación se indican dichos materiales indicando su código de referencia.

Código	Orden	Familia	Código	Orden	Familia
SGO.PE.3746	Indet.	Indet.	SGO.PE.3778	Phacopida	Indet.
SGO.PE.3747	Phacopida	Phacopidae	SGO.PE.3779	Phacopida	Indet.
SGO.PE.3748	Indet.	Indet.	SGO.PE.3781	Phacopida	Calmoniidae
SGO.PE.3749	Phacopida	Indet.	SGO.PE.3784	Phacopida	Phacopidae
SGO.PE.3754	Phacopida	Indet.	SGO.PE.3788	Phacopida	Calmoniidae
SGO.PE.3755	Phacopida	Calmoniidae	SGO.PE.3789	Phacopida	Phacopidae
SGO.PE.3763	Phacopida	Phacopidae	SGO.PE.3790	Phacopida	Phacopidae
SGO.PE.3764	Phacopida	Calmoniidae	SGO.PE.3791	Phacopida	Phacopidae?
SGO.PE.3765	Phacopida	Calmoniidae	SGO.PE.3793	Phacopida	Indet.
SGO.PE.3766	Phacopida	Indet.	SGO.PE.3794	Redlichiida	Indet.
SGO.PE.3767	Phacopida	Calmoniidae	SGO.PE.3800	Phacopida	Calmoniidae
SGO.PE.3768	Phacopida	Phacopidae	SGO.PE.3805	Phacopida	Indet.
SGO.PE.3772	Redlichiida?	Indet.	SGO.PE.3812	Indet.	Indet.
SGO.PE.3773	Phacopida	Phacopidae?	SGO.PE.3826	Indet.	Indet.
SGO.PE.3777	Phacopida	Phacopidae	SGO.PE.3832	Phacopida	Indet.

Colección Philippi

Código	Orden	Familia
SGO.PI.8279	Indet.	Indet.
SGO.PI.8286	Phacopida	Homalonotidae?
SGO.PI.8654	Indet.	Indet.