

Tesis Doctoral

Trilobites del Cámbrico Tardío- Ordovícico temprano de la Cordillera Oriental, Argentina. Revisión sistemática y análisis filogenético de la Familia Olenidae

Monti, Daniela Soledad

2015-03-19

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Monti, Daniela Soledad. (2015-03-19). Trilobites del Cámbrico Tardío-Ordovícico temprano de la Cordillera Oriental, Argentina. Revisión sistemática y análisis filogenético de la Familia Olenidae. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Monti, Daniela Soledad. "Trilobites del Cámbrico Tardío-Ordovícico temprano de la Cordillera Oriental, Argentina. Revisión sistemática y análisis filogenético de la Familia Olenidae". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-03-19.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD NACIONAL DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA, GENÉTICA Y EVOLUCIÓN

Trilobites del Cámbrico tardío - Ordovícico temprano
de la Cordillera Oriental, Argentina. Revisión
sistemática y análisis filogenético de la familia
Olenidae

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área
de CIENCIAS BIOLÓGICAS

Licenciada Daniela Soledad Monti

Directores de tesis:

Doctora Viviana A. Confalonieri

Doctor M. Franco Tortello

Buenos Aires, 19 de marzo de 2015

TRILOBITES DEL CÁMBRICO TARDÍO-ORDOVÍCICO TEMPRANO DE LA CORDILLERA
ORIENTAL, ARGENTINA. REVISIÓN SISTEMÁTICA Y ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA
FAMILIA OLENIDAE

RESUMEN

La familia Olenidae se destaca por su abundancia e importancia bioestratigráfica en particular en las sedimentitas del Paleozoico Inferior del noroeste argentino. En este trabajo se presenta una revisión de los olenidos del Furongiano – Tremadociano del noroeste argentino, analizando su variación intraspecífica a partir de métodos taxonómicos clásicos y de morfometría clásica y geométrica. Se reconocen un total de 27 especies válidas para el lapso estudiado. Se describe y cuantifica la variación asociada al tamaño observada en céfalos de *Jujuyaspis keideli* Kobayashi. Asimismo se presenta un análisis cladístico con caracteres morfológicos, para un total de 34 taxones (31 olenidos). Se codificaron 78 caracteres, 24 cuantitativos, codificados como discretos (aditivos y no aditivos) y medianas. Las diferentes matrices fueron analizadas con TNT, aplicando el criterio de máxima parsimonia y pesos implicados. La familia Olenidae no es un clado monofilético, pues *Olenus gibbosus* (Wahlenberg) no queda incluida dentro de la misma. *Angelina* Salter, *Hypermecaspis* Harrington y Leanza, *Leptoplastides* Raw y *Paraboleinella* Brogger, son géneros monofiléticos bien soportados. La monofilia de Oleninae y Pelturinae se pone en duda, mientras que Triarthrinae sí constituye un grupo monofilético. La codificación de los caracteres continuos permite una mejor resolución de las relaciones entre las especies. Los diferentes tipos de codificación de caracteres producen resultados muy disímiles en algunos casos.

Palabras claves: OLENIDAE, FURONGIANO – TREMADOCIANO, NOROESTE ARGENTINO, MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA, CLADÍSTICO, CARACTERES CONTINUOS

LATE CAMBRIAN – EARLY ORDOVICIAN TRILOBITES FROM THE EASTERN CORDILLERA
OF ARGENTINA. REVISION OF THE SYSTEMATICS AND PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE
FAMILY OLENIDAE

ABSTRACT

The family Olenidae stands out for its abundance and biostratigraphic importance, mainly in Lower Paleozoic sediments of northwestern Argentina. The present work deals with a taxonomic revision of the Furongian – Tremadocian olenids from this region. It was based on an analysis of intraspecific variation using traditional taxonomic methods, as well as traditional and geometric morphometric methods. A total of 27 valid species were identified. The morphological variation associated with size in cephalo of *Jujuyaspis keideli* Kobayashi was described and quantified. In addition, a cladistic analysis using morphological characters was conducted for 34 taxa (31 olenids). Seventy-eight characters, 24 of which are quantitative, were coded as discrete (either additive or non-additive) and as medians, means and ranges. The data matrices were analyzed using the software TNT under the optimality criteria of maximum parsimony and implied weighting. The family Olenidae does not constitute a monophyletic clade given that *Olenus gibbosus* (Wahlenberg) is not included within it. *Angelina* Salter, *Hypermeccaspis* Harrington and Leanza, *Leptoplastides* Raw y *Paraboleinella* Brogger are well-supported monophyletic genera. The monophyletic status of Oleninae and Pelturinae are dubious while Thriarthrinae is considered a monophyletic group. The different methods of analysis used in this study revealed that Thriarthrinae is a natural group, while the monophyly of Oleninae and Pelturinae is uncertain. Conclusions drawn are that the coding of the continuous characters allows a better resolution of the relationships among species, and that results may depend on the coding type used.

Keywords: OLENIDAE, FURONGIAN–TREMADOCIAN, NORTHWESTERN ARGENTINA,
GEOMETRIC MORPHOMETRY, CLADISTICS, CONTINUOUS CHARACTERS

AGRADECIMIENTOS

Escribir los agradecimientos de una tesis puede que sea más complejo de lo que a priori uno cree. Parece sencillo empezar a listar gente que en algún punto contribuyó al trabajo, ya sea desde lo afectivo, académico o profesional. Sin embargo en cinco años, mucha agua corrió debajo del puente, y junto con el desarrollo de este trabajo, fui creciendo, cambiando, por qué no regenerando (me tomo la prestada la expresión) y son pocas las personas que después de tanto tiempo y cambio siguen aquí, pero muchas las que pasaron, y contribuyeron de uno u otro modo a mi formación. De este modo con temor a olvidar alguien, ya cansada por días enteros frente a la compu, se viene “El” listado de gente que con su presencia, y sus acciones me transformaron y me ayudaron a estar acá hoy, escribiendo esto.

Claramente empezamos por lo más fácil, los que están, los que SIEMPRE van a estar, los primeros, los últimos, y obviamente los del camino. En primer lugar, Clarisa quiero agradecer tenerte en mi vida, sos la persona más importante en ella, creciste conmigo en todo este proceso y sobreviviste a esta tesis tanto como yo; gracias por la paciencia, por ofrecerme tu ayuda (si quería hacerme algunos dibujitos!) y por llenarme de amor y orgullo. Gracias por darme fuerzas cada día. Mami, gracias por estar siempre conmigo apoyándome en cada decisión que tomé en la vida, ayudándome con todo lo que estuviera a tu alcance, y más también. Obviamente por darme todo lo que me diste, yo no sería la persona que soy hoy, y no estaría acá terminando un doctorado si no fuera por vos. Gracias por enseñarme todo con paciencia y amor desde mis primeras palabras, pasando por historia y geografía, en aquel cuarto vacío y frío, y cómo olvidar, mi primer acercamiento a la

biología, cuando me explicaste la fosforilación oxidativa de la fotosíntesis, con dibujitos de electrones bajando escalones (no creo que te acuerdes). Papá, a vos también te quiero agradecer por haber participado en mi formación, claramente no sería la persona que soy hoy si vos no hubieras estado en mi vida, me ensañaste también desde pequeña, quizás no cuestiones biológicas, pero sí de todo lo demás que hace a un persona. Me diste la mejor educación que alguien pueda querer, me diste amor y afecto. En fin, podría seguir listando cosas por las que quiero agradecer a mis padres, pero se me acaba el tiempo y en realidad se resume, en que gracias a ustedes hoy estoy acá. Martin, vos me enseñaste otro tanto, por empezar que en el mundo hay que hacerse un lugar (ja! Me volviste loca de chiquita); pero en serio quiero agradecerte porque siempre estas, me ayudas en todo lo que está a tu alcance, especialmente en este último tiempo te encargaste de mil cosas sólo para que pueda terminar, por suerte la vida me dio un gran hermano, y más allá de enloquecerme, siempre me diste mucho afecto. Fuiste un gran cómplice a lo largo de toda mi vida y espero que lo sigas siendo. Una persona a la que quiero agradecer especialmente es a la Noni, mi abuela, no creo que conozca a alguien con más fuerza y empuje que esa increíble mujer. Aún hoy con más de noventa años, sigue ayudando a todos sus nietos de un modo admirable. Ella fue quien inició todo, es la raíz de la familia hermosa que me tocó tener. Gracias por ayudarme tanto (yo sé que pensás que podrías hacer más, pero quedate tranquila que haces mucho más de lo te imaginas). Robando nuevamente una expresión, “sos el pilar de una gran familia”, y todos nuestros logros tienen raíces en vos. Gracias por cuidarme desde bebe y por seguir haciéndolo hoy que ya soy adulta. Dentro de mi familia obviamente no puede faltar mi hermana de la vida. Es raro para mí usar esa expresión, no soy muy fan de este tipo de expresiones, pero creo que es la que mejor la describe nuestra relación. Maruji, la vida nos juntó, quien sabe por qué, pero después de casi 15 años, acá

seguimos. Estas siempre, en todo lo que emprendo apoyándome, siempre ayudándome en lo que podés, crecimos juntas, pasamos muchísimas cosas y acá seguimos. La vida no me dio una hermana mujer (es obvio que la odiaría si así fuera), me dio algo mucho mejor, te quiero mucho Negrita! Quiero agradecerle también a Gabi, entraste en la familia justamente cuando estaba empezando esta tesis, y sin embargo parece que estas desde siempre. El compromiso que tomas con cada uno de nosotros es admirable, nos has ayudado a todos. A mi particularmente me ofreciste tu ayuda, en cuanto a lo logístico y lo emocional y por eso quiero agradecerte, me alegra que seas parte de mi familia, y me hace muy feliz que cuides tanto a mi hermano.

Quiero agradecerle también a una persona muy especial que entró a mi vida recientemente, pero ya echó raíz. Si bien no hace tanto que estas, este tiempo fue especialmente intenso, y parece que te conociera de toda la vida. Si llegué hoy hasta este punto, a pocas horas de entregar esta tesis es gracias a vos. Me ayudaste con lo académico, más de lo que me ayudó cualquier persona que me haya cruzado desde que empecé la facultad. Las charlas sobre cuestiones puntuales del desarrollo de mi trabajo me resultaron especialmente enriquecedoras y aportaron a esta tesis considerablemente. Tu impacto en este trabajo, no sólo se refleja en las ideas que me ayudaste a decantar, sino que también hiciste algunas cosas que se incluyen en esta versión final... Pero más allá de todo esto, lo más importante fue que me diste tu amor y tu apoyo, no hubiera llegado a esta instancia de no ser por vos. Me mantuviste enterita y caminando hasta llegar a este momento. Gracias por dejarme formar parte de tu vida, gracias por formar parte de la mía, ojala lo hubieras hecho un par de años antes (Ja!). Además de todo esto, gracias, Nano por llenarme de amor, por mostrarme tantas cosas lindas y por contagiarme un poquito de tu pasión.

Quiero agradecer además, a toda mi familia que siempre está apoyándome, que siempre que necesité algo estuvieron ahí para ayudarme, mi tía, María Inés, mis primos, Mati, Ceci y Santi. A mis abuelos, Daniel y Alicia, que desde chiquita me cuidaron y fomentaron mi amor por las artes.

En todos estos años, el lugar de trabajo fue transformándose en un segundo hogar. Especialmente este último tiempo fue un poco complicado y quiero agradecer a todos mis compañeros de trabajo por la paciencia, incluso Juli recién llegada tuvo que escucharme enloquecer. Quiero agradecerles a todos, Silvia, Francisca, Jose, Lu, Marce, Noe, Agustín, Cristian y Pablo, porque durante este tiempo me aguantaron (cosa que no es tarea fácil), me contuvieron y me apoyaron. Marcela, quiero agradecerte especialmente por las charlas, tanto académicas como personales que me fueron de gran utilidad, y me ayudaron en muchísimos aspectos. La vida es difícil, pero siempre se puede, gracias por mostrarme que con trabajo duro, con empuje y perseverancia las metas son alcanzables. Noe, que puedo decirte (esto va a ser repetitivo), tu consejos también me ayudaron mucho, los mates matutinos aliviaron el trabajo, y compartir con vos gran parte del día hizo este tiempo mucho más divertido. Agustín, fue relativamente poco el tiempo compartido, en relación al total, pero en este tiempo aportaste a mi formación en varios aspectos. Además no olvidemos que compartimos la recta final, nos dimos ánimo, mates y música, gracias por la buena onda, siempre de buen humor y mirando hacia adelante, y por hacer tan ameno este enero en la facultad, gracias por la ayuda brindada tanto en el preliminar como en este trabajo final. Pablo, son tantas las cosas por las que me gustaría agradecerte que se me complica un poco. Todos estos años fuiste un gran consejero (aunque no te haga caso). Me escuchaste tantas veces, me aguantaste en muchísimas situaciones, y me contuviste, no hay

palabras para agradecerte, en este tiempo fuimos afianzando una amistad. Las charlas laborales (aunque no lo creas) me fueron muy útiles, y aportaste tanto al trabajo, como a mi formación, académica y personal. Cristian, compartimos varios años de trabajo y en ese tiempo fuiste un gran compañero y amigo, siempre dispuesto a ayudar con tu habilidades computacionales, y aliviando el trabajo con tus ricos mates misionero-cordobeses; cómo se te extraña!

Quiero agradecer especialmente a Viviana, mi directora. Ese título se queda algo corto, porque en este tiempo fuiste mucho más que una directora. Tu impacto en mi formación es inmenso, en lo personal y lo académico. Gracias por confiar en mi criterio, por aprender de trilobites, por darme tu apoyo incondicional. Desde que llegué al laboratorio depositaste tu confianza en mí, espero haber estado a la altura. Quiero además agradecerte por los consejos de vida, y obviamente por formarme.

Agradezco especialmente a mi director, Franco por su confianza, su constante aliento y por la oportunidad que me dio; así como por sus valiosos comentarios que me guiaron y ayudaron durante el desarrollo del trabajo.

A los doctores Martín Ramírez, Francisco Prevosti y Emilio Vaccari cuyos comentarios han aportado considerablemente a este trabajo.

Quiero agradecer a la Lic. Mónica Longobucco por permitirme el acceso a material depositado en el museo, y por su ayuda, su excelente predisposición, ante las pequeñas complicaciones que se nos presentaron.

Agradezco también a María del Huerto Benítez por su arduo trabajo en el campo, y la información brindada; por recibirme en su hogar con tanta buena onda y por hacer de los

viajes algo divertido e inolvidable. Asimismo, quiero agradecer también a su padre, que fue de gran ayuda, y una gran compañía, y a sus hermanas que me abrieron la puerta de casa.

A la Dra. Beatriz Aguirre-Urreta por facilitarme el acceso a la colección y Lic. Marian Tanuz por su excelente predisposición y buena onda a la hora de adentrarse en las penumbras del depósito. Al Dr. Darío Lazo por abrirme las puertas de su laboratorio para sacar las fotografías del material.

Quiero asimismo agradecerle a la Dra. Marcela Cichowolski, por los consejos y charlas sobre cuestiones académicas, los mismos me resultaron de gran utilidad.

En todo este tiempo también muchas personas transitaron por mi vida, y la gran mayoría tuvo un impacto en mi formación. En este sentido debo agradecerle a mis compañeros de carrera de grado y posgrado, con quienes pude compartir en diversas oportunidades charlas que han contribuido a mi formación. Ellos me enseñaron que lo mejor es siempre dudar de todo, gracias a ellos aprendí que el saber no significa nada en sí mismo, sino que lo importante es qué se hace con esa información que uno tiene. Algunas de las personas con las que me crucé en todos estos años me enseñaron también que los científicos son personas, y por ende una pequeña muestra de la sociedad, con sus virtudes y sus falencias. Listar compañeros no está en mis planes, porque seguramente me olvidaré algún nombre.

Finalmente, considero que no se puede perder de vista algo muy importante, y por eso quiero agradecerles a todas aquellas personas que financiaron mi doctorado y mi carrera de grado. Es decir, quiero agradecerle a todos los habitantes de este país, quienes lo sepan o no, pagaron mi sueldo durante estos últimos cinco años, y mi educación, los últimos 17. De este modo, agradezco a la Universidad de Buenos Aires, por brindarme un lugar de trabajo,

así como por ofrecerme una educación de primer nivel. También le agradezco al CONICET, por financiar este trabajo de doctorado. Sin embargo, quiero destacar que ambas instituciones son todas las personas de este país que pagan sus impuestos; muchas de las cuales muy probablemente nunca se enteren que es un trilobite, cuándo vivió y mucho menos si la especie tal o cual se encuentra más cercanamente emparentada con tal o cual otra; muchas de las cuales quizás nunca puedan mandar a sus hijos a la universidad. De este modo agradezco a las instituciones y las personas que en última instancia las conforman, sabiendo que la confianza depositada en mí conlleva una gran responsabilidad.

*A Clarisa y a la Noni, los
polos que unen una larga cadena
de afectos*

*A mis padres y a mi
hermano, de todos ellos tengo un
poco*

*A Mariano, el lector de mis
gestos y usurpador de mi corazón*

ÍNDICE

INTRODUCCION	4
OBEJTIVOS	9
PARTE I: REVISIÓN SISTEMÁTICA	11
1.1 Introduccion a la Familia Olenidae	12
Historia de la Clasificación	12
Comentarios sobre la morfología	14
Sobre los hábitos de vida y el ambiente	16
Comentarios sobre los olenidos del Noroeste argentino	19
1.2 Materiales y Métodos	19
Localidades visitadas: Marco geológico.....	19
Salto Alto	20
Moya.....	21
Otras localidades incluidas: Marco geológico	22
Santa Victoria.....	24
Tres lagunas.....	24
Quebrada Colorada de Fundición.....	24
Iruya.....	25
Quebrada Colorada	26
Cerro Colorado	26
Iturbe	26
Río Santa Cruz.....	27
Alfarcito	28
Huichaira.....	29
Quebrada de Purmamarca	29
Río reyes	30
La Caldera	30
Lampazar-Incamayo	31
Cumbre de Castillejo.....	31
Metodología	32
1.3 Estudios de la variación morfológica.....	35
1.3a El caso de <i>Parabolinella argentinensis</i> Kobayashi	37
Introducción.....	37

Materiales y Métodos.....	39
Resultados	41
Discusión.....	48
Conclusiones	49
1.3b El caso de <i>Leptoplastides marianus</i> (Hoek).....	50
Introducción	50
Materiales y Métodos	53
Resultados	55
Discusión	64
Conclusiones	66
1.3c El caso de <i>Parabolina? triarthroides</i> Harrington.....	67
Introducción	67
Materiales y Métodos	68
Resultados	69
Discusión	75
Conclusiones	77
1.3d El caso de <i>Jujuyaspis keideli</i> Kobayashi	78
Introducción	78
Materiales y Métodos	79
Resultados	80
Discusión	82
Conclusiones	82
1.4 Paleontología Sistemática	83
<i>Parabolina (Parabolina) kobayashii</i>	84
<i>Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina</i>	85
<i>Angelina Kayseri</i>	87
<i>Angelina punctolineata</i>	88
<i>Angelina hyeronimi</i>	89
<i>Angelina</i> sp. nov	91
<i>Parabolinella argentinensis</i>	93
<i>Parabolinella pomapadour</i>	94
<i>Parabolinella clarisae</i>	97
<i>Parabolinella coelatifrons</i>	99
<i>Parabolinella triarthroides</i>	101
<i>Bienvillia tetragonalis</i>	103
<i>Bienvillia rectifrons</i>	104
<i>Bienvillia parchaensis</i>	105

<i>Bienvillia cf. B. Shinetonensis</i>	106
<i>Hypermecaspis inermes</i>	108
<i>Hypermecaspis armata</i>	108
<i>Hypermecaspis inflecta</i>	110
<i>Hypermecaspis</i> sp. nov	111
<i>Plicatolina scalpta</i>	112
<i>Jujuyaspis keideli</i>	114
<i>Peltocare norvegicum</i>	115
<i>Saltaspis</i> sp. nov	117
<i>Protopeltura mesembria</i>	119
<i>Leptoplastides marianus</i>	120
<i>Leptoplastides granulosis</i>	123
<i>Beltella ulrichi</i>	125
PARTE II:ANÁLISIS FILOGENÉTICO	128
2.1 Introducción: las relaciones dentro de la familia Olenidae.....	129
Las propuestas filogenéticas	129
Linajes evolutivos: las relaciones dentro de los grupos	131
El origen de los olénidos	135
Objetivos e hipótesis	136
2.2 Materiales y Métodos	138
Taxones	138
Caracteres	139
Análisis filogenético	142
2.3 Resultados	143
2.4 Discusión	152
2.5 Conclusiones.....	167
CONCLUSIONES	169
REFERENCIAS	171
LÁMINAS	188
APÉNDICES	205

INTRODUCCIÓN

Los trilobites son un grupo de artrópodos extintos que habitaron los mares paleozoicos. Estos organismos dominaron las faunas marinas durante el paleozoico temprano. La historia evolutiva del grupo resulta compleja, los primeros registros de trilobites se remontan al Cámbrico Temprano (522-530 Millones de años (Ma)), en lo que actualmente corresponde al territorio de Escandinavia y Europa del Este. Rápidamente se diversificaron, encontrándose en China, Norteamérica, Antártida y Australia, y durante el Cámbrico Temprano se expanden hacia todos los lugares del mundo. Si bien los primeros registros se remontan hacia 525 Ma antes del presente (ap), los patrones de diversificación geográficos observados en los fósiles más antiguos, sumado a otras evidencias, indican que el clado habría tenido un origen anterior. Las estimaciones más actuales sugieren un origen hace unos 550-600 Ma (Lieberman y Karim, 2010). Los trilobites continuaron diversificándose durante el resto del Cámbrico, alcanzando su máxima diversidad hacia el límite Cámbrico-Ordovícico. Para ese entonces se reconocen 9 órdenes y alrededor de 60 familias dentro del grupo (Whittington *et al.*, 1997). Hacia finales del Ordovícico, el grupo se vio fuertemente afectado por un evento de extinción, de modo que la diversidad cae notablemente, y si bien luego del mismo se observa una leve recuperación (*e.g.* Adrain *et al.*, 1998), la extinción de finales del Devónico los afecta nuevamente, sobreviviendo un solo orden hasta la extinción Pérmica que termina eliminando por completo al grupo. Durante estos casi 300 millones de años, el grupo se ha adaptado a una variedad de nichos ecológicos, lo cual queda en evidencia por la gran diversidad morfológica que se ha registrado en el grupo a lo largo de su historia. Los trilobites habrían habitado los mares paleozoicos,

ocupando todos los ambientes marinos desde plataformas someras hasta aguas profundas, ya sea formando parte del bentos marino, caminado sobre el lecho o nadando cerca del mismo durante cortos períodos de tiempo; o del necton, nadando en la columna de agua a diferentes profundidades (Fortey, 2004). Asimismo, se les puede reconocer un amplio rango de hábitos alimenticios, desde predadores y carroñeros, hasta depositívoros y filtradores (Fortey y Owen, 1999, Fortey, 2004).

El registro fósil de los trilobites es sumamente abundante gracias a que la porción dorsal de su cutícula se encuentra impregnada de carbonato de calcio; asimismo, su registro se ve ampliamente magnificado por la presencia de mudas también calcificadas. Generalmente se preserva la morfología dorsal, ya sea en forma directa o de molde interno, aunque la morfología ventral también se preserva y es bien conocida. Su amplia representación en el registro, así como su utilidad en la resolución de problemas estratigráficos, paleobiogeográficos y paleoecológicos ha llevado a un intenso estudio del grupo, el cual tiene más de 200 años de historia. El grupo despertó el interés de los científicos desde muy temprano, de hecho, hacia 1698, Lhwyd reportaba en las Calizas cercanas al pueblo de Llandeilo, Sur de Gales, los primeros trilobites a los que consideró como esqueletos de “peces planos”. Desde entonces, el entendimiento del taxón ha avanzado considerablemente: en la actualidad existen 10 órdenes, unas 170 familias, alrededor de 5.000 géneros y unas 20.000 especies descritas (Whittington *et al.*, 1997; Jell y Adrain, 2003; Adrain, 2008).

En nuestro país, el estudio del grupo presenta una historia más corta, pero no menos intensa. Los primeros se remontan a finales del siglo XIX, siendo el trabajo de Kayser (1876) el primero en describir la diversa fauna de trilobites del Paleozoico Inferior del Noroeste Argentino. Los trabajos posteriores sobre trilobites del noroeste argentino corresponden a los aportes de Kobayashi (1936, 1937), Harrington (1937,

1938) y Harrington y Leanza (1943, 1952), los cuales no sólo resultan importantes para el conocimiento de las faunas paleozoicas, sino también para el posterior desarrollo de la paleontología argentina, pues constituyen el inicio de una escuela paleontológica nacional. Hacia 1957, se publica la obra “Ordovician trilobites of Argentina” de Harrington y Leanza. Esta publicación constituyó un aporte fundamental al conocimiento del grupo. En ella se realizó un estudio sistemático y muy detallado basado en material de numerosas localidades del Cámbrico Tardío-Ordovícico, así como un exhaustivo análisis de sus implicancias bioestratigráficas. Se describen 124 especies del noroeste argentino (de las cuales 70 son nuevas para la ciencia), se presenta una detallada comparación con las especies conocidas hasta el momento, y se establece un esquema bioestratigráfico que se ha mantenido vigente durante décadas. Por otro lado, en este trabajo Harrington expone los primeros esquemas estratigráficos de la región del Noroeste argentino, que sirvieron de base para los posteriores trabajos sobre el tema. Desde su publicación la obra ha adquirido gran importancia internacional, siendo ampliamente citada en la literatura científica, sirviendo de base y referencia para la mayoría de las revisiones subsiguientes sobre el tema, mediante las cuales se han enmendado algunas descripciones sistemáticas originales y se ha reevaluado el significado estratigráfico, paleoecológico y paleobiogeográfico de algunos taxones (e.g., Waisfeld y Vaccari, 2003; Esteban y Tortello, 2007 y referencias allí citadas). En tal sentido las “colecciones Harrington y Leanza”, depositadas en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (Universidad de Buenos Aires) revisten de particular importancia dado que, además de los ejemplares tipo citados, incluyen abundante material complementario de especies cuya definición aún requiere revisión. Entre estas últimas se destacan las pertenecientes a la Familia Olenidae, taxón de alto valor bioestratigráfico (e.g. Tortello y Esteban, 2003, 2007; Tortello y Clarkson, 2003, 2008;

Waisfeld y Vaccari, 2003; Esteban y Tortello, 2007 y referencias allí citadas), así como diversos asaphidos y remopléuridos, entre otros.

La Familia Olenidae constituye un grupo emblemático de trilobites, dada su peculiar morfología, hábitos de vida, abundancia y utilidad en la resolución de problemas estratigráficos del Furongiano (Cámbrico superior) y Ordovícico inferior (*e.g.*, Henningsmoen, 1957; Clarkson *et al.*, 1998; Fortey, 2000). En muchos casos, las relaciones entre los diferentes géneros, pudieron determinarse estratigráficamente (*e.g.* Kaufmann, 1935; Westergård, 1922; Henningsmoen, 1957). A su vez, su registro ha permitido poner a prueba procesos microevolutivos (Clarkson y Taylor, 1995; Clarkson *et al.*, 1998), y muchas especies brindaron la posibilidad de explorar relaciones entre ontogenia y filogenia (Clarkson *et al.*, 1997).

Como se destacó anteriormente, la historia del estudio de los trilobites es muy larga, y ha ido evolucionando en función de los diferentes acercamientos metodológicos y técnicos que se fueron desarrollando a lo largo de los dos siglos de estudio. En particular, la clasificación del grupo se vio muy influenciada por las diferentes metodologías de análisis filogenéticos, incluyendo las relaciones estratigráficas y el cladismo (Fortey, 2001). En la actualidad, muchos estudios se centran en un acercamiento cladístico a su clasificación y evolución (*e.g.* Sundberg, 2004; Paterson y Edgecombe, 2006; Lee, et al. 2008; entre otros).

El análisis conjunto de caracteres morfológicos y datos moleculares ha llevado a una mejor resolución de las relaciones entre los principales grupos de artrópodos (*e.g.*, Scholtz y Edgecombe, 2005, Scholtz y Edgecombe, 2006, Edgecombe, 2010). No obstante, aunque existe consenso sobre la monofilia del clado Trilobita (*e.g.* Fortey y Whittington, 1989; Fortey, 1990; Ramsköld y Edgecombe, 1991; Hou y Bergström, 1997, Edgecombe y Ramsköld, 1999), las relaciones internas y externas están lejos de

ser claras (Fortey, 2001). Hasta hace un tiempo había un acuerdo casi universal respecto del clado Trilobitomorpha (Trilobita junto con los taxones tipo trilobites), el cual era considerado grupo hermano de Chelicerata (Scholz y Edgecombe, 2006). Estudios recientes, sin embargo han propuesto al clado Trilobita como *stem* Mandibulata (Edgecombe, 2010). En cuanto a las relaciones dentro de Trilobita, el entendimiento de las interrelaciones entre los clados mayores todavía es muy pobre, a pesar de haber transcurrido ya varias décadas de investigaciones filogenéticas basadas en criterios de parsimonia (Paterson *et al.*, 2014, Hopkins, 2014). Esto se debe en parte a que la mayoría de los trabajos filogenéticos en trilobites se han llevado a cabo a niveles taxonómicos bajos, tales como géneros, familias o subfamilias (*e.g.* Ramskild y Werdelin, 1991; Ebach y Ahyong, 2001; Waisfeld *et al.*, 2001; Sundberg, 2004; Lee *et al.*, 2008, entre otros). Si bien existen análisis cladísticos en varios grupos de trilobites, aún existen familias en las que nunca se han explorado las relaciones filogenéticas.

La filogenia del Orden Ptychopariida (Trilobita) reviste particular importancia debido a que constituye un grupo ancestral a la mayoría de los trilobites post-Cámbricos, ocupando una posición crucial en la filogenia y radiación de los mismos (Cotton, 2001). Dentro de este orden, los Olenidae (Suborden Olenina) pueden considerarse una familia emblemática, dada su peculiar morfología, hábitos de vida, abundancia y utilidad en la resolución de problemas estratigráficos del Furongiano (Cámbrico superior) y Ordovícico inferior (*e.g.* Henningsmoen, 1957; Clarkson *et al.*, 1998; Fortey, 2000), cuya importancia y utilidad ha sido destacada anteriormente. Aunque la familia, en general es considerada un grupo monofilético (*e.g.* Fortey, 1990), esta asunción nunca fue puesta a prueba mediante un análisis cladístico formal. Asimismo, las relaciones entre las diferentes subfamilias y géneros no están claras (*e.g.*, Fortey, 1990), existiendo incluso géneros cuya pertenencia a una determinada

subfamilia está en discusión (Robison y Pantoja-Alor, 1968; Nikolaisen y Henningsmoen, 1985).

OBJETIVOS

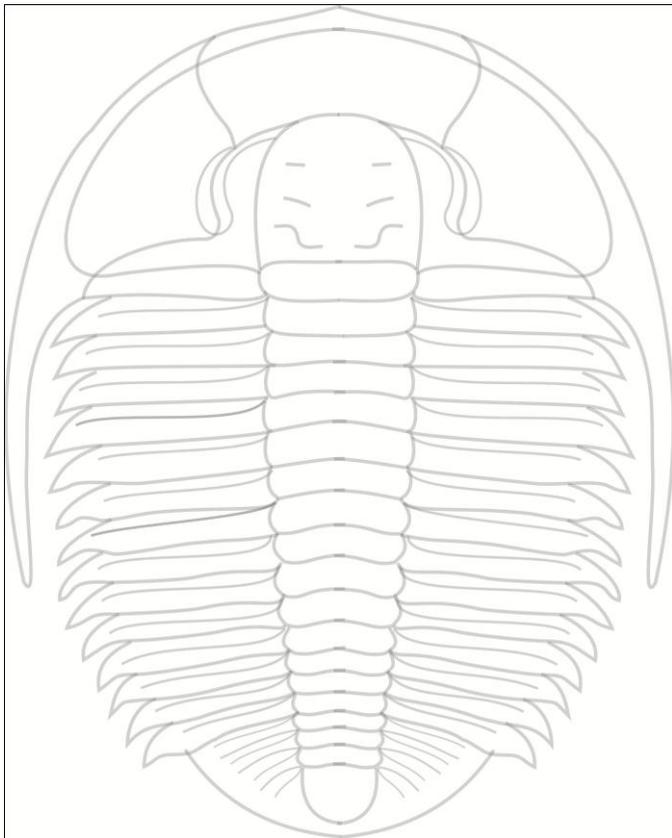
Este trabajo tiene como objetivo general aportar elementos que ayuden a esclarecer la definición y relaciones de los miembros argentinos de la familia Olenidae, y generar nuevas herramientas que faciliten la aplicación de métodos filogenéticos en diferentes grupos de trilobites. De este modo, los objetivos particulares del presente trabajo son:

1. Revisar las diagnósicos de las especies argentinas de los miembros de esta familia a partir del valioso material de las colecciones Harrington y Leanza (1957) (UBA), así como de material coleccionado en el marco de este trabajo de tesis. Se analizará su variación intraespecífica, aplicando métodos taxonómicos clásicos y de morfometría clásica y geométrica.

2. Realizar un análisis cladístico de las especies argentinas de la Familia Olenidae basado en caracteres morfológicos. El mismo se llevará a cabo a partir de los taxones válidos reconocidos en la primera parte, sumado a la información proveniente de la bibliografía. Se evaluarán diferentes acercamientos al tratamiento de los caracteres morfológicos y se intentará proponer nuevos caracteres específicos para la Familia Olenidae.

El trabajo de tesis se encuentra dividido en dos partes en función de los objetivos previamente planteados. En la primera parte, “REVISIÓN SISTEMÁTICA”, se definirán los taxones válidos que se incluirán en la segunda parte del mismo, “ANÁLISIS FILOGENÉTICO”. En este contexto, la sección “Paleontología Sistemática” seguirá el criterio de clasificación tradicional, pues no es objetivo de esta tesis revisar la clasificación dentro de la familia Olenidae en función de la filogenia. El motivo de esta elección se debe a que para realizar una nueva propuesta sistemática, basada en la filogenia de la familia sería necesaria la inclusión de taxones que no se han registrado en la Argentina, los cuales no han podido revisarse en este trabajo de tesis. La Familia Olenidae contiene unos 70 géneros (Jell y Adrain, 2003), de los cuales sólo 15 se encuentran representados en nuestro país. Por otro lado, teniendo en cuenta esto, la segunda parte tiene como objetivo realizar una propuesta filogenética para los miembros argentinos de la Familia, así como la presentación de una matriz de caracteres de fácil codificación, que permitan en el futuro obtener una clasificación natural de todo el grupo.

PARTE I: REVISIÓN SISTEMÁTICA



1.1 Introducción: La Familia Olenidae

Historia de la Clasificación

La familia Olenidae fue creada por Burmeister (1843) con el fin de incluir a los géneros *Paradoxides* y *Olenus* Dalman 1827. En ese entonces, el primero contenía a miembros del actual género *Parabolina* Salter 1849, y el segundo incluía varios géneros que actualmente forman parte tanto de la familia Olenidae como de otras familias (e.g. *Triarthrus* Green 1832, *Peltura* Milne Edwards 1840, *Parabolina*, *Eurycare* Angelin 1854, *Sphaerohthalmus* Angelin, 1854). Por otro lado, Angelin (1854) define la Familia Leptoplastinidae e incluye en la misma a los géneros: *Olenus*, *Peltura*, *Parabolina*, *Acerocare* Angelin, 1854, *Leptoplastus* Angelin, 1854, *Eurycare*, *Sphaerohthalmus* y *Anopocare* Angelin 1854. Salter (1864) se refiere a la Familia Olenidae siguiendo el criterio de Burmeister, listando en la misma los siguientes géneros: *Olenus*, *Sphaerohthalmus*, *Paradoxides*, *Anopolenus* Salter 1864, *Remopleurides* Portlock 1843, *Triarthrus*, *Tiresias* McCoy 1846, *Cyphoniscus* Salter 1835 e *Hidrocephalus*. Posteriormente, Brogger (1882) restringe el concepto de la familia y refiere dentro de la misma a los siguientes géneros: *Olenus* (con los subgéneros: *Olenus*, *Parabolina* y *Parabolinella* Brogger, 1882), *Peltura* (con los subgéneros: *Peltura*, *Protopeltura* Brogger 1882, *Cyclognathus*, *Acerocare*), *Triarthrus*, *Leptoplastus* (con los subgéneros: *Leptoplastus*, *Eurycare*, *Sphaerophthalmus*, *Ctenopyge* Linnarsson 1880) y *Boeckia* Brogger 1882. Pearson (1904) desarrolla el esquema de Brogger y divide en tres grupos a los miembros de la familia, basado en la posición o ausencia de la espina genal: *Continuae* (*Olenus* y *Parabolina*) *Abruptae* (*Eurycare*, *Leptoplastus*, *Ctenopyge*, *Sphaerophthalmus*) e *Inermes* (*Peltura* y *Acerocare*). Este esquema será también adoptado por Lake (1908) que agrega a *Parabolinella* dentro de *Continuae*.

Ulrich (1931) crea la familia Triarthridae para agrupar a los géneros: *Triarthrus*, *Parabolinella*, *Peltura*, *Protopeltura*, *Acerocare*. Esta familia fue posteriormente incluida dentro Olenidea como subfamilia por Kobayashi (1935, p.256) (incluyendo los géneros *Protopeltura*, *Peltura*, *Acerocare*, *Cyclognathus*, *Westergadia* Raymond 1924, *Boekia* y *Triarthrus*), quien asimismo define otras dos subfamilias: Oleninae (*Olenus*, *Parabolina*, *Parabolinella*, *Parabolinites* Henningsmoen 1957, *Beltella* Lake 1919, *Angelina*, Salter, 1859) y Leptoplastinae (*Leptoplastus*, *Eurycare*, *Ctenopyge*, *Sphaerophthalmus*). En 1936, Kobayashi incluye un nuevo género, *Jujuyaspis* Kobayashi, 1936 en Leptoplastinae, y en 1937, Troedsson agrega dos géneros nuevos, *Hedenia* y *Westergardites* Troedsson 1937 a las subfamilias Oleninae y Triarthrinae, respectivamente.

Harrington y Leanza (1952) dividen la Familia Olenidae en cuatro subfamilias: Oleninae, Triarthrinae, Leptoplastinae y Pelturinae. Esta última subfamilia incluye a los géneros europeos *Protopeltura*, *Peltura*, *Acerocare*, *Acerocarina* Poulsen 1952, *Westergardia* y *Boekaspis*, y a los géneros sudamericanos, *Jujuyaspis* y *Saltaspis* Harrington y Leanza 1952. Sin embargo, Henningsmoen (1957), propone una división tripartita de la Familia: Oleninae, Leptoplastinae y Pelturinae, dejando a los miembros de la subfamilia Triarthrinae dentro de Oleninae, dado que se desarrollan monofiléticamente a partir de la misma. Una lista detallada de cada uno de los géneros incluidos en las tres subfamilias se encuentra en Henningsmoen (1957, pag. 17-18). Por otro lado, Harrington y Leanza (1957) definen a la nueva familia Hypermecaspididae con el fin de incluir al nuevo género *Hypermecaspis* Harrington y Leanza 1957. Henningsmoen (1959, pag. 161) considera a esta familia como subfamilia de Olenidae, criterio que es posteriormente seguido por Fortey (1974, pag. 43-44). Asimismo Fortey (1974, pag. 14) define a la nueva subfamilia Balnibariinae, para incluir dos nuevos

géneros de Spitsbergen, *Balnibarbi* Fortey 1974 y *Cloacaspis* Fortey 1974. Finalmente, Robison y Pantoja-Alors (1968, pag. 793) crean la subfamilia Plicatolininae para incluir al género *Plicatolina* Shaw, 1951 y *Plicatolinella* Robison y Pantoja-Alors, 1968. De este modo actualmente se reconocen siete subfamilias dentro de Olenidae: Oleninae, Triarthrinae, Pelturinae, Leptoplastinae, Hypermecaspidinae, Plicatolininae y Balnibariinae.

Comentarios sobre la morfología

Los olénidos muestran un amplio rango de variación morfológica razón por la cual ha sido difícil proponer una diagnosis para este grupo, de hecho diversos autores han destacado esta dificultad (*e.g.* Rasetti, 1951, pag. 202, Henningsmoen, 1957, pag. 95, Fortey, 1974, pag. 13). Resulta complejo formular un conjunto de caracteres diagnósticos que brinden una descripción objetiva de todos los miembros de esta familia. Según Fortey (1990), los caracteres que comparten todos los ólenidos son la presencia de librígenas fusionadas conectadas por un doblez angosto, debido a la pérdida de la placa rostral, y un exoesqueleto dorsal delgado. Sin embargo estos caracteres pueden ser poco informativos o difíciles de visualizar en determinados especímenes. De este modo, a lo largo del tiempo diversos autores (*e.g.* Henningsmoen, 1957; Nikolaisen y Henningsmoen, 1985; Fortey, 1974; Fortey, 2002, entre otros) han destacado características típicas de la familia, compartida por la mayoría de sus miembros. A continuación se presenta un resumen de las mismas (Figura 1.1):

- Sutura facial: la rama anterior de la sutura facial puede ser convergente, subparalela o divergente, pero en la parte más anterior converge fuertemente hasta encontrarse anterior y axialmente. La rama posterior puede dirigirse transversal u

oblicuamente (más o menos sinuosa), pero generalmente en el adulto es opistoparia, es decir que el ángulo genal queda incluido en la librígena. Existen unos pocos géneros que presentan sutura proparia (*e.g. Saltaspis*).

- Librígenas: como se señaló anteriormente, la presencia de librígenas fusionadas es una característica de la familia, sin embargo en general éstas se conservan separadamente.

- Hipostoma: en los casos que se conoce, éste presenta un cuerpo central y un margen posterior entero o con dos dentículos. No se encuentra en conexión directa con el doblez y probablemente la misma se realice a través de una membrana. La condición del hipostoma se infiere natante para todos los olénidos, excepto algunos géneros más jóvenes como *Tirarthrus*; asimismo, entre los pelturinos con campo preglabellar reducido podrían existir algunos casos de hipostoma secundariamente contermite (Fortey, 1990).

- Ornamentación: es común la presencia de *caecae* en las librígenas y en el campo preglabellar. Éstas son atribuidas a la presencia de una cutícula muy delgada y son interpretadas como impresiones de divertículos internos. En muchos casos, se observan crestas, como venas delicadas sobre la superficie externa del área preglabellar las cuales, al cruzar el surco del borde, generan los típicos hoyuelos que se observan en muchas especies de olénidos, cada uno de los cuales representa parte del surco entre dos crestas que lo cruzan.

- Impresiones musculares: En algunos olénidos como *Acerocare ecorne* Angelin 1854 y *Olenus gibbosus* (Wahlenberg, 1818) se han observado las impresiones musculares cefálicas. Estas especies presentan 5 pares de impresiones musculares que coinciden con el surco occipital (S0) y los surcos glabellares (S1-

S4). Las mismas pueden ser interpretadas como correspondientes a los tres pares de apéndices y al par de antenas o pueden también estar asociadas con el hipostoma.

- Superficie visual: En los géneros más antiguos (*e.g. Olenus, Leptoplastus, Eurycare* y otros), los lentes se conocen sólo en estadios meráspidos, mientras que en el adulto son desconocidos. En géneros más recientes (como *Sphaerophthalmus, Ctenopyge, Peltura, y Parabolina*) los adultos retienen la superficie visual, e incluso con una excelente preservación de sus lentes (Clarkson *et al.*, 2003).

Con respecto a otras características, los olénidos presentan una típica morfología consistente en un gran número de segmentos torácicos, pleuras anchas y aplanadas y musculatura débil. Esta peculiar morfología ha sido interpretada como adaptación a un medio pobre en oxígeno y rico en sulfuro y se ha sugerido, incluso, una asociación simbiótica con bacterias quimioautotrófas para algunos representantes de este grupo. Una evidencia que apoyaría esta hipótesis es la degeneración del hipostoma en formas avanzadas de olénidos (*e.g. Fortey, 2000*).

Sobre los hábitos de vida y el ambiente

Tradicionalmente los olénidos han sido divididos en diferentes morfotipos (Henningsmoen, 1957). El tipo *Peltura*, cuya morfología más extrema se caracteriza por la ausencia de espinas y una posición marginal de la superficie visual, por lo que se supone que eran buenos nadadores y que presentaban un modo de vida activo. Algunos ejemplos del mismo lo constituyen los géneros *Triarthrus, Sphaerophthalmus, Peltura*, y la mayoría de los *Protopeltura*. El tipo *Olenus*, que se caracteriza por la presencia de un gran número de segmentos torácicos; si bien habrían sido buenos nadadores,

probablemente no fueron tan rápidos como el tipo anterior. Entre los ejemplos de este grupo se encuentran los géneros *Parabolina*, *Parabolinella*, *Acerocare*, *Eurycare*, algunos *Leptoplastus* y unos pocos *Ctenopyge*. Finalmente el tipo *Ctenopyge*, que se caracteriza por la presencia de espinas de posición horizontal que favorecen la flotabilidad. Dentro de este grupo se encuentran la mayoría de los *Ctenopyge*, *Jujuyaspis* y *Boekaspis*.

Henningsmoen (1957) fue el primer autor en resaltar que una gran cantidad de olénidos se encuentran asociados a facies de pelitas negras disóxicas. Desde entonces estos trilobites fueron interpretados como un clado altamente especializado, restringido a este tipo de facies (Fortey, 1989, 2000). Más aún, Fortey (1999, 2000) propone que son los primeros organismos en presentar simbiosis con bacterias quimioautótrofas, adaptación que les habría permitido conquistar ambientes deficientes de oxígeno. Esta hipótesis se ve soportada por las faunas de olénidos de “*Alum Shale*” (facies de pelitas negras bituminosas) (Cámbrico medio – Tremadociano) de Escandinavia y de la Formación Valhallfonna (Flíoano – Dapingiano) de Spitsbergen. Trabajos posteriores han corroborado este patrón en diferentes lugares del mundo (*e.g.* Fortey y Owens, 1978; Ludvigsen y Westrop, 1983; Clarkson y Taylor, 1995; Pegel, 2000; Esteban y Tortello, 2007; Waisfeld y Vaccari, 2009; entre otros). Si bien algunos olénidos se encuentran en otros tipos de facies, en estos casos siempre son los componentes menores de la fauna (Fortey, 1985), y se los ha interpretado como interdigitaciones entre ambientes oxigenados y disóxicos (*e.g.* Schovsbo, 2001; Landing *et al.*, 2007). Balseiro *et al.* (2010) proponen que sería más adecuado no considerarlos como restringidos a ambientes disóxicos, sino como capaces de cooptar oxígeno en ambientes con bajo contenido del mismo.

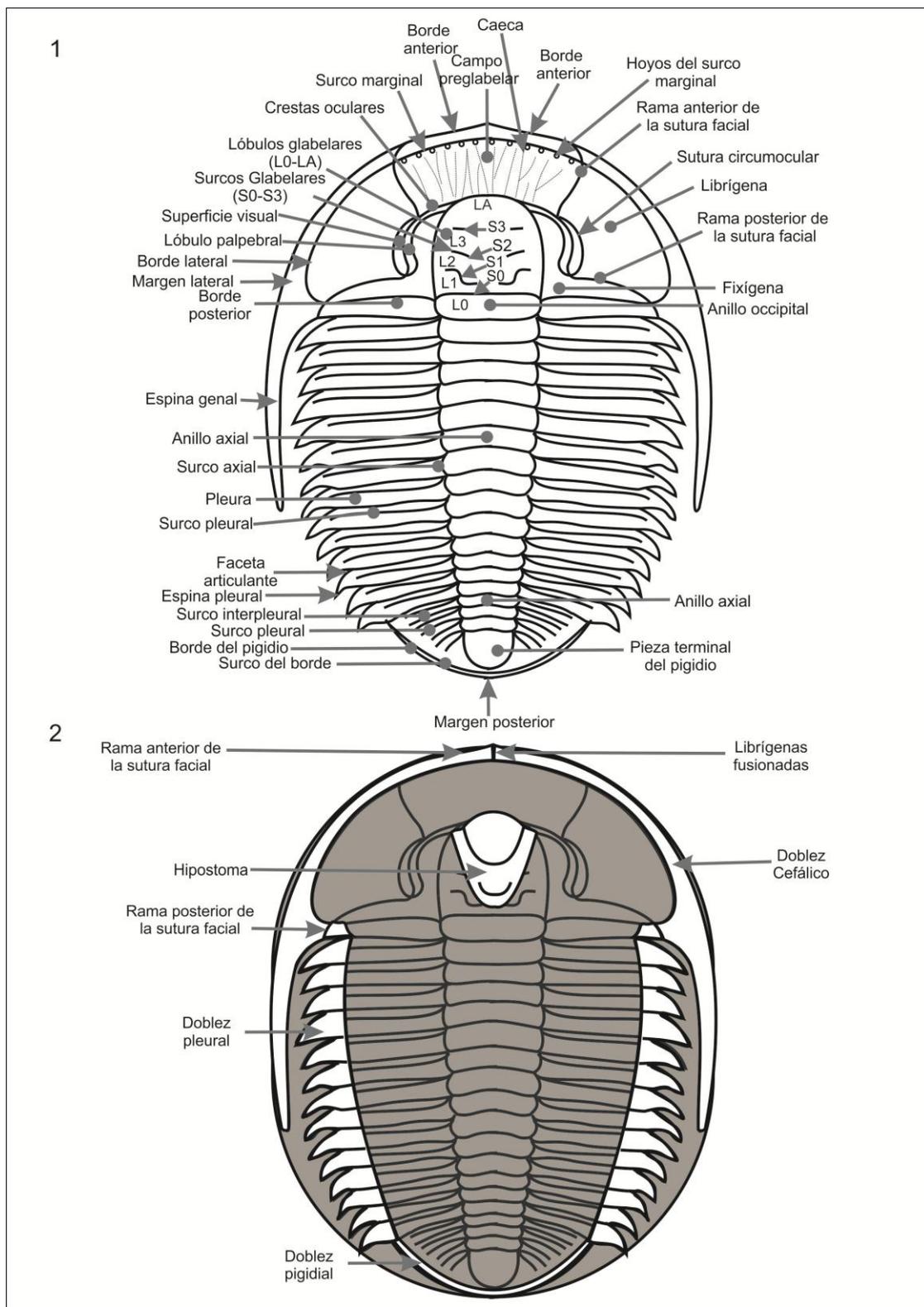


FIGURA 1.1— Esquema mostrando la morfología general. 1, vista dorsal; 2, vista ventral.

Comentarios sobre los olenidos del Noroeste Argentino

Numerosos trilobites de la Familia Olenidae han sido descritos en sucesiones de edad Cámbrica Tardía — Tremadociana (Formación Santa Rosita y equivalentes) de la Cordillera Oriental Argentina y Sistema de Famatina. La historia de los olenidos de Argentina muestra un patrón similar al del resto de la provincia Acado – Báltica. En el noroeste argentino las faunas de olenidos son especialmente diversas durante el Furongiano – Tremadociano temprano, momento en el que son el elemento dominante de la trilobitofauna y en particular, durante el tremadociano los olenidos son más abundantes en esta cuenca, en comparación con otros lugares del mundo (Fortey y Cocks, 2003). Hasta el momento se han descrito unas 29 especies de olenidos para este periodo en el noroeste argentino (ver Apéndice 1), más una gran cantidad de especies en nomenclatura abierta. En contraste, en unidades arenigianas (Formación Acoite y equivalentes) los olenidos son considerablemente más escasos (ver Apéndice 1).

1.2 Materiales y Métodos

Los ejemplares incluidos en este trabajo corresponden tanto a material colectado como a material de la “colección Harrington y Leanza” (Colección de Paleontología de la Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales), incluyendo diversas localidades de la Cordillera Oriental Argentina.

Localidades visitadas: Marco geológico

Los ejemplares colectados en el marco de este trabajo de tesis fueron hallados en localidades fosilíferas de la Cordillera Oriental Argentina, Quebrada de Humahuaca, particularmente en la quebrada de Salto Alto (= “*Purmamarca shales*”), margen este del río Grande, departamento de Tumbaya, Jujuy (23°45' S; 65°27' O); y en la quebrada de

Moya, margen este del río Grande, 5 km al sudeste de Uquía, departamento de Humahuaca, Jujuy, ($23^{\circ}19' S$, $65^{\circ}20' O$) (Figura 1.2).

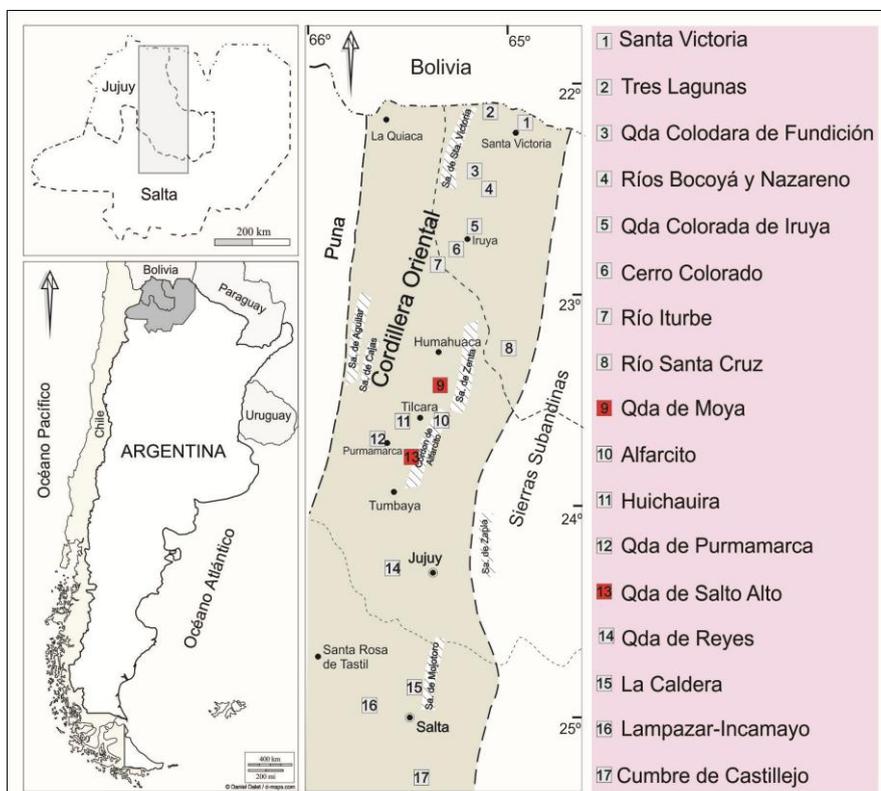


FIGURA 1.2— Mapa de ubicación mostrando la Cordillera Oriental Argentina. Se detallan las localidades de donde proviene el material. En rojo se destacan las localidades muestreadas.

Salto Alto.— Las secuencias expuestas en la quebrada de Salto Alto corresponden a pelitas negras a grises con arenas intercaladas del Miembro Alfarcito de la Formación Santa Rosita (Zeballo y Albanesi, 2009) (=“*Purmamarca shales*” Harrington y Leanza, 1957). Las mismas consisten en 35 m de pelitas limosas negras, finamente laminadas, muy disturbadas, con unas pocas intercalaciones de limolitas, las cuales son más frecuentes en la parte superior de la secuencia (Figura 1.3). En los niveles pelíticos se reconoce una fauna de olénidos que incluye *Jujuyaspis keideli* Kobayashi, 1936, *Parabolinella argentinensis*, *Angelina hyeronimi* (Kayser, 1876), *Bienvillia* sp. y *Plicatolina* sp., en asociación con agnóstidos tales como *Micragnostus*

sp., *Anglagnostus* sp. y *Gymnagnostus* sp. (Kobayashi, 1936; Harrington, 1938; Harrington y Leanza, 1943, 1952, 1957; Aceñolaza y Aceñolaza, 1992; Aceñolaza, 1996; Mángano *et al.*, 1996; Tortello y Aceñolaza, 1999; Aceñolaza *et al.*, 2001). La presencia de *Jujuyaspis keideli* en diferentes localidades Ordovícicas de Argentina han permitido la definición de la Biozona de *Jujuyaspis keideli* (Tortello *et al.*, 2002; Vaccari *et al.*, 2010). La misma indica una edad Tremadociana basal para el Miembro Alfarcito en Purmamarca (Figura 1.3), edad que se ve además soportada por las faunas de graptolites (Di Cunzolo y Alfaro, 2008). Por otro lado, Zeballo y Albanesi (2009) proponen sobre la base de una nueva fauna de conodontes, proveniente de niveles calcáreos intercalados en las “lutitas Purmamarca” una edad Cámbrica tardía para esta sección. Sin embargo, en el presente trabajo se considerará una edad Tremadociana temprana para esta sección, apoyada no sólo por la presencia de *Jujuyaspis keideli*, sino por las faunas de graptolites (Di Cunzolo y Alfaro, 2008).

Moya.— En la quebrada de Moya los Miembros Alfarcito y Rupasca de la Formación Santa Rosita se encuentra representadas principalmente por pelitas negras, arenas finas y limolitas gris-verdosas (Buatois y Mangano 2003; Buatois *et al.*, 2006, Tortello *et al.*, 2013). Los ejemplares estudiados provienen de las facies pelíticas de la parte superior del Miembro Alfarcito, el cual consiste en 35 m de pelitas negras finamente laminadas, muy disturbadas y arenas finas, con intercalaciones de niveles limolíticos (Figura 1.3). Tanto los niveles pelíticos como arenosos portan una significativa fauna de trilobites, palinomorfos y graptolitos, mientras que una diversa fauna de conodontes se encuentra en los niveles arenosos (Moya, 1988; Aceñolaza y Albanesi, 1997; Di Cunzolo *et al.*, 2003, Rubisntein *et al.*, 2003, Araoz y Vergel, 2006, Vergel *et al.*, 2007). Entre los trilobites quedan incluidos *Leptoplastides marianus* (Hoek, en Steinman y Hoek, 1912), *Parabolinella* sp, *Hapalopleura acantha* Malanca y

Brandán, 2000 y *Asaphellus* sp. (Tortello *et al.*, 2013). Se infiere una edad Ordovícica temprana (Tremadociano temprano a medio) por la presencia de *Rhabdinopora flabelliformis* ssp., sumado a una asociación de conodontes de baja diversidad correspondiente a la Zona de *Cordylodus angulatus* (Tortello *et al.*, 2013) (Figura 1.3).

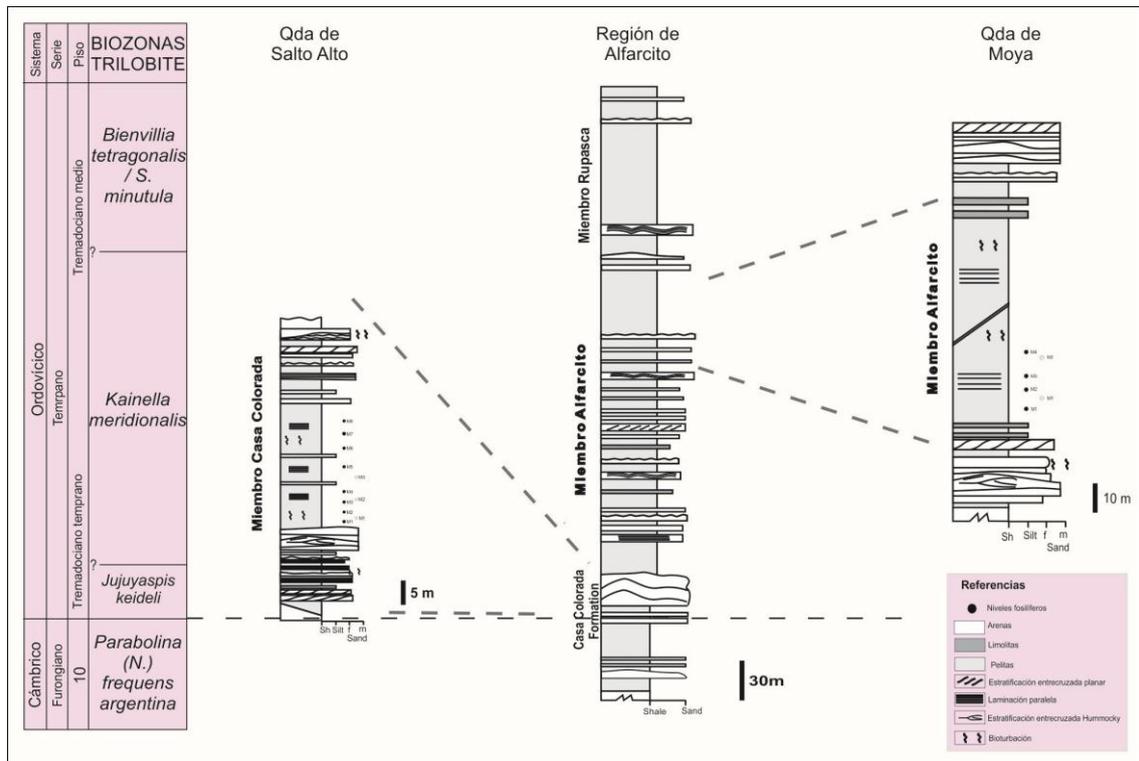


FIGURA 1.3— Secciones estratigráficas de las dos localidades muestreadas, quebrada de Salto Alto y quebrada de Moya. Se muestra también el perfil estratigráfico simplificado del área de alfarcito (basado en Zeballo *et al.*, 2003, Zeballo y Tortello, 2005 y Zeballo *et al.*, 2005) con el fin de correlacionar las localidades muestreadas. Se indican con círculos negros y grises la procedencia de las muestras. A la izquierda de la figura se encuentra un esquema básico de las Biozonas de Trilobites (Vaccari *et al.* (2010) propone un esquema de biozonación más detallado para el ámbito de la Cordillera Oriental, una discusión al respecto puede encontrarse en dicho trabajo).

Otras localidades incluidas: Marco geológico

Se incluyeron también en este trabajo ejemplares de diferentes localidades de la Cordillera Oriental pertenecientes a la "colección Harrington y Leanza" (Colección de

Paleontología de la Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales), cuya importancia fue destacada anteriormente. Esta colección incluye abundante material de diversas localidades clásicas Cambro — ordovícicas de Salta, Jujuy y La Rioja. A continuación sólo se mencionarán aquellas de las que proviene el material revisado (Figura 1.2): (1) Santa Victoria, a lo largo de 20 km entre la ciudad de Santa Victoria y Angosto de Santa Victoria; (2) Tres Lagunas, alrededor de 10 km al norte de Tres Lagunas, sobre el límite con Bolivia; (3) quebrada Colorada de Fundición, hacia el noroeste de Nazareno; (4) Iruya, en las quebradas del río Bocoyá (parte superior del río Iruya) y del río Nazareno (alfuente del río Iruya), (5) quebrada Colorada de Iruya, al norte de Iruya; (6) cerro Colorado, al sur de Iruya; (7) valle transversal del río Iturbe, entre las regiones de Azul Pampa y Negra Muerta, unos 140 km al norte de San Salvador de Jujuy; (8) río Santa Cruz, al oeste de la ciudad de San Antonio de la Nueva Oran; (10) región de Alfarcito, margen este de la quebrada de Humahuca, 3 km al este de Tilcara; (11) quebrada de Huicahira, margen oeste de la quebrada de Humahuaca frente a Tilcara, Jujuy; (12) área de la quebrada de Purmamarca, al oeste de Purmamarca (14) quebrada del río Reyes, 1 km aguas arriba del Hotel termas de Reyes, al noroeste de San Salvo de Jujuy; (15) La Caldera, sobre el margen oeste del río La Caldera, 15-20 km al norte de Salta; (16) área entre las quebradas de Lampazar e Incamayo (tributarias de la quebrada del Toro) 40 km al noroeste de la ciudad de Salta; (17) Cumbre de Castillejo, aproximadamente 25 km al sur de la ciudad de Salta. Algunas de estas localidades, fueron estudiadas con gran detalle y se cuenta con abundante información estratigráfica, sedimentológica y paleontológica (e.g. Alfarcito, Lampazar-Incamayo) (e.g. Astini, 2003; Astini, 2005; Tortello y Rao, 2000, Waisfeld *et al.*, 2006; Moya, 1988; Zeballo *et al.*, 2003, 2005, 2008, 2011; Buatois y Mángano, 2003; Buatois *et al.*, 2006; Zeballo y Tortello, 2005; Zeballo y Albanesi, 2013; entre

otros). En otros casos las referencias posteriores a la originalmente provista por Harrington y Leanza (1957) son escasas o nulas (e.g. área del río Santa Cruz).

Santa Victoria.— Una de las secciones más completas de Ordovícico temprano se encuentra en el área de Santa Victoria, al norte de Salta, cerca del límite con Bolivia. Magníficas secuencias están expuestas entre la Ciudad de Santa Victoria y Angosto de Santa Victoria, a lo largo de una distancia de 20 km (Harrington y Leanza, 1957). En esta región, los afloramientos del Grupo Santa Victoria, consisten en casi 4.000 m de potencia y se encuentran bien representadas las formaciones Santa Rosita (Cámbrico cuspidal — Tremadociano) y Acoite (principalmente Floiano). Para esta localidad Harrington (en Harrington y Leanza, 1957) expone un perfil generalizado, incluyendo ambas formaciones, donde se muestra la distribución de los niveles fosilíferos y los rangos estratigráficos de las especies de trilobites y graptolites (Harrington y Leanza, 1957, pág. 10-11). A la Formación Santa Rosita se han asignado las Biozonas de *Parabolina* (*Neoparabolina*) *frequens argentina*, *Kainella meridionalis*, *Bienvillia tetragonalis*- *Conophrys minutula* y *Notopeltis orthometopa* (Beder, 1928; Brackebusch, 1883; Harrington y Leanza, 1957; Turner 1960, 1964).

Tres Lagunas.— En este sector, niveles de pelitas amarillo-verdosas, amarillas, grises y gris-verdosas con *Machairagnostus tmetus* Harrington y Leanza, 1957, *Geragnostus* (*Micragnostus*) *vilonii* Harrington y Leanza, 1957, *Onychopyge argentina* Harrington y Leanza, 1957, *Parabolina* (*N.*) *frequens argentina* (Kayser 1876), *Parabolinella* sp. *Angelina hyeronimi* y *Plicatolina scalpta* Harrington y Leanza, 1957 son descritas por Harrington y Leanza (1957, pág. 247). La presencia de *P. (N.) frequens argentina* indicaría una edad cámbrica tardía para estos niveles.

Quebrada Colorada de Fundición.— En esta región afloran niveles con pelitas gris oscuras y gris verdosas, las cuales portan una fauna que incluye *Beltella ulrichi*

(Kayser, 1897), *Parabolinella argentinensis*, *Angelina hyeronimi* y *Parabolina (N.) frequens argentina*, esta última indicaría una edad Cámbrica tardía para estos niveles. Asimismo se registran pelitas gris oscuro con *Parabolinella triarthroides* Harrington 1938, *Bienvillia rectifrons* Harrington 1938, *Asaphellus catamarcensis* (Kobayashi 1935) y *Notopeltis orthometopa* (Harrington 1938), estos niveles una edad Tremadociana tardía (Harrington y Leanza, 1957, pág. 245-246).

Iruya.— En la zona del río Bocoyá (río arriba del Iruya) y del río Nazareno se encuentran afloramientos que caracterizan al Ordovícico temprano. Los mismos consisten en pelitas finamente laminadas que corresponden al Miembro Alfarcito de la Formación Santa Rosita. Estas pelitas grises presentan abundantes restos del trilobites que corresponden a la Biozona de *Kainella meridionalis* (Harrington y Leanza, 1957). La fauna de trilobites en la zona del río Bocoyá citada por Harrington y Leanza (1957, pág. 246) incluye *Ciceragnostus iruyensis* (Kayser, 1897), *Harpides neogaeus* Harrington y Leanza, 1957, *Haplopleura clavata* Harrington y Leanza 1957, *Kainella meridionalis* Kobayashi 1935, *Kainella conica* Kobayashi, 1935, *Pseudokainella lata* (Kobayashi 1935), *Apatokephalus serratus* (Boeck, 1838), *Onychopyge* sp., *Parabolinella argentinensis*, *Angelina kayseri* Harrington y Leanza, 1957 *Leptoplastides marianus*, *Hypermecaspis inflecta* Harrington y Leanza 1957 y *Asaphellus catamarcensis*. Mientras que en la zona del Río Nazareno se encuentra *Kainella meridionalis*, *Parabolinella argentinensis*, *Angelina kayseri*, *Haplopleura clavata* Harrington y Leanza, 1957, *Leptoplastides marianus*, *Bienvillia tetragonalis* (Harrington, 1938), *Asaphellus catamarcensis*, *Geragnostus (micragnostus) neumanni* (Harrington y Leanza, 1957), *Gallagnostus argentinus* (Harrington y Leanza, 1957) (Harrington y Leanza, 1957, pág 239).

Quebrada Colorada.— En este sector, Harrington y Leanza (1957, pág. 239) refieren limolitas gris oscuras con *Lloydia (Leiostegium) douglasi* Harrington 1937; pelitas gris-azuladas con *Kainella meridionalis*, *Leptoplastides marianus* y *Asaphellus catamarcensis*, asignadas al Tremadociano temprano y pelitas gris claras con *Rossaspis rossi* (Harrington y Leanza 1957) y *Asaphellus jujuyanus* Harrington, 1937 asignadas al Tremadociano tardío.

Cerro Colorado.— Harrington y Leanza (1957, pág. 238-239) describen niveles de pelitas verde amarillentas con *Machairagnostus tmetus*, *P. (N.) frequens argentina*, *Geragnostus (Micragnostus) vilonii* Harrington y Leanza, 1957, *Pseudoperonopsis zuninoi* Harrington y Leanza, 1957, *Leiagnostus turgidulus* Harrington y Leanza, 1957, *Parabolinella argentinensis*, *Plicatolina scalpta* y *Parabolinella coelatifrons* Harrington y Leanza 1957. Si bien estos autores le asignan una edad Tremadociana temprana, la presencia de *P. (N.) frequens argentina* estaría indicando una edad Cámbrica tardía.

Iturbe.— En la región de Azul Pampa se encuentran afloramientos ordovícicos, expuestos a lo largo del valle transversal del río Iturbe, aunque no constituyen secciones continuas (Harrington y Leanza, 1957). En esta región se reconocen los miembros Pico Halcón y Alfarcito de la Formación Santa Rosita (=“*Casayok sandstones*”, Harrington y Leanza, 1957) y la Formación Acoite (=“*Formación Azul Pampa*”, Harrington y Leanza, 1957) (Such *et al.*, 2007). En la primera parte de esta sección Harrington y Leanza (1957, pág. 14) describen una fauna que incluye *Geragnostus* sp. *Parabolina (N.) frequens argentina*, *Angelina hyeronimi*, *Asaphellus catamarcensis* y *Kainella conica*. La misma es asignable a la Biozona de *Parabolina (N.) frequens argentina* por lo que se infiere para esta sección una edad Cámbrica tardía. Por otro lado, la sección superior contiene una fauna de trilobites asignable a la Biozona de *Kainella meridionalis* y a la

Biozona de *Bienvillia tetragonalis* — *Conophrys minutula* (Tremadociano inferior alto-Tremadociano superior bajo) que incluye, *Geragnostus (Micragnostus) callaveiformis* Harrington y Leanza 1957, *Leiagnostus turgidulus*, *Conophrys minutula* (Harrington 1938), *Apatokephalus serratus*, *Leptoplastides marianus*, *Parabolinella argentinensis*, *Parabolinella triarthroides*, *Bienvillia tetragonalis*, *Asaphellus catamarcensis*, *Asaphellus jujuanus* y *Colpocoryphoides trapezoidalis* Harrington y Leanza 1957 (Harrington y Leanza, 1957).

Río Santa Cruz.— En la parte superior del río Santa Cruz se encuentran varias quebradas con afloramientos de pelitas gris oscuras (Harrington y Leanza, 1957). La estratigrafía del área no se encuentra resuelta. Harrington y Leanza (1957, pág. 240) registran la presencia de *Gallagnostus bolivianus* (Hoek 1912), *Pseudokainella pustulosa* Harrington y Leanza 1957, *Parabolina (N.) frequens argentina*, *Plicatolina scalpta* y *Parabolinella coelatifrons* en la quebrada de la Escalera, y de *Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina*, *Plicatolina scalpta* y *Parabolinella coelatifrons* en la quebrada del Sarzo. Estos niveles serían asignables al Cámbrico tardío por la presencia de *P. (N.) frequens argentina*. Por otro lado, estos mismos autores indican la presencia *Parabolinella argentinensis*, *Protopeltura mesembria* Harrington y Leanza 1957 y *Bienvillia tetragonalis* en la quebrada de Paraní, los cuales se asignan al Tremadociano temprano (Harrington y Leanza, 1957, pág. 240). Hacia el sector medio del río Santa Cruz, se encuentra la quebrada del río negro donde estos autores citan la presencia de *Gallagnostus bolivianus*, *Hapalopleura clavata*, *Pseudokainella pustulosa* Harrington y Leanza, 1957, *Parabolina (N.) frequens argentina*, *Parabolinella argentinensis* y *Leptoplastides marianus* (Harrington y Leanza, 1957, pág. 240), de modo que la edad correspondiente a estos niveles sería Cámbrica tardía.

Alfarcito.— En esta región se encuentran afloramientos bien expuestos correspondientes a los miembros Casa Colorada, Alfarcito y Rupasca de la Formación Santa Rosita (~~“Casa Colorada shales”~~, ~~“Alfarcito limestones”~~ y ~~“Rupasca shales”~~ Harrington y Leanza, 1957). Estas unidades se componen principalmente de pelitas, areniscas y limolitas del Miembro Casa Colorada, en las quebradas de Rupasca y San Gregorio (Buatois y Mángano, 2003). Harrington y Leanza (1957), López y Nullo (1969), Moya (1988), Zeballo *et al.* (2003, 2005, 2008, 2011), Buatois *et al.* (2006), Zeballo y Tortello (2005) y Zeballo y Albanesi (2013) llevaron a cabo estudios muy detallados de estas secuencias, tanto paleontológicos como estratigráficos. El Miembro Casa Colorada corresponde a niveles del Cámbrico Tardío, representados por pelitas negras de plataforma externa con *Parabolina (N.) frequens argentina*, *Parabolinella*, *Plicatolina* sp. y *Onychopyge* sp. El subsecuente Miembro Alfarcito consiste en arenas y niveles heterolíticos con conodontes de la Biozona de *Cordylodus angulatus* (Zeballo y Tortello, 2005 Zeballo *et al.*, 2005 y Zeballo y Albanesi, 2013). La fauna de trilobites descrita por Harrington y Leanza (1957) para esta unidad corresponde a la Biozona de *Kainella meridionalis* e incluye *Kainella meridionalis*, *Pseudokainella lata*, *Leptoplastides marianus* y *Angelina hyeronimi*, aunque estudios posteriores no han registrado la presencia de la misma en esta localidad (Zeballo y Tortello, 2005). Un ciclo de somerización hacia la parte superior de la secuencia, con depósitos intertidales ocasionales caracteriza al Miembro Alfarcito, y la culminación del mismo la separa del Miembro Rupasca (Zeballo *et al.*, 2003). En esta unidad se registra una diversa fauna de trilobites que incluye *Bienvillia tetragonalis*, *Leptoplastides marianus*, *Parabolinella argentinensis*, *Pseudokainella keideli* Harrington, 1938, *Pharostomina trapezoidalis* (Harrington, 1938), *Peltocare norvegicum* (Moberg y Möller, 1898), *Hapalopleura* sp., *Asaphellus* sp., *Apatokephalus* sp., *Gymnagnostus* n sp. A y *Geragnostus* sp. Esta

asociación caracteriza la Biozona de *Bienvillia tetragonalis-Conophrys minutula* (Tremadociano tardío temprano), como la definieran Harrington y Leanza (1957) (ver también Henningsmoen, 1957; Branisa, 1965; Robison y Pantoja-Alor, 1968; Pribyl y Vanek, 1980; Moya *et al.*, 1994). En la Figura 1.3 se presenta un perfil estratigráfico simplificado basado en Zeballo *et al.* (2003), Zeballo y Tortello (2005) y Zeballo *et al.* (2005).

Huichaira.— En la zona de Puerta Chañarcito, al oeste de la estación de tren Purmamarca, Harrington y Leanza (1957) describen afloramientos de edad ordovícica, en las quebradas de Pocoy y Agua Amarilla, quebrada de Huichaira. En esta sección estos autores reconocen la Formación Huichaira y las Lutitas Pocoy. La primera consiste básicamente en arenas rojizas que alternan con pelitas arenosas y pelitas, y contiene una fauna de trilobites que incluye a *Trilobagnostus hoeki* (Kobayashi, 1939), *Conophrys erquensis* (Kobayashi 1937), *Kainella meridionalis*, *Leptoplastides marianus*, *Angelina hyeronimi*, *Asaphellus catamarcensis*, *Pseudohysterolenus infidus* Harrington y Leanza 1957, por lo que ha sido asignada al Tremadociano basal. Las Lutitas Pocoy consisten en pelitas gris-verdosas, gris oscuras y negras, con *Orometopus pyriformis*, *Apatokephalus serratus*, *Bienvillia rectifrons*, *Notopeltis orthometopa*, *Nannopeltis modesta*, *Asaphellus* sp. y fue asignada al Tremadociano superior. Ambas formaciones probablemente correspondan a diferentes miembros de la Formación Santa Rosita, sin embargo se carece de estudios en el área que permitan correlacionar estas unidades.

Quebrada de Purmamarca.— Al oeste de la localidad de Purmamarca, se encuentran secuencias ordovícicas bien expuestas en las quebradas de Las Juntas, Coquena y Chalala, todas ellas tributarias de la quebrada de Purmamarca. Los afloramientos de esta región consisten en niveles tremadocianos de la Formación

Coquena (Harrington y Leanza 1957, nom. transl. Ramos *et al.*, 1967) que pasan transicionalmente hacia arriba a la Formación Cieneguillas, del Floiano (Harrington y Leanza 1957, nom. transl. Ramos *et al.* 1967). La Formación Coquena (= parte superior de la Formación Santa Rosita) fue descrita originalmente por Harrington (en Harrington y Leanza, 1957) en las quebradas de Coquena y Chalala como una sucesión de areniscas gris verdosas con intercalaciones de limolitas fosilíferas portadora de una abundante fauna fósil correspondiente a la Biozona de *Notopeltis orthometopa* y asignada a una edad Tremadociana tardía. Benedetto y Carrasco (2002) llevaron a cabo un estudio estratigráfico donde identificaron la presencia de dos miembros en dicha Formación, uno inferior, heterolítico y uno superior predominantemente pelítico. La fauna de graptolitos y conodontes provenientes de los miembros inferior y superior de esta unidad, en las quebradas de Chalala y Coquena, corresponden a la la Zona de *Cordylodus angulatus*, *Paltodus deltifer* y *Acodus deltatus-Paroistodus proteus*, y a la Zona de *Aorograptus victoriae*, que conjuntamente con la fauna de trilobites pertenecientes a la Biozona *Notopeltis orthometopa* confirman una edad Tremadociano tardío para esta Formación (Zeballo *et al.*, 2008).

Río Reyes.— En esta localidad, Harrington y Leanza (1957, pág. 127) citan la presencia de niveles de pelitas verdes con *Jujuyaspis keideli*, de modo que estos niveles presentarían una edad Tremadociana temprana.

La Caldera.— En las cercanías de La Caldera, expuestos cerca de la Finca de San José, y en el camino de cornisa que une Salta con Jujuy, se encuentran afloramientos del Ordovícico temprano con *Jujuyaspis keideli* y *Parabolinella argentinensis* (= *San Jose shales*”, Harrington y Leanza, 1957). La presencia de la primer especie de trilobites sumado al graptolite *Rhabdinopora flabelliformis* (Eichwald, 1840) indican una edad tremadociana inferior para estos afloramientos. En este sector también afloran arenas

pelíticas y cuarzosas con intercalaciones de pelitas arenosas y pelitas del Tremadociano temprano con *Kainella meridionalis*, *Leptoplastides marianus* y *Asaphellus catamarcensis* (= “*Caldera sandstones*”, Harrington y Leanza, 1957). Estos afloramientos corresponderían a la parte inferior de la Formación Santa Rosita (Miembros Casa Colorada y Alfarcito, respectivamente) (Astini, 2003). Moya (1998) presenta un esquema estratigráfico para la zona entre Mojotoro y La Caldera, así como un detalle de la distribución de estas unidades en dicha región (veáse también Moya, 1988, 1999; Moya *et al.*, 1994).

Lampazar-Incamayo.— En esta región afloran sucesiones cambro – ordovícicas en diversas quebradas que se encuentran entre las quebradas de Lampazar e Incamayo (*e.g.* quebrada del Toro e Incamayo, Pueblo Viejo, Angosto de La Quesera, Angostura de Pascha, Angosto de Lampazar y cerro Gólgota (Keidel, 1943; Vilela, 1956; Aceñolaza, 1968, Harrington y Leanza, 1957)). Los espesores de los afloramientos son muy variables Keidel (1943) y las correlaciones laterales no son claras. Recientemente Astini (2003) propuso una estratigrafía para este sector que incluye las siguientes unidades, de base a techo: Formación Sococha (Astini 2003), Formación Lampazar (Keidel, 1937), Formación Cardonal (Keidel, 1937), Formación Devendeus (Astini, 2003) y Formación Parcha (Keidel, 1937). Asimismo en este área se han registrado las Biozonas de *Parabolina (N.) frequens argentina*, *Jujuyaspis keideli*, *Kainella meridionalis* y *Ogygiocaris araiorhachis* (Kobayashi, 1937; Harrington y Leanza, 1957; Tortello y Rao, 2000; Waisfeld *et al.*, 2006).

Cumbre de Castillejo.— Al sur de la ciudad de Salta, Harrington y Leanza (1957, pág. 12) refieren afloramientos del Ordovícico temprano en las quebrada de Pingüiyal y Ovejería. La composición de la fauna de trilobites que estos autores citan incluye: *Geragnostus (G.) nesossii* Harrington y Leanza 1957, *G. (G.) maurii*

Harrington y Leanza 1957, *Leiagnostus turgidulus* Harrington y Leanza 1957, *Apatokephalus exiguus* Harrington y Leanza 1957, *Illaeopsis stenorhachis* (Harrington 1938), *Bienvillia* cf. *B. shinetonensis* (Raw 1908), *Parabolinella argentinensis*, *P. coeltifrons*, *Jujuyaspis keideli*, *Asaphellus catamarcensis*, *Niobina taurina* Harrington y Leanza, 1957. Estos afloramientos (= “*Pingüiyal shales*”, Harrington y Leanza, 1957) serían correlativos con la antes mencionadas “*San José shales*” (Astini, 2003), de modo que corresponderían a la parte basal de la Formación Santa Rosita, probablemente al Miembro Casa Colorada.

Metodología

El estudio taxonómico de los ejemplares consistió en la observación directa y bajo una lupa binocular de los mismos, consulta de bibliografía específica y comparación con el material tipo, así como con diverso material de la colección a la que se tuvo acceso (disponible en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales). Para facilitar la comparación se realizaron dibujos con cámara clara y se tomaron fotografías. El material estudiado fue blanqueado temporariamente con óxido de magnesio para ser fotografiado y en aquellos casos en los que fue necesario se confeccionaron y blanquearon moldes de goma para fotografiar.

Para caracterizar a los ejemplares, se tomaron las medidas de veinticuatro variables que se detallan en la Tabla 1.1 y en la Figura 1.4, tanto para los especímenes colectados como para aquellos de la colección. Esta tarea se llevó a cabo a partir de las imágenes digitales de los mismos, mediante el uso de la herramienta *Measure Tool* del programa Adobe Photoshop.

Variable	Siglas
Largo del anillo occipital (sag.)	LAO
Largo del céfalo (sag.)	LC
Largo de la glabella (sag.)	Lgl
Largo del lóbulo palpebral (exasag.)	LLP
Largo del borde posterior de la fixígena (exasag.)	LBF
Ancho del anillo occipital (tr.)	AAO
Ancho de la glabella en la base (tr.)	AgIB
Ancho posterior de la fixígena (tr.)	APF
Ancho máximo del céfalo (tr.)	AmC
Ancho de la gena interocular (tr.)	AGI
Ancho de la glabella a la altura de los ojos (tr.)	AgIO
Largo del área preglabellar (sag.)	LAP
Largo del campo preglabellar (sag.)	LCP
Largo del borde anterior (sag.)	LBA
Largo de la espina genal (sag.)	LEG
Ancho de la librígena (tr.)	AL
Largo de la librígena (sag.)	LL
Ancho del eje torácico (anterior) (tr.)	AET
Ancho del tórax (anterior) (tr.)	AT
Largo del pigidio (sag.)	LP
Ancho máximo del pigido (tr.)	AP
Ancho del eje del pigidio (anterior) (tr.)	AEP
Largo del campo postpigidial axial (sag.)	LCPA
Largo total axial (sag.)	LT

TABLA 1.1— Variables medidas sobre los ejemplares, sag.: sagital, tr.: transversal, exasag.: exasagital.

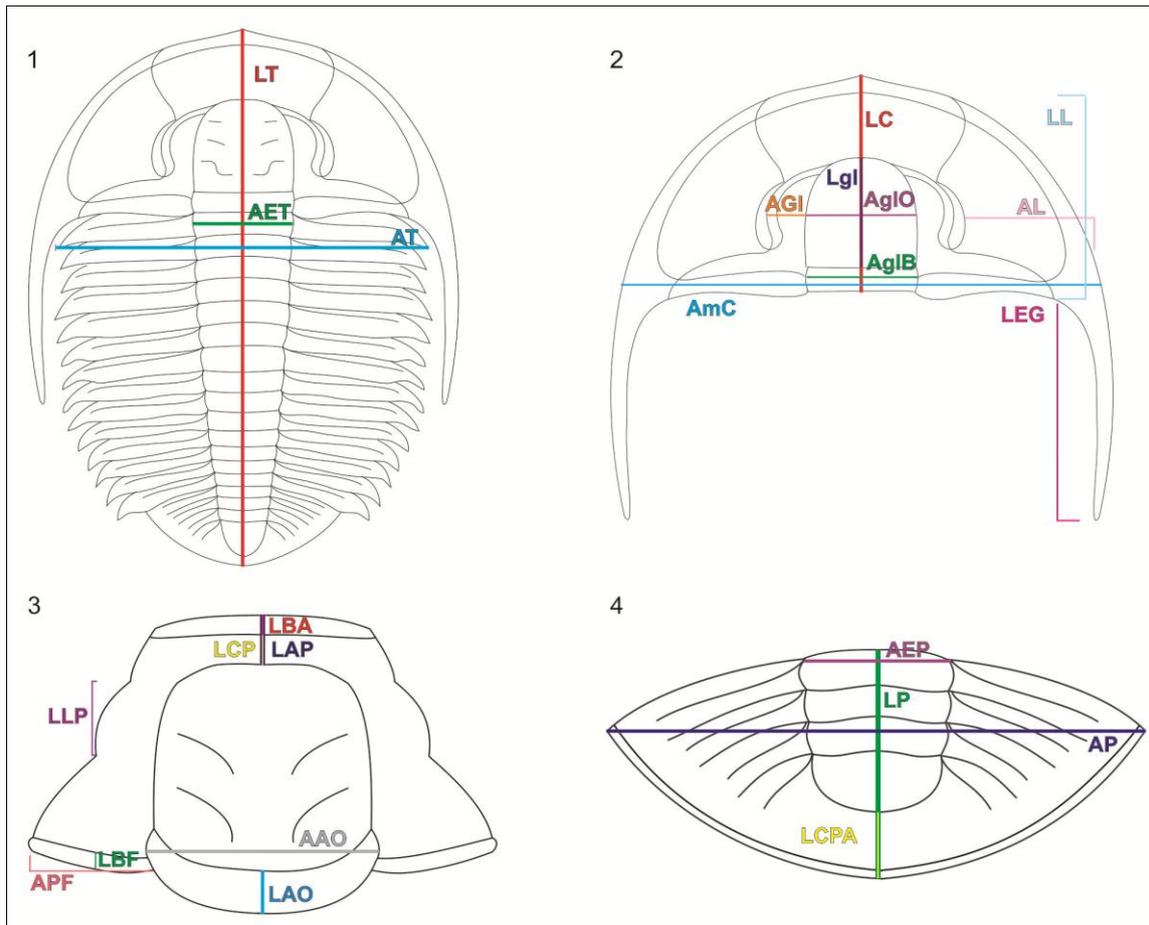


FIGURA 1.4— Esquemas que muestran cada una de las medidas tomadas sobre los ejemplares. 1, Exoesqueleto dorsal completo; 2, Céfalo; 3, cráneo; 4, pigidio. Acrónimos como en la Tabla 1.1

Para caracterizar a las especies de la familia Olenidae se generaron 21 nuevas variables a partir de la relación entre las variables originales (Tabla 1.2). A partir de estas nuevas variables se estimaron para cada especie los valores de los estadísticos descriptivos muestrales y se determinaron los *outliers*. En los casos pertinentes se volvió a revisar el material.

Variables
Largo del céfalo (sag.) / Largo total axial (sag.)
Largo del céfalo (sag.) / Ancho máximo del céfalo (tr.)
Largo de la glabella (sag.) / Largo del céfalo (sag.)
Largo del lóbulo palpebral (exasag.) / Largo de la glabella (sag.)
Largo del borde posterior de la fixígena (exasag.) / Largo del anillo occipital (sag.)
Largo del anillo occipital (sag.) / Ancho del anillo occipital (tr.)
Ancho de la glabella en la base (tr.) / Ancho máximo del céfalo (tr.)
Ancho posterior de la fixígena (tr.) / Ancho del anillo occipital (tr.)
Ancho de la glabella en la base (tr.) / Largo de la glabella (sag.)
Ancho de la gena interocular (tr.) / Ancho de la glabella a la altura de los ojos (tr.)
Largo del anillo occipital (sag.) / Largo del céfalo (sag.)
Largo del campo preglabellar (sag.) / Largo del anillo occipital (sag.)
Largo del campo preglabellar (sag.) / Largo del área preglabellar (sag.)
Largo de la espina genal (sag.) / Largo del céfalo (sag.)
Ancho de la librígena (tr.) / Largo de la librígena (sag.)
Ancho de la librígena (tr.) / Ancho máximo del céfalo (tr.)
Ancho del eje torácico (anterior) (tr.) / Ancho del tórax (anterior) (tr.)
Largo del pigidio (sag.) / Ancho máximo del pigido (tr.)
Largo del pigidio (sag.) / Largo total axial (sag.)
Ancho del eje del pigidio (anterior) (tr.) / Ancho máximo del pigido (tr.)
Largo del campo postpigidial axial (sag.) / Largo del pigidio (sag.)

TABLA 1.2— Nuevas variables obtenidas a partir de las medidas originales, sag.: sagital, tr.: transversal, exasag.: exasagital.

1.3 Estudios de variación morfológica

Como ya fue destacado anteriormente, en el noroeste argentino los olénidos se encuentran ampliamente representados, especialmente en el lapso Furongiano – Tremadociano. Mientras que algunas de las especies presentan una escasa representación, otras se encuentran ampliamente distribuidas y conforman elementos dominantes en las diferentes asociaciones. Los taxones de amplia distribución geográfica y estratigráfica también suelen presentar cierta variación morfológica, como por ejemplo *Parabolinella argentinensis* y *Leptoplastides marianus*, entre otras.

La variación intraespecífica en taxa fósiles sin representantes actuales es difícil de determinar. En particular en trilobites se ha documentado variación intraespecífica asociada a la ontogenia (*e.g.* Kim *et al.*, 2002; Sheets *et al.*, 2004; Hopkins y Webster, 2009; entre otros), al registro estratigráfico de los ejemplares, a cambios evolutivos a través del tiempo de una especie (*e.g.* Smith, 1998; Webber, y Hunda, 2007; Zhou *et al.*, 2009; entre otros) y asociada al sexo (*e.g.* Hughes y Fortey, 1995; Fortey y Hughes 1998, Knell y Fortey, 2005; Cedeström *et al.*, 2011; entre otros) y referencias allí citadas). En el caso de las especies de olénidos argentinos en los que se ha documentado un amplio rango de variación morfológica, ésta no fue evaluada hasta el momento de manera crítica.

Por otro lado, estudios recientes han demostrado que la morfometría geométrica es una herramienta útil para evaluar la variabilidad morfológica en trilobites, tanto para resolver problemas sistemáticos, evaluando la variación asociada a la ontogenia (*e.g.* Crônier *et al.*, 2005; Webster, 2011; Gendry *et al.*, 2013), como para detectar patrones evolutivos en un contexto filogenético (*e.g.* Hughes y Chapman, 2001; Abe y Liebeman, 2012). En particular en olénidos, Kim *et al.* (2002, 2009) estudiaron la variación en la morfología del cráneo de *Triarthrus becki* Green, 1832 asociada al tamaño y examinaron patrones geográficos de variación en la forma del cráneo.

Entre las especies estudiadas en este trabajo, existen varias que presentan un amplio rango de variación morfológica. Cada uno de estos casos presenta una situación particular que merece un estudio detallado, con el exclusivo fin de analizar esta variación y sus posibles causas. En esta sección se tratarán cuatro casos particulares:

- *Parabolinella argentinensis* Kobayashi
- *Leptoplastides marianus* (Hoek)

- *Parabolinella triarthroides* Harrington
- *Jujuyaspis kiedeli* Kobayashi

En los dos primeros casos, en las re-descripciones posteriores a la descripción original, se incluyeron una gran variedad de morfologías; en el tercero se encuentra en discusión la asignación genérica de la especie; y finalmente, el último caso se trata de una especie muy abundante, con un amplio rango de morfologías y gran distribución geográfica en el noroeste. De este modo, en esta sección se utilizarán técnicas de morfometría clásica y geométrica con el fin de definir de manera clara los taxones incluidos en la familia Olenidae. En este marco, los objetivos específicos son:

- Analizar la variación dentro de las especies *P. argentinensis* y *L. marianus*, con el fin de revisar sus diagnósicos y evaluar su variación intraespecífica;
- Evaluar la asignación genérica de *P.? triarthroides*;
- Estudiar las posibles fuentes de variación morfológica en la especie *J. keideli*, especialmente, la variación asociada al tamaño.

1.3a El caso de *Parabolinella argentinensis* Kobayashi

Introducción

Parabolinella Brøgger (Trilobita, Olenidae) es un género cosmopolita que ha sido registrado en el Furongiano tardío y Tremadociano en diferentes lugares del mundo. Hasta la actualidad se ha reportado en una gran cantidad de localidades europeas (*e.g.* Westergård, 1922, Henningsmoen, 1957 Terfelt y Alhgren, 2009 Owen *et al.*, 1982 Rushton, 1988 Fortey y Owens, 1997) y norteamericanas (*e.g.* Shaw, 1951;

Henningsmoen, 1957; Fortey, en Fortey *et al.*, 1982; Ludvingsen, 1982). También se lo conoce de China (*e.g.* Lu y Lin, 1984; Peng, 1991), Sudeste de Tasmania (Bao y Joago, 2000), Kazakhanstan y posiblemente Rusia. Ha sido reportado en Méjico (Robison y Pantoja-Alor, 1968) y en Sudamérica se lo conoce en el Noroeste Argentino (Kobayashi, 1936, 1937; Harrington, 1938; Harrington y Leanza, 1957) y Bolivia (Pribyl y Vanek, 1980). Una lista completa y actualizada de las especies de *Parabolinella* se puede encontrar en Monti y Confalonieri (2013, Tabla 1).

Como ya se destacó en la sección anterior, en la Cordillera Oriental han sido descritas tres especies asignables a este género: *P. argentinensis* Kobayashi, 1936, *P. coelatifrons* Harrington y Leanza, 1957, y *P.? triarthroides* Harrington, 1938. *Parabolinella argentinensis* fue originalmente descrita por Kobayashi (1936) a partir de material del Tremadociano basal de Purmamarca, provincia de Jujuy. Posteriormente Harrington y Leanza (1957) revisan la diagnosis de esta especie y asignan a la misma una gran cantidad de ejemplares provenientes de diferentes localidades del noroeste argentino y diferentes niveles, ampliando su registro desde el Cámbrico tardío al Tremadociano medio (Biozonas de *Parabolina frequens argentina*, *Jujuyaspis keideli*, *Kainella meridionalis* y *-Bienvillia tetragonalis — Conophrys minutula*) (Harrington y Leanza, 1957; Pribyl y Vanek, 1980). De este modo, estos autores reconocen una gran variedad morfológica dentro de este taxón. Sin embargo Waisfeld y Vaccari (2003, p. 207) distinguen en *P. argentinensis sensu* Harrington y Leanza (1957) tres especies, asimismo, estos autores restringen el nombre al concepto original de Kobayasi (1936) sobre la base de material adicional de la localidad tipo donde no se observa la variación morfológica ilustrada por Harrington y Leanza. De hecho, a partir de una revisión de los ejemplares de las colecciones “Harrington y Leanza” se propuso una división de este taxón en tres morfoespecies diferentes (Monti, 2010). Con el fin de poner a prueba esta

hipótesis, en este trabajo de tesis se evaluó la variación morfológica en cráneos de *P. argentinensis sensu* Harrington y Leanza, y se llevaron a cabo análisis de morfometría clásica y morfometría geométrica (basada en *landmarks*).

Materiales y Métodos

Los especímenes utilizados fueron colectados en dos localidades Ordovícicas de la Cordillera Oriental Argentina, en la quebrada de Humahuaca: en el área de Purmamarca y en la quebrada de Moya. Además, se incluyó material correspondiente a la “Colección Harrington y Leanza” de diferentes localidades tremadocianas de la Cordillera Oriental: área de Alfarcito, Río Bocoyá, Río Nazareno, Quebrada del Pinguiyal, Quebrada de la Ovejera, Camino de Cornisa entre Salta y Jujuy (este del río La Cladera), Río Reyes, Río Negrito y Río Santa Victoria. Como se mencionó en el apartado anterior, se cuantificó la variación en la morfología del cráneo de *P. argentinensis sensu* Harrington y Leanza, utilizando dos aproximaciones morfométricas: (1) morfometría clásica, (2) morfometría geométrica basada en landmarks.

Morfometría clásica.— Se tomaron las variables de 69 ejemplares correspondientes a los tres grupos previamente definidos a partir de caracteres cualitativos. Se definieron 10 variables morfométricas, que fueron tomadas tal como se ha explicado en la sección anterior: (1) Largo del cráneo (sag.) (LC), (2) Largo del anillo occipital (sag.) (LAO), (3) Largo de la glabella (sag.) (Lgl), (4) Largo de los lóbulos palpebrales (exasag.) (LLP), (5) Largo del área preglabellar (sag.) (LAP), (6) Ancho del anillo occipital (tr.) (AAO), (7) Ancho de la glabella (base) (tr.) (AglB), (8) Ancho de la glabella (ojos) (tr.) (AglO), (9) Ancho posterior de la fixígena (tr.) (APF), (10) Ancho de la gena interocular (tr.) (AGI). A partir de los datos transformados por el

logaritmo en base 10, se llevó a cabo un análisis de alometría multivariada con el programa PAST 2.15 (Hammer *et al.*, 2001). Posteriormente se generaron siete nuevas variables a partir de la relación entre las variables originales: (1) AglB / Lgl, (2) LLP / Lgl, (3) AGI / AglO, (4) APF / AAO, (5) LAP / LAO, (6) Lgl / LC (7), LAO / Lgl. Con las mismas se llevó a cabo una Análisis de Componentes Principales (PCA) a partir de la matriz de correlación con el programa PAST 2.15 (Hammer *et al.*, 2001). Finalmente con el fin de detectar si existen diferencias significativas entre los tres grupos, se llevó a cabo un Análisis Discriminante (DA) y un Análisis de la Varianza Multivariada (MANOVA) con el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2012).

Morfometría geométrica.— Fueron tomadas 63 fotos de cráneos pertenecientes a los tres morfotipos de *Parabolinella argentinensis*. Sólo se digitalizaron las mitades izquierdas de los cráneos. En aquellos casos en los cuales los cráneos izquierdos se encontraban incompletos, y teniendo en cuenta la simetría bilateral de estos organismos, la mitad derecha fue reflejada con el fin de incluir un mayor número de ejemplares. Se digitalizaron un total de 12 landmarks y 4 semilandmarks (Figura 1.5, ver Apéndice 2) con el programa tpsDig 2.16 (Rohlf, 2010a). Los semilandmarks fueron relajados con el programa TpsRelW 1.49 (Rohlf, 2010b), de modo que se minimice la cantidad de cambio de conformación entre cada espécimen y la configuración promedio de procrustes de todos los especímenes (Gunz *et al.*, 2005). Se obtuvieron la forma consenso, los *partial warp scores* para cada individuo con el programa TpsRelW 1.49 (Rohlf, 2010b). Estos últimos fueron incluidos en una única matriz (*Weight Matrix*), a partir de la cual se llevó a cabo un *Relative Warp Analysis* (RWA) utilizando TpsRelW 1.49 (Rohlf, 2010b). Asimismo, para poner a prueba si existen diferencias significativas entre los tres grupos, se llevó a cabo un Análisis Discriminante (DA) y un Análisis de la Varianza Multivariada (MANOVA) a partir de la WM, utilizando el programa InfoStat

(Di Rienzo *et al.*, 2012). Además se realizó un Análisis de Variación Canónico (CVA) a partir de las distancias de *procrustes* con el programa MorphoJ 1.02E (Klingenberg, 2011). Por otro lado se exploró la relación entre la forma y el tamaño a partir de una regresión multivariada entre distancia de *procrustes* y el logaritmo del *centroid size*, para todos los datos en conjunto y para cada grupo con MorphoJ 1.02E (Klingenberg, 2011).

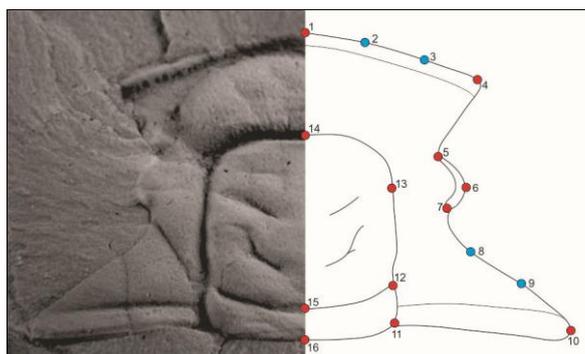


FIGURA 1.5—Cranidio de *Parabolinella* mostrando la distribución de Landmarks (rojo) y Semilandmarks (celeste) (ver también Apéndice 2).

Resultados

Morfometría clásica.— En general los tres grupos muestran un crecimiento isométrico (Tabla 1.3), a excepción del largo del anillo occipital y largo de la glabella, que presentan un crecimiento alométrico negativo para *P. argentinensis sensu stricto*. El ancho de la glabella (ojos) en el caso de *Parabolinella clarisae* n. sp. tiene un crecimiento alométrico positivo y el largo del cránido presenta un crecimiento alométrico negativo para ambas especies. Finalmente *Parabolinella pompadour* n. sp. tiene un crecimiento alométrico positivo para el ancho del anillo occipital (Tabla 1.3). En cuanto al PCA, los dos primeros ejes explican un 68,324% de la variación observada y permite diferenciar a los tres grupos de *P. argentinensis sensu* Harrington y Leanza (Figura 1.6, Tabla 1.4). El primer eje explica un 50,605% de la variabilidad y, separa a

los ejemplares en dos grupos: uno coincide con *P. clarisae* n. sp., mientras que el otro se corresponde con *P. argentinensis* s.s. + *P. clarisae* n. sp (Figura 1.6). Este eje se correlaciona positivamente con: Largo de lóbulos palpebrales / Largo de glabella (0,7584), Ancho gena interocular / Ancho glabella (ojos) (0.841), Largo área preglabellar/ Largo anillo occipital (0.8599) y Ancho fixígena posterior/ Ancho anillo occipital (0.8195); y negativamente con: Largo glabella/ Largo cranidio (0.9091) (Tabla 1.4, Figura 1.6). Debido a que el grupo de *P. clarisae* n. sp se encuentra en la zona negativa del primer eje, esta especie se caracteriza por presentar lóbulos palpebrales, gena interocular, área preglabellar y fixígenas posteriores relativamente pequeños, y glabella relativamente larga. El segundo eje explica 17,719% de la variabilidad y permite separar, *P. argentinensis* s.s., en la zona positiva, de *P. pompadour* n. sp., en la zona negativa (Figura 1.6). Este eje se correlaciona positivamente con Largo anillo occipital / Largo glabella (0,7364) y Ancho glabella (base) / Largo glabella (0,7137) (Tabla 1.4). Entonces, *P. argentinensis* s.s., en contraste con *P. pompadour* n. sp. presenta un anillo occipital relativamente largo. Asimismo los resultados del MANOVA indican que existen diferencias significativas entre los tres grupos (p (Wilks) = $6,504e-31$). Asimismo los contrastes de Hotelling indican que existen diferencias entre los tres grupos y la tabla de clasificación cruzada obtenida a partir del DA arroja un error global de 4,35% (Tabla 1.5).

Variable	<i>P. argentinensis</i> (PC1=97,45)			<i>P. clarisae</i> (P=96,7%)			<i>P. pompadour</i> (PC1 96,84%)		
	Coefficiente	2,5%	97,5%	Coefficiente	2,5%	97,5%	Coefficiente	2,5%	97,5%
LC	0,974	0,949	0,993 *	0,984	0,954	1,009	0,959	0,881	1,03
LAO	0,93	0,872	0,981 *	0,922	0,843	0,964 *	0,947	0,784	1,083
Lgl	0,979	0,949	1,007	0,999	0,949	1,038	0,973	0,902	1,033
LLP	1,021	0,878	1,184	0,949	0,882	1,053	1,064	0,908	1,26
LAP	1,013	0,952	1,066	0,963	0,854	1,103	0,955	0,772	1,102
AAO	1,01	0,966	1,047	1,032	0,987	1,066	1,089	1,049	1,145 ●
AglB	1,034	0,961	1,128	1,041	0,998	1,076	1,057	0,993	1,146
AglO	0,975	0,933	1,017	1,064	1,008	1,148	0,904	0,706	1,049
APF	1,008	0,942	1,077	1,006	0,93	1,067	0,942	0,829	1,058
AGI	1,057	0,963	1,136	1,04	0,992	1,082	1,11	1,01	1,232 ●

TABLA 1.3— Intervalos de confianza de la prueba de alometría multivariada, para cada especie. Los asteriscos indican alometría negativa; los círculos indican alometría positiva. LC: Largo Céfal, LAO: Largo anillo occipital, Lgl: Largo glabella, LLP: Largo de lóbulos palpebrales, LAP: Largo del área preglabellar, AAO: Ancho anillo occipital, AglB: Ancho glabella (Base), AglO: Ancho glabella (ojos), APF: Ancho posterior de la fixigena, AGI: Ancho gena interocular.

PC	% varianza explicada	% varianza acumulada	variable	CP 1	CP 2
1	50,605	50,605	Agl / AglO	0,841	0,0923
2	17,719	68,324	LAO / Lgl	-0,1465	0,7364
3	14,279	82,603	AFP / AAO	0,8195	-6,56E-05
4	7,0024	89,6054	LAP / LAO	0,8599	-0,3041
5	5,3996	95,005	AglB / Lgl	0,0297	0,7137
6	4,2667	99,2717	Lgl / LC	-0,9091	-0,05462
7	0,7283	100	LLP / Lgl	0,7584	0,2912

TABLA 1.4— Varianza explicada por cada componentes y varianza acumulada. Correlación de las variables originales con los dos primeros PCs. Acrónimos como los indicados en Tabla 1.5.

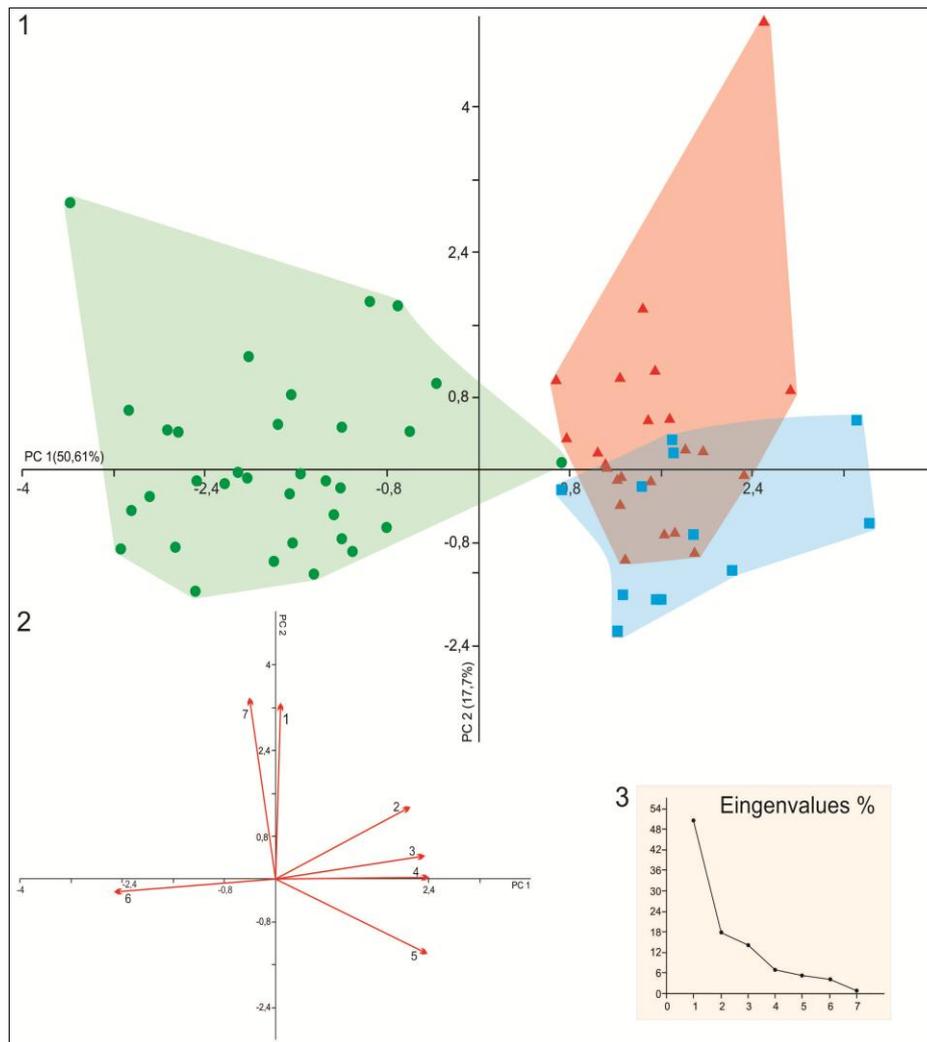


FIGURE 1.6—1, Distribución de los ejemplares sobre los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales a partir de logaritmo de las medidas. Triángulos rojos, *Parabolinella argentinensis* s.s. Kobayashi, cuadrados celestes *Parabolinella pompadour* n. sp., círculos verdes, *Parabolinella clarisae* n. sp. 2, Correlación de las variables originales con los dos primeros componentes. Los números indican las variables: 1. Ancho de la glabella (Base) / Largo de la glabella, 2. Largo lóbulos palpebrales/ Largo de glabella, 3. Ancho gena interocular / Ancho glabella (ojos), 4. Ancho posterior fixígena / Ancho anillo occipital, 5. Largo área preglabellar / Largo anillo occipital, 6. Largo glabella / Largo cráneo, 7. Largo anillo occipital / Largo glabella. 3, Gráfico que muestra los *eigenvalues* para cada componente.

	<i>P.</i> <i>argentinensis</i>	<i>P.</i> <i>pompadour</i>		<i>P.</i> <i>pompadour</i>	<i>P.</i> <i>argentinensis</i>	<i>P.</i> <i>clarisae</i>	Total	Error (%)
<i>P. pompadour</i>	2.39E-07		<i>P. pompadour</i>	10	0	0	10	0
<i>P. clarisae</i>	3.15E-19	4.31E-14	<i>P. argentinensis</i>	2	24	0	26	7.69
			<i>P. clarisae</i>	0	1	32	33	3.03
			Total	12	25	32	69	4.35

TABLA 1.5— Contrastes de Hotelling (izquierda). Tabla de clasificación cruzada (derecha), hileras: grupo dado, columnas: grupo predicho (derecha).

Morfometría geométrica.— Los dos primeros ejes del RWA explican el 53,93% de la variabilidad. El primer eje explica el 36,79% de la variación observada y separa a los tres morfotipos en dos grupos: *P. argentinensis* s.s. + *P. pompadour*, localizado en la región negativa del eje y *P. clarisae* n. sp ubicado en la región positiva (Figura 1.7). Este eje muestra una variación en el largo del campo preglabellar, el ángulo de divergencia de la sección anterior de la sutura facial, el ancho de la gena interocular y el tamaño relativo de la glabella, con valores negativos correspondientes a ejemplares con un campo preglabellar más desarrollado, un mayor ángulo de divergencia de la sutura facial, una fixígena interocular más ancha y una glabella más pequeña (Figura 1.7). El RW2 explica un 17,15% de la varianza total y muestra una variación en la forma de margen anterior, el ángulo de divergencia de la rama anterior de la sutura facial, el ancho de la gena interocular, la dirección de la rama posterior de la sutura facial y el desarrollo de las fixígenas posteriores. En los valores negativos se encuentran aquellos ejemplares con un margen anterior acuminado, una rama anterior de la sutura facial menos divergente, una gena interocular más angosta, una fixígena posterior más angosta y una rama posterior de la sutura facial más convexa y dirigida posteriormente (Figura 1.7). *P. argentinensis* s.s. se localiza en su mayoría en la región positiva de este eje, mientras que *P. pompadour* lo hace en la región negativa (Figura 1.7). Finalmente el RW3, que explica un 9,88% de la variabilidad total, describe una variación en el ancho de la gena interocular, el largo del campo preglabellar y la dirección de la rama anterior de la sutura facial, con valores negativos que se corresponden con ejemplares con una rama anterior de la sutura facial menos divergente, un campo preglabellar más desarrollado y una gena interocular más angosta (Figura 1.7). En este eje pueden reconocerse dos grupos dentro del morfotipo *P. pompadour* los cuales se corresponden con las localidades de las que proviene esta especie. Mientras que los ejemplares de Río

Bocoyá se ubican en la región negativa, los de río Nazareno y quebrada de Moya lo hacen en la región positiva (Figura 1.7(2)). De este modo *P. argentinensis* s.s se caracteriza por tener un campo preglabellar bien desarrollado, genas interoculares anchas y una glabella corta, subcuadrada de base más angosta, mientras que *P. clarisae* n. sp. presenta un campo preglabellar más corto, genas interoculares pobremente desarrolladas y una glabella larga, con base ancha angostándose anteriormente. Por otro lado *P. pompadour* n. sp. presenta un margen anterior acuminado, una rama anterior de la sutura facial divergente, genas interoculares moderadamente desarrolladas y fíxigenas posteriores angostas con una rama posterior de la sutura facial más convexa y dirigida posteriormente (Figura 1.7). Los ejemplares de *P. pompadour* provenientes de río Bocoyá presentan una rama anterior de la sutura facial menos divergente, un campo preglabellar más desarrollado y genas interoculares más angostas respecto de aquellos ejemplares de esta especie provenientes de río Nazareno y Quebrada de Moya. En cuanto al MANOVA, se observa que existen diferencias significativas entre los tres grupos (p (Wilks) < 0.05). Asimismo los contrastes de Hotelling indican que existen diferencias significativas entre los tres grupos y la tabla de clasificación cruzada obtenida a partir del DA muestra un error de 0%. Más aún, el CVA llevado a cabo a partir de las distancias de *procrustes*, también muestra que existen diferencias significativas entre los tres grupos (Tabla 1.6). Finalmente las regresiones multivariadas no muestran que exista una relación entre el tamaño y la forma para cada una de las especies *P. argentinensis* s.s., *P. clarisae* n. sp. y *P. pompadour* n. sp. por lo que no existe evidencia suficiente para afirmar que exista una variación en la forma asociada al tamaño (prueba de permutación para 10000 réplicas, $p = 0,7073$, $p = 0,1609$, $p=0,145$ respectivamente).

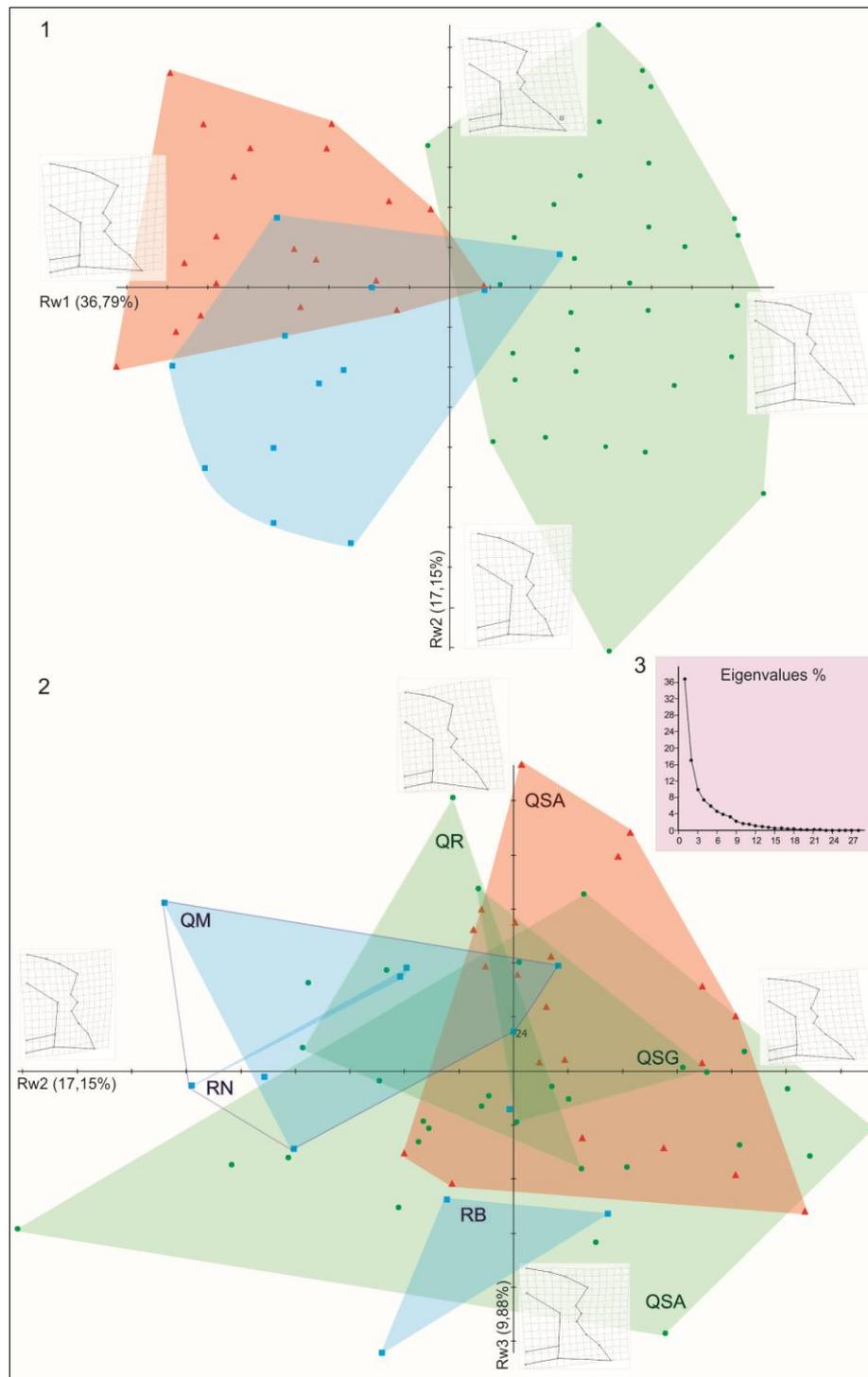


FIGURA 1.7— Distribución de los ejemplares en los primeros ejes del RWA; 1, R1 vs R2; 2, R2 vs R3. *Thin-plate spline* indican las formas extremas para cada eje. Triángulos rojos, *Parabolinella argentinensis* s.s. Kobayashi, cuadrados celestes *Parabolinella pompadour* n. sp., círculos verdes, *Parabolinella clarisae* n. sp. Los *Convex hull* indican morfoespecies (1) y localidades (2); QM: quebrada de Moya, RN: río Nazareno, RB: río Bocoyá; QSA: quebrada de Salto Alto, QSG: quebrada de San GRgorio, QR: quebrada de Rupasca; 3, Gráfico mostrando los *eigenvalues* para cada Rws.

Spp	<i>P. argentinensis</i>	<i>P. pompadour</i>	<i>P. argentinensis</i>	<i>P. pompadour</i>
<i>P. pompadour</i>	0,0498		5,3765	
<i>P. clarisae</i>	0,0827	0,0752	6,6612	5,5688
<i>P. pompadour</i>	<0,0001		<0,0001	
<i>P. clarisae</i>	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001

TABLA 1.6— Distancias de *procustes* (izquierda) y Distancias de Mahalanobis (derecha) entre grupos. Abajo, los p-valores para cada prueba de permutación (1000 réplicas), respectivamente

Discusión

Parabolinella argentinensis s.s., *P. clarisae* n. sp y *P. pompadour* n. sp. pueden diferenciarse a partir de ambos métodos, pero los métodos de morfometría geométrica, además de proveer una representación gráfica que permite observar más claramente las diferencias entre las especies, en este caso particular permite distinguir con mayor claridad a las especies *P. pompadour* n. sp. y *P. argentinensis* s.s. Las diferencias entre esta dos respecto de la dirección de la sutura facial y la forma del margen anterior del cráneo, no pueden representarse por variables morfométricas clásicas.

Parabolinella s. Harrington y Leanza incluye una gran variedad de morfologías (e.g. Waisfeld y Vaccari, 2003; Zeballo y Tortello, 2009). Estos resultados aportan conocimiento sobre diferencias morfológicas claras que justifican la separación de la misma en tres morfotipos tal como se había propuesto anteriormente (Monti, 2010). Asimismo esta separación se ve soportada por un análisis filogenético previo (Monti y Confalonieri, 2013) en el cual cada una de estas nuevas especies corresponden a un linaje evolutivo diferente. *P. argentinensis* s.s no muestra variación morfológica asociada con su procedencia. Sin embargo los ejemplares incluidos en este trabajo son en su mayoría de la localidad de Purmamarca, mientras que los especímenes de otras localidades son muy pocos, por lo que estos resultados pueden verse afectados por un sesgo en el muestreo. *P. pompadour* n. sp. muestra una correlación entre su morfología y la localidad. Los ejemplares del río Bocoyá muestran una rama anterior de la sutura

facial menos divergente, un campo preglabellar más desarrollado y una gena interocular más ancha, mientras que los ejemplares del río Nazareno y de la quebrada de Moya presentan una rama anterior de la sutura facial con un mayor ángulo de divergencia y una gena interocular más angosta. Estas diferencias entre localidades no pueden asociarse a un componente temporal. Dado que sólo fueron incluidos unos pocos cráneos de esta especie en el análisis, para concluir acerca de la variación intraespecífica sería necesario incluir un mayor número de ejemplares.

En cuanto a la variación ontogenética, al analizar los datos morfométricos, no se observa una relación entre la forma y el tamaño para las tres especies. Sin embargo, la morfometría clásica indica que existen alometrías para los siguientes caracteres: Largo del anillo occipital (sag.) para *P. argentinensis* s.s. (más corto en ejemplares de mayor tamaño); el ancho de la glabella en el centro de los lóbulos palpebrales (tr.) para *P. clarisae* n. sp. (más ancha en ejemplares más grandes); y el largo del cráneo para ambas especies (más corto en ejemplares de mayor tamaño). A pesar de esto, dado que los coeficientes alométricos en todos los casos se encuentran muy cercanos a 1 y que los datos de morfometría geométrica no muestran relación entre el tamaño y la forma, los resultados obtenidos en este trabajo para las tres especies no permiten concluir sobre la existencia de crecimiento alométrico. A pesar de que el crecimiento alométrico ha sido documentado en varias especies de olénidos (e.g. Kim *et al.*, 2002), a partir de lo expuesto anteriormente, sería más adecuado considerar por el momento que no existe crecimiento alométrico para ninguna de las tres especies.

Conclusiones

Los análisis de morfometría clásica y geométrica muestran resultados similares, pero el segundo permite distinguir más claramente los tres morfotipos, además de

proveer de una herramienta gráfica que permite visualizar mejor las diferencias entre ellos.

Ambos métodos diferencian a las tres morfoespecies descritas como *Parabolinella argentinensis sensu* Harrington y Leanza:

Parabolinella argentinensis sensu stricto se caracteriza por presentar un campo preglabellar desarrollado, una gena interocular ancha, y una glabella subcuadrada, corta y de base relativamente angosta;

Parabolinella clarisae n. sp. muestra un pobre desarrollo tanto del campo preglabellar como de las genas interoculares, y una glabella larga, de base ancha;

Parabolinella pompadour n. sp. combina un campo preglabellar muy desarrollado con un margen anterior acuminado, una rama anterior de la sutura facial divergente, con una gena interocular moderadamente desarrollada y fixígenas posteriores angostas con una rama posterior de la sutura facial más convexa y dirigida posteriormente.

Los ejemplares de *P. pompadour* n. sp presentan cierto grado de variación intraespecífica, correlacionada con las localidades donde fueron encontrados.

Finalmente, ninguna de las tres especies presenta crecimiento alométrico.

1.3b El caso de *Leptoplastides marianus* (Hoek)

Introducción

Leptoplastides marianus (Hoek) fue originalmente descrita sobre la base de tres ejemplares fragmentarios provenientes de Cuesta de Erquis, oeste de Tarija, Bolivia (Hoek en Steinmann y Hoek, 1912, p. 226, pl. 7, fig. 1-3 referida como *Parabolinopsis*

mariana). Este material tipo con claros signos de deformación, fue ilustrado con dibujos los cuales consistían en reconstrucciones. Kobayashi (1937, p. 479, pl. 4, figs. 15-17) redescubre el material de Hoek e ilustra con fotografías el material tipo de la especie. Asimismo presenta las características más distintivas de *L. marianus*: presencia de una glabella lisa, lóbulos palpebrales pequeños ubicados cerca de la glabella, extremos pleurales truncados (casi rectangulares), 13 segmentos torácicos y 2? anillos axiales (estas últimas dos características fueron posteriormente enmendadas, determinándose que *L. marianus* presenta 14 segmentos torácicos y 2 anillos axiales (Harrington y Leanza, 1957)).

Por otra parte Kobayashi (1935) crea el género *Andesaspis* n. gen. con el fin de incluir a una única especie *A. argentiniensis* Kobayashi (Kobayashi, 1935, pl. 11, sólo figs. 1, 2), descrita sobre la base de material proveniente del Tremadociano temprano del área de Pascha, Salta. Kobayashi (1935) al describir *A. argentiniensis* no designa un holotipo. Posteriormente Harrington y Leanza (1951, pág. 196) designan como lectotipo el cranidio figurado por este autor (1935, pl. 11, figs 1). A continuación Harrington (1938, pág. 213-214; lám. VIII, figs 13, 18, 21) describe la especie *Protopeltura granulosa* Harrington a partir de material de la Formación Rupasca (área de Alfarcito). Este autor destaca como caracteres sobresalientes de la misma la presencia de una escultura granulosa en la superficie externa, una glabella con dos surcos glabulares, 12 segmentos torácicos y pleuras espinosas. Posteriormente Harrington y Leanza (1957) a partir de la observación de una gran cantidad de material (más de 800 ejemplares) concluyen que tanto *A. argentiniensis* como *P. granulosa* corresponden a sinónimos posteriores de *L. marianus*. Respecto de *L. granulosa*, estos autores consideran que gran parte del material colectado en la localidad tipo tiene la glabella lisa, o con pequeñas depresiones, y que los finos gránulos característicos de esta especie se

observan en los ejemplares tipo pero no en la gran mayoría de los ejemplares encontrados en esta localidad. Señalan además que los ejemplares asignados a esta especie presentan 14 segmentos torácicos y dos anillos pigidiales, en lugar de 12 segmentos y 4 anillos, como lo había descrito originalmente Harrington (1938); e incluso consideran que la diferencia en las terminaciones pleurales es aparente y se debe a la mala preservación del material tipo de *L. marianus* (Harrington y Leanza 1957, págs. 92-93). En relación a *L. argentiniensis* Harrington y Leanza (1957, pág. 93) consideran a los cranidios y librígenas de esta especie indistinguible de los de *L. marianus* y finalmente destacan que este tipo de ejemplares se encuentra en numerosas localidades asociado con pigidios del tipo de *L. granulosus*. Recientemente Waisfeld y Vaccari (2003) proponen restringir el nombre *L. marianus* al material tipo, debido a la pobre preservación del mismo que dificulta su interpretación. Asimismo consideran que *L. granulosus* y *L. argentiniensis* no son la misma especie, pues se diferencian en la posición de los lóbulos palpebrales (más anteriores en *L. granulosus*), el largo del campo preglabellar (más corto en *L. granulosus*), el ancho de las fixígenas posteriores (más anchas en *L. granulosus*) y en la posición y dirección de las espinas genales. De este modo reconocen como válido el nombre *L. granulosus* para el material de la localidad tipo (área de Alfarcito) (Waisfeld y Vaccari, 2003, lámina 30, figs. 8-10) y sugieren una revisión de *L. argentiniensis*, aunque mencionan que el material ilustrado por Tortello y Rao (2000, figs. 3J-3R) proveniente de las Formaciones Cardonal y Lampazar (Angosto de Lampazar, área de Pascha) debería incluirse en esta especie. Por el contrario Tortello y Aceñolaza (2010) consideran que la morfología del material tipo de *L. marianus*, a pesar de presentar deformación transversal, es asimilable a la de *L. argentiniensis*, especialmente en el grado de desarrollo del campo preglabellar y de los lóbulos palpebrales, el truncamiento anterior de la glabella y las características de las

librígenas. De esto modo estos autores, a diferencia de la propuesta anterior, consideran a *L. argentinensis* como sinónimo posterior de *L. marianus*, coincidiendo con Waisfeld y Vaccari (2003) en proponer como válida la especie *L. granulosa*.

En suma, a partir de las conclusiones de Harrington y Leanza (1957) se aceptó una gran variación morfológica dentro de la especie *L. marianus sensu lato* y este nombre fue ampliamente utilizado en el ámbito del noroeste argentino, quedando pendiente una revisión de este material y su variación inter o intra específica. Por este motivo se llevó a cabo un estudio de la variación morfológica observada en cráneos de *L. marianus sensu* Harrington y Leanza.

Materiales y Métodos

Morfometría clásica.— Se tomaron las medidas de las siguientes variables morfométricas: Largo del anillo occipital (sag.) (LAO), Largo del céfalo (sag.) (LC), Largo de la glabella (sag.) (Lgl), Largo de los lóbulos palpebrales (exasag.) (LLP), Ancho anillo occipital (tr.) (AAO), Ancho glabella (base) (tr.) (AglB), Ancho posterior de la fixígena (tr.) (APF), Ancho de la gena interocular (tr.) (AGI), Ancho de la glabella (ojos) (tr.) (AglO), Largo del área preglabellar (sag.) (LAP) y Largo del borde anterior (sag.) (LBA), tal como se detalló en la sección anterior, para un total de 73 ejemplares. Los mismos corresponden a material incluido en *L. marianus sensu* Harrington y Leanza provenientes de diferentes localidades del Noroeste Argentino, incluyendo material de las localidades tipo tanto de *L. granulosa* como *L. argentinensis*. Se incluyeron asimismo, el ejemplar tipo de *L. granulosa* (CPBA 679) y el de *L. argentinensis* (a partir del dibujo y descripción original). Con el fin de ordenar la variación observada, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (PCA) utilizando el software R (R Development Core Team, 2010), a partir de la matriz de

varianza-covarianza obtenida de las medidas transformadas a logaritmos de base 10. Asimismo, para controlar el efecto del tamaño, las variables crudas fueron corregidas, dividiéndolas por las medias geométricas (variables de tamaño de Mosimann) (ver Mosimann y James, 1979; Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2009). Se realizó un nuevo Análisis de Componentes Principales a partir de la matriz de varianza-covarianza obtenida con el logaritmo de base 10 de las variables corregidas.

Morfometría geométrica.— Se tomaron fotografías de un total de 64 cráneos asignados a la especie *L. marianus sensu* Harrington y Leanza incluyendo el material tipo de *L. granulosa* y *L. argentinensis*. En aquellos casos en que los cráneos se encontraban incompletos, la mitad completa fue reflejada, con el fin de incluir un mayor número de ejemplares. Se digitalizaron un total de 14 landmarks y 7 semilandmarks (Figura 1.8, Apéndice 2) con el programa tpsDig 2.16 (Rohlf, 2010a). Los semilandmarks fueron relajados con el programa TpsRelW 1.49 (Rohlf, 2010b), de modo que se minimice la cantidad de cambio de conformación entre cada espécimen y la configuración promedio de procrustes de todos los especímenes (Gunz *et al.*, 2005). Asimismo, con este programa se obtuvieron la forma consenso y los *partial warp scores* para cada individuo. Estos últimos fueron incluidos en una única matriz (*Weight Matrix* (WM)). En una primera instancia se exploró la relación entre la forma y el tamaño, razón por la cual se llevó a cabo una regresión lineal múltiple de la distancia de *procrustes* de los ejemplares alineados en función del logaritmo del tamaño del centroide, con el programa MorphoJ 1.02e (Klingenberg, 2011). Posteriormente se realizó un *Relative Warp Analysis* (RWA) con el TpsRelW 1.49 (Rohlf, 2010b), a partir de la WM. Asimismo, para poner a prueba si existen diferencias significativas entre los dos grupos, se llevaron a cabo un Análisis Discriminante (DA) y un Análisis de la Varianza Multivariado (MANOVA) a partir de la WM, utilizando el programa InfoStat

(Di Rienzo *et al.*, 2012). Además se realizó un Análisis de Correlación Canónico (CVA) a partir de las distancias de *procrustes* con el programa MorphoJ 1.02E (Klingenberg, 2011). Por otro lado se exploró la relación entre la forma y el tamaño a partir de una regresión multivariada entre distancia de *procrustes* y el logaritmo del *centroid size*, para todos los datos en conjunto y para cada grupo con MorphoJ 1.02E (Klingenberg, 2011).

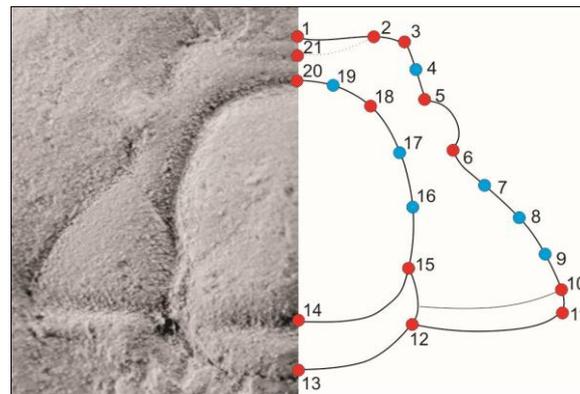


FIGURA 1.8.— Distribución de los Landmarks (rojo) y semilandmarks (celeste) (ver Apéndice 2).

Resultados

Morfometría clásica.— En cuanto al análisis llevado a cabo con las variables crudas el primer componente del PCA explica el 93,54% de la variación total, y corresponde a la variación asociada al tamaño, y todas las variables se correlacionan positivamente con este eje (Figura 1.9, Tabla 1.7). De este modo aquellos ejemplares con mayores valores para todas las variables, es decir aquellos que presentan un mayor tamaño, se encuentra en la región positiva del Pc1, mientras que en la región negativa se encuentran los ejemplares más pequeños. Sobre este eje ambos morfos se distribuyen homogéneamente (Figura 1.9). Por otro lado sobre el segundo componente que solamente explica un 2,6% de la varianza total, pueden reconocerse los dos morfos aunque con una importante zona de solapamiento entre ambos (Figura 1.9, Tabla 1.7).

Los ejemplares asignables a *L. granulosus* se ubican en la región positiva del Pc2, mientras que los de *L. marianus sensu stricto*, incluyendo al tipo de *L. argentiniensis* lo hacen en la zona negativa. Alrededor del cero se encuentra la zona de solapamiento entre los dos morfotipos, en la cual se encuentra el ejemplar tipo de *L. granulosus*. Las variables que aportan al segundo componente son el largo del anillo occipital (LAO), que lo hace positivamente (0,23) y el Largo del área preglabellar (LAP), el Largo del borde anterior (LBA) y el Largo de los lóbulos palpebrales (LLP) que lo hacen negativamente (-0,18, -0,2 y -0,13, respectivamente) (Figura 1.9, Tabla 1.7). De este modo, aquellos ejemplares que se encuentran en la zona negativa del eje, presentan lóbulos palpebrales más largos (exasag.), un área preglabellar (sag.) y un borde anterior (sag.) más desarrollados y un anillo occipital más corto (sag.). Ese es el caso de los ejemplares asignables a *L. marianus s.s.*, incluido asimismo el ejemplar tipo de *L. argentiniensis*. Por otro lado, hacia la región positiva del eje, se encuentran los ejemplares con un área preglabellar (sag.) y borde anterior (sag.) más cortos, lóbulos palpebrales (exasag.) más cortos y un anillo occipital (sag.) más largo. Este es el caso de los especímenes asignables a *L. granulosus* (Figura 1.9).

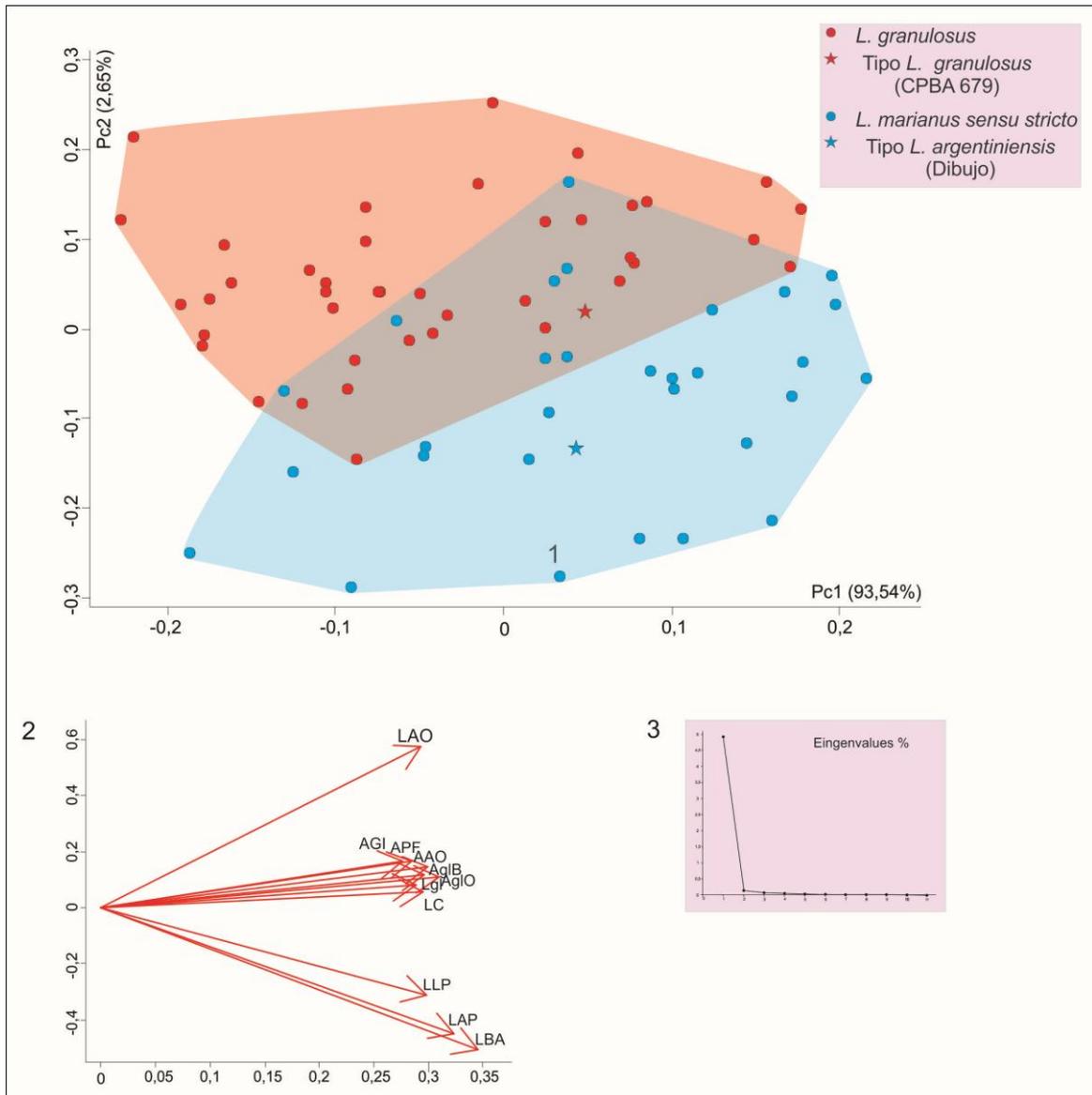


FIGURA 1.9—1, Distribución de los ejemplares sobre los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales a partir de logaritmo de variables originales, Rojo, *Leptoplastides granulatus*; Celeste, *Leptoplastides marianus sensu stricto*. Estrella roja, ejemplar tipo de *L. granulatus* (CPBA 679); Estrella celeste, tipo de *L. argentiniensis* (dibujo); 2, Aporte de cada variable a los dos primeros componentes, LBA: Largo del borde anterior, LAP: Largo del área preglabellar, APF: Ancho posterior fixígena, AGI: Ancho gena interocular, LC: Largo céfalo, AAO: ancho anillo occipital, LAO: Largo anillo occipital, AgIB: Ancho de la glabella (B), AgIO: Ancho de la glabella (ojos), Lgl: Largo de la glabella, LLP: Largo de los lóbulos palpebrales. 3, Gráfico que muestra los *eigenvalues* para cada componente.

PC	<i>Eigenvalue</i>	% varianza explicada	%varianza acumulada	variable	Pc 1	Pc 2
1	0.4925	93.54	93.54	Largo Anillo Occipital (LAO)	0.703	0.2329
2	0.01398	2.654	96.19	Largo Céfalo (LC)	0.7083	0.02355
3	0.006552	1.263	97.453	Largo Glabella (Lgl)	0.6936	0.03226
4	0.004868	0.924	98.378	Largo Lóbulos Palpebrales (LLP)	0.7156	-0.1262
5	0.003176	0.603	98.91	Ancho Anillo Occipital (AAO)	0.7183	0.05885
6	0.00219	0.416	99.397	Ancho Glabella (Base) (AgLB)	0.7111	0.0471
7	0.001423	0.27	99.667	Ancho Posterior Fixígena (APF)	0.6838	0.06654
8	0.001037	0.197	99.864	Ancho Gena Interocular (AGI)	0.6633	0.06719
9	0.0005878	0.112	99.976	Ancho Glabella (Ojos) (AgLO)	0.7429	0.04407
10	8.80E-05	1.70E-02	99.999	Largo Área Preglabelar (LAP)	0.7764	-0.18199
11	4.06E-05	8.00E-03	1	Largo Borde Anterior (LBA)	0.8287	-0.20487

TABLA 1.7— Izquierda, *eigenvalues*, varianza explicada y varianza acumulada para cada uno de los componentes. Derecha, varianza explicada por cada variable original para los dos primeros componentes

Al corregir el efecto de tamaño la situación es muy similar a la anterior, explicando los dos primeros ejes del PCA el 61,94% de la varianza total. Se observa una diferenciación entre ambos morfos aunque también existe una amplia zona donde ambas morfologías se solapan, pero en este caso se distinguen con mayor claridad las variables que permiten separar a los dos morfotipos (Figura 1.10). El primer componente presenta una correlación positiva con el Largo de los lóbulos palpebrales, el largo del área preglabelar y el largo del borde anterior (0,22, 0,38 y 0,47 respectivamente), mientras que la correlación es negativa con el Largo del anillo occipital (-0,42). De este modo, hacia la zona positiva del eje se encuentran aquellos ejemplares con área preglabelar (sag.) y borde anterior (sag.) más desarrollados, lóbulos palpebrales más largos (exasag.), mientras que en los valores negativos se ubican aquellos ejemplares con área preglabelar (sag.) y borde anterior (sag.) más cortos y lóbulos palpebrales más pequeños (exasag.) (Figura 1.10, Tabla 1.8). En cuanto al segundo componente, el largo de los lóbulos palpebrales presenta una correlación positiva (0,395), mientras que el largo del

borde anterior y el largo el anillo occipital lo hacen negativamente (-0,32 y -0,18 respectivamente). Así, hacia valores positivos del mismo se encuentran los ejemplares con lóbulos palpebrales (exasag.) más desarrollados, borde anterior (sag.) y anillo occipital (sag.) más cortos, mientras que hacia los valores negativos se encuentran los ejemplares que presentan lóbulos palpebrales más cortos (exasag.), anillo occipital (sag.) y borde anterior (sag.) más desarrollados (Figura 1.10, Tabla 1.8). Los ejemplares asignables a *L. marianus s.s.*, incluyendo el tipo de *L. argentiniensis* se encuentran básicamente en el cuadrante positivo para ambos ejes, mientras que *L. granulosus* se ubica en el cuadrante negativo para ambos ejes. De este modo, los ejemplares asignables a *L. marianus s.s.*, a diferencia de los de *L. granulosus*, presentan un área preglabellar (sag.) más desarrollada, lóbulos palpebrales (exasag.) más largos y un anillo occipital (sag.) más corto (Figura 1.10).

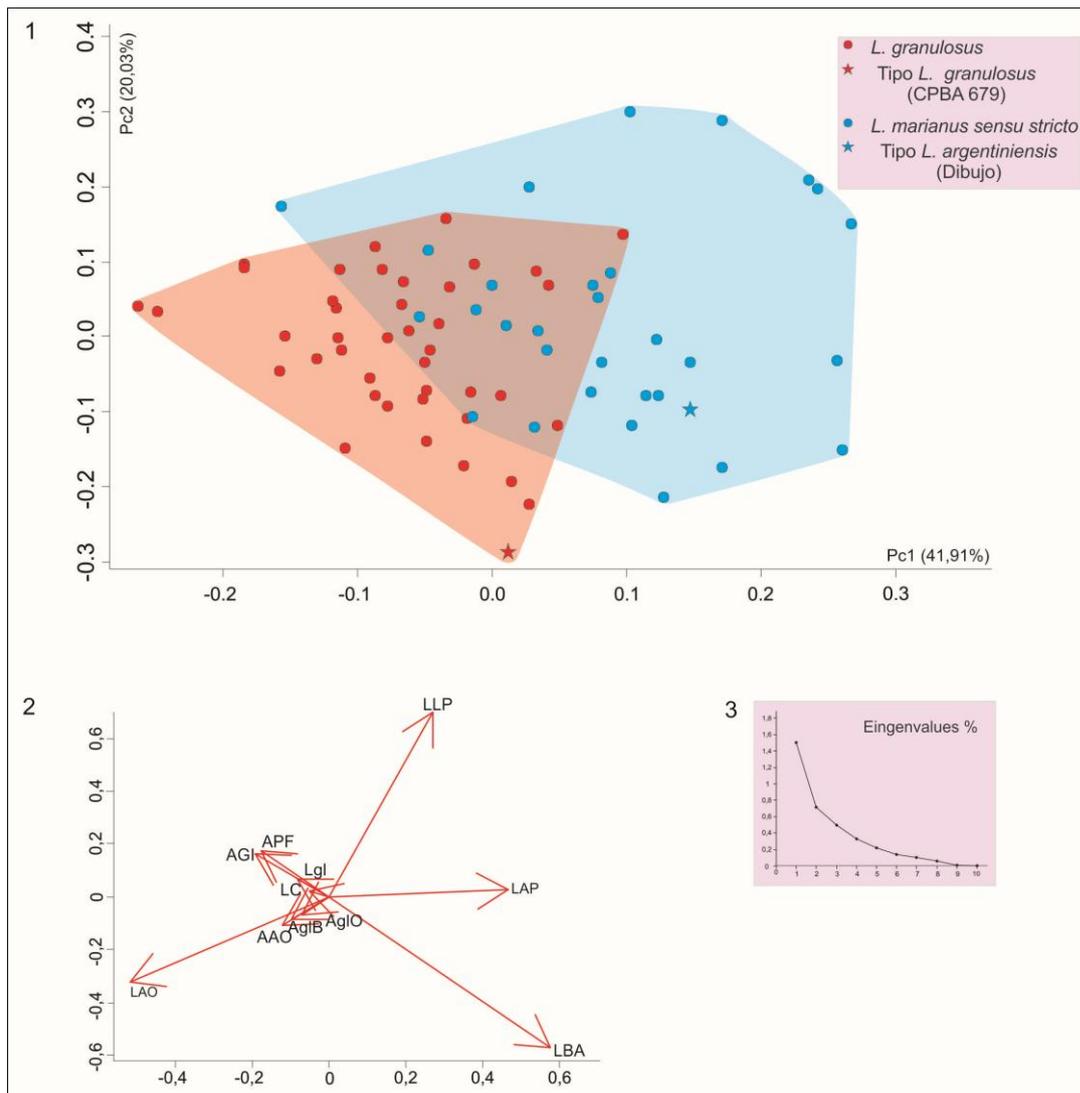


FIGURA 1.10—1, Distribución de los ejemplares sobre los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales a partir del logaritmo de variables corregida. Rojo, *Leptoplastides granulatus*; Celeste, *Leptoplastides marianus sensu stricto*. Estrella roja, ejemplar tipo de *L. granulatus* (CPBA 679); Estrella celeste, tipo de *L. argentiensis* (dibujo); 2, Aporte de cada variable a los dos primeros componentes, LBA: Largo del borde anterior, LAP: Largo del área preglabellar, APF: Ancho posterior de la fixígena, AGI: Ancho gena interocular, LC: Largo céfalo, AAO: ancho anillo occipital, LAO: Largo anillo occipital, AgIB: Ancho de la glabela (Base), AgIO: Ancho de la glabela (ojos), Lgl: Largo de la glabela, LLP: Largo de los lóbulos palpebrales. 3, Gráfico que muestra los *eigenvalues* para cada componente.

Morfometría geométrica.— En cuanto al RWA, el primer eje explica un 34,07% de la variación total y permite separar claramente a los dos morfotipos. Este eje muestra una variación en el tamaño relativo de la glabela y anillo occipital, la dirección de la sutura facial tanto de la rama anterior como posterior, el largo del campo preglabellar.

Asimismo, el tamaño y posición de los lóbulos palpebrales varía a lo largo del eje. Hacia la región positiva de este eje se encuentran los ejemplares con una glabella y anillo occipital relativamente más pequeños, una rama posterior de la sutura facial que tiende a ser cóncava, lóbulos palpebrales más largos (exasag.) de posición paralela respecto de los surcos axiales, y ubicados hacia la mitad de la glabella. La rama anterior de la sutura facial tiende a ser subparalela y el campo preglabellar apenas más desarrollado (Figura 1.11). Por otro lado, los ejemplares de la región negativa del $Rw1$ presentan una glabella y anillo occipital relativamente grandes, una rama posterior de la sutura facial claramente convexa, un campo pregablelar más corto (sag.). La rama anterior de la sutura facial tiende a ser convergente y los lóbulos palpebrales son más pequeños, se ubican oblicuos respecto del surco axial y su posición es más anterior, cercanos al límite anterior de la glabella (Figura 1.11). Los ejemplares asignables a *L. granulosis* se ubican casi por completo en los valores negativos de este eje y el ejemplar tipo de esta especie se ubica cercano a las formas más extremas del mismo. Por su parte los ejemplares asignables a *L. marianus s.s.* se ubican en la región positiva del eje (Figura 1.11). En cuanto al segundo eje, el cual explica una varianza de 15,17%, muestra básicamente una variación en el ancho posterior de la fixígena y el largo del área preglabellar. Sobre este eje ambos morfos se distribuyen homogéneamente (Figura 1.11). De este modo, los ejemplares de *L. granulosis* se caracterizan por presentar un eje axial del cranium relativamente grande, una rama posterior de la sutura facial claramente convexa, un campo pregablelar más corto (sag.). La rama anterior de la sutura facial tiende a ser convergente y los lóbulos palpebrales son más pequeños, se ubican oblicuos respecto del surco axial y su posición es más anterior, cercanos al límite anterior de la glabella. Mientras que los ejemplares de *L. marianus s.s.* se caracterizan por presentar una glabella y anillo occipital relativamente más pequeños, una rama

posterior de la sutura facial que tiende a ser cóncava, lóbulos palpebrales más largos (exasag.), de posición paralela respecto al surco axial, y ubicados hacia la mitad de la glabella. Asimismo, la rama anterior de la sutura facial tiende a ser subparalela, el campo preglabellar apenas más desarrollado.

PC	Eigenvalue	% varianza explicada	%varianza acumulada	variable	CP 1	CP 2
1	0.01501	41.909	41.909	Largo Anillo Occipital (LAO)	-0.4246	-0.184
2	0.007175	20.033	61.942	Largo Céfalo (LC)	-0.0426	0.0138
3	0.004946	13.81	75.752	Largo Glabella (Lgl)	-0.0695	0.0367
4	0.003268	9.124	84.877	Largo Lóbulos Palpebrales (LLP)	0.2224	0.3957
5	0.002218	6.192	91.069	Ancho Anillo Occipital (AAO)	-0.1	-0.0603
6	0.001423	3.973	95.042	Ancho Glabella (Base) (AgIB)	-0.0824	-0.0493
7	0.00104	2.904	97.946	Ancho Posterior Fixígena (APF)	-0.1453	0.0999
8	0.0006037	1.686	99.632	Ancho Gena Interocular (AGI)	-0.1568	0.0909
9	9.10E-05	0.254	99.989	Ancho Glabella (Ojos) (AgIO)	-0.05741	-0.0371
10	4.07E-05	0.114	1	Largo Área Preglabellar (LAP)	0.383	0.0157
				Largo Borde Anterior (LBA)	0.473	-0.3221

TABLA 1.8— Izquierda, *eigenvalues*, varianza explicada y varianza acumulada para cada uno de los componentes. Derecha, varianza explicada por cada variable original para los dos primeros componentes

En cuanto al MANOVA, se observa que existen diferencias significativas entre los dos grupos (p (Wilks) $< 0,0001$). Asimismo los contrastes de Hotelling indican que existen diferencias significativas entre los tres grupos y la tabla de clasificación cruzada obtenida a partir del DA muestra un error de 0%.

Al analizar la variación asociada al tamaño, los ejemplares de *L. granulatus* muestran una relación entre la forma y el tamaño, y la regresión entre las distancias de *procrustes* y el Logaritmo del tamaño del centroide es significativa ($p=0,0379$, prueba de permutación, 10000 réplicas). Los ejemplares de mayor tamaño presentan un área

preglabeled menos desarrollada y una rama posterior de la sutura facial menos convexa que los ejemplares más pequeños (Figura 1.12). Mientras que la regresión multivariada para los ejemplares de *L. marianus s.s.* no es significativa, es decir que no existe evidencia suficiente para afirmar que exista una variación en la forma asociada al tamaño para esta especie (prueba de permutación para 10000 réplicas, $p = 0,3197$).

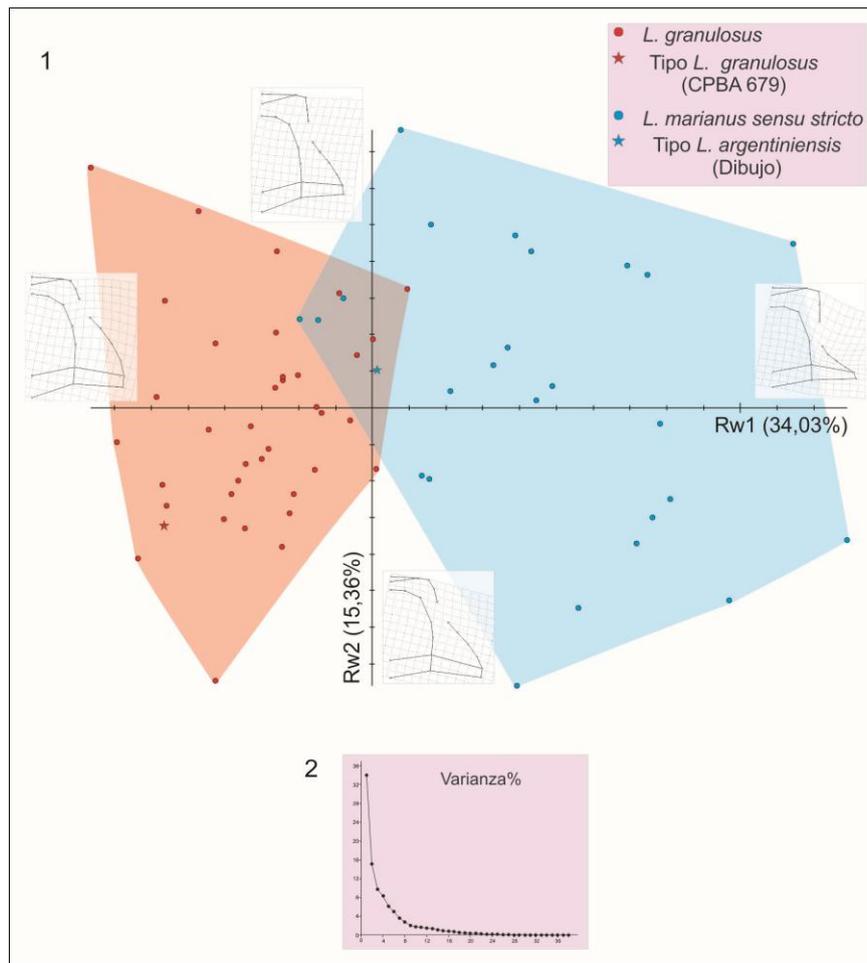


FIGURA 1.11— Distribución de los ejemplares en los dos primeros ejes del RWA; *Thin-plate spline* indican las formas extremas para cada eje. Rojo, *Leptoplastides granulosa*, Celeste, *Leptoplastides marianus sensu stricto*. Estrella roja, ejemplar tipo de *L. granulosa* (CPBA 679); Estrella celeste, tipo de *L. argentiensis* (dibujo); Los *Convex hull* indican morfoespecies 2, Gráfico mostrando varianza explicada para cada RWs.

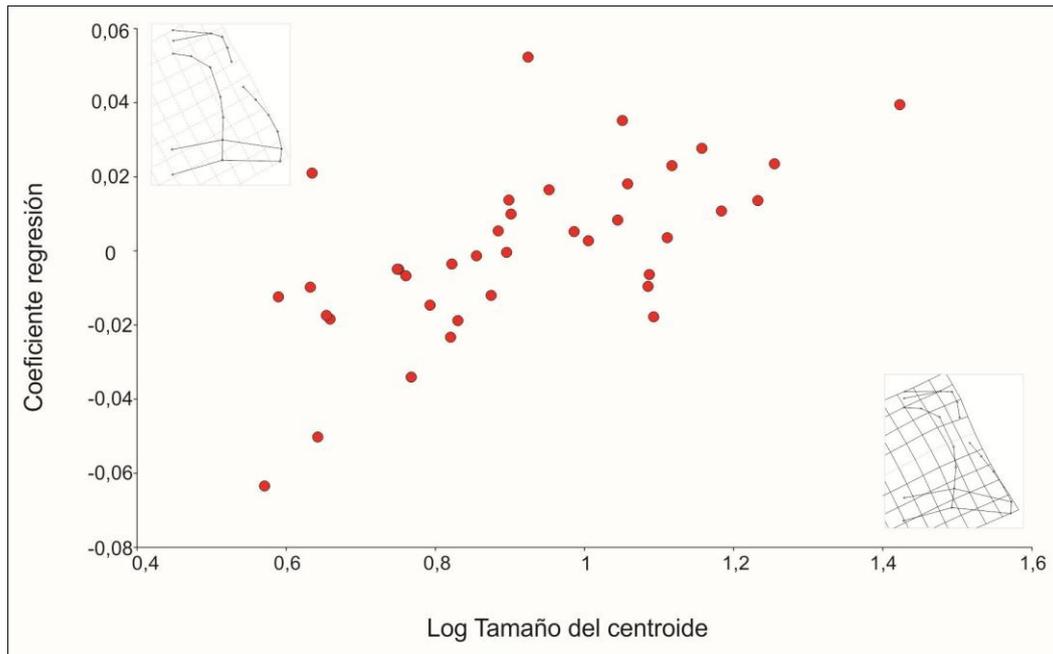


FIGURA 1.12— Coeficientes de regresión en función del logaritmo del tamaño del centroide. Las grillas de deformación corresponden a las formas extremas.

Discusión

En primer lugar, en este trabajo se siguió el criterio de Tortello y Aceñolaza (2010) quienes consideran a *L. argentiniensis* como sinónimo posterior de *L. marianus* s.s. Debido justamente a la deformación que presenta el material tipo de *L. marianus*, éste no pudo incluirse en los análisis. A pesar de esto y tal como señalan dichos autores, la morfología de este material es asimilable a la de *L. argentiniensis*, particularmente en el grado de desarrollo de campo prelabelar y de los lóbulos palpebrales, y ambos caracteres resultan de importancia para separar los dos morfotipos, tanto en los análisis de morfometría clásica como geométrica. Asimismo, los resultados de los análisis realizados muestran que existen claras diferencias entre ambos morfotipos que justifican su separación en dos especies diferentes, las cuales serán discutidas a continuación. De este modo, tal como propusieron Waisfeld y Vaccari

(2003) y soportado por los resultados obtenidos en este trabajo, se opta por considerar un taxón válido a la especie *L. granulatus*.

Respecto de las diferencias entre ambas especies, hay que destacar en primer lugar que no existen diferencias entre ellas en cuanto al tamaño, y ambas varían en este sentido de un modo similar. Por otro lado, si bien ambos análisis permiten diferenciar a las dos especies, los análisis de morfometría clásica presentan una zona de solapamiento entre ambas mucho mayor. Además, las diferencias entre ambas especies quedan mejor representadas en los análisis de morfometría geométrica ya que permiten considerar de una manera más completa la morfología del cráneo, considerando caracteres tales como la forma de la sutura facial y la posición relativa de los lóbulos palpebrales, que no pueden representarse con medidas clásicas. Los análisis de morfometría clásica muestran diferencias en el grado de desarrollo del área prelabelar, el largo de los lóbulos palpebrales y el largo del anillo occipital. Los dos primeros caracteres también resultan de importancia para separar las dos especies en el análisis de morfometría geométrica. Más aún, estos dos fueron destacados como diferencias entre *L. granulatus* y *L. marianus* (= *L. argentiniensis*) por Waisfeld y Vaccari (2003). Otra diferencia que proponen estos autores es en cuanto al ancho de las fixígenas posteriores aunque los resultados aquí obtenidos no corroboran esta afirmación. Los análisis de morfometría geométrica, tal como se destacó anteriormente, permiten una mejor separación entre ambas especies y permiten sumar a las diferencias entre ellas la posición de los lóbulos palpebrales, ya señalada anteriormente como diferencia por Waisfeld y Vaccari (2003), el tamaño relativo del eje axial del cráneo y la forma de la sutura facial.

La variación morfológica asociada al desarrollo ontogenético ha sido documentada en diferentes especies de *Leptoplastides* (e.g. Robison y Pantoja-Alor, 1968; Fortey y Owens, 1991), y se asocia en general a caracteres cualitativos, tal como

el grado de segmentación de la glabella, el grado de definición del surco del borde anterior, el grado de desarrollo del borde anterior y la presencia de un nodo occipital; los cranidios de los holáspidos tardío tienden a ser más lisos. A pesar de esto, no se ha documentado crecimiento alométrico en especies de este género, aunque este fenómeno ha sido registrado en varias especies de olénidos (*e.g.* Kim *et al.*, 2002). En el caso de las dos especies estudiadas en esta sección, mientras que *L. marianus s.s.* no muestra evidencias de crecimiento alométrico, la especie *L. granulosus* sí lo hace. El rango de tamaños de los ejemplares de *L. granulosus* incluidos en el análisis (largo del cráneo entre 0,195cm y 1,306 cm) es mayor que el de los ejemplares *L. marianus s.s.* (largo del cráneo entre 0,252cm y 1,279cm). Esta podría ser la razón por la cual no se observe variación morfológica asociada al tamaño para esta especie. Sería necesaria la inclusión de un mayor número de ejemplares para llevar a cabo un análisis que específicamente tenga como objetivo cuantificar este tipo de variación. En cuanto a *L. granulosus*, los meráspidos tardíos / holáspidos tempranos presentan un área preglabellar más desarrollada y una rama de la sutura facial más convexa.

Conclusiones

L. argentiniensis es un sinónimo posterior de *L. marianus sensu stricto*, pues su morfología es asimilable en caracteres tales como el largo del campo preglabellar y el largo de los lóbulos palpebrales, ambos de importancia a la hora de definir especies de *Leptoplastides*.

L. marianus s.s. se caracteriza por una glabella y anillo occipital proporcionalmente más chicos en relación al tamaño del cráneo, una rama posterior de la sutura facial que varía de casi recta a cóncava, lóbulos palpebrales largos (exasag.), de posición paralela respecto al surco axial, y ubicados hacia la mitad de la glabella, una

rama anterior de la sutura facial que tiende a ser subparalela y un campo preglabellar apenas más desarrollado.

Se reconoce como válida la especie *L. granulosus*, la cual se caracteriza por presentar un eje axial del cráneo relativamente grande, una rama posterior de la sutura facial claramente convexa, los lóbulos palpebrales pequeños, ubicados oblicuos respecto del surco axial y de posición anterior, cercanos al límite anterior de la glabella, una rama anterior de la sutura facial que tiende a ser convergente y un campo preglabellar muy corto (sag.).

L. granulosus presenta crecimiento alométrico. Los ejemplares meráspidos tardíos / holáspidos tempranos presentan un área preglabellar más desarrollada y una rama de la sutura facial más convexa, a diferencia de los holáspidos tardíos que presentan el área preglabellar más corta y la rama posterior de la sutura facial menos convexa.

1.3c El caso de *Parabolinella? triarthroides* Harrington

Introducción

La especie *Parabolinella triarthroides* Harrington fue originalmente descrita por Harrington (1938, pág. 194, lám. 7, figs. 10 — 11) sobre la base de dos cráneos provenientes de la Quebrada de Coquena, Purmamarca, provincia de Jujuy. El material complementario asignado a esta especie por Harrington y Leanza (1957) consiste solamente en cráneos, los cuales se han registrado en el Tremadociano tardío del Noroeste argentino, Biozona de *Bienvillia tetragonalis* — *Conophrys minutula* y Biozona de *Notopeltis orthometopa* en las localidades de río Santa Victoria (Iruya), río

Iturbe (Humahuaca), quebrada de San Gregorio (Tilcara), y quebrada Colorada de Fundición. Recientemente Waisfeld y Vaccari (2003, lám 32, figs. 14-18.) ilustran material proveniente de la localidad tipo de *P.? triarthroides* (Quebrada de Coquena, Purmamarca), el cual asignan a esta especie. A partir de este nuevo material, estos autores destacan dos características distintivas de la misma: el gran tamaño de los lóbulos palpebrales y una peculiar escultura en el céfalo.

P.? triarthroides se diferencia del resto de las especies de *Parabolinella* por presentar un surco preoccipital (S1) simple. Harrington y Leanza (1957) destacan esta diferencia, pero consideran que no es suficiente como para excluirla del género, dado que esta especie presenta una serie de características morfológicas típicas del mismo, tales como el surco marginal con hoyuelos, la fixígena posterior más ancha que la mitad del ancho del anillo occipital, un campo preglabellar desarrollado, entre otras. No obstante Harrington y Leanza (1952) han propuesto a *P.? triarthroides* como una “especie intermedia” entre los géneros *Parabolinella* y *Bienvillia*, siendo justamente la presencia del S1 bifurcado una evidencia de este hecho. Recientemente la asignación genérica de *P.? triarthroides* ha sido puesta en duda sobre la base de un análisis filogenético que la ubica como especie hermana del género *Bienvillia* (Monti y Confalonieri, 2013). De este modo, con el fin resolver la asignación genérica de esta especie, se llevó a cabo un análisis morfométrico de los miembros asignados a esta especie y en particular el material tipo de la misma y ejemplares pertenecientes tanto a *Parabolinella* como a *Bienvillia*.

Materiales y Métodos

Morfometría clásica.— Se tomaron las medidas de las siguientes variables morfométricas para un total de 90 ejemplares, tal como se destacó en la sección

anterior: Largo del anillo occipital (sag.) (LAO), Largo del céfalo (sag.) (LC), Largo de la glabella (sag) (Lgl), Largo de los lóbulos palpebrales (exasag.) (LLP), Ancho anillo occipital (tr.) (AAO), Ancho glabella (base) (tr.) (AglB), Ancho posterior de la fixígena (tr.) (APF), Ancho de la gena interocular (tr.) (AGI), Ancho de la glabella (ojos) (tr.) (AglO), Largo del área preglabellar (sag.) (LAP) y Largo del borde anterior (sag.) (LBA). Entre los ejemplares incluidos en el análisis 28 corresponden al género *Bienvillia* y 56 al género *Parabolinella*. Asimismo, se incluyeron los dos ejemplares tipo descritos por Harrington (1938): CPBA 5 (tipo) y CPBA 54 (paratipo), más un ejemplar determinado como *P.? triarthroides*, proveniente de la localidad tipo (CPBA 9). Además se incluyeron dos ejemplares determinados por Waisfeld y Vaccari (2003, lámina 32, figs. 15 y 16) como *P.? triarthroides* y que provienen de la localidad tipo de esta especie. Con el fin de ordenar la variación observada, estas variables fueron analizadas por medio de un Análisis de Componentes Principales (PCA) utilizando el software R (R Development Core Team, 2010), a partir de la matriz de varianza-covarianza obtenida de las medidas transformadas a logaritmos de base 10. Asimismo, para controlar el efecto del tamaño, las variables crudas fueron corregidas, dividiéndolas por las medias geométricas (Variables de tamaño de Mosimann) (Ver Mosimann y James, 1979; Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2009). Se realizó un nuevo Análisis de Componentes Principales a partir de la matriz de varianza-covarianza obtenida con el logaritmo de base 10 de las variables corregidas.

Resultados

En cuanto al análisis llevado a cabo con las variables crudas el primer componente del PCA explica el 90,63% de la variación total que se corresponde a la variación asociada al tamaño, y todas las variables se correlacionan negativamente con este eje (Figura 1.13, Tabla 1.9). De este modo aquellos ejemplares con mayores valores

para todas las variables, es decir aquellos que presentan un mayor tamaño, se encuentra en la región negativa del PC1, mientras que en los positivos se ubican los ejemplares más pequeños. Ambos géneros se distribuyen homogéneamente sobre este componente (Figura 1.13). Por otro lado, el segundo componente que sólo explica el 5% de la varianza total, presenta una zona de solapamiento entre ambos géneros, aunque existe una cierta separación entre los mismos. Los ejemplares asignados al género *Bienvillia* se ubican en la zona positiva del PC2, mientras que los del género *Parabolinella* se encuentran preferencialmente en los valores positivos (Figura 1.13). Sin embargo, este componente no muestra claras correlaciones con las variables originales y sólo el largo del área preglabellar (sag.) y el largo del borde anterior (sag.) presentan una correlación negativa con el mismo (-0,39 y -0,33 respectivamente, Figura 1.13, Tabla 1.9). De este modo, los ejemplares ubicados en la región negativa del eje, es decir aquellos asignados al género *Parabolinella* presentan un área preglabellar y un borde anterior más desarrollado que aquellos que se ubican en la zona positiva, los correspondientes al género *Bienvillia*. El ejemplar tipo de *P.? triarthroides* se ubica en la zona de solapamiento de ambos géneros, mientras que el paratipo se encuentra en la zona negativa, en la región que ocupa *Parabolinella*.

PC	Eigenvalue	%Varianza Explicada	%Varianza acumulada	Variable	PC1	PC2
1	0.8382	90.63	90.63	Largo Anillo Occipital (LAO)	-0.17185	-0.005829
2	0.04632	5.008	95.639	Largo Céfaló (LC)	-0.8517	0.03774
3	0.0224	2.422	98.061	Largo Glabella (Lgl)	-0.8479	0.14555
4	0.006817	0.737	98.798	Largo Lóbulo Palpebral (LLP)	-0.788	0.10724
5	0.004293	0.464	99.262	Ancho Anillo Occipital (AAO)	-0.8937	0.16102
6	0.003203	0.346	99.608	Ancho Glabella (Base) (AglB)	-0.8455	0.18868
7	0.001644	0.178	99.786	Ancho Posterior Fixígena (APF)	-0.9018	-0.1437
8	0.0008248	0.089	99.875	Ancho Gena Interocular (AGI)	-0.8019	-0.06581
9	0.0006869	0.074	99.95	Ancho Glabella (Ojos) (AglO)	-0.8817	0.19424
10	0.000359	0.039	99.988	Largo Área Preglabellar (LAP)	-0.9005	-0.3913
11	0.000108	0.0012	1	Largo del Borde Anterior (LBA)	-0.9567	-0.33672

TABLA 1.9— Izquierda, *eigenvalues*, varianza explicada y varianza acumulada para cada uno de los componentes. Derecha, varianza explicada por cada variable original para los dos primeros PCs

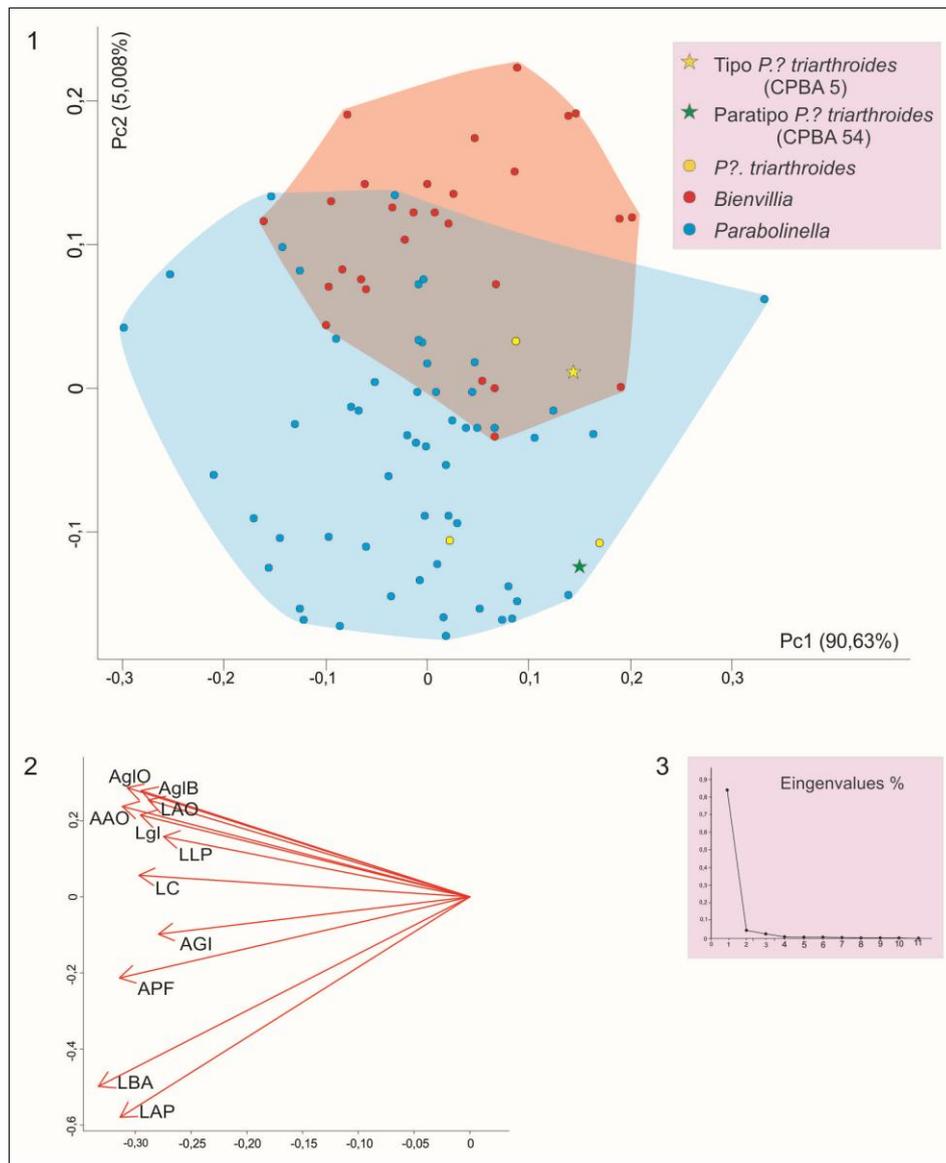


FIGURA 1.13—1, Distribución de los ejemplares sobre los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales a partir del logaritmo de variables originales, Rojo, *Bienvillia*; Celeste *Parabolinella*; Amarillo, *Parabolinella? triarthroides*; estrella amarilla: ejemplar tipo *Parabolinella? triarthroides* (CPBA 5); estrella verde: paratipo *Parabolinella? triarthroides* (CPBA 54). 2, Aporte de cada variable a los dos primeros componentes, LBA: Largo del borde anterior, LAP: Largo del área preglabellar, APF: Ancho posterior de la fixígena, AGI: Ancho gena interocular, LC: Largo céfalo, AAO: ancho anillo occipital, LAO: Largo anillo occipital, AgIB: Ancho de la glabella (B), AgIO: Ancho de la glabella (ojos), Lgl: Largo de la glabella, LLP: Largo de los lóbulos palpebrales. 3, Gráfico que muestra los *eigenvalues* para cada componente.

Al corregir el efecto de tamaño se observa que los dos primeros ejes del PCA, que explican un 55,957% de la varianza total, permiten diferenciar claramente los dos géneros y que *P.? triarthroides* se encuentra dentro del rango de variación del género

Parabolinella (Figura 1.14, Tabla 1.10). El primer eje se correlaciona positivamente con el ancho de la gena interocular (tr.), el ancho de la fixígena posterior (tr.), el largo del área preglabellar (sag.) y el largo del borde anterior (sag.), y negativamente con el largo del anillo occipital (sag.), el ancho del anillo occipital (tr.), el largo de los lóbulos palpebrales (exasag.), el ancho de la glabela (base) (tr.), el Ancho de la glabela (ojos) (tr.), el largo de la glabela (sag.) y el largo del céfalo (sag.). Sin embargo, sólo el largo de área preglabellar (sag.) y el largo del borde anterior (sag.) presentan una correlación fuerte y, tanto el ancho de la fixígena posterior (tr.) como el largo del anillo occipital (sag.), ancho de anillo occipital (tr), largo de los lóbulos palpebrales (tr.), ancho de la glabela (base) (tr.), ancho de la glabela (ojos) (tr.) y el largo de la glabela (sag.), presentan una correlación moderada. Entonces, los ejemplares de la zona negativa se caracterizan por un eje de céfalo más desarrollado (glabela y anillo occipital relativamente más grandes), lóbulos palpebrales más largos (exasag.), fixígena posterior más angosta (tr.), y un área preglabellar y borde anterior cortos (sag.). Los ejemplares de la zona positiva de este eje, por el contrario, poseen una glabela y anillo occipital relativamente más pequeños, lóbulos palpebrales más cortos (sag.), fixígena posterior más ancha (tr.) y área preglabellar y borde anterior más desarrollados (sag.) (Figura 1.14, Tabla 1.10). En este eje los ejemplares de *Bienvillia* se ubican casi por completo en la zona negativa, mientras que los ejemplares de *Parabolinella* (donde a su vez quedan incluidos los especímenes de *P.? triarthroides*) se encuentran distribuidos más o menos homogéneamente (Figura 1.14). El segundo componente se correlaciona positivamente con el ancho de la gena interocular (tr.), el ancho de la fixígena posterior (tr.) y el largo del área preglabellar (sag.) y negativamente con el largo del borde anterior (sag.) y el largo de los lóbulos palpebrales (exasag.), mientras que el resto de las variables prácticamente no muestran relación con este eje, siendo despreciable el aporte de estas

al Pc2 (Figura 1.14, Tabla 1.10). De este modo, los ejemplares que se ubican hacia los valores negativos de este componente presentan lóbulos palpebrales más largos (exasag.), un borde anterior más desarrollado (sag.), fixígenas posteriores más angostas (tr.), área preglabellar más corta (sag.) y gena interocular más angosta (tr.). Por el contrario, los especímenes de la región negativa se caracterizan por un área preglabellar (sag.) y fixígenas posteriores (tr.) más desarrolladas, una gena interocular más ancha (tr.) y lóbulos palpebrales (exasag.) y borde anterior (sag.) más cortos. Este eje también permite separar ambos géneros: los ejemplares pertenecientes a *Parabolinella* (incluidos los especímenes de *P.? triarthroides*) ocupan la zona positiva del Pc2, mientras que los de *Bienvillia* se encuentran en la zona negativa del mismo. De este modo, y a diferencia de *Bienvillia*, *Parabolinella* se caracteriza por presentar un área preglabellar más desarrollada (sag.), fixígenas posteriores más anchas (tr.), genas interoculares más desarrolladas (tr.) y lóbulos palpebrales más cortos (exasag.). Los ejemplares de *P.? triarthroides* presentan una morfología asimilable a *Parabolinella* y quedan incluidos dentro de rango de variación de este género (Figura 1.14).

PC	Eigenvalue	%Varianza Explicada	%Varianza acumulada	Variable	PC1	PC2
1	0,0471	52,88	52,88	Largo Anillo Occipital (LAO)	-0,30301	-0,015348
2	0,02258	25,348	78,228	Largo Céfaló (LC)	-0,05888	0,016302
3	0,007903	8,872	87,101	Largo Glabela (Lgl)	-0,25031	-0,064407
4	0,004337	4,869	91,969	Largo Lóbulos Palpebrales (LLP)	-0,19912	-0,154966
5	0,003425	3,845	95,814	Ancho Anillo Occipital (AAO)	-0,26670	-0,028073
6	0,001656	1,859	97,674	Ancho Glabela (Base) (AgIB)	-0,32817	-0,003352
7	0,0009033	1,014	98,688	Ancho Posterior Fixígena (APF)	0,27278	0,432042
8	0,0006873	0,772	99,459	Ancho Gena Interocular (AGI)	0,10886	0,264145
9	0,0003735	0,419	99,879	Ancho Glabela (Ojos) (AgIO)	-0,32860	-0,064817
10	0,000108	0,121	1	Largo Área Preglabellar (LAP)	0,71355	0,228056
				Largo Borde Anterior (LBA)	0,63960	-0,609581

TABLA 1.10— Izquierda, *eigenvalues*, varianza explicada y varianza acumulada para cada uno de los componentes. Derecha, varianza explicada por cada variable original para los dos primeros componentes

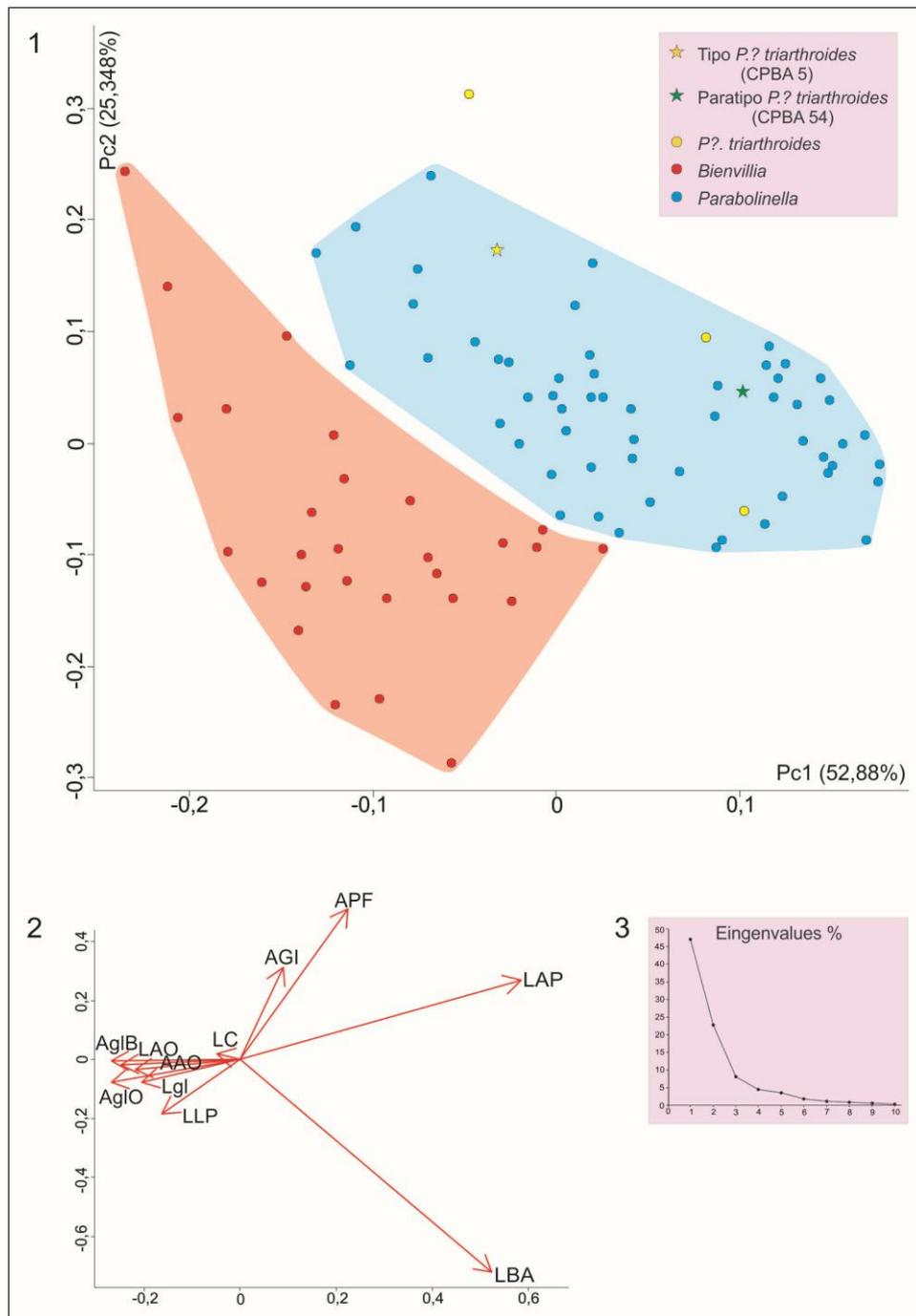


FIGURE 1.14—1, Distribución de los ejemplares sobre los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales a partir de logaritmo de variables corregidas. Rojo, *Bienvillia*; Celeste *Parabolinella*; Amarillo, *Parabolinella? triarthroides*; estrella amarilla: ejemplar tipo *Parabolinella? triarthroides* (CPBA 5); estrella verde: paratipo *Parabolinella? triarthroides* (CPBA 54). 2, Aporte de cada variable a los dos primeros componentes, LBA: Largo del borde anterior, LAP: Largo del área preglabellar, APF: Ancho fíxigena posterior, AGI: Ancho gena interocular, LC: Largo céfalo, AAO: ancho anillo occipital, LAO: Largo anillo occipital, AglB: Ancho de la glabella (B), AglO: Ancho de la glabella (ojos), Lgl: Largo de la glabella, LLP: Largo de los lóbulos palpebrales. 3, Gráfico que muestra los *eigenvalues* para cada componente.

Discusión

Tanto el ejemplar tipo como el paratipo de la especie *P?. triarthroides* presenta una morfología del cráneo similar a la del resto de las especies de *Parabolinella*. Si bien durante años se propuso a *P?. triarthroides* como una forma intermedia entre los géneros *Parabolinella* y *Bienvillia*, esto no se observa a partir de los resultados obtenidos en este trabajo de tesis. Según los resultados presentados en cuanto a la morfología general del cráneo, la diferencia entre los géneros *Parabolinella* y *Bienvillia* están asociadas al largo del área prelabelar, ancho de las fíxigenas posteriores, ancho de la gena interocular y largo de los lóbulos palpebrales. *Parabolinella* presenta un área prelabelar más desarrollada (sag.), fíxigenas posteriores más anchas (tr.), genas interoculares más anchas (tr.) y lóbulos palpebrales más cortos (exasag.). Las dos primeras características ya han sido destacadas por autores previos (e.g. Harrington y Leanza, 1957) como justificación de la inclusión de *P?. triarthroides* en el género *Parabolinella*. El gran tamaño de los lóbulos palpebrales destacado por Waisfeld y Vaccari (2003) como característica de esta especie, se encuentra dentro del rango de variación de *Parabolinella*. Es necesario destacar que los ejemplares de *Parabolinella? triarthroides* incluidos en el análisis muestran una amplia variación morfológica, al menos en cuanto a algunas de las variables analizadas, especialmente respecto del largo del área prelabelar y el largo del borde anterior. Sin embargo, el material tipo de *P.? triarthroides* presenta una morfología asimilable a *Parabolinella* y queda incluidos dentro de rango de variación de este género. El objetivo de este trabajo no fue estudiar la variación intraespecífica de *Parabolinella? triarthroides*, aunque estos resultados consisten en el punto de partida para considerar un diseño experimental específico para cuantificar este tipo de variación, en un posterior estudio.

Cuando se analizan los datos crudos, los ejemplares de *P.? triarthroides* se encuentran en la zona de solapamiento de ambos géneros. Sin embargo tal como se señaló anteriormente este análisis se ve muy influido por el efecto del tamaño y tanto *Bienvillia* como *Parabolinella* incluyen ejemplares de un amplio rango de tamaños, sin existir una diferenciación entre estos géneros asociada a esta característica. De hecho, a partir de este análisis no pueden diferenciarse claramente los dos grupos, ni se pueden distinguir las características morfológicas que los diferencian. Ahora bien, cuando se trabaja con las variables corregidas por el tamaño, se pueden diferenciar claramente ambos géneros y no existe una zona de solapamiento entre ambas morfologías. En este caso además, es interesante destacar que teniendo en cuenta el rango de variación en la morfología del cráneo de *Parabolinella*, *P.? triarthroides* se encuentra dentro de las formas más extremas y distantes respecto de la variación morfológica observada en *Bienvillia*. De modo que no se corrobora la propuesta de Harrington y Leanza (1957) en cuanto a que esta especie corresponde a una morfología intermedia entre ambos géneros, ya que claramente su morfología general es del tipo *Parabolinella*. Ahora bien, estas similitudes en la morfología general de la especie pueden consistir en convergencias evolutivas y de hecho los resultados del análisis filogenético llevado a cabo previamente indicarían esta situación. La diferencia más importante entre *P.? triarthroides* y el resto de las especies de *Parabolinella* es, como se destacó anteriormente, la presencia de un surco preoccipital (S1) simple. Este es justamente el carácter decisivo en la filogenia del género, puesto que es la única sinapomorfía no homoplásica que define al género *Parabolinella* (Monti y Confalonieri, 2013). La asignación taxonómica de esta especie sigue siendo un tema de discusión, y esto se debe probablemente a la condición del material tipo. Asimismo el material asignado a la especie es escaso, y en muchos casos se ha referido material de mala preservación. El

material asignado a *P.? triarthroides* por Waisfeld y Vaccari (2003, lámina 32, figs. 15-16) e incluido en este análisis se encuentra muy cercano al tipo de *P.? triarthroides*. Este material complementa la descripción de la especie. Si bien no se ha publicado una descripción detallada del mismo, es importante destacar que algunos de los ejemplares ilustrados por Waisfeld y Vaccari (2003, lámina 32, figs. 14, 15) presentan el S1 bifurcado, mientras que en otros no se observa (Waisfeld y Vaccari 2003, lámina 32, figs. 16,17,18). Si bien el ejemplar tipo de *P.? triarthroides* muestra un S1 simple, esto puede deberse a cuestiones de preservación del material. De hecho, uno de los surcos, el del lado izquierdo (Lámina 4, fig. 10), muestra un esbozo de bifurcación. De este modo a la luz de estos resultados, considerando la morfología general del cráneo de esta especie, sumado a los caracteres cualitativos y los resultados de la filogenia que se discutirán más en detalle en la sección posterior, sería más adecuado dejar a esta especie dentro del género *Parabolinella*.

Conclusiones

La especie *P. triarthroides* debería quedar incluida dentro del género *Parabolinella*, tal como tradicionalmente fue considerada, puesto que la morfología general del cráneo se encuentra dentro del rango de variación de este género. Asimismo su morfología no debe considerarse como intermedia entre el género *Parabolinella* y *Bienvillia*, sino un linaje evolutivo dentro del primero.

Los ejemplares ilustrados por Waisfeld y Vaccari (2003, lámina 32, figs. 14-18) provenientes de la localidad tipo pertenecen a esta especie y amplían su descripción. La diferencia fundamental consiste en que estos ejemplares son más grandes que los tipos, pero la morfología general es consistente con los mismos.

Entre las características que diferencian a esta especie del resto de las especies de *Parabolinella* se destacan la presencia de una fixígena posterior desarrollada, la presencia de ornamentación granulosa en el cranidio, la globosidad de la glabella y el desarrollo de los lóbulos palpebrales.

El S1 de *P. triarthroides* es bifurcado, al igual que en el resto de las especies de *Parabolinella*, aunque no se observa en algunos de los ejemplares debido a la precaria preservación de dicho material.

1.3d El caso de *Jujuyaspis keideli* Kobayashi

Introducción

Jujuyaspis keideli keideli Kobayashi es un trilobite de gran importancia bioestratigráfica, considerado como indicador del Tremadociano basal, y de amplia distribución geográfica en el Ordovícico Temprano del noroeste argentino y Famatina. En Argentina, esta especie se encuentra bien acotada bioestratigráficamente en Santa Victoria, Cajas, Purmamarca y Río Volcancito (Kobayashi, 1936; Harrington y Leanza, 1957; Ortega y Rao, 1995; Tortello y Esteban, 1999; Tortello *et al.*, 1999). Asimismo se ha registrado en diversas localidades de Bolivia y la Cordillera oriental (*e.g.* Tarija, La Caldera San José, quebrada de La Cruz, ver Harrington y Leanza, 1957, Branisa, 1965, Suarez-Soruco, 1976, Pribyl y Vanek, 1980, Aceñolaza y Aceñolaza, 1992). La morfología del holáspido ha sido ampliamente descrita por Kobayashi (1936) y Harrington y Leanza (1957) y una detallada descripción del desarrollo ontogenético se encuentra en Tortello y Clarkson (2003). Asimismo, estos autores distinguen tres grupos morfológicos dentro de los holáspidos, los cuales están asociados con la edad de los ejemplares. De este modo, si bien se han llevado a cabo descripciones exhaustivas de la

morfología de esta especie, no se ha realizado aún un análisis que permita cuantificar la variación morfológica asociada al desarrollo ontogenético. Con el fin de determinar la existencia de alometrias en el desarrollo ontogenético de *Jujuyaspis keideli*, se llevó a cabo un análisis de morfometría geométrica del céfalo de dicha especie y se analizó la variación de la forma del mismo en función del tamaño, considerado como un proxy de la edad de los ejemplares.

Materiales y Métodos

Se digitalizaron 12 landmarks y 6 semilandmarks (Figura 1.15, Apéndice 2), con el programa Tpsdig 2.16 (Rohlf, 2010a), para un total de 116 ejemplares. De los mismos, 53 provienen de la localidad tipo (Purmamarca, Jujuy), mientras que el resto corresponden a otras localidades de la Cordillera Oriental. La mayoría de los ejemplares incluidos son holáspidos, 105 ejemplares, mientras que sólo 11 son meráspidos tardíos. El material incluido abarca un amplio rango de tamaños, la longitud total del céfalo varía entre 1,1mm y 19,75mm. Los semilandmarks fueron relajados con el programa TpsRelW 1.49 (Rohlf, 2010b), de modo que se minimice la cantidad de cambio de conformación entre cada especimien y la configuración promedio de procrustes de todos los especimenes (Gunz *et al.*, 2005). La variable tamaño, expresada como el logaritmo del tamaño del centroide, fue considerada como *proxy* de la edad. De este modo, se llevó a cabo una regresión múltiple de la distancia de *procrustes* en función del logaritmo del tamaño del centroide, con el programa MorphoJ 1.02e (Klingenberg, 2011). Por otro lado, se dividieron de modo cualitativo los ejemplares holáspidos, en tres grupos (H1, H2 y H3), siguiendo el criterio utilizado por Tortello y Clarkson (2003) y se llevó a cabo un Análisis de Variación Canónica (CVA) con el programa MorphoJ 1.02e (Klingenberg, 2011).

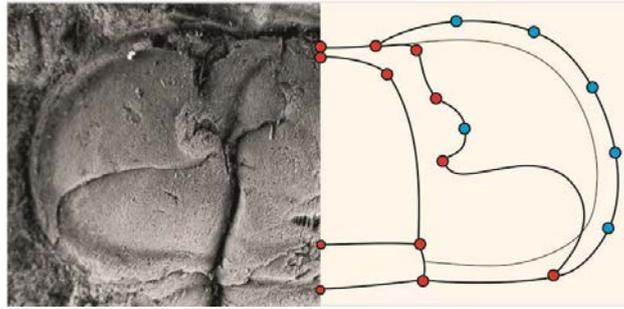


FIGURA 1.15— Distribución de landmarks (rojo) y semilandmarks (celeste) (ver Apéndice 2).

Resultados

Existe una variación significativa de la morfología del céfalo asociada al tamaño ($p < 0,001$, test de permutación, 1000 réplicas), aunque sólo explica el 6,5465% de la variación total (Fig. 1.16). Los ejemplares más jóvenes presentan librigenas de contorno más circular y expandidas anteriormente, ojos más grandes, glabella pequeña y área preglabellar más desarrollada. Por otro lado, los ejemplares gerontes poseen librigenas de contorno elíptico, posterolateralmente más desarrolladas; ojos pequeños, ubicados más cerca de la glabella, y un pobre desarrollo del área preglabellar (Figura 1.16).

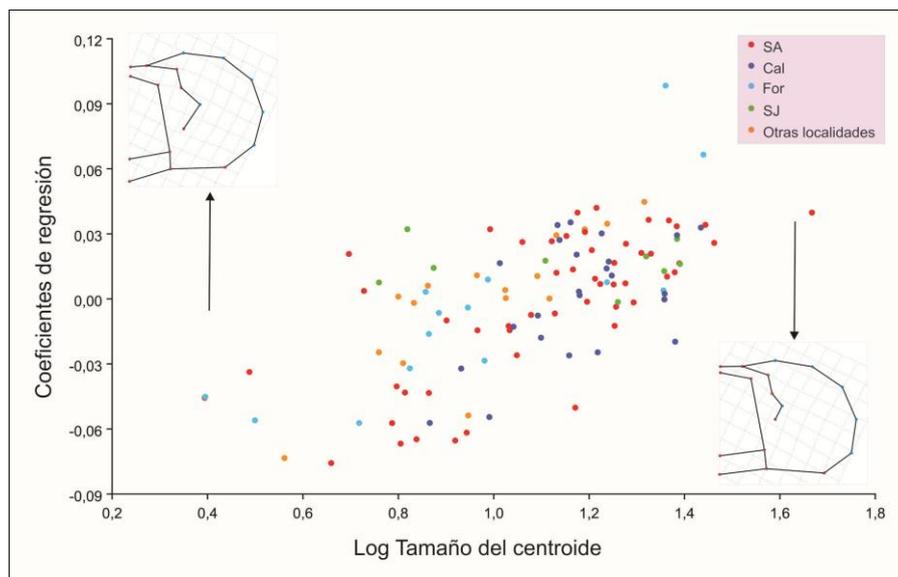


FIGURA 1.16— Coeficientes de regresión en función del logaritmo del tamaño del centroide. Las grillas de deformación corresponden a las formas extremas. Los colores indican las diferentes localidades de las que proviene el material incluido. SA: Quebrada de Salto Alto, Cal: La Calderilla, For: Quebrada de Fortuna, SJ: Camino Finca San José.

En cuanto al Análisis de Variación Canónica se diferencian los cuatro grupos, a pesar de que existe solapamiento entre ellos (Figura 1.17, Tabla 1.11). E incluso en los casos M vs H1 y H2 vs H3, las diferencias entre las distancias de *procustes* no resultan significativas (Tabla 1.11). Asimismo la matriz de clasificación cruzada muestra un error total de 19,836%, siendo mayor el error de clasificación entre los grupos H2 y H3 (Tabla 1.12).

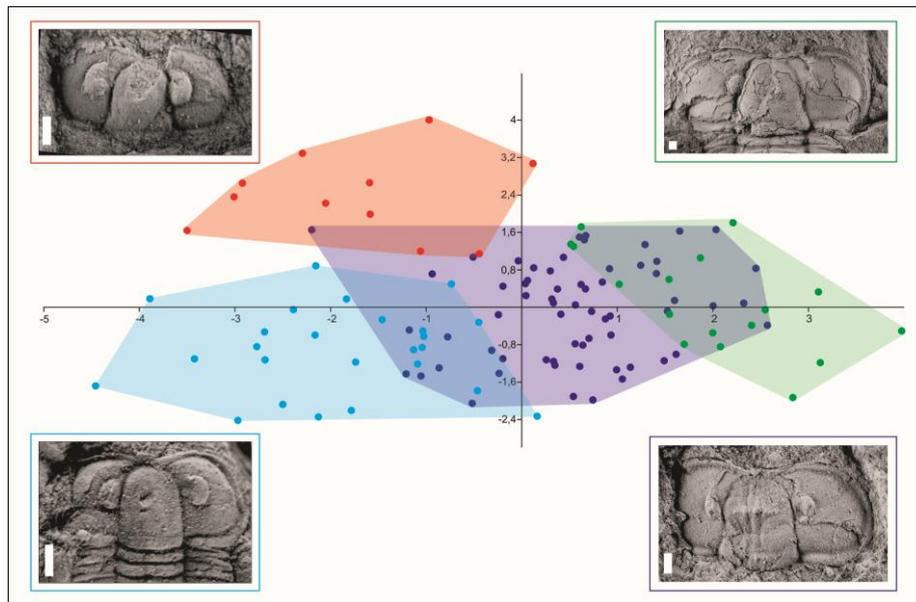


FIGURA 1.17— Gráfico del Análisis de Variación Canónica (CVA), Rojo: Meráspido (M), Celeste: Holáspido 1 (H1), Azul: Holáspido 2 (H2), Verde: Holáspido 3 (H3). En las esquinas, ejemplares representativos de cada uno de los grupos, indicados con el color correspondiente.

	M	H1	H2	M	H1	H2
H1	3,385			0,0362		
H2	3,3228	2,598		0,0486	0,0358	
H3	4,3244	3,984	1,8452	0,0612	0,0566	0,0247
H1	<0,001**			0,158		
H2	<0,001**	<0,001**		0,0014**	0,006**	
H3	<0,001**	<0,001**	0,0271*	0,001**	<0,001**	0,1952

TABLA 1.11— Distancias de Mahalanobis (izquierda) y distancias de procrustes (derecha) entre los grupos. Abajo, los p-valores para cada uno de los test de permutación (1000 réplicas), respectivamente.

	M	H1	H2	H3	Total	Error (%)
M	10	0	1	0	11	9,09
H1	1	21	3	0	25	16
H2	1	6	47	9	63	25,4
H3	0	0	2	15	17	11,76
Total	12	27	53	24	116	19,83

TABLA 1.12— Tabla de clasificación cruzada, Hileras: grupo al que pertenecen, Columnas: grupo predicho.

Discusión

Del análisis conjunto surge que existe una diferencia significativa entre los cuatro grupos. Estos resultados son consistentes con los obtenidos por Tortello y Clarkson (2003) a través de la observación morfológica directa. Sin embargo, el solapamiento observado entre los mismos en el CVA, indicaría que el cambio en la morfología no es discreto, sino que es un continuo, siendo más adecuado analizarlo como una regresión. Asimismo, las diferencias son menores entre los grupos de mayor tamaño, y el error en la clasificación cruzada es mayor entre los grupos H2 y H3, lo que muestra que los cambios morfológicos son menores entre los ejemplares gerontes.

Por otro lado, los cambios morfológicos asociados a la edad de los ejemplares, sólo explican un 6% de la variación total observada. No se ha encontrado variación morfológica asociada con la procedencia del material, ni con el modo de preservación. Actualmente se están estudiando otras fuentes de variación. Cabe desatacar que la variación morfológica asociada a la edad es similar entre las diferentes localidades estudiadas, variando sólo en el porcentaje explicado en cada caso (entre un 6% y 10%), lo que puede deberse a las diferencias entre los rangos de tamaño analizados en cada caso.

Conclusiones

Existe variación morfológica asociada a la edad de los ejemplares, esta variación no es discreta, sino que es un continuo.

Los ejemplares más jóvenes presentan librígenas de contorno circular y expandidas anteriormente, ojos más grandes, glabela pequeña y mayor desarrollo del área preglabellar.

Los ejemplares gerontes poseen librigenas de contorno elíptico, posterolateralmente más desarrolladas; ojos pequeños, ubicados más cerca de la glabella, y un pobre desarrollo del área preglabellar.

Los grupos de mayor tamaño difieren en menor grado en cuanto a las diferencias morfológicas, respecto de los grupos de menor tamaño. Los cambios morfológicos son menores entre los ejemplares gerontes.

3.4 Paleontología Sistemática

Los ejemplares colectados en el marco de este trabajo de tesis serán ingresados en la Colección de Paleontología de la Universidad de Buenos Aires (Facultad de Ciencias Exactas y Naturales) bajo siglas de repositorio CPBA. En este trabajo de tesis parte del material se presentará con número de campo (las siglas utilizadas en este caso, corresponden a las localidades en las que fueron colectadas QM; QSA). El material nuevo se destacará en negrita.

Las siglas de repositorio CPBA corresponden a la colección de Colección de Paleontología de la Universidad de Buenos Aires (Facultad de Ciencias Exactas y Naturales); mientras que las siglas MACN-Pi, hacen referencia al material depositado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, “Bernardino Rivadavia”, sección Paleontología de invertebrados.

Orden Ptychopariida Swinnerton, 1915

Suborden Olenina Burmeister, 1843

Familia Olenidae Burmeister, 1843

Subfamilia Oleninae Burmeister, 1843

Gro. *Parabolina* Salter 1849

Especie tipo. *Entomostracites spinulosus* Wahlenberg 1821 por monotipia

Subgénero *P. (Parabolina)* Salter 1849

Especie tipo. La misma que el género

Parabolina (Parabolina) kobayashii Harrington y Leanza 1957

Lámina 1, Figuras 1, 3, ? 2

1957. *Parabolina kobayashi* n. sp. Harrington y Leanza: 85-86, figs 27.1a-c

2003. *Parabolina (Parabolina) kobayashi* Harrington y Leanza. Waisfeld y Vaccari: 327, lám. 30, figs. 5,6, ?7

Tipos.— Holotipo por designación original, CPBA 4509 (Harrington y Leanza, 1957, figs. 27.1a) (Lámina 1, fig. 1), Paratipo CPBA 4508 (Harrington y Leanza, 1957, figs. 27.1b) del Tremadociano temprano del área de Pascha, confluencia entre la quebrada Devendeus y quebrada Huaico Hondo, Salta.

Comentarios.— Esta especie fue descripta originalmente por Harrington y Leanza (1957) a partir de tres ejemplares, dos del área de Pascha y uno de la zona de Iruya (Harrington y Leanza, 1957, figs. 27.1a-c). Posteriormente, Waisfeld y Vaccari (2003) re-ilustran estos tres ejemplares y señalan que el espécimen del área de Iruya, a pesar de ser muy similar al holotipo, presenta las espinas genales más anteriores y un ángulo genal obtuso, de este modo pone en duda la asignación específica del mismo. Por otro lado, estos autores destacan que el ejemplar tipo podría ser un holáspido juvenil. Luego de revisar los tres ejemplares, se opta por seguir el criterio de Waisfeld y Vaccari

(2003), considerando sólo a los dos ejemplares del área de Pascha, y dejar en duda la asignación taxonómica del ejemplar de Iruya hasta que se conozcan más ejemplares de la localidad tipo. Así en este trabajo se considera como taxón válido esta especie, y se incluye en el análisis filogenético sobre la base de los dos ejemplares de la localidad tipo.

Distribución geográfica y estratigráfica.—Confluencia entre la quebrada Davendeus y quebrada Huaico Hondo (área de Pascha), Salta. Si bien su posición estratigráfica no es conocida, los trilobites asociados (*Jujuyaspis keideli* y *Parabolinella argentinensis*) descritos por Harrington y Leanza (1957, pág. 243) indicarían una edad Tremadociana basal.

Material examinado.— CPBA 4509, 4508, ?1197

Subgénero *P. (Neoparabolina)* Nikolaisen y Henningsmoen 1985

Especie tipo. *Parabolina frequens* (Barrande 1868) por designación original

Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina (Kayser 1876)

Lámina 1, Figuras 4 – 10

1876. *Olenus argentinus* sp. nov. Kayser: 6, lám. 1, figs 1-3

1957. *Parabolina argentina* (Kayser). Harrington y Leanza: 81-85, figs 25-26 (véase sinonimia)

1957. *Parabolina argentina* (Kayser). Henningsmoen: 116-117 (véase sinonimia)

2008. *Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina* (Kayser). Tortello y Clarkson: figs 3-11 (véase sinonimia)

Tipos.— Lectotipo CPBA 2563a (Lámina 1, fig. 4), Paralectotipos CPBA 2563b y CPBA 2566, elegidos por Harrington y Leanza (1957, figs. 26.14, 26.5, 26.16, respectivamente), del Cámbrico Tardío de Tilcuya, Bolivia.

Comentarios.— Esta especie se encuentra ampliamente distribuida, tanto en la Cordillera Oriental Argentina como en el Sistema de Famatina, y es de gran importancia bioestratigráfica, permitiendo establecer correlaciones dentro del Cámbrico más tardío en la “Provincia Báltica” (Shergold, 1988) (e.g. Harrington y Leanza, 1957; Frederikson, 1958; Aceñolaza, 1992). Harrington y Leanza (1957) describen profundamente esta especie. Posteriormente, una descripción detallada de la morfología fue provista por Tortello y Clarkson (2008), especialmente de los estadios ontogenéticos tempranos, lo cual complementa la descripción de estos autores así como una discusión de su posición taxonómica. En este trabajo se re-ilustra el material tipo.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Furongiano (Biozona de *Parabolina* (*Neoparabolina*) *frequens argentina*) de Argentina, Cordillera Oriental, y Sistema de Famatina, y Bolivia, Tincuya y Salitre (para una síntesis de las localidades veáse Tortello *et al.*, 2002).

Material examinado.— CPBA 1226, 1227, 1229, 1230, 1231, 1234, 1235, 1236, 1237, 1238, 1281, 1289, 1291, 1266, 1244, 1260, 1243, 1261, 1285, 1243, 1244, 1245, 1260, 1261, 1266, 1277, 1280, 1281, 1289, 1291, 1285, 1287, 1274, 1348, 1346, 1344, 1345, 1350, 1349, 2190, 2652, 2651, 2653, 2654, 2655, 2656, 2657, 2658, 2659, 2795, 2660, 2661, 2663, 2664, 2666, 2667, 2668, 2669, 2670, 2770, 2771, 2772, 2774, 2774, 2775, 2776, 2777, 2799, 2767, 2768, 2769, 1073, 2800, 3619, 2802, 2803, 3623, 3624, 3625, 3626, 3629, 3630, 3641, 3631, 3639, 3636, 3643, 3647, 3633, 3648, 3640, 3645, 3644, 3632, 3622, 3614, 3617, 3615, 3620, 3618, 3621, 3616, 3850, 3879, 3846, 1077, 1072, 1070, 1071, 1091, 1094, 1092.

Gro. *Angelina* Salter 1859

Especie tipo. *Angelina sedgwickii* Salter 1859, designación posterior por Vodges, 1890

Angelina kayseri Harrington y Leanza 1957

Lámina 2, Figuras 1 – 8

1957. *Angelina kayseri* n. sp. Harrington y Leanza: págs 101-103, figs. 36.1a-g

2003. *Angelina kayseri* Harrington y Leanza. Waisfeld y Vaccari: 329, lám 31, figs. 10-11

Diagnosis.— *Angelina* que combina lóbulos palpebrales ubicados cerca de la glabella, con un campo preglabellar muy corto (sag.) (alrededor de 0,647 respecto del largo (sag.) del anillo occipital), un borde anterior largo (sag.) (ocupa casi la mitad del área preglabellar) y un pigidio con dos pares de espinas cortas.

Tipos.— Holotipo CPBA 4038 (Lámina 2, fig. 1) por designación original (Harrington y Leanza, 1957, fig. 36.1e). Paratipos CPBA 4032, CPBA 4048, CPBA 4049, CPBA 4052, CPBA 4053, CPBA 4054, CPBA 4056 (Harrington y Leanza, 1957, fig. 36.1a,b y f) del Tremadociano temprano del río Bocoyá (río Iruya superior), Santa Victoria, Salta.

Comentarios.— Harrington y Leanza (1957) describen esta especie sobre la base de material del área de Iruya. Estos autores presentan una descripción detallada de la misma y destacan entre sus caracteres distintivos: la posición de los lóbulos palpebrales cercanos a la glabella y la presencia de dos espinas cortas en el pigidio. Cabe destacar, asimismo que *A. kayseri* se diferencia de las otras especies de *Angelina* del noroeste argentino por la presencia de un campo preglabellar corto, separado del borde anterior por una hilera de hoyuelos delicados que se curva posteriormente en la región medial y un borde anterior que ocupa alrededor de la mitad del área preglabellar.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Tremadociano temprano, del área de Iruya (río Bocoyá y Río Nazareno), provincia de Salta. Biozona de *Kainella meridionalis*.

Material examinado.— CPBA 3923, 3927, 3930, 3942, 4032, 4038, 4048, 4049, 4052, 4053, 4054, 4056.

Angelina punctolineata Kobayashi 1937

Lámina 1, Figuras 14 – 15

1937. *Angelina punctolineata* n.sp. Kobayashi: pág. 479-480; lám. 6, fig. 22.

1957. *Angelina punctolineata* Kobayashi. Harrington y Leanza; lám. 36.2c,d. (no 36.2a,b,e)

1980. *Angelina punctolineata* Kobayashi. Pribyl y Vanek; lám 8, figs. 1-3.

Diagnosis.— *Angelina* que combina un surco del borde anterior en forma de hoyuelos con una leve inflexión en su parte medial, un campo preglabellar moderadamente desarrollado (largo (sag.) equivalente a 1,182 respecto del largo (sag.) del anillo occipital), una glabella subcuadrada y lóbulos palpebrales grandes (largo (sag.) cerca de 0,34 respecto del largo (sag.) de la glabella), ubicados relativamente lejos de la glabella (el ancho (tr) de la gena interocular es aproximadamente 0,47 respecto del ancho (tr) de la glabella a la altura de los ojos).

Tipos.— Holotipo por monotipia, Kobayashi 1937, p. 479, lám. 6, fig. 22, del Tremadociano temprano de Cuesta de Erquis, Tarija, Bolivia.

Comentarios.— Esta especie fue descrita por Kobayashi (1937, pág. 479-480, lám. 6, fig. 22) para incluir un único cranidio del Tremadociano de Bolivia. Harrington y Leanza (1957) adicionan a esta especie tres cranidios provenientes de la localidad tipo de la misma (lám. 36.2c, d) y otros tres de la localidad de Río Volcancito, Famatina

(lám. 36.2a, b y e). Sin embargo estos últimos presentan ciertas diferencias, el surco del borde anterior no presenta la leve inflexión característica de la especie, siendo éste recto; además el campo prelabelar se encuentra algo más desarrollado en los ejemplares de Río Volcancito. Estas diferencias son asimismo destacadas por Tortello y Esteban (2007, pag. 615, figs. 9.2-9.3, 9.6, ?10.9) a partir de nuevo material colectado en la localidad de río Volcancito, Famatina. Estos autores consideran que tanto estos ejemplares como los ilustrados por Harrington y Leanza (1957, lám. 36.2a, b y e) podrían adjudicarse a *A. hyeronimi*. Sin embargo, esta asignación la realizan con duda puesto que notan ciertas diferencias entre este material y la especie *A. hyeronimi* que se discutirán posteriormente.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Tremadociano temprano de Bolivia Guanacuno (Pribyl y Vanek, 1980) y Cuesta de Erquis.

Material examinado.— CPBA 5063, 5064

Angelina hyeronimi (Kayser 1876)

Lámina 2, Figuras 9 – 16

1876. *Arionellus hyeronimi* n. sp. Kayser: pág. 7 lám. 1, fig. 5
1957. *Angelina hyeronimi* (Kayser). Harrington y Leanza: pág. 99-101, figs. 35.1-11 (veáse sinonimia).
1968. *Angelina hyeronimi* (Kayser). Robison y Pantoja-Alor: pág. 785-786, pl 101, figs. 1-7.
1980. *Angelina hyeronimi* (Kayser). Pribyl y Vanek; lám. 8, figs. 4-6.
1988. *Angelina hyeronimi* (Kayser). Pratt: pág. 1605, figs 8I-K
1999. *Angelina hyeronimi* (Kayser). Tortello *et al.*: 12-13, figs. 3.S-V.
2003. *Angelina hyeronimi* (Kayser) Tortello y Esteban: pag. 340, Fig. 6 A-D.

Diagnosis.— *Angelina* con sutura facial intramarginal, lóbulos palpebrales de tamaño medio (largo (sag.) aproximadamente igual 0,32 respecto del largo (sag.) de la

glabela) ubicados cerca de la glabela (ancho (tr.) de la gena interocular aproximadamente igual a 0,36 en ancho (tr.) de la glabela a la altura de los ojos) y paralelos a los ejes axiales, anteriores a la línea media de la glabela. Campo preglabellar amplio, borde anterior ancho, separado del campo preglabellar por una hilera de hoyuelos recta o curvada anteriormente. Rama posterior de la sutura facial es recta. Pigidio sin espinas.

Tipos.— Holotipo por monotipia CPBA 2566 (Lámina 2, fig. 14) ilustrado por Kayser 1876, pl.1, fig. 5) del Tremadociano Temprano de Tilcuya, Bolivia.

Comentarios.— *Angelina hyeronimi* es una especie de amplia representación en el Cámbrico tardío — Ordovícico basal del Noroeste argentino y sur de Bolivia (*e.g.* Harrington y Leanza, 1957), así como en el Cámbrico tardío de Méjico (Robison y Pantoja-alor, 1968) y en el Ordovícico temprano de Canadá (Pratt, 1988). La misma presenta variabilidad en ciertos aspectos de su morfología, lo cual ha sido destacado por diversos autores (*e.g.* Harrington y Leanza, 1957; Robison y Pantoja-alor, 1968; Pratt, 1988 y Tortello y Esteban, 2003). Robison y Pantoja-Alor (1968) y Pratt (1988) discutieron sus caracteres diagnósticos y ampliaron su lista sinonímica. Entre el material revisado en este trabajo se encuentra el lectotipo elegido por Harrington y Leanza (1957), así como material adicional de la localidad tipo. Estos ejemplares presentan variabilidad respecto al grado de divergencia de la sutura facial, aunque la misma es siempre divergente; respecto a la segmentación glabellar, esta especie presenta dos surcos glabellares, levemente incisos o glabela lisa. Los surcos axiales de la glabela son subparalelos o suavemente convergentes anteriormente. A pesar de esta variabilidad, los ejemplares de la localidad tipo siempre conservan un margen anterior del cránido acuminado, el cual se da por un engrosamiento medial del borde anterior en forma de punta. El surco del borde consiste solamente en puntuaciones delicadas y éste es recto

o apenas curvo anteriormente, pero en estos ejemplares nunca se observa esta hilera de hoyuelos curvada hacia la parte posterior, tal como señalaron Robison y Pantoja-Alor (1968, pag. 786). En los ejemplares de Bolivia no se observa el S0 bifurcado, tal como se encuentra en los ejemplares ilustrados por Robison y Pantoja-Alor (1968, pl. 101 figs. 1-2), sin embargo esto puede ser producto de la pobre preservación de los ejemplares de Tilcuya.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Cámbrico Superior – Ordovícico Basal de la Cordillera Oriental de Argentina y Bolivia (Harrington y Leanza, 1957): Quebrada del Toro; Quebrada del Río Iturbe, área de Azul Pampa; Quebrada de Rupasca, área de Alfarcito; Quebrada de Pocoy, parte superior de la quebrada de Huichaira, área de Puerta Chañarcito; quebrada de Salto Alto, área de Purmamarca; quebrada Colorada de Fundición; Quebrada Colorada; río Santa Victoria; Tres Lagunas; Tilcuya, Bolivia. Cámbrico tardío de Méjico (Robison y Pantoja-Alor, 1968) y Ordovícico temprano Canadá (Pratt, 1988).

Material examinado.— CPBA 2566 (Lectotipo), 2567, 2565, 2563 (Paralectotipos), 4355, 2676, 3001, 3002, 2959, 2960, 2161, 2963, 2160, 2255, 2597, 2600, 2601, 2603, 2605 1002, 1051, 1089 2192 3573 3847, 3842, 3851, 3852,4026, 19437, 3642, 3634, **QSA343, QSA470, QSA474,**

Angelina sp. nov

Lámina 1, Figuras 11 – 13

1957. *Angelina hyeronimi* (Kayser). Harrington y Leanza: figs. 36.2a, b y e

2007. *Angelina cf. hyeronimi*. Tortello y Esteban: pag. 615, figs. 9.2-3, 6, ?10.9

Comentarios.— El material incluido en esta nueva especie, como se señaló anteriormente fue originalmente asignado a la especie *A. punctolineata* por Harrington y Leanza (1957). Sin embargo como ya fue señalado, los ejemplares de Río Volcancito presentan características que los distinguen de *A. punctolineata* (Harrington y Leanza, 1957, fig. 36.2c, 2d) entre ellas, el margen anterior del cranidio es acuminado y los hoyuelos que separan el borde anterior del campo preglabellar se disponen rectamente. Además, el campo preglabellar se encuentra más desarrollado en los ejemplares de Río Volcancito. Estas diferencias fueron, asimismo destacados por Tortello y Esteban (2007, pag. 615) quienes describen nuevo material de esta localidad el cual asignan, aunque con dudas, junto con los revisados a *A. cf. hyeronimi* (e.g. Kayser, 1876: lám. 1, fig. 5; Harrington y Leanza, 1957: figs. 35.1-11; Robison y Pantoja-Alor, 1968: lám. 101, figs. 1-7; Pratt, 1988: figs. 8.I-K). La razón de la asignación dudosa se debe a la forma de la glabella, la cual presenta un contorno más rectangular y se encuentra definida por surcos axiales subrectos en los ejemplares de Río Volcancito (Harrington y Leanza, 1957, figs. 36.2a, b y e y Tortello y Esteban, 2007 figs. 9.2-3, 6). Estos ejemplares presentan la gena interocular algo más ancha en relación al ancho de la glabella y la rama posterior de la sutura facial no se dirige tan rectamente hacia la parte posterior. De este modo, las diferencias observadas entre los ejemplares justifican su inclusión en una nueva especie.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Cámbrico Tardío, Miembro Filo Azul, Formación Volcancito, Famatina, La Rioja.

Material examinado.— CPBA 4088, 4089, 4090

Gro. *Parabolinella* Brögger, 1882

Especie tipo. *Parabolinella limitis* Brögger, 1882 (Bassler, 1915)

Parabolinella argentinensis Kobayashi 1936

Lámina 3, Figuras 1 – 5

1936. *Parabolinella argentinensis* sp. nov. Kobayashi: 88, pl. 15, figs.1-5

1937. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi. Kobayashi: 406, pl. 4.

1938. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi. Harrington: 193-194, pl. 7, figs. 1,2,7,8.

1957. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi. Harrington y Lenaza (partim): 104, 106, figs. 37.3, 37.10, 38.1, 38.3, 38.7, 38.8.

2003. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi. Waisfeld y Vaccari: 330, pl. 32, figs. 9-13.

Diagnosis.— Enmendada. *Parabolinella* que combina un campo preglabellar largo (sag.) (aproximadamente 2.1 veces más largo (sag.) que el anillo occipital), estriado y separado del borde anterior por un surco marginal profundo con hoyos, una gena interocular ancha (tr.) (cerca de 46% del ancho (tr.) de la glabella); una fixígena posterior desarrollada (casi del mismo ancho (tr.) que el anillo occipital); una sección anterior de la sutura facial divergente y un glabella relativamente pequeña subcuadrada, ocupa cerca de un 55% del largo (sag.) total del cráneo, con una base angosta y cuatro pares de surcos glabellares, S1 sigmoidal y bifurcado.

Tipos.— Lectotipo, elegido por Henningsmoen, 1957, p.134: Céfalo con los tres segmentos torácicos figurado por Kobayashi (1936, lám. 15, fig. 1) del Tremadociano inferior de las “*Purmarca shales*”, lado este de la quebrada de Humahuaca, Jujuy. Paralectipos ilustrados por Kobayashi (1936, lám. 15, figs. 2-5).

Comentarios.— Harrington y Leanza (1957) incluyen una gran variedad de morfologías en esta especie tal como se explicó en la sección anterior. A partir de los resultados antes comentados, en este trabajo se opta por restringir la diagnosis de esta especie sólo a los ejemplares que se corresponden con aquellos originalmente descritos por Kobayashi (1936). *P. argentinensis* ha sido relacionada con *P. triarthra* (Callaway) del Furongiano y Tremadociano de Inglaterra, Sur de Gales, Este de Canadá y Tasmania

(Callaway, 1877, lám. XXVI, fig.6), *P. bolbifrons* Fortey y Owens del Tremadociano temprano de *Breadstone Shales* (Fortey y Owens, 1997, lám. 1, figs. 1–8) y *P. limitis* Brøgger del Tremadociano tardío de Escandinavia y Este de Canadá (Henningsmoen, 1957, lám.1, fig. 8; lám. 8; lám. 12, figs. 1–5). *P. argentinensis* se diferencia de la especie tipo *P. limitis* y de *P. triarthra* por presentar un campo preglabellar más desarrollado (sag.), estriado y una gena interocular relativamente más ancha (tr.) Asimismo se distingue fácilmente de *P. bolbifrons* por presentar un campo preglabellar más corto sin la protuberancia tan característica de esta última especie.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Miembro Alfarcito, Formación Santa Rosita, en la región de Purmamarca y en la Quebrada de Moya y Miembro Rupasca, Formación Santa Rosita de la quebrada de San Gregorio (Tilcara), Jujuy. *Parabolinella argentinensis* s.s. también se registra en La Caldera, mitad de camino entre Salta y Jujuy (S.Cal-3 (A3), Harrington y Leanza, 1957) y Cerrillos, Quebrada de Pingüiyal (S.Cer-1 (PG 36), Harrington y Leanza, 1957).

Material examinado.— CPBA **21631, 21632, 21633, 21635 (1-3), 21636 (1-2), 21636-3, 21636-4, 21637 (1-16), 21639**, 4316, 4317, 4322, 4323, 389, 952.

Parabolinella pompadour nueva especie

Lámina 3, Figuras 6 — 14

1957. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi (*partim*). Harrington y Leanza: 104, 106, 37, figs. 37.1, 37.2, 37.5, 37.6, 37.7, 38.4, 38.5, 38.6.

? 1982. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi. Owens *et al.*: 8-9, pl. 1, figs. g, h, i.

2005. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi. Zeballo y Tortello: 135, pl. 4, figs. g-j, l, n-o.

2013. *Parabolinella* sp. Tortello *et al.*: 145, figs.8.1,8. 3–8.5, 8.8, 8.10.

Diagnosis.— *Parabolinella* con un campo preglabellar inflado, muy desarrollado (cerca de 2,98 veces el largo del anillo occipital) cruzado por estrías delicadas anastomosadas y separado del borde anterior por un surco profundo con hoyuelos. Margen anterior acuminado.

Etimología.— En honor a SS Madame de Pompadour, una nave especial de ficción del programa Doctor Who, debido a que el campo preglabellar abultado recuerda los peinados estilo pompadour.

Holotipo.— Ejemplar casi completo (CPBA 21644, Lámina 3, fig. 8) del Miembro Alfarcito superior, Formación Santa Rosita, Quebrada de Moya.

Comentarios.— El material asignado a esta nueva especie corresponde a material anteriormente descrito e ilustrado como *P. argentinensis* por Harrington y Leanza (1957, figs. 37.1, 37.2, 37.5, 37.6, 37.7, 38.4, 38.5, 38.6). Sin embargo el mismo difiere de *P. argentinensis sensu stricto* en presentar un campo preglabellar muy desarrollado e inflado, con estrías más delicadas, un borde anterior acuminado que no se expande en la región media (sag.), genas interoculares más angostas, una sección anterior de la sutura facial menos divergente y una ornamentación tuberculada en el cráneo, fixigenas más angostas y rama posterior de la sutura facial más convexa y dirigidas posteriormente.

Mientras que *P. pompadour* n. sp. se caracteriza por un campo preglabellar inflado, se observa cierta variabilidad entre los diferentes ejemplares, en algunos el campo preglabellar es convexo (Lámina 3, figs. 6, 13), otros poseen un campo preglabellar levemente inflado (Lámina 3, figs. 8, 10, 12) y otros muestran un abultamiento en el mismo (Lámina 3, figs. 7, 9, 11, 14). Sin embargo, estos ejemplares presentan características únicas que los distinguen del resto de las especies de *Parabolinella*, lo cual justifica que se los incluya en una nueva especie. Asimismo, las diferencias en el grado de desarrollo de la protubernacia en el campo preglabellar se

observa entre los ejemplares provenientes de la misma localidad. Fortey y Hughes (1998) describen los abultamientos en el campo preglabellar como “*broodpouches*” y proponen que corresponden a una diferenciación sexual. El hecho que ejemplares con el campo preglabellar convexo y con abultamiento prominente se encuentran en la misma localidad es consistente con esta idea.

Parabolinella pompadour n. sp. difiere de *P. bolbifrons* Fortey y Owens (1997, lám. 1, figs. 1-8) del Tremadociano temprano de *Breadstone Shales* en la naturaleza de la protuberancia del campo preglabellar, presentando la primera la protuberancia separada del borde anterior por un surco profundo con hoyuelos y estrías anastomosadas. El campo preglabellar en *P. bolbifrons* es más largo (sag.). *P. pompadour* n. sp. se distingue del resto de las especies de *Parabolinella* por la presencia de un campo preglabellar inflado. Los ejemplares del norte de Gales descritos por Owens *et al.* (1982, pl. 1, figs. g, h, i), se caracterizan por un abultamiento en el campo preglabellar y es posible que pertenezcan a esta especie.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Localidad tipo, Miembro Alfarcito superior, Formación Santa Rosita, Quebrada de Moya. Parte inferior de la Formación Santa Rosita, Río Nazareno (Iruya) y Río Bocoyá (Santa Victoria), Biozona de *Kainella meridionalis*. Miembro Casa Colorada, Formación Santa Rosita, Quebrada de San Gregorio (Tilcara) (Zeballo y Tortello, 2005, lám.4, figs. g-j, l, n-o).

Material examinado.— CPBA 3913, 3917, 3909, 3931, 3921, 3912, 4036, 4036, 4046, **21642 (1-3), 21643 (1-2), 21644, 21645 (1-2), 21647, 21649**, 1324.

Parabolinella clarisae nueva especie

Lámina 4, Figuras Figuras 1 – 9

1957. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi (*partim*). Harrington y Lenaza: 104, figs. 37.4, 37.9, 37.11.

? 1968. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi. Robinson y Pantoja-Alor: 789, pl. 102, fig. 5.

? 1980. *Parabolinella argentinensis* Kobayashi. Pribyl y Vanek: 18-19; pl. 7, figs. 1-2; pl. 8, fig. 8.

Diagnosis.— *Parabolinella* con un campo preglabellar bien desarrollado (largo aproximado (sag.), igual a 1.59 en relación al largo (sag.) del anillo occipital), cruzado por delicadas estrías, genas interoculares angostas (tr.) (cerca de un 34% respecto del ancho (tr.) de la glabella a la altura de los ojos), fixígenas posteriores casi tan anchas (tr.) como el anillo occipital (0.8 en relación al mismo), lóbulos palpebrales pequeños (largo (sag.) cerca de 0.32 respecto del largo total (sag.) de la glabella) y una glabella larga (sag.) (ocupa un 63% del largo total (sag.) del cráneo).

Etimología.— Dedicado a Clarisa.

Holotipo.— Ejemplar casi completo (CPBA 4167, Lámina 4, Figura 2) del Miembro Alfarcito, Formación Santa Rosita, Quebrada de Rupasca (Tilcara), ilustrado por Harrington y Leanza (1957, fig. 37.11).

Comentarios.— Este material fue originalmente descrito como *P. argentinensis* por Harrington y Leanza (1957, pag. 104, figs. 37.4, 37.9, 37.11), pero se distingue del mismo tal como se definió anteriormente, en presentar un campo preglabellar más corto, genas interoculares más angostas, rama anterior de la sutura facial menos divergente y fixígenas posteriores relativamente más angostas. Estas diferencias son suficientes como para asignar estos ejemplares a una nueva especie.

Parabolinella clarisae n. sp. difiere de *P. triarthra* (Callaway) del Furongiano superior y Tremadociano de Inglaterra, Sur de Gales, Este de Canadá y Tasmania

(Callaway, 1877, lám. XXVI, fig. 6) por presentar una glabela que se angosta anteriormente, un campo preglabellar más corto y estriado y una sección anterior de la sutura facial divergente. Se puede distinguir de *P. limitis* Brøgger del Tremadociano tardío de Escandinavia y Este de Canadá (Henningsmoen, 1957, lám.1, fig. 8; lám 8; lám. 12, figs. 1–5) por la presencia de una glabela angostándose anteriormente y truncada, un campo preglabellar estriado y un anillo occipital relativamente ancho. *P. clarisae* n. sp difiere de *P. tumifrons* Robison y Pantoja-Alor del Furongiano – Tremadociano Temprano de Méjico (Robison y Pantoja-Alor 1968, lám. 102, figs. 10–16), *P. prolata* Robison y Pantoja-Alor del Furongiano – Tremadociano Temprano de Méjico y Canadá (Robison y Pantoja-Alor 1968, lám 102, figs. 3, 6, 9) y *P. lata* Henningsmoen (1957, lám. 8, lám. 12, fig. 8) del Tremadociano tardío de Escandinavia, por presentar cuatro surcos glabellares en lugar de dos. Se diferencia también de *P. variabilis* Robison y Pantoja-Alor del Furongiano – Tremadociano Temprano de Méjico (Robison y Pantoja-Alor 1968, lám. 102, figs. 17–21) por la presencia de una sección anterior de la sutura facial divergente, un surco del borde anterior con hoyuelos, una segmentación glabellar bien definida y una gena interocular relativamente más ancha. *P. clarisae* n. sp. se distingue de *P. ocellata* Lu y Lin (1984, lám. IX, figs. 6–8), *P. hunanensis* Peng (1991, lám. II, figs. 4–5) y *P. jiagnanensis* Lu y Lin (1984, lám. VII, figs. 10–13; lám. IX, figs. 1–5) del tremadociano de China por la presencia de un surco del borde anterior con hoyuelos, una glabela truncada anteriormente, una segmentación glabellar fuerte, genas interoculares angostas y crestas oculares oblicuas. Difiere de *P. bolbifrons* Fortey y Owens (1997, lám. 1, figs. 1–8) del Tremadociano temprano de *Breadstone Shales* por presentar un campo preglabellar sin protuberancia y más corto. Se distingue de *P. coelatifrons* Harrington y Leanza (1957, figs. 39.3a–h) del Furongiano tardío de Argentina por la presencia de una sutura facial divergente en lugar de

subparalela, y fixigenas posteriores relativamente más angostas, y por la presencia de cuatro surcos glabelares en lugar de tres.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Miembro Alfarcito, Formación Santa Rosita, quebradas de San Gregorio y Rupasca (Tilcara), área de Purmamarca. *Parabolinella clarisae* se registra además en el Tremadociano temprano de Río Reyes (J.Cap-1, Harrington y Leanza, 1957), Río Negrito (S.Ora-5, Harrington y Leanza, 1957) y Río Santa Victoria (S.Vic-19, Harrington y Leanza, 1957).

Material examinado.— **CPBA 21630 (1-9), 21364 (1-10), 21638 (1-7)**, 1015, 1021, 938, 941, 943, 944, 946, 1014, 1300, 1307, 1314, 4166, 4167, 4191, 2742, 2744, 4190, 1775.

Parabolinella coelatifrons Harrington y Leanza, 1957

Lámina 4, Figuras 11 – 16

1957. *Parabolinella coelatifrons* sp. nov. Harrington y Leanza: 109, figs. 39, 3a-h.

2003. *Parabolinella coelatifrons* Harrington y Leanza. Tortello y Esteban: 340, figs. 5, a-b.

2007. *Parabolinella coelatifrons* Harrington y Leanza. Esteban y Tortello: 451, figs. 11B-D, L.

Diagnosis.— *Parabolinella* caracterizada por un eje del cuerpo convexo. La glabela es más larga que ancha, se angosta anteriormente y presenta el margen anterior redondeado, con tres pares de surcos glabelares. El campo preglabellar moderadamente desarrollado (entre 0.9 y 1.3 el largo (sag.) del anillo occipital) y cruzado por estrías delicadas. El anillo occipital relativamente largo (sag.), equivalente a 0.28 del largo de la glabela (sag.). La rama anterior de la sutura facial subparalela y la rama posterior se dirige más o menos rectamente. Pigidio con dos anillos axiales.

Tipos.— Holotipo CPBA 1195 (Lámina 4, figs 13-14) por designación original (Harrington y Leanza, 1957, fig. 39.3h), Paratipos CPBA 1188 y CPBA 1192 (Harrington y Leanza, 1957, fig. 39.3d, 3f) del Tremadociano temprano del Río Bocoyá (Río Iruya superior), Santa Victoria, Salta.

Comentarios.— Robison y Pantoja-Alor (1968) señalan la gran similitud morfológica entre *P. coelatifrons* Harrington y Leanza y *Angelina hyeronimi* (Kayser) (e.g. Kayser, 1876: lám. 1, fig. 5; Harrington y Leanza, 1957: figs. 35.1-11; Robison y Pantoja-Alor, 1968: lám. 101, figs. 1-7; Pratt, 1988: figs. 8.I-K), sugiriendo que ambas formas corresponden a la misma especie. Una de las diferencias que resaltan Tortello y Esteban (2003) entre estas, es la presencia en la primera de finas estrías en el campo preglabellar que se encuentran ausentes en *A. hyeronimi*. En el ejemplar tipo de *P. coelatifrons* se observa claramente la presencia de estrías en el campo preglabellar (Lámina 4, fig. 14). Por otro lado, *P. coelatifrons* presenta surcos glabellares más profundamente marcados, S1 bifurcado y sigmoidal, típico de diferentes especies de *Parabolinella*, e indicios en el material mejor preservado de un par de hoyos correspondientes al tercer par de surcos glabellares (S3). Además, el anillo occipital es trisegmentado y con un tubérculo medial prominente.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Furongiano (Cámbrico Tardío) del Noroeste argentino: Formación Lampazar (Sierra de Cajas, Jujuy, Argentina), parte inferior de la Biozona de *Parabolina* (*Neoparabolina*) *frequens argentina* (Tortello y Esteban, 2003; Esteban y Tortello, 2007).

Material examinado.— CPBA 1187, 1188, 1190, 1195, 1196, 1199, 2643

Parabolinella triarthroides Harrington 1938

Lámina 4, Figuras 10 – 12

1938. *Parabolinella triarthroides* sp. nov. Harrington: 194, lám. 7, figs. 10 y 11.
1957. *Parabolinella triarthroides* Harrington. Harrington y Leanza: 105, lám. 22, figs. 1-10.
1988. *Parabolinella triarthroides* Harrington. Rushton: 686, fig. 3c.
2003. *Parabolinella triarthroides* Harrington. Waisfeld y Vaccari: 330. lám. 32, figs. 14-18.

Diagnosis.— Glabela con tres surcos glabulares poco marcados: S1 bifurcado, S3 apenas perceptible como pequeñas depresiones. Campo preglabular moderadamente desarrollado (largo (sag.) de 1,2 a 1,4 el largo del anillo occipital (sag. desde S0) y bastante convexo. Rama anterior de la sutura facial subparalela. El ancho de la fixígena posterior (tr.) es equivalente a 0,85 el ancho del anillo occipital (tr.). Lóbulos palpebrales relativamente grandes (largo (exasag.) equivalente aproximadamente a 1/3 el largo de la glabela (sag.)).

Tipos.— Holotipo por designación original Harrington (1938, lám. VII, fig. 10), CPBA 5 (Lámina 4, fig. 10), paratipo (Harrington 1938, lám. VII, fig. 11), CPBA 54 (Lámina 4, fig. 11) del Tremadociano tardío de la quebrada de Coquena, Purmamarca (Tumbaya).

Comentarios.— *Parabolinella triarthroides*, a diferencia del resto de las especies de *Parabolinella* presenta un surco preoccipital (S1) simple, como se destacó anteriormente. En el análisis filogenético previo (Monti y Confalonieri, 2013) es justamente este carácter el que define al género *Parabolinella*, siendo la única sinapomorfía no homoplásica. De los resultados expuestos en la sección anterior se desprende que la morfología general del cráneo de *P.? triarthroides* es consistente con la de *Parabolinella*, presentando el eje axial del cráneo relativamente pequeño, un área preglabular desarrollada y fixígenas posteriores anchas. Harrington y Leanza (1957)

justifican la incorporación de *P. triarthroides* en *Parabolinella*, justamente por estos dos últimos caracteres, típicos del género, y agregan a su vez la presencia de hoyos en el surco marginal. Dada la condición del material tipo, la asignación taxonómica de esta especie sigue siendo un tema de discusión, y sumado a esto, los ejemplares asignados posteriormente a la especie son escasos, y en muchos casos se encuentran mal preservados. Waisfeld y Vaccari (2003, lámina 32, figs. 15-16) ilustraron nuevo material que han asignado a esta especie, proveniente de la localidad tipo (Quebrada de Coquena, Purmamarca), el cual complementa y amplía la descripción de esta especie. Algunos de los ejemplares ilustrados por Waisfeld y Vaccari (2003, lámina 32, figs. 14, 15) presentan el S1 bifurcado, mientras que en otros no se observa (Waisfeld y Vaccari 2003, lámina 32, figs. 16, 17, 18). Si bien el ejemplar tipo de *P. triarthroides* muestra un S1 simple, esto puede deberse a cuestiones de preservación del material; de hecho, uno de los surcos, el del lado izquierdo (Lámina 4, fig. 10) muestra un esbozo de bifurcación. Por estas razones, y teniendo en cuenta los resultados de la nueva filogenia presentada que se discutirán posteriormente, se decide mantener a *P. triarthroides* dentro del género *Parabolinella*.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Tremadociano tardío de la cordillera oriental, Biozona de *Bienvillia tetragonalis* — *Conophrys minutula* y Biozona de *Notopeltis orthometopa* (Harrington y Lanza, 1957): río Santa Victoria; quebrada Colorada de fundición; Río Iturbe, área de Azul Pampa; Quebrada de San Gregorio, área de Alfarcito; quebrada de Coquena, área de Purmamarca. Se la conoce también del Tremadociano de River Calder, en Inglaterra, Lake District (Rushton, 1988).

Material examinado.— CPBA 5, 54, 9, 25, 75, 3544.

Subfamilia Triarthrinae Ulrich 1831

Gro. *Bienvillia* Clark, 1924

Especie tipo. *Dikelocephalus? corax* Billings 1865, por designación original

Bienvillia tetragonalis (Harrington 1938)

Lámina 5, Figuras 2 – 7, 10

1938. *Parabolinella tetragonalis* n.sp. Harrington: pag. 196-197, Lám. 7, figs. 3-4.
1957. *Triarthrus tetragonalis* (Harrington). Harrington y Leanza: 113-115, figs. 42,1-6
1957. *Bienvillia tetragonalis tetragonalis* (Harrington). Henningsmoen: pág. 144-145.
1980. *Triarthrus tetragonalis* (Harrington). Pribyl y Vanek: pág. 17; lám. 9, figs. 1-2 (veáse sinonimia).
1984. *Bienvillia tetragonalis jiangshanensis* subsp. nov. Lu y Lin: pág. 82- 83, lám. 6, fig. 3b; lám. 8, figs. 6-9.
2003. *Bienvillia tetragonalis* (Harrington). Waisfeld y Vaccari: pág. 329, lám. 31, figs. 18-20.
2005. *Bienvillia tetragonalis* (Harrington). Zeballo y Tortello, figs. 4.s-t.

Diagnosis.— *Bienvillia* que presenta una glabela con tres pares de surcos glabulares, S1 y S2 bien marcados, cóncavos y del mismo largo, fixígenas posteriores moderadamente angostas (ancho (tr.) aproximadamente igual a 0,58 respecto del largo ancho (tr.) del anillo occipital). Lóbulos palpebrales moderadamente desarrollados (largo (sag.) cerca de 0,297 respecto del largo (sag.) de la glabela), cuyo centro se encuentra a la altura de L2. Pigidio con tres anillos axiales.

Tipos.— Holotipo CPBA 705 (Lámina 5, fig. 3) por designación original (Harrington, 1938, lám. VII, fig. 4). Paratipo CPBA 726 (Harrington, 1938, lám. VII, fig. 3) del Tremadociano tardío de la Quebrada de Rupasca, área de Alfarcito, Jujuy.

Comentarios.— Esta especie fue descrita originalmente a partir de material de las quebradas de Rupasca y Huasamayo por Harrington (1938). Una gran cantidad de ejemplares fueron adicionados posteriormente a esta especie, aceptándose dentro de la misma cierta variabilidad. Por ejemplo, el material ilustrado por Waisfeld y Vaccari

(2003, lám. 31, figs. 18-20) presenta variación en la forma de la glabella y el largo del área preglabellar, la cual, estos autores, adjudican a diferencias en el modo de preservación. Asimismo Zeballo y Tortello (2005, figs. 4.s-t) admiten cierta variabilidad en el diseño de las ramas anteriores de la sutura facial, considerando a la nueva subespecie del Tremadociano de China, *Bienvillia tetragonalis jiangshanensis* (Lu y Lin, 1984: lám. 6, fig. 3b; lám. 8, figs. 6-9) como sinónimo de *Bienvillia tetragonalis*.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Parte superior de la Formación Rupasca (Tremadociano superior?), Quebrada de Rupasca y Quebrada de Huasamayo (Alfarcito), Jujuy. Además distribuido por Bolivia (Pribyl y Vanek, 1980; Branisa, 1965), Méjico (Robison y Pantoja-Alor, 1968), Noruega (Henningsmoen, 1957) y China (Lu y Lin, 1984).

Material examinado.— CPBA 705, 706, 726, 693, 809, 826, 3997, 1379, 75, 18 (ES), 4408,4409, 1365, 1303, 107, 3997, 1379,4574 **QSA 475, QSA 476, QSA 477, QSA 469, QSA 1010-66.**

Bienvillia rectifrons (Harrington, 1938)

Lámina 5, Figuras 11 – 14

1938. *Triarthrus angelini* Linearsson var. *rectifrons* nov. Harrington: 209-212; lám. 8; figs 17, 19-21.

1957. *Triarthrus rectifrons* Harrington. Harrington y Leanza: pág. 115-117; figs. 43.2a-f (no 2.g)

2003. *Bienvillia rectifrons* Harrington. Waisfeld y Vaccari: pág. 329; lám. 31, figs. 15-17.

Diagnosis.— *Bienvillia* que combina un campo preglabellar corto (sag.) (aproximadamente 0,5 respecto del largo del anillo occipital), separado del borde anterior por un surco convexo, rama anterior de la sutura facial convergente, glabella

globosa y fixígenas posteriores angostas (ancho igual a 0,36 respecto del ancho del anillo occipital).

Tipos.— Holotipo CPBA 1a (Lámina 5, fig. 11) por designación original (Harrington, 1938, lám. VIII, fig. 19). Paratipos, CPBA 1b, CPBA 167 (Harrington, 1938, lám. VIII, fig. 20, 22, respectivamente), del Tremadociano tardío de la quebrada de Coquena, Tumbaya, Jujuy.

Comentarios.— Esta especie fue descrita e ilustrada en gran detalle por Harrington (1938, pág. 209) y Harrington y Leanza (1957, pág. 115). Waisfeld y Vaccari (2003) ilustran material adicional de la localidad tipo.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Tremadociano superior de la Formación Coquena, quebrada de Coquena (Purmamarca), Jujuy. Tremadociano superior, Quebrada colorada de Fundicion y Río Santa Victoria (Santa Victoria), Salta.

Material examinado.— CPBA 1, 167, 27, 40, 42, 50, 107, 173, 360, 361, 363, 364, 367, 369, 385, 391, 393, 397, 398, 1781, 1795, 2194, 2195, 2196, 2199, 2208, 2933, 3734, 3739.

Bienvillia parchaensis (Harrington y Leanza, 1957)

Lámina 5, Figuras 1, 9, 15 — 17

1957. *Triarthrus parchaensis* n.sp. Harrington y Leanza: pág. 117-118; figs. 43.1a-h; 44.1a-e.

2003. *Bienvillia parchaensis* (Harrington y Leanza). Waisfeld y Vaccari: pág. 329, lám. 31, figs. 12-14.

2006. *Bienvillia parchaensis* (Harrington y Leanza). Waisfeld y Vaccari: pág. 739

Diagnosis.— *Bienvillia* con lóbulos palpebrales muy grandes, largo (sag.) igual a 0.43 el largo de la glabella, ubicados más cerca del margen posterior que del anterior.

Campo preglabellar muy corto (sag.) (cerca de 0,58 respecto del largo (sag.) del anillo occipital). Pigidio con 2 anillos axiales.

Tipos.— Holotipo CPBA 5055 por designación original (Harrington y Leanza, 1957, fig. 44.1c). Paratipos CPBA 4489, CPBA 4494 (Harrington y Leanza, 1957, figs. 43.1a, 1g, respectivamente) del Tremadociano tardío (Biozona de *H. copiosus*), Formación Pascha, quebrada del Barranco, área de Pascha, Salta.

Comentarios.— Esta especie fue descrita e ilustrada en detalle por Harrington y Leanza (1957, pag. 117). Posteriormente Waisfeld y Vaccari (2003) ilustran material adicional de la localidad tipo.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Formación Pascha (Tremadociano tardío, biozonas de *Kiaerograptus*, *A. murrayi* y *H. copiosus*), parte superior de las formaciones Saladillo y Pascha, quebrada del Barranco (Pascha), Salta (Waisfeld *et al.*, 2006, p. 722, 727).

Materia examinandol.— CPBA 4814, 5053, 4492, 4495, 5050, 4494, 5057, 5055, 4491, 4489, 4488, 4497, 4496, 5062, 4733, 4848, 2023, 4854, 4849, 5029, 4853, 4843, 5053, 5030, 5033, 4851, 5005, 5004, 5003, 5016, 4855, 4847, 5022, 4837, 4836, 4842, 4841, 4844, 4840, 4849, 4848,

Bienvillia cf. B. shinetonensis Raw, 1908

Lámina 5, Figura 8

1908. *Triarthrus shinetonensis* n. sp. Raw: pág. 512 (Lake, 1913: pág. 70, lám. 7, figs. 13-16).

1957. *Triarthrus shinetonensis* Raw. Harrington y Leanza: pág. 115-117, figs. 49.9-12.

Comentarios.— Harrington y Leanza (1957) describen con gran detalle material proveniente de la Formación Floresta, el cual consideran coespecífico con el material británico descrito e ilustrado por Lake (1913: pág. 70, lám. 7, figs. 13-16), correspondiente a *B. shinetonensis*. Los ejemplares argentinos y británicos presentan semejanzas tanto en la forma y contorno de la glabella, la cual se ensancha notablemente hacia la parte anterior, el tamaño y posición de los lóbulos palpebrales y la configuración del pigidio. Sin embargo, tal como destacan Waisfeld y Vaccari (2006), ambos difieren en el grado de divergencia de la sutura facial anterior (claramente divergente en las ilustraciones de Lake (1913), mientras que en el material argentino es convergente). Asimismo, en los especímenes argentinos la macroespinia axial del tórax está rota y las espinas genales tampoco se hallan preservadas en toda su longitud. Es por estas cuestiones que Waisfeld y Vaccari (2006), consideran más adecuado referir el material de la Formación Floresta como *B. cf. B. shinetonensis* hasta que se disponga de nuevo material adicional de la especie argentina y/o una revisión moderna de la especie británica.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Tremadociano superior de la Formación Floresta.

Material examinado.— CPBA 4561, 4562, 4401, 4402

Subfamilia Hypermecaspidinae Harrington y Leanza, 1957

Gro. *Hypermecaspis* Harrington y Leanza, 1957

Especie tipo. *Hypermecaspis inermes* Harrington y Leanza 1957 por designación original

Hypermecaspis inermes Harrington y Leanza 1957

Lámina 6, Figura 4 — 5

1957. *Hypermecaspis inermes* n.sp. Harrington y Leanza: pág. 123-124, figs. 45; 46.1-7; 48.6.

2003. *Hypermecaspis inermes* Harrington y Leanza. Waisfeld y Vaccari: pág. 330, lám. 33, figs. 1-3.

2006. *Hypermecaspis inermes* Harrington y Leanza. Waisfeld y Vaccari: pág. 740, figs. 4.f

Diagnosis.— *Hypermecaspis* sin espinas genales, con campo preglabellar casi inexistente, gena interocular angosta (tr.) (0,28 respecto del ancho (tr.) de la glabella a la altura de los ojos). Pigidio relativamente muy grande, con 5-6 anillos axiales y de borde ancho.

Tipos.— Holotipo, CPBA 4377 por designación original Harrington y Leanza (1957, fig. 46.5) del Tremadociano tardío de la Formación Parcha, quebrada de Incamayo.

Comentarios.— Esta especie fue descrita e ilustrada en detalle por Harrington y Leanza (1957).

Distribución geográfica y estratigráfica.— Formación Parcha (Tremadociano Tardío, Biozona de *A. murrayi*) quebrada de Incamayo y quebrada del Barranco (Pascha), Salta (Waisfeld *et al.*, 2006; Waisfeld y Vaccari, 2006).

Material examiando. — CPBA 4833, 4394, 4500

Hypermecaspis armata Harrington y Leanza, 1957

Lámina 6, Figura 1

1957. *Hypermecaspis armata* n.sp. Harrington y Leanza: pág. 125, figs. 47; 48.5 (no 48.3-4).

2003. *Hypermecaspis armata* Harrington y Leanza. Waisfeld y Vaccari: pág. 330, lám. 33, figs. 5 (no fig. 4 y 6).

2006. *Hypermecaspis armata* Harrington y Leanza. Waisfeld y Vaccari: pág. 742, figs. 4.g-i.

Diagnosis.— *Hypermecaspis* con espinas genales, campo preglabellar desarrollado (largo (sag.) igual al largo (sag.) del anillo occipital), gena interocular moderadamente desarrollada (ancho (tr.) cerca de 0.37 respecto del ancho (tr.) de la glabella a la altura de los ojos). Rama anterior de la sutura facial subparalela. Pigidio relativamente muy pequeño, con 5 anillo axiales de eje cónico y largo, que casi alcanza el margen posterior.

Tipos.— Holotipo CPBA 4700 (Lámina 6, Figura 1) por designación original (Harrington y Leanza, 1957, fig. 48.5) del Tremadociano tardío (Biozona de *H. copiosus*) de la Formación Parcha, Quebrada del Barranco (Pascha), Salta.

Comentarios.— Harrington y Leanza (1957) describen esta especie a partir de un ejemplar completo procedente de la quebrada del Barranco, al cual designan como ejemplar tipo (CPBA 4700, Lámina 6, Fig. 1) y dos crandios adicionales provenientes de un nivel diferente al del ejemplar tipo. Recientemente Waisfeld y Vaccari ilustran material de la localidad tipo (2006, figs. 4.G-I). A partir del mismo, revisan la diagnosis de la especie y consideran que los dos crandios ilustrados por Harrington y Leanza (1957, fig. 47.3-4) no deberían incluirse dentro de esta especie, pues presentan un serie de diferencias con el holotipo y el material adicional proveniente de la localidad tipo. Entre las mismas destacan, un mayor desarrollo del borde anterior, a modo de arista relativamente fuerte, definida por un surco del borde impreso, un mayor ángulo de convergencia de las ramas anteriores de la sutura facial, mejillas interoculares más anchas (tr.), surcos S3 más fuertemente impresos y presencia de una espina occipital próxima a S0 (Waisfeld y Vaccari, 2006).

H. armata se diferencia claramente del resto de las especies del género por la presencia de un pigidio pequeño de contorno subelíptico, con un pigaxis cónico y largo,

que casi alcanza el margen posterior. En este sentido es comparable a *H. chamarrensis* Waisfeld del Floiano de Formación Acoite, Quebrada de Chamarra, Jujuy (Waisfeld, 2001, fig. 5.Q, 5.S-U), sin embargo se diferencia de la misma por presentar cuatro anillos axiales, en vez de seis, cuatro costillas pleurales, en lugar de cinco o seis. Además, *H. armata* se diferencia de *H. chamarrensis* porque la primera presenta una rama anterior de la sutura facial subparalela en lugar de divergente.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Formación Parcha, Tremadociano tardío (Biozona de *A. murrayi*) Quebrada del Barranco (Pascha) (Waisfeld *et al.*, 2006; Waisfeld y Vaccari, 2006).

Material examinando. — CPBA 4700 (Holotipo).

Hypermecaspis inflecta Harrington y Leanza 1957

Lámina 6, Figuras 7 — 8

1957. *Hypermecaspis inflecta* n. sp. Harrington y Leanza: 125-126, figs. 48.1-2

Tipos.— Holotipo, CPBA 4017 por designación original Harrington y Leanza (1957, fig. 48.2) del Tremadociano temprano (Biozona de *Kainella meridionalis*) del Río Bocoyá (Santa Victoria).

Comentarios.— Harrington y Leanza (1957) incluyen dentro de esta especie una serie de pigidios que se registran en el tremadociano temprano del Río Bocoyá. Ebbestad (1999, pág. 32) excluye estos pigidios del género, y los asigna al género *Cermatops* Sergold 1980, denotando la similitud entre este material y aquel perteneciente a *Cermatops thalastus* Jell *et al.* (1991, figs. 7F-H). Las diferencias que destaca en la morfología del pigidio refieren a un pigaxis que se angosta posteriormente de forma menos marcada y posteriormente redondeado, así como un contorno del

pigidio semicircular. Este autor, asimismo destaca la ausencia de una cresta postaxial al pigaxis, dado que no se observa en el material fotografiado por Harrington y Leanza (1957, fig. 48.1-2). Luego de examinar el material, se puede confirmar la presencia de una cresta postaxial, la cual se observa claramente en el ejemplar tipo (Lámina 6, Figura 8). Las otras diferencias destacadas por Ebbestad (1999, pág. 32) son suficientes como para considerar la exclusión de este material en otro género. Los pigidios revisados en este trabajo corresponden al género *Hypermecaspis* ya que presentan las características generales típicas del mismo. Sin embargo se distingue de otras especies de *Hypermecaspis* por presentar seis o siete anillos axiales, siete costillas pleurales, un eje largo y menos cónico.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Tremadociano temprano (Biozona de *Kainella meridionalis*) del Río Bocoyá, parte superior del río Iruya, Salta (Harrington y Leanza, 1957, pág. 246).

Material examinado. — CPBA 4017 (Holotipo), 3998 (Paratipo).

Hypermecaspis sp nov.

Lámina 6, Figuras 2 – 3

1957. *Hypermecaspis armata* n.sp. Harrington y Leanza: figs. 48.3-4

2003. *Hypermecaspis armata* Harrington y Leanza. Waisfeld y Vaccari: lám. 33, figs. 4 y 6.

Comentarios.— El cráneo (cara y contracara de un mismo ejemplar) procedente de la quebrada de Guaico Hondo, Salta fue incluido tal como se señaló anteriormente dentro del especie *H. armata*. Sin embargo, Waisfeld y Vaccari (2006) señalaron una serie de diferencias (ya discutidas anteriormente) que justifican la separación de este material en una nueva especie. La combinación de caracteres de este cráneo, borde

anterior desarrollado y surco del borde profundo, sumado a una rama anterior de la sutura facial convergente y campo preglabellar moderadamente desarrollado, no se presenta en ninguna otra especie de *Hypermeaspis* conocida hasta el momento; sin embargo hasta que no se cuente con material adicional que permita completar la descripción de esta especie, se opta por dejarla en nomenclatura abierta.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Quebrada de Guayco Hondo, (Quebrada de Incamayo), Rosario de Lerma, Salta. La edad es incierta, los trilobites asociados (Harrington y Leanza, 1957, pág. 243) indicarían una edad Tremadociana tardía.

Material examinando.— CPBA 4607, CPBA 4608.

Subfamilia Plicatolininae Robison y Pantoja-Alors 1968

Gro *Plicatolina* Shaw, 1951

Especie tipo. *Plicatolina kindlei* Shaw 1951, por designación original.

Plicatolina scalpta Harrington y Leanza, 1957

Lámina 6, Figuras 6, 9 — 11

1943. *Parabolina pheidolepyge* Harrington: Harrington y Leanza: lám. 2, fig. 10.

1957. *Plicatolina scalpta* n. sp. Harrington y Leanza: 111-113, figs. 40, 41.1-9.

2003. *Plicatolina scalpta* Harrington y Leanza. Tortello y Esteban: 341, figs. 5D-E.

2007. *Plicatolina scalpta* Harrington y Leanza. Tortello y Esteban: pág. 616-617, figs. 7.18, 9.1.

Diagnosis.— *Plicatolina* con eje del tórax angosto y pleuras angostas terminadas en espinas con forma de gancho.

Tipos.— Holotipo, CPBA 2637 por designación original Harrington y Leanza (1957, fig. 41.6), Paratipos CPBA 2765, 2797, 2641 (Harrington y Leanza, 1957, fig.

41.1, 8-9), del Cámbrico tardío (*Biozona de P. (N) frequens argentina*) de la quebrada del Sarzo (área de río Santa Cruz, Orán).

Comentarios.— Esta especie fue descrita por Harrington y Leanza (1957) a partir de material proveniente de varias localidades de la Cordillera Oriental y un cránido aislado de Río Volcancito, Famatina. Esteban y Tortello (2007, figs. 7.18, 9.1.) describen material adicional de esta última localidad. Estos autores destacan cierta variabilidad en el grado de desarrollo del campo preglabellar de esta especie. Asimismo, ellos describen material proveniente del Cámbrico Superior de las Sierras de Cajas (Esteban y Tortello, 2003, figs. 5.A-D), cuyos especímenes presentan un campo preglabellar relativamente reducido.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Cámbrico superior del Salitre (Bolivia) y de las Sierras de Cajas. Tremadociano temprano de la quebrada de la Escalera y quebrada del Sarzo (Orán), río Tres Lagunas (Santa Victoria), Cerro Colorado (Iruya), Salta y Río Volcancito, Famatina, La Rioja. Tremadociano superior de las quebradas de Huasamayo y Rupasca.

Material examinando.— CPBA 2637, 2640, 676, 675, 2639, 1201, 1203, 1207, 1202, 1208, 1205, 2705, 1204, 1206.

Subfamilia Pelturinae Hawle y Corda 1847

Gro. *Jujuyaspis* Kobayashi, 1936

Especie tipo: *Jujuyaspis keideli* n. sp. Kobayashi 1936 por designación original

Jujuyaspis keideli keideli Kobayashi 1936

Lámina 6, Figuras 12 — 15

1936. *Jujuyaspis keideli* n. sp. Kobayashi: 90, lám. XVI, fig. 5-9
1957. *Jujuyaspis keideli* Kobayashi. Harrington y Leanza: 99, fig. 33.1-7 (veáse sinonimia)
1957. *Jujuyaspis keideli keideli* Kobayashi. Henningsmoen: 262-263, lám. 2, fig. 7 (veáse sinonimia)
2003. *Jujuyaspis keideli keideli* Kobayashi. Tortello y Clarkson: 261, figs 2-11 (veáse sinonimia)
2003. *Jujuyaspis keideli keideli* Kobayashi. Waisfeld y Vaccari: 328; pl. 30, figs 11-14

Tipos.—Lectotipo elegido por Pribyl y Vanek (1980, pág. 16), el ejemplar incompleto ilustrado por Kobayashi (1936, lámina 16, fig. 7) del Tremadociano inferior de las “*Purmarca shales*”, lado este de la quebrada de Humahuaca, Jujuy .

Comentarios.— *Jujuyaspis keideli*, como ya se destacó en la sección anterior es una especie ampliamente distribuida y muy abundante en la Cordillera Oriental argentina siendo, asimismo de gran importancia bioestratigráfica. La morfología del holáspido ha sido ampliamente descrita por Kobayashi (1936), Harrington y Leanza (1957). Asimismo, la morfología del aparato ocular fue provista por Aceñolaza *et al.*. (2001) y finalmente una detallada descripción del desarrollo ontogenético se encuentra en Tortello y Clarkson (2003).

Distribución geográfica y estratigráfica.— Tremadociano temprano (Biozona de *Jujuyaspis keideli*) en diferentes localidades de la Cordillera Oriental y Bolivia. Un resumen de localidades puede encontrarse en Tortello *et al.* (2002).

Material examiando.— CPBA 867, 860, 926, 915, 917, 918, 960, 954 ,957, 955, 992, 944, 860, 961, 967, 997, 995, 998, 956, 999,959, 934,932, 984, 872, 844, 933, 890, 893, 900, 896, 909, 905, 931, 873, 877, 878, 906, 874, 891, 921, 898, 889, 879, 876, 881, 937, 902, 887, 870, 895,869, 882, 913, 935, 930, 910, 907, 888, 924, 916, 894,

880, 892, 883, 901, 903, 988, 912, 925, 908, .1004, 100, 891, 873, 905, 989, 877, 863, 868, 865, 969, 997, 932, 890, 893, 899, 937, 902, 974, 864, 1169, 1168, 1165, 1158, 1161, 1145, 1123, 1113, 1103, 1671, 1661, 1660, 1663, 1658, 1167, 1164, 1171, 1155, 1126, 1126, 1119, 1154, 1172, 1166, 1111, 1125, 1151, 1152, 1150, 1124, 1146, 1149, 1157, 1159, 1160, 1474, 1471, 1480, 1466, 1450, 1467, 1457, 19398, 19419, 18488, 18414, 19469, 19417, 19452, 3705, 19473, 19488, 3406, 4657, 8875, 1099, 19481, 19423, 19405, 10, 19466, 19345, 19374, 19352, 19414, 19470, 19498, 19454, 19413, 19486, 19433, 1945419448, 19410, 19415, 19347, **QSA 18, QSA 121, QSA 125, QSA 128, QSA 135, QSA 139, QSA 140, QSA 143, QSA 214, QSA 346, QSA 348, QSA 351, QSA 354, QSA 358, QSA 362, QSA 1002 ½ -14; QSA 1002.9, QSA 1008.46, QSA 1009.54, QSA 1009.54, QSA 1009.62, QSA 1002 1/2-16, QSA sn1, QSA sn2, QSA 1008.46, 230.12a, 230.12b, 245.6, 235.3, 234.22, 244.22, 244.55, 242.46, 244.54, 244.74, 177.9, 235.33, 230.11, 230.1, 246.63, 246.24, 178.86.**

Gro *Peltocare* Henningsmoen 1957

Especie tipo: *Acerocare norvegicum* Moberg y Möller 1898 por designación original

Peltocare norvegicum (Moberg y Möller 1898)

Lámina 7, Figuras 8, 10, 13 — 14

1898. *Acerocare norvegicum* Moberg y Möller: 243.

1938. *Ciclognathus glaber* n. sp. Harrington: 212-213, lám. 9, figs 1, 5, 12.

1957. *Acerocarina glaber* (Harrington). Harrington y Leanza: pág. 93-95; figs. 32.3a-d

1957. *Peltocare norvegicum* (Moberg y Möller) Henningsmoen: pág. 247-248, fig. 9, lám. 8, 27, figs. 6, 8, 10-14 (veáse sinonimia).

1968. *Peltocare norvegicum* (Moberg y Möller). Robison y Pantoja- Alor: 793; lám. 103, figs. 14-23 (veáse sinonimia).

2003. *Peltocare norvegicum* (Moberg y Möller). Waisfeld y Vaccari: pág. 328, lám. 30, fig. 15.

2005. *Peltocare norvegicum* (Moberg y Möller). Zeballo y Tortello: figs. 5.a-d, 6.e

Diagnosis.— Una diagnosis de esta especie puede encontrarse en Henningsmoen (1957, pág. 247): “Especie de *Peltocare* con fixígenas un poco más de la mitad del ancho del anillo occipital; tórax con 12 segmentos; pigidio con 4 anillos axiales y fuertes líneas en terraza”.

Tipo.— Lectotipo elegido por Henningsmoen (1957, pág. 247), PMO n°2619 ilustrado por Brogger (1982, lám. I, fig. 3) de Vekkerø, Oslo, Noruega.

Comentarios.— *Ciclognathus glaber* (Harrington, 1938) fue descrito originalmente a partir material de las quebradas de Rupasca y Huasamayo, en el área de Alfarcito (Harrington, 1938: 212-213, lám. 9, figs. 1, 5, 12; Harrington y Leanza, 1957: 93-95, figs. 32.3 a-d). El mismo, según Henningsmoen (1957, pág. 248) es asignable a esta especie. Este mismo criterio es seguido por Robison y Pantoja-Alor (1968) y posteriormente Waisfeld y Vaccari (2003, pág. 328), basándose en la propuesta de Henningsmoen (1957), confirman la sinonimia e incluyen el material del Noroeste argentino dentro de *P. norvegicum*. En este trabajo se seguirá este criterio, ya que luego de examinar el material descrito por Harrington (1938) y Harrington y Leanza (1957), el mismo no muestra diferencias de carácter específico con aquellos incluidos en *P. norvegicum*.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Noroeste argentino: Tremadociano tardío bajo (Zona de *Bienvillia tetragonalis* — *Conophrys minutula*), parte superior de la Formación Rupasca, quebrada de Rupasca (Alfarcito) y quebrada de Coquena (Purcamamarca), Jujuy. También en Méjico (Robison y Pantoja-Alor, 1968), Noruega (Henningsmoen, 1957) y Suecia (Moberg y Möller, 1898).

Material examiando.— CPBA 703, 704, 702, 725, 794, 751,763, 764, 4196, 4197, 4198, 4206, 4207

Gro. *Saltaspis* Harrington y Leanza 1952

Especie tipo: *Jujuyaspis steinmani* Kobayashi, 1936

Saltaspis sp. nov.

Lámina 7, Figuras 17 — 20

1952. *Saltaspis steinmani* (Kobayashi). Harrington y Leanza: 198-200, lám. I, figs. 1-2, 7

Diagnosis.— *Saltaspis* que presenta pigidio de contorno semicircular, con un pigaxis que alcanza el borde posterior y presenta 3-4 anillos axiales más una pieza terminal.

Comentarios.— Esta especie nueva corresponde a material asignado previamente por Harrington y Leanza (1957, fig. 31; fig 32. 1a-f) a la especie *Saltaspis steinmani* (Kobayashi). Esta última fue originalmente descrita a partir de dos cranidios, una librígena y dos pigidios procedentes de la localidad de Tambo Guanacuno (Bolivia) (Kobayashi, 1936, pág. 176, figs. 1-5). Posteriormente, Harrington y Leanza (1952) incluyen dentro de la misma, junto con los ejemplares bolivianos, especímenes de la quebrada de Lampazar, norte de la quebrada del Toro, Salta (Harrington y Leanza, 1952, lám. 1, figs. 1-2, 7; Harrington y Leanza, 1957, figs. 31, 32.1.a-f).

Nokolaisen y Henningsmoen (1985, pág. 29) notaron que *S. steinmani* procedente de Tambo Guanacuno posee lóbulos palpebrales de posición más posterior y la glabella de lados más paralelos que los ejemplares de la quebrada de Lampazar. Asimismo

Waisfeld (2001) destaca diferencias notables en los pigidios de los ejemplares de la quebrada de Lampazar y los de Tambo Guanacuno: mientras que los primeros presentan un contorno subcircular, un pigaxis que termina a cierta distancia del margen posterior y 3-4 anillos axiales más una pieza terminal, los ejemplares ilustrados por Kobayashi (1936, fig. 4-5; 1937, lám. 4, fig. 1, 4) tienen forma subtriangular, un pagaxis que alcanza el borde posterior del pigidio y poseen cinco anillos más una pieza terminal reducida. De este modo Waisfeld (2001, pág. 200) considera que las formas bolivianas y argentinas no son coespécificas. Luego de examinar los ejemplares de la quebrada de Lamapzar, en este trabajo se decide seguir este criterio. De este modo, se considera a *Saltaspis* sp. nov un taxón válido que será incluido en el análisis filogenético sobre la base del material de la colección; sin embargo por el momento no se designará un tipo ni se nombrará formalmente la especie hasta no contar con nuevo material que permita una descripción adecuada y cuya posición estratigráfica pueda precisarse.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Quebrada de Lampazar, al norte de la quebrada del Toro, Salta. La posición estratigráfica es incierta. Mientras que Harrington y Leanza (1952, pág. 200) la refieren al Tremadociano inferior (Biozona de *Kainella meridionalis*), Harrington y Leanza (1957, pág. 27, 95) la incluyen en el Tremadociano superior (Biozona de *Bienvillia tetragonalis*-*Conophrys minutula*).

Material examiando. — CPBA 4425, 4427, 4429, 4430, 4432.

Gro. *Protopeltura* (Brögger, 1882)

Especie tipo: *Protopeltura praecursor* (Westergaard 1909) (= *P. acanthura* Brögger), designada por ICZN, 1958, opinión 499.

Protopeltura mesembria Harrington y Leanza 1957

Lámina 7, Figuras 9, 11 — 12, 15 — 16

1957. *Protopeltura mesembria* n. sp. Harrington y Leanza: 88, figs. 27.2a-d

2003. *Protopeltura mesembria* Harrington y Leanza. Waisfeld y Vaccari: 328, lám. 30 figs. 8-10

Tipos.— Holotipo, CPBA 2695a por designación original (Harrington y Leanza, 1957, fig. 27.2b). Paratipos CPBA 2695b, 2694, 2698 (Harrington y Leanza, 1957, fig. 27.2a, c, d) de la quebrada de Paraná, Orán, Salta.

Comentarios.— Esta especie fue descrita por Harrington y Leanza (1957) a partir de material de la quebrada de Paraná y de la quebrada de Lampazar. Desde la fecha no se ha adicionado material a esta especie. Waisfeld y Vaccari (2003) la consideran un taxón válido. En este trabajo a partir del material tipo, el cual se reilustra, la especie será incluida en el análisis filogenético que se presenta en la segunda parte.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Quebrada de Paraná, parte superior de Río Santa Cruz, área de Orán, Salta y Quebrada de Lampazar, norte de la quebrada del Toro, área de Pascha, Salta. La estratigrafía en ambas localidades es desconocida. Los trilobites asociados (Harrington y Leanza, 1957, pág. 240, 242) indican una edad Tremadociana.

Material examinado. —CPBA 2694, 2695, 2698, 2680, 2691, 2693, 2696, 2697

Gro. *Leptoplastides* Raw, 1908

Especie tipo: *Concoryphe salteri* Callaway 1877 por designación original

Leptoplastides marianus (Hoek, 1912)

Lámina 8, Figuras 8, 10 — 21

1912. *Parabolinopsis mariana* sp. nov. Hoek in Steinmann y Hoek: 226, lám. 7, figs. 1-3.
1935. *Andesaspis argentinensis* n.gen. n. sp. Kobayashi: pág. 204-205, lám. 11, sólo figs 1, 2
1937. *Parabolinopsis mariana* (Hoek). Kobayashi: 479, lám. IV, fig. 15-17
1937. *Andesaspis argentinensis* Kobayashi. Harrington: pág. 3; lám. VII, figs. 8-10
1957. *Parabolinopsis mariana* (Hoek) (*partim*). Harrington y Leanza: págs: 90-92; figs. 30.1, 30.7, 30.8, 30.9.
1980. *Leptoplastides marianus* (Hoek) (*partim*). Pribyl y Vanek: lám. 7, figs. 4, 5.
1998. *Leptoplastides marianus* (Hoek). Rao y Tortello: pág. 39-40, figs. 4G-j.
2000. *Leptoplastides marianus* (Hoek). Tortello y Rao: pág. 72, figs. 3J-3R
2002. *Leptoplastides marianus* (Hoek). Tortello, Esteban y Aceñolaza: figs. 3n, 4a-c.
2003. *Leptoplastides marianus* (Hoek). Aceñolaza, Aráoz, Vergel, Tortello y Nieva: lám. 1, figs. d, e.
2013. *Leptoplastides marianus* (Hoek). Tortello, Zeballo y Esteban: 144, fig 6.1 — 6.11

Diagnosis.— *Leptoplastides* que presentan un campo preglabellar moderadamente desarrollado (largo (sag.) aproximadamente 0,726 respecto el largo (sag.) del anillo occipital), lóbulos palpebrales pequeños (largo (sag.) cerca del 0,23 respecto del largo (sag.) de la glabella), de posición cernana a la mitad de la glabella, paralelos al surco axial y rama posterior de la sutura facial recta a cóncava, fixígenas posteriores subtriangulares. Pigidio con dos anillos axiales y dos pares de espinas marginales pequeñas. Librígenas amplias, con un borde convexo y una espina genal que se curva hacia fuera en un ángulo algo variable.

Tipo.— Lectotipo elegido por Heningsmoen (1957, pág. 266), el escudo dorsal ilustrado por Hoek (en Steinmann y Hoek, 1912, lám. VII, fig. 1), de Cuesta de Iscayachi, Sur de Bolivia.

Comentarios.— Sobre la base de abundante material de diferentes localidades del noroeste argentino, Harrington y Leanza (1957) realizaron una completa revisión de *Leptoplastides marianus* (Hoek en Steinmann y Hoek, 1912) (= *Parabolinopsis*

mariana). Como ya fue señalado anteriormente, en esta revisión, los autores consideran a *Andesaspis argentiniensis* Kobayashi del Tremadociano inferior de la quebrada de Incamayo (Salta), y a *Protopeltura granulosa* Harrington del Tremadociano superior del área de Alfarcito (Jujuy), como sinónimos posteriores. Como se discutió ampliamente en la sección anterior, de revisiones posteriores surgieron dos propuestas alternativas. Por un lado, Waisfeld y Vaccari (2003), proponen restringir el nombre *L. marianus* al material tipo (Kobayashi 1937: lám. 4, fig. 15), dado los claros signos de deformación que muestra el mismo y proponen como taxones válidos a *L. argentiniensis* (Kobayashi) y a *L. granulosa* (Harrington). Por otro, Tortello y Aceñolaza (2010), consideran que si bien el material tipo de *L. marianus* presenta signos de deformación transversal, la morfología de estos ejemplares sería asimilable a la de *Andesaspis argentiniensis*, especialmente en el grado de desarrollo del campo preglabellar y de los lóbulos palpebrales, el truncamiento anterior de la glabella y las características de las librígenas. De este modo, estos autores consideran a *A. argentiniensis* como sinónimo posterior de *L. marianus*. Como ya fue señalado y discutido anteriormente, en este trabajo se seguirá este último criterio.

Dentro del material revisado, se reconoce una cantidad de ejemplares provenientes del Tremadociano temprano (Biozona de *Kainella meridionalis*) de la quebrada de los Chanchos, Gallinato, Salta que son consistentes con la morfología de esta especie. Tal como se ha destacado en diversas oportunidades (*e.g.* Robison y Pantoja-Alor, 1968, Tortello y Aceñolaza, 2010, entre otros), *L. marianus* presenta cierto grado de variación en diferentes aspectos de su morfología. El material revisado en este trabajo no es la excepción. En el mismo se observa variabilidad relacionada con el grado de desarrollo del campo preglabellar, la segmentación glabellar (mientras que la mayoría presenta una glabella lisa, algunos ejemplares muestran indicios de un par de surcos glabellares). Las

variabilidad observada en esta especie, es adjudicada por Robison y Pantoja-Alor (1968) a variaciones propias del desarrollo ontogenético. Estos autores señalaron que los estadios meráspidos tardíos / holáspidos tempranos presentan surcos glabulares visibles, un surco del borde anterior moderadamente bien definido, un borde anterior angosto y elevado, y un nodo occipital prominente, los cuales desaparecen o se hacen casi imperceptibles en los holáspidos más grandes. Esta variabilidad relacionada con el desarrollo ontogenético de la especie también se documenta en otras especies del género, tal como *L. salteri* (Callaway, 1877) del Tremadociano tardío de Inglaterra (Fortey y Owens, 1991).

L. marianus difiere de la especie tipo *L. salteri* (Callaway), del Tremadociano de Shropshire, Gran Bretaña (Fortey y Owens 1991: figs. 8.c-j, 9), porque la primera presenta un campo preglabular algo más desarrollado, espinas genales situadas más posteriormente, y un pigidio con espinas marginales (*cf.* Henningsmoen 1957, Rao y Tortello 1998).

Distribución geográfica y estratigráfica.— Cuesta de Iscayachi, Sur de Bolivia. Tremadociano temprano de la quebrada de los Chanchos (Gallinato), área de la Caldera; La Caldera Salta y quebrada de Moya, Abra de Zenta (Tortello y Aceñolaza, 2010). Quebrada de Incamayo (Rao y Tortello, 1998), área de Santa Victoria. Tremadociano temprano de la quebrada del Toro (Pascha), Formaciones Lampazar y Cardonal de Angosto de Lampazar (Pascha) y Este del Cerro Gólgota, Rosario de Lerma, Salta.

Material examinado. —CPBA 1400, 1401, 1405, 1406, 1407, 1411, 1412, 1413, 1414, 1415, 1416, 1417, 1418, 1419, 1420, 1422, 1423, 1425, 1429, 1430, 1431, 1432, 1839, 1843, 3343, 3344, 3345, 3346, 3348, 3350, 3574, 3332, 3887, 1830, 1843, 1839, 1895, 1924, 2955, 2912, 19378, 19494, 3171, , **QM1.2, QM226, QM360, QM2001.8,**

QM1.7, QM 468, QM2001.5, QM2001.9, QM2001.10, QMs/n, QM470, Qm 2004-23, QM 2002-14.

Leptoplastides granulosus (Harrington, 1938)

Lámina 8, Figuras 1 – 7, 9

1938. *Protopeltura granulosa* n. sp. Harrington: pág. 213-214; lám. VIII, figs 13, 18, 21

1957. *Parabolinopsis mariana* (Hoek) (*partim*). Harrington y Leanza: págs. 90-92; figs. 29, 30.2, 30.3, 30.4, 30.5, 30.6, 30.10

2003. *Leptoplastides granulosa* (Harrington). Waisfeld y Vaccari: 328, lámina 30, figs. 8-10

2005. *Leptoplastides marianus* (Hoek) Zeballo y Tortello: pág. 135 figs. 4.M, P-R

Diagnosis.— *Leptoplastides* que combina un campo preglabellar corto (sag.) (0,43 en relación al largo (sag.) del anillo occipital), lóbulos palpebrales pequeños (largo (sag.) cerca de 0,25 respecto del largo (sag.) de la glabella) ubicados cerca de la glabella (ancho del gena interocular (tr.) 0,38 respecto del ancho del glabella a la altura de los ojos) en posición anterior y oblicuos respecto del surco axial con una glabella robusta, relativamente grande y rama posterior de la sutura facial convexa. Pigidio con 2 anillo axiales y una pieza terminal, y con dos pares de espinas cortas.

Tipos.— Holotipo por designación original Harrington 1938, lám. VIII, fig 21. CPBA 679 (Lámina 8, Figura 3) del Tremadociano Tardío de la Quebrada de Rupasca, área de Alfarcito, Jujuy.

Comentarios.— *L. granulosus*, tal como se comentó en la sección anterior, presenta una gran variación morfológica, respecto de la forma general del crandio. Sin embargo, la combinación de caracteres señalados en su diagnosis permite reconocerla y definirla como un taxón válido, de acuerdo con la propuesta de Waisfeld y Vaccari (2003), y seguida también por Tortello y Aceñolaza (2010). Como ya se ha discutido

anteriormente *L. granulosis* se distingue de *Leptoplastides marianus* (Hoek) por presentar una glabela de contorno más redondeado, muy convexa y relativamente más desarrollada, lóbulos palpebrales ubicados más anteriormente y de posición oblicua respecto del surco axial, más pequeños, un campo preglabellar más corto y rama posterior de la sutura facial convexa.

Los ejemplares de *L. granulosis* muestran cierta variabilidad como es típico de varias especies del género, entre ellas *L. marianus*, como ya fue destacado anteriormente. Los ejemplares meráspidos y holáspidos tempranos de *L. granulosis* presentan dos surcos o tres pares de surcos glabellares, nodo occipital y aristas oculares bien marcadas, caracteres que no se observan en los holáspidos tardíos. Algunas de estas diferencias fueron asimismo destacadas por Tortello y Esteban (2005) en material de la zona de Alfarcito asignable a esta especie, junto a otras tales como la presencia de estrías en las librígenas y un menor ángulo genal externo en los ejemplares más jóvenes,

Material asimilable a *L. granulosis* de su localidad tipo fue ilustrado por Harrington (1938: lám. 8, figs. 13, 18, 21, referido como *Protopeltura granulosa*), Harrington y Leanza (1957: figs. 29, 30.2, 30.4, 30.6, 30.10, mencionado como *Parabolinopsis mariana*), Zeballo y Tortello (2005: figs. 4.M, P-R, citado como *Leptoplastides mariana*) y Waisfeld y Vaccari (2003: lám. 30, figs. 8-10, referido como *Leptoplastides granulosis*). Un ejemplar pobremente preservado, descrito por Aceñolaza y González (1977, fig. 1.2) en el Tremadociano superior de la Sierra de Santa Bárbara, podría ser coespecífico de *L. granulosis*.

Distribución geográfica y estratigráfica.— Parte superior de la Formación Rupasca (Zona de *Bienvillia tetragonalis*- *Conophrys minutula*. Tremadociano tardío bajo), quebrada de Rupasca, quebrada de San gregorio y quebrada de Huasamayo

(Alfarcito), Jujuy. También en el tremadociano del río Iturbe, área de Azul Pampa y en el río Negrito, área del río Santa Cruz (Orán).

Material examinando. —CPBA 679 (Holotipo), 686, 687, 712,722, 740, 744, 750,765, 771, 779, 773, 738, 171, 739, 733, 746, 760, 747, 750, 736, 749, 715, 772, 753,742, 709, 769, 735, 719, 756, 735, 740, 744, 748, 721, 767, 775, 777, 782, 781, 754, 766, 718, 817, 818, 819, 821, 822, 823, 824, 825, 827, 830, 833, 834, 835, 836, 837, 838, 840, 841, 842, 843, 844, 845, 847, 848, 849, 850, 851, 852, 853, 856, 857, 858, 859, 1301, 1302, 1305, 1308, 1309,1310, 1311, 1315, 1316, 1317, 1318, 1322, 1323, 1325, 1326, 1327, 1328, 1329, 1360, 1386, 1376, 1374, 1371, 1378, 1367, 1368, 4169, 4170, 4172, 4175, 4178, 4180, 4183, 4184, 4186, 4187, 4193, 4194, 4168, 4173, 4177, 4189, 4185, 4200, 4202, 4210, 2706, 2707, 2708, 2709, 2710, 2711, 2779, 2818, 2801, 2638, 2716, 2718.

Gro. Beltella Lake 1919

Especie tipo. *Ellipsocephalus depressus* Salter 1859, por designación original.

Beltella ulrichi (Kayser 1897)

Lámina 7, Figuras 1 — 7

1897. *Liostracus ulrichi* sp. nov. Kayser: 277, lám. 7, figs. 1, 1a, 4.

1938. *Beltella ulrichi* (Kayser). Harrington: 201, lám.VII, figs. 9, 13-18.

1957. *Beltella ulrichi* (Kayser). Harrington y Leanza: 88-89, fig. 28.1

2001. *Leptoplastides ulrichi* (Kayser). Zylinska: 364-366, text.-fig. 20, lám.12, figs. 8-13, lám.13, figs. 1-2 (véase sinonimia).

2003. *Beltella ulrichi* (Kayser). Tortello y Esteban: 341-342, Figs. 5.c, f, j.

Tipos.— Lectotipo, elegido por Harrington (1938, pág. 204) MACN-PI 50 (ex 4335) (Kayser, 1897, lám. 7 fig. 1.1a) (Lámina 7, Figura 6), Paralectotipos MACN-PI 51 (ex 4336), 52 (ex 4337), 53 (ex. 4338), 54 (ex 4339), 55 (ex 4340) (Harrington, 1938, lám. VII, fig.13, 14) de la Quebrada Colorada, Iruya, Salta.

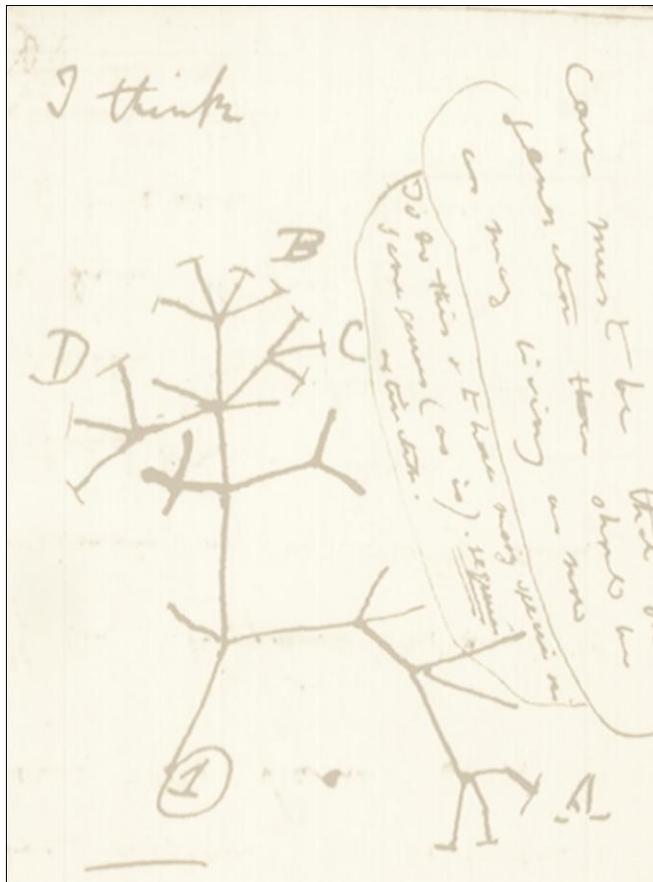
Comentarios.— Esta especie fue descrita e ilustrada en detalle por Harrington (1938, pág. 201) y Harrington y Leanza (1957, pag. 88). Hasta el momento ha sido registrada en pocas localidades del noroeste argentino y Bolivia: Iruya, río Santa Victoria, (Harrington y Leanza, 1943, 1957), Salitre (Pribyl y Vanek, 1980) y recientemente en la Formación Lampazar, Sierra de Cajas (Tortello y Esteban, 2003), formando parte de asociaciones asignables al Cámbrico Tardío. Asimismo la especie también fue descrita en el Cámbrico Tardío de Polonia (Zylinska, 2001) y Escandinavia (Nikolaisen y Henningsmoen, 1985). En el presente trabajo se re-ilustra el material tipo (Lámina 7, Figuras 3-4, 6-7), así como materiales adicionales correspondientes a las colecciones Harrington y Leanza.

Beltella ulrichi es muy similar a la especie tipo *Beltella depressa* (Salter), del tremadociano temprano de Gales y *Newfoundland* (Fortey y Owens, 1989, pág.2, lám. 1.A-F; Rushton, 1982, lám. 3, fig. 12) pero se diferencia de esta última por presentar un pigidio más elongado (tr.).

Distribución geográfica y estratigráfica.— Niveles asignables al Cámbrico tardío de la zona de Iruya, Cámbrico Tardío (Biozona de *Parabolina* (*Neoparabolina*) *frequens argentina*) de la Formación Lampazar, Sierra de Cajas, Jujuy (Tortello y Esteban, 2003), de la Quebrada colorada de fundición, Santa Victoria (Harrington y Leanza, 1957), y de Taraya, Salitre, Bolivia (Harrington y Leanza, 1943, Pribyl y Vanek, 1980). Asimismo, esta especie se ha registrado en el Cámbrico Tardío de Polonia (Zylinska, 2001) y Escandinavia (Nikolaisen y Henningsmoen, 1985).

Material examinado. — CPBA 1032, 1033, 1034, 1044, 1048, 1079, 1045, 1043, 1048, 1049, 1088, 1081, 1082, MACN Pi 52 (ex 4337), 53 (ex 4338), 54 (ex 4339), 50 (ex 4335), 51 (ex 4336), 55 (ex 4340), 56 (4341), 59 (4344), 57 (ex 4342), 58 (ex 4343).

PARTE II: ANÁLISIS FILOGENÉTICO



2.1 Introducción: Relaciones dentro de la Familia Olenidae

Las propuestas filogenéticas

La Familia Olenidae constituye un grupo particular de trilobites puesto que su buen registro ha permitido que las relaciones entre los diferentes géneros puedan ser determinadas estratigráficamente. Los trabajos de Westergaard (1922), Kaufmann (1935) y Henningsmoen (1957) en Escandinavia han sido los primeros en proponer esquemas de relaciones filogenéticas para esta familia. Asimismo, los estudios más recientes tienden a proponer relaciones filogenéticas entre los miembros de la familia basándose en la comparación morfológica de los estadios ontogenéticos tempranos (*e.g.* Fortey, 1974, Clarkson *et al.*, 1997, Tortello y Clarkson, 2003).

Westergaard (1922) distingue dentro de los olénidos, tres ramas evolutivas principales las cuales habrían *derivado*¹ del género *Olenus*. Cada una de ellas se corresponde con subfamilias actualmente definidas para el grupo, Pelturinae, Leptoplastinae y Oleninae (Figura 2.1(1)). Posteriormente Harrington y Leanza (1952), basándose en este esquema, proponen uno muy similar en el cual incorporan nuevos géneros conocidos de América del Sur. En esta propuesta se mantiene la idea de las tres líneas evolutivas. Al linaje ancestral se agrega *Parabolina* del Cámbrico Superior de Europa, género que conjuntamente con *Olenus* constituirían el *grupo ancestral* de toda la familia. En este caso los tres linajes evolutivos estarían constituidos por Leptoplastinae, Pleturinea y el grupo Oleninae, Triarthrinae, Plicatolininae (Figura 2.1(2)).

Por su parte Henningsmoen (1957) propone un esquema evolutivo más completo para la familia, en el que incorpora el registro estratigráfico de cada una de las especies

¹ Se indicará con *itálica* esta palabra y sus derivaciones en aquellos casos en los cuales los autores citados hagan referencia a relaciones de ancestro-descendiente entre pares de especies.

Leptoplastus. Los tres géneros correspondientes al ancestro de cada uno de los linajes evolutivos, habrían tenido su *origen* en el género *Olenus*.

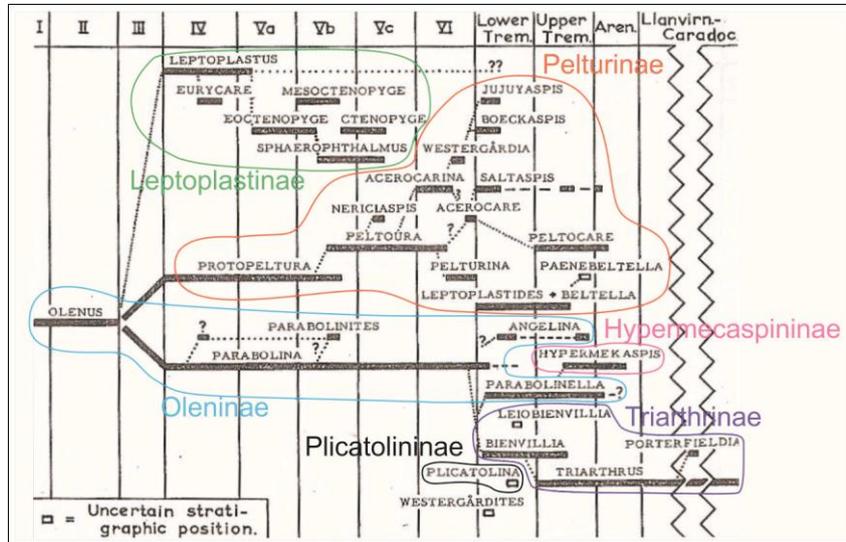


FIGURA 2.2— Esquema filogenético propuesto por Henningsmoen (1957), incluyendo el registro estratigráfico de cada especie. En colores se destacan las subfamilias actualmente definidas para Olenidae (modificado de Henningsmoen, 1957).

Linajes evolutivos: las relaciones dentro de los grupos

La idea que *Parabolina* se encuentra muy cercanamente emparentada a las especies tardías de *Olenus* se ha visto apoyada tanto por evidencia morfológica y estratigráfica, como ontogenética. Diversos autores describieron caracteres en las especies más tardías de *Olenus* que fueron interpretados como intermedios entre las especies tempranas de este género y las especies de *Parabolina*. Por ejemplo, la presencia de ojos más pequeños y una sutura postocular recta en *O. scanius* son para Henningsmoen (1957) una evidencia de su parentesco con *P. brevispina*, la cual presenta ojos pequeños y sutura postocular convexa. Por otro lado, *O. attenuatus* presenta un campo prelabelar reducido, un tórax más espinoso, en comparación con los *Olenus* más antiguos y un par de espinas en el pigidio, librígenas unidas, y un tubérculo

medial o una espina corta en cada uno de los anillos axiales del tórax (Clarkson *et al.* 1997). Asimismo, los estadios ontogenéticos tempranos de *Olenus* y *Parabolina* son muy similares dado que los protáspidos y meráspidos tempranos son del mismo tamaño, y las diferencias recién comienzan a manifestarse en estadios tardíos (Clarkson *et al.*, 1997). Las especies tardías de *Olenus* forman un complejo con varios caracteres en estado intermedio entre las primeras especies de *Olenus* y *Parabolina*. La mayoría de los cambios evolutivos en *Parabolina* se originaron a través de un mosaico de heterocronoclinas, y la mayoría de las diferencias morfológicas observadas en este género son pedomórficas en origen (Clarkson *et al.*, 1997).

Respecto del resto de las especies que conforman esta rama evolutiva, los antecedentes son aislados. Diversos autores han propuesto relaciones entre diferentes especies de este linaje evolutivo, sin que exista hasta el momento una propuesta formal para las subfamilias incluidas en el mismo. Por ejemplo, Henningsmoen (1957) destaca que *Parabolinella* y *Bienvillia* constituyen grupos hermanos, y sugiere que este clado habría derivado de *Parabolina* o *Parabolineites williamson*. Harrington y Leanza (1952) acuerdan parcialmente con este autor, proponiendo una estrecha relación entre *Parabolina*, *Parabolinella* y *Bienvillia*. Según ellos, *Parabolinella coeltifrons* constituye la forma intermedia entre los géneros *Parabolina* y *Parabolinella*. A partir de un estudio filogenético previo basado exclusivamente en el género *Parabolinella* (Monti y Confalonieri, 2013), se infirió que *Parabolina* es el grupo hermano del clado que conforman los géneros *Bienvillia* y *Parabolinella*, tal como propuso Henningsmoen (1957). Por otro lado, en este mismo estudio no se recupera a *P. coelatifons* dentro de las especies más basales del género *Parabolinella* (Monti y Confalonieri, 2013). Ludvingsen y Tuffnell (1983, 1994) defienden la monofilia del género *Triarthrus*, pero consideran al género *Bienvillia* como parafilético y que las diferentes especies

actualmente incluidas en este género serían basales al resto de los miembros de la subfamilia Triarthrinae (Ludvingsen y Tuffnel, 1983, fig. 3). Asimismo, Henningsmoen (1957), propone que el género *Triarthrus* deriva directamente del clado conformado por *Bienvillia* y *Parabolinella*.

En cuanto al género *Angelina* su relación con otros miembros de este linaje es incierta. Henningsmoen (1957) propone que este género podría relacionarse con *Parabolina* o *Parabolinites*. Con este último, *Angelina* tiene en común el campo preglabellar desarrollado y una rama anterior de la sutura facial subparalela o divergente, tal como destaca el autor. Ambos caracteres también son compartidos con el género *Parabolinella*. En varias oportunidades se destacó el parecido entre *Angelina* y *Parabolinella*, y más aún, la especie *Angelina hyeronimi* ha sido incluso propuesta como sinónimo de *Parabolinella coelatifrons* (Robison y Pantoja-Alor, 1968). Finalmente, el género *Plicatolina* probablemente esté cercanamente emparentado al género *Bienvillia*, con quien comparte un S1 y S2 largos y subparalelos (Henningsmoen, 1957). *Hypermeaspis* ha sido relacionado con *Parabolinella* debido a sus características cefálicas y torácicas (Harrington y Leanza, 1957), e incluso Henningsmoen (1959) propone que este género *deriva* de *Parabolinella*.

De este modo, como fue señalado anteriormente, dentro de este linaje evolutivo quedan incluidas las subfamilias Oleninae, Triarthrinae, Plicatolininae e Hypermeaspidae. A partir de las relaciones propuestas entre las diferentes especies, existe cierto consenso sobre la estrecha relación entre Oleninae y Triarthrinae, los cuales conformarían grupos hermanos, recíprocamente monofiléticos. Por otro lado, Plicatolininae ha sido emparentada tanto con Triarthrinae como Oleninae, pudiendo quizás representar un grupo hermano de estas dos subfamilias. Asimismo, si bien Hypermeaspidae conforma un grupo claramente monofilético, su relación con las

otras subfamilias es confusa, habiéndoselo asociado con géneros incluidos en cada una de las subfamilias de este linaje.

Henningsmoen (1957) destaca la relación entre *Olenus* y *Protopeltura* y propone a *P. aciculata* como forma intermedia entre los *Olenus* tardíos y el resto de las especies de *Protopeltura*. Asimismo, remarca también el parecido entre *Protopeltura* y *Parabolina*, en particular la especie *P. brevispina*, la cual presenta una cranidio del tipo peltura, con ojos pequeños cercanos a la glabella, campo preglabellar casi inexistente y sutura postocular convexa (Henningsmoen, 1957). *Protopeltura* habría dado origen a *Peltura* por la pérdida de las espinas genales y posteriormente en este linaje se habrían dado diferentes cambios evolutivos, los cuales pueden haber aparecido en más de una oportunidad. En los Pelturinae más derivados la posición de los ojos y el ancho de las fixígenas varía mucho, siempre en el contexto de librígenas tipo pelturinoide, con sutura postocular convexa (Henningsmoen, 1957).

El género *Saltaspis* se encuentra cercanamente emparentado con el género *Acerocare*, con quien comparte espinas intergenales bien desarrolladas. *Peltocare* asimismo, se encuentra próximo a estas dos especies, con quienes comparte fixígenas anchas y sutura postocular que corta el margen cefálico más anteriormente (Henningsmoen, 1957).

Leptoplastides y *Beltella* son dos géneros que presentan un parecido remarcable, y de hecho en diversas oportunidades han sido considerados sinónimos (Henningsmoen 1957; Whitworth, 1972; Nikolaisen y Henningsmoen, 1985; Morris, 1988; Zylinska, 2001). De este modo, es probable que se encuentren cercanamente emparentadas, aunque sus orígenes son inciertos (Henningsmoen, 1957).

El género *Jujuyaspis* ha sido relacionado con *Leptoplastides* a partir de la morfología del cranidio de los estadios ontogenéticos tempranos. Tortello y Clarkson

(2003) destacan la similitud entre *J. keideli* y *L. salteri* del Tremadociano de Shropshire (Raw, 1925, Fortey y Owen, 1991). Los estadios meráspidos de ambas especies presentan siete espinas marginales, una relación ancho alto del céfalo menor respecto de estadios posteriores, una glabela más angosta que las fixigenas y la ausencia de campo preglabellar.

Al igual que en caso anterior, son aisladas las menciones acerca de las relaciones dentro del grupo de los Pelturinae y en general refieren a especies puntuales. La estrecha relación entre *Olenus*, *Parabolina* y *Protopeltura* estaría indicando que el linaje evolutivo de los Pelturinae constituyen el grupo hermano del linaje evolutivo anteriormente comentado (i.e. Oleninae, Triarthrinae, Plicatolininae e Hypermecaspidinae). Asimismo, la homogeneidad en la morfología de la subfamilia, estaría indicando que constituye un clado monofilético.

El otro linaje evolutivo lo constituyen los representantes de Leptoplastinae. En este caso, los miembros de esta subfamilia constituyen un clado bastante homogéneo, aunque su origen resulta poco claro ya que *Leptoplastus*, el miembro más antiguo de este grupo, podría haber *derivado* de *Olenus* o del grupo *Parabolina-Protopeltura* (Henningsmoen, 1957).

El origen de los olénidos

Tal como se destacó en el capítulo anterior, resulta complejo realizar una diagnosis que permita distinguir a todos los olénidos. Si bien es un grupo homogéneo, son pocas los caracteres que pueden reconocerse en todas las especies de la misma. Fortey (1974) propone como carácter diagnóstico las librígenas fusionadas, criterio que posteriormente fue seguido por Nikolaisen y Henningsmoen (1985). Este carácter, que

constituye según Fortey (1990) la única sinapomorfía de la familia, no se encuentra presente en algunas especies de *Olenus*; más aún, este autor destaca que las especies de *Olenus* que retienen la placa rostral deberían considerarse como el grupo hermano del resto de los Olenidae, y que la “línea de la familia” debería trazarse por debajo de estas especies. De este modo, es interesante destacar que a partir de esta propuesta y como consecuencia de lo anteriormente expuesto, se propone como hipótesis que el género *Olenus*, constituye el grupo hermano del complejo *Parabolina-Protopeltura*.

Actualmente Olenidae, es la única familia incluida dentro del Suborden Olenina. Fortey (1990) destaca la dificultad en reconocer otras familias que compartan caracteres de importancia filogenética con Olenidae, ya que existe una gran convergencia asociada al ambiente que habitan. Henningsmoen (1957) plantea que los olénidos habrían tenido su origen en la familia Andrariniidae. Este autor propone tres géneros como posible ancestro del grupo: *Andrarina*, *Proaulacopleura*, *Aphelaspis*. Palmer (1965) también destaca la estrecha relación entre *Aphelaspis* y Olenidae, mientras que Shergold (1980) incluye a la familia Elviniidae dentro de Olenacea. Según Fortey (1990) no se encuentran caracteres sinapomórficos para estos grupos, sino que las características que comparten corresponden a plesiomorfías de ptichopariidos.

Objetivos e hipótesis

Hasta el momento la familia Olenidae ha sido considerada un grupo monofilético, aunque a partir de la propuesta de Fortey (1974) de considerar como única sinapomorfía del clado la presencia de librígenas fusionadas, la monofilia sólo sería válida si se excluyen de este taxón algunas especies del género *Olenus*. A pesar de estas afirmaciones, nunca se realizó un análisis cladístico de miembros de esta familia que

pongan a prueba dichas propuestas. Asimismo, las relaciones filogenéticas propuestas dentro del clado resultan en varios aspectos insatisfactorias, en particular teniendo en cuenta que plantean relaciones ancestro descendiente entre las diferentes especies, y que en general constituyen comparaciones de pares de géneros o especies aisladas.

A partir de toda la información provista hasta el momento en cuanto a las propuestas sobre relaciones entre los distintos miembros de los olenidos es posible construir hipótesis sobre las posibles relaciones entre las subfamilias. De este modo, el género *Olenus* sería el grupo hermano del complejo *Parabolina-Protopeltura*. Estos dos grupos representarían dos clados recíprocamente monofiléticos, por un lado el clado Pelturinae y por otro el clado Oleninae (excluyendo a *Olenus*), Triarthrinae, Hypermecaspidae y Plicatolinae. Dentro de este último clado, las relaciones son confusas, aunque muchas veces se hace referencia a la estrecha relación entre Oleninae (excluyendo a *Olenus*) y Triarthrinae, quienes probablemente constituyan grupos hermanos. Los Oleninae, excluyendo al género *Olenus*, sería un grupo monofilético, mientras que los Thriarthriane probablemente constituyan un grupo parafilético. La relación entre los géneros *Plicatolina* e *Hypermecaspis* con los Triarthrinae ha sido destacada a lo largo del texto.

El presente capítulo tiene como objetivo llevar a cabo un análisis cladístico basado en caracteres morfológicos de los miembros argentinos de la familia Olenidae, con el fin de poner a prueba las siguientes hipótesis:

1. *Olenus gibbosus* es la especie hermana del resto de la familia Olenidae
2. Pelturinae conforma un grupo monofilético, hermano del clado Oleninae (excluyendo al género *Olenus gibbosus*) + Hypermecaspidae-Plicatolinae-Triarthrinae

3. Hypermecaspidinae, Plicatolininae y Triarthrinae conforman un grupo monofilético, y hermano de aquellos pertenecientes a la subfamilia Oleninae (excluyendo al género *Olenus*)
4. Asimismo, se plantea como objetivo esclarecer las relaciones entre las subfamilias Hypermecaspidinae, Plicatolininae y Triarthrinae que hasta el momento son poco claras y proponer una hipótesis filogenética para los miembros de Pelturinae.

2.2. Materiales y Métodos

Taxones

Ingroup.— En el presente análisis fueron incluidas las especies válidas reconocidas en la primer parte de este trabajo de tesis, correspondientes a los ólenidos conocidos del lapso Furongiano – Tremadociano del Noroeste Argentino. Asimismo se incorporaron al análisis otras especies de olénidos provenientes tanto de la Argentina como de otros lugares del mundo. La elección de ciertos taxones en particular se debe a su importancia, ya sea por cuestiones taxonómicas o evolutivas. De este modo, se incluyeron un total de 31 especies de olénidos, de las cuales 30 se han registrado en Argentina. Entre los olénidos incluidos, doce especies pertenecen a la subfamilia Oleninae, siete a Triarthrinae, siete a Pelturinae, cuatro a Hypermecaspidinae y una a Plicatolininae. No se incluyeron en este análisis miembros de Leptoplastinae y Balnibarbiinae dado que no se ha resgistrado material en Argentina asignables a estas subfamilias.

Outgroup.— Se incluyeron tres especies que no pertenecen a la Familia Olenidae: *Aphlelaspis australis*, *Andrarina costata* (Angelin) y *Ehmaniella*

burgessensis. Las dos primeras fueron elegidas debido a su asociación con Olenidos. Como ya se destacó anteriormente, ambas han sido propuestas como especies cercanas a la familia Olenidae (e.g. Henningsmoen, 1957; Palmer, 1965; Shergold, 1980). El suborden Ptychopariina incluye a todos los libristoma primitivos, de este modo, aunque se los considera descendientes de un ancestro común, serían un grupo parafilético, puesto que constituyen el grupo hermano del resto de los Libristoma (Proetida, Olenina, Asaphida, y presumiblemente Harpetina) (Fortey, 1990). Si bien las relaciones dentro del suborden no están resueltas, debido a lo anteriormente expuesto, Ptychopariina y Olenina comparten un ancestro común cercano. De este modo se incluyó también en el análisis una especie del Cámbrico medio de Burgess Shale que es considerada una de las especies más basales dentro de los ptichoparidos, *Ehmaniella burgessensis* (Rasetti, 1951).

Caracteres

Fueron codificados un total de 78 caracteres, los cuales abarcan la variabilidad observada en la familia y corresponden a la morfología dorsal de holáspido. Los mismos consisten en 53 caracteres cefálicos, 9 torácicos, 11 correspondientes al pigidio y 4 al exoesqueleto entero (ver apéndice 3). Algunos de estos caracteres nunca han sido utilizados en un análisis filogenético formal, mientras que otros corresponden a caracteres ya utilizados en análisis previos, tanto para ejemplares de esta familia (Monti y Confalonieri, 2013) como de otras familias del mismo orden (Cotton, 2001, Waisfeld *et al.*, 2001, entre otros). En la gran mayoría de los estudios filogenéticos en trilobites se utilizaron los caracteres relacionados a la cantidad de segmentos en cada uno de los tagmas, como la cantidad de segmentos torácicos (car. #21) y el número de anillos axiales del pigidio (car. #22) (e.g. Waisfeld *et al.*, 2001; Cotton, 2001, Lieberman, 2002; Zhou *et al.* 2009). En este trabajo, se probará la codificación de los mismos como

caracteres cuantitativos (véase más adelante). También se usaron en muchos análisis caracteres que están relacionados a la segmentación glabellar, como la cantidad y condición de los surcos glabellares, la cual se considera la expresión de la segmentación original del céfalo (*e.g.* Cotton, 2001, Lieberman, 2002). En el presente trabajo los caracteres que hacen referencia a dicha segmentación son los siguientes: car. #20, car. #42, car. #43, car. #44, car. #45, car. #46, car. #47. Tal como en la segmentación del tórax y el pigidio, el número de segmentos glabellares fue considerado como carácter continuo y codificado como tal (car. #20). Respecto de la divergencia de la rama anterior de la sutura facial (car. #30), el carácter utilizado en el presente análisis es una modificación de los utilizados en trabajos anteriores (Hughes y Rushton, 1990; Cotton, 2001) en los que se codificaba como dos caracteres separados: por un lado la presencia de una sutura facial divergente, y por otro, el grado de divergencia de la misma. En este trabajo de tesis se optó por codificar todos los estados en un único carácter, tal como se codificó en Monti y Confalonieri (2013), de modo de minimizar las entradas faltantes en la matriz. Algunos caracteres fueron creados específicamente para el grupo en estudio. Muchos de los mismos consisten en caracteres que se han utilizado en las descripciones de las diferentes especies y para establecer relaciones entre miembros de esta familia, como por ejemplo: tamaño de las fixígenas (car. #10) y de la glabela en relación al resto del céfalo (car. #1, car. #2), el tamaño y posición de lóbulos palpebrales (car. #0, car. #18, car. #32), la forma general de las librígenas, así como la presencia de espina genal (car. #51 - 57), entre otros. Otros caracteres simplemente hacen referencia a la morfología general de las especies incluidas, como los numerados como #24 - 28, #74 - 75 (ver apéndice 3). Se incluyó también un carácter respecto de la condición del hipostoma (car. #77), ya que fue utilizado para establecer relaciones entre grupos de trilobites (Fortey, 1990), aunque se desconoce en la mayoría de las especies y en las

que se codificó resultó no ser informativo. Asimismo se incluyó el carácter condición de las librígenas (car. # 76), puesto que Fortey (1990) considera la presencia de librígenas fusionadas como la única sinapomorfia de la familia (ver apéndice 3).

Del total de caracteres propuestos, 24 corresponden a caracteres cuantitativos (20 expresados como relaciones entre medidas y cuatro merísticos). Si bien tradicionalmente el tratamiento de los mismos consistió en su discretización, desde que el programa TNT permite evaluar los caracteres continuos como tales (Goloboff *et al.*, 2006) se ha observado en varios grupos que este tipo de codificación resulta más adecuada (*e.g.* Goloboff *et al.*, 2006; Hornung-Leoni y Sosa, 2008; Pereyra y Mound, 2009; de Bivort *et al.* 2010; Escapa y Catalano, 2013). De este modo, los caracteres continuos fueron codificados: (1) utilizando un estadístico de tendencia central; se eligió la **Mediana** pues presenta la ventaja de verse poco afectada por valores extremos, por lo cual suele ser preferida por sobre la media; (2) **discretizados**, en este último caso se realizarán dos análisis, considerando los caracteres ordenados y no ordenados. El uso de caracteres continuos como tales ha sido criticado porque este tipo de codificación puede presentar problemas de escalado, es decir que caracteres con mayores valores absolutos influyan más a la hora de resolver la filogenia que otros de menor magnitud. En este sentido, Goloboff *et al.* (2006) propone dos soluciones: una de ellas consiste en estandarizar los valores, y la otra, en utilizar los datos crudos y luego, a la hora del análisis, resolver el problema del escalado pesando en contra de la homoplasia. A pesar de que han sido propuestas estas dos soluciones para el problema de escalado, las mismas no habían sido puestas a prueba. Recientemente esta cuestión ha sido tratada por Mongiardino Koch *et al.* (2014), quien propone como opción para tratar este problema el reescalado de los caracteres puesto que permite reducir este problema y además permite el uso posterior de pesos implicados (ver la siguiente sección para más

detalle de la última metodología). De esta manera, ambos métodos fueron comparados. Asimismo se probaron dos tipos de estandarización de los datos, (1) utilizando la función normal, y luego sumando cuatro unidades a cada valor, para evitar la presencia de valores negativos que no son admitidos por el programa; (2) llevando cada rango de valores por carácter al intervalo [0,1], de este modo el cambio máximo entre estados internos del carácter es equivalente a un paso. En cuanto a los caracteres cualitativos *a priori* fueron considerados como no ordenados.

De este modo fueron establecidas las homologías primarias (De Pinna, 1991) para los 78 caracteres morfológicos y se construyeron cuatro matrices de caracteres, según los distintos tipos de codificación de los caracteres continuos, explicados anteriormente (ver apéndice 4).

Análisis filogenético

Las matrices de caracteres fueron utilizadas para llevar a cabo diferentes análisis filogenéticos utilizando como criterio de optimalidad tanto el de Máxima Parsimonia, como los Pesos Implicados. En este último caso se utilizaron diferentes valores para la constante de concavidad ($k= 3 - 16$). Mediante el programa TNT versión 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008a) se realizaron diferentes búsquedas heurísticas, utilizando *random addition sequences* (RAS) seguido de *tree bisection-reconnection branch swapping* (TBR). Se realizaron 1000 réplicas, guardando 25 árboles por réplica.

La evolución y polaridad de los estados de cada carácter fueron analizados *a posteriori*, luego del enraizamiento de el/los árboles más parsimoniosos obtenidos con el grupo externo. Debido a las consideraciones antes mencionadas (ver sección taxones: *outgroup*) se enraizó en la especie *Ehmaniella burgessensis*.

La lista de sinapomorfias se realizó teniendo en cuenta sólo los cambios que no fueran ambiguos en el estado ancestral (e.g. $0 \rightarrow 1$, pero no $01 \rightarrow 1$; $01 \rightarrow 2$, pero no $01 \rightarrow 12$). En los casos que se obtuvo más de un árbol filogenético y dado que la lista de sinapomorfias depende de la solución óptima, ésta se calculó de la siguiente manera: se buscaron todos los árboles dicotómicos y se obtuvo la lista de sinapomorfias para cada uno de ellos. En el árbol consenso se consideraron las sinapomorfias comunes a todos, para lo que se utilizó una búsqueda heurística sin colapsar las ramas, seguido del comando `_sinapomorfias comunes`.

Los soportes de Bremer (BS) (Bremer, 1994) se calcularon a partir de la búsqueda de subóptimos por TBR *swapping*. También se calcularon los soportes de rama utilizando el método de remuestreo de *jackknife* (Lanyon, 1985), tal como se incorporó en TNT (ver Goloboff *et al.*, 2003). Se realizaron 200 a 1000 réplicas de remuestreo de *jackknife*, según el caso. Cada una consistió en una búsqueda heurística a partir de 10 árboles de Wagner seguido de TBR *swapping* guardando 10 árboles por réplica, con una probabilidad de alteración de la matriz de 10% (equivalente a la remoción de 8 caracteres). Los resultados se expresan como la diferencias de frecuencias GC (grupo presente – grupo contradicho), desarrollado en Goloboff *et al.* (2003). Esta diferencia de frecuencias GC calcula la diferencia entre la frecuencia en que un grupo dado es recuperado en el remuestreo de *Jackknife* y el grupo contradictorio más frecuente. Este enfoque es preferible en grupos de bajo soporte (Goloboff *et al.*, 2003).

2.3 Resultados

A partir de los datos discretizados se obtuvieron 15 árboles más parsimoniosos de 479 pasos, cuyo consenso estricto se encuentra muy poco resuelto (Figura 2.3). Los

índices de consistencia y retención (excluyendo los caracteres no-informativos) de este árbol son de 0,307 y 0,497, respectivamente (Figura 2.3). En este consenso es interesante destacar la posición de *Andrarina costata* que queda incluida dentro de la familia Olenidae, aunque el soporte de este grupo es muy bajo. Asimismo, si bien no se resuelven las relaciones entre los grupos de olenidos incluidos en el análisis, existen algunos clados a nivel genérico que se resuelven. Tanto *Parabolinella*, como *Leptoplastides* e *Hypermecaspis* se recuperan en este análisis como géneros monofiléticos. En cuanto al género *Bienvillia*, el mismo sería un grupo parafilético, pues debería incluirse dentro del mismo a la especie *Thriarthrus jachalensis*.

Cuando los caracteres cuantitativos son codificados como discretos, pero considerados aditivos, se obtienen siete árboles más parsimoniosos de 498 pasos cuyo consenso estricto se encuentra bastante resuelto, al menos en comparación con el obtenido a partir de los datos sin ordenar (Figura 2.4). Es destacable que en este caso la familia Olenidae tampoco se recupera como monofilética, dado que tanto *Aphelaspis australis* como *Andrariina costata* quedan incluidas dentro del grupo, aunque con un bajo valor de soporte. En cuanto a las relaciones dentro del *ingroup*, mientras que sólo los nodos más profundos del árbol no se resuelven, podemos nuevamente observar que existen grupos monofiléticos que incluso coinciden con los que se observan también con otras formas de codificación. Como en el caso anterior, se recuperan como géneros monofiléticos *Parabolinella*, *Leptoplastides*, *Hypermecaspis* y se suma también el género *Angelina*. Al igual que en el caso anterior el género *Bienvillia* debería incluir a *T. jachalensis* para poder ser considerado monofilético. Asimismo, en este árbol se puede reconocer dos grupos monofiléticos, que también se mantienen a lo largo de los diferentes análisis: (*Beltella*, *Protopeltura*) (Clado E), y ((*Peltocare*, *Jujuyaspis*),

Saltaspis) (Clado D) (Figura 2.4). Los índices de consistencia y retención (excluyendo los caracteres no-informativos) de este árbol son de 0,297 y 0,506, respectivamente.

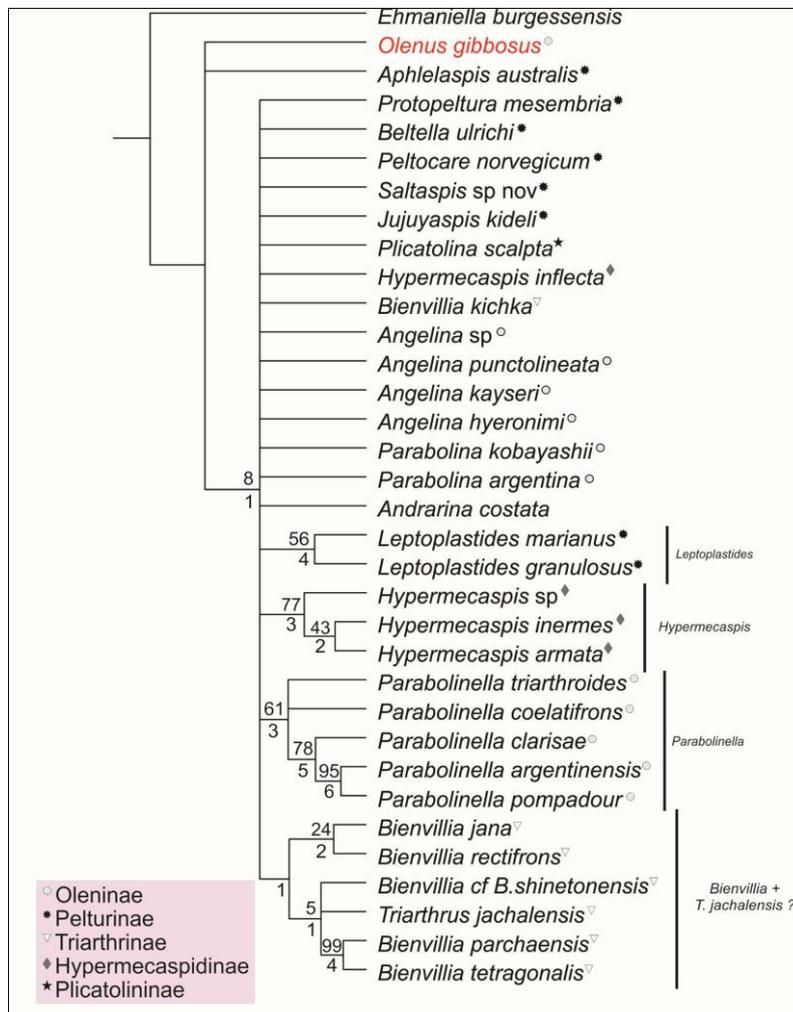


FIGURA 2.3—Árbol consenso obtenido a partir de la matriz de datos continuos discretizados, resultado de 15 árboles más parsimoniosos. Largo: 479 pasos, CI: 0,307, RI: 0,497. Los números sobre las ramas indican los valores de soporte de *jackknife* (JK) expresados como diferencias de GC (1000 réplicas, p=10). Debajo de las ramas se indican los soportes de Bremer. A la derecha se destacan los géneros monofiléticos. Se destacan asimismo las subfamilias a las que pertenecen las diferentes especies.

Cuando se codifican los datos continuos estandarizados, llevados al intervalo [0-1], se obtiene un único árbol de 382,63 pasos, cuyos índices de consistencia y retención son de 0,309 y 0,497, respectivamente (Figura 2.5(1)). En este caso, la familia Olenidae

tampoco se recupera como grupo monofilético, puesto que la especie *Olenus gibbosus* no queda incluida dentro de la familia. Nuevamente, se pueden reconocer los clados monofiléticos que se han destacado anteriormente. Los géneros *Angelina*, *Leptoplastides*, *Parabolinella* e *Hypermecaspis* se recuperan como grupos monofiléticos, al igual que el clado E y el clado D. El clado de *Bienvillia* + *T. jachalensis*, por el contrario, no constituye según estos resultados un grupo monofilético, a diferencia de lo que veíamos en los resultados de los otros análisis (Figura 2.5 (1)). Por otro lado, el árbol obtenido a partir de los datos estandarizados difiere significativamente del árbol obtenido a partir de los datos crudos. Sin embargo al utilizar pesos implicados en el caso de los datos crudos, para valores de $K = 5 - 10$, la topología obtenida es muy similar, coincidiendo en casi todos los grupos (Figura 2.5(2)), excepto en las relaciones dentro del grupo de *Bienvillia* y *Triarthrus jachalensis*, *Plicatolina* y *Parabolina*. Con menores valores de constante la topología varía considerablemente.

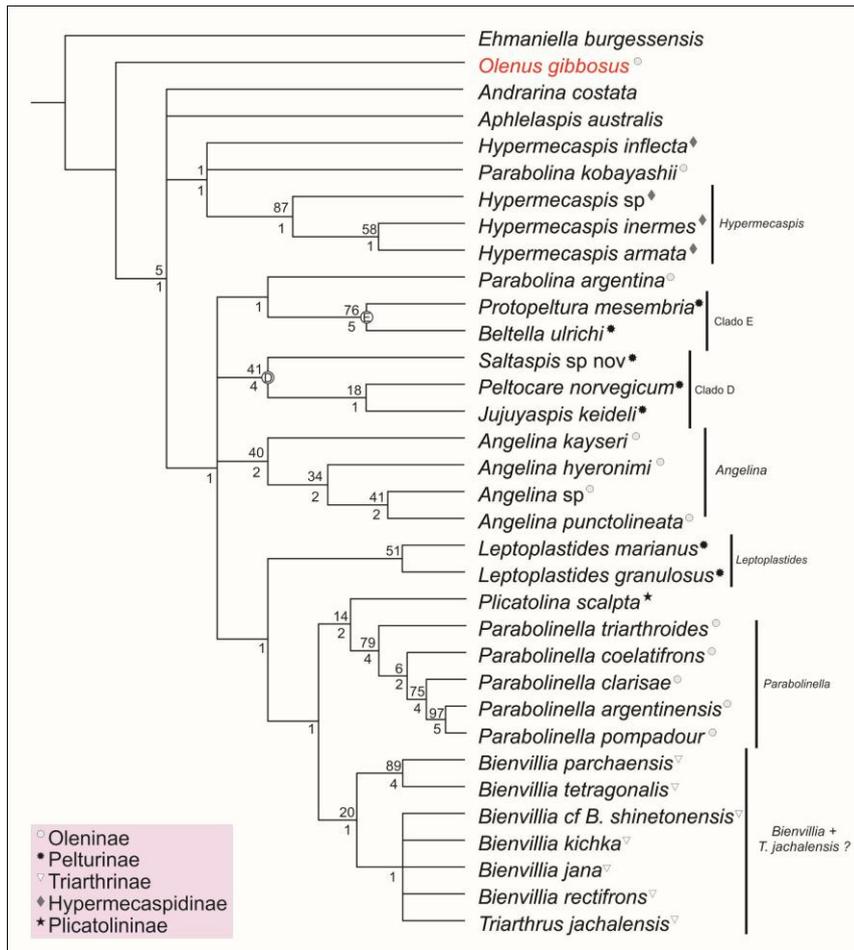


FIGURA 2.4— Árbol consenso obtenido a partir de la matriz de datos continuos discretizados, resultado de 7 árboles más parsimoniosos. Largo: 498 pasos, CI: 0,297, RI: 0,506. Los números sobre las ramas indican los valores de soporte de *jackknife* (JK) expresados como diferencias de GC (1000 réplicas, p=10). Debajo de las ramas se indican los soportes de Bremer. A la derecha se destacan los géneros monofiléticos. Se destacan asimismo las subfamilias a las que pertenecen las diferentes especies.

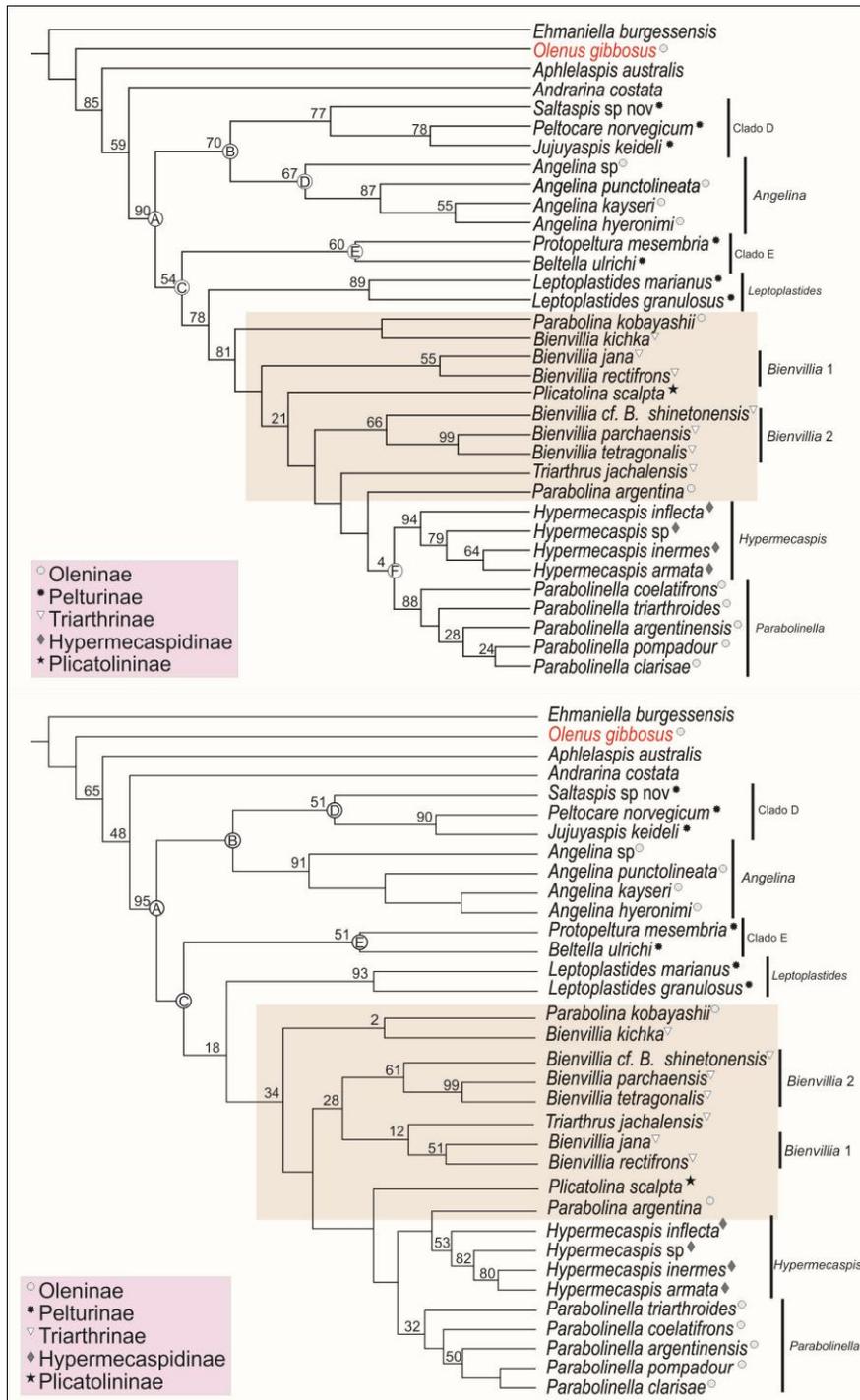


FIGURA 2.5— 1. Árbol obtenido a partir de la matriz con datos continuos reescalados, largo: 382,626 pasos CI: 0,309, RI: 0,497. 2. Árbol obtenido a partir de la matriz con datos continuos crudos y pesos implicados, para valores de constante $k=5-10$, largo: 424.453 pasos, fit : 48,41 (para $k=5$), CI: 0,306, RI: 0,497. Sobre las ramas se muestran los valores de soporte de *Jackknife* (JK) expresados como diferencias de GC (500 réplicas, $p=10$).

A: Clado A, "Olenidae", F: Clado F, *Parabolinella* e *Hymecaspis*. Se destacan además el Clado B y el Clado C (véase sección de discusión) como letras B y C en los nodos. A la derecha se destacan los grupos recuperados como monofiléticos. Asimismo se indica la subfamilia a la que pertenece cada especie. El recuadro indica la zona de conflicto en las relaciones, que difieren en ambos casos. Nótese que se trata de grupos sin soporte o con soporte muy bajos.

Por otro lado, cuando se utiliza otro modo de estandarización de los datos, los resultados difieren en varias cuestiones. Si bien algunos de los grupos que se recuperan como monofiléticos coinciden, los nodos profundos varían bastante en comparación con otros métodos de codificación. Ahora bien, al usar pesos implicados para un valor de $K=12$, la topología obtenida es bastante similar a la obtenida a partir del otro tipo de estandarización. Solo difiere en cuanto a las relaciones dentro de las *Parabolina* y *Bienvillia*.

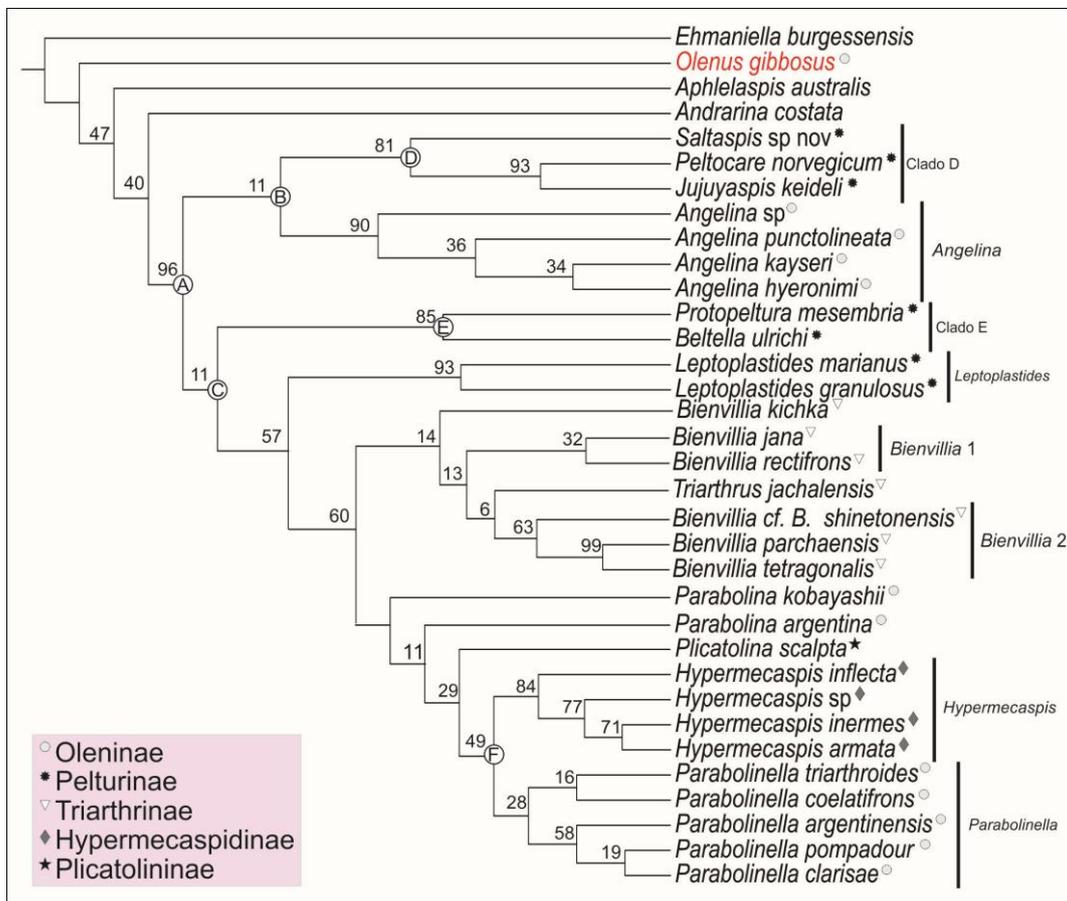


FIGURA 2.6— Árbol obtenido a partir de la matriz de caracteres reescalados y con pesos implicados para valores de constante $k=5-6$, largo: 385,339, *fit*: 47,72 (para $k=5$), CI: 0,306, RI: 0,491. Sobre las ramas se muestran los valores de soporte de *Jacknife* (JK) expresados como diferencias de GC (300 réplicas, $p=10$).

A: Clado A, "Olenidae", F: Clado F, *Parabolinella* e *Hypermecaspis*. Se destacan además el Clado B y el Clado C como letras B y C en los nodos, respectivamente (véase sección de discusión). A la derecha se destacan grupos recuperados monofiléticos, altamente soportados.

Finalmente, cuando se le aplica pesos implicado a la matriz de datos reescalados, llevados a [0-1], la topología se mantiene estable para valores de constante $K=5-6$ (Figura 2.6). Es interesante destacar que la topología obtenida en este caso es bastante similar a la que se obtuvo con los datos crudos y utilizando pesos implicados (Figura 2.5(2), Figura 2.6).

En cuanto a los índices de consistencia, si bien los valores en cada caso se encuentra un poco por debajo del valor esperado para una matriz de este tamaño (en términos de números de taxones) (Sanderson y Donoghue 1989), los mismos son significativamente mayores que los esperados para una matriz construida con datos al azar (índice de consistencia 0,16) con una significancia de 0,05 (ver Klassen *et al.* 1991).

En cuanto a la topología de los árboles, en todos ellos la familia Olenidae no se recupera como grupo monofilético ya que en todos los casos *Olenus gibbosus* no queda incluida dentro de la misma. Asimismo, en la mayoría de los análisis esta especie no constituye el grupo hermano del resto de la familia (Figuras 2.4 - 2.6).

Como ya se destacó con anterioridad, existen ciertos grupos monofiléticos que se mantienen en todos los árboles y que justamente son los de mayor soporte: *Parabolinella*, *Hypermecaspis* y *Leptoplastides* (Figuras 2.4 - 2.6). Mientras que otros grupos monofiléticos se pueden reconocer en la mayoría de los árboles obtenidos: *Angelina*, *Protopeltura mesembria* y *Beltella ulrichi* (Clado E) y finalmente *Jujuyaspis keideli* y *Peltocare norvegicum* con su grupo hermano *Saltaspis* sp. nov. (clado D) (Figuras 2.5 - 2.6). Si bien las relaciones entre estos clados resultan algo variables en la mayoría de los análisis, se observa un patrón similar. Dentro del clado "Olenidae" (excluyendo a *O. gibbosus*) se distinguen dos grupos hermanos, por un lado el clado monofilético que conforman el género *Angelina* con el grupo monofilético de *J. keideli*,

P. norvegicum y *S.* sp. nov. (Clado B), y por otro el resto de las especies del *ingroup* (Clado C) (Figuras 2.5 - 2.6). Dentro del clado C hay ciertas relaciones que se mantienen más o menos estables en los diferentes análisis. *P. mesembria* y *B. ulrichi* son el grupo hermano de todas las otras especies de este clado. Dentro de este grupo, el género *Leptoplastides* es hermano del clado que contiene a todas las especies de *Parabolina*, *Bienvillia*, *T. jachalensis* y del grupo (*Parabolinella*, *Hypermecaspis*), *Plicatolina scalpta*). Asimismo en los árboles obtenidos a partir de los datos crudos y los datos reescalados, utilizando pesos implicados, se reconoce el clado que conforman las especies de *Bienvillia* y *T. jachalensis* (Figura 2.5 (2) y Figura 2.6).

La Figura 2.7 muestra el ajuste estratigráfico del árbol obtenido. Hay que destacar que existen especies cuyo rango estratigráfico no puede precisarse con exactitud. Esto se debe a que varias de las especies incluidas han sido originalmente descritas por material escaso proveniente de localidades que no se han vuelto a encontrar, el que además no se ha registrado posteriormente a su designación original en otras localidades. Por otro lado, se cuenta con una edad relativa de cada una de las especies, basándose su rango estratigráfico propuesto en el esquema de biozonas. No se puntualizó sobre el registro, sino que se le asignó el rango según la/las Biozona/s en las que se registraron. De este modo en este trabajo simplemente se pretende realizar una comparación cualitativa del ajuste estratigráfico al árbol obtenido. El árbol utilizado para este fin corresponde al obtenido a partir de los datos reescalados y utilizando pesos implicados (K=5-6) dado que se considera que es el que mejor expresa las relaciones entre las especies de olénidos incluidas (véase discusión).

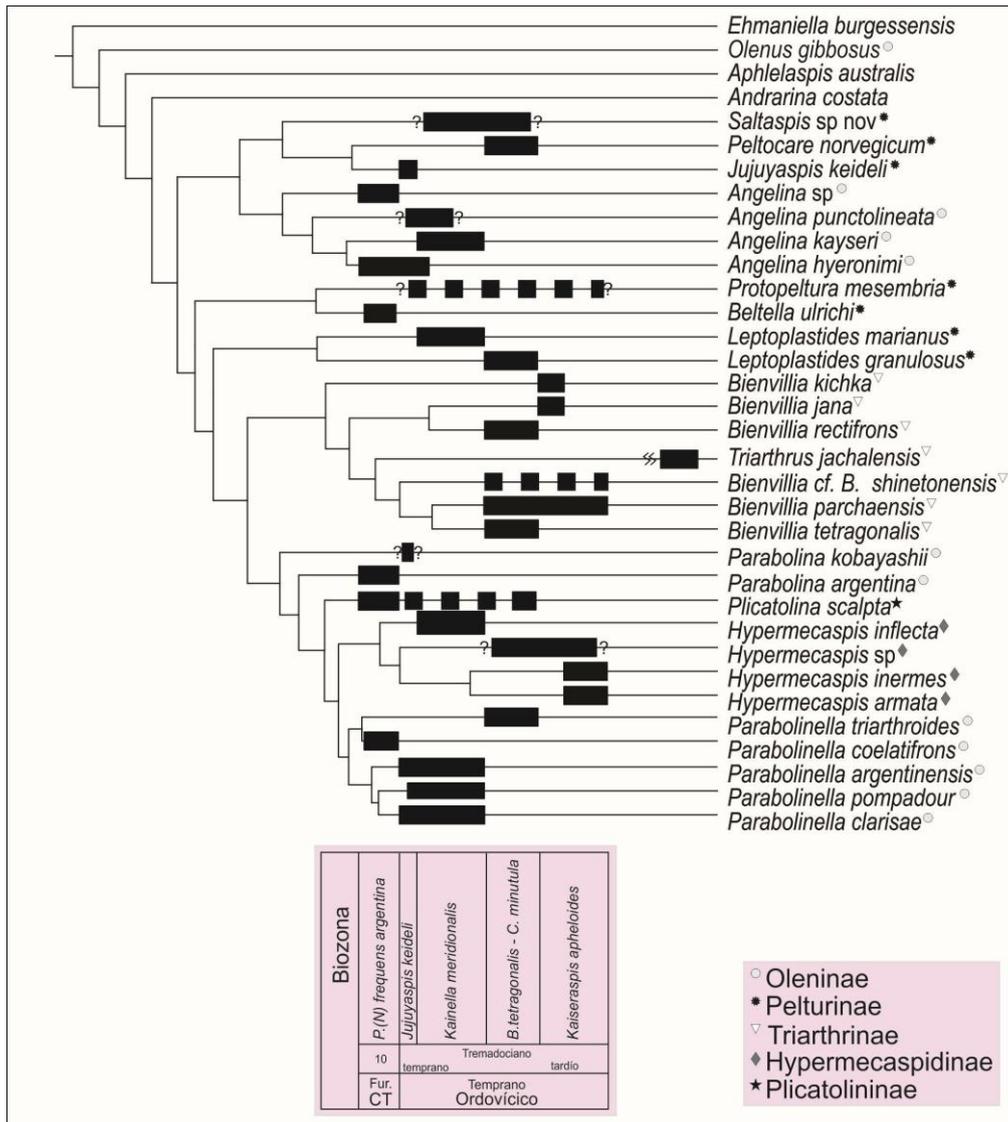


FIGURA 2.7— Ajuste estratigráfico de las especies del *ingroup* a la topología obtenida a partir de la matriz de caracteres reescalados y con pesos implicados para valores de constante $k=5-6$.

2.4 Discusión

En primer lugar se debe destacar que respecto del tipo de codificación de los caracteres continuos, se obtienen árboles más resueltos cuando se trabaja con caracteres continuos como tales, incluso más que cuando se tratan los caracteres continuos como discretizados y aditivos. Diversos autores sostienen que el uso de pesos implicados mejora los análisis filogenéticos de matrices morfológicas y aumenta la congruencia entre caracteres (Goloboff, 1997, Ramírez, 2003, Goloboff *et al.* 2008, Mongiardino

Koch *et al.*, 2014). En el caso del tratamiento de los caracteres continuos como discretos, al utilizar pesos implicados, las topologías son poco estables respecto de los valores de constante utilizados, y solamente se recuperan los mismos grupos que se mantienen en el consenso estricto. Asimismo, el tratamiento de caracteres continuos como tales da mejores valores de soporte de grupos. Actualmente, el uso de caracteres continuos como tales es una práctica que se ha expandido, y diversos autores argumentan que esto es necesario ya que la mayoría de los caracteres utilizados en sistemática morfológica describen variación en rasgos cuantitativos continuos (*e.g.* Goloboff *et al.*, 2006; Hornung-Leoni y Sosa, 2008; Pereyra y Mound, 2009; de Bivort *et al.* 2010; Escapa y Catalano, 2013). Wiens (2001) discute extensamente las ventajas de tratar los caracteres de forma explícita como caracteres cuantitativos continuos. Los resultados obtenidos en este trabajo no son la excepción. En este estudio, como ya se ha señalado anteriormente, se obtuvieron mejores resultados cuando se trataron los caracteres continuos como tales, tanto en cuanto a la resolución de clados, como a los valores de soporte de grupo.

Respecto del tratamiento del problema de escalado Mongiardino Koch *et al.* (2014) analiza en profundidad este tema, llegando a la conclusión que el uso de pesos implicados sobre los datos crudos, si bien reduce el problema del escalado, lo hace sólo parcialmente. En cuanto al caso particular del estudio de los Olenidae, los resultados obtenidos a partir de los datos crudos con pesos implicados son muy similares a los obtenidos con los datos estandarizados, y probablemente se asocia a que los rangos de variación entre los caracteres continuos utilizados no son tan grandes en cuanto a diferencias de escala (la mayoría de los mismos son relaciones cuyo rango de variación se encuentran entre 0-1). A pesar de esto, se opta por seguir el criterio de Mongiardino Koch *et al.* (2014), quien propone el uso de caracteres continuos reescalados

previamente, ya que logra resolver el problema del escalado. Asimismo esto permite el posterior uso de pesos implicados (el uso de pesos implicados sobre los datos crudos puede verse afectado por la correlación existente entre el peso del carácter y su escala, véase Mongiardino Koch *et al.*, 2014). De este modo, el árbol que mejor reflejaría las posibles relaciones entre los miembros argentinos de la familia Olenidae es el obtenido a partir de los datos reescalados, y con el posterior uso de pesos implicados, la topología se mantiene para valores de constante $K=5 - 6$ (Figura 2.6), aunque es destacable que el árbol obtenido con valores de constante entre 7 y 16 es muy similar presentado aquí (Figura 2.6).

Como ya se ha mencionado anteriormente, existen grupos que se mantienen en prácticamente todos los análisis y justamente estos grupos son lo que presentan altos valores de soportes. En este sentido, lo más importante para destacar es que en ningún caso se recupera como monofilética a la familia Olenidae; más aún, *Olenus gibbosus* no es el grupo hermano del resto de los olenidos, tal como había propuesto Fortey (1990) a partir de un único carácter (i.e. la presencia de librígenas fusionadas). Para el grupo de los “Olenidae” (clado A), las sinapomorfias son las siguientes: una gena interocular de tamaño moderado, apenas menor que la mitad del ancho de la glabella (car. #0: 0.608 \rightarrow 0.4578-0.4961); una fixígena posterior relativamente ancha (car. #10: 0.9146 \rightarrow 0.7871-0.7850); un eje torácico relativamente ancho, (car. #12: 0.2936-0.3329 \rightarrow 0.3381-0.40695); un pigaxis relativamente ancho respecto de su ancho máximo (car. #13: 0.288-0.3113 \rightarrow 0.3539-0.3627); largo de los lóbulos palpebrales de tamaño moderado como proporción del largo de la glabella (car. #18: 0.3372-0.3515 \rightarrow 0.3129); un menor número de anillos axiales en el pigidio (car. #22: 5 \rightarrow 2-4); lóbulos palpebrales anteriores a la línea media de la glabella (car. #32: 0 \rightarrow 1); un borde cefálico anterior poco convexo en vista dorsal (car. #33: 2 \rightarrow 1); un surco del borde

cefálico anterior bien definido (car. #34: 1 → 2) y surcos interpleurales torácicos oblicuos (car. #65: 0 --> 1). Si bien el carácter que Fortey (1990) señala como única sinapomorfía de la familia no se recupera como tal en este análisis, esto tiene que ver justamente con la limitación del mismo carácter, incluso destacada por este autor, que es la dificultad de reconocerlo en todo el material: si bien se asume que todos olénidos deben tener las librigenas fusionadas, en la mayoría de los casos no se puede reconocer. Justamente el hecho que no se recupere como sinapomorfía se debe a que en la mayoría de las especies incluidas en el análisis, este carácter se desconoce. Respecto del resto de los caracteres que son sinapomorfías de este grupo, resultan inusuales en el sentido que no han sido con anterioridad destacadas como características morfológicas clásicas de olénidos.

En cuanto a las relaciones dentro de Olenidae, se reconocen dos grupos, los cuales no se corresponden con los dos linajes evolutivos propuestos para la familia, los clados B y C (Figuras 2.4 y 2.6). El clado B está constituido por los Pelturinae *Jujuyaspis keideli*, *Peltocare norvegicum* y *Saltaspis* sp. nov. junto con los Oleninae del género *Angelina*. El clado C está compuesto por el resto de los Peltuninae y Oleninae incluidos en este análisis, sumados a los Triarthrinae, Hypermecaspidinae y Plicatolininae. De este modo, tanto la subfamilia Oleninae como Pelturinae resultan grupos polifiléticos según los resultados aquí obtenidos.

Clado B.- Dentro de este clado se reconocen dos grupos monofiléticos y hermanos, el género *Angelina*, y el grupo *Jujuyaspis*, *Peltocare* y *Saltaspis* (clado D). Entre las sinapomorfías del clado B se encuentran, la presencia de un borde anterior que ocupa apenas más de un 30% del área preglablar (car. #6: 0.627-0.6338 →0.6619); un anillo occipital liso (sin nodo) (car. #48: 1 → 2); librigenas proporcionalmente largas respecto de su ancho (car. #8: 0.5009-0.5188 → 0.6829-0.7646); crestas oculares suaves

(car. #61: 0 → 1); espinas pleurales muy cortas (car. #64: 0 → 1) y la presencia de un fulcro distal (car. #75: 3 → 1). Este tipo de caracteres recuperados para el grupo, no se corresponden con los normalmente utilizados para definir grupos supragenéricos dentro de Olenidae. Posiblemente por este motivo es que no habrían sido consideradas como cercanamente emparentadas y, de hecho, actualmente son consideradas como miembros de subfamilias diferentes. Al género *Angelina* tradicionalmente se lo ha considerado un género miembro de la familia Oleninae, y se lo ha relacionado con el género *Parabolinella*, en particular debido al desarrollo del campo preglabellar y la dirección de la rama anterior de la sutura facial (e.g. Henningsmoen, 1957; Robison y Pantoja-Alors, 1968). Asimismo, había sido asociada por Lake (1919) a un Pelturinae, el género *Beltella*. Ninguna de estas ideas son confirmadas por este análisis, ya que este género conforma un grupo monofilético con especies de la familia Pelturinae (consideradas de morfología derivada (e.g. Henningsmoen, 1957)), el cual asimismo, presenta altos valores de soportes.

El género *Angelina* presenta las siguientes sinapomorfias: una glabella relativamente pequeña respecto del largo del céfalo (car. #1: 0.691-0.695 → 0.633); un campo preglabellar moderadamente desarrollado respecto del largo del anillo occipital (car. #5: 0.683-0.981 → 1.2554); un campo preglabellar que ocupa gran parte del área preglabellar (car. #6: 0.6619 → 0.7165); un surco del borde anterior con puntuaciones (car. #35: 0 → 2) y una glabella apenas elevada sobre el nivel de las fixígenas (car. #36: 1 → 0). Dos de estas sinapomorfias se encuentran en la diagnosis que Pratt (1988) da para este género, el campo preglabellar relativamente largo y el surco del borde anterior con hoyuelos.

En cuando al otro grupo dentro de este clado, el D (*Jujuyaspis*, *Peltocare* y *Saltaspis*), existen varias cuestiones a destacar. En primer lugar, como ya se había

mencionado anteriormente, el género *Jujuyaspis* ha sido relacionado con *Leptoplastides* a partir de la morfología del cráneo de los estadios ontogenéticos tempranos (Tortello y Clarkson, 2003). Si bien en este trabajo de tesis no se incluyeron caracteres de la ontogenia (debido a que en la mayoría de las especies estudiadas aún no se conocen los estadios ontogenéticos tempranos), los resultados muestran que *Jujuyaspis* se encuentra más cercanamente emparentado a *Peltocare* que a *Leptoplastides*. Más aún, el grupo monofilético que conforman *Peltocare norvegicum* y *Jujuyaspis keideli* presenta valores de soportes muy altos y se recupera en prácticamente todos los análisis realizados. Entre las sinapomorfias del grupo se encuentran: una gena interocular relativamente angosta (car. #0: 0.4338 → 0.319), una glabella relativamente larga (car. #1: 0.7032 → 0.7256), una glabella más larga que ancha (car. #3: 0.892-0.9107 → 0.9697); un anillo occipital relativamente poco desarrollado (car. #4: 0.222 → 0.193); una fixígena posterior relativamente angosta (car. #10: 0.7817-0.785 → 0.6530); un céfalo relativamente ancho (car. #17: 0.4959-0.4970 → 0.4229); lóbulos palpebrales pequeños en relación a la glabella (car. #18: 0.3129 → 0.2981); sin espinas genales (car. #56: 0 → 1), surcos interpleurales del pigidio convexos (car. #69: 0 → 1) y la presencia de líneas en terraza en el pigidio (car. #74: 0 → 1). Este tipo de sinapomorfias reflejan la existencia de una morfología del céfalo muy similar entre ambas especies. Cabe destacar que la ausencia de espinas genales ha sido citada como carácter de pelturinos avanzados (Henningsmoen, 1957). Por otro lado, *Saltaspis* ha sido relacionada con *Peltocare* por la presencia de fixígenas anchas y por la morfología de la rama posterior de la sutura facial (Henningsmoen, 1957). En este análisis se recupera como grupo hermano justamente de *Jujuyaspis* y *Peltocare*, es decir que la propuesta de su cercanía filogenética se corrobora. Sin embargo, entre las sinapomorfias del grupo no se encuentra el ancho de las fixígenas posteriores, aunque sí lo hace la morfología de la rama posterior de la sutura facial, que en

todos los casos se dirige transversalmente e inmediatamente posterior a los lóbulos palpebrales (car. #31, 0 → 3). Además de ésta se suman como sinapomorfias de este clado dos caracteres relacionados a la forma del céfalo que son el ancho máximo en la línea media del mismo (car. #27, 0 → 1) y el margen lateral de las librigenas circular (car. #53, 3 → 4); la posición de los lóbulos palpebrales, más cercanos a la glabela; el ancho de la gena interocular en relación al ancho de la glabela, que es menor en estas especies (car. #0: 0.4578 → 0.434); glabela relativamente larga en relación al largo del céfalo (car #1: 0.691-0.695 → 0.703) y por último, el largo del borde posterior del cranidio en relación al largo del anillo occipital (car. #11: 0.6338-0.7048 → 0.7052-0.7380). Henningsmoen (1957) también ha relacionado a este género con *Acerocare* por la presencia de espinas intergenales, lo cual no se ha podido poner a prueba en este caso, porque no se han registrado especies de este género en Argentina. Sería interesante incluir especies de otros lugares del mundo en futuros análisis.

Clado C.- Este grupo está compuesto por miembros de todas las subfamilias incluidas en este trabajo. Si bien resulta inesperado, es un grupo que se mantiene en la mayoría de los análisis realizados, a pesar de presentar soportes relativamente bajos. Entre las sinapomorfias de este grupo, se encuentran: una glabela casi del mismo largo que ancho (car. #3: 0.8925-0.9107 → 0.914-0.9272); lóbulos palpebrales poco desarrollados en relación al largo de la glabela (car. #18: 0.3129 → 0.2714-0.2873); una rama anterior de la sutura facial convergente (car. #30: 0 → 1); y la presencia de borde en el pigidio (car. #73: 0 → 1). Estos caracteres sinapomorficos no coinciden con los que tradicionalmente se han utilizado para agrupar a los diferentes géneros.

Dentro de este grupo, *Protopeltura mesembria* y *Beltella ulrichi* (clado E) conforman un grupo monofilético, y hermano del resto del clado. Este grupo se ve muy bien soportado y se ha recuperado en prácticamente todos los análisis. Es llamativo en

principio la posición de *Protopletura* en este clado, ya que tradicionalmente se la ha visto como el género más basal de los Pelturinae y ha sido relacionada tanto con *Olenus* como con *Parabolina* (Henningsmoen, 1957). Ninguna de estas ideas se confirma por medio de estos análisis. Por otro lado, el género *Beltella* ha sido asociado a *Leptoplastides* por su remarcado parecido, lo cual incluso llevó a que sean considerados sinónimos (e.g. Henningsmoen 1957; Whitworth, 1972; Nikolaisen y Henningsmoen, 1985; Morris, 1988; Zylinska, 2001). De este modo el grupo que conforman *P. mesembria* y *B. ulrichi* es inesperado y entre las sinapomorfías del mismo se encuentran: una glabella relativamente ancha en relación al ancho del céfalo (car. #2: 0.313-0.3188 → 0.3532); un anillo occipital relativamente largo respecto del largo de la glabella (car. #4: 0.222-0.2349 → 0.2464); un campo preglabellar muy corto en relación al largo del anillo occipital (car. #5: 0.599-0.6411 → 0.4473); un campo preglabellar que ocupa casi la mitad de área preglabellar (car. #6: 0.627-0.6338 → 0.4734); una librígena muy angosta respecto del ancho del céfalo (car. #7: 0.075-0.079 → 0.045); una librígena mucho más larga que ancha (car. #8: 0.5009-0.5188 → 0.4731); un borde posterior de la fixígena muy cortito en relación al anillo occipital (car. #11: 0.6338-0.6381 --> 0.5792); el ancho máximo del céfalo en la línea media (car. #27: 0 → 1); y fixígenas posteriores que se curvas anteriormente (car. #59: 0 → 2). Estos caracteres resultan también inusuales puesto que no han sido considerados de importancia para agrupar estas especies, sin embargo los mismos muestran que existe un parecido remarcable en la morfología general del céfalo de ambas especies. Por otro lado, estos caracteres sinapomórficos, los cuales hacen referencia a la morfología de las librígenas y a un cráneo en el cual la glabella se encuentra muy desarrollada en relación al resto de las estructuras, son caracteres tradicionalmente considerados como características de los Pelturinae (e.g. Henningsmoen, 1957, Nikolaisen y Henningsmoen, 1985, Zylinska,

2001). De este modo, las sinapomorfias de ambas especies, podrían corresponder a caracteres plesiomórficos de estos géneros y otros pelturinos.

Como se mencionó previamente, el género *Leptoplastides* es monofilético. Las sinapomorfias que se recuperan para este género no coinciden con los caracteres diagnósticos que presenta Henningsmoen (1957) para el mismo, a excepción de la forma del céfalo, que en ambos casos se reconoce como carácter distintivo de *Leptoplastides* y que en este análisis se encuentra representado por la relación alto / ancho del mismo (car. #17: 0.527-0.560 → 0.415). Otras sinapomorfias para el género son el largo de las librígenas respecto del ancho, apenas más largas que anchas (car. #8 0.5009-0.5188→0.6444); el largo de las espinas genales en relación al largo del céfalo (car. #9: 0.6269-0.6505→0.7906), la presencia de un surco del borde anterior con puntuaciones (car. #35: 0 → 2), un anillo occipital liso (car. #48: 1 → 2) y borde en el pigidio (car. #73: 1 → 2).

Las dos especies de *Parabolina* no conforman un grupo monofilético y en general su posición varía considerablemente en los diferentes análisis realizados. En el árbol obtenido a partir de los datos reescalados y utilizando pesos implicados, ambas especies de *Parabolina* constituyen sucesivos grupos hermanos del clado F ((*Parabolinella*, *Hypermecaspis*), *Plicatolina*) (Figura 2.6). Como ya se ha desarrollado ampliamente en la sección anterior, el género *Parabolina* ha sido considerado como *derivado* de *Olenus* y basal respecto del resto de los olenidos, es decir el que habría dado origen a todo el resto de los Oleninae, Triarthrinae, y las otras subfamilias asociadas, Hypermecaspidinae y Plicatolininae (ver Figuras 2.1(2) y 2.2) (e.g. Westergaard, 1922, Harrington y Leanza, 1952, Henningsmoen, 1957, Clarkson *et al.*, 1997). Podríamos decir entonces que en algún punto las hipótesis previas sobre las relaciones de *Parabolina* son parcialmente corroboradas. Aunque no se encuentre una relación con

Olenus, *Parabolina* es el grupo hermano del resto de los Oleninae (excepto *O. gibossus* y *Angelina*), Hypermecaspidinae y Plicatolininae incluidos en este análisis. Respecto de la relación entre *Olenus* y *Parabolina*, son muchos los trabajos que apoyan una estrecha relación entre ambos géneros, no sólo por su registro estratigráfico sino también por su morfología, tanto adulta como de los estadios ontogenéticos tempranos (veáse Clarkson *et al.*, 1997). El hecho que en este análisis no se recuperen como grupos hermanos quizás se asocie a la elección de las especies de cada género incluidas. Para poner a prueba esta relación exclusivamente sería necesario diseñar otro tipo de análisis, en el que se incluyan más especies de esos dos géneros y caracteres adecuados. En este caso se tuvo por un lado, la limitación de sólo referirse a especies argentinas, y por otro la elección de caracteres acordes a todo el grupo de especies incluidas, entre las cuales, como se destacó anteriormente, se desconocen los estadios ontogenéticos tempranos de la mayoría.

En cuanto al género *Parabolinella*, se había realizado anteriormente un análisis filogenético exclusivo de este género, en el cual *P. triarthroides* quedaba incluido dentro del grupo de *Bienvillia* (Monti y Confalonieri, 2013). A la luz de estos nuevos resultados, en los cuales el género se recupera como monofilético, e incluyendo a *P. triarthroides* en todos los análisis (Figuras 2.3 - 2.5), se puede asegurar que esta especie sí pertenece al género *Parabolinella*. Por otro lado, respecto de la única sinapomorfia que se había obtenido para el género en el análisis anterior, la presencia de un S1 bifurcado y sigmoideo, es en realidad una plesiomorfia, compartida con su grupo hermano *Hypermecaspis* (veáse más adelante). En cuanto a las sinapomorfias, la mayoría de ellas han sido destacadas como características del género, como la presencia de un campo preglabellar desarrollado (*e.g.* Harrington y Leanza, 1957, Rushton, 1988), (car. #5: 0.6411-0.9989 → 1.2107-1.315), cuyo borde anterior es relativamente angosto

(car. #6: 0.6688 → 0.7677-0.7933), eje torácico es de ancho casi igual al ancho de las pleuras (car. #12: 0.3424-0.3441 → 0.3213), la presencia de un pigidio muy corto en relación a su ancho (car. #19: 0.399 → 0.28392) y un surco del borde anterior con hoyuelos (car. #35: 0 → 1) (este último incluso había sido recuperado en el análisis previo como sinapomorfía de grandes grupos (Monti y Confalonieri, 2013)). A estos caracteres se le suman nuevas sinapomorfias que no habían sido consideradas previamente, ni en los análisis ni en las diagnósis tradicionales del género, como un céfalo que tiende a ser más corto en relación al ancho del mismo (car. #17: 0.4418 → 0.428), un margen lateral de las librígenas redondeado (car. #53 0→1), y un margen posterior de las fixígenas que se dirige posteriormente (car. #59: 0 → 1). *Hypermecaspis* también es un género monofilético cuyas sinapomorfias son: un pigaxis angosto en relación al ancho del pigidio (car. #13: 0.3357-0.3487 → 0.3178-0.3172); un pigidio más de dos veces más ancho que largo (car. #: 19: 0.399 → 0.508-0.604) cinco anillos axiales en el pigaxis (car. #22: 2-3 → 5); surcos pleurales del pigidio muy curvos (car. #70: 0 → 1), margen posterior del pigaxis cónico (car. #72: 0 → 1) y pigidio sin borde (car. #73: 1 → 2). Las características del pigidio han sido claves para la definición de este género desde que Harrington y Leanza (1957) lo crean como tal, comentando estos autores que las diferencias fundamentales entre éste y otros géneros de olénidos se encuentran en la naturaleza del pigidio. Más aún, Fortey (1974) en su descripción de las especies de Spitsbergen menciona justamente que a pesar de ciertas diferencias entre el material que él ilustra y los de Argentina, la morfología del pigidio es similar, así como la segmentación glabellar. En este caso, esta última consiste en un carácter plesiomórfico compartido con *Parabolinella*. *Hypermecaspis* ha sido tradicionalmente asociada a *Parabolinella*, de quien supuestamente habría derivado (Harrington y Leanza, 1957; Henningsmoen, 1959). En los resultados de este análisis

ambos géneros son grupos hermanos, y conforman un clado de soporte moderado, pero que se recupera en varios de los análisis (clado F), con las siguientes sinapomorfias: tórax relativamente angosto, respecto del ancho del segmento (car. #12: 0.3958-0.4248 \rightarrow 0.3424-0.3441); el ancho máximo se encuentra en el tórax (car. #25: 0 \rightarrow 1), el surco S1 bifurcado adagialmente sobre la superficie externa (car. #43: 0 \rightarrow 1), espina genal que continúa la curvatura del céfalo (car. #57: 1 \rightarrow 0), crestas oculares dirigidas transversalmente (car. #62: 1 \rightarrow 0). Harrington y Leanza (1957) destacan justamente el parecido en la morfología torácica de ambos géneros, así como características cefálicas. *Plicatolina scalpta* es la especie hermana del clado F pero con un soporte relativamente bajo. Si bien Henningsmoen (1957) propone que esta especie se encuentra cercanamente emparentada con *Bienvillia* por la presencia de dos surcos S1 y S2 largos y subparalelos, también la ha relacionado con *Parabolinella*. Según estos resultados, aunque la posición en las diferentes propuestas filogenéticas puede llegar a variar, en la mayoría de los árboles, *Plicatolina* se encuentra asociada a *Parabolinella*. *Plicatolina* y el clado F (*Parabolinella* e *Hypermeaspis*), presenta las siguientes sinapomorfias: gena interocular relativamente angosta (car. #0: 0.5065 \rightarrow 0.325); glabela relativamente larga respecto del largo del céfalo (car. #1: 0.643-0.7195 \rightarrow 0.796); cuatro pares de surcos glabulares (car. #20: 2-3 \rightarrow 4); numerosos segmentos torácicos (car. #21: 14 \rightarrow 16-19), surco S2 recto (car. #45: 1 \rightarrow 0) y anillo occipital trisegmentado (car. #49: 0 \rightarrow 1).

El clado monofilético que conforman las especies de *Bienvillia* y *Triarthrus jachalensis*, si bien no se recupera en todos los análisis y presenta un bajo valor de soporte, se recupera tanto en análisis llevados a cabo con caracteres discretos y continuos. Entre las sinapomorfias se encuentran: gena interocular de ancho moderado (car. #0: 0.3589 \rightarrow 0.2386-0.3015), glabela relativamente larga respecto al largo del céfalo (car. #1: 0.691-0.695 \rightarrow 0.7029), una glabela más larga que ancha (car. #3:

0.9764-1.0368 → 1.0375-1.0729), librígena muy angosta respecto de su largo (car #8: 0.5009-0.5188 → 0.386), una espina genal corta (car. #9: 0.6269-0.6505 → 0.5853); fixígenas posteriores de ancho casi igual a la mitad del anillo occipital (car. #10: 0.559-0.7529 → 0.5375); tórax relativamente ancho respecto ancho del segmento (car. #12: 0.3958-0.4248 → 0.4318-0.4504); céfalo de largo igual a la mitad de su ancho (car. #17: 0.485-0.497 → 0.4999); librígenas de margen lateral de contorno subtriangular (car. #53: 3 → 2). Todas estas sinapomorfias refieren a una morfología cefálica comparable, y que en las descripciones de las diferentes especies se pueden reconocer. El hecho de que *T. jachalensis* quede incluido en este clado, confirma en parte la propuesta de Ludvingsen y Tuffnel (1983), siendo este género parafilético. Estos autores proponen, como ya se ha señalado, que las diferentes especies de *Bienvillia* serían basales al resto de los miembros de la subfamilia Triarthrinae. Este análisis apoya esta idea, aunque deberían incluirse más especies de esta subfamilia para poner a prueba esta hipótesis. Si bien el género *Bienvillia* resulta parafilético, existen relaciones entre ciertas especies de este género que se mantienen en casi todos los análisis y que presentan valores de soportes muy altos.

Existen especies de *Bienvillia* claramente relacionadas entre sí, conformando grupos monofiléticos de relativamente alto soporte. Por ejemplo, *B. jana* y *B. rectifrons* conforman un clado monofilético con las siguientes sinapomorfias: librígenas angostas en relación tanto al ancho del céfalo (car. #7: 0.1587-0.1746→0.15), como al largo de las librígenas (car. #8: 0.329-0.386 → 0.327), espinas genales cortas (car. #9: 0.5409-0.5853 → 0.3398); un céfalo de casi un tercio del largo total (car. 16#: 0.3404 --> 0.3454); lóbulos palpebrales moderadamente largos respecto del largo de la glabella (car. #18: 0.2714-0.2873 → 0.311), nodos axiales del tórax con espinas (car. #68: 1 → 2). Por otro lado, *B. tetragonalis* y *B. parchaensis* conforman otro grupo monofilético y

hermano de *B. cf. B. shinetonenisis*. El clado que conforman estas tres especies queda definido por la presencia de un anillo occipital de tamaño moderado respecto del largo de la glabella (car. #4: 0.222-0.2349 → 0.219), un borde cefálico posterior de largo moderado en relación al largo del anillo occipital (car. #11: 0.6338-0.6381 → 0.644-0.6615), un pigidio corto en relación a su ancho (car #19: 0.399 → 0.371) y surco occipital (S0) medialmente convexo hacia la porción anterior (car. #50: 1 → 0). Por último, es interesante destacar que los miembros de la subfamilia Triarthrinae incluidos en este análisis conforman un grupo monofilético, siendo la única subfamilia que se recupera como clado monofilético de todas las subfamilias incluidas.

Los miembros de la subfamilia Triarthrinae constituyen el grupo hermano del clado que conforman el Clado F y las dos especies de *Parabolina*. La relación entre *Bienvillia* y *Parabolinella*, *Plicatolina* y *Parabolina* ha sido destacada a lo largo de todo este trabajo. El hecho entonces que estos dos clados constituyan grupos hermanos resulta esperado. Las sinapomorfias que comparten son las siguientes: un borde anterior casi tan ancho como el campo preglabellar, ocupa alrededor de un 40% del área preglabellar (car. #6: 0.627- 0.6338 → 0.6346-0.6449); borde anterior cefálico convexo (car. # 33: 1→0) y separado del campo preglabellar por un surco definido (car #34: 2 → 1); surco preglabellar convexo (car #37: 1 → 0), y la presencia de nodo occipital (car #68: 0 → 1). Si bien este grupo resulta esperado en tanto siempre se los ha comparado, las sinapomorfias resultan bastante inusuales, en el sentido que no constituyen caracteres que se hayan utilizado previamente para comparar estos grupos.

De lo expuesto anteriormente respecto de los grupos y caracteres, es interesante destacar que a partir de estos análisis resultan de importancia ciertos caracteres que no habían sido considerados anteriormente importantes para relacionar especies y géneros dentro de olénidos. Asimismo, si bien los caracteres clásicos tales como la

segmentación glabular se recuperan como sinapomorfías de algunos grupos, son la excepción. En este sentido es importante mencionar que muchos de los grupos quedan definidos a partir de sinapomorfías que corresponden a caracteres continuos. En estos casos se observa que lo que finalmente define al clado es la morfología general comparable ya sea del céfalo o del pigidio. Respecto de la morfología del pigidio, si bien se incorporaron relativamente pocos caracteres respecto de los cefálicos, estos mostraron ser muy importantes en la definición de varios de los clados.

Finalmente, los clados mejor soportados y más estables se dan a nivel de género. En estos casos, las sinapomorfías muchas veces coinciden con características brindadas en las diagnósicas de los mismos, pero siempre se agregan nuevos caracteres de importancia, los cuales son fácilmente reconocibles en otras especies de dichos géneros, incluso en varias de las no incluidas en este análisis. Por otro lado, existen ciertos conflictos con algunos de los grupos supragenéricos. Los mismos mostraron en algunos casos ser poco estables, lo cual puede deberse a que existe un cierto nivel de homoplasia en los caracteres, que probablemente se deba a la convergencia que se da en esta familia en varios de los clados asociada a sus particulares hábitos de vida. En este sentido sería interesante seguir trabajando en la ampliación de la matriz de caracteres, por ejemplo incluyendo caracteres de la ontogenia.

Por último, respecto del ajuste estratigráfico, en la figura se observan varias inconsistencias respecto del registro estratigráfico. Las diferencias observadas entre lo esperado por el árbol y lo que se observa en el registro estratigráfico, pueden explicarse mediante el concepto de linajes fantasmas. Se ha señalado en reiteradas ocasiones, que el registro fósil es fragmentario, y muchas veces, como consecuencia de esto se carece de cierta información. Sin embargo, las diferencias aquí observadas entre el registro y el árbol pueden deberse a una variedad de razones. En el caso particular de las especies

aquí analizadas, tal como se adelantó anteriormente, es necesario ajustar la edad de algunos taxones. En este aspecto, es importante destacar la utilidad de revisar críticamente la definición y alcance de algunas especies (*e.g. P. argentinensis*) y la identidad de ciertas formas descritas sobre la base de material fragmentario.

2.5 Conclusiones

Se obtuvieron mejores resultados en cuanto a resolución y soporte cuando se utilizaron los datos continuos como tales, en lugar de discretizarlos.

El árbol que mejor reflejaría las posibles relaciones entre los miembros argentinos de la familia Olenidae es el obtenido a partir de los datos reescalados, y con el posterior uso de pesos implicados

Las hipótesis propuestas previamente en cuanto a las relaciones filogenéticas dentro de la familia se ven rechazadas; *Olenus gibossus* no se recupera como especie hermana del resto de la familia Olenidae.

El clado “Olenidae” (excluyendo a *O. gibossus*) es un grupo monofilético muy bien soportado y las sinapomorfias que soportan este grupo resultan inusuales en tanto no habían sido consideradas anteriormente como características morfológicas clásicas de olénidos.

No se reconocen los dos linajes filogenéticos propuestos dado que Pleturinae y Oleninae son grupos polifiléticos. Triarthrinae es la única subfamilia que constituye un grupo monofilético.

Quedan definidos dos linajes evolutivos, el Clado B y el Clado C. El primero lo conforman los Pelturinae, *Jujuyaspis keideli*, *Peltocare norvegicum*, *Saltaspis* sp. nov y

el género *Angelina*. El segundo queda conformado por los miembros de Tirarthrinae y Plicatolininae, los Oleninae, *Parabolina*, *Parabolinella* y las especies de Pelturinae *Leptoplastides*, *Beltella ulrichi* y *Protopeltura mesembria*.

Existe clados monofiléticos muy bien soportados, a nivel de género: *Angelina*, *Parabolinella*, *Hypermecaspis*, *Leptoplastides*; y también a nivel supragénicos: Clado D (*Jujuyaspis*, *Peltocare*), *Saltaspis*) y Clado E (*Beltella*, *Protopeltura*).

Las especies de *Parabolina* no conforman un grupo monofilético y su posición varía considerablemente en los diferentes análisis realizados.

El género *Bienvillia* es parafilético, puesto que incluye a *T. jachalensis*. Dentro de este género *B. jana* y *B. rectifrons* conforman un grupo monofilético con altos valores de soporte y el grupo ((*B. tetragonalis*, *B. parchaensis*), *B. cf. B. shinetonensis*) conforman otro grupo monofilético muy bien soportado.

A partir de los análisis resultan de importancia ciertos caracteres que no habían sido considerados anteriormente importantes para relacionar especies y géneros dentro de olénidos. Los caracteres continuos resultan decisivos en la resolución de muchos de los clados monofiléticos.

Finalmente, los clados mejor soportados y más estables se dan a nivel de género. En estos casos, las sinapomorfias muchas veces coinciden con características brindadas en las diagnosis de los mismos, pero siempre se agregan nuevos caracteres de importancia.

CONCLUSIONES

Como conclusiones generales de este trabajo de tesis se destaca que a partir de la revisión sistemática de los olénidos del Furongiano – Tremadociano de la Cordillera Oriental argentina, se reconocieron 27 especies válidas. Asimismo se presentó nuevo material proveniente de las quebradas de Moya (Humahuaca) y Salto Alto (Tumbaya). Las diagnós de algunas especies fueron enmendadas (i.e. *Parabolinella argentinensis*, *Angelina hyeronimi*, *Leptoplastides marianus*) y se presentaron nuevas especies, ya sea porque se describen por primera vez o por que se realizan arreglos taxonómicos (*Parabolinella clarisae* n. sp., *Parabolinella pompadour* n. sp, *Leptoplastides granulosus*, *Angelina* sp. *Saltaspis* sp. nov.).

En algunos casos, cuando lo permitió el material a disposición, se realizaron estudios morfométricos y morfogeométricos que aportaron herramientas cuantificables para la determinación de las especies. A partir de los resultados obtenidos, se observa que las especies de olénidos muestran una cohesión en la morfología general, la cual las define. Las relaciones entre diferentes estructuras son de suma importancia a la hora de diagnosticar especies, sin embargo, el análisis de las estructuras de un modo conjunto, utilizando técnicas de morfometría geométrica, permitió una mejor diferenciación de los taxones. El desarrollo de este tipo de análisis aporta la base para estudios posteriores en otras especies de olénidos, con una metodología ya estandarizada. Asimismo, las técnicas de morfometría geométrica resultaron de utilidad a la hora de cuantificar la variación morfológica intraespecífica, en particular la asociada a la ontogenia.

Por otro lado, se presentó la primer propuesta filogenética para los miembros argentinos de Olenidae, la cual se ve acompañada, asimismo, por la propuesta de

caracteres de importancia filogenética para esta familia. Los diferentes enfoques en el tratamiento de los caracteres provocan en algunos casos relaciones muy disimiles, y es de suma importancia destacar esta cuestión. Los caracteres continuos tratados como tales mostraron ser una herramienta de suma importancia a la hora de definir clados dentro de Olenidae. A partir de este trabajo quedan definidos caracteres de sencilla codificación que pueden ser utilizados para otros miembros de la familia. En este sentido, el trabajo puede considerarse como el puntapié inicial para el desarrollo de este tipo de análisis teniendo en cuenta más taxones, de modo de llegar a resolver la sistemática del grupo, desde un punto de vista cladístico.

REFERENCIAS

- Abe, F.R. y Lieberman, B.S. 2012. Quantifying morphological change during an evolutionary radiation of Devonian trilobites. *Paleobiology*, 38:292-307.
- Aceñolaza, F.G. 1968. Geología estratigráfica de la región de la Sierra de Cajas, Dpto. Humahuaca (Provincia de Jujuy). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 23:207-222.
- Aceñolaza, F.G. 1983. The Tremadocian beds and the Cambrian-Ordovician boundary problems in Latin America. *Cambro-Ordovician boundary. Academia Sinica*: 88-93.
- Aceñolaza, G.F. 1996. Presencia de *Rhabdinopora* (Graptolothina) en la Quebrada de Humahuaca, provincial de Jujuy. *Ameghiniana* 33:95-98.
- Aceñolaza, G.F. 2003. Olenidae (Trilobita)-*Rusophycus* isp.: organismo productor-traza fósil resultante. Ejemplos para el análisis en el Cambro-Ordovícico de la Cordillera Oriental argentina. *Ameghiniana* 40:573-583.
- Aceñolaza, F.G. y Aceñolaza, G.F. 1992. The genus *Jujuyaspis* as a world reference fossil for the Cambrian–Ordovician boundary. En: Webby, B. y Laurie, J.R. (Eds.), *Global Perspectives on Ordovician Geology*, Balkema, Rotterdam: 115-120.
- Aceñolaza, G.F. y Nieva, S. 2001. Sobre algunas acumulaciones fosilíferas en el Ordovícico Inferior de la Cordillera Oriental Argentina. *Boletín Geológico y Minero* 112: 35-42.
- Aceñolaza, F.G., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Esteban, S.B., Tortello M.F. y Aceñolaza, G.F. 1999. Cámbrico y Ordovícico del noroeste argentino. En: Caminos, R (Ed.), *Geología Argentina Anales del Instituto y Recursos Minerales* 29: 169-187.
- Adrain J.M. 2008. A global species database of trilobita: progress, results and the revision of the treatise. En: Rábano, I., Gozalo, R y García-Bellido, D. (Eds.), *Advances in trilobite research*. Cuadernos del Museo Geominero, nº 9. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid: 27-28.
- Adrain J. M., Fortey, R. A., Westrop, S. R. 1998. Post-Cambrian Trilobite Diversity and Evolutionary Faunas. *Science* 280: 1922.
- Albanesi, G.L. y Aceñolaza, G.F. 2005. Conodontes de la Formación Rupasca (Ordovícico Inferior) en el Angosto de Chucalezna, Cordillera Oriental de Jujuy: nuevos elementos bioestratigráficos para una localidad clásica del noroeste Argentino. *Ameghiniana* 42: 295-31.

- Angelin, N.P. 1854. *Palaeontologica Scandinavica*. En: Lindström, G. (Ed.), Pars I, Crustacea Formationis transitionis. Lund 2nd edition, Fasciculi 2: 21-92 (1854).
- Aráoz, L. y Vargel, M. del M. 2006. Palinología de la transición Cambro-Ordovícica en quebrada de Moya, Cordillera Oriental, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 9:1-8.
- Astini, R.A. 2003. The Ordovician Proto-Andean Basins. En: Benedetto, J.L. (Ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*, Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba: 295-409.
- Astini, R.A. 2005. Las sedimentitas que apoyan en no concordancia sobre el "granito rojo" en el Angosto de La Quesera (Cordillera Oriental, Salta): una revisión crítica a más de 60 años de los trabajos pioneros de J. Keidel. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60: 513-523.
- Astini, R.A. 2008. Sedimentación, facies, discordancias y evolución paleoambiental durante el Cambro-Ordovícico. En: Coira, B. y Zapettini, E. (Eds.), *17° Congreso Geológico Argentino* (Jujuy), *Relatorio*: 50-73.
- Bao, J-S. y Jago, J.B. 2000. Late cambrian trilobites from near Birch Inlet, South-Western Tasmania. *Palaeontology* 43: 881-917.
- Balseiro, D., Waisfeld, B.G. y Buatois, L.A. 2010. Unusual trilobite biofacies from the Lower Ordovician of the Argentine Cordillera Oriental: new insights into olenid palaeoecology. *Lethaia* 44:58-75
- Bassler, R.S. 1915. Bibliographic index of American Ordovician and Silurian fossils. *Bulletin of the United States National Museum* 92: 1-152.
- Benedetto, J. y Carrasco, P. 2002. Tremadocian (earliest Ordovician) brachiopods of Purmamarca and the Sierra de Mojotoro, Cordillera Oriental of northwestern Argentina. *Geobios* 35: 647-661
- Billings, E. 1865. *Palaeozoic fossils* 1: 426 pp. Geological Survey of Canada, Montreal. 426 pp.
- Branisa, L. 1965. Los fósiles guías de Bolivia. Index fossils of Bolivia. *Boletín del Servicio Geológico de Bolivia*. 6:1-82.
- Benedetto, J.L. 1977. Algunas consideraciones acerca de la posición del límite Cambro-Ordovícico en América del Sur. *Geos* 23: 3-11.
- Benedetto, J.L. 2005. Hacia un esquema bioestratigráfico de alta resolución para el Cámbrico Superior - Ordovícico del noroeste de Argentina, basado en filozonas de

- braquiópodos rhynchonelliformes. 16° Congreso Geológico Argentino (La Plata), Acta 3: 371-378.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- Brøgger, W.C. 1882. Die Silurischen Etagen 2 und 3 im Kristianiagebiet und auf Eker. Universitats Programm 32, semestre 1882, *Kristiania*: 1-376.
- Brongniart, A. 1822. Histoire Naturelle des Crustacées fossiles. Paris. Strasbourg.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2003. Sedimentary facies and depositional evolution of the Upper Cambrian to Lower Ordovician Santa Rosita Formation in northwest Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 16:343-363.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Moya, M.C. 2000. Incisión de valles estuarinos en el Cámbrico Tardío del noroeste argentino y la problemática del límite entre los grupos Meson y Santa Victoria. *Segundo Congreso Latinoamericano de Sedimentología, Resúmenes*, Mar del Plata: 55.
- Buatois, L.A., Zeballo, F.J., Albanesi, G.L., Ortega, G., Vaccari, N.E. y Mángano, M.G. 2006. Depositional environments and stratigraphy of the Upper Cambrian-lower Ordovician Santa Rosita formation at the Alfarcito area, Cordillera Oriental, Argentina: integration of biostratigraphic data within a sequence stratigraphic framework. *Latin American journal of sedimentology and basin analysis* 13:1-29.
- Burmeister, H. 1843. Die organisation der Trilobiten, aus ihrem lebenden Verwandten entwickelt; nebst einer systematischen übersicht aller zeither beschriebenen Arten. Berlin, 147 pp.
- Callaway, C. 1877. On a new area of Upper Cambrian rocks in south Shropshire, with a description of a new fauna. *Quaternary Journal of the Geological Society of London* 33: 652-672.
- Cederström, P., Ahlberg, P., Nilsson, C.H., Ahlgren, J. y Eriksson Moulting, M.E. 2011. Ontogeny and sexual dimorphism in the cambrian ptychopariid trilobite *Strenuaeva inflata* from the northern swedish caledonides. *Palaeontology* 54 (3): 685-703
- Clark, T.H. 1924. The paleontology of the Beekmantown Series at Levis, Quebec. *Bulletins of American Paleontology* 10:1-136.
- Clarkson, E.N.K. y Taylor, C.M. 1995. The lost world of the olenid trilobites. *Geology Today* 11: 147-154.
- Clarkson, E.N.K., Taylor, C.M. y Ahlberg, P. 1997. Ontogeny of the trilobite *Parabolina spinulosa* (Wahlenberg, 1818) from the upper Cambrian Alum Shales of Sweden. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 88: 69-89.

- Clarkson, E.N.K., Ahlberg, P. y Taylor, C.M. 1998. Faunal dynamics and microevolutionary investigations in the Upper Cambrian *Olenus* Zone at Andrarum, Skane, Sweden. *GFF* 120: 257-267.
- Clarkson, E.N.K., Ahlgren, J. y Taylor, C.M. 2003. Structure, ontogeny, and moulting of the olenid trilobite *Ctenopyge* (*Eoctenopyge*) *angusta* Westergår, 1922 from the Upper Cambrian of Vastergotland, Sweeden. *Palaeontology* 46:1-27.
- Cotton, T.J. 2001. The Phylogeny and Systematics of Blind Cambrian Ptychoparioid Trilobites. *Palaeontology* 44: 167-207.
- Crônier, C., Auffray, J.C., y Courville, P. 2005. A quantitative comparison of the ontogeny of two closely related Upper Devonian phacopid trilobites. *Lethaia*, 38:123-135.
- Dalman J.W. 1827. Om Palaeaderna eller de så kallade trilobiterna. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Academiens Handlingar* 1826, 113–152, 226–294.
- Di Cunzolo, S.C. y Alfaro, M. 2008. Primer registro de *Rhabdinopora* cf. *praeparabola* Erdtmann (Graptolithina, Tremadociano inferior) para Sudamérica. *17º Congreso Geológico Argentino* (jujy), Actas: 345-346.
- Di Cunzolo, S., Aceñolaza, G.F. y Rodríguez Brizuela, R. 2003. *Cruziana-Skolithos* ichnoassociation in the Casa Colorada Formation (Upper Cambrian-Tremadocian), Cordillera Oriental of Jujuy province, NW Argentina. En: Albanesi, G.L., Beresi, M.S. y Peralta, S.H. (Eds.), Ordovician from the Andes, *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 17: 285-288.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M. y Robledo C.W. InfoStat versión 2012. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- De Pinna, M.G.G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- Ebach, M.C. y Ahyong, S.T. 2001. Phylogeny of the Trilobite Subgenus *Acanthopyge* (*Lobopyge*). *Cladistics* 17: 1-10.
- Ebbestad, J.O.R. 1999. Trilobites of the Tremadoc Bjørkåsholmen Formation in the Oslo Region, Norway. *Fossils and Strata* 47:1-188.
- Edgecombe, G.D. 2010. Arthropod phylogeny: An overview from the perspectives of morphology, molecular data and the fossil record. *Arthropod Structure & Development* 39 (2-3): 74-87.

- Edgecombe, G.D., Chatterton, B.D.E., Vaccari, N.E. y Waisfeld, B.G. 2005. Triarthrinid trilobites (Olenidae) from the Middle and Upper Ordovician, Precordillera of Argentina. *Journal of Paleontology* 79 (1): 89-109.
- Esteban, S.B., 1999. Estratigrafía, geología sedimentaria y paleontología del Ordovícico basal del Sistema de Famatina. Unpublished Ph.D. thesis, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Esteban, S.B. y Tortello, M.F. 2007. Latest Cambrian sedimentary settings and trilobite faunas from the western Cordillera Oriental, Argentina. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 34: 431-460.
- Fortey, R.A. 1974. The Ordovician trilobites of Spitsbergen. I. Olenidae. *Norsk Polarinstitut Skrifter* 160: 4-129.
- Fortey, R.A. 1985. Pelagic trilobites as an example of deducing the life habits of extinct arthropods. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76:219-230.
- Fortey, R.A. 1989. There are extinctions and extinctions: examples from the Lower Palaeozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 325, 327-355.
- Fortey, R.A. 1990. Ontogeny, hipostome attachment and trilobite classification. *Paleontology* 33 (3): 529-576.
- Fortey, R.A. 1999. Olenid trilobites as chemoautotrophic symbionts. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 43: 355-356.
- Fortey, R.A. 2000. Olenid trilobites: The oldest known chemoautotrophic symbionts? *Proceedings of the National Academy of Science* 97(12): 6574-6578.
- Fortey, R.A. 2001. Trilobite Systematics: the last 75 years. *Journal of Palaeontology* 75 (6): 1141-1151.
- Fortey, R.A. 2004. The lifestyles of the trilobites. *American scientist* 92 (5): 446-453.
- Fortey, R.A. y Cocks, L.R.M. 2003. Palaeontological evidence bearing on global Ordovician–Silurian continental reconstructions. *Earth Science Reviews* 61: 245-307.
- Fortey, R.A. y Owens, R. 1978. Early Ordovician (Arenig) stratigraphy and faunas of the Carmarthen district, south-west Wales. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 30: 226-294.
- Fortey, R.A. y Owens, R.M. 1989. The Early Ordovician trilobite *Beltella*. *Proceedings of the Bristol Naturalists Society* 49: 69-79.

- Fortey, R.A. y Owens, R.M. 1990. Evolutionary radiations in the Trilobita. *Major evolutionary radiations*, 139-164.
- Fortey, R.A. y Owens, R.M. 1991. A trilobite fauna from the highest Shineton Shales in Shropshire, and the correlation of the latest Tremadoc. *Geological Magazine* 128: 437-464.
- Fortey, R.A. y Owens, R.M. 1997. Bubble-headed Trilobites, and a new olenid example. *Palaeontology* 40: 451-459.
- Fortey, R.A. y Owen, R.M. 1999. Feeding habits in trilobites. *Palaeontology* 42 (3): 429-465.
- Fortey, R.A. y Whittington H.B. 1989. The trilobita as a natural group. *Historical biology* 2:125-138.
- Gendry, D., Courville, P., Saucède, T., Laffont, R. y Paris, F. 2013. Contribution of morphometrics to the systematics of the Ordovician genus *Neseuretus* (Calymenidae, Trilobita) from the Armorican Massif, France. *Journal of Paleontology* 87:456-471.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M.J. y Szumik, C.A. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324-332.
- Goloboff, P.A., Mattoni, C.L. y Quinteros, A.S. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22: 589-601.
- Goloboff, P.A., Farris, J. y Nixon, K.C. 2008. T. N. T.: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available from the authors, and at www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Gunz, P., Mitteroecker, P. y Bookstein, F.L. 2005. Semilandmarks in three dimensions. En: Slice, D.E. (Ed.), *Modern morphometrics in physical anthropology* Springer US: 73-98
- Hammer, Ø., Harper, D.T.A. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electronica* 4: 9pp.
- Harrington, H.J. 1938. Sobre las faunas del Ordoviciano Inferior del Norte argentino. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie (sección Paleontología)* 1: 109-289.
- Harrington, H.J. y Leanza, A.F. 1943. La fauna del Tremadociano inferior de Salitre, Bolivia. *Revista del Museo de La Plata, nueva serie (sección Paleontología)* 2: 343-356.

- Harrington, H.J. y Leanza, A.F. 1952. La clasificación de los "Olenidae" y de los "Ceratopygidae" (Trilobita). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 7 (3): 190-205.
- Harrington, H.J. y Leanza, A.F. 1957. Ordovician trilobites of Argentina. *Department of Geology, University of Kansas, Special Publication* 1, 276 pp.
- Hawle, I. y Corda, A.J.C. 1847. Prodróm einer Monographie der böhmischen Trilobiten. *Abhandlungen Koeniglichen Böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften*, 5. Folge 5: 1-176.
- Henningsmoen, G. 1957. The trilobite family Olenidae, with description of Norwegian material and remarks on the Olenid and Tremadocian Series. *Skripter Utgitt av det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo I Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse* 1957(1): 1-303.
- Henningsmoen, G. 1959. Rare Tremadocian trilobites from Norway. *Norsk Geologisk Tidsskrift* 39: 153-173.
- Hopkins, M.J. 2014. Towards a complete and internally consistent compendium of codable characters for trilobite phylogenetic analysis. 4th International Paleontological Congress,
- Hopkins, M.J. y Webster M. 2009. Ontogeny and Geographic Variation of a New Species of the Corynexochine Trilobite *Zacanthopsis* (Dyeran, Cambrian). *Journal of Paleontology* 83 (4): 524-547.
- Hou, X-G y Bergström, J. 1997. Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, southwest China. *Fossils Strata* 45:1-116.
- Hughes, N.C. y Rushton, A.W.A. 1990. Computer aided restoration of late Cambrian ceratopigid trilobite from Wales, and its phylogenetic implications. *Palaeontology* 33: 429-445.
- Hughes, N.C. y Chapman, R.E. 1995. Growth and variation in the Silurian proetide trilobite *Aulacopleura konincki* and its implications for trilobite palaeobiology. *Lethaia* 28:333-353.
- Hughes, N.C. y Chapman, R.E. 2001. Morphometry and phylogeny in the resolution of paleobiological problems—unlocking the evolutionary significance of an assemblage of Silurian trilobites. En Adrain J.M., Edgecombe, G.D y Lieberman B.S. (Eds.) *Fossils, Phylogeny, and Form*, Springer US: 29-54.

- Hughes, N.C y Fortey, R.A. 1995. Sexual dimorphism in trilobites, with an ordovician case study. *Orovician Odyssey: short Papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*. Pacific Section, SEPM (Society for Sedimentary Geology).
- Jell, P.A. y Adrain, J.M. 2003: Available generic names for trilobites. *Memoirs of the Queensland Museum* 48(2): 331-553.
- Kaufmann, H.P. 1935. Studien auf dem Fettgebiet. *Verlag Chemie, G.M. B.H.* Berlin.
- Kayser, E. 1876. Über Primordiale und Untersilurische Fossilien aus der Argentinischen Republik. *Beitrage zur Geologie und Paläontologie der Argentinischen Republik*, 2. *Palaeontographica Cassel, Supplementum* 3: 1-33.
- Kayser, E. 1897. Beiträge zur kenntnis einiger paläozoischer faunen Südamerikas. *Zeitschrift Deutschland Geologisch Gesellschaft* 49: 274–317
- Keidel, J. 1937. La Prepuna de Salta y Jujuy. *Revista del Centro de Estudios Doctorales de Ciencias Naturales, Buenos Aires* 1. 125- 154.
- Keidel, J. 1943. El Ordovícico Inferior en los Andes del norte argentino y sus depósitos marino-glaciales. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 36: 140-229.
- Kim, K., Sheets, H.D., Haney, R.A. y Mitchell, C.E. 2002. Morphometric analysis of ontogeny and allometry of the Middle Ordovician trilobite *Triarthrus becki*. *Paleobiology* 28: 364-377.
- Klassen, G.J., Mooi, R.D., Locke, A. 1991. Consistency indices and random data. *Systematic Zoology* 40: 446-457.
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353-357.
- Knell, R.J y Fortey, R.A 2005; Trilobite spines and beetle horns: sexual selection in the Palaeozoic? *Biology Letters* 1: 196-199.
- Kobayashi, T. 1935. On the Kainella Fauna of the Basal Ordovician Age found in Argentina. *Japanese Journal of Geology and Geography* 12: 59-67.
- Kobayashi, T. 1936. On the Parabolinella fauna from Province Jujuy, Argentina. *Japanese Journal of Geology and Geography* 13: 85-102.
- Kobayashi, T. 1937. The Cambro-Ordovician shelly faunas of South America. *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo, Section 2*, 4: 369-522.
- Lake, P. 1913. British Cambrian trilobites. *Palaeontographical Society Mongraph*. Part 4: 65-88.

- Landing, E., Westrop, S.R. y Keppie, J.D. 2007. Terminal Cambrian and lowest Ordovician succession of Mexican West Gondwana: biotas and sequence stratigraphy of the Tiñu Formation. *Geological Magazine* 144 (5): 1-28.
- Lanyon, S.M. 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. *Systematic Zoology* 34: 397-403.
- Lee, S-b., Lee, D-C, Choi, D.K. 2008. Cambrian–Ordovician trilobite family Missisquoiidae Hupé, 1955: Systematic revision and palaeogeographical considerations based on cladistic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 260: 315-341
- Lieberman, B.S. 2002. Phylogenetic analysis of some basal early Cambrian trilobites, the biogeographic origins of the eutrilobita, and the timing of the cambrian radiation. *Journal of Paleontology* 76: 692-708.
- Lieberman, B.S. y Karim, T.S. 2010. Tracing the trilobite tree from the root to the tips: A model marriage of fossils and phylogeny. *Arthropod Structure and Development* 39: 111-123.
- Linnarsson, J.G.O. 1880. Om försteningarne i de svenska lagren med *Peltura* og *Sphaerophthalmus*. Sveriges geol unders series C 43: 1-31, 1-2 pl. Stockohlm.
- López, C.R. y F.E. Nullo, 1969. Geología de la margen izquierda de la Quebrada de Humahuaca, de Huacalera a Maimará. Departamento Tilcara- Provincia de Jujuy, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 24:173-182.
- Lu, Y-H. y Lin, H-L. 1984. Late late Cambrian and earliest Ordovician trilobites of Jiangnan-Changsshan Area, Zhejiang. In Stratigraphy and Palaeontology of systemic boundaries in China, Cambrian-Ordovician boundary. Anhui Science and Technology Publishing House, *Nanjing* 1: 45-143.
- Ludvigsen, R. 1982. The Cambrian-Ordovician boundary in the western District of Mackenzie, Canada. In: Bassett, M.G., Dean, W.T. (Eds.), The Cambrian-Ordovician boundary: sections, fossil distributions, and correlations, National Museum of Wales, Geological Series N°3, Cardiff: 141-153.
- Ludvigsen, R. y Westrop, S.R. 1983. Trilobite biofacies of the Cambrian–Ordovician boundary interval in North America. *Alcheringa* 7: 301-319.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A., 2004. Integración de estratigrafía secuencial, sedimentología e icnología para un análisis cronoestratigráfico del Paleozoico inferior del noroeste argentino. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 59:273-280.

- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Aceñolaza, G.F., 1996. Trace fossils and sedimentary facies from an Early Ordovician tide-dominated shelf (Santa Rosita Formation, northwest Argentina): implications for ichnofacies models of shallow marine successions. *Ichnos* 5: 53-88
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., Muñiz Guinea, F. 2005. Ichnology of the Alfarcito Member (Santa Rosita Formation) of the northwestern Argentina: animal-substrate interactions in a lower Paleozoic wave-dominated shallow sea. *Ameghiniana* 42: 641-668.
- Meachen-Samuels, J. y Van Valkenburgh, B. 2009. Cranio-dental indicators of prey size preference in the Felidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 784-799.
- Milned Edwards, H. 1840. Histoire naturelle des crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux, 3: 285–346, pls 1–42.
- Mongiardino Koch, N., Soto, I. M., & Ramírez, M. J. 2014. First phylogenetic analysis of the family Neriidae (Diptera), with a study on the issue of scaling continuous characters. *Cladistics*.
- Monti, D.S. 2010. Sistemática y Filogenia del género *Parabolinella* (Olenidae, Trilobita del Cámbrico tardío – Ordovícico temprano del Noroeste argentino. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Monti, D.S. y Confalonieri, V.A. 2013. Phylogenetic analysis of the late Cambrian–early Ordovician genus *Parabolinella* Brøgger (Trilobita, Olenidae). *Geological Journal* 48: 156-169
- Mosimann, J.E. y James, F.C. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution* 33: 444-459.
- Moya, M.C., 1988. Lower Ordovician in the southern part of the Argentine Eastern Cordillera. En: H. Bahlburg, C. Breitkreuz and P. Giese (Eds.), *The Southern Central Andes*. Springer-Verlag, Berlin. *Lecture Notes in Earth Sciences* 17: 55-69.
- Moya, M.C. 1998. El Paleozoico inferior en la sierra de Mojotoro, Salta - Jujuy. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 53:219-238.
- Moya, M.C., 1999. El Ordovícico de los Andes del norte argentino. En: González Bonorino, G., Omarini, R. y Viramonte, J. (Eds.), *Geología del noroeste argentino, Relatorio*. Salta, 14to Congreso Geológico Argentino 1:134-152.

- Moya, M.C. 2002. The Ordovician Basin of Northern Argentina. En: Aceñolaza, F.G. (Ed.), Aspects of the Ordovician System in Argentina. INSUGEO, *Serie Correlación Geológica* 16: 23-31.
- Moya, M.C., Malanca, S., Monteros J.A. y Cuerda, A. 1994. Bioestratigrafía del Ordovícico Inferior en la Cordillera Oriental argentina basada en graptolitos. *Revista Española de Paleontología* 9: 91-104.
- Moya, M.C., Malanca, S., Monteros, J.A., Albanesi, G.L., Ortega G. y Buatois, L.A. 2003. Late Cambrian - Tremadocian faunas and events from the Angosto del Moreno section, Eastern Cordillera, Argentina. En: Albanesi, G.L., Beresi, M.S. y Peralta, S.H. (Eds.), Ordovician from the Andes. INSUGEO, *Serie Correlación Geológica* 17:439-444.
- Nikolaisen, F. y Henningsmoen, G. 1985. Upper Cambrian and Lower Tremadoc olenid trilobites from the Digermul peninsula, Finnmark, northern Norway. *NGU Bulletin* 400: 1-49.
- Owens, R.M., Fortey, R.A., Cope, J.C.W., Rushton, A.W.A. y Bassett, M.G. 1982. Tremadoc faunas from the Carmarthen district, South Wales. *Geological Magazine* 119: 1-38.
- Owens, R.M., Fortey, R.A., Cope, J.C.W., Rushton, A.W.A., Bassett, M.G. 1982. Tremadoc faunas from the Carmarthen district, South Wales. *Geological Magazine* 119: 1-38.
- Ortega, G. y Rao, R.I. 1995. Nuevos hallazgos de graptolitos (Ordovícico Inferior) en la sierra de Cajas, Departamento Humahuaca, Provincia de Jujuy, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 60: 293-316.
- Paterson, J.R. y Edgecombe, G.D. 2006. The Early Cambrian trilobite family Emuellidae Pocock, 1970: Systematic position and revision of Australian species. *Journal of paleontology* 80 (3):496-513.
- Paterson, J. R., Edgecombe, G. D. y Lee, M.S.Y. 2014. On the origin and early evolution of trilobites and implications for the Cambrian “explosion”. 4th International Paleontological Congress, 28
- Pegel, T.V. 2000. Evolution of trilobite biofacies in Cambrian basins of the Siberian platform. *Journal of Paleontology* 74: 1000-1019.
- Peng, S. 1991. Tremadocian trilobites from Goutang Formation, Luxi, Western Hunan. *Acta Palaeontologica sinica* 30: 141-166

- Poulsen, C. 1952. *Acerocarina*, new name for *Cyclognathus* Linnarsson, non St. Hilaire. *Quarterly Journal of the Geological Society* 107: 441-442.
- Pratt, B.R. 1988. An Ibexian (Early Ordovician) trilobite faunule from the type section of the Rabbitkettle Formation (southern Mackenzie Mountains, Northwest Territories). *Canadian Journal of Earth Sciences* 25 (10): 1595-1607.
- Pribyl, A., Vanek, J. 1980. Ordovician trilobites of Bolivia. *Rozprawy Ceskoslovenské Akademie* 90: 1-90.
- R Development Core Team, 2010. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>.
- Ramírez, M.J. 2003. The spider subfamily Amaurobioidinae (Araneae, Anyphaenidae): a phylogenetic revision at the generic level. *Bulletin of the American Museum of natural History*: 1-262.
- Ramos, V., Turic, M. y Zuzek, A. 1967. Geología de las Quebradas de Huichaira-Pocoya, Purmamarca y Tumbaya Grande en la margen derecha de la Quebrada de Humahuaca (Provincia de Jujuy). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 22: 209-221.
- Ramos, V.A. 1999. Las provincias geológicas del territorio argentino. In: R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina*, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29:41-96.
- Ramskiild, L. y Werdelin, L. 1991. The phylogeny and evolution of some phacopid trilobites. *Cladistics* 7: 29-74.
- Ramsköld, L. y Edgecombe, G.D. 1991. Trilobite monophyly revisited. *Historical Biology* 4: 267-283
- Rao, R.I. y Tortello, M.F. 1998. Tremadocian conodonts and trilobites from the Cardonal Formation, Incamayo Creek, Salta Province, northwestern Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 58: 31-45.
- Raw, F. 1908. The trilobite fauna of the Shineton Shales. Reports of the British Association for the advancement of Science, London (1907): 511-513.
- Raymond P.E. 1924. New Upper Cambrian and Lower Ordovician trilobites from Vermont. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 37:389-466.
- Robison, R.A., Pantoja-Alor, J. 1968. Tremadocian trilobites from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology* 42: 767-800.
- Rohlf, F.J. 2010a. Tpsdig version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University of New York. <<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>>.

- Rohlf, F.J. 2010b. Tpsrelw version 1.49. Department of Ecology and Evolution, State University of New York. <<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>>.
- Rubinstein, C., Mángano, M.G. and Buatois, L.A. 2003. Late Cambrian acritarchs from the Santa Rosita Formation: Implications for the recognition of the Cambrian-Ordovician boundary in the Eastern Cordillera of northwest Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 4: 43-48.
- Rushton, A.W.A. 1982. The biostratigraphy and correlation of the Merioneth–Tremadoc Series boundary in North Wales. En: Bassett, M.G. y Dean, W.T. (Eds.) *The Cambrian–Ordovician boundary: Sections, fossil descriptions, and correlations*, National Museum of Wales, Geological Series no. 3:41–59.
- Rushton, A.W.A. 1988. Tremadoc Trilobites from the Skiddaw Group in the English Lake District. *Palaeontology* 31 (3): 677-698.
- Sanderson, M.J. y Donoghue, M.J. 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution* 43, 1781-1795.
- Salter, S. J. H. 1849. Vein. Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. London: Longman, Brown, Green, Longmans, y Roberts, 1852, 1367-403.
- Salter, J.W. 1859. Siluria En: R.I. Murchinson, A history of the oldest fossiliferous rocks and their foundations, London, John Murray, 1-592.
- Shaw, A.B. 1951. The palaeontology of Northwestern Vermont 1. New Later Cambrian trilobites. *Journal of Paleontology* 25: 97-114.
- Smith, L.H. 1998 Species level phenotypic variation in lower Paleozoic trilobites. *Paleobiology* 24(1): 17-36.
- Scholtz, G. y Edgecombe, G.D. 2005. Heads, Hox and phylogenetic position of trilobites. En: S. Koenemann y R. Jenner (Eds.) *Crustacea and Arthropod Relationships*, CRC Press, Boca Raton: 139-165.
- Scholtz, G. y Edgecombe, G.D. 2006. The evolution of arthropod heads: reconciling morphological, developmental and palaeontological evidence. *Development Genes and Evolution* 216: 395-415.
- Sheets D.H., Kim, K., Mitchell, C.E. 2004 Combined landmark and outline-based approach to ontogenetic shape change in the Ordovician trilobite *Triarthrus becki*. En: Elewa A, editor. *Applications of morphometrics in paleontology and biology*. New York: Springer. Pp. 67–81.

- Such, P., Buatois, L.A. y Mangano, M.G. 2007. Stratigraphy, depositional environments and ichnology of the lower Paleozoic in the Azul Pampa area- Jujuy province. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62 (3):331-344.
- Sundberg, F. A. J. 2004 Cladistic analysis of the Early-Middle Cambrian kochaspid trilobites (Ptychopariida). *Journal of paleontology* 75 (5): 920-940.
- Terfelt, F., Ahlgren, J. 2009. The first remopleuridioidean trilobite and the earliest *Parabolinella* species recorded in the Furongian of Scandinavia. *Journal of Paleontology* 83: 299-306.
- Tortello, M.F. 1999. El género *Psilocara* Fortey (Trilobita, Olenidae) en la Formación Parcha (Ordovícico Temprano), Salta, Argentina. *Ameghiniana* 36: 339-344.
- Tortello, M.F. y Aceñolaza, G.F. 1999. Trilobites agnóstidos del Ordovícico basal en la localidad de Purmamarca, Provincia de Jujuy, Argentina. *Temas Geológico-Mineros, Instituto Geológico Minero de España* 26:585-588.
- Tortello, M.F. y Esteban, S.B. 1999. La transición Cámbrico-Ordovícico en la Formación Volcancito (sierra de Famatina, La Rioja, Argentina). *Ameghiniana* 36: 371-387.
- Tortello, M.F. y Esteban, S.B. 2003. Trilobites del Cámbrico Tardío de la Formación Lampazar (sierra de Cajas, Jujuy, Argentina). Implicancias bioestratigráficas y paleoambientales. *Ameghiniana* 40 (3): 323-344.
- Tortello, M.F. y Esteban, S. B. 2007. Trilobites de la Formación Volcancito (Miembro Filo Azul, Cámbrico Tardío) del Sistema de Famatina, La Rioja, Argentina: aspectos sistemáticos y paleoambientales. *Ameghiniana* 44 (3): 597-620.
- Tortello, M.F. y Clarkson, E.N.K. 2003. Ontogeny of the Early Ordovician olenid trilobite *Jujuyaspis keideli* Kobayashi from the northwestern Argentina. *Ameghiniana* 40: 257-275.
- Tortello, M.F. y Clarkson, E.N.K. 2008. Ontogeny, structure and moulting of *Parabolina frequens* argentina (Kayser) (Trilobita, Olenidae) from the Furongian of Northwestern Argentina. *Ameghiniana* 45: 13-31.
- Tortello, M.F. y Rao, R.I. 2000. Trilobites y conodontes del Ordovícico Temprano del Angosto de Lampazar (provincia de Salta, Argentina). *Boletín Geológico y Minero* 111: 61-84.
- Tortello, M.F., Rábano, I., Rao, R.I. y Aceñolaza, F.G. 1999. Los trilobites de la transición Cámbrico-Ordovícico en la quebrada Amarilla (sierra de Cajas, Jujuy, Argentina). *Boletín Geológico y Minero* 110: 555-572.

- Tortello, M.F., Esteban, S.B. y Aceñolaza, F.G. 2002. Trilobites from the base of the Ordovician System in Northwestern Argentina. En: Aceñolaza, F.G. (Ed.), Aspects of the Ordovician System in Argentina. INSUGEO, *Correlación Geológica* 16: 131-142.
- Tortello, M.F., Zeballo, F.J. y Esteban, S.B. 2013. Trilobites tremadocianos en facies de lutitas oscuras del Miembro Alfacito (Formación Santa Rosita), Quebrada de Myo, Jujuy, Argentina. *Ameghiniana* 50: 137-152.
- Turner, J.C.M. 1960. Estratigrafía de la sierra de Santa Victoria y adyacencias. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 41:163-196.
- Turner, J.M.C. 1972. Cordillera Oriental. En: Leanza, A.F. (Ed.), Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias (Córdoba): 117-142.
- Turner, J.C.M. y Mendez, V. 1975. Geología del sector oriental de los Departamentos de Santa Victoria e Iruya. Provincia de Salta, República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 51: 11-24
- Turner, J.M.C. y Mon, R. 1979. Cordillera Oriental. 2º Simposio de Geología Regional Argentina (Córdoba). *Academia Nacional de Ciencias* 1: 57-94.
- Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G. y Balseiro, D. 2008. Una discontinuidad estratigráfica en el límite Furongiano-Tremadociano de la Formación Santa Rosita en la quebrada de Humahuaca, Cordillera Oriental, Argentina. 17º Congreso Geológico Argentino (Jujuy), Actas: 1059-1060.
- Vaccari, N.E., Waisfeld, B.G., Marengo, L.F. y Smith, L. (2010). *Kainella* Walcott, 1925 (Trilobita, Ordovícico Temprano) en el noroeste de Argentina y sur de Bolivia: Importancia bioestratigráfica. *Ameghiniana* 47: 293-305.
- Vergel, M.M., Aceñolaza, G.F. y Aráoz, L. 2007. La Formación Casa Colorada en la quebrada de Moya (Cambro-Ordovícico): aportes a la cronoestratigrafía de una localidad clásica de la Cordillera Oriental de Jujuy (Argentina). *Ameghiniana* 44: 621-630.
- Vilela, C. R. 1956. Descripción Geológica de la hoja 7d, Rosario de Lerma (provincia de Salta). *Boletín de la Dirección Nacional de Minería* 84: 7-58.
- Vogdes, A.W. 1890. A bibliography of Palaeozoic Crustacea from 1698 to 1889, including a list of North American species and a systematic arrangement of genera. U.S. Geological Survey Bulletin 63: 177 pp.
- Wahlenberg, G. 1821. Additamenta quaedam ad petrificata telluris Svecanae. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 8: 293-296.

- Waisfeld, B.G., Vaccari, N.E., Toro, B.A., Rubinstein, C.V. y Astini, R.A., 2006. Revisión de la Biozona de *Ogygiocaris araiorhachis* (Trilobita, Tremadociano tardío) en la región de Pascha-Incamayo, Cordillera Oriental, Argentina. Parte 1: Bioestratigrafía *Ameghiniana* 43: 771-728.
- Waisfeld, B.G. y Vaccari, N.E., 2003. Trilobites. En: Benedetto, J.L. (ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*, Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba: 295-409.
- Waisfeld, B.G. y Vaccari, N.E. 2006. Revisión de la Biozona de *Ogygiocaris araiorhachis* (Trilobita, Tremadociano tardío) en la región de Pascha-Incamayo, Cordillera Oriental, Argentina. Parte 2: Sistemática. *Ameghiniana* 43: 729-744.
- Waisfeld, B.G. y Vaccari, N.E. 2009. Trilobites from the Suri Formation (Lower Ordovician; Floian), Famatina Belt, Argentina. *Memoirs of the Association of Australian Palaeontologists* 37: 407-426.
- Waisfeld, B.G., Vaccari, N.E., Chatterton, B.D.E. y Edgecombe, G.D. 2001. Systematics of Shumardiidae (Trilobita), with new species from the ordovician of Argentina. *Journal of Paleontology* 75: 827-859.
- Waisfeld, B.G., Vaccari, N.E., Toro, B.A., Rubinstein, C.V. y Astini, R.A. 2006. Revisión de la biozona de *Ogygiocaris araiorhachis* (Trilobita, Tremadociano tardío) en la región de Pascha-Incamayo, Cordillera Oriental, Argentina. Parte 1: Bioestratigrafía. *Ameghiniana* 43: 717-728.
- Waisfeld, B.G. y Vaccari, N.E. 2009. Trilobites from the Suri Formation (Lower Ordovician; Floian), Famatina Belt, Argentina. *Memoirs of the Association of Australian Paleontologists* 37: 407-426
- Webber, A.J. y Hunda, B.R. (2007). Quantitatively comparing morphological trends to environment in the fossil record (Cincinnatian Series; Upper Ordovician). *Evolution* 61(6): 1455-1465.
- Webster, M. 2011. The Structure of Cranial Shape Variation in Three Early Ptychoparioid Trilobite Species from the Dyeran-Delamaran (Traditional "Lower-Middle" Cambrian) Boundary Interval of Nevada, U.S.A. *Journal of Paleontology* 85:179-225.
- Westergård, H.A., 1992. Sveriges Olenidskiffer. Sveriges geologiska undersökning. Serie Ca. 18: 205pp., 16 pls.
- Whittington, H.B., Chatterton, B.D.E., Speyer, S.E., Fortey, R.A., Owens, R.M., Chang, W.T. y Kelly, S.R.A. 1997. Part O; Arthropoda 1 (revised). En: R. L. Kaesler.

- Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America, Boulder and University of Kansas Press, Lawrence. 530pp.
- Zeballo, F. y Tortello, M.F. 2005. Trilobites del Cámbrico Tardío- Ordovícico Temprano del área de Alfarcito, Tilcara, Cordillera Oriental de Jujuy, Argentina. *Ameghiniana* 42: 127-142.
- Zeballo, F.J. y Albanesi, G.L. 2008. Conodontes cámbricos asociados a los trilobites *Jujuyaspis keideli* y *Parabolina* f. argentina en la quebrada de Hunahuaca, Jujuy, Argentina. 17° Congreso Geológico Argentino (Jujuy), Actas: 376-377.
- Zeballo, F.J. y Albanesi, G.L. 2009. Conodontes cámbricos y *Jujuyaspis keideli* Kobayashi (Trilobita) en el Miembro Alfarcti de la Formación Santa Rosita, quebrada de Humahuaca, Cordillera Oriental de Jujuy. *Ameghiniana* 46 (3): 537-556.
- Zeballo, F.J., Albanesi, G. y Ortega, G. 2003a. Alfarcito Area, Tilcara, Eastern Cordillera of Jujuy. INSUGEO, Miscelánea 11: 39-41.
- Zeballo, F.J., Albanesi, G., Ortega, G. y Tortello, M.F. 2003b. Biostratigraphy of Ordovician sequences from Alfarcito Area, Tilcara, Eastern Cordillera of Jujuy, Argentina. En: G.L. Albanesi, M.S. Beresi y S.H. Peralta (eds.), Ordovician from the Andes, Proceedings of the 9° Internacional Symposium on the Ordovician System, INSUGEO, *Serie Correlación Geológica* 17: 167-171.
- Zeballo, F., Albanesi, G. y Ortega, G. 2008. New Late Tremadocian (Early Ordovician) conodont and graptolite records from the southern South American Gondwana margin (Eastern Cordillera, Argentina). *Geologica Acta* 6:131-145.
- Zhou, Z.Y., Yuan, W.W., Zhou, Z.Q. 2009. Evolutional trends and paleobiogeography of the ordovician trilobite *Ovocephalus Koroleva* 1959. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 257-266.
- Zylinska, A. 2001. Late Cambrian trilobites from the Holy Cross Mountains, central Poland. *Acta Geológica Polonica* 51:333-383.

LÁMINAS

LÁMINA 1

Parabolina (Parabolina) kobayashii Harrington y Lenza

1, 3. Confluencia entre la quebrada Devendeus y quebrada Huaico Hondo, área de Pascha, Salta.
Tremadociano Temprano?

1. Cranidio (Holotipo) (CPBA 4508)
3. Ejemplar casi completo (Paratipo) (CPBA 4509)
2. Cerro Colorado de Iruya
2. ? Cefalotorax randio (CPBA 1197)

Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina (Kayser)

- 4, 8, 10. Tilcuya Bolvia
4. Cranidio (Lectotipo) (CPBA 2563a)
8. Cranidio (Paralectotipo)(CPBA 2563b)
10. Cranidio parcial (Paralectotipo)(CPBA 2566)
- 5 – 7, 9. Cerro Colorado de Iruya
5. Ejemplar completo (CPBA 1231)
6. Cranidio (CPBA 1234)
7. Cranidio y Librígenas fuionadas (CPBA 1237)
9. Crandio (CPBA 1229)

Angelina sp.

11 - 13. Cámbrico Tardío, Miembro Filo Azul, Formación Volcancito, Famatina, La Rioja.

11. Cranidio (CPBA 4090)
12. Cranidio (CPBA 4088)
13. Cranidio (CPBA 4089)

Angelina punctolineata

14 - 15. Tremadociano temprano de Tilcuya Bolvia

14. Cranidio (CPBA 5063)
15. Cranidio (CPBA 5064)

Todas las barras de escala corresponden a 1 mm

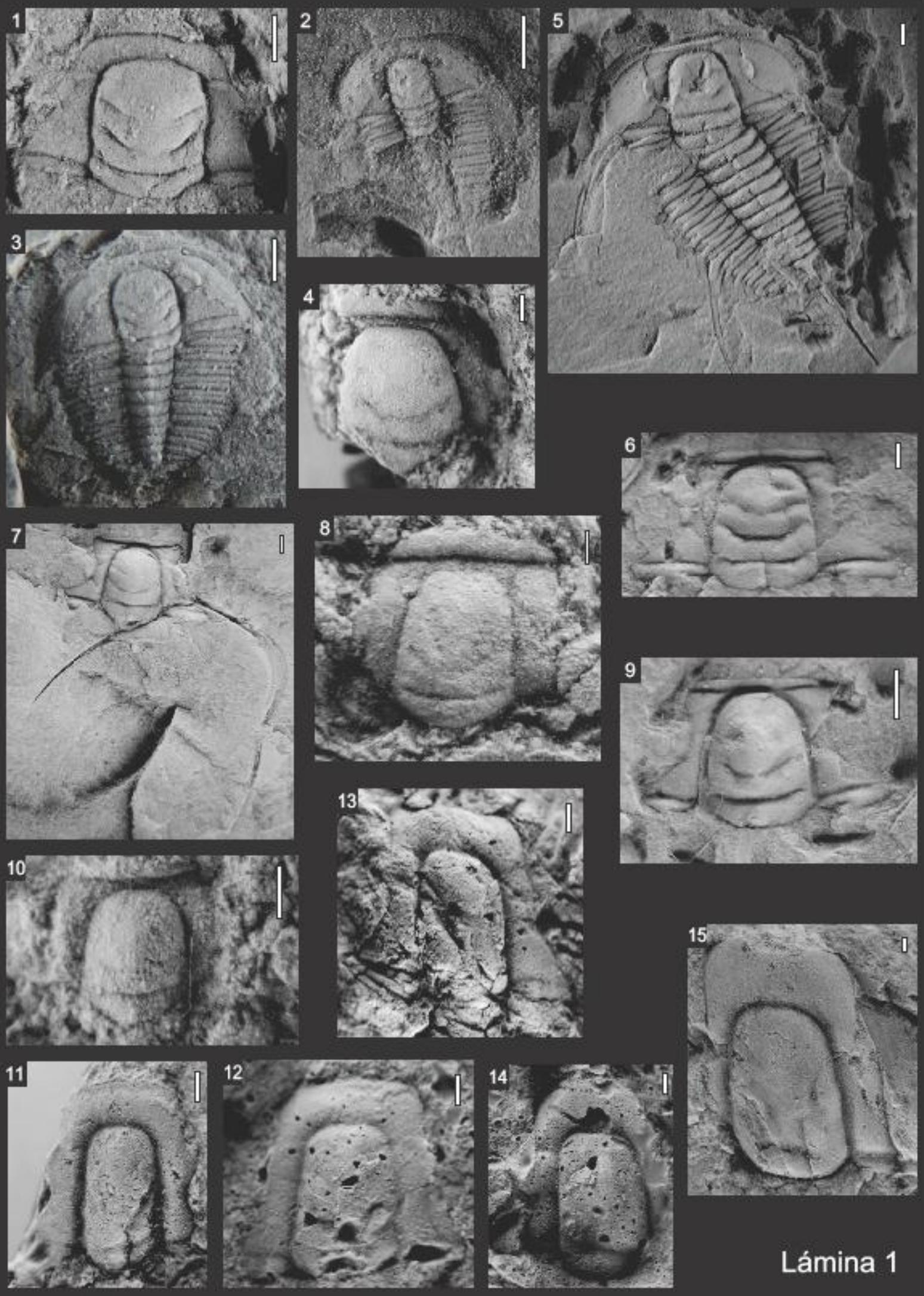


Lámina 1

LÁMINA 2

Angelina kayseri Harrington y Leanza

1 - 8. Tremadociano temprano de río Bocoyá y Nazareno

1. Ejemplar completo (Holotipo) (CPBA 4038)
2. Céfalo parcial (Paratipo) (CPBA 4032)
3. Cranidio (Paratipo) (CPBA 4052)
4. Ejemplar casi completo (Paratipo) (CPBA 4054)
5. Ejemplar casi completo (CPBA 3946)
6. Cranidio (Paratipo) (CPBA 4048)
7. Pigidio y últimos segmentos torácicos (CPBA 3927)
8. Cranidio (Paratipo) (CPBA 4049)

Angelina hyeronimi

9, 11 – 14. Tilcuya Bolivia

9. Cranidio (Paralectotipo) (CPBA 2567(a))
11. Cranidio (Paralectotipo)(CPBA 2563)
12. Cranidio (Paralectotipo)(CPBA 2565)
13. Cranidio (Paralectotipo)(CPBA 2567)
14. Cranidio (Holotipo) (CPBA 2566)

10, 15-16. Tremadociano temprano, quebrada de Salto Alto

10. Cranidio (**QSA 470**)
15. Cefalotórax (**QSA 343**)
16. Cranidio (**QSA 470**)

Todas las barras de escala corresponden a 1 mm

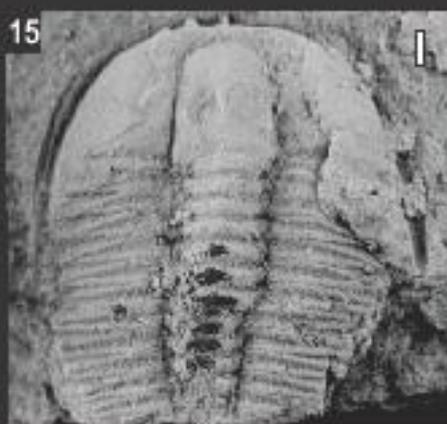
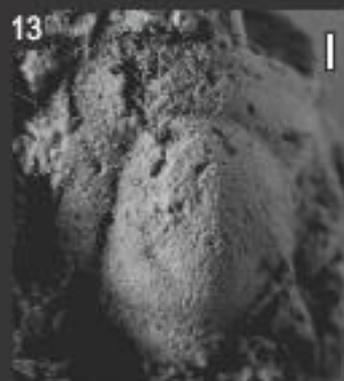
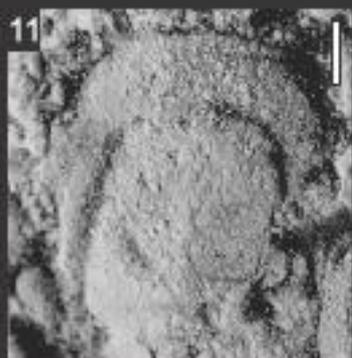


LÁMINA 3

Parabolinella argentinensis s. s. Kobayashi

1 – 5. Localidad tipo, Tremadociano Temprano de la quebrada de Salto Alto

1. Cranidio, donde se observa el engrosamiento medial del borde anterior (**CPBA 21636–4**)
2. Cranidio en vista dorsal (**CPBA 21637–1**)
3. Cranidio en vista dorsal (CPBA 4322)
4. Molde de látex de crandio (**CPBA 21637–2**)
5. Molde de látex de crandio (**CPBA 21635–2**)

Parabolinella pompadour n. sp.

6 – 8, 10. Localidad tipo, tremadiano temprano, quebrada de Moya

6. Cranidio con campo preglabellar muy convexo y estrias delicadas (Paratipo) (**CPBA 21645–1**)
8. ejemplar casi completo (Holotipo) (**CPBA 21644**)
10. Cranidio con campo preglabellar inflado (paratipo) (**CPBA 21645–2**)

7, 9, 11, 14. Río Nazareno

7. Cranidio-tórax, río Nazareno (CPBA 3917)
9. Cranidio y parte anterior del tórax (CPBA 3909)
11. Cranidio con campo preglabellar muy inflado formando una bola y ornamentación granulosa (CPBA 3921)
14. Cranidio y Parte anterior de tórax (CPBA 3931)

12 – 13. Río Bocoyá

12. Cranidio (CPBA 4036)
13. Ejemplar casi completo, (CPBA 4036)

Todas las barras de escala corresponden a 1 mm

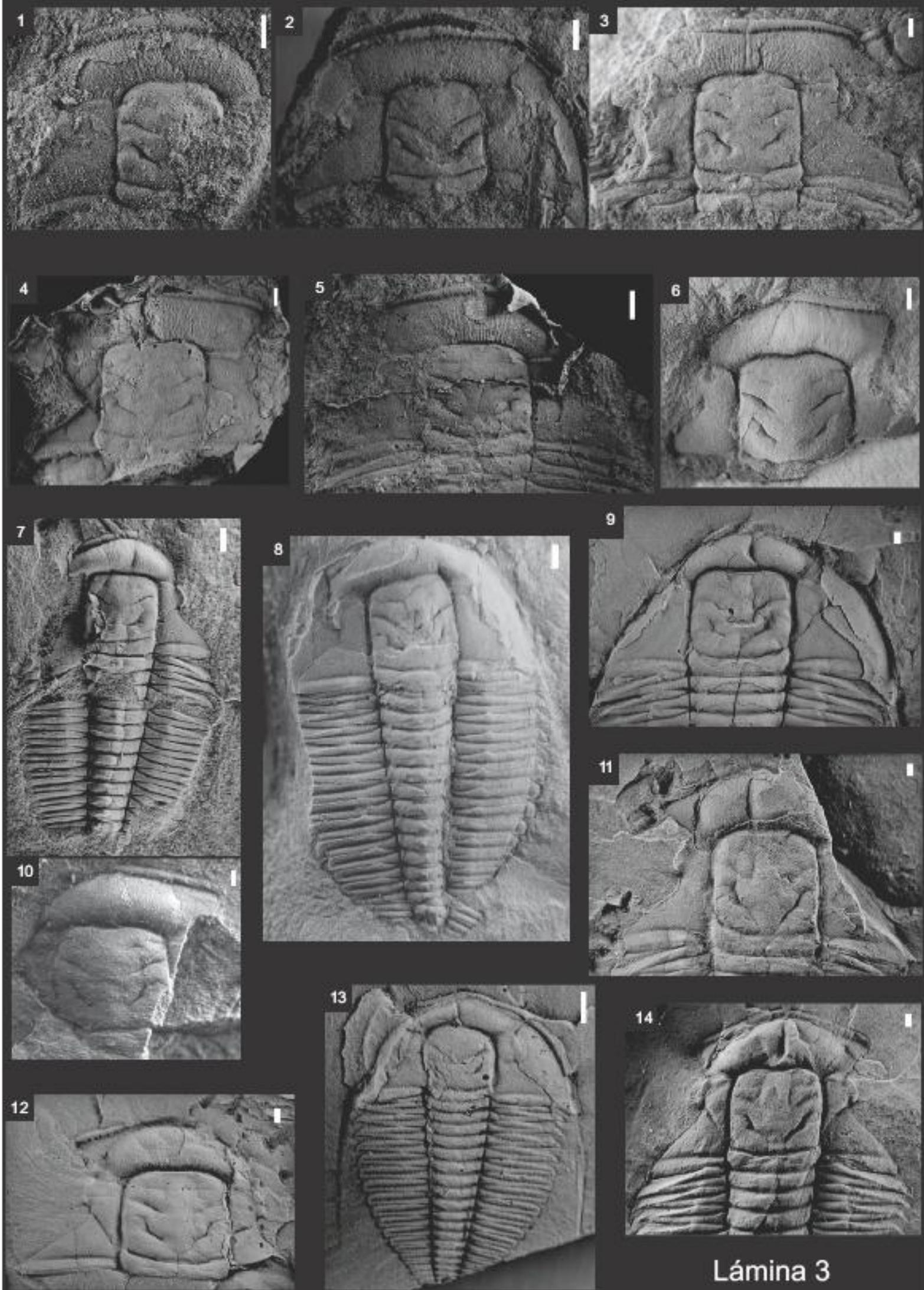


Lámina 3

LÁMINA 4

Parabolinella clarisae n. sp

1 – 2, 9. Quebrada de Rupasca

1. Ejemplar casi completo (CPBA 4166)
2. Cefalo-torax (Holotipo) (CPBA 4167)
9. Cranidio (CPBA 4190)

3 – 8. Tremadociano temprano de la quebrada de Salto Alto

3. Cranidio-torax (CPBA 1015)
4. Cranidio y parte anterior del tórax, molde de latex (**CPBA 21630-5**)
5. Molde de látex de cranidio (**CPBA 21634-1**),
6. Molde de látex de cranidio-tórax (**CPBA 219630-9**)
7. Cranidio (**CPBA 21634-2**)
8. Cranidio, (**CPBA 21638-2**)

Parabolinella triarthroides Harrington

10 – 11. Quebrada de Coquena, Tremadociano tardío

10. Cranidio (Holotipo) (CPBA 5)
11. Cranidio (Paratipo) (CPBA 45)
12. Cranidio (CPBA 9)

Parabolinella coelatifrons Harrington y Leanza

13 – 14, 16. Tremadociano temprano, río Bocoyá

13. Ejemplar completo (Holotipo) (CPBA 1195),
14. Detalle del céfalo, mostrando las estrías en el campo prelabelar del ejemplar tipo (CPBA 1194)
15. molde de goma de cranidio (CPBA 1196)
16. Últimos segmentos torácicos y pigidio (Paratipo) (CPBA 1188)

Todas las barras de escala corresponden a 1 mm

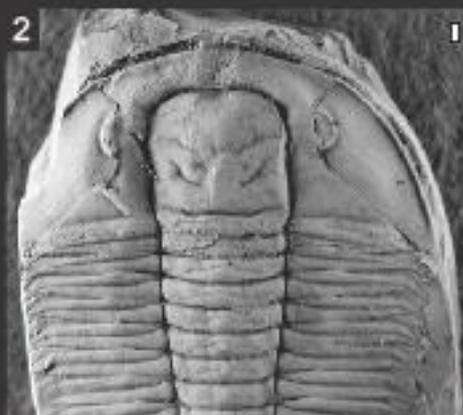


LÁMINA 5

Bienvillia tetragonalis (Harrington)

- 2, 6-7- Tremadociano temprano de la quebrada de Salto Alto
2. Cranidio (**QSA475**)
 6. Cranidio parcial (**QSA 476**)
 7. Caranidio más primero segmentos torácicos (**QSA 477**)
- 3-5. Tremadociano tardío de la quebrada de Rupasca, área de Alfarcito, Jujuy
3. Crandio (Holotipo) (CPBA 705)
 4. Cranidio parcial (CPBA 693)
 5. Crandio (CPBA 726)
 10. Crandiio (CPBA 4409)

Bienvillia cf B. shinetonensis Raw

8. Toracopigidio (CPBA 4561). Tremadociano superior de la Formación Floresta.
Bienvillia parchaensis Harrington y Leanza

- 1, 9, 15-17. Tremadociano tardío, quebrada del Barranco
1. Cranidio (Paratipo) (CPBA 4489)
 9. Cefalotórax (CPBA 5057)
 15. Céfaloparcial, a la derecha hipostoma (CPBA 5030)
 16. Cranidio, molde goma (CPBA 5004)
 17. Tocaropigidio. Notese la impresión del huipostoma y de margen de las librifenas (fusionadas) (CPBA 5062)

Bienvillia rectifrons Harrington

- 11-14. Tremadociano tardío de la Quebrada de Coquena
11. Cranidio (Holotipo) (CPBA 1a)
 12. Cranidio (Paratipo) (CPBA 1b)
 13. Canidio (Paratipo) (CPBA 167)
 14. Ejemplar casi completo (CPBA 367)

Todas las barras de escala corresponden a 1 mm

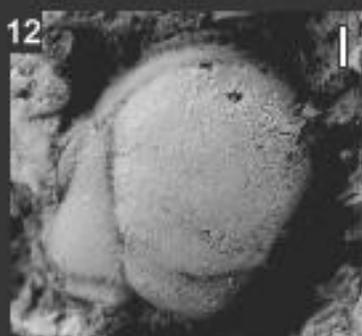
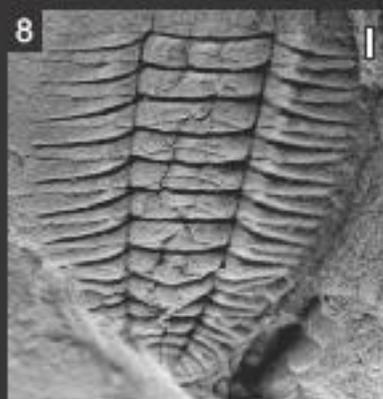
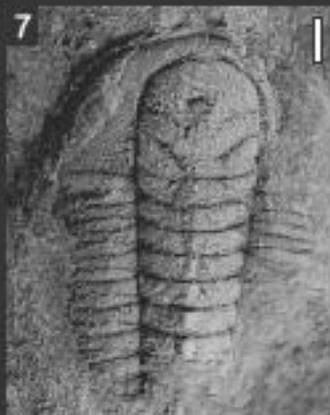
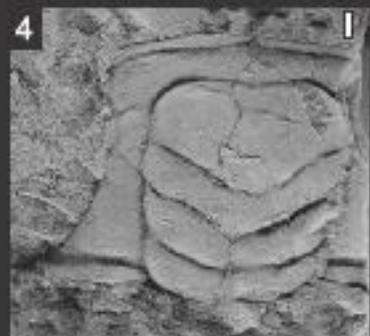


LÁMINA 6

Hypermecaspis armata Harrington y Leanza

1. Ejemplar completo (CPBA 4700). Tremadociano tardío (Biozona de *H. copiosus*), quebrada del Barranco

Hypermecaspis sp.

- 2-3. Tremadociano tardío ?, quebrada del Guayco Hondo (Quebrada de Incamayo)
2. Crandio (CPBA 4607)
3. Cranidio (CPBA 4608)

Hypermecaspis inermes Harrington y Leanza

- 4-5. Tremadociano tardío (Biozona de *H. copiosus*) quebrada del Barranco
4. Céfalos y primeros segmentos torácicos, parcial (CPBA 4394)
5. Céfalos más parte de primeros segmentos torácicos (Paratipo) (CPBA 4500)

Plicatolina scalpta Harrington y Leanza

- 6, 9-11. Cámbrico Tardío (Biozona de *P.(N.) frequens argentina*) quebrada del Sarzo
6. Cranidio (Paratipo)(CPBA 2765)
9. Cranidio y primeros segmentos torácicos (Paratipo) (CPBA 2641)
10. Toracopigidio (Paratipo). (CPBA 2797)
11. Céfalos parcial y primeros segmentos torácicos (Holotipo) (CPBA 2637)

Hypermecaspis inflecta Harrington y Leanza

- 7-8. Tremadociano temprano (Biozona de *Kainella meridionalis*) Río Bocoyá, parte superior del río Iruya
7. Pigidio (Paratipo) (CPBA 3998)
8. Pigidio (Holotipo) (CPBA 4017)

Jujuyaspis keideli Kobayashi

- 12-14. Tremadociano temprano de la quebrada de Salto Alto
12. Céfalos (**QSA 1008.46**)
13. Ejemplar casi completo (**QSA 354**)
14. Céfalos (**QSA 121**)
15. Céfalos (**QSA 1954**)

Todas las barras de escala corresponden a 1 mm

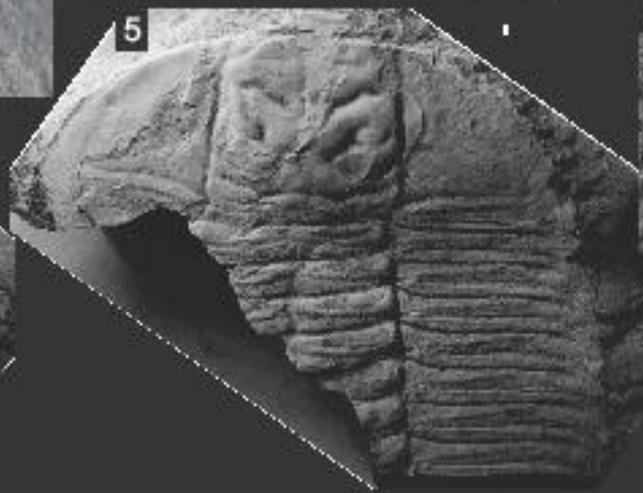


LÁMINA 7

Beltella ulrichii

1 - 2, 5. Cámbrico tardío (Biozona de *P. (N:)* *frequens argentina*), quebrada Colorada de Fundición, Iruya

1. Ejemplar completo, molde de goma (CPBA 1032)
2. Ejemplar casi completo, molde de goma (CPBA 1034)
5. Ejemplar casi completo (CPBA 1048)
- 3 - 4, 6 - 7. Cámbrico tardío (Biozona de *P. (N.) frequens argentina*), quebrada Colorada, Iruya, Salta
3. Cranidio parcia (Paralectotipo) (MACN-Pi 51 (b), ex 4336)
4. Cranidio (Paralectotipo) (MACN-Pi 51, ex 4336)
6. Cranidio (Lectotipo) (MACN-Pi 50, ex 4335)
7. Pigio (Paralectotipo) (MACN-Pi 55, es 4340)

Peltocare norvegicum (Moberg y Möller)

8 , 10, 13-14,. Tremadociano tardío bajo (Zona de *Bienvillia tetragonalis* — *Conophrys minutula*), parte superior de la Formación Rupasca, quebrada de Rupasca (Alfarcito), Jujuy.

8. Cranidio parcial (CPBA 763)
10. Ejemplar casi completo (CPBA 704)
13. Céfaló, molde de goma (CPBA 704(a))
14. Toracopigidio (CPBA 751)

Protopeltura mesembria

9, 11-12, 15-16. Tremadociano?, quebrada de Paraná, (Alfarcito), Jujuy. de Orán, Salta

9. Librígena (Paratipo) (CPBA 2698c)
11. Cranidio (Paratipo) (CPBA 2698b)
12. Cranidiotórax (Paratipo) (CPBA 2698)
15. Cranidio (Holotipo) (CPBA 2695a)
- 16 Cranidio (Paratipo) (CPBA 2695b)

Saltaspis sp. nov

17-20. Tremadociano, quebrada ed Lampazar, al norte de la quebrada del Toro, Salta

17. Parte de fixígena y librígena mostrando la posición de la espina genal (CPBA 4432)
18. Toracopigidio y librígenas (CPBA 4425)
19. Fragmento de tórax y céfalo mal preservado (CPBA 4427)
20. Ejemplar casi completo (CPBA 4430)

Todas las barras de escala corresponden a 1 mm

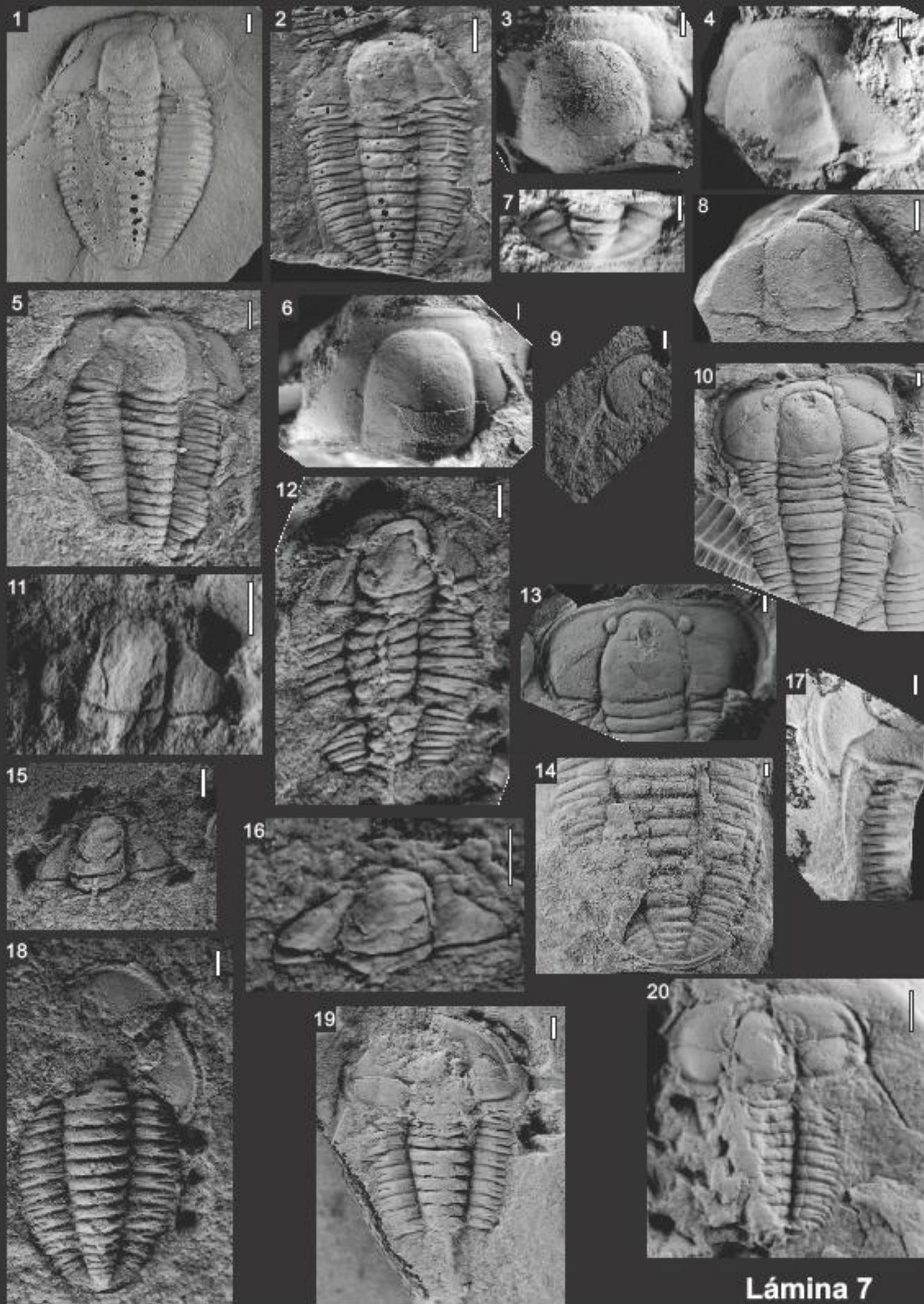


Lámina 7

LÁMINA 8

Leptoplastides granulosis (Harrington)

1, 3, 9. Tremadociano Tardío de la quebrada de Rupasca, área de Alfarcito, Jujuy

1. Cranidio y parte torax (CPBA 712)
3. Carindio-tórax (Holotipo) (CPBA 679)
9. Cranidio-tórax (CPBA 740)

2, 4-7. Tremadociano temprano de la quebrada de San Gregorio, área de Alfarcito, Jujuy

2. Cranidio (CPBA 1316)
4. Cranidio (CPBA 1302)
5. Cranidio tórax (CPBA 1311)
6. Cranidio (CPBA 1310)
7. Cranidio (CPBA 1301)

Leptoplastides marianus (Kobayashi)

8, 10 – 13, 15 – 17, 19. Tremadociano temprano de la quebrada de Moya

8. Céfalotórax, mitad derecha (QM1.7^a)
10. Céfalo (QM n1.2)
11. Cranidio (QM s/n)
12. Cranidio (QM468)
13. Cranidio parcial (QM 2001-10)
15. Céfalotórax (QM 2001-5)
16. Céfalo (QM 2001-9)
17. Cranidio parcial (QM 2001-8)
19. Cranidio parcial (QM 226)

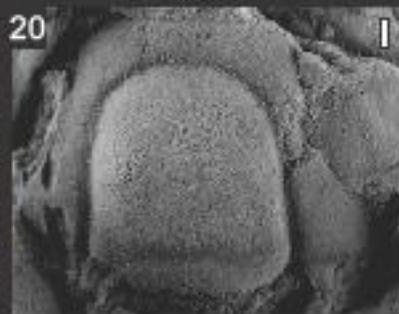
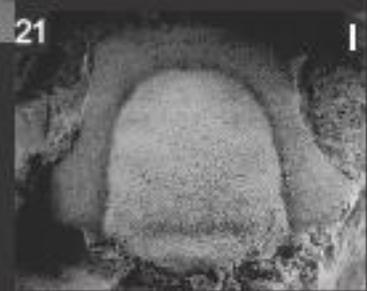
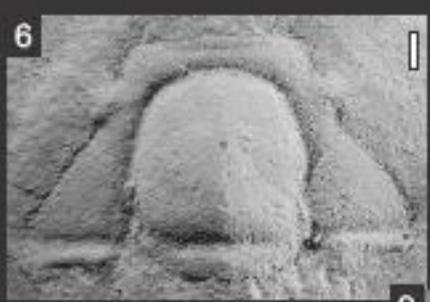
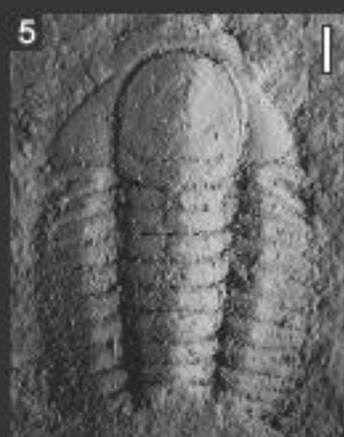
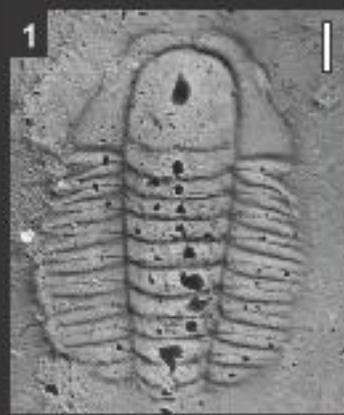
14, 20-21. Tremadociano temprano de la quebrada de los Chanchos (Gallinato), área de la Caldera

14. Cranidio (CPBA 1420)
20. Cranidio (CPBA 1422)
21. Cranidio (CPBA 1401)

18. Tremadociano temprano, río Santa Victoria (Salta)

18. Cranidio (CPBA 3550)

Todas las barras de escala corresponden a 1 mm



APÉNDICES

Apéndice 1: Tabla de especies

Especie	Distribución estratigráfica	Distribución geográfica
Subfamilia Oleninae		
<i>Parabolina</i>		
<i>Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina</i> (Kayser, 1876).	Cámbrico tardío. Biozona de <i>Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina</i>	Ampliamente distribuida en la Cordillera Oriental Argentina y Sistema de Famatina. Una síntesis de las localidades puede encontrarse en Tortello <i>et al.</i> 2002
<i>Parabolina (Neoparabolina) kobayashii</i> Harrington y Leanza, 1957	Tremadociano temprano	Parcha
<i>Angelina</i>		
<i>Angelina hyeronimi</i> (Kayser 1876)	Cámbrico Tardío	Ampliamente distribuida en la Cordillera Oriental
<i>Angelina kayseri</i> Harrington y Leanza, 1957	Tremadociano temprano. Biozona de <i>Kainella meridionalis</i> .	Río Bocoyá y Río Nazareno (Iruya)
<i>Angelina punctolineata</i> Kobayashi 1937	Tremadociano temprano	Cuesta de Erquis, Bolivia
<i>Angelina</i> sp.	Cámbrico Tardío	Miembro Filo Azul, Formación Volcancito, Famatina, La Rioja.
<i>Parabolinella</i>		
<i>Parabolinella coelatifrons</i> Harrington y Leanza 1957	Furongiano (Cámbrico Tardío) Parte inferior de la Biozona de <i>Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina</i>	Sierra de Cajas, Orán y Cerro Colorado (Iruya)

<i>Parabolinella pompadour</i> n. sp.	Tremadociano temprano. Biozona de <i>Kainella meridionalis</i> - Sección inferior de la Formación Santa Rosita	Río Nazareno (Iruya), Río Bocoyá (Santa Victoria), Quebrada de San Gregorio (Tilcara)
<i>Parabolinella clarisae</i> n. sp.	Tremadociano temprano - Miembro Alfarcito, Formación Santa Rosita	Quebradas de San Gregorio y Rupasca (Tilcara), y Quebrada de Salto Alto (área de Purmamarca)
<i>Parabolinella</i>		
<i>Parabolinella argentinensis</i> Kobayashi 1935	Tremadociano temprano - Tremadociano tardío- Miembros Alfarcito y Rupasca de la Formación Santa Rosita	Quebrada de Salto Alto (área de Purmamarca), quebrada de Moya y quebrada de San Gregorio (Alfacito)
<i>Parabolinella triarthroides</i> Harrington 1938	Tremadociano Tardío. Biozona de <i>Bienvillia tetragonalis</i> - <i>Conophrys minutula</i> y Biozona de <i>Notopeltis orthometopa</i>	Río Santa Victoria (Iruya), Río Iturbe (Humahuaca), Quebrada de San Gregorio (Tilcara), y Quebrada de Coquena, Purmamarca (Tumbaya) y Quebrada colorada de fundición.
Subfamilia Pelturinae		
<i>Beltella</i>		
<i>Beltella ulrichi</i> (Kayser 1897)	Cámbrico Tardío	Formación Lampazar (sierra de Cajas). Iruya, río Santa Victoria, Salitre
<i>Leptoplastides</i>		
<i>Leptoplastides marianus</i> (Hoek, 1912)	Tremadociano temprano (Biozona de <i>Kainella meridionalis</i>)	Quebrada del Toro y Angosto de Lampazar (Parcha), Quebrada de los Chanchos (La Caldera)
<i>Leptoplastides granulosus</i> (Harrington, 1938)	Tremadociano tardío - Parte superior de la Formación Rupasca	Quebradas de Rupasca, San gregorio y Huasamayo (Alfarcito), Jujuy.
<i>Peltocare</i>		

<i>Peltocare norvegicum</i> (Moberg y Moller, 1898)	Tremadociano tardío bajo (Zona de <i>Bienvillia tetragonalis</i> - <i>Conophrys minutula</i>),	Quebrada de Rupasca (Alfarcito), Jujuy.
<i>Jujuyaspis</i>		
<i>Jujuyaspis keideli</i> Kobayashi 1936	Tremadociano temprano Biozona de <i>Jujuyaspis keideli</i>	Ampliamente distribuida en la Cordillera Oriental Argentina y Sistema de Famatina. Una síntesis de las localidades puede encontrarse en Tortello <i>et al.</i> 2002
<i>Saltaspis</i>		
<i>Saltaspis</i> sp. nov	Tremadociano inferior (Biozona de <i>Kainella meridionalis</i>) o Tremadociano superior (Biozona de <i>Bienvillia tetragonalis</i> - <i>Conophrys minutula</i>) ?	Quebrada de Lampazar, al norte de la quebrada del Toro, Salta
<i>Protopeltura</i>		
<i>Protopeltura mesembria</i> Harrington y Leanza 1957	Tremadociano?	Orán
<i>Psilocara</i>		
<i>Psilocara liliae</i> Tortello 1999	Tremadociano superior. Zona <i>H. Capiosus</i> - Formación Pacha	Quebrada del Barranco (Parcha), Salta.
Subfamilia Plicatolininae		
<i>Plicatolina</i>		
<i>Plicatolina scalpta</i> Harrington y Leanza 1957	Cámbrico superior - Tremadociano	Salitre (Bolivia), Sierras de Cajas. Quebradas de la Escalera y del Sarzo (Orán), Rio tres lagunas (Santa Victoria), Cerro Colorado (Iruya). Rio Volcancito, Famatina. Quebradas de Huasamyo y Rupasca.

Subfamilia Triarthrinae

Bienvillia

<i>Binenvillia parchaensis</i> (Harrington y Leanza 1957)	Tremadociano tardío Biozonas de <i>Kiaerograptus</i> , <i>A. murrayi</i> y <i>H. copiosus</i>	Formaciones Saladillo y Parcha, Quebrada del Barranco (Parcha), Salta.
<i>Bienvillia tetragonalis</i> (Harrington 1938)	Tremadociano tardío - Parte superior de la Formación Rupasca	Quebradas de Rupasca y de Huasamayo (Alfarcito)
<i>Bienvillia rectifrons</i> (Harrington 1938)	Tremadociano tardío - Formación Coquena	Quebrada de Coquena (Purmamarca)
<i>Bienvillia cf B. shinetonensis</i> (Raw, 1908)	Tremadociano superior - Formación Floresta	
<i>Bienvillia jana</i> Waisfeld y Vaccari 2006	Tremadociano tardío. Parte superior de la Biozona de <i>Kiaerograptus</i> y parte inferior de la Biozona de <i>A. murrayi</i> - Niveles superiores de la Formación Saladillo	Quebrada del Barranco (Parcha), Salta.
<i>Bienvillia kichka</i> Waisfeld y Vaccari 2006	Tremadociano tardío. Biozona de <i>Kiaerograptus</i> - Formación Saladillo	Quebradas de Incamayo y Lampazar
<i>Bienvillia chaya</i> Waisfeld y Vaccari 2009	Floiano - Formación Suri	Famatina

Triarthrus

<i>Triarthrus jachalensis</i> (Harrington y Lenaza, 1957)	Caradociano temprano. Biozona de <i>Climacograptus bicornis</i> - parte superior de la Formación Los Azules	Flanco oeste de del Cerro Viejo, Quebradas Los Azules y Amarilla, San Juan
---	---	--

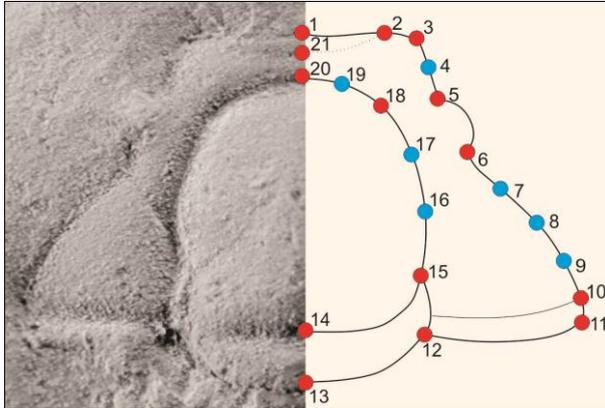
Porterfieldia

<i>Porterfieldia cuadrata</i> Waisfeld, 2001	Floiano temprano - Niveles intermedios de la Formación Acoite.	Quebrada de los Colorados - Quebrada de Chamarros, área de parcha.
<i>Porterfieldia turneri</i> (Baldis y Pöthe 1995)	Llanvirniano. Biozona de <i>Paraglossopraptus tentaculatus</i>	Quebrada de las Aguaditas, San Juan
<i>Porterfieldia acava</i> Edgecombe et al. 2005	Biozona de <i>Paraglossograptus tentaculatus</i> - Formación Las Aguaditas	Quebrada de las Aguaditas, San Juan
<i>Porterfieldia maanssonae</i> Edgecombe et al. 2005	Floiano Biozona de <i>Microzarkodina parva</i> - Parte superior del Miembro inferior de la Formación Gualcamayo	Río Gualcamayo, San Juan
Subfamilia Hypermecaspidae		
<i>Hypermecaspis</i>		
<i>Hypermecaspis armata</i> Harrigton y Leanza 1957	Tremadociano tardío, Biozona de <i>H. copiosus</i> (Formación Parcha)	Quebrada del Barranco (Parcha), Salta.
<i>Hypermecaspis inermis</i> Harrigton y Leanza 1957	Tremadociano tardío, Biozona de <i>H. copiosus</i> (Formación Parcha)	Quebradas de Incamayo y del Barranco (Parcha) y Santa Victoria
<i>Hypermecaspis chamarrensis</i> Waisfeld, 2001;	Floiano temprano - Parte superior de la Formación Acoite	Zona de los Colorados, Jujuy
<i>Hypermecaspis occidentalis</i> Waisfeld, 2001	Floiano temprano - Parte superior de la Formación Acoite	Zona de los Colorados, Jujuy

<i>Hypermecaspis inflecta</i> Harrington y Leanza, 1957	Tremadociano temprano (Biozona de <i>Kainella meridionalis</i>)	Río Bocoyá, parte superior del río Iruya, Salta
<i>Hipermecaspis</i> sp.	Tremadociano tardío ?	Quebrada de Guayco Hondo, (quebrada de Incamayo), Rosario de Lerma, Salta
<i>Hypermecaspis edselbrussai</i> Waisfeld y Vaccari 2009	Floiano - Formación Suri	Famatina

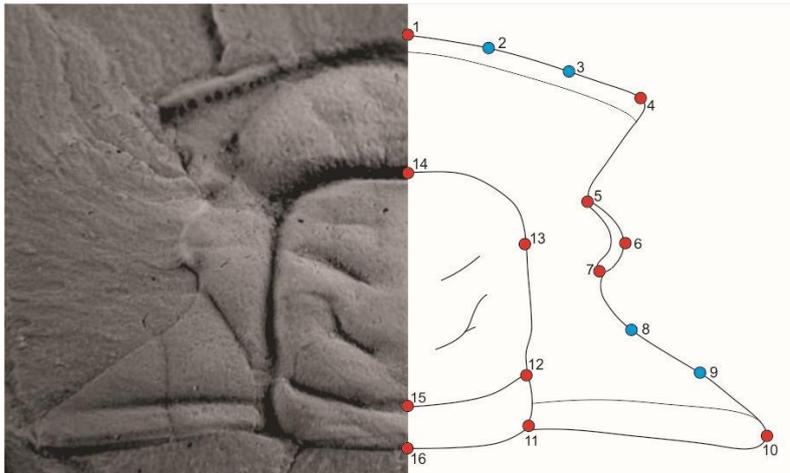
Apéndice 2: Distribución de Landmarks

1.- Distribución de Landmarks en el cráneo de *Leptoplastides marianus sensu lato*



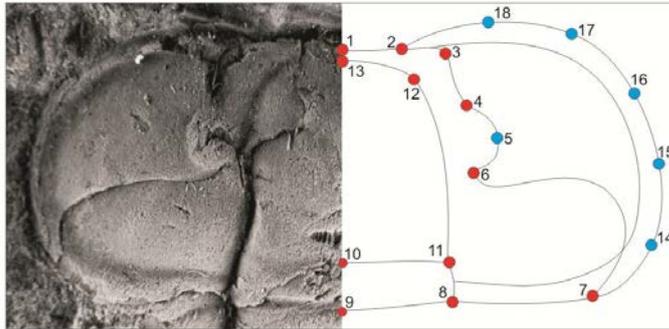
1. Punto de mayor convexidad del cráneo
2. Punto en el que el surco del borde anterior corta el margen anterior del cráneo
3. Esquinas anterolateral del cráneo
5. Punto anterior más distal de los lóbulos palpebrales
6. Punto posterior más distal de los lóbulos palpebrales
10. Punto de intersección del surco del borde posterior y la rama posterior de la sutura facial
11. Esquina posterlateral del cráneo
12. Intersección del margen posterior de la fixigena y el anillo occipital
13. Margen posterior del anillo occipital en el plano sagital
14. S0 en el plano sagital.
15. Intersección del S0 y el surcos axial de la glabella
18. Punto de mayor convexidad de la glabella
20. Surco preglabellar en el plano sagital
21. Surco del borde anterior en el plano sagital
4. Landmarks tipo 3 (semilandmarks), de la rama anterior de la sutura facial
- 7,8, 9. Landmarks tipo 3 (semilandmarks) de la rama posterior de la sutura facial
- 16., 17. Landmark tipo 3 (semilandmark) del suco axial de la glabella
19. Landmark tipo 3 (semilandmark) del suco preglabellar

2.- Distribución de Landmarks en el cráneo de *Parabolinella argentinensis*



1. Punto de mayor convexidad del cráneo
4. Esquina anterolateral del cráneo
5. Punto anterior más distal del lóbulo palpebral
6. Punto de mayor convexidad de los lóbulos palpebrales
7. Punto posterior más distal del lóbulo palpebral
10. Esquinas posterlaterales del cráneo
11. Intersección del margen posterior de la fixigena y el anillo occipital
12. Intersección del S0 y los surcos axiales
13. Surcos axiales en la línea media de los lóbulos palpebrales
14. Surco preglabellar en el plano sagital
15. S0 en el plano sagital.
16. Margen posterior del anillo occipital en el plano sagital
- 2, 3. Landmarks tipo 3 (semilandmarks) del margen anterior del cráneo
- 8, 9. Landmarks tipo 3 (semilandmarks) de la rama posterior de la sutura facial

3.- Distribución de Landmarks en el céfalo de *Jujuyaspis keideli*



1. Margen anterior del céfalo en el eje sagital
2. Intersección entre de la rama anterior de la sutura facial y el margen anterior del céfalo
3. Punto de inflexión de la rama anterior de la sutura facial
4. Punto anterior más distal del lóbulo palpebral
6. Punto posterior más distal del lóbulo palpebral
7. Intersección de la rama posterior de la sutura facial y el margen posterior del céfalo
8. Intersección del margen posterior de la fixigena y el anillo occipital
9. Margen posterior del anillo occipital en el plano sagital
10. S0 en el plano sagital.
11. Intersección del S0 y el surcos axial de la glabella
12. Punto de mayor convexidad de la glabella
13. Surco preglabellar en el plano sagital
5. Landmarks tipo 3 (semilandmark) del lóbulo palpebral
- 14,15, 16, 17, 18. Landmark tipo 3 (semilandmark) del margen lateral del céfalo

Apéndice 3: Caracteres.

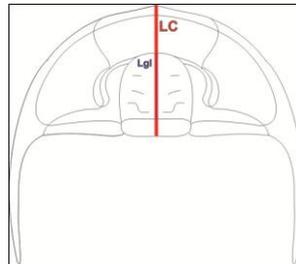
0. Ancho de la gena interocular como proporción del ancho de la glabella a la altura de los ojos. Codificado como continuo.

Estados discretizados: 0: >0.5 ; 1: $(0.4 - 0.5]$; 2: $(0.3 - 0.4]$; 3: $(0.2 - 0.3]$; 4: ≤ 0.2



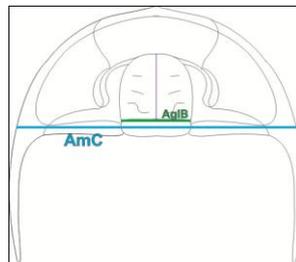
1. Largo de la glabella (sagital, excluyendo el anillo occipital) como proporción del largo del céfalo (sagital). Codificado como continuo.

Estados discretizados: 0: $(0.6 - 0.75]$; 1: $(0.5 - 0.6]$



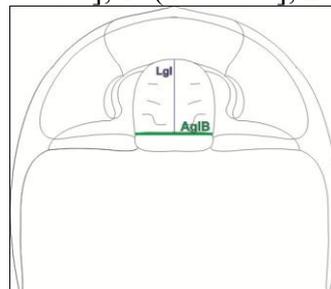
2. Ancho de la glabella en la base (transversal) como proporción del ancho máximo del céfalo (sagital). Codificado como continuo.

Estados discretizados: 0: $(0.25 - 0.35]$; 1: $(0.35 - 0.45]$



3. Ancho de la glabella en la base (transversal) como proporción del largo de la glabella (sagital). Codificado como continuo.

Estados discretizados: 0: $(0.6 - 0.8]$; 1: $(0.8 - 0.9]$; 2: $(0.9 - 1.1]$; 3: $(1.1 - 1.4]$



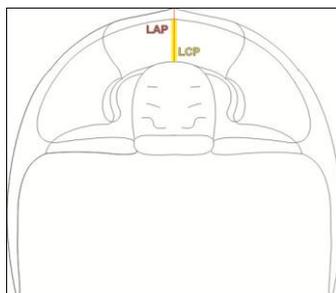
4. Largo del anillo occipital (sagital, desde el punto medio de S0) como proporción del largo de la glabella (sagital, excluyendo anillo occipital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: ≤ 0.2 ; 1: (0.2 – 0.3];



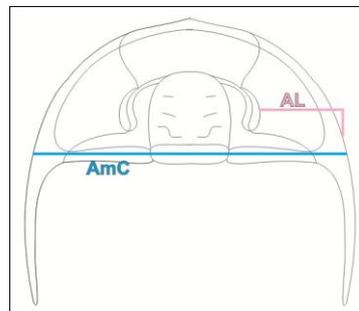
5. Largo del campo preglabellar (sagital) como proporción del largo del anillo occipital (sagital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: ≤ 0.5 ; 1: (0.5 – 1]; 2: (1 – 1.5]; 3: (1.5 – 2]; 4: >2



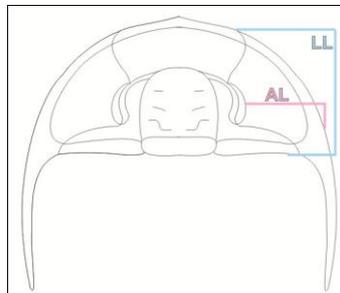
6. Largo del campo preglabellar (sagital) como proporción del largo del área preglabellar (sagital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: ≤ 0.5 ; 1: (0.5 – 0.7]; 2: (0.7 – 0.9]



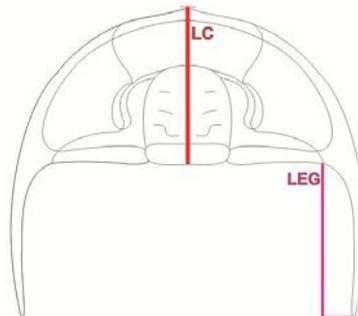
7. Ancho máximo de la librígena (transversal) como proporción del ancho máximo del céfalo (transversal). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: (0.25 – 3]; 1: (0.2 – 0.25]; 2: (0.15 – 0.2]



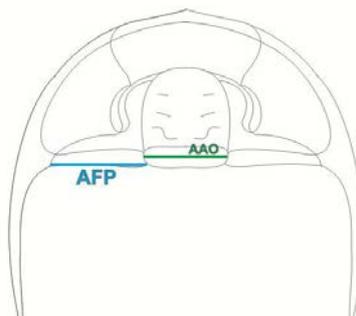
8. Ancho de la librígena (transversal) como proporción del largo de la librígena (exasagital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: (0.2 – 0.4]; 1: (0.4 – 0.6]; 2: (0.6 – 0.8]; 3: ≥ 0.8



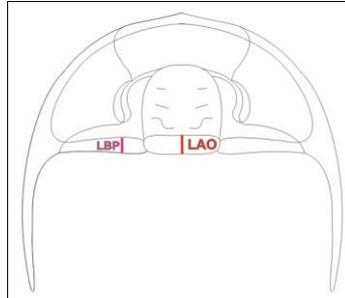
9. Largo de las espinas genales (exasagital) como proporción del largo del céfalo (sagital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: sin espina; 1: espina chica (0 – 0.5]; 2: espina de tamaño moderado (0.5 – 0.1]; 3: espina larga (1 – 1.5]



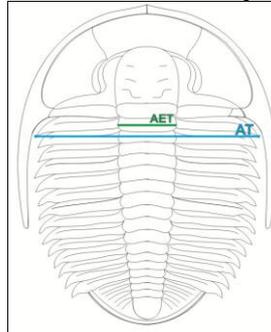
10. Ancho de la fixígena posterior a los ojos (transversal) como proporción del ancho del anillo occipital (transversal). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: muy ancha ≥ 0.8 ; 1: ancho moderado (0.6 – 0.8]; 2: corta (0.4 – 0.6]; 3: muy corta (0.2 – 0.4]



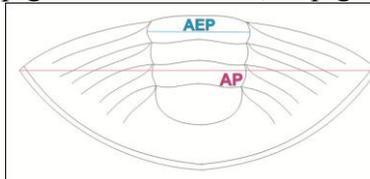
11. Largo posterior del borde cefélico posterior (exasagital) como proporción del largo del anillo occipital (sagital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: borde muy largo (0.7 – 0.9]; 1: borde de largo moderado (0.5 – 0.7]; 2: borde muy corto (0.3 – 0.5]



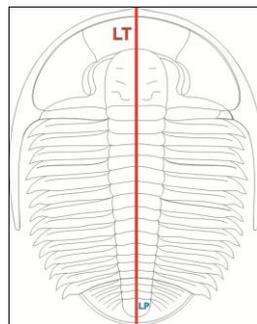
12. Ancho del eje del tórax (transversal) comparado con el ancho de todo el segmento (transversal, excluyendo las espinas pleurales) en los segmentos anteriores. Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: eje ancho ≥ 0.35 ; 1: eje angosto (0.35 – 0.25]



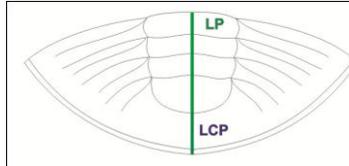
13. Ancho del pigaxis (transversal, anteriormente) como proporción del ancho máximo del pigidio (transversal). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: pigaxis ancho ≥ 0.35 ; 1: pigaxis angosto < 0.35



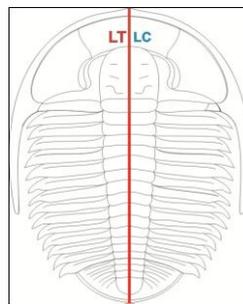
14. Largo del pigidio (sagital) como proporción del exoesqueleto entero (sagital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: pigidio moderadamente largo > 0.1 ; 1: pigidio muy corto ≤ 1



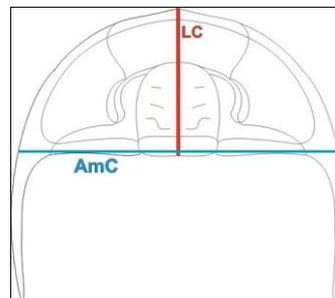
15. Largo del campo pigidial postaxial (sagital) en relación al largo del pigidio (sagital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: campo desarrollado > 0.2 ; 1: campo moderadamente desarrollado (0.1 – 0.2]; 2: campo muy corto o inexistente [0 – 0.1]



16. Largo del céfalo (sagital) como proporción del largo total del exoesqueleto (sagital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: largo > 0.35 ; 1: corto ≤ 0.35



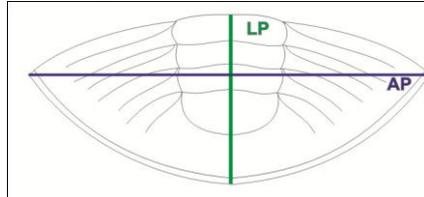
17. Largo del céfalo (sagital) como proporción del ancho máximo del céfalo (transversal). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: largo mayor al doble del ancho ≥ 0.5 ; 1: largo moderado respecto del ancho (0.5 – 0.3]; 2: muy largo respecto del ancho < 0.3



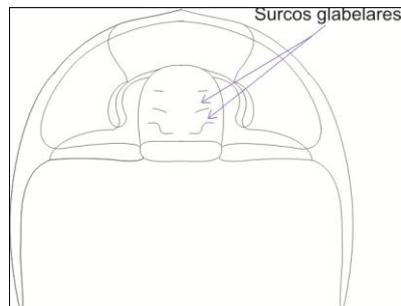
18. Largo de los lóbulos palpebrales (exasagital) como proporción del largo de la glabella (sagital). Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: lóbulos palpebrales muy desarrollados > 0.6 ; 1: Lóbulos palpebrales desarrollados (0.4 – 0.6]; 2: lóbulos palpebrales medianos (0.2 - 0.4]



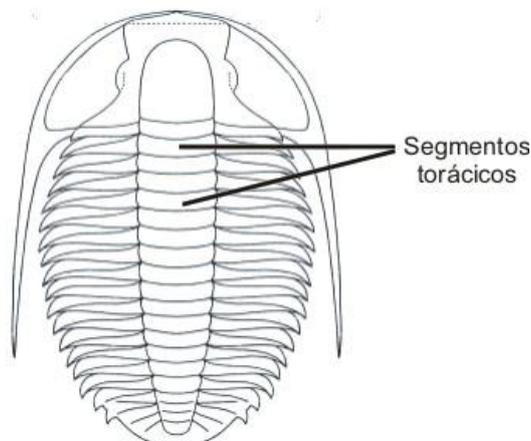
19. Largo del pigidio (sagital) como proporción del ancho máximo del pigidio (transversal). Codificado como continuo.
 Estados discretizados: 0: pigidio largo en relación a su ancho > 0.5 ; 1: pigidio moderadamente largo (0.4 – 0.5]; 2: pigidio corto en relación a su ancho (0.3 – 0.4]; 3: pigidio muy corto respecto de su ancho (0.2 - 0.3]



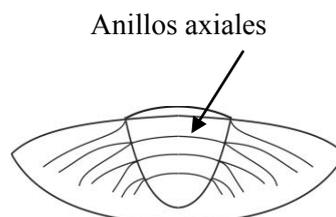
20. Número visible de pares de surcos laterales glaberales. Codificado como continuo.
 Estados discretizados: 0: cuatro surcos; 1: tres surcos; 2: dos surcos; 3: 1 surco; 4: sin surcos



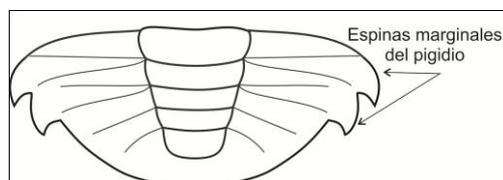
21. Número de segmentos torácicos. Codificado como continuo.
 Estados discretizados: 0: > 0.16 segmentos; 1: 14 – 15 segmentos; 2: 11 – 13 segmentos



22. Número de segmentos (excluyendo la pieza terminal) del pigaxis. Codificado como continuo.
 Estados discretizados: 0: > 5 segmentos; 1: 4 – 5 segmentos; 2: 3 segmentos; 4: 1 segmento

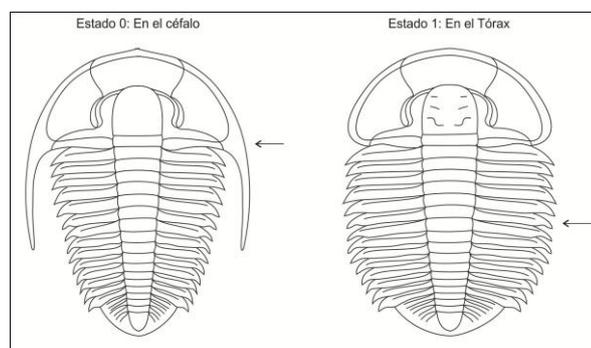


23. Número de pares de espinas en el margen del pigidio. Codificado como continuo.
Estados discretizados: 0: sin espinas; 1: con espinas



24. Contorno dorsal del exoesqueleto. 0. Ovoide, 1. Elíptico, 2. Ovado, 3. Subelítico

25. Ancho máximo del exoesqueleto dorsal. 0: en el céfalo, 1. en la línea media del tórax.



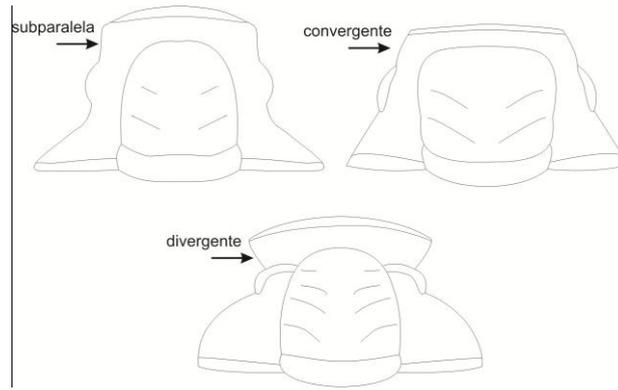
26. Contorno del céfalo. 0. Subsemielíptico, 1. Semielíptico, 2. Subsemicircular, 3. Semicircular.

27. Ancho máximo del céfalo. 0. En la línea media, 1. Posterior a la línea media

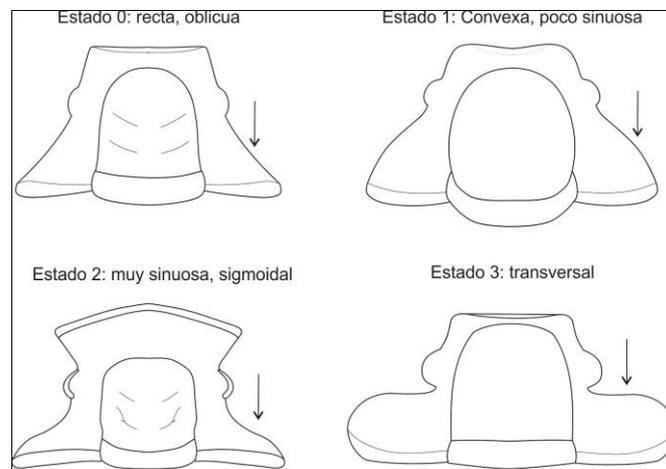
28. Forma de las esquinas anterolaterales del céfalo. 0. Angulares, 1. Subredondeadas, 2. Redondeadas

29. Escultura del céfalo. 0. Presente, 1. Ausente

30. Rama anterior de la sutura facial: 0: subparalela (ángulo entre -5° y 5°), 1: convergente (ángulo menor a -5°), divergente (ángulo mayor 5°)

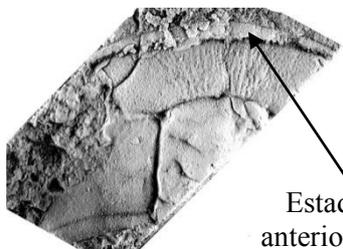


31. Rama posterior de la sutura facial. 0: recta, oblicua; 1: convexa, poco sinuosa, 2. muy sinuosa, sigmoidal; 3: transversal



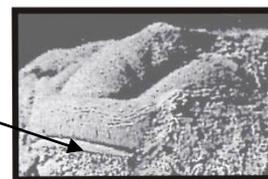
32. Posición de los lóbulos palpebrales. 0. El centro se ubica en la línea media de la glabella. 1. El centro se ubica anterior a la línea media de la glabella 3. El centro se ubica posterior a la línea media de la glabella.

33. Grado de convexidad del borde cefálico anterior en vista dorsal. 0: fuertemente convexo, 1: más débilmente convexo



Estado 0: Borde anterior fuertemente

Estado 1: Borde anterior débilmente



34. Definición del borde cefálico anterior. 0: definido, 1: bien definido, 2: débil, 3: sin surco

35. Surco del borde anterior. 0: liso 1: con pequeños hoyuelos, 2: con puntuaciones delicadas.

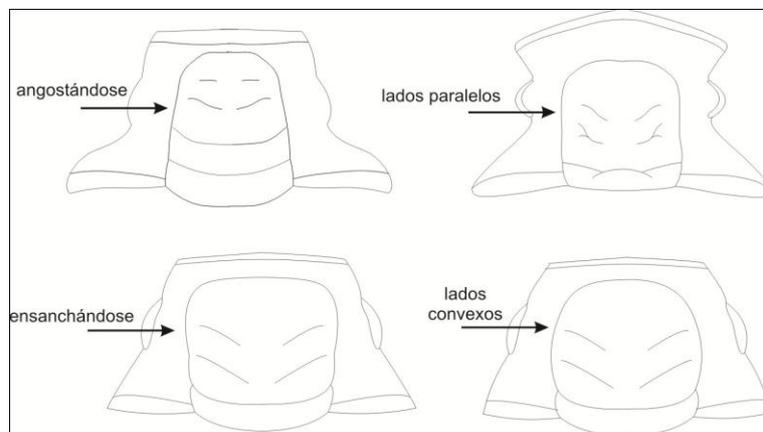
36. Convexidad de la glabella. 0: apenas convexa, 1: convexo, 2: muy convexa.

37. Forma de la terminación anterior de la glabella. 0: cóncava medialmente, 1: redondeada



38. Condición del surco preglabellar. 0: fuertes, 1: menos firmemente inciso que el surco axial, 2: desdibujado medialmente.

39. Forma de la glabella. 0: angostándose anteriormente; 1: de lados paralelos. 2: ensanchándose anteriormente. 3: convexos.

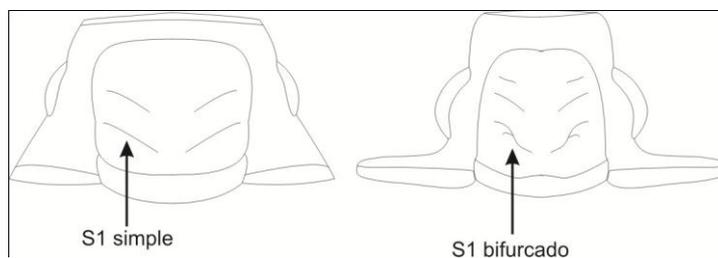


40. Intensidad de los surcos posteriores laterales glabulares. 0: fuertes, 1: débiles.

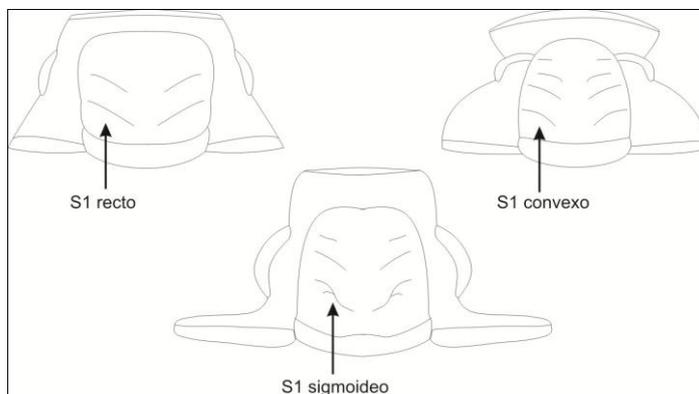
41. Condición de los surcos axiales. 0: presentes, 1: desdibujados anteriormente, 2: enteramente desdibujados.

42. Surco accesorio

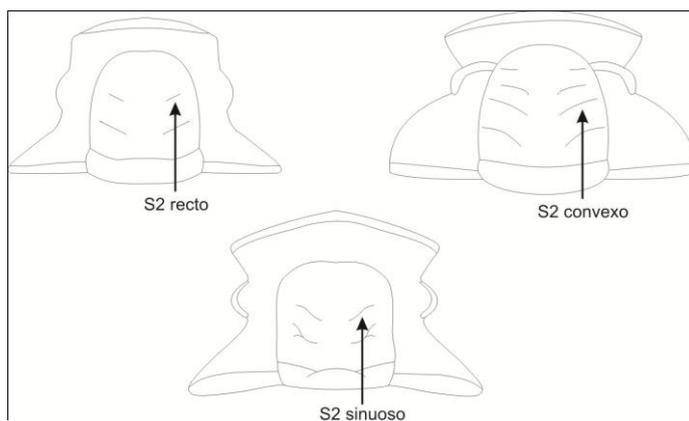
43. Surcos preoccipitales (S1) bifurcado adaxialmente sobre la superficie externa. 0: S1 simple, 1: S1 bifurcado



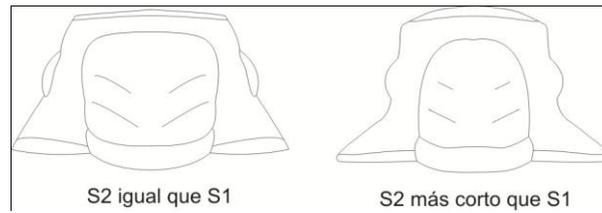
44. Forma del surco S1. 0: recto o con curvatura simple. 1: sigmoideo



45. Forma del surco S2. 0: recto, 1: convexo, 2: sinuoso



46. Largo del surco S2. 0: igual a S1, 1: más corto que S1



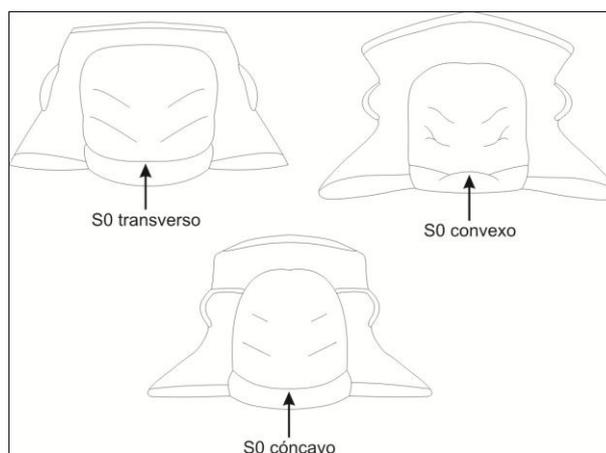
47. Condición del Surco S3. 0: surcos largos y profundos, 1: hendiduras cortas, 2: depresiones poco visibles.



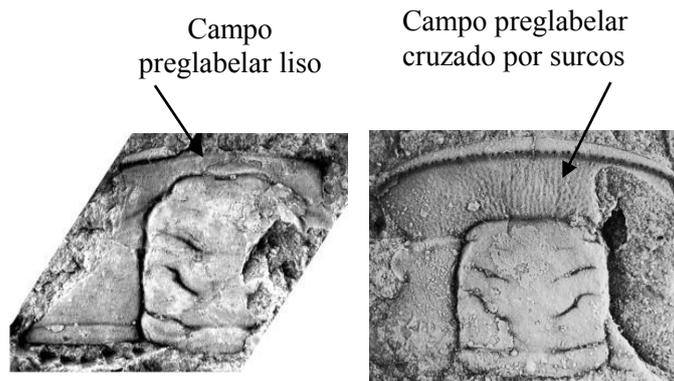
48. Surco del borde anterior. 0: liso 1: con puntuaciones delicadas, 2: con hoyuelos pequeños

49. Anillo occipital. 0: simple; 1: trisegmentado, 2: suavemente trisegmentado

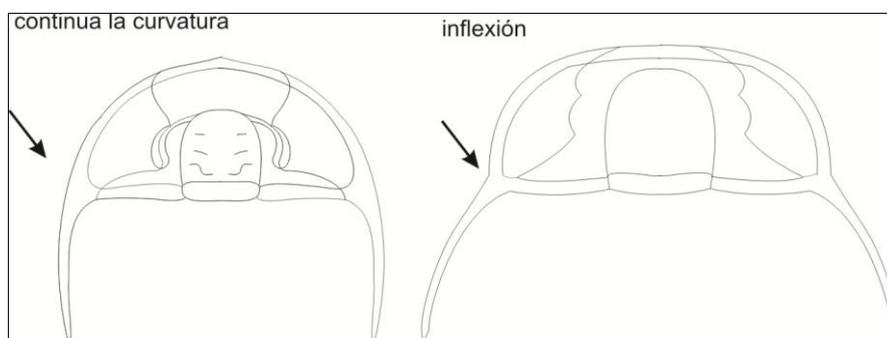
50. Curso del surco occipital (S0) medialmente. 0: transversal; 1: convexo hacia anterior, 2: cóncavo hacia anterior.



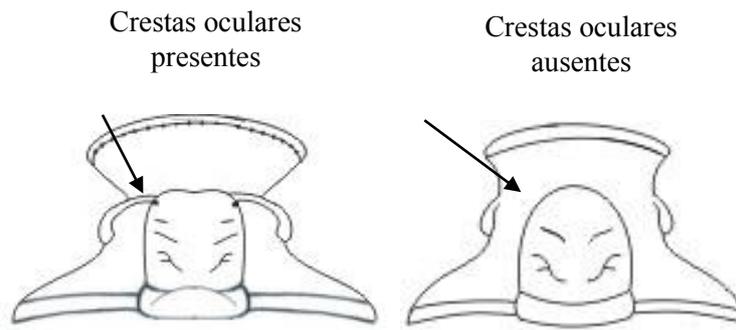
51. Campo prelabelar cruzado por surcos, distintos de los marginales. 0: campo prelabelar liso, 1: campo prelabelar cruzado por estrías estriado



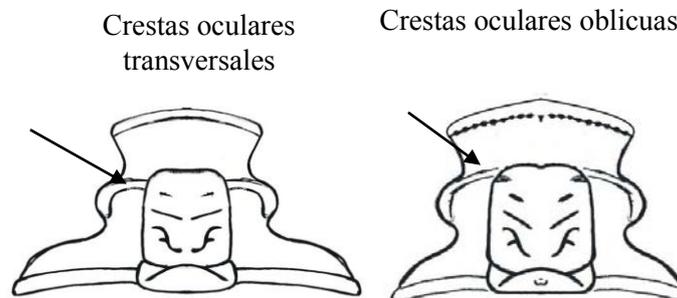
52. Escultura de las librigenas. 0: tubérculos o granos, 1: estrías, 2: sin ornamentación
53. Curvatura del margen lateral de las librigenas. 0: subrectangulares, 1: redondeadas, subtriangulares, 3: subcirculares, 4: circulares.
54. Definición del surco marginal lateral. 0: definido, 1: pobremente definido
55. Convexidad de las librigenas. 0: poco convexas, 1: convexas
56. Espinas genales 0: ausente, 1: presente.
57. Ángulo que forma la espina genal respecto del margen posterior de la librigena. 0: la espina genal continúa la curvatura del margen lateral de la librigena, 1: la espina no continúa la curvatura, presenta una inflexión.



58. Surco del borde posterior del cranidio. 0: profundo, termina cerca del ángulo genal. 1: desdibujándose distalmente
59. Curso del margen posterior de las fixigenas. 0: transversales; 1: curvadas hacia atrás distalmente; 2: curvadas hacia anterior distalmente.
60. Grado de convexidad de las genas. 0: débilmente convexas, elevadas más o menos hasta el nivel de la glabella, 1: claramente elevadas sobre el nivel de la glabella.
61. Crestas oculares. 0: presentes, 1: débiles o ausentes.



62. Dirección de las crestas ocular. 0: crestas oculares transversales, 1: oblicuas, posterior y externamente.



63. Naturaleza de las terminaciones pleurales. 0: puntas falcadas oblicuas, 1: pequeñas espinas más o menos rectas, 2: subtruncadas; 3: truncadas

64. Largo de las espinas pleurales torácicas. 0: cortas, 1: muy cortas, 2: de largo moderados.

65. Dirección de los surcos pleurales torácicos. 0: transversos, 1: oblicuos.

66. Forma de los surcos pleurales torácicos. 0: apenas curvos, 1: rectos, 2: curvos

67. Espinas pleurales. 0: ausente. 1: presente.

68. Nodos en los anillos axiales del tórax 0: asuente, 1: nodos, 2: espinas.

69. Intensidad de los surcos interpleurales en el pigidio. 0: definidos, 1: someros.

70. Forma de los surcos pleurales del pigidio. 0: curvos, 1: altamente curvados, 2: más o menos rectos.

71. Porción medial del margen posterior del pigidio, 0: convexa, subangular, 1: convexa, redondeada, 2: plana a cóncava.
72. Forma del margen posterior del pigaxis. 0: redondeado, 1: cónico, 2: subcónico.
73. Presencia de borde en el pigidio. 0: borde desarrollado, 1: borde muy angosto, 2: sin borde.
74. Presencia de ornamentación (líneas en terraza) en el pigidio. 1: presente, 2: ausente
75. Posición del fulcro. 0: muy proximal, 1: proximal, 2: medial, 3: distal.
76. Condición de las librígenas. 0: librígenas separadas por la presencia de una placa rostral pequeña, 1: librígenas fusionadas por la pérdida de la placa rostral.
77. Condición del hipostoma. 0: conetermitente, 1: natante

Apéndice 4: Matriz básica de caracteres

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Ehmaniella burgessensis</i>	0.7082	0.6235	0.2602	0.8613	0.1911	1.4110	0.6016	0.3353	0.4566	0.3390	1.1017	0.7458
<i>Aphlelaspis australis</i>	0.6087	0.5929	?	0.9107	0.2390	1.0616	0.5448	?	?	?	0.9067	0.5349
<i>Andrarina costata</i>	0.6637	0.7122	?	0.8048	0.1815	0.9811	0.6341	?	0.4566	?	1.1967	0.6792
<i>Olenus gibbosus</i>	0.5250	0.4900	0.2400	1.0000	0.2500	1.1500	0.7000	0.2330	0.7570	0.4330	0.8500	0.7000
<i>Parabolina (N.) frequens argentina</i>	0.4033	0.7176	0.3024	1.0239	0.2545	0.2151	0.4026	0.2482	0.6696	0.9126	0.7144	0.5497
<i>Parabolina kobayashii</i>	0.3591	0.6580	0.2945	0.94764075	0.2214	1.0746	0.8013	0.1642	0.4759	0.6279	0.8213	0.7018
<i>Angelina hyeronimi</i>	0.3540	0.6120	0.2950	0.9440	0.2480	1.2630	0.7210	0.2193	0.6520	1.1450	0.7490	0.6040
<i>Angelina kayseri</i>	0.3310	0.6870	0.3140	0.9480	0.2496	0.6830	0.5810	0.3010	0.7400	0.9340	0.7820	0.6330
<i>Angelina puntolineata</i>	0.4710	0.6310	?	0.7680	0.2350	1.2580	0.7170	?	?	?	?	0.4170
<i>Angelina sp</i>	0.4583	0.6334	?	0.6902	0.1895	1.4444	0.8152	?	?	?	0.7851	0.5556
<i>Parabolinella clarisae</i>	0.3400	0.6350	?	1.1440	0.1970	1.2992	0.7940	?	?	?	0.8030	0.7690
<i>Parabolinella pompadour</i>	0.3780	0.5390	0.2850	1.0850	0.2000	2.9819	0.8380	0.2300	0.4840	1.2690	0.8700	0.8070
<i>Parabolinella argentinensis</i>	0.3880	0.5780	0.3140	1.0810	0.2050	2.1050	0.7680	0.2520	0.6050	1.3870	0.8310	0.7510
<i>Parabolinella coelatifrons</i>	0.2200	0.6410	0.2790	0.9680	0.2330	1.2120	0.8230	0.2070	0.3990	0.5590	0.9000	0.5500
<i>Parabolinella triarthroides</i>	0.2300	0.6280	?	0.9970	0.2090	1.3150	0.8050	?	?	?	0.7350	0.5500
<i>Triarthrus jachalensis</i>	0.3020	0.7490	?	1.0690	0.2490	0.5094	0.8530	0.1301	0.2720	?	0.4954	0.4490
<i>Bienvillia tetragonalis</i>	0.2554	0.6800	?	0.7452	0.1510	0.7972	0.6902	0.1733	0.4718	1.0127	0.5750	0.6667
<i>Bienvillia rectifrons</i>	0.2093	0.7174	0.4478	1.1209	0.2151	0.4833	0.5000	0.1045	0.2121	0.3410	0.3717	0.4773
<i>Bienvillia parchaensis</i>	0.2390	0.7790	0.5800	1.0750	0.1950	0.6042	0.6810	0.1530	0.3440	0.5410	0.4330	0.6040
<i>Bienvillia jana</i>	0.3250	0.7050	0.4290	1.1050	0.2460	0.5384	0.6450	0.1190	0.2700	0.2840	0.4750	0.5960
<i>Bienvillia kichka</i>	0.2340	0.7030	?	1.1110	0.2350	0.5999	0.6350	0.1520	0.3330	0.5858	0.5380	0.6500
<i>Bienvillia cf shinetonensis</i>	0.1616	0.7684	?	1.1781	0.2192	0.2500	0.5714	?	?	?	0.4024	0.6250
<i>Hypermeaspis armata</i>	0.3670	0.6680	0.3360	1.1390	0.2300	1.0000	0.6300	0.2390	0.5850	0.6140	0.7160	0.6350
<i>Hypermeaspis inermes</i>	0.2810	?	0.3110	1.2750	0.2310	?	0.5000	0.2453	0.8500	?	0.7360	0.4983
<i>Hypermeaspis sp</i>	0.3259	0.6221	?	1.2221	0.2897	0.6008	0.5673	?	?	?	0.7296	0.5561
<i>Hypermeaspis inflecta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plicatolina scalpta</i>	0.2750	0.6110	0.3047	0.9660	0.2200	0.6410	0.6690	0.2009	0.4595	0.7870	0.7530	0.6410
<i>Leptoplastides granulosus</i>	0.3742	0.6951	0.3190	1.0846	0.2568	0.4830	0.6037	0.2533	0.6105	0.7914	0.5597	0.5656
<i>Leptoplastides marianus</i>	0.3371	0.6778	0.3110	1.0747	0.2165	0.7133	0.6272	0.2456	0.6240	0.9076	0.5549	0.5906
<i>Jujuyaspis keideli</i>	0.2780	0.7960	0.3550	0.9700	0.1930	0.0000	0.0000	0.2600	1.1090	0.0000	0.6530	0.6799
<i>Saltaspis sp nov</i>	0.4341	0.7032	0.3292	0.8926	0.2225	0.6092	0.6625	0.2953	0.8753	0.6511	1.0432	0.7586
<i>Peltocare norvegicum</i>	0.3195	0.7257	0.3190	0.9958	0.1935	0.6107	0.7096	0.2889	0.7014	?	0.5607	0.7206
<i>Beltella ulrichi</i>	0.5587	0.6912	0.3534	0.9825	0.2691	0.4498	0.3821	0.1890	0.3815	?	0.8107	0.5100
<i>Protopeltura mesembria</i>	0.4965	0.7389	0.3839	0.9712	0.2465	0.3163	0.4734	0.1795	0.4263	?	0.6910	0.5220

	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2
	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3
<i>Ehmaniella burgessensis</i>	0.2938	0.3224	0.1445	0.1921	0.3622	0.5378	0.2251	0.4489	3	13	4-5	0
<i>Aphlelaspis australis</i>	?	0.2977	?	0.2000	?	?	0.6087	0.4318	2	?	5	0
<i>Andrarina costata</i>	0.2869	0.2078	?	0.0000	?	?	0.3938	0.4128	0	12	6	0
<i>Olenus gibbosus</i>	0.3330	0.3370	0.1340	?	0.2890	0.3950	0.3750	0.5000	3	15	5-8	1-2
<i>Parabolina (N.) frequens argentina</i>	0.4159	?	?	?	?	0.4201	0.3157	?	1-3	12	4	3
<i>Parabolina kobayashii</i>	0.2726	?	?	?	?	0.4850	0.2766	?	2	>11	?	?
<i>Angelina hyeronimi</i>	0.3359	0.3697	0.1057	0.2141	0.3298	0.5022	0.3303	0.3852	2	15	2	0
<i>Angelina kayseri</i>	0.3381	0.3077	?	0.1389	?	0.4960	0.4073	0.3577	2	15	2	2
<i>Angelina puntolineata</i>	?	?	?	?	?	?	0.3433	?	1	?	?	?
<i>Angelina sp</i>	?	?	?	?	?	?	0.3433	?	0	?	?	?
<i>Parabolinella clarisae</i>	0.3160	?	?	?	?	?	0.2580	?	4	?	?	0
<i>Parabolinella pompadour</i>	0.3180	?	?	?	?	?	0.3430	?	3	21	?	0
<i>Parabolinella argentinensis</i>	0.3180	0.3500	0.0440	0.2160	0.3260	0.3260	0.3360	0.2340	4	21	1	0
<i>Parabolinella coelatifrons</i>	0.2610	0.3360	0.0560	?	0.2450	0.4280	0.3270	0.2840	3	15	2	0
<i>Parabolinella triarthroides</i>	?	?	?	?	?	?	0.3660	?	3	16-20	?	0
<i>Triarthrus jachalensis</i>	0.4540	0.3560	?	0.1560	?	?	0.2100	0.6500	3	14	3-4	0
<i>Bienvillia tetragonalis</i>	0.4225	?	?	?	?	0.2936	0.3250	?	2	14	3	0
<i>Bienvillia rectifrons</i>	0.4074	0.5333	0.0508	0.0833	0.3729	0.6567	0.3415	0.4000	3	13	2	0
<i>Bienvillia parchaensis</i>	0.4300	0.4340	0.0680	0.1590	0.3540	0.5800	0.4130	0.3550	2	14	2	0
<i>Bienvillia jana</i>	0.4400	?	0.1170	?	0.3597	0.5550	0.3540	0.4830	2	12	4	0
<i>Bienvillia kichka</i>	0.4620	0.4530	?	?	?	0.5000	0.2200	0.4000	2	13	2	0
<i>Bienvillia cf shinetonensis</i>	0.4137	0.3727	?	?	?	?	0.3103	0.3713	2	14	3	0
<i>Hypermecaspis armata</i>	0.3380	0.3270	0.0831	0.2000	0.2923	0.4420	0.5680	0.5100	4	19	5	0
<i>Hypermecaspis inermes</i>	0.3395	0.3180	?	0.3514	?	?	0.4615	0.6046	4	12	5-6	0
<i>Hypermecaspis sp</i>	?	?	?	?	?	?	0.5462	?	4	?	?	?
<i>Hypermecaspis infecta</i>	?	0.2697	?	0.2568	?	?	?	0.6411	?	?	7-8	0
<i>Plicatolina scalpta</i>	0.4220	?	?	?	?	0.4650	?	?	4	21	2	0
<i>Leptoplastides granulosus</i>	0.4126	0.3795	0.0656	0.1379	0.3264	0.4444	0.2680	0.3686	2-4	14	2	2
<i>Leptoplastides marianus</i>	0.3885	?	?	?	?	0.4356	0.3294	?	0	?	2	?
<i>Jujuyaspis keideli</i>	0.4623	0.4169	0.1310	0.2666	0.3249	0.4628	0.3246	0.4436	0	12	4	0
<i>Saltaspis sp nov</i>	0.4262	0.3934	?	0.2331	?	0.5245	0.4373	0.4515	0	12	4	0
<i>Peltocare norvegicum</i>	0.4052	0.3588	0.1135	0.1339	0.3342	0.4583	0.2417	0.3635	0	12	3	0
<i>Beltella ulrichi</i>	0.3649	?	?	?	?	0.5252	0.2897	?	2	12	2	0
<i>Protopeltura mesembria</i>	0.4071	?	?	?	?	0.4971	0.2821	?	2	12	?	?

	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3
	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5
<i>Ehmaniella burgessensis</i>	0	0	3	0	2	0	2	0	0	2	0	0
<i>Aphlelaspis australis</i>	?	?	?	?	?	1	0	0	2	2	1	0
<i>Andrarina costata</i>	1	?	?	?	?	1	2	0	0	2	1	0
<i>Olenus gibbosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parabolina (N.) frequens argentina</i>	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0
<i>Parabolina kobayashii</i>	?	0	3	0	2	1	1	0	1	0	1	0
<i>Angelina hyeronimi</i>	2	0	2	0	1	1	0	0	1	0	3	2
<i>Angelina kayseri</i>	2	0	2	0	1	1	[0/1]	0	1	1	0	2
<i>Angelina puntolineata</i>	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	3	2
<i>Angelina sp</i>	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	2	2
<i>Parabolinella clarisae</i>	?	?	?	?	?	?	2	2	0	0	0	1
<i>Parabolinella pompadour</i>	1	1	1	0	1	0	2	2	0	0	0	1
<i>Parabolinella argentinensis</i>	1	0	3	0	2	0	2	2	0	0	1	1
<i>Parabolinella coelatifrons</i>	1	1	3	0	1	1	0	0	0	1	0	1
<i>Parabolinella triarthroides</i>	0	1	3	0	2	0	0	1	0	0	0	1
<i>Triarthrus jachalensis</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	1	?	?	?
<i>Bienvillia tetragonalis</i>	1	0	0	0	2	1	0	[0/1]	1	0	0	0
<i>Bienvillia rectifrons</i>	0	0	3	0	2	1	1	1	1	0	0	2
<i>Bienvillia parchaensis</i>	1	0	3	0	2	1	0	1	2	0	1	0
<i>Bienvillia jana</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Bienvillia kichka</i>	1	0	2	0	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Bienvillia cf shinetonensis</i>	?	?	?	?	?	1	1	1	1	2	1	0
<i>Hypermecaspis armata</i>	0	1	1	0	2	0	0	3	0	1	2	0
<i>Hypermecaspis inermes</i>	1	1	1	0	0	1	1	3	0	?	2	0
<i>Hypermecaspis sp</i>	?	?	?	?	?	?	1	3	0	2	1	0
<i>Hypermecaspis inflecta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plicatolina scalpta</i>	1	0	3	0	2	0	2	1	?	0	1	0
<i>Leptoplastides granulosus</i>	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	2	2
<i>Leptoplastides marianus</i>	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	2	2
<i>Jujuyaspis keideli</i>	0	0	4	1	2	1	[0/1]	3	1	1	2	0
<i>Saltaspis sp nov</i>	1	0	4	1	2	1	0	3	1	0	0	0
<i>Peltocare norvegicum</i>	2	0	4	1	2	1	1	3	1	1	2	0
<i>Beltella ulrichi</i>	1	0	3	1	2	1	2	0	1	1	2	0
<i>Protopeltura mesembria</i>	1	0	1	1	2	0	1	1	1	1	0	2

	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4
	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7
<i>Ehmaniella burgessensis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Aphlelaspis australis</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Andrarina costata</i>	1	1	0	1	0	0	0	-	-	-	-	-
<i>Olenus gibbosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parabolina (N.) frequens argentina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0
<i>Parabolina kobayashii</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	-
<i>Angelina hyeronimi</i>	0	[0/1]	0	0	0	0	0	0	0	0	1	-
<i>Angelina kayseri</i>	0	[0/1]	0	0	0	0	0	0	0	0	1	-
<i>Angelina puntolineata</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?
<i>Angelina sp</i>	0	1	0	1	0	0	0	-	-	-	-	-
<i>Parabolinella clarisae</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0
<i>Parabolinella pompadour</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0
<i>Parabolinella argentinensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	0
<i>Parabolinella coelatifrons</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	2
<i>Parabolinella triarthroides</i>	2	[0/1]	0	1	0	1	0	0	2	0	1	2
<i>Triarthrus jachalensis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Bienvillia tetragonalis</i>	1	0	0	[1/2]	0	0	0	0	1	1	0	-
<i>Bienvillia rectifrons</i>	2	[0/1]	0	[1/2]	0	0	0	0	1	1	0	2
<i>Bienvillia parchaensis</i>	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	-
<i>Bienvillia jana</i>	2	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	-
<i>Bienvillia kichka</i>	1	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Bienvillia cf shinetonensis</i>	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	1	-
<i>Hypermecaspis armata</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	2	1	1
<i>Hypermecaspis inermes</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	2	2	0	1
<i>Hypermecaspis sp</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	2	2	0	0
<i>Hypermecaspis inflecta</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?
<i>Plicatolina scalpta</i>	2	[0/1]	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Leptoplastides granulatus</i>	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Leptoplastides marianus</i>	1	1	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-
<i>Jujuyaspis keideli</i>	1	1	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-
<i>Saltaspis sp nov</i>	1	1	0	0	0	1	0	-	-	-	-	-
<i>Peltocare norvegicum</i>	0	1	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-
<i>Beltella ulrichi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Protopeltura mesembria</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-

	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ehmaniella burgessensis</i>	2	0	0	1	1	3	0	1	0	0	0	0
<i>Aphlelaspis australis</i>	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Andrarina costata</i>	1	0	2	0	2	3	0	0	0	0	0	1
<i>Olenus gibbosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parabolina (N.) frequens argentina</i>	1	0	1	0	2	4	0	1	0	1	1	0
<i>Parabolina kobayashii</i>	1	0	1	0	2	3	0	1	0	0	1	0
<i>Angelina hyeronimi</i>	2	0	1	0	2	3	0	1	0	0	0	0
<i>Angelina kayseri</i>	2	0	1	0	2	3	0	0	0	0	1	0
<i>Angelina puntolineata</i>	2	0	1	0	2	?	?	?	?	?	?	0
<i>Angelina sp</i>	2	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Parabolinella clarisae</i>	0	1	1	1	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Parabolinella pompadour</i>	0	1	0	1	?	1	0	0	0	?	0	1
<i>Parabolinella argentinensis</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Parabolinella coelatifrons</i>	0	1	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1
<i>Parabolinella triarthroides</i>	0	2	1	0	?	1	?	?	0	1	0	1
<i>Triarthrus jachalensis</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2
<i>Bienvillia tetragonalis</i>	0	2	0	0	2	?	1	0	0	1	0	0
<i>Bienvillia rectifrons</i>	1	0	1	0	2	?	?	0	0	1	?	0
<i>Bienvillia parchaensis</i>	0	2	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0
<i>Bienvillia jana</i>	1	0	1	0	2	2	1	?	0	0	?	0
<i>Bienvillia kichka</i>	1	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	2
<i>Bienvillia cf shinetonensis</i>	0	0	0	0	?	3	0	1	0	1	?	0
<i>Hypermecaspis armata</i>	0	1	1	0	1	?	1	1	0	0	1	0
<i>Hypermecaspis inermes</i>	2	1	1	0	2	4	1	0	1	-	1	0
<i>Hypermecaspis sp</i>	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Hypermecaspis inflecta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plicatolina scalpta</i>	0	1	1	0	1	?	0	?	0	1	0	0
<i>Leptoplastides granulosus</i>	2	0	1	0	2	3	0	0	0	1	0	0
<i>Leptoplastides marianus</i>	2	0	1	0	2	3	0	0	0	1	0	0
<i>Jujuyaspis keideli</i>	2	0	1	-	2	4	1	0	1	-	0	0
<i>Saltaspis sp nov</i>	2	0	0	0	2	4	0	0	0	1	0	2
<i>Peltocare norvegicum</i>	2	0	0	0	2	4	0	0	1	-	0	0
<i>Beltella ulrichi</i>	1	0	0	0	2	3	0	0	0	1	0	2
<i>Protopeltura mesembria</i>	3	0	0	0	1	3	0	0	0	1	0	2

	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	7	7
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1
<i>Ehmaniella burgessensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Aphlelaspis australis</i>	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	2	1
<i>Andrarina costata</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Olenus gibbosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parabolina (N.) frequens argentina</i>	1	0	1	0	2	1	1	1	1	0	0	2
<i>Parabolina kobayashii</i>	0	0	1	3	-	0	1	0	1	?	?	?
<i>Angelina hyeronimi</i>	0	1	-	1	1	1	2	0	0	0	0	1
<i>Angelina kayseri</i>	0	1	-	1	1	1	2	0	0	0	0	1
<i>Angelina puntolineata</i>	0	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Angelina sp</i>	0	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Parabolinella clarisae</i>	0	0	1	?	0	?	?	0	?	?	?	?
<i>Parabolinella pompadour</i>	0	0	1	1	0	?	?	0	0	?	?	?
<i>Parabolinella argentinensis</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2
<i>Parabolinella coelatifrons</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Parabolinella triarthroides</i>	?	0	0	2	1	0	1	0	?	?	?	?
<i>Triarthrus jachalensis</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Bienvillia tetragonalis</i>	0	0	1	2	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>Bienvillia rectifrons</i>	0	1	-	1	0	1	1	0	2	1	0	1
<i>Bienvillia parchaensis</i>	0	0	1	3	-	1	0	0	1	0	0	1
<i>Bienvillia jana</i>	0	1	0	3	-	1	1	0	2	1	0	1
<i>Bienvillia kichka</i>	0	1	1	3	-	0	1	1	1	0/1	0	2
<i>Bienvillia cf shinetonensis</i>	0	0	1	3	-	0	1	1	2	0	3	?
<i>Hypermecaspis armata</i>	1	1	-	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Hypermecaspis inermes</i>	0	1	-	1	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Hypermecaspis sp</i>	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hypermecaspis inflecta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	2
<i>Plicatolina scalpta</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Leptoplastides granulatus</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Leptoplastides marianus</i>	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Jujuyaspis keideli</i>	0	1	-	0	2	1	1	1	0	1	0	0
<i>Saltaspis sp nov</i>	0	1	-	1	1	1	1	0	0	0	3	1
<i>Peltocare norvegicum</i>	0	0	-	3	-	1	1	0	0	1	2	1
<i>Beltella ulrichi</i>	0	1	-	3	-	1	1	-	0	0	1	2
<i>Protopeltura mesembria</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	2	?	?	?

	7	7	7	7	7	7
	2	3	4	5	6	7
<i>Ehmaniella burgessensis</i>	0	1	0	2	?	1
<i>Aphlelaspis australis</i>	0	0	0	?	1	1
<i>Andrarina costata</i>	1	0	0	3	?	1
<i>Olenus gibbosus</i>	1	0	0	?	1	1
<i>Parabolina (N.) frequens argentina</i>	0	1	0	3	2	1
<i>Parabolina kobayashii</i>	?	?	?	2	?	?
<i>Angelina hyeronimi</i>	1	0	0	1	2	1
<i>Angelina kayseri</i>	1	0	0	1	2	1
<i>Angelina puntolineata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Angelina sp</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Parabolinella clarisae</i>	?	1	0	1	2	1
<i>Parabolinella pompadour</i>	?	1	0	1	2	1
<i>Parabolinella argentinensis</i>	0	1	0	1	2	1
<i>Parabolinella coelatifrons</i>	0	1	0	1	2	1
<i>Parabolinella triarthroides</i>	?	?	?	1	?	?
<i>Triarthrus jachalensis</i>	1	?	?	0	2	1
<i>Bienvillia tetragonalis</i>	?	1	0	0	?	?
<i>Bienvillia rectifrons</i>	0	1	0	0	?	?
<i>Bienvillia parchaensis</i>	0	1	0	0	2	1
<i>Bienvillia jana</i>	2	1	0	0	2	1
<i>Bienvillia kichka</i>	2	1	0	0	?	1
<i>Bienvillia cf shinetonensis</i>	2	1	0	0	?	?
<i>Hypermecaspis armata</i>	1	2	0	0	?	1
<i>Hypermecaspis inermes</i>	1	2	0	0	?	1
<i>Hypermecaspis sp</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Hypermecaspis inflecta</i>	1	2	1	?	?	?
<i>Plicatolina scalpta</i>	0	0	0	2	2	1
<i>Leptoplastides granulosus</i>	0	2	0	0	?	1
<i>Leptoplastides marianus</i>	?	2	0	0	?	1
<i>Jujuyaspis keideli</i>	2	0	1	3	?	1
<i>Saltaspis sp nov</i>	2	0	0	1	2	?
<i>Peltocare norvegicum</i>	2	0	1	1	?	1
<i>Beltella ulrichi</i>	0	1	0	3	2	1
<i>Protopeltura mesembria</i>	?	?	?	?	?	?