

# DISTRIBUCION, EVOLUCION Y FILOGENIA DE LOS *DALMANITACEA* (TRILOBITA) DEVONICOS

Por

MIGUEL A. ARBIZU SENOSIAIN

Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias.  
Universidad de Oviedo.

## RESUMEN

En este trabajo, se realizan diversas observaciones sobre la distribución paleobiogeográfica de los Trilobites *Dalmanitacea*, durante el Devónico, así como un estudio sobre las tendencias evolutivas y la filogenia del grupo.

En la distribución subfamiliar, se observa que aunque el endemismo de las distintas líneas es bastante marcado, existen en los diferentes dominios paleogeográficos elementos que son, sobre todo, característicos de otros dominios; por ello, hay que considerar que existió entre ellos una mayor comunicación de lo que hasta ahora se venía suponiendo.

En el estudio de las tendencias evolutivas del grupo, se analizan los datos proporcionados por los distintos autores, incluyéndose, además, nuestras propias observaciones, basadas principalmente, sobre materiales de la Cordillera Cantábrica. De acuerdo con estas tendencias evolutivas, se propone un esquema filogenético de los taxones de *Dalmanitidae* y *Synphoriidae*.

## ABSTRACT

In this paper some observations on the paleobiogeographical distribution of *Dalmanitacean* Trilobites during the Devonian are made, as well as a study of the evolutionary trends and phylogeny of this group.

The distribution of their subfamilies shows a quite strong endemism of the different branches, however in the several paleogeographical realms, there are characteristic elements of others realms. Thus, a broader connection than that supposed until now, is assumed.

In the study of the evolutionary trends of this group, evidences pointed out by different authors, as well as our own observations on materials coming from the Cantabrian Mountains, are analyzed. According to these trends, a phylogenetic scheme of the taxa *Dalmanitidae* and *Synphoriidae* is proposed.

De acuerdo con la estructura sistemática desarrollada por STRUVE (1959, *Treatise on Invertebrate Paleontology*), la superfamilia *Dalmanitacea* VOGDES, 1890, comprende cuatro familias, de las cuales sólo *Dalmanitidae* VOGDES, 1890 y *Calmoniidae* DELO, 1935, poseen representantes devónicos.

Dalmanitidae abarcaría, en el concepto del referido autor, las subfamilias Dalmanitinae VOCDES, 1890, Acastavinae STRUVE, 1958 y Asteropyginae DELO, 1935, con géneros devónicos, y Zelizskellinae DELO, 1935, con formas ordovícicas y silúricas.

En los últimos tiempos, este esquema clasificatorio, excesivamente simplista, ha ido siendo modificado para permitir la introducción de una gran masa de información nueva que proporciona una mejor perspectiva de la evolución global del grupo, de las relaciones filogenéticas entre las diversas líneas y de la distribución paleogeográfica de sus representantes. Así, por ejemplo, LESPERANCE & BOURQUE (1971), conscientes de la heterogeneidad de los taxones incluidos en Dalmanitinae, reivindican la autonomía de la subfamilia Synphoriinae DELO, 1935, incluida por STRUVE (*op. cit.*) en la sinonimia de aquella y, más tarde, LESPERANCE (1975), la eleva, incluso, al rango familiar, como Synphoriidae DELO, 1935, englobando las subfamilias Synphoriinae DELO, 1935 *emend.* y Trypaulitinae LESPERANCE, 1975.

Tanto LESPERANCE & BOURQUE (1971), como LESPERANCE (1975), han querido ver los sinforinidos como una radiación de formas desarrollada, en exclusiva, sobre lo que hoy es el Continente americano, rechazando la pertenencia a ellos del único género no americano, *Malladaia* D. OEHLERT & P. OEHLERT, 1897 que el propio DELO (1935), había incluido en Synphoriinae. Sin embargo, como ya demostramos en una publicación anterior (ARBIZU, 1978a), tanto éste género, como *Furacopyge* ARBIZU, presentan todos los caracteres diagnósticos de la familia Synphoriidae y han de ser incluidos en ella, como integrantes de la subfamilia Malladaiinae ARBIZU.

Las subfamilias Acastavinae y Asteropyginae, están estrechamente ligadas al dominio paleobiogeográfico del Viejo Mundo (*Old World Realm*, de BOUCOT, 1974), de manera que sólo algunas especies del asteropígido *Greenops* DELO, han colonizado otro dominio diferente: el de América Oriental (*Eastern America Realm*, de BOUCOT, 1974), apareciendo en el Devónico Medio del Este de Norteamérica.

Por su parte, Calmoniidae DELO, 1935, comprende las subfamilias Calmoniinae DELO, 1935 y Acastinae DELO, 1935. La primera de ellas, integra formas devónicas fuertemente endémicas, desarrollándose en el dominio paleobiogeográfico Malvino-Africano (*Malvinokaffric Realm*; BOUCOT, 1974). La segunda, es más cosmopolita, abarcando los Dominios del Viejo Mundo y de América Oriental.

La distribución geográfica de las subfamilias de Dalmanitidae, Synphoriidae y Calmoniidae, se recoge en Fig. text. 1 (con datos originales y otros de STRUVE, 1959; HAAS, 1970; LESPERANCE, 1975).

Como puede apreciarse, la mayoría de las líneas de Dalmanitacea, presentan un marcado endemismo durante el Devónico, de manera que su ámbito de distribución tiene límites, en general, bastante netos. Esto no quiere decir, no obstante, que el aislamiento de sus representantes haya sido total, como algunos

autores han pretendido. En efecto, tal como indicamos antes, los Asteropyginae, cuyo tronco principal evoluciona en el Dominio del Viejo Mundo, posee representación en el Dominio de América Oriental, mientras, a la inversa, Synphoriidae, característica de este último Dominio, se prolonga también, con la subfamilia Malladainae, en el Viejo Mundo e, incluso, posee representantes en el Dominio Malvino-Africano (*Chacomurus* BRANISSA y, probablemente, *Dalmanitoides* DELO).

Ciertos Calmoniinae, propios del área geográfica del Dominio Malvino-Africano, muestran estrechas afinidades con taxones propios de otros dominios, que no parecen debidas, exclusivamente, a fenómenos de convergencia. Así, *Metacryphaeus* REED, no se diferencia de los Asteropyginae más que en la pequeñez y posición de sus ojos; el propio género tipo de la subfamilia, *Calmonia* CLARKE, presenta una gran semejanza con *Protacanthina* GANDL de la Cordillera Ibérica (España), y *Gourdonia* PILLET, de Francia, tanto en el aspecto general del pigidio como en la morfología de los ángulos genales, tamaño y posición de los ojos. Por último, «*Metacanthina*» *asnoensis* GANDL, del Devónico Inferior de la Cordillera Ibérica, se parece mucho en lo que concierne al cefalón, al Calmoniinae, *Cryphaeoides rostratus* (KOZLOWSKI), en la morfología de los ángulos genales, segmentación glabellar y posesión de un proceso frontal agudo, aunque difiere de ésta en el tamaño y posición de los ojos, más grandes y próximos al surco pericefálico posterior.

Todos estos hechos parecen abonar, en nuestra opinión, la idea de que durante ciertos momentos del Devónico, existió un trasvase limitado, pero más

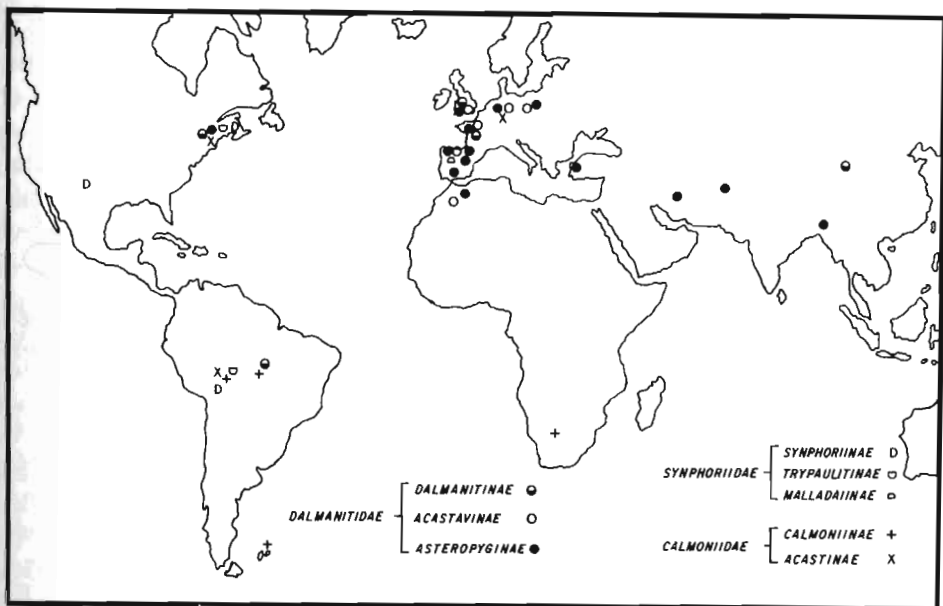


Fig. 1.—Distribución paleogeográfica de las distintas subfamilias de Dalmanitacea, en el Devónico.

intenso que el que se ha venido suponiendo, de formas dalmanitáceas entre los diferentes dominios paleobiogeográficos, el cual explicaría (como lo ha hecho en el caso de los Malladaïinae) parte de las numerosas anomalías registradas al intentar trazar la filogenia de los distintos grupos. Es indudable que la percepción justa de dicho fenómeno, depende estrechamente del azar de los hallazgos, sobre todo en un grupo como el de los Trilobites devónicos, donde rara vez se producen grandes acumulaciones de restos fósiles y donde la conservación de los mismos suele ser siempre bastante deficiente. Sin embargo, el ritmo de la investigación está creciendo tanto en la actualidad, que es de esperar que muy pronto puedan ponerse de manifiesto las principales corrientes migratorias y su efecto en las distintas áreas, lo cual deberá, necesariamente, inducir aún cambios más profundos en la sistemática de los Dalmanitacea.

Como se observa en la Fig. text. 1, en el Devónico de la Cordillera Cantábrica, los Dalmanitacea están representados por las familias Dalmanitidae y Synphoriidae.

Entre los Dalmanitidae, hemos encontrado y estudiado hasta la actualidad, un total de 24 especies diferentes, de las cuales, 20 pertenecen a la subfamilia Asteropyginae y 4 a Acastinae. Solo una forma, *Dalmanites cf. caudatus* (BRUNNICH), encontrada en las pizarras de la Fm. Formigoso (Silúrico), representaría a los típicos Dalmanitinae en esta región.

La familia Synphoriidae, está representada exclusivamente por los Malladaïinae, que como ya indicamos anteriormente, constituye la única radiación en Europa de formas consideradas, hasta hace poco, como exclusivas del Continente americano.

Tanto en Dalmanitidae como en Synphoriidae, se pueden observar ciertas tendencias evolutivas generales que, principalmente, son las siguientes: en el cefalón la compactación glabellar, aproximación de la glabela a la sutura facial en su recorrido anterior, reducción de la superficie visual y acortamiento de las espinas genales. En el pigidio, hay dos caracteres de gran importancia: el tipo de segmentación de las costillas pleurales y la morfología del reborde, el cual, en muchos casos, presenta ondulaciones o espinas, más o menos desarrolladas.

Estos caracteres, tipo de segmentación costal y espinas del reborde pigidial, tienen gran importancia para trazar la filogenia de las subfamilias Asteropyginae, dentro de Dalmanitidae, y Malladaïinae, dentro de Synphoriidae.

En general, se puede señalar que los pigidios tienden a ser cada vez más transversos y a poseer un menor número de anillos axiales y costillas pleurales en las formas más modernas; los segmentos que forman el pigidio tienden también a fundirse cada vez más fuertemente, presentando las formas más antiguas de cada línea, unas costillas divididas en dos semicostillas, mucho más marcadamente y más separadas entre sí, que en las formas más modernas de la misma línea. En cuanto a las espinas pigidiales, se observa una reducción de su longitud e,

incluso, una disminución en su número, como ocurre al final de la subfamilia Asteropyginae, o bien su desaparición total, como es el caso en los Malladaïinae.

Estas dos subfamilias, Asteropyginae y Malladaïinae, han merecido la atención de nuestros últimos trabajos (ARBIZU, 1978 a y b), donde se han aportado nuevos datos, a base del material presente en la Cordillera Cantábrica. Sus antecesores deberían poseer, de acuerdo con nuestras observaciones sobre la evolución del grupo, un cefalón provisto de una glabela débilmente ensanchada hacia delante, con un lóbulo frontal de superficie poco convexa y lóbulos laterales disminuyendo de 3p a 1p; la superficie visual sería amplia y las puntas genales estarían bien desarrolladas. El pigidio poseería un elevado número de anillos axiales y costillas pleurales; estas costillas, estarían bien diferenciadas en dos semicostillas separadas por un marcado surco interpleural. Por último, su reborde estaría pobremente diferenciado y, por lo menos en los estadios ontogenéticos tempranos de su desarrollo, presentaría proyecciones espinosas.

Las relaciones filogenéticas entre las distintas subfamilias de Dalmanitacea, presentes en el Devónico, son difíciles de trazar y muy especulativas, ya que durante el Silúrico, sus representantes son muy escasos, con la consecuente falta de datos.

Entre los representantes silúricos de Dalmanitacea, se conocen formas pertenecientes a Acastavinae, Dalmanitinae y Acastinae. Las dos primeras subfamilias, según la clasificación de STRUVE (1959), pertenecen a Dalmanitidae, mientras que Acastinae, pertenece a la familia Calmoniidae.

En nuestro esquema filogenético (Fig. text. 2), no se han representado las subfamilias Calmoniinae y Acastinae, que comprende la familia Calmoniidae. Calmoniidae, está compuesta por formas devónicas, exclusivamente del Dominio Malvino-Africano, por lo que sabemos hasta hoy. Su morfología cefálica, nos podría indicar un origen próximo a alguna de las formas de Dalmanitinae que dieron lugar en el Dominio del Viejo Mundo, a los géneros *Protacanthina* GANDL, *Gourdonia* PILLET y alguna de las especies incluidas por GANDL, dentro del género *Metacanthina*, tal como «*M.*» *asnoensis*. Los Acastinae DELO, presentes desde el Ordovícico en Europa y en América, darían lugar a diferentes géneros incluidos dentro de la subfamilia Acastavinae STRUVE. Los Acastavinae están constituidos por formas en las que se puede apreciar, en su cefalón, una cierta compactación glabellar, superficie visual poco extensa y puntas genales cortas; sus pigidios, muestran un reducido número de anillos axiales y costillas pleurales, pudiendo presentar en su reborde una espina posterior, normalmente corta, así como pequeñas indentaciones laterales que, en algunos casos, constituyen cortas espinas. Todos estos caracteres nos indican que se trata de formas de dalmanitáceos que han sufrido unos procesos evolutivos, hasta alcanzar estadios filogenéticos próximos a su desarrollo final, por lo que su potencialidad, como fuentes originarias de otras formas, sería muy reducida.

Este último punto, está en contra de las ideas de GANDL (1972). Este autor,

supone que los Asteropyginae, salvo la línea *Protacanthina-Gourdonia*, tendrían su origen a partir de los Acastavinae, precisamente de algunas formas tales como *Acastella tiro* R. & E. RICHTER, del Gedinense Inferior, que presenta un reborde pigidial provisto, al menos en su molde interno, de cortas proyecciones espinosas.

Según las observaciones que hemos indicado, sobre las tendencias evolutivas de Dalmanitacea, es muy poco probable que formas con los caracteres presentes en Acastavinae puedan dar lugar a los Asteropyginae, cuyos taxones, incluso los más evolucionados, presentan unos pigidios con un número de anillos axiales y costillas pleurales superior, así como unas espinas laterales más desarrolladas. Por todo ello, pensamos que es más probable que los Asteropyginae tengan su origen en Dalmanitinae, o bien a partir de alguna de las formas que dan lugar a Dalmanitinae que, hacia finales del Silúrico, hubiera desarrollado los caracteres propios de la subfamilia Asteropyginae.

Tales formas ancestrales, pudieron representar el origen de la línea *Protacanthina-Gourdonia*, en donde el número de espinas tendió a aumentar con el tiempo, desviándose así del modelo asteropígido.

La subfamilia Asteropyginae ha sido tratada ampliamente por nosotros (ARBIZU 1978b), y para cualquier aclaración nos remitimos a dicho estudio, indicando aquí, a modo de resumen, alguna de las conclusiones filogenéticas del trabajo anterior.

La subfamilia Asteropyginae está caracterizada por la posesión de un cefalón muy próximo al de los Dalmanitinae y un pigidio provisto de cinco pares de espinas laterales y una espina posterior, más o menos desarrolladas.

Para comprender su filogenia, es de gran utilidad el estudio de la evolución del tipo de segmentación, así como morfología de las espinas laterales del pigidio. Los tipos de segmentación empleados, son los propuestos por STRUVE (1958), «*prorotundifrons*», «*boothi*», «*cometa*» y «*supradevónica*», incluyéndose además, el tipo «*alcaldei*», propuesto por ARBIZU (1978).

De esta manera se pueden diferenciar, claramente, dos grupos de formas. El primero de ellos estaría constituido por aquellos taxones con espinas laterales pigidiales de la misma longitud, con segmentación «*prorotundifrons*» o «*prorotundifrons*» modificada, en sus formas más primitivas, para evolucionar, posteriormente, a los tipos «*boothi*», «*cometa*» y, posiblemente, «*supradevónica*». El segundo grupo, presenta pigidios con espinas laterales de diferente longitud, siendo el 5.º par de espinas laterales más cortas que las correspondientes al 4.º par; sus tipos de segmentación serían «*alcaldei*» evolucionando a «*cometa*» y «*supradevónica*».

Inicialmente la subfamilia estuvo representada por formas del primer grupo (Fig. text. 2), aparecidas en el Gedinense, con segmentación «*prorotundifrons*», evolucionando en, al menos, tres líneas distintas procedentes de una base común aún no bien conocida: las líneas de *Treveropyge* STRUVE, *Pilletina* HAAS y, con gran probabilidad, la de *Pseudocryphaeus* PILLET.

La transformación de la segmentación pigidial «*prorotundifrons*» en «*boothi*», se registró tanto en *Pseudocryphaeus* como en especies enraizadas en *Pillettina*, constituyendo la línea de *Metacanthina* PILLET-Asteropyge HAWLE & CORDA, desembocando, finalmente, las formas de esta estirpe en otras con segmentación «*supradevónica*».

*Pseudocryphaeus* fue un género con numerosas especies, con segmentación «*prorotundifrons*» modificada y, principalmente, «*boothi*», parte de las cuales debieron tender, en diferentes momentos del Devónico, a la adquisición de la segmentación «*cometa*» (Fig. text. 2), originando taxones como *Delocare* STRUVE y *Kayserops* DELO.

De la misma raíz, se desprendieron formas con la más típica segmentación «*boothi*» que desembocaron, finalmente, en *Greenops* (*Neometacanthus*) R. & E. RICHTER, del que, a su vez, derivó *G.* (*Greenops*) DELO.

Una ramificación de *Pseudocryphaeus* está representada por el pequeño grupo de *Rhenops* R. & E. RICHTER, poco más importante que *Feruminops* HAAS, cuyo origen parece situarse cerca de *Pillettina*.

Próxima a la línea *Metacanthina-Asteropyge*, aunque no relacionada claramente con ninguna forma previa, se desarrolló la línea en cuya base encontramos el género *Comura* R. & E. RICHTER (Fig. text. 2). De las formas que dieron origen al género provisto de segmentación «*cometa*», se desprenderían, por un lado *Psychopyge* H. & G. TERMIER, con segmentación «*supradevónica*» en la parte proximal de las costillas, y, por otra, *Alcaldops* ARBIZU, con segmentación «*alcaldei*». La gran perforación que ocupan el surco interpleural en la segmentación «*alcaldei*» iría reduciéndose, en el curso de la evolución, a causa de un acercamiento de las semicostillas, para dar como resultado las formas del género *Heliopyge* HAAS, con segmentación «*supradevónica*». El avance ulterior de este proceso evolutivo, conduciría a la desaparición total de las perforaciones existentes en el pigidio de *Heliopyge*, lo que iría acompañado de una reducción de la longitud de las espinas laterales, desembocando en especies correspondientes al género *Bradocryphaeus* HAAS.

Por último, y de acuerdo con la idea de HAAS, alguna de las formas de *Bradocryphaeus*, sufriría una mutación regresiva, originando especies provistas de sólo cuatro pares de espinas laterales, agrupadas en el género *Neocalmonia* PILLET, taxon cuya pertenencia a Asteropyginae, hay que considerar como excepcional.

La subfamilia Dalmanitinae, según la concepción de los distintos autores que se ocuparon del grupo, ha planteado problemas en cuanto a los géneros que debería comprender. Como se ha indicado al principio de este trabajo, los estudios sobre las tendencias evolutivas de formas americanas incluidas por STRUVE (1959) en dicha subfamilia, llevados a cabo por LESPERANCE & BOURQUE (1971), hace que estos autores reivindicuen la autonomía de la subfamilia Synphoriinae que, posteriormente, LESPERANCE (1975) eleva a la categoría familiar, para com-

prender las subfamilias Synphoriinae y Trypaulitinae. Con esto, Dalmanitinae queda muy reducida en cuanto al número de géneros ya que, únicamente, *Dalmanites* BARRANDE y, con probabilidad, *Odontochile* HAWLE & CORDA y *Neoprobolium* STRUVE, serían los constituyentes de dicha subfamilia.

De todas maneras, aunque Dalmanitinae comprenda tan escaso número de géneros, estos, o bien sus antecesores, tuvieron gran importancia como formas sintéticas que, en el curso de la evolución, pudieron ser la base de distintas ramas subfamiliares.

Pensamos que formas próximas a *Dalmanites puticulifrons* WHIT. & CAMP., del Silúrico de Maine (USA), con pigidios transitorios espinosos, pudieron desarrollar los caracteres de los Asteropyginae. También una forma próxima a la anterior, daría origen a la línea *Protacanthina-Gourdonia*, caracterizada porque sus pigidios tienen tendencia a la adquisición de más de cinco pares de espinas laterales y una punta posterior más robusta que en Asteropyginae.

Por otra parte, *Odontochile*, o alguna forma afín, pudo ser, con gran probabilidad, el origen de los Synphoriidae.

LESPERANCE (1975), propone un esquema filogenético muy sugestivo, de las formas americanas de la familia Synphoriidae, basado en sus caracteres evolutivos que, en Synphoriinae consisten, principalmente, en la variación del margen cefálico anterior, mientras que en Trypaulitinae, los caracteres evolutivos más importantes para trazar su filogenia, se encuentran en el pigidio.

Malladaiainae, integrada por los géneros *Malladaia* y *Furacopyge*, representantes europeos de Synphoriidae, ha sido objeto de un trabajo anterior por nuestra parte (ARBIZU 1978a), en donde se indicaba su posición sistemática dentro de Synphoriidae y que, debido a sus caracteres, hay que considerar como una subfamilia autónoma, próxima y, probablemente, derivada de Trypaulitinae.

Del análisis de la evolución de los caracteres de *Malladaia* y *Furacopyge*, se observa que si bien en el cefalón se produce en el tiempo ciertos cambios, como son la disminución de la superficie visual, abombamiento de la glabella, así como una reducción de las puntas genales, es en el pigidio donde las tendencias evolutivas son más patentes. Estas tendencias pigidiales son la disminución del número de anillos axiales y costillas pleurales, aproximación de las semicostillas, con pérdida de importancia de la marca del surco interpleural, y en cuanto al reborde, desaparición de las espinas laterales y acortamiento de la espina posterior.

Así pues, *Malladaia truyolsi* ARBIZU, la especie más antigua del género, presenta un pigidio con 12 anillos axiales y 7-8 pares de costillas pleurales, así como un reborde espinoso provisto de una ancha espina posterior; la otra especie perteneciente a este género, *M. luciae* D. & P. OEHLERT, que se encuentra a unos 80 m estratigráficos por encima de su antecesora, presenta ya un pigidio con 10-11 anillos axiales y seis pares de costillas pleurales netas, pudiendo poseer



alguna vez un 7.<sup>o</sup> par muy reducido, presentando su reborde, como máximo, débiles ondulaciones, así como una reducida espina posterior.

En cuanto a las especies del género *Furacopyge*, además de presentar las mismas tendencias sobre la reducción en el tiempo de anillos axiales y costillas pleurales del pigidio, se observa también una clara variación en la segmentación costal, así como otras tendencias particulares referidas al sistema de perforaciones características de este género.

En la especie más antigua del género, *Furacopyge progenitor* ARBIZU, las perforaciones se disponen en una sola hilera, situada principalmente a lo largo de amplios surcos interpleurales; la especie que le sigue en el tiempo, *F. sotoi* ARBIZU, presenta los surcos interpleurales menos pronunciados y las perforaciones están desplazadas hacia atrás, situándose principalmente, sobre la semicostilla posterior; la especie mas moderna, *F. morzadeci* ARBIZU, presenta muy débiles surcos interpleurales, así como dos sistemas de perforaciones, uno de ellos, el anterior, dispuesto sobre el surco interpleural, mientras que el posterior está más retrasado, afectando sólo a la semicostilla posterior.

El análisis de las relaciones entre *Malladaia* y *Furacopyge* en su área original, nos condujo a demostrar una correlación clara entre cambios ecológicos bruscos, evidenciados en el caracter de los sedimentos, y cambios profundos en las poblaciones de Trilobites, ilustrando una modalidad de especiación acelerada,

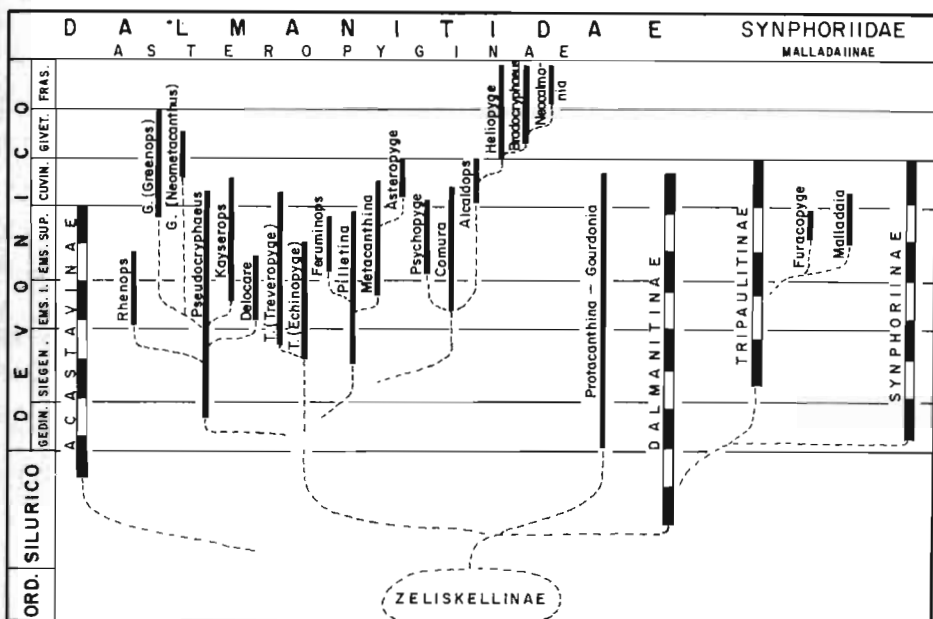


Fig. 2.—Esquema de la filogenia de taxones de Dalmanitidae y Synphoriidae.

conduciendo, en breve lapso de tiempo, a la diferenciación genérica y a la extinción de una subfamilia entera (ARBIZU, 1978a).

#### BIBLIOGRAFIA

- ARBIZU, M. (1978).—Trilobites Synphoriidae del Devónico de la Cordillera Cantábrica: Malladaiainae nov. subfam. *Trab. Geol. Univ. Oviedo*, **10**: 37-73.
- (1978).—Asteropyginae (Trilobita) du Dévonien des Montagnes Cantabriques (NO de l'Espagne). *Bull. Soc. Géol. Min. Bretagne* ser. C. IX, fasc. 2: 59-102.
- BOUCOT, A. J. (1974).—Silurian and Devonian biogeography. En: *Paleogeographic provinces and provinciality*, Ch. A. ROSS, Ed. *Soc. Econ. Pal. Min. Spec. Publ.*, **21**: 165-176.
- CAMPBELL, K. S. W. (1967).—Trilobites of the Henryhouse Formation (Silurian) in Oklahoma. *Oklah. Geol. Surv. Bull.*, **115**: 68 pp.
- DELO, D. M. (1935).—A revision of the phacopid Trilobites. *Journ. Paleont.*, (5) **9**: 402-420.
- ERBEN, H. K. (1962).—Zur analyse und interpretation der rheinischen und hercynischen und hercynischen magnafacies des Devons. *Symp. Silur/Devon-Grenze 1960*, 42-61.
- GANDL, J. (1972).—Die Acastavinae und Asteropyginae (Trilobita) Keltiberiens (NE-Spanien). *Abh. Senck. Naturf. Ges.*, **530**: 184 pp.
- GARCIA-ALCALDE, J. L. (1973).—Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica (Strophomenida). Tesis Doctoral Univ. Oviedo (impugnada).
- & ARBIZU, M. (1976).—Les faunes pélagiques du Dévonien moyen de León (versant meridional des Montagnes Cantabriques, NO de l'Espagne). *Ann. Soc. Géol. Nord*, (4) **96**: 413-417.
- HAAS, W. (1968).—Trilobiten aus dem Silur und Devon von Bithynien (NW Turkey). *Palaeontographica*, (A) **130**: 60-207.
- (1970).—Zur phylogenie und systematik der Asteropyginae und beschreibung einiger neuer Arten (Phacopacea, Trilobita). *Senck. leth.*, (3/4) **51**: 97-132.
- & MENSINK, H. (1969).—Asteropyginae aus Afghanistan (Trilobita). *Akad. Wiss. Lit. Math. Nat. Kl.*, **6**: 155-211.
- HUPE, P. (1953).—Classification des Trilobites. *Ann. Paleont.*, **39**: 61-168 (1-110).
- (1955).—Classification des Trilobites. *Ann. Paleont.*, **41**: 91-325 (111-345).
- KOZLOWSKI, R. (1923).—Faune dévonienne de Bolivie. *Ann. Paleont.*, (1-2) **12**: 112 p.
- LESPERANCE, P. J. (1975).—Stratigraphy and paleontology of the Synphoriidae (Lower and Middle Devonian Dalmanitacean trilobites). *Journ. Paleont.*, (1) **49**: 91-137.
- & BOURQUE, P. A. (1971).—«The Synphoriinae: an evolutionary pattern of Lower and Middle Devonian trilobites. *Journ. Paleont.*, (2) **45**: 182-208.
- LESPERANCE, P. J. & BOURQUE, P. A. (1973).—The Synphoriinae: an evolutionary pattern of Lower and Middle Devonian Trilobites. *Journ. Paleont.*, (2) **47**: 329-330.
- MORZADEC, P. (1969).—Le Dévonien de la rive Nord de la riviere du Faou (Finistere). Etude stratigraphique-Etude des Trilobites. *Bull. Soc. Géol. Min. Bretagne*, 58 pp.
- OEHLERT, D. & OEHLERT, P. (1897).—Fossiles dévoniens de Santa Lucía (Espagne) (1<sup>re</sup> partie). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (3) **24**: 814-875.
- ORMISTON, A. R. (1972).—Lower and Middle Devonian trilobite zoogeography in northern North America. *24th Int. Geol. Congr. Montreal*, Sec. 7, 594-604.
- PILLET, J. (1954).—La classification des Phacopacea (Trilobites). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (6) **6**: 27-41.
- (1958).—Contribution a l'étude de quelques Asteropyginae (Trilobites). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (6) **8**: 3-20.
- (1961).—Sur le genre *Cryphina* D. & P. OEHLERT 1889 (Trilobite Dévonien). *Bull. Soc. Et. Sci. Angers*, n. s., (4) **91**: 11-20.
- (1969).—Un nouveau genre de Trilobite dévonien en Afghanistan (*Neocalmonia* nov. gen., Calmoniinae, Tril.). *C. R. Somm. Soc. Géol. Fr.*, **5**: 144-145.
- (1972).—Les Trilobites du Dévonien inférieur et du Devonien moyen du Sud-Est du Massif Armonicaïn. *Mém. Soc. Et. Sci. Anjou*, **1**: 307 pp.
- & LAPPARENT, A. F. (1969).—Description de Trilobites ordoviciens, siluriens et dévoniens d'Afghanistan. *Ann. Soc. Géol. Nord*, **79**: 323-333.
- RICHTER, R. & RICHTER, E. (1926).—Die Trilobiten des Oberdevons. Beiträge zur kenntnis devonischer trilobiten. *Abh. Preuss. Geol. Land.*, **99**: 314 pp.
- (1952).—Phacopacea von der Grenze Emsium/Eifelium (Tril.) *Senck. leth.*, (1/3) **33**: 79-108.
- (1954).—Die Trilobiten des Ebbe-Sattels und zu vergleichende Arten (Ordovizium, Gotlandium-Devon). *Abh. Senck. Naturf. Ges.*, **488**: 75 pp.

- STRUVE, W. (1958).—Beiträge zur Kenntnis der Phacopacea (Trilobita). 2: Acastavinae n. subfam.; 3: *Treveropyge* n. gen. und *Comura (Delocare)* n. subgen. (Asteropyginae). *Senck. leth.*, (3/4) **39**: 221-234.
- (1959).—Beiträge zur Kenntnis der Phacopacea (Trilobita). 5: *Gourdonia destombesi* n. sp. (Asteropyginae) aus dem Mittel-Devon von S-Frankreich. *Senck. leth.*, (1/2) **40**: 47-50.
- STRUVE, W. (1959).—Suborder Phacopina STRUVE, nov. En: *Treat. Invert. Pal.*, (O), Arthropoda, 1, 461-495. Reimpr. 1968 N. Y.
- STUMM, E. C. (1953).—Trilobites of the Devonian Traverse group of Michigan. *Contr. Mus. Pal. Univ. Michigan*, (6) **10**: 101-157.
- (1954).—Lower Middle Devonian Phacopid Trilobites from Michigan, southwestern Ontario, and the Ohio Valley. *Contr. Mus. Pal. Univ. Michigan*, (11) **11**: 201-221.
- WHITTINGTON, H. B. (1959).—Ontogeny of Trilobites. En: *Treat. Invert. Pal.*, (O), Arthropoda, **1**: 127-144.
- & CAMPBELL, K. S. W. (1967).—Silicified Silurian Trilobites from Maine. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, (9) **135**: 447-482.