UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**ANÁLISE CLADÍSTICA DOS BIVALVES DO GRUPO
PASSA DOIS (NEOPERMIANO), BACIA DO PARANÁ,
BRASIL: IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS,
EVOLUTIVAS E PALEOBIOGEOGRÁFICAS.**

Luiz Henrique Cruz de Mello

Orientador: Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar

SÃO PAULO
1999

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**ANÁLISE CLADÍSTICA DOS BIVALVES DO GRUPO
PASSA DOIS (NEOPERMIANO), BACIA DO PARANÁ,
BRASIL: IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS,
EVOLUTIVAS E PALEOBIOGEOGRÁFICAS**

LUIZ HENRIQUE CRUZ DE MELLO

Orientador: Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

COMISSÃO JULGADORA

Nome

Assinatura

Presidente: Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

Examinadores: Prof. Dr. Nelson Bernardi

Prof. Dr. Thomas Rich Fairchild

Marcello Guimarães Simões
Nelson Bernardi
Thomas R. Fairchild

SÃO PAULO
1999

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

**ANÁLISE CLADÍSTICA DOS BIVALVES DO GRUPO
PASSA DOIS (NEOPERMIANO), BACIA DO PARANÁ,
BRASIL: IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS, EVOLUTIVAS E
PALEOBIOGEOGRÁFICAS.**

Luiz Henrique Cruz de Mello

Orientador: Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

DEDALUS - Acervo - IGC

30900005184

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Programa de Pós Graduação em Geologia Sedimentar

**São Paulo
1999**

ÍNDICE GERAL

	Pag.
RESUMO.....	xi
ABSTRACT.....	xiv
AGRADECIMENTOS.....	xvii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. SÍNTESE DO PROBLEMA.....	6
3. OBJETIVOS.....	9
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	11
4.1 EXAME DE COLEÇÕES CIENTÍFICAS.....	11
4.2 TRABALHOS DE CAMPO.....	12
4.3 TRABALHOS DE LABORATÓRIO.....	29
4.4 SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA.....	30
4.4.1 Surgimento do Pensamento Filogenético.....	31
4.4.2 Conceitos em Sistemática Filogenética.....	32
4.4.2.1 Conceito de Espécie.....	32
4.4.2.2 Homologia, Analogia e Homoplasia.....	34
4.4.2.3 Séries de Transformação e Caracteres Compartilhados.....	36
4.4.2.3.1 Polarização de Caracteres.....	38
4.4.2.4 Agrupamentos Taxonômicos.....	39
4.4.2.5 Matriz de Caracteres.....	41
4.4.2.5.1 Grupo de Estudo.....	42
4.4.2.5.2 Construção das Matrizes.....	43
4.4.2.5.3 Construção de Cladogramas.....	46
5. APLICAÇÃO DA ANÁLISE FILOGENÉTICA NO ESTUDO DOS BIVALVES DO GRUPO PASSA DOIS.....	52
5.1 UNIVERSO DA ANÁLISE.....	54
5.1.1 Família Megadesmidae Vokes, 1967.....	54
5.1.1.1 Análise e Tratamento dos Caracteres: A fase Pré-Matriz.....	56
5.1.1.2 Matriz de Caracteres.....	61
5.1.2 Família Pinzonellinae Beurlen, 1954 e Gênero <i>Terraia</i> Cox, 1934: definindo o Grupo Interno e Grupo Externo.....	65
5.1.2.1 Análise e Tratamento dos Caracteres: A fase Pré-Matriz.....	71

5.1.2.2 Matriz de Caracteres.....	95
6. RESULTADOS E DISCUSSÕES.....	99
6.1 ANÁLISE NUMÉRICA (FAMÍLIA MEGADESMIDAE VOKES, 1967).....	99
6.1.1 O Monofiletismo da Família Megadesmidae Vokes, 1967 e a consistência das subfamílias Megadesminae Vokes, 1967 e Plesiocyprinellinae Simões <i>et al.</i> , 1997.....	103
6.1.2 O clado [<i>Casterella</i> + <i>Jacquesia arcuata</i> + (<i>Roxoa corumbataiensis</i> + <i>Roxoa intricans</i>)] e o monofiletismo de <i>Roxoa</i> Mendes, 1952.....	104
6.1.3 Validade e posição sistemática dos gêneros <i>Anhembia</i> (Mendes), 1949 e <i>Leinzia</i> Mendes, 1949.....	105
6.1.4 O monofiletismo de <i>Jacquesia</i> Mendes, 1944.....	106
6.1.5 Validade e posição sistemática do gênero <i>Tambaquyra</i> gen. n. Simões <i>et al.</i> , no prelo b.....	109
6.1.6 Validade e posição sistemática do gênero <i>Othonella</i> Mendes, 1963.....	110
6.1.7 Validade e posição sistemática do gênero <i>Guiratingia</i> Petri & Fúlvaro, 1966.....	111
6.1.8 Considerações sobre os gêneros <i>Angatubia</i> Mendes, 1962 e <i>Tambajuba</i> Rohn & Simões, 1997.....	113
6.1.9 Considerações sobre o gênero <i>Relogiicola</i> Rohn, 1985.....	114
6.1.10 Proposta de classificação filogenética para os táxons da Família Megadesmidae Vokes, 1967.....	116
6.2 ANÁLISE NUMÉRICA (SUBFAMÍLIA PINZONELLINAE BEURLIN, 1954 E GÊNERO <i>TERRAIA</i> COX, 1934).....	118
6.2.1 Monofiletismo de <i>Pinzonella</i> Reed, 1932, consistência da Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954 e sua posição dentro da Família Astartidae d'Orbigny, 1844.....	121
6.2.2 Posição filogenética e o monofiletismo de <i>Terraia</i> Cox, 1934.....	122
6.2.3 Validade e posição sistemática de <i>Nothoterraia</i> Rohn, 1985.....	123
6.2.4 Considerações gerais sobre as famílias Pachycardiidae Cox, 1961 e Schizodidae Newell & Boyd, 1975 (<i>sensu</i> BOYD & NEWELL, 1997).....	123
6.2.5 Considerações gerais sobre as famílias Astartidae d'Orbigny, 1844 e Crassatellidae Férussac, 1822 (<i>sensu</i> MOORE, 1969).....	124
6.2.6 Proposta de classificação para os gêneros <i>Pinzonella</i> Reed, 1932, <i>Terraia</i> Cox, 1934, <i>Terraopsis</i> Beurlen, 1953 e <i>Nothoterraia</i> Rohn, 1985.....	124
6.3 IMPLICAÇÕES PALEOBIOGEOGRÁFICAS.....	125
7. CONCLUSÕES.....	131
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	138
ANEXO I.....	147
1) Suplementação à diagnose genérica de <i>Anhembia</i> (Mendes), 1949.....	147

2) Suplementação à diagnose genérica de <i>Leinzia</i> Mendes, 1949.....	148
3) Suplementação à diagnose genérica de <i>Jacquesia</i> Mendes, 1944.....	148
4) Suplementação à diagnose genérica de <i>Othonella</i> Mendes, 1963.....	148
5) Suplementação às descrições das espécies do gênero <i>Pinzonella</i> Reed, 1932.....	149
6) Os gêneros <i>Terraia</i> Cox, 1934 e <i>Terratopsis</i> Beurlen, 1953.....	149
7) A nova Família Nothoterraiidae.....	152
ANEXO 2.....	154
ESTAMPAS	

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1-** Afloramentos da Formação Serra Alta às margens da Rodovia Fausto Santomauro (SP 127) (km 10,5), que liga os municípios de Rio Claro e Piracicaba, SP, e no km 160,650 da Rodovia Castello Branco (SP 280), próximo ao município de Porangaba, SP, modificado de SOUSA (1985). _____ p.14
- Figura 2-** Perfil de um trecho da Rodovia Castello Branco (SP 280) evidenciando a litologia presente em quatro importantes afloramentos do Grupo Passa Dois, modificado de SOUSA (1985). _____ p.15
- Figura 3-** Seção colunar do afloramento da parte basal da Formação Terezina, situado no km 160,650 da Rodovia Castello Branco (SP 280), próximo ao município de Porangaba, SP, modificado de SIMÕES *et al.* (no prelo c). _____ p.16
- Figura 4-** Seção colunar do afloramento localizado no km 10,5 da Rodovia Fausto Santomauro (SP 127), município de Rio Claro, SP, segundo GHILARDI (1999). _____ p.18
- Figura 5-** A) Afloramento localizado às margens da Rodovia Fausto Santomauro (SP 127), km 10,5, apresentando um notável contato (setas) entre os folhelhos pirobetuminosos e calcários da Formação Irati (subjacente), e a sequência de siltito/argilito que compõem os sedimentos da Formação Serra Alta (sobrejacente), nesta seção; B) Afloramento da parte basal da Formação Serra Alta, localizado no km 160,650 da Rodovia Castello Branco (SP 280), composto por uma sequência de siltitos e folhelhos, apresentando um dos dois níveis de concreções carbonáticas (setas) onde ocorrem os bivalves. _____ p.19
- Figura 6-** Afloramentos da parte média e superior da Formação Corumbataí nas proximidades do município de Rio Claro, SP, que forneceram material para o presente estudo, modificado de SIMÕES (1998); Explicação no texto. _____ p.21
- Figura 7-** Seção colunar do afloramento nº 1, na parte inferior/média da Formação Corumbataí, no distrito de Ferraz, município de Rio Claro, SP, segundo SIMÕES & Kowalewski (1998). _____ p.22
- Figura 8-** Afloramentos fossilíferos da parte superior da Formação Corumbataí ao longo da estrada secundária que liga os municípios de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP, segundo TORELLO (1999). _____ p.24
- Figura 9-** Seção colunar do afloramento nº 1, da Formação Corumbataí, localizado na estrada secundária que liga os municípios de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP, segundo TORELLO (1999). _____ p.25

- Figura 10-** Seção colunar do afloramento nº 2, da Formação Corumbataí, localizado na estrada secundária que liga os municípios de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP, segundo TORELLO (1999). _____ **p.26**
- Figura 11-** Seção colunar do afloramento nº 3, da Formação Corumbataí, localizado na estrada secundária que liga os municípios de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP, segundo TORELLO (1999). _____ **p.27**
- Figura 12-** Afloramentos da parte superior da Formação Corumbataí, localizados na estrada secundária que liga as cidades de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP. **A)** Afloramento nº 1, apresentando três níveis fossilíferos, indicados pelos colaboradores, incluídos na sequência de siltitos com intercalações de arenitos finos; **B)** Detalhe, em planta, do nível fossilífero (arenito) do afloramento nº 2, representado por uma sequência de arenitos com intercalações de siltitos; **C)** Parte basal da seção (arenito fino) do afloramento nº 3, representado por uma sequência de arenitos finos e arenitos, com intercalações de siltitos. _____ **p.28**
- Figura 13-** Exemplos hipotéticos de Série de Transformação Simples e Série de Transformação Complexa; setas indicam o sentido das modificações. _____ **p.37**
- Figura 14-** Filogenia de um grupo hipotético com seis táxons terminais (A, B, C, D, E, F). Notar os grupos monofiléticos (W; X; Y; Z) e merofiléticos (Parafilético=S; Polifilético=T), modificado de AMORIM (1997). _____ **p.41**
- Figura 15-** Matriz hipotética representando a distribuição de 17 caracteres entre 10 táxons quaisquer. **Explicação:** As diferentes cores indicam diferentes condições dos caracteres. azul= caracteres multi-estado; amarelo= caracteres binários; rosa= dado ausente (missing data). _____ **p.43**
- Figura 16-** Tipos diferentes de Dendrogramas. **A)** Cladograma incluindo cinco táxons terminais (R-V); **B)** Árvore Filogenética incluindo cinco táxons terminais (G-K) e seus ancestrais (W-Z); **C)** Diagrama Não Enraizado incluindo cinco táxons terminais (L-P), modificado de AMORIM (1997). _____ **p.47**
- Figura 17-** Fluxograma de trabalho e etapas na realização de uma análise filogenética, modificado de AMORIM (1997). _____ **p.53**
- Figura 18-** Concha do gênero *Anhembia* (Mendes), 1949, com destaque para o rostro anterior. **Explicação:** rostro (R), cicatriz do músculo adutor anterior (AA) e linha palial (LP). _____ **p.58**

- Figura 19-** Feições morfológicas internas e externas de *Guiratingia mendesi* Petri & Fúlfaro, 1966. **Explicação:** cicatrizes dos músculos adutor anterior (AA) e posterior (AP), protractor pedial (PP), retrator pedial anterior (RPA) e posterior (RPP) e linha palial (LP); dente cardinal (D) e rebordo plano (R). Modificado de SIMÕES (1992). _____ p.59
- Figura 20-** Musculatura de *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929 com destaque para o músculo auxiliar pedial/visceral, aqui descrito pela primeira vez. **Explicação:** Cicatrizes dos músculos adutor anterior (AA), adutor posterior (AP), retrator anterior (RA), retrator posterior (RP) e auxiliar pedial/visceral (MA). _____ p.60
- Figura 21-** Matriz inicial de caracteres utilizada na análise filogenética da Família Megadesmidae Vokes, 1967, incluindo os 32 táxons propostos inicialmente e 28 caracteres (em destaque 3 táxons não utilizados na análise final). Notar a ausência de caracteres referentes à musculatura (caracteres 14 a 24) apresentada por *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997 e *Angatubia* Mendes, 1962 _____ p.63
- Figura 22-** Matriz final de caracteres utilizada na análise filogenética da Família Megadesmidae Vokes, 1967, incluindo 29 táxons e 28 caracteres. **Explicação:** vermelho: Grupo Externo; verde: Subfamília Megadesminae Vokes, 1967 (*sensu* SIMÕES *et al.*, 1997); azul claro: Subfamília Plesiocyprinellinae (*sensu* SIMÕES *et al.*, 1997), utilizados por SIMÕES *et al.* (1997); azul escuro: táxons introduzidos na presente análise. _____ p.64
- Figura 23-** Principais aspectos da dentição dos bivalves. **Explicação:** dentes laterais (L), dentes cardinais (C), ninfa ligamentar (n), cicatrizes dos músculos adutores anterior (AA) e posterior (AP) e linha palial (LP), modificado de BOYD & NEWELL (1969). _____ p.79
- Figura 24-** Principais padrões de dentição em bivalves: A) Heterodonte; B) Actinodonte; C) Taxodonte. **Explicação:** dente cardinal (CA), dente lateral anterior (LA) e dente lateral posterior (LP); seta indica região anterior, modificado de MOORE (1969). _____ p.80
- Figura 25-** Exemplos das notações propostas por BOYD & NEWELL (1968) em charneiras de crassateláceos: A) *Hybolophus speciosus* (Adams); B) *Astarte castanea* Say. **Explicação:** dentes laterais (L), dentes cardinais (C), ligamento elástico (e), resilífero (r) e ninfa (n), modificado de BOYD & NEWELL (1968). _____ p.84
- Figura 26-** Diagrama morfológico mostrando inferências sobre o tempo de divergência dos trigoniáceos. **Explicação:** para o Permiano: Djulfiano (D), Guadalupiano (G), Leonardiano (L) e Wolfcampiano (W), extraído de NEWELL & BOYD (1975). _____ p.86

- Figura 27-** Diagrama morfológico dos trigoniáceos com base nas conclusões de NEWELL & BOYD (1975). Deve-se levar em conta que a visão aqui utilizada, considerando a ornamentação como mais importante do que feições da charneira no estabelecimento das linhagens evolutiva, foi revista por BOYD & NEWELL (1997), extraído de NEWELL & BOYD (1975). _____ p.87
- Figura 28-** Padrões de dentição (grados) apresentados pelos trigoniáceos (NEWELL & BOYD, 1975): **A)** Grado Trigoniano (*Neotrigonia* Cossmann, 1912) com destaque para os dentes estriados; **B)** Grado Myophoriano (*Neoschizodus* Giebel, 1855); **C)** Grado Schizodiano (*Schizodus* de Verneuil & Nurchison, 1844). **Explicação:** dente (d), ninfa (n) e plataforma umbonal (p), extraído de NEWELL & BOYD (1975). _____ p.88
- Figura 29-** Matriz inicial dos caracteres utilizados na análise filogenética dos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934, incluindo 35 táxons e 32 caracteres (em destaque os táxons não utilizados na matriz final). **Explicação:** (*)= espécie-tipo. _____ p.97
- Figura 30-** Matriz final dos caracteres utilizados na análise filogenética dos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934, incluindo 31 táxons e 32 caracteres. **Explicação:** (*)= espécie-tipo; em vermelho= Grupo Externo; verde= táxons do Grupo Passa Dois; azul= táxons da Família Pachycardiidae Cox, 1961; azul claro= táxons da Subfamília Eoastartinae Boyd & Newell, 1997. _____ p.98
- Figura 31-** Árvore de consenso estrito para os 128 cladogramas resultantes da análise de máxima parcimônia (L=111; CI=36; RI=45). **Explicação:** seta indica a politomia basal. _____ p.101
- Figura 32-** Árvore de consenso estrito para os 9 cladogramas resultantes da análise de pesagem sucessiva (L=286; CI=84; RI=90). **Explicação:** seta indica o táxon mais basal da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997; estrela indica politomia envolvendo os demais táxons da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997. _____ p.102
- Figura 33-** Árvore de consenso estrito para os 9 cladogramas resultantes da análise de pesagem sucessiva (L=286; CI=84; RI=90), mostrando a distribuição dos caracteres. _____ p.103
- Figura 34-** Árvore de consenso estrito (L= 116; CI=39; RI=67) para os 28 cladogramas obtidos pela análise de máxima parcimônia. **Explicação:** seta indica a grande politomia envolvendo os táxons dos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932, *Terraia* Cox, 1934 e *Nothoterraia* Rohn, 1985 (Grupo Passa Dois). _____ p.118
- Figura 35-** Árvore de consenso estrito (L= 326; CI=76; RI=90) para os 20 cladogramas obtidos pela análise de pesagem sucessiva. **Explicação:** seta indica a politomia envolvendo os táxons das famílias

Crassatellidae Férussac, 1822 e Astartidae d'Orbigny, 1844; estrelas indicam os 4 grupos bem resolvidos de táxons do Grupo Passa Dois. _____ **p.120**

Figura 36- Árvore de consenso estrito (L= 326; CI=76; RI=90) para os 20 cladogramas obtidos pela análise de pesagem sucessiva, mostrando a distribuição dos caracteres entre os táxons terminais. _____ **p.121**

ÍNDICE DE TABELAS, QUADROS E GRÁFICOS

A) TABELAS

- Tabela 1-** Classificação dos bivalves do Grupo Passa Dois (Neopermiano), segundo RUNNEGAR & NEWELL (1971). _____ p.4
- Tabela 2-** Índices de C/CA dos novos táxons incluídos na análise. **Explicação:** (*)= espécie-tipo. _____ p.57
- Tabela 3-** Relação dos gêneros que compõem o grupo interno da presente análise e seus respectivos táxons terminais. **Explicação:** (*)= espécie-tipo. _____ p.69
- Tabela 4-** Relação dos gêneros que compõem o grupo externo da presente análise e seus respectivos táxons terminais. **Explicação:** (*)= espécie-tipo. _____ p.70
- Tabela 5-** Categorias de alongamento das conchas obtidas a partir da relação entre o comprimento (C) e a altura (A) das valvas, modificado de STANLEY (1970). _____ p.71
- Tabela 6-** Índices de alongamento obtidos a partir do comprimento e da altura (C/A) das conchas, e as classes de alongamento correspondentes, para os táxons (todas as espécies analisadas) envolvidos na análise. **Explicação:** (*)= espécie tipo. _____ p.72
- Tabela 7-** Índices obtidos a partir da relação entre comprimento total pelo comprimento anterior (C/CA) das conchas, e as classes de equilateralidade correspondentes, para os táxons (todas as espécies analisadas) envolvidos na análise. **Explicação:** (*)= espécie-tipo; (?)= dado de literatura não disponível. _____ p.74
- Tabela 8-** Simbologia utilizada por Bernard (1895, 1896a, 1896b, 1897, 1898) e Munier-Chalmas (1895) na representação dos dentes cardinais, com destaque para a lamela correspondente a cada dente originado. **Explicação:** VD= Valva Direita; VE= Valva Esquerda. _____ p.82
- Tabela 9-** Comparação entre os principais esquemas de classificação para os bivalves do Grupo Passa Dois. _____ p.137

B) Quadros

- Quadro 1-** 32 táxons terminais utilizados nos grupos interno e externo definidos para a análise. **Explicação:** em azul estão os novos táxons introduzidos em relação àqueles utilizados por SIMÕES *et al.* (1997). _____ p.56

Quadro 2- Classificação para os bivalves trigoniáceos, com base nos trabalhos realizados por NEWELL & BOYD (1975) e BOYD & NEWELL (1997). _____ **p.66**

Quadro 3- Táxons que compõem o grupo interno utilizado no presente estudo _____ **p.67**

Quadro 4- Grupo externo utilizado na análise e proposta de classificação filogenética para a Família Megadesmidae Vokes, 1967. _____ **p.117**

Quadro 5- Proposta de classificação filogenética para os táxons do Grupo Passa Dois. Explicação no texto. _____ **p.125**

C) Gráficos

Gráfico 1- Porcentagem de gêneros das famílias que compõem a malacofauna do Grupo Passa Dois, formações Terezina e Corumbataí (RUNNEGAR & NEWELL, 1971), com destaque para a predominância dos gêneros da Família Megadesmidae Vokes, 1967 e Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954. _____ **p.54**

RESUMO

No presente estudo são conduzidas, paralelamente, duas análises cladísticas envolvendo 76% dos bivalves conhecidos da malacofauna do Grupo Passa Dois (Neopermiano), da Bacia do Paraná, Brasil. A primeira análise inclui 14 gêneros da Família Megadesmidae Vokes, 1967, que são os elementos predominantes das assembléias de bivalves das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí (assembléias de *Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa*, *Pinzonella neotropica*), que ocorrem em sucessão estratigráfica no Estado de São Paulo. Essa análise teve por objetivo avaliar a consistência da Família Megadesmidae Vokes, 1967 e das duas subfamílias (Megadesminae Vokes, 1967 e Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997), recentemente propostas na literatura.

A análise inicial de máxima parsimônia resultou em 128 cladogramas igualmente parcimoniosos (L=78; CI=51; RI=70), sendo que sua árvore de consenso estrito (L=111; CI=36; RI=45) apresenta uma grande politomia basal envolvendo os táxons das duas subfamílias. Através da análise de pesagem sucessiva, foram obtidos 9 cladogramas (L=283; CI=85; RI=91) e sua árvore de consenso estrito (L=286; CI=84; RI=90) foi adotada como hipótese de trabalho, apresentando a seguinte topologia: *Astartila*, *Pleurikodonta*, *Vacunella*⁺ [= *Vacunella* + *Pyramus* + *Australomya* + *Megadesmus* + *Myonia*], *Guiratingia*, *Itatamba*, *Jacquesia*, *Plesiocyprinella*⁺ [= *Plesiocyprinella* + *Ferrazia*], *Casterella*⁺ [= *Casterella* + *Favalia* + *Roxoa intricans*⁺ [= *Roxoa intricans* + *Roxoa corumbataiensis*], *Holdhausiella elongata** [= *Holdhausiella elongata* + *Holdhausiella almeidai* + *Othonella* + *Tambaquyra*⁺ [= *Tambaquyra* + *Cowperesia* + *Runnegariella* + *Anhembia* + *Leinzia*].

Os resultados obtidos confirmam a consistência da Família Megadesmidae Vokes, 1967 e das subfamílias Megadesminae Vokes, 1967 e Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997. Além disso, suportaram o monofiletismo de *Roxoa* Mendes, 1952, sendo este gênero composto pelas espécies *Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952 e *Roxoa intricans* (Mendes), 1944. O monofiletismo de *Jacquesia* Mendes, 1944 não foi corroborado, devendo ser retomados os gêneros *Holdhausiella* Mendes, 1952 e *Favalia* Mendes, 1962, para abrigar os espécimes de *Jacquesia elongata* (Mendes), 1952 e *Jacquesia almeidai*

(Mendes), 1952 e *Jacquesia arcuata* (Mendes), 1962, respectivamente. Os gêneros *Othonella* Mendes, 1963 e *Guiratingia* Petri & Fúlfar, 1966 (Formação Tatui) podem ser considerados distintos, respectivamente, de *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918 e *Cowperesia* Mendes, 1952, contrariando sinonímias anteriores. Por sua vez, os gêneros *Relogiicola* Rohn, 1985, *Tambaquyra* Simões *et al.*, no prelo b, *Anhembia* (Mendes), 1949 e *Leinzia* Mendes, 1949 são atribuídos, pela primeira vez, à Família Megademidae Vokes, 1967.

A segunda análise tem por objetivo esclarecer as relações de parentesco dos gêneros de bivalves da Ordem Veneroida (*Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934 e *Nothoterraia* Rohn, 1985) comuns nas formações Terezina, Corumbataí e Rio do Rasto (assembléias de *Pinzonella illusa*, *Pinzonella neotropica*, *Terraia curvata* e *Leinzia similis*). Foram obtidos 28 cladogramas (L=104; CI=44; RI=102) através da análise de máxima parcimônia e sua árvore de consenso estrito (L=116; CI=39; RI=67) apresenta uma grande politomia envolvendo aqueles gêneros. A análise de pesagem sucessiva resultou em 20 cladogramas (L=318; CI=77; RI=91), e sua árvore de consenso estrito (L=326; CI=76; RI=90) trás uma politomia envolvendo os táxons da Superfamília Crassatellacea, ao passo que as relações entre os táxons do Grupo Passa Dois (*Pinzonella* Reed, 1932, *Terraia* Cox, 1934 e *Nothoterraia* Rohn, 1985) estão bem resolvidas, tendo sido esse resultado adotado como hipótese de trabalho. Desta forma a topologia obtida para os táxons do Grupo Passa Dois apresenta os seguintes grupos, fora da Superfamília Crassatellacea: *Terraiopsis* {=*Terraiopsis curvata* + *Terraiopsis aequilateralis* + *Terraiopsis bipleura*}, *Nothoterraia*, *Terraia* {=*Terraia altissima*} e *Pinzonella* {=*Pinzonella illusa* + *Pinzonella neotropica*}.

O gênero *Pinzonella* Reed, 1932 é monofilético, pertencente à Família Pinzonellidae Beurlen, 1954. Porém, o gênero *Terraia* Cox, 1934 não teve seu monofiletismo corroborado (grupo parafilético), sendo atribuída a este táxon apenas a espécie *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918, gênero tipo da Família Terraiidae Beurlen, 1957a. Para as demais espécies, i.e., *Terraia curvata* (Reed), 1929, *Terraia bipleura* (Reed), 1929 e *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952, foi resgatado o gênero *Terraiopsis* Beurlen, 1953, sendo proposta a nova Família Terraiopsidae para abrigá-lo. Da mesma forma, o gênero *Nothoterraia* Rohn, 1985 mostrou-se válido e distinto de *Terraia* Cox, 1934 e *Terraiopsis* Beurlen, 1953, sendo, ainda, o único representante da nova Família

Nothoterraiidae. As famílias Pinzonellidae Beurlen, 1954, Terraiidae Beurlen, 1957a, Terraioptidae fam. n. e Nothoterraiidae fam. n. formam um importante grado basal dentro da Ordem Veneroida. Por sua vez, as famílias Schizodidae Newell & Boyd, 1975 e Pachycardiidae Cox, 1961, e Astartidae d'Orbigny, 1844 e Crassatellidae Férussac, 1822, não são monofiléticas não encontraram suporte na topologia obtida, muito embora a baixa representatividade de seus gêneros na análise possa ter conduzido a esse resultado, o qual poderá ser refutado em estudos ulteriores.

Adicionalmente, as análises cladísticas realizadas não comprovam as relações de parentesco entre os gêneros de bivalves do Grupo Passa Dois (*Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934), com táxons do Triássico da América do Norte, Europa e da Nova Zelândia (*Balantioselena* Speden, 1962, *Trigonodus* Alberti, 1864, *Kaibabella* Chronic, 1952, *Pachycardia* Hauer, 1857 e *Heminajas* Neumayr, 1891), sugeridas por autores prévios, com base na semelhança morfológica. Desta forma, a similaridade morfológica de táxons típicos das assembléias de *Pinzonella illusa* e *Pinzonella neotropica* com elementos triássicos, deve-se, provavelmente, à homoplasia. Portanto, os modelos paleobiogeográficos que sugerem provável afinidade tethiana e uma idade triássica para os táxons do Grupo Passa Dois, com base em relações de parentesco estabelecidas a partir da morfologia daqueles táxons, devem ser reexaminados.

O confronto dos resultados obtidos com os dois principais esquemas de classificação prévia, para os bivalves do Grupo Passa Dois, permite constatar (1) um aumento na diversidade da malacofauna do Grupo Passa Dois, com o resgate de 3 gêneros e o reconhecimento de 4 famílias novas; (2) um aumento no conhecimento morfológico de todos os táxons examinados, resultando na emenda das diagnoses genéricas de *Anhembia* (Mendes), 1949, *Leinzia* Mendes, 1949, *Jacquesia* Mendes, 1944 e *Othonella* Mendes, 1963, e descrições específicas de *Pinzonella illusa* Reed, 1932, *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928, *Terraioptis aequilateralis* (Mendes), 1952 e *Terraioptis curvata* (Reed), 1929 e (3) o esclarecimento do posicionamento taxonômico e das relações de parentesco entre os táxons da Família Megadesmidae Vokes, 1967 {*Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966, *Jacquesia* Mendes, 1944, *Roxoa* Mendes, 1952, *Othonella* Mendes, 1963, *Tambaquyra* Simões et al., no prelo b, *Relogiicola* Rohn, 1985, *Leinzia* Mendes, 1949 e *Anhembia* (Mendes), 1949} e da Ordem Veneroida (*Pinzonella* Reed, 1932, *Terraia* Cox,

1934 e *Nothoterraia* Rohn, 1985). Finalmente, o alto grau de endemismo da malacofauna do Grupo Passa Dois é novamente ressaltado.

ABSTRACT

Two analysis were carried out with cladistic methodology, in order to clarify the phylogenetic affinities of endemic bivalves of the classical Late Permian Passa Dois Group biota, Paraná Basin, Brazil. In the first analysis, 14 genera of the Family Megadesmidae Vokes, 1967, including the most common taxa of bivalve assemblages from Serra Alta, Terezina and Corumbataí formations (*Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa* and *Pinzonella neotropica* assemblages) were examined. In this analysis the consistency of the Family Megadesmidae Vokes, 1967 and the two subfamilies (Megadesminae Vokes, 1967 and Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997) were evaluated.

The simple parsimony analysis resulted in 128 equally parcimonious cladograms (L=78; CI=51; RI=70), and its strict consensus tree (L=111; CI=36; RI=45) showed a basal politomy including taxa of both subfamilies. Successive weighting analysis resulted in 9 cladograms (L=283; CI=85; RI=91) and its strict consensus tree (L=286; CI=84; RI=90) was assumed as work hypotheses. The following topology was obtained: *Astartila*, *Pleurikodonta*, *Vacunella*⁺ {=*Vacunella* + *Pyramus* + *Australomya* + *Megadesmus* + *Myonia*}, *Guiratingia*, *Itatamba*, *Jacquesia*, *Plesiocyprinella*⁺ {=*Plesiocyprinella* + *Ferrazia*}, *Casterella*⁺ {=*Casterella* + *Favalia* + *Roxoa intricans*⁺ [= *Roxoa intricans* + *Roxoa corumbataiensis*], *Holdhausiella elongata** {=*Holdhausiella elongata* + *Holdhausiella almeidai* + *Othonella* + *Tambaquyra*⁺ [= *Tambaquyra* + *Cowperesia* + *Runnegariella* + *Anhembia* + *Leinzia*].

The results corroborated the family and subfamilies consistency. Yet, the monophyly of *Roxoa* Mendes, 1952 was confirmed, being represented by *Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952 and *Roxoa intricans* (Mendes), 1944. On the other hand, *Jacquesia* Mendes, 1944 is not a monophyletic genus. Thus, *Holdhausiella* Mendes, 1952 and *Favalia* Mendes, 1962 should be brought up to accommodate the species *Jacquesia elongata* (Mendes), 1952, *Jacquesia almeidai* (Mendes), 1952, and *Jacquesia arcuata* (Mendes), 1962, respectively. The status of the genera *Othonella* Mendes, 1963 and *Guiratingia* Petri & Fúlvaro, 1966 (Tatuí Formation) was corroborated. They can not be attributed to *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918 and *Cowperesia* Mendes, 1952, as suggested

by previous authors. Furthermore, the genera *Relogiicola* Rohn, 1985, *Tambaquyra* Simões *et al.*, in press b, *Anhembia* (Mendes), 1949 and *Leinzia* Mendes, 1949 were attributed for the first time to the Family Megadesmidae Vokes, 1967.

The main goal of the second analysis is to clarify the relationships between the common Passa Dois Group genera (*Pinzonella* Reed, 1932 and *Terraia* Cox, 1934 and *Nothoterraia* Rohn, 1985) from *Pinzonella illusa*, *Pinzonella neotropica*, *Terraia curvata*, and *Leinzia similis* assemblages (Terezina, Corumbataí, and Rio do Rasto formations) within Veneroida. Twenty eight cladograms (L=104; CI=44; RI=102) were obtained with a simple parsimony analysis. The strict consensus tree (L=116; CI=39; RI=67) showed a politomy including those genera. The successive weighting analysis resulted in 20 cladograms (L=318; CI=77; RI=91). The obtained topology of its strict consensus tree (L=326; CI=76; RI=90) have a politomy, including the Crassatellaceans bivalves. However, the relationships between *Pinzonella* Reed, 1932, *Terraia* Cox, 1934 and *Nothoterraia* Rohn, 1985 are well resolved, presenting the following groups: *Terraiopsis* {=*Terraiopsis curvata* + *Terraiopsis aequilateralis* + *Terraiopsis bipleura*}, *Nothoterraia*, *Terraia* {=*Terraia altissima*} and *Pinzonella* {=*Pinzonella illusa* + *Pinzonella neotropica*}, apart from Crassatellaceans.

Pinzonella Reed, 1932 is monophyletic, belonging to the Family Pinzonellidae Beurlen, 1954. *Terraia* Cox, 1934, type genus of Family Terraiidae Beurlen, 1957a, is paraphyletic and represented only by *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918. The genus *Terraiopsis* Beurlen, 1953 was revalidated including the following species attributed to the new Family Terraiopsidae: *Terraiopsis curvata* (Reed), 1929, *Terraiopsis bipleura* (Reed), 1929 and *Terraiopsis aequilateralis* Mendes, 1952. The status of *Nothoterraia* Rohn, 1985 (Nothoterraiidae n. fam.), as a distinct genus, was confirmed. The families Pinzonellidae Beurlen, 1954, Terraiidae Beurlen, 1957a, Terraiopsidae n. fam., and Nothoterraiidae n. fam. are an important basal grade within Veneroida. However, the families Schizodidae Newell & Boyd, 1975, Pachycardiidae Cox, 1961, Astartidae d'Orbigny, 1844, and Crassatellidae Férussac, 1822 were not recognized as monophyletic groups.

Additionally, the relationships between the Passa Dois Group bivalves (*Pinzonella* Reed, 1932, and *Terraia* Cox, 1934) and Triassic genera from North America, Europe and New Zeland (*Balantioselena* Speden, 1962, *Trigonodus* Alberti, 1864, *Kaibabella* Chronic,

1952, *Pachycardia* Hauer, 1857, and *Heminajas* Neumayr, 1891), suggested by previous researchers, based on morphological similarities were not confirmed. These similarities are probably due to homoplasy. Consequently, paleobiogeographical models based on those phylogenetic relationships, suggesting a Tethian affinity and Triassic age to the Passa Dois Group bivalves are not justifiable.

The results obtained herein allow to affirm that: 1- the Passa Dois Group biota is more diversified than previously thought, including 4 new families; 2- the following genera *Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966, *Jacquesia* Mendes, 1944, *Roxoa* Mendes, 1952, *Othonella* Mendes, 1963, *Tambaquyra* Simões *et al.*, in press b, *Religiicola* Rohn, 1985, *Leinzia* Mendes, 1949, and *Anhembia* (Mendes), 1949 belong to megadesmids, and *Pinzonella* Reed, 1932, *Terraia* Cox, 1934, *Terraiopsis* Beurlen, 1953, and *Nothoterraia* Rohn, 1985 to veneroids, and 3- the Passa Dois Group bivalves are highly endemic. In addition, several taxa are re-described {e.g., *Anhembia* (Mendes), 1949, *Leinzia* Mendes, 1949, *Jacquesia* Mendes, 1944, *Othonella* Mendes, 1963, *Pinzonella illusa* Reed, 1932, *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928, *Terraiopsis aequilateralis* (Mendes), 1952, and *Terraiopsis curvata* (Reed), 1929} in this document.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de manifestar meus sinceros agradecimentos à colaboração prestada por inúmeras pessoas, instituições de ensino e pesquisa e agências financiadoras que tornaram possível a realização do presente estudo, em especial:

Ao Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões pela orientação até aqui dispensada, pela suprema dedicação à Paleontologia servindo de estímulo para que seu caminho seja seguido, e sobretudo pela amizade em todos estes anos de convívio, nunca deixando de lado o respeito e a compreensão. Meu muito obrigado.

À Fernanda de Freitas Torello, com muito amor, desejando que todo o apoio, dedicação, paciência e amizade que sempre estiveram presentes, continue cada vez mais forte no longo caminho que nos espera.

Ao eterno amigo Renato Pirani Ghilardi pela inestimável ajuda, amizade e convivência nos últimos anos.

Ao amigo Prof. Dr. Antonio Carlos Marques (FFCLRP/IB-USP) pela constante e fundamental ajuda, pela amizade e estímulo.

Aos amigos Prof. Luís Eduardo Anelli (DPE/IG-USP), Prof. Nelson Bernardi (IBB-UNESP) e Prof. Dr. Francisco de Assis G. de Mello (IBB-UNESP) pelas discussões e comentários valiosos.

Aos docentes do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (IG-USP), Prof. Dr. Armando Márcio Coimbra (*in memoriam*), Prof. Dr. Thomas R. Fairchild, Prof. Dr. Paulo Roberto dos Santos, Profa. Dra. Mary Elisabeth C. B. de Oliveira, e do Departamento de Zoologia (IB-USP), Prof. Dr. Nelson Papavero e Prof. Dr. Walter Narchi, por contribuírem em minha formação científica.

Ao Prof. Dr. Cláudio Riccomini, pela paciência, compreensão e apoio dispensados nos últimos três anos.

Ao Prof. Dr. Michal Kowalewski (Virginia Tech University, USA), pelo importante conhecimento paleobiológico e tafonômico transmitido durante sua breve estada entre nós.

À Profa. Dr. Rosemarie Rohn Davies (IGCE-UNESP - Campus de Rio Claro) e à pesquisadora Carla Klein (IG/UNISINOS-RS) pelo empréstimo de material indispensável para a realização deste estudo.

Aos funcionários do Instituto de Geociências (USP), em especial Ana Paula Cabanal Pentagna (Seção de Pós Graduação) e Ivone Casseb (Coleção Científica), pelo auxílio, sempre que necessário.

Ao Departamento de Zoologia (IBB-UNESP), por não restringir o acesso às suas dependências e equipamentos, facilitando a realização deste estudo.

Aos docentes e funcionários do Departamento de Zoologia (IBB-UNESP), pela amizade e importante auxílio.

Ao CNPq, pelo indispensável apoio financeiro prestado através da bolsa de mestrado e à FAPESP (Proc. 94/5021-3, 96/9708-9) pelos recursos oferecidos, em especial para a aquisição de equipamentos e a realização dos estudos de campo.

À Nyrle Freitas e Adriana Interdonato, pela leitura e correção gramatical do documento e pela atenção dispensada;

Aos amigos de todas as horas Ligia Barroso Simões, Ana Cecília Barroso Simões, Juliana de Moraes Leme, Sabrina Coelho Rodrigues, Renata Cecília Amaro, Maria Fernanda de Almeida Dutra, Ana Paula Cazerta Farro e André Pietsch Lima, pelos momentos agradáveis e estímulo constante.

Aos meus pais e familiares por acreditarem em mim e me incentivarem sempre.

**...”the truth of evolution is there, in the rocks,
waiting patiently to be revealed”.**

(NELSON & PLATNICK, 1981; p. 40)

..."Since the bivalve record appears good, with more than 70% completeness, it would seem surprising that, despite the widespread use of cladistics in the study of other groups, bivalve workers, both neontologists and paleontologists, have been extremely slow to embrace its methods".

(Harper, 1998; p. 258)

...“the role of geographic isolation in the Pontian radiation is unclear, but geographic and microgeographic heterogeneity in space and time are suggested by the complex history of the inland sea. The isolated Paraná Basin of South America was a site of similar but less dramatic molluscan radiation in Permian time. The Pontian and Paraná examples illustrate the importance of geographic factors in the control of radiation”.

(STANLEY, 1979, 1990)

1. INTRODUÇÃO

A origem endêmica da malacofauna do Grupo Passa Dois (Neopermiano), da Bacia do Paraná, que ocorre em sucessão estratigráfica nas formações Serra Alta, Terezina/Corumbataí e Rio do Rasto (assembléias de *Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa*, *Pinzonella neotropica*, *Terraia curvata*, *Leinzia similis*, *Paleomutela? platinensis*) constitui um capítulo à parte na história evolutiva da Classe Bivalvia (SIMÕES *et al.*, 1997). Conforme destaca SIMÕES (1992), a solução dos problemas evolutivos que ainda persistem, relacionados às afinidades dos táxons que compõem a malacofauna do Grupo Passa Dois, bem como sua morfologia funcional e paleossinecologia, constitui um dos temas mais interessantes da Paleontologia de Invertebrados do Gondwana da América do Sul.

Em sua exaustiva revisão taxonômica dos bivalves do Grupo Passa Dois, RUNNEGAR & NEWELL (1971) notaram que a fauna é composta por táxons atribuídos principalmente a duas superfamílias (Pholadomyacea Gray, 1847 e Crassatellacea Férussac, 1822), sendo os demais elementos de ocorrência rara na malacofauna (*e.g.*, *Coxesia mezzalirai* Mendes, 1952 e *Naiadopsis lamellosus* Mendes, 1952). Os resultados dessa pesquisa foram, em parte, confirmados por análises cladísticas mais recentes (SIMÕES *et al.*, 1997).

Nos últimos anos, entretanto, diversos novos táxons foram propostos principalmente para as assembléias de *Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa* e *Paleomutela? platinensis* (MARANHÃO, 1986; ROHN, 1988; SIMÕES & ANELLI, 1995). Paralelamente, novas assembléias foram também descritas, tais como a de *Terraia curvata* (ROHN & SIMÕES, 1997) e de *Tiaraju* (KLEIN, 1997), situadas estratigraficamente nas proximidades do contato entre as formações Terezina e Rio do Rasto, ampliando e complementando o esquema evolutivo proposto por SIMÕES *et al.* (1998) para os bivalves permianos da Bacia do Paraná.

A despeito dos novos avanços obtidos, muitos táxons {*e.g.*, *Jacquesia elongata* (Holdhaus), 1918; *Jacquesia arcuata* (Mendes), 1962; *Jacquesia almeidai* (Mendes), 1952; *Anhembia froesi* (Mendes), 1949; *Leinzia similis* Mendes, 1949; *Leinzia gigantea* Mendes, 1949} permaneciam inadequadamente descritos, particularmente no que tange à morfologia

interna das conchas (*e.g.*, cicatrizes musculares; charneira). Consequentemente, classificações sistemáticas e relações de parentesco fundamentadas nestes dados (MENDES, 1952; RUNNEGAR & NEWELL, 1971) poderiam não ser verdadeiras. Além disso, a validade de alguns gêneros (*e.g.*, *Holdhausiella* Mendes, 1952) ou espécies (*e.g.*, *Leinzia gigantea* Mendes, 1949) da fauna, pode ser questionada, com óbvias implicações para a análise da diversidade da malacofauna, bem como para os esquemas bioestratigráficos (*e.g.*, ROHN, 1994) do Grupo Passa Dois.

Os bivalves do Grupo Passa Dois vêm sendo estudados desde o trabalho pioneiro de HOLDHAUS (1918). Desde então, diversos pesquisadores brasileiros e estrangeiros dedicaram-se ao estudo detalhado da fauna, sendo que uma análise criteriosa da literatura disponível, em grande parte sumarizada por SIMÕES & FITTIPALDI (1987, 1988), permite a identificação de três fases principais de estudos. Essas fases serão sucintamente descritas e discutidas abaixo, uma vez que sua compreensão é importante para o entendimento da proposta de trabalho aqui desenvolvida.

A primeira fase de estudos dos bivalves do Grupo Passa Dois foi dominada por paleontólogos estrangeiros, tendo início em 1918, com o artigo de Karl Holdhaus, que descreveu os bivalves fósseis do rio Água Quente e Serrinha, PR, e de Rio Claro, SP (Formação Rio do Rasto). HOLDHAUS (1918) propôs, dentre outros táxons, o novo gênero *Plesiocyprinella*, ainda válido. Ao trabalho de HOLDHAUS (1918), sucederam-se os de COX (1934) e REED (1928, 1929, 1932, 1935), que descreveram diversos novos gêneros e espécies, principalmente para as assembléias das formações Estrada Nova e Rio do Rasto. De acordo com o conhecimento taxonômico então disponível, a fauna do Grupo Passa Dois seria composta por 20 gêneros.

Uma característica marcante dos trabalhos da época refere-se à tentativa de se atribuir parte das formas da Bacia do Paraná a gêneros marinhos, cosmopolitas, do Permiano e Triássico, particularmente da Europa e América do Norte, com os quais os autores estavam bastante familiarizados (*e.g.*, *Sanguinolites* M'Coy, 1844; HOLDHAUS, 1918).

A segunda fase é marcada pelos trabalhos de MENDES (1944, 1949, 1952, 1962, 1963, 1967), LEANZA (1948), BEURLIN (1953, 1954a, 1954b, 1957a, 1957b) e MEZZALIRA (1957). Tanto LEANZA (1948) quanto MENDES (1952) revisaram criticamente a malacofauna, colocando em dúvida as determinações taxonômicas de Cowper Reed,

procurando demonstrar que todos os bivalves poderiam ser atribuídos a formas de água doce, e que as assembléias fósseis indicavam um ambiente continental de idade permiana. Além disso, MENDES (1952, 1967) reafirmou o caráter endêmico da malacofauna. Convicto dessa posição, MENDES (1952, 1967) dispensou pouca atenção às relações de parentesco dos novos táxons propostos e revisados, não atribuindo nenhum deles às famílias (ou categorias taxonômicas mais elevadas) então conhecidas.

Por outro lado, Karl Beurlen descreveu novas assembléias ou ocorrências fossilíferas, principalmente para as formações Irati (BEURLLEN, 1957b), Serra Alta (1954b) e Terezina (1953), no Estado do Paraná. BEURLLEN (1957a) foi um dos primeiros autores a sugerir que os bivalves endêmicos das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí evoluíram de formas marinhas, presentes no Grupo Tubarão, subjacente, durante o progressivo isolamento geográfico da Bacia do Paraná, no final do Permiano. Os trabalhos de Karl Beurlen, porém, ficaram prejudicados pelo conhecimento ainda incipiente das afinidades filogenéticas dos bivalves do Grupo Passa Dois e sua distribuição estratigráfica. Entretanto, é necessário ressaltar aqui que a importância dos trabalhos de Josué Camargo Mendes e Karl Beurlen é incontestável, pois constituíram o “embrião” dos esquemas evolutivos posteriormente elaborados por RUNNEGAR & NEWELL (1971), SIMÕES (1992) e SIMÕES *et al.* (1998).

A terceira fase é caracterizada pelos clássicos trabalhos de NEWELL & RUNNEGAR (1970) e RUNNEGAR & NEWELL (1971). Em sua revisão taxonômica da fauna do Grupo Passa Dois, os autores propuseram uma série de sinonímias entre os táxons conhecidos, atribuindo, por exemplo, *Cowperesia* Mendes, 1952 ao gênero *Pyramus* Dana, 1847, do Permiano marinho da Austrália. Segundo essa classificação, a malacofauna do Grupo Passa Dois seria composta por elementos pertencentes a 13 gêneros distribuídos por pelo menos 5 famílias (tab. 1). Embora o caráter endêmico da fauna tenha sido também salientado, os autores reconheceram que os 13 gêneros estudados poderiam ser todos atribuídos a famílias marinhas de ampla distribuição no Neopaleozóico do Gondwana.

Considerando a metodologia e os conceitos empregados pelos autores das fases 1 e 2, eles podem ser enquadrados na chamada escola taxonômica tradicional, enquanto que os artigos de NEWELL & RUNNEGAR (1970) e RUNNEGAR & NEWELL (1971) parecem pertencer à denominada escola taxonômica evolutiva (ver BERNARDI, *in* AMORIM, 1997), ambas consideradas implícitas. De fato, RUNNEGAR & NEWELL (1971) fundamentados em

seu amplo conhecimento morfológico dos bivalves permianos da Austrália e América do Norte, propõem uma classificação aparentemente convincente, sem estar, contudo, fundamentada numa análise teórica dos caracteres, havendo nítida preferência por caracteres mais relevantes (ver RUNNEGAR & NEWELL, 1971, p.28-29).

RUNNEGAR & NEWELL, 1971		
Família	Subfamília	Gênero
Megadesmidae Vokes, 1967		<i>Plesiocyprinella</i> Holdhaus, 1918
		<i>Casterella</i> Mendes, 1952
		<i>Othonella</i> Mendes, 1963
		<i>Ferrazia</i> Reed, 1932
		<i>Pyramus</i> Dana, 1847
		<i>Leptoterraia</i> Beurlen, 1954
		<i>Jacquesia</i> Mendes, 1944
? Pholadomyidae Gray, 1847	Pinzonellinae Beurlen, 1954	<i>Roxoa</i> Mendes, 1952
Mytilidae Rafinesque, 1815		<i>Coxesia</i> Mendes, 1952
Astartidae d'Orbigny, 1844		<i>Pinzonella</i> Reed, 1932
Modiomorphidae Miller, 1877		<i>Naiadopsis</i> Mendes, 1952
Família Incerta		<i>Terraia</i> Cox, 1934
		<i>Leinzia</i> Mendes, 1949

Tabela 1- Classificação dos bivalves do Grupo Passa Dois (Neopermiano), segundo RUNNEGAR & NEWELL (1971).

Por outro lado, parece haver consenso, na atualidade, de que o método de análise filogenética é o meio mais seguro para a reconstrução das relações de parentesco de grupos de organismos, inclusive fósseis (e.g., SIMÕES *et al.*, 1997; WALLER, 1998; FUXIANG, 1998). É sabido também que é extremamente difícil recuperar a história completa dessas relações (AMORIM, 1997). Embora o método de análise filogenética tenha surgido na década de 50 (HENNIG, 1950), somente 42 anos mais tarde houve uma tentativa de aplicação do método na análise sistemática dos bivalves do Grupo Passa Dois (SIMÕES, 1992). Este autor foi o primeiro a elaborar uma matriz de caracteres para invertebrados do Neopaleozóico, representados pelos bivalves da Família Megadesmidae, de ampla distribuição paleobiogeográfica no Gondwana. A matriz proposta (SIMÕES, 1992), entretanto, apresentava imperfeições, em grande parte decorrentes do conhecimento morfológico ainda precário de alguns táxons e da interpretação errônea de alguns caracteres, possivelmente incongruentes (e.g., descontinuidade sifonal e profundidade do sinus palial interpretados como caracteres distintos).

Recentemente, porém, SIMÕES *et al.* (1997) realizaram a primeira real aplicação do método filogenético para o estabelecimento das relações de parentesco entre os bivalves da Bacia do Paraná. A revisão dos resultados obtidos por SIMÕES (1992), bem como a

incorporação de novos dados, resultou na análise cladística de 15 táxons atribuídos à Família Megadesmidae Vokes, 1967, confirmando o monofiletismo do grupo, na concepção original de RUNNEGAR (1967, 1974, 1984). Como resultado a Família Megadesmidae Vokes, 1967 foi dividida em duas subfamílias: 1) Subfamília Plesiocyprinellinae, incluindo os gêneros endêmicos da Bacia do Paraná/Karoo; e 2) Subfamília Megadesminae, englobando os gêneros do Permiano marinho da Austrália e de outras áreas do Gondwana.

Pelo acima exposto, e considerando (1) a perspectiva de aplicação do método filogenético, (2) a descoberta de novos táxons, possivelmente atribuíveis aos megadesmídeos, (3) o encontro de exemplares em melhor estado de preservação do que aqueles examinados por SIMÕES *et al.* (1997) e (4) amplo exame da coleção-tipo estudada por MENDES (1952) e RUNNEGAR & NEWELL (1971), seria extremamente interessante realizar um amplo estudo cladístico dos bivalves do Grupo Passa Dois (famílias Megadesmidae Vokes, 1967 e Astartidae d'Orbigny, 1844). Desta perspectiva, o presente estudo poderia, pois, contribuir para o esclarecimento dos problemas ainda existentes relacionados à origem e evolução da maior parte dos táxons que compõem as assembléias de bivalves das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí. Adicionalmente, os resultados obtidos poderiam ser confrontados com os de MENDES (1952) e RUNNEGAR & NEWELL (1971), com óbvias implicações no entendimento da diversidade, relações de parentesco, paleobiogeografia e bioestratigrafia da malacofauna do Grupo Passa Dois.

Sob esta óptica, este estudo poderia oferecer uma oportunidade para testar a afirmação de BOUCOT (1979): "...I can only conclude that phylogenetic systematics, or cladistics (call it what you will), is nothing more or less than old-fashioned taxonomic classification...", sendo que "cladograms in themselves are really nothing more or less than graphical taxonomy". Por diversas razões (veja discussão em SIMÕES *et al.*, no prelo a), estas idéias tornaram-se, por muito tempo, populares nos círculos de Paleontólogos. Obviamente, se os comentários acima forem válidos, os resultados deste estudo deverão ser idênticos, ou ao menos similares, aos de RUNNEGAR & NEWELL (1971).

2. SÍNTESE DO PROBLEMA

O presente estudo dá continuidade à linha de pesquisa que, desde 1993, vem sendo desenvolvida no Laboratório de Paleozoologia Evolutiva, Departamento de Zoologia, do Instituto de Biociências da UNESP/Campus de Botucatu e no Programa de Pós-graduação do Instituto de Geociências da USP, em colaboração com pesquisadores (Prof. Dr. Antonio Carlos Marques) do Departamento de Biologia da USP/Campus de Ribeirão Preto, visando a ampliar o conhecimento das relações de parentesco e evolução dos bivalves do Neopaleozóico do Gondwana, como importante ferramenta para futuras análises paleobiogeográficas e bioestratigráficas. Na sua concepção original, como plano original de trabalho para o Mestrado, este estudo estava restrito à análise dos táxons da Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954, que juntamente com os Megadesmidae, são os elementos mais comuns da maiacofauna do Grupo Passa Dois. Contudo, durante o período entre a submissão e a publicação do artigo sobre a filogenia dos Megadesmidae, por SIMÕES *et al.* (1997), várias novas descobertas (*e.g.*, encontro de conchas bem preservadas tanto no campo, como em coleções científicas) serviram de estímulo para ampliar a análise cladística desses interessantes bivalves paleozóicos.

Conforme anteriormente comentado, SIMÕES *et al.* (1997) realizaram uma análise cladística envolvendo 15 dos 22 gêneros conhecidos da Família Megadesmidae Vokes, 1967. A análise de parcimônia resultou em uma topologia pouco resolvida (politomia) e bastante inconclusiva. Contudo, após uma análise de pesagem sucessiva, os autores obtiveram apenas duas hipóteses mais parcimoniosas. O resultado do consenso semi-estrito foi utilizado como a hipótese de trabalho, e seu estudo taxonômico resultou na divisão da Família Megadesmidae Vokes, 1967 em duas subfamílias: Megadesminae Vokes, 1967 e Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997. A primeira é representada pelo chamado “Grupo Australiano”, e a última é constituída por muitos dos gêneros da Bacia do Paraná (Brasil, Uruguai e Paraguai) e do Karoo (África do Sul). Além disso, o novo gênero *Itatamba* foi erigido para uma população de *Casterella gratiosa* Mendes, 1952, proveniente dos calcários oolíticos de Angatuba, SP (*e.g.*, MENDES, 1962).

Adicionalmente, os resultados mostraram que *Cowperesia* Mendes, 1952, não é um sinônimo júnior de *Pyramus* Dana, 1847, como previamente sugerido por RUNNEGAR & NEWELL (1971). Na época de sua publicação, este procedimento taxonômico foi recebido como uma das maiores contribuições do trabalho de RUNNEGAR & NEWELL (1971), pois supostamente fortalecia a relação de parentesco entre os táxons da Bacia do Paraná e do Permiano marinho da Austrália, fato sempre contestado pelo Prof. Dr. Josué Camargo Mendes (comunicação pessoal, dezembro de 1988). É bem verdade que o nome *Cowperesia* continuou sendo usado (e.g., ROHN, 1988) após RUNNEGAR & NEWELL (1971), mas a não adoção desta sinonímia nunca foi contestada, com base em bons argumentos taxonômicos.

Tendo sido verificada esta incongruência no estudo de RUNNEGAR & NEWELL (1971), uma nova hipótese de trabalho foi elaborada, ou seja: reavaliar o status de 5 gêneros (e.g., *Holdhausiella* Mendes, 1952; *Favalia* Mendes, 1962; *Angatubia* Mendes, 1962; *Othonella* Mendes, 1963; *Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966) os quais foram considerados também sinônimos júnior (RUNNEGAR & NEWELL, 1971; SIMÕES, 1992) de *Jacquesia* Mendes, 1952 (*Holdhausiella* Mendes, 1952; *Favalia* Mendes, 1962), *Pyramus* Dana, 1847 (*Angatubia* Mendes, 1962; *Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966) e *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918 (*Othonella* Mendes, 1963). Adicionalmente, tornou-se possível avaliar a posição dos gêneros *Tambaquyra* Simões *et al.*, no prelo b, *Religiicola* Rohn, 1985 e *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997, dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967.

Paralelamente, durante os trabalhos de campo realizados em Dezembro de 1997, com o objetivo de examinar o registro fossilífero dos sedimentos das formações Serra Alta e Terezina, aflorantes na região de Porangaba, porção central do Estado de São Paulo, foram coletadas, nos sedimentos da Formação Serra Alta, conchas bem preservadas e bastante similares, externamente, àquelas de *Casterella? camargoi* Beurlen, 1954. Contudo, imediatamente foi notado que tais conchas não poderiam ser atribuídas ao gênero *Casterella* Mendes, 1952. Além disso, durante a revisão dos gêneros *Anhembia* (Mendes), 1949 e *Leinzia* Mendes, 1949, notou-se que os mesmos não pertenciam à Subclasse Heterodonta (RUNNEGAR & NEWELL, 1971), mas sim à Família Megadesmidae Vokes 1967 (MELLO *et al.*, 1998b). Essa mudança é bastante significativa uma vez que ambas as famílias pertencem a subclasses diferentes, ou seja, a família incerta da Ordem Veneroida

pertence à Subclasse Heterodonta, enquanto a Família Megadesmidae Vokes, 1967, pertence à Subclasse Anomalodesmata. Tendo em vista este conjunto de novas descobertas e idéias, o escopo do presente estudo foi consideravelmente ampliado, passando a envolver a maior parte dos táxons propostos para as formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí.

3. OBJETIVOS

A presente dissertação está fundamentada na hipótese de que a metodologia cladística pode ser empregada no estudo de grupos de invertebrados fósseis, mesmo aqueles considerados “character-depauperate” (*sensu*, HEANEY, 1995), cujos restos preservados correspondem apenas às partes duras esqueléticas, como os bivalves. Isto parece ser especialmente verdadeiro para os casos em que a biota está excepcionalmente bem preservada, como ocorre no Grupo Passa Dois (SIMÕES *et al.*, 1997), Brasil ou no Neocarbonífero de Oklahoma (HEANEY, 1995), USA, onde suas partes fossilizadas fornecem evidências a respeito da anatomia das partes moles. Um estudo semelhante vem sendo também conduzido por ANELLI (em preparação), para os bivalves carboníferos da Formação Piauí, Bacia do Parnaíba.

Tendo em vista os comentários acima, os principais objetivos dessa dissertação são:

- a) Análise filogenética da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997, incluindo um número maior de táxons do que os analisados por SIMÕES *et al.* (1997). Estes autores incluíram 15 gêneros no grupo interno, enquanto que na análise aqui realizada foram examinados 25 táxons, no grupo interno;
- b) Análise filogenética da Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954, que inclui alguns dos táxons de maior representatividade nas assembléias de bivalves do Grupo Passa Dois {e.g., *Pinzonella illusa* Reed, 1932; *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928}, em uma inédita tentativa de esclarecer as relações de parentesco deste grupo com a Família Astartidae D’Orbigny, 1844, aventada por autores prévios (RUNNEGAR & NEWELL, 1971);
- c) Avaliação da posição sistemática do gênero *Terraia* Cox, 1934;
- d) Confronto dos esquemas implícitos de classificação de MENDES (1952) e RUNNEGAR & NEWELL (1971) com a taxonomia explícita (ver BERNARDI, *in* AMORIM, 1997) obtida como resultado da análise cladística;
- e) Examinar as implicações dos dados obtidos quanto às afinidades paleobiogeográficas sugeridas por RUNNEGAR (1977) e DICKINS (1983).

Desse ponto de vista, espera-se obter argumentos para a solução ou melhor compreensão de alguns problemas relacionados:

- 1) à validade, posição sistemática e relação de parentesco dos gêneros *Anhembia* (Mendes), 1949, *Leinzia* Mendes, 1949, *Tambaquyra* Simões *et al.*, no prelo b e *Othonella* Mendes, 1963;
- 2) à validade, posição sistemática e relações de parentesco, dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967, do gênero *Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966, considerado por SIMÕES (1992) como sinônimo de *Pyramus* Dana, 1847;
- 3) ao escopo do gênero *Jacquesia* Mendes, 1944, considerando a possibilidade dos gêneros *Holdhausiella* Mendes, 1952, e *Favalia* Mendes, 1962, corresponderem a sinônimos, conforme sugerido por RUNNEGAR & NEWELL (1971);
- 4) ao escopo do gênero *Roxoa* Mendes, 1952, considerando a possibilidade das diferenças morfológicas apresentadas pelas duas espécies do gênero, *Roxoa intricans* (Mendes), 1944 e *Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952, serem significativas a nível de distinção genérica;
- 5) à análise das afinidades de *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997 e *Relogiicola* Rohn, 1985, dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967, bem como suas proximidades com o gênero *Cowperesia* Mendes, 1952, evidenciada por semelhanças morfológicas;
- 6) à relação de parentesco entre os bivalves dos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 (Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954) e *Terraia* Cox, 1934, de posição taxonômica supra-genérica incerta (Família Tellinidae d'Blainville, 1814 - *sensu* MOORE, 1969) e aos demais gêneros a eles morfológicamente relacionados (*e.g.*, *Balantioselena* Speden, 1962; *Kaibabella* Chronic, 1952), do Neopermiano e Triássico da Europa, Nova Zelândia e América do Norte (RUNNEGAR, 1977);
- 7) à validade e posição sistemática do gênero *Nothoterraia* Rohn, 1985.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

Durante a realização da presente dissertação várias etapas relacionadas (1) à obtenção de novos exemplares para análise morfológica e (2) à metodologia empregada, foram superadas, contribuindo não somente para a tentativa de cumprimento dos objetivos anteriormente expostos, como também para o aprimoramento científico pessoal. Assim sendo, o presente estudo envolveu trabalhos de campo, de laboratório e escritório, a seguir relacionados.

4.1 EXAME DE COLEÇÕES CIENTÍFICAS

O presente estudo envolveu o exame morfológico detalhado de aproximadamente 3,5 mil exemplares de bivalves fósseis (**Anexo 2**) pertencentes às assembléias de *Leinzia froesi*, *Pinzonella illusa*, *Pinzonella neotropica*, *Terraia curvata*, *Leinzia similis* e *Paleomutela? platinensis*, que ocorrem em sucessão estratigráfica nas formações Serra Alta, Terezina/Corumbataí e Rio do Rasto. Em sua grande maioria, o material examinado está depositado na Coleção Científica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (DPE), no Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo/USP e na Coleção Científica do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva do Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista/UNESP-Campus de Botucatu. É importante salientar que grande parte dos espécimes analisados, e que estão depositados na Coleção Científica do Instituto de Geociências/USP, constitui o material original examinado por MENDES (1944, 1949, 1952, 1962), PETRI & FÚLFARO (1966) e RUNNEGAR & NEWELL (1971).

Material adicional para estudo foi gentilmente cedido pela Profa. Dra. Rosemarie Rohn do Instituto de Geologia e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista/UNESP-Campus de Rio Claro, provenientes de afloramentos nas proximidades do município de Fluiópolis, PR. Esse material consiste em moldes internos e externos em matriz fina (siltico-arenosa) das espécies *Terraia curvata* (Reed), 1929 e *Terraia bipleura* (Reed), 1929, além de inúmeras conchas silicificadas de *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928 e *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929. Ainda, exemplares da espécie *Pinzonella*

tiarajuensis Klein, 1997, provenientes da região de Tiaraju, RS, foram cedidos pela pesquisadora Carla Klein, da Universidade do Vale do Rio do Sinos em São Leopoldo, Rio Grande do Sul, complementando o material coletado nos mesmos afloramentos pelo Prof. Dr. Marcello G. Simões, no segundo semestre de 1996.

SIMÕES & FITTIPALDI (1987, 1988) trazem uma síntese dos principais trabalhos que contribuíram para compor o arcabouço morfológico dos táxons envolvidos na presente análise. Contudo, a despeito do vasto conhecimento morfológico existente para a malacofauna do Grupo Passa Dois, o estudo detalhado dos exemplares que compõem as coleções examinadas revelou a existência de espécies {e.g., *Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952; *Holdhausiella elongata* (Holdhaus), 1918; *Favalia arcuata* (Mendes), 1962} com conhecimento morfológico ainda incipiente, principalmente de suas feições internas (e.g., musculatura e charneira). Com efeito, foi necessária a realização de coletas adicionais de material, para obtenção de exemplares em melhor estado de preservação, que pudessem ampliar o conhecimento, sobretudo da morfologia interna, dos bivalves estudados, conforme brevemente comentado adiante.

4.2 TRABALHOS DE CAMPO

Diante da necessidade de obtenção de material adicional, coletas direcionadas foram realizadas em duas, das três principais áreas de afloramentos fossilíferos do Grupo Passa Dois (formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí), no Estado de São Paulo (SIMÕES *et al.*, no prelo c), isto é: **a)** região centro-sul (Porangaba-Bofete) e **b)** região nordeste (Rio Claro, Piracicaba, Tambaú).

Os afloramentos foram selecionados levando-se em conta a qualidade das exposições e o grande intemperismo dos sedimentos. Na sua grande maioria, os afloramentos examinados foram previamente estudados por MENDES (1952), LANDIM (1970), RAGONHA (1980), SOUSA (1985), SOUSA *et al.* (1991), SIMÕES *et al.* (1994), TORELLO & SIMÕES (1994), SIMÕES (1998) e SIMÕES & KOWALEWSKI (1998). Informações complementares acerca de sua idade e ambiente deposicional podem ser amplamente obtidas a partir de SOUSA (1985), ROHN (1988, 1994), MARANHÃO (1986, 1995) e SOUSA *et al.* (1991).

Foram os seguintes os afloramentos visitados:

a) Região centro-sul

↳ Porangaba-Bofete:

Na porção centro-sul do Estado de São Paulo ocorrem boas exposições de rochas do Grupo Passa Dois, ao longo da Rodovia Castello Branco (SP 280), entre os quilômetros 153-176, sentido capital-interior, aflorando sedimentos das formações Irati, Serra Alta e Terezina. O contexto geológico destes afloramentos foi, nos últimos anos, detalhadamente investigado por SOUSA (1985), SOUSA *et al.* (1991), MARANHÃO (1995) e MATOS (1995). Contudo, uma única ocorrência fossilífera era, até então, bem conhecida (SIMÕES & ANELLI, 1995), envolvendo bivalves (*i.e.*, *Runnegariella fragilis* Simões & Anelli, 1995) presentes em calcário lenticular da parte superior da Formação Terezina, aflorante cerca de 200 metros antes do quilômetro 165.

Durante os trabalhos de campo nos afloramentos desta região, foram identificados fósseis de bivalves pertencentes à assembléia de *Anhembia froesi*, em sedimentos da Formação Serra Alta, no km 160,650 da Rodovia Castello Branco (SP 280) (figs. 1 e 2), entre os municípios de Porangaba e Bofete, SP. Esta é uma nova ocorrência fossilífera (SIMÕES *et al.*, no prelo c), sendo que o afloramento inclui uma sucessão de siltito, siltito argiloso e folhelho siltico, cinza escuros, mais raramente cinza avermelhados, com intercalações centimétricas de arenito fino, cinza claro, pertencentes à Formação Serra Alta. Na base do afloramento, uma camada de siltito maciço a incipientemente laminado, com aproximadamente 2m de espessura, contém concreções carbonáticas, de textura micrítica, centimétricas a métricas, alongadas ou achatadas, dispostas concordantemente ao plano de acamamento do siltito (figs. 3 e 5). Conforme observado por SOUSA (1985) muitas vezes, tais concreções são cortadas por diques clásticos de arenito fino a muito fino, carbonático, sugerindo tratar-se de estruturas epigenéticas. Informações detalhadas sobre os prováveis ambientes de deposição destes sedimentos podem ser obtidas a partir de SOUSA (1985), LAVINA (1991), SOUSA *et al.* (1991), ROHN (1994) e KLEIN (1997).

Figura 1- Afloramentos da Formação Serra Alta às margens da Rodovia Fausto Santomauro (SP 127) (km 10,5), que liga os municípios de Rio Claro e Piracicaba, SP, e no km 160,650 da Rodovia Castello Branco (SP 280), próximo ao município de Porangaba, SP, modificado de SOUSA (1985).

Figura 2- Perfil de um trecho da Rodovia Castello Branco (SP 280) evidenciando a litologia presente em quatro importantes afloramentos do Grupo Passa Dois, modificado de SOUSA (1985).

Figura 3- Seção colunar do afloramento da parte basal da Formação Serra Alta, situado no km 160,650 da Rodovia Castello Branco (SP 280), próximo ao município de Porangaba, SP, modificado de SIMÕES *et al.* (no prelo c).

Os bivalves ocorrem na forma de conchas preservadas, articuladas abertas ou fechadas, dispersas dentro das concreções carbonáticas (SIMÕES *et al.*, no prelo c; MELLO *et al.*, 1998a), que ocorrem em dois níveis distintos dentro da sucessão de siltitos e folhelhos, da parte basal da Formação Serra Alta na área (fig. 3). Estão presentes as espécies *Tambaquyra camargoi* nov. comb. Simões *et al.*, no prelo b (= *Casterella? camargoi* Beurlen, 1954), *Anhembia froesi* (Mendes), 1949 e *Ferrazia? cardinalis* Reed, 1932.

b) Região nordeste:

↪ Rio Claro-Piracicaba

Nos trabalhos de campo realizados nesta região foram visitados afloramentos nos municípios de Rio Claro, Piracicaba e Tambaú, SP. Coletas direcionadas foram realizadas na seção aflorante ao longo da Rodovia Fausto Santomauro (SP 127), que liga os municípios de Rio Claro e Piracicaba, SP. Nesta seção, os sedimentos da base da Formação Corumbataí constituem a parte superior da pedreira de extração de calcário, do Membro Assistência da Formação Irati.

No afloramento (fig. 1) localizado em uma frente desativada de exploração de calcário, de propriedade do Calcário Vitte, situado no quilômetro 10,5 do lado direito da referida rodovia, sentido Rio Claro-Piracicaba (22°31'29"S/47°35'08"W), o contato entre os folhelhos pirobetuminosos da Formação Irati e os argilitos e siltitos arroxeados da Formação Corumbataí, pode ser facilmente observado, sendo considerado como a última intercalação rítmica de dolomitos e folhelhos pirobetuminosos (Formação Irati), que são recobertos por siltitos arroxeados, com finas intercalações de arenito (Formação Corumbataí) (fig. 5).

Neste afloramento foram encontrados bivalves da assembléia de *Anhembia froesi* (GHILARDI, 1999), mas nenhum exemplar pertencente ao gênero *Pinzonella* Reed, 1932 (fig. 4). Vale destacar que, apesar de constituir uma nova ocorrência de bivalves na base da Formação Corumbataí, o presente afloramento foi destruído durante as obras de duplicação da Rodovia Fausto Santomauro (SP 127), porém, suas características sedimentológicas, estratigráficas e tafonômicas foram analisadas por GHILARDI *et al.* (1997), SIMÕES *et al.* (no prelo c) e TORELLO (1999).

Figura 4- Seção colunar do afloramento localizado no km 10,5 da Rodovia Fausto Santomauro (SP 127), município de Rio Claro, SP, segundo GHILARDI (1999).

A

B

Figura 5- A) Afloramento localizado às margens da Rodovia Fausto Santomauro (SP 127), km 10,5, apresentando o contato (setas) entre os folhelhos pirobetuminosos e calcários dolomíticos da Formação Irati (subjacente), e a sucessão de siltito/argilitos que compõem os sedimentos da Formação Corumbataí (sobrejacente); B) Afloramento da parte basal da Formação Serra Alta, localizado no km 160,650 da Rodovia Castello Branco (SP 280), composto por uma sucessão de siltitos e folhelhos, apresentando um dos dois níveis de concreções carbonáticas (setas) onde ocorrem os bivalves.

↳ Rio Claro

Outro afloramento visitado situa-se no corte de estrada, a 1,5 km da antiga estação ferroviária do distrito de Ferraz ($22^{\circ}15'50''\text{S}/47^{\circ}34'53''\text{W}$) (afloramento nº 1/fig. 6), no município de Rio Claro, SP, tendo sido detalhadamente estudado por MENDES (1952), TORELLO & SIMÕES (1994), SIMÕES (1998) e SIMÕES & KOWALEWSKI (1998) (fig. 7). Os sedimentos desta porção inferior/média da Formação Terezina/Corumbataí compreendem siltitos e argilitos arroxeados, com espessas intercalações de arenito fino, algumas vezes silicificado, além de calcários e coquinas silicificadas. Por sua vez, os bivalves apresentam-se, na forma de moldes (internos e externos) e conchas silicificadas excepcionalmente preservadas, dispersos ou densamente empacotados no topo de arenito fino, silicificado, interpretado como tempestito proximal (TORELLO & SIMÕES, 1994; SIMÕES, 1998; SIMÕES & KOWALEWSKI, 1998).

As demais localidades fossilíferas na área de Rio Claro, SP, compreendem os afloramentos situados ao longo da estrada para a Fazenda Sant'ana de Urucaia (Rua 6), descritos por SIMÕES *et al.* (1994) e aqui identificados como afloramentos 2 ($22^{\circ}20'57''\text{S}/47^{\circ}35'35''\text{W}$), 3 ($22^{\circ}21'21''\text{S}/47^{\circ}35'39''\text{W}$) e 4 ($22^{\circ}21'48''\text{S}/47^{\circ}35'35''\text{W}$) (fig. 6). Nos afloramentos da Rua 6, intercalações de arenito bastante semelhante, tanto do ponto de vista sedimentológico (RAGONHA, 1980), como tafonômico (SIMÕES & KOWALEWSKI, 1998), aos aflorantes na seção da antiga estação ferroviária de Ferraz (afloramento 1), são também interpretados como tempestitos proximais (SIMÕES & KOWALEWSKI, 1998). Algumas vezes, o arenito está intemperizado, o que, de certa forma, facilita a extração mecânica das conchas silicificadas da matriz, bem como do arenito no interior das valvas.

Durante as visitas à Rua 6, uma nova ocorrência de bivalves da assembléia de *Pinzonella illusa* foi localizada (afloramento nº 5/fig 6), cerca de 500 metros após a ponte sobre o Ribeirão Batalha ($22^{\circ}20'76''\text{S}/47^{\circ}35'72''\text{W}$). Neste local, os fósseis ocorrem predominantemente na forma de moldes internos e externos, em um arenito fino a médio, esverdeado, sendo representados principalmente pelas espécies *Casterella gratiosa* Mendes, 1952 (mais abundante), *Favalia arcuata* Mendes, 1962, *Holdhausiella elongata* (Holdhaus), 1918, *Pinzonella illusa* Reed, 1932 e *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952.

Figura 6- Afloramentos da parte média e superior da Formação Corumbataí nas proximidades do município de Rio Claro, SP, que forneceram material para o presente estudo, modificado de SIMÕES (1998). Explicação no texto.

↪ Tambaú

Com relação aos bivalves da assembléia de *Pinzonella neotropica*, merecem destaque os três afloramentos fossilíferos (fig. 8) localizados na região de Tambaú, nordeste do Estado de São Paulo. Estes afloramentos estão precisamente localizados a 5,2 km do Rio Tambaú, a partir da cidade homônima, pela antiga estrada secundária que liga Tambaú a Santa Rosa do Viterbo (TORELLO, 1999).

O primeiro afloramento (21°39'58"S/47°14'86"W) situa-se à margem direita desta estrada (afloramento nº 1/figs. 8, 9 e 12). É formado por espesso pacote de sedimentos da Formação Corumbataí, incluindo uma sucessão de arenitos, siltitos e argilitos, e que apresentam gretas de contração e estruturas onduladas (wavy) (fig. 10).

Por sua vez, o segundo afloramento localiza-se nas terras de propriedade do Sítio São João do Capão Redondo (21°39'36"S/47°15'32"W) (afloramento nº 2/figs. 8, 10 e 12). Neste afloramento, os sedimentos da Formação Corumbataí são representados por arenitos, siltitos e argilitos, estando presentes estruturas sedimentares como estruturas onduladas (wavy) (fig. 10). Os fósseis de bivalves encontram-se numa camada de siltito/argilito, com aproximadamente 10 cm de espessura, apresentando-se dispersos ou densamente empacotados na matriz sedimentar.

Já o terceiro afloramento está localizado nas terras de propriedade da Fazenda São Roque (21°38'76"S/47°14'15"W) (figs. 8, 11 e 12). A sucessão de sedimentos presentes neste afloramento é bastante similar àquela dos afloramentos anteriores (fig. 11). Neste afloramento, predominam os espécimes de *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928, *Cowperesia anceps* (Reed), 1935, *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929 e, possivelmente, *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952, que ocorrem em arenito fino-siltito claro, estando presente na forma de moldes (internos e externos) ou conchas silicificadas (DALPONTE & GONÇALVES, 1979; MARANHÃO, 1995; TORELLO & SIMÕES, 1996; TORELLO, 1999).

O material coletado nestes afloramentos são submetidos, no próprio local de coleta, ao **procedimentos padrão** visando sua acomodação e transporte até o laboratório, onde serão cuidadosamente preparados, segundo a metodologia mencionada no **Item 4.3** deste capítulo.

Figura 8- Afloramentos fossilíferos da parte superior da Formação Corumbataí ao longo da estrada secundária que liga os municípios de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP, segundo TORELLO (1999).

Figura 9- Seção colunar do afloramento nº 1, da Formação Corumbataí, localizado na estrada secundária que liga as cidades de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP, segundo TORELLO (1999).

Figura 10- Seção colunar do afloramento n° 2, da Formação Corumbataí, localizado na estrada secundária que liga as cidades de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP, segundo TORELLO (1999).

Figura 11- Seção colunar do afloramento nº 3, da Formação Corumbataí, localizado na estrada secundária que liga as cidades de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP, segundo TORELLO (1999).

A

B

C

Figura 12- Afloramentos da parte superior da Formação Corumbataí, localizados na estrada secundária que liga as cidades de Tambaú e Santa Rosa do Viterbo, SP. **A)** Afloramento nº 1, apresentando três níveis fossilíferos incluídos na sucessão de siltitos com intercalações de arenitos finos, como indicados pelos colaboradores; **B)** Detalhe, em planta, do nível fossilífero (arenito) do afloramento nº 2, representado por uma sequência de arenitos com intercalações de siltitos; **C)** Parte basal da seção (arenito fino) do afloramento nº 3, representado por uma sucessão de arenitos com intercalações de siltito.

4.3 TRABALHOS DE LABORATÓRIO

Em sua grande parte, os espécimes depositados nas coleções científicas examinadas encontravam-se já extraídos da matriz sedimentar e preparados, estando assim prontos para serem minuciosamente examinados. Não obstante, entretanto, alguns exemplares foram submetidos a nova preparação, especialmente mecânica com vistas a melhor visualização de determinadas estruturas morfológicas (*e.g.*, charneira, inserções musculares).

Por sua vez, a preparação dos espécimes adicionais, coletados durante os trabalhos de campo, envolveu, principalmente, a utilização de métodos rotineiros, físicos e químicos, bem como a confecção de moldes de látex. Adicionalmente, a técnica de esfumaçamento dos fósseis foi empregada para efeito de fotografia, de acordo com as indicações de ROCHA-CAMPOS (1969), SIMÕES (1988, 1992), SIMÕES & FITTIPALDI (1988, 1992) e ANELLI (1994). Desse modo, por constituírem técnicas paleontológicas rotineiras, as mesmas não serão descritas no presente documento.

Além disso, fotografias e desenhos, estes preparados a partir das fotografias ou sob câmera clara, constituíram atividades adicionais de laboratório que facilitaram a representação de caracteres morfológicos necessários à construção da matriz de caracteres, utilizada na análise cladística.

Por fim, vale mencionar que alguns dos táxons aqui examinados foram bem ilustrados em literatura prévia, aqui amplamente citada. Portanto, no presente documento serão ilustrados somente os táxons ou estruturas morfológicas que ainda não haviam sido ilustradas ou estavam inadequadamente figuradas, na literatura consultada.

4.4 SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

O presente estudo é conduzido, em grande parte, com a utilização da **Metodologia Filogenética** ou **Cladística**, assim como diversos conceitos a ela relacionados. Contudo, não se trata de uma abordagem sobre o método filogenético propriamente dito, em que seus pontos controversos deveriam ser exaustivamente discutidos. Este trabalho tem como proposta a utilização da metodologia cladística como ferramenta na tentativa de esclarecer as relações de parentesco entre grupos fósseis de organismos, inserindo o resultado obtido num contexto mais amplo, isto é, evolutivo, paleobiogeográfico e geocronológico. Trata-se, portanto, de uma nova abordagem no escopo da Paleontologia de Invertebrados no Brasil. De fato, até o momento, apenas 3 artigos (*e.g.*, MARTINS-NETO, 1990; CARVALHO *et al.*, 1997; SIMÕES *et al.*, 1997) rigorosamente elaborados segundo a escola cladística, foram publicados por paleontólogos de invertebrados brasileiros¹. Um amplo levantamento da literatura paleontológica brasileira, nos últimos 5 anos, mostra que há uma tendência maior de aceitação da metodologia por parte dos paleontólogos de vertebrados. Esta tendência pôde ser facilmente observada no último Congresso Brasileiro de Paleontologia, realizado em agosto de 1997, no município de São Pedro, SP, onde a mesa redonda “*Sistemática Filogenética*” teve como esmagadora platéia a comunidade de paleontólogos de vertebrados.

Embora as mudanças no pensamento paleontológico estejam se processando de maneira relativamente rápida, (*e.g.*, JOHNSTON & HAGGART, 1998) poucos são, ainda, os paleontólogos de invertebrados que estão empregando e/ou estão familiarizados com a metodologia cladística, tanto na América do Norte, quanto na Europa (Dr. Jay Scheneider, Youngstown State University; Dr. Peter Roopnarinie, California Academy of Sciences). Neste contexto, mesmo considerando o fato de que excelentes textos introdutórios em português estejam disponíveis (*e.g.*, AMORIM, 1997), seria oportuno apresentar alguns dos principais conceitos da escola cladística, de maneira sucinta, de forma a torná-los acessíveis e triviais a todos os paleontólogos. deixando evidente suas aplicações, importâncias e limitações que certamente transcendem o escopo da Biologia (AMORIM & AMORIM, 1992; MARQUES & AMORIM, 1996). Portanto, a seguir serão apresentados alguns dos tópicos gerais do universo filogenético, envolvendo conceitos básicos e sua

operacionalidade, de maneira que um aprofundamento nesta metodologia poderá ser feito com base na consulta da bibliografia aqui indicada.

4.4.1 Surgimento do Pensamento Filogenético

Todo o pensamento desenvolvido sobre a sistemática biológica, desde os primeiros estudos de filósofos gregos, sofreu inúmeras mudanças ao longo do tempo e, atualmente, encontra-se representado por três principais vertentes:

- a) **Escola Evolutiva Clássica:** apresentou grande desenvolvimento no período compreendido entre as décadas de 1940 e 1960, tendo como expoentes, pesquisadores como Ernest Mayr e George G. Simpson;
- b) **Escola Feneticista:** defendida por Robert Sokal e Peter Sneath nas décadas de 1970 e 1980, perdeu muito de sua força, tendo atualmente pequena projeção. As principais contribuições desta escola foram as obras: "*The Principles of Numerical Taxonomy*" (SOKAL & SNEATH, 1963) e "*Numerical Taxonomy*" (SNEATH & SOKAL, 1973);
- c) **Escola Filogeneticista ou Cladista:** proposta, inicialmente, pelo entomólogo alemão Willi Hennig em 1950, fundamenta-se em princípios rígidos, como o princípio da monofilia (*i.e.*, condição apresentada por um grupo de organismos com um conjunto único de características que os define, bem como um único ancestral comum). Apresenta como principais seguidores Gareth Nelson e Donn E. Rosen.

Merece destaque o fato de que o trabalho original de Willi Hennig em 1950, não foi amplamente reconhecido pela comunidade científica por ter sido redigido e publicado inicialmente em língua alemã. Contudo, foi elogiado pelos poucos pesquisadores que o utilizaram (SIMPSON, 1961; SOKAL & SNEATH, 1963). Somente em 1966, com a tradução para o inglês da obra original, é que essas idéias foram difundidas entre os sistematas.

Paralelamente, no final da década de 50, tem início a chamada **Taxonomia Numérica** (MICHENER & SOKAL, 1957; SNEATH, 1957a, b; SOKAL & MICHENER, 1958; SOKAL, 1959), onde as classificações seriam feitas com base em algoritmos, os quais levariam em conta a similaridade global entre os organismos, além de permitir a reprodução dos mesmos resultados por várias vezes (FERRAREZZI & MARQUES, 1997). Seu

¹ No momento em que a presente dissertação está sendo finalizada, um estudo semelhante está sendo conduzido pelo Prof. L. E. Anelli (IG/USP).

aperfeiçoamento se deu com o desenvolvimento dos computadores, o que permitiu a realização de cálculos cada vez mais elaborados.

Durante as décadas de 1960, 1970 e 1980 as três escolas viram-se envolvidas em um grande debate, que pode ser detalhadamente reconstituído através das páginas de **Systematic Biology**² (originalmente denominado Systematic Zoology) e **Cladistics**³, dois dos mais conceituados periódicos de Ciências Biológicas deste século. Por fim, a proposta de Willi Hennig mostrou-se superior, em vários aspectos, àquelas das escolas Feneticista e Evolutiva Clássica⁴, apresentando-se, a partir daí, com uma maior sustentação e algumas reformulações, devido, em grande parte, aos trabalhos de ELDREDGE & CRACRAFT (1980), NELSON & PLATNICK (1981), WILEY (1981), AX (1987), WILEY *et al.* (1991) e FOREY *et al.* (1992).

4.4.2 Conceitos em Sistemática Filogenética

Dentro de um estudo filogenético, tão importante quanto o conhecimento da operacionalidade do método e etapas a serem desenvolvidas, é a análise de inúmeros conceitos que têm papel fundamental no embasamento do pensamento a ser adotado e seguido pelo pesquisador ao longo de sua investigação. Dentre eles, destacam-se o Conceito de Espécie, de Homologia, entre outros, comentados a seguir.

4.4.2.1 Conceito de Espécie

De acordo com SMITH (1994), um paleontólogo realizando uma investigação cladística deve tomar como ponto de partida a escolha dos espécimes a serem utilizados, para que não ocorram comparações entre indivíduos em estágios diferentes de desenvolvimento (*i.e.*, semaforontes). Este grupo de espécimes selecionado possui, portanto, morfologia semelhante e, segundo o autor, constituiria um **fena** (singular= fenon), cuja determinação pode ser complementada por modelos estatísticos. Neste ponto do estudo deve-se adotar o conceito de espécie que será o ponto de distinção entre seguir o pensamento filogeneticista (WILEY, 1981) ou a visão cladista (NELSON & PLATNICK, 1981).

² Este periódico pode ser consultado pela internet através do endereço: *Systematic Biology* (<http://www.utexas.edu/ftp/depts/systbiol/>)

³ Este periódico pode ser consultado pela internet através do endereço: *Cladistics* (<http://www.vims.edu/~mes/hennig/journal.html>)

⁴ Um interessante texto condensado sobre "o grande debate" pode ser consultado em BERNARDI (*in* AMORIM, 1997).

Muito poderia ser dito acerca das definições de espécie já propostas, contudo, elas estão restritas a duas linhas de pensamento, a saber: a) **Definições de Processo**, em que são valorizados os processos evolutivos necessários ao surgimento de uma espécie; b) **Definições de Padrão**, que admite um conceito de espécie tido como operacional.

SMITH (1994) apresenta os seguintes conceitos de espécie, com base nas Definições de Processos:

Conceito Biológico de Espécie: Espécies são “grupos de populações naturais que se reproduzem e as quais estão reprodutivamente isoladas de outros grupos” (MAYR, 1969). Fica claro, portanto, que numa escala de relevância, as diferenças morfológicas são suplantadas pelo potencial reprodutivo das espécies envolvidas;

Conceito de Espécie Evolucionária: A definição de espécie como “uma seqüência de populações seguindo a linha ancestral-descendente, as quais se desenvolvem separadas de outras populações”, foi proposta por SIMPSON (1961), como uma tentativa de aplicação do Conceito Biológico de Espécie para os fósseis. Deve-se ter em mente que, na falta de uma evidência direta, o autor teve que considerar uma correlação direta entre o isolamento reprodutivo e o grau de divergência morfológica dentro das linhagens, para que fosse possível o estabelecimento de uma espécie, retornando ao problema de uma distinção morfológica e não genética;

Conceito Hennigiano de Espécie: Assim como observado para o Conceito Biológico de Espécie, HENNIG (1950, 1966) considera o isolamento reprodutivo como fundamental para o estabelecimento de uma espécie, contudo baseia sua espécie na topologia de uma árvore, ou seja, cada ramo terminal ou entrenó de uma árvore evolucionista representa uma espécie, sendo que ela só termina quando diverge para formar uma nova espécie, ou se extingue.

Por sua vez, outros conceitos de espécie são trazidos por SMITH (1994), agora com base nas Definições de Padrão:

Conceito de Espécie Filogenética: Tais espécies são estabelecidas através de análise comparativa de todos os **fena** de interesse para o estudo, sendo então submetidos a uma análise filogenética, em que os grupos e subgrupos da árvore são definidos por, pelo menos, uma característica distintiva. Aquelas espécies que não apresentam uma característica distintiva ainda assim são válidas;

Conceito de Espécie Monofilética: Para sua definição os **fena** são submetidos aos mesmos procedimentos utilizados para as espécies filogenéticas, contudo são reconhecidas como espécies, aquelas que possuem pelo menos um caráter distintivo, sendo as demais aceitas como metaespécies, ou seja, conjunto populacional restante após um processo de cladogênese, no qual uma nova espécie surge e a população original se mantém.

A escolha de um dos conceitos anteriormente citados para dar suporte à análise filogenética terá como benefício adicional a distinção entre uma **Árvore Filogenética** (entidade temporal) e um **Cladograma** (entidade atemporal).

No caso particular dos paleontólogos, levando-se em conta o tipo de material disponível, algumas considerações podem ser feitas com relação ao pensamento a ser seguido para a escolha do conceito de espécie mais adequado. Uma vez que o material fossilífero inviabiliza a realização de testes reprodutivos ou de distribuição, pode-se considerar como pouco úteis os conceitos derivados das Definições de Processo. Por outro lado, a base morfológica dos conceitos derivados das Definições de Padrão é compatível com os dados paleontológicos, mostrando, a primeira vista, que esses conceitos parecem ser mais coerentes e principalmente passíveis de teste.

Adota-se a denominação de **Cladista de Padrão** para os seguidores, paleontólogos ou não, dos conceitos derivados das Definições de Padrão, sendo que, para eles, o cladograma é a primeira hipótese de relacionamento entre os grupos e, portanto, não envolvendo, neste momento, nenhum componente temporal.

4.4.2.2 Homologia, Analogia e Homoplasia

Quando um pesquisador ingressa pela primeira vez no campo da análise morfológica, base fundamental para uma análise filogenética, muitas são as dúvidas e dificuldades no trato diário com a morfologia dos organismos envolvidos. Face a esta dificuldade, a familiaridade com alguns conceitos torna mais amena a compilação dos dados a partir dos espécimes, sejam eles fósseis ou não.

Conceitos como o de Homologia, Analogia e Homoplasia, quando bem compreendidos e incorporados ao pensamento e ao discurso do pesquisador, prestam um grande auxílio no estabelecimento das relações existentes entre as diversas características que compõem os organismos em estudo, sejam eles de uma ou mais espécies.

Owen (1849) definiu estrutura homóloga como sendo “o mesmo órgão sob qualquer variedade de forma ou função”, como verificado entre a pata dianteira de um cavalo, o braço humano e a asa de uma ave, que apesar de serem estruturas diferentes estão na mesma posição topográfica. Ainda, analogia seria representada por “uma parte ou órgão o qual apresenta a mesma função”, como ocorre com as asas das borboletas e das aves.

AMORIM (1997) apresenta um breve histórico da utilização dos termos homologia e analogia, destacando que, a despeito de sua complexidade e imensa importância, sobretudo para a Biologia Comparada, estes conceitos estão definidos de maneira apenas intuitiva na literatura. De acordo com o autor, os conceitos podem ser definidos como:

Homologia: Relação entre estruturas idênticas ou diferentes entre si em indivíduos ou espécimes distintos, presentes em cada um deles devido à herança dessa estrutura desde a espécie ancestral comum mais recente das duas, transmitida ininterruptamente ao longo das gerações ou espécies descendentes intermediárias;

Analogia: Relação de semelhança existente entre duas estruturas **necessariamente** não-homólogas que desempenham a mesma função em um organismo.

Para o autor, é preciso ter claro que, “dentro de um paradigma evolutivo, ao se fazer uma afirmação de homologia de uma estrutura em grupos distintos, está sempre implícita uma afirmação de que essa estrutura supostamente esteve presente na espécie ancestral comum mais recente entre os grupos envolvidos” (AMORIM, 1997).

Já o conceito de homoplasia é muito semelhante à idéia principal de homologia. Muitas vezes utilizado como sinônimo de convergência ou paralelismo, homoplasia pode ser definida como a ocorrência de semelhança adquirida independentemente durante a evolução de um grupo, ou seja, é a relação de semelhança entre estruturas em indivíduos ou espécies distintos presentes em cada um deles devido à ocorrência independente, em níveis distintos de generalidade, de modificações que resultaram na forma final semelhante. A estrutura que apresenta homoplasia é chamada **homoplástica** (AMORIM, 1997). Adiante serão discutidos outros aspectos relacionados à homoplasia, sendo que para tanto é necessária a apresentação de conceitos adicionais.

4.4.2.3 Séries de Transformação e Caracteres Compartilhados

Caráter e Estrutura são dois termos muito importantes, mas muitas vezes empregados incorretamente na literatura. Por vezes são empregados como sinônimos, a despeito de apresentarem definições diferentes. Considera-se **estrutura** como qualquer parte do corpo de um dado organismo, ou ainda como qualquer expressão fenotípica, morfológica ou não, que tenha base genética, ou até mesmo qualquer parte de um DNA (e.g., cromossomo, gene). Portanto, estrutura consiste numa entidade material e, desse modo, pode-se lidar com estruturas comportamentais, estruturas fisiológicas, etc.

Fala-se em **Caráter** quando as diferenças apresentadas por duas estruturas homólogas de organismos diferentes são tratadas, sendo este, portanto, uma entidade abstrata. Contudo, não se pode considerar que determinado organismo apresenta um caráter homólogo, mas, sim, uma estrutura homóloga ou ainda uma condição homóloga de determinado caráter.

A observação detalhada da morfologia de qualquer grupo de espécies, seja ele fóssil ou não, permite não apenas a identificação de estruturas homólogas, como também a determinação das modificações ocorridas ao longo da evolução do grupo e, por fim, inferir a ancestralidade comum às espécies envolvidas. De acordo com AMORIM (1997), “o conjunto de espécies recentes e/ou fósseis que compartilha a condição modificada de um determinado caráter é descendente de uma mesma espécie ancestral na qual essa condição modificada surgiu”.

O termo **Série de Transformação** foi cunhado por HENNIG (1950, 1966) para denominar a seqüência de modificações que uma determinada estrutura sofreu, tornando-se sucessivamente mais derivada. Consequentemente, entre duas condições homólogas quaisquer, haverá sempre uma condição pré-existente de uma dada estrutura, a partir da qual surgiu, por modificação, uma nova condição chamada de **Condição Plesiomórfica** ou **Plesiomorfia** (HENNIG, 1950, 1966). Em contra partida, a condição recente de uma estrutura, resultante de tal modificação, é designada de **Condição Apomórfica** ou **Apomorfia**. Portanto, a série de transformação mais simples (fig. 13A) é constituída por uma condição plesiomórfica e uma apomórfica, bem como por um único caráter que efetua a transformação. Contudo, existem séries mais complexas (fig. 13B), compreendendo uma

série de modificações, em determinada estrutura, ao longo do tempo. Nestes casos, as condições plesiomórficas e apomórficas estão ligadas ao nível de generalidade observado.

A) Série de Transformação Simples (um caráter):

B) Série de Transformação Complexa (vários caracteres)

Figura 13- Exemplos hipotéticos de Série de Transformação Simples e Série de Transformação Complexa; setas indicam o sentido das modificações.

A figura 13B traz uma série de transformação complexa na qual a condição “quadrado” (□) é plesiomórfica em relação à condição “triângulo” (Δ) que representa uma condição apomórfica. Contudo, a condição “triângulo” é considerada plesiomórfica, em relação à condição apomórfica “círculo” (O) e assim por diante.

Segundo AMORIM (1997), é extremamente importante considerar que, em um grupo de espécies, aquelas que compartilham a condição mais avançada de uma série de transformação complexa, também são apomórficas em relação às condições anteriores dessa série. Isto se dá, pois um caráter corresponde a uma modificação (entidade abstrata) e não um estado (entidade material), de modo que uma modificação anterior, ocorrida em uma série de transformação, será encontrada em todos os estados posteriores que se modificaram mais recentemente neste grupo.

Dentro de um dado grupo de organismos em estudo, as modificações (condição apomórfica) podem não estar restritas a uma única espécie ou a um único indivíduo de uma espécie. Na verdade, os caracteres muitas vezes são compartilhados por um grupo taxonômico, passando, assim, a ser chamado de **Simplesiomorfia**, quando a condição compartilhada é uma plesiomorfia, e **Sinapomorfia**, quando o grupo compartilha uma condição derivada (apomorfia).

Ainda neste contexto, vale definir o termo **Autapomorfia**, ou seja, um caso particular de apomorfia, onde os caracteres são apomórficos para **um único** ramo terminal de um cladograma. Contudo se um cladograma expressa as relações de um grupo a nível de gênero, havendo uma autapomorfia em algum de seus ramos terminais, este caráter é

considerado sinapomórfico a um nível menor de generalidade (espécie), o qual não está explícito no cladograma (AMORIM, 1997).

O conhecimento destes conceitos permite a exploração de mais alguns aspectos relacionados à homoplasia (**Item 4.4.2.2**), que pode apresentar-se de três maneiras, a saber:

- a) **Paralelismo**, é representada por uma **mesma condição plesiomórfica** que se modifica de maneira idêntica em duas espécies diferentes, resultando numa condição apomórfica semelhante para as duas espécies. É freqüente em grupos muito próximos;
- b) **Convergência** não resulta em estruturas muito semelhantes. Ocorre entre duas espécies diferentes, onde **condições plesiomórficas diferentes** são alteradas, produzindo condições apomórficas semelhantes;
- c) **Reversão** ou pseudosimplesiomorfia (*sensu*, WILEY, 1981), pode ser observada em uma determinada espécie onde uma condição sinapomórfica para um nível mais abrangente (condição **arqueomórfica**, segundo AMORIM, 1997) sofre uma modificação, resultando numa condição apomórfica final bastante semelhante à condição plesiomórfica original.

4.4.2.3.1 Polarização dos Caracteres

A aplicação prática dos conceitos anteriormente vistos conduz a uma situação de fundamental importância num estudo filogenético, ou seja: como determinar qual é a condição apomórfica e a condição plesiomórfica em uma série de transformação?

Toda série de transformação é formada por um grupo de estruturas homólogas e seus caracteres. Quando esta série possui apenas dois estados de um determinado caráter ela já está automaticamente **ordenada**, isto é, sabe-se que uma necessariamente se modificou e deu origem à outra. Contudo, ela não está **polarizada**, pois, neste estágio, não se sabe qual condição é a original e qual é a derivada. Por sua vez, uma série de transformação com muitos estados de um mesmo caráter encontra-se **não-ordenada** e **não-polarizada**, pois são possíveis inúmeras combinações entre os estados. Portanto, a polarização dos caracteres corresponde ao método empregado para a determinação da direção da evolução das modificações. Se os caracteres utilizados na análise forem apenas codificados e ordenados, mas não polarizados, o resultado será um diagrama não enraizado (fig. 16C).

A real seqüência de modificações dos caracteres em uma série de transformação foi sempre alvo de investigações por parte dos pesquisadores, resultando em inúmeras propostas para a determinação da polarização dos caracteres, mesmo antes da chegada do Sistemática Filogenética de HENNIG (1950, 1966). Uma delas defendia a idéia de que a condição original, posteriormente denominada plesiomórfica, seria aquela encontrada com maior freqüência no grupo em estudo. Os novos conceitos apresentados por HENNIG (1950, 1966) sugerem, entretanto, que a freqüência de determinada característica, em um dado grupo, será controlada pelo seu surgimento mais recente ou mais tardio na evolução do grupo. Sabe-se hoje, porém, que pelo menos dois métodos podem ser utilizados para a determinação da polarização dos caracteres, conforme abaixo descrito:

- a) **Métodos Diretos:** Tem como pontos fundamentais (1) a utilização da distribuição estratigráfica de um táxon, em que a característica presente no fóssil mais antigo seria a plesiomórfica, ou (2) seu desenvolvimento ontogenético, em que a característica presente nos estágios iniciais do desenvolvimento seria a condição primitiva. Contudo, dadas as limitações intrínsecas do registro fóssil (NELSON & PLATNICK, 1981; SMITH, 1994) há enorme dificuldade na utilização de tal método.
- b) **Método Indireto:** Este método utiliza o chamado **Grupo Externo** (Outgroup), ou seja, um ou mais táxons que tenham uma relação bastante próxima com o grupo em estudo, neste contexto, chamado de **Grupo Interno** (Ingroup). A condição presente no grupo externo é tida como a mais generalizada e, portanto, plesiomórfica, uma vez que a novidade apresentada no grupo interno corresponde à condição apomórfica. Esse método tem como vantagem a fácil obtenção de caracteres e a objetividade na escolha do grupo mais próximo para compor o grupo externo. Em contrapartida, o pesquisador deve ter um amplo e sólido conhecimento tanto do grupo interno quanto do grupo externo.

4.4.2.4 Agrupamentos Taxonômicos

O conhecimento acumulado até agora permite a análise do que, segundo AMORIM (1997), corresponde à base teórica do método filogenético, criada por HENNIG (1950, 1966), ou seja: "Apomorfias compartilhadas são indícios de ancestralidade comum exclusiva". Com isso temos que o grupo formado por espécies que incluem uma ancestral e

todas as suas descendentes recebe o nome de **Grupo Monofilético** (Monofiletismo⁵) ou **Holofilético** (fig. 14). Para outras definições acerca do termo **Monofilético**, recomenda-se BERNARDI (1981).

Em adição, foram também propostos por HENNIG (1950, 1966) novos termos para acomodar os grupos considerados não monofiléticos. Para o autor, **Grupo Parafilético** seria formado por táxons cujos caracteres diagnósticos são simplesiomorfias. Por sua vez, um **Grupo Polifilético** seria constituído por táxons cujos caracteres diagnósticos são homoplasias.

Muita controvérsia surgiu em relação a esses termos. Suas proposições originais tiveram como base as características compartilhadas pelos seus componentes, fato bastante contestado por outros pesquisadores que defendiam a utilização das relações de parentesco, mais do que as características compartilhadas, para tais definições (NELSON, 1971; FARRIS, 1974; PLATNICK, 1977).

Em 1981, BERNARDI promove uma releitura destes termos visando a estabelecer um consenso entre os pesquisadores e propondo novas definições. Segundo ele, Grupos Parafiléticos são: "Grupos Merofiléticos que resultam da exclusão de um ou mais Grupos Merofiléticos do menor Grupo Monofilético de que fazem parte" (fig. 14), assim como Grupos Polifiléticos são: "Grupos Merofiléticos que resultam da exclusão de pelo menos um Grupo Parafilético do menor Grupo Monofilético de que fazem parte" (fig. 14). Ainda, foi sugerido o termo **Grupo Merofilético** para abrigar todos os grupos não monofiléticos, ou seja, os grupos parafiléticos e polifiléticos, e sendo definido como um "Grupo Monofilético maior do qual se retirou um Grupo Monofilético menor ou um Grupo Merofilético menor".

⁵ De acordo com AMORIM (1997), a designação correta para a condição apresentada por um grupo monofilético é monofiletismo, e não monofilia como geralmente é encontrado, uma vez que "-filia" refere-se a "amizade, afinidade por" e não condição.

Figura 14- Filogenia de um grupo hipotético com seis táxons terminais (A, B, C, D, E, F). Notar os grupos monofiléticos (W; X; Y; Z) e merofiléticos (Parafilético=S; Polifilético=T), modificado de AMORIM (1997).

4.4.2.5 Matriz de Caracteres

Ao longo da trajetória da Sistemática Filogenética, grande avanço foi obtido com o desenvolvimento dos métodos numéricos, como resultado da formalização das diferentes etapas da análise cladística, facilitando a aplicação mais objetiva da metodologia cladística por pesquisadores de diferentes formações, mesmo os não sistematas. Contudo, segundo MARQUES (1997), é importante destacar certas exigências básicas do método que devem ser cumpridas antes de se conduzir uma análise desta natureza. Tais exigências referem-se à delimitação do universo da análise, grupos de estudo (grupos internos e externos), táxons terminais, codificação, ordenação e polarização de caracteres, assim como o reconhecimento das homologias primárias, a seguir comentados.

4.4.2.5.1 Grupo de Estudo

A assimilação dos conceitos vistos até aqui auxiliam a realização da nova etapa do estudo filogenético, representada pela construção de uma matriz de caracteres, à medida que facilita o trato com as diversas características morfológicas, bem como a identificação, mesmo que “a priori”, dos possíveis grupos taxonômicos existentes.

Neste contexto, tem-se na escolha do grupo em estudo um importante passo para o desenvolvimento do projeto. Para tanto, primeiramente, deve-se determinar qual o nível de generalidade com o qual se vai trabalhar, e a partir dele os táxons que constituirão a topologia da árvore, em outras palavras: se o trabalho for conduzido ao nível de gênero, a topologia será representada pelas diversas espécies desses gêneros e assim por diante.

De acordo com os fundamentos da Sistemática Filogenética, é importante que os táxons terminais de determinada análise, independentemente de sua categoria taxonômica, escolhidos para representar o grupo interno **sejam, necessariamente**, monofiléticos (fig. 14). O monofiletismo do grupo interno deve ser evidenciado por sinapomorfias determinadas em análises anteriores, ou inferida a partir da observação, em um nível de generalidade superior ao utilizado na análise.

A utilização do método indireto de polarização dos caracteres (**Item 4.4.2.3.1**), bastante indicada para grupos fósseis, implica na inclusão de pelo menos um grupo externo ao grupo de estudo, sendo que este terá a finalidade de enraizar o cladograma em uma análise de parcimônia, bem como proporcionar a polarização das séries de transformação dos caracteres.

O grupo externo pode ser representado por um ou mais táxons que, preferencialmente, sejam aparentados do grupo interno, sem fazer parte deste, possuindo, assim, características comparáveis às do grupo interno. Recomenda-se a utilização do grupo irmão do grupo interno para compor o grupo externo, não sendo esta uma regra, uma vez que, a princípio, qualquer táxon fora do grupo interno é um grupo externo em potencial (MARQUES, 1997). Considerações adicionais acerca dos táxons terminais bem como dos problemas envolvendo a escolha do grupo externo são fornecidas por AMORIM (1997; Capítulo 5).

4.4.2.5.2 Construção das Matrizes

Um estudo detalhado dos organismos, com relação aos seus aspectos morfológicos, etológicos, fisiológicos, ecológicos, etc., resulta em inúmeros tipos de características que podem apresentar variações entre os táxons e, a partir das quais, torna-se possível a identificação de homologias primárias entre esses táxons. Desta maneira, constituem possíveis evidências para a reconstrução da história filogenética do grupo em estudo.

Como passo seguinte, os caracteres resultantes da análise morfológica do grupo escolhido devem ser “catalogados”, de maneira a refletirem suas possíveis variações, bem como sua distribuição entre os táxons. Esta é a principal função das **Matrizes de Caracteres** (fig. 15), que representam “verdadeiros depósitos de informação sobre nosso conhecimento a respeito da diversidade biológica” (AMORIM, 1997). Contudo, não se trata de um depósito de dados neutros, mas, sim, um conjunto de informações que servem de base para inúmeras hipóteses preliminares, em que qualquer erro muito provavelmente acarretará em distorções na topologia dos cladogramas (AMORIM, 1998), devendo ser considerada como uma etapa real do método cladístico.

		CARACTERES																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7
TAXONS	A	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0
	B	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
	C	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	D	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0
	E	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0
	F	2	2	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0
	G	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	0	0
	H	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	1	1	1
	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	J	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0

Figura 15- Matriz hipotética representando a distribuição de 17 caracteres entre 10 táxons quaisquer.

Explicação: As diferentes cores indicam diferentes condições dos caracteres: **azul**= caracteres multi-estado; **amarelo**= caracteres binários; **rosa**= dado ausente (missing data).

É importante salientar que a construção de matrizes de dados, assim como a codificação dos caracteres é, talvez, a etapa mais importante de uma análise cladística numérica, uma vez que dela depende o resultado da análise, ou seja, a árvore mais parcimoniosa.

Entende-se por codificação, a atribuição de diferentes símbolos numéricos a cada um dos diferentes estados de um caráter. Curiosamente, entretanto, pouca importância tem sido atribuída à construção das matrizes de dados e, por conseguinte, aos problemas ligados principalmente às homologias primárias e secundárias (AMORIM, 1998). Muitos são os casos de homonímias morfológicas presentes na literatura que, por sua vez, não necessariamente correspondem a homologias, sendo indicado, portanto, um cuidadoso estudo das possíveis homologias existentes, antes de se conduzir uma análise cladística. Ainda, atenção adicional deve ser dispensada à influência da codificação e ordenação dos caracteres, bem como dos grupos externos, na topologia final dos cladogramas (AMORIM, 1998).

A análise quanto à série de transformação dos caracteres, permite a identificação de dois tipos principais (fig. 15) chamados de **Binários**, quando apresentam apenas dois estados (*e.g.*, presente/ausente), e **Multi-estado**, quando apresentam três ou mais estados (*e.g.*, ornamentação ausente/radial/concêntrica), podendo estar ou não ordenados.

Os estados de um caráter dizem respeito às diferentes condições existentes em um organismo e que diferem de sua correspondente em outro organismo. São considerados, ainda, membros homólogos de uma série de transformação, de onde se admite uma origem comum ou uma derivação direta de um estado a partir de outro (MARQUES, 1997). Uma vez reconhecidos os diferentes estados dos caracteres, estes devem ser codificados para cada táxon, e naqueles casos de caracteres multi-estado, deve-se observar, ainda, a possível existência de uma ordenação. A ordenação de séries de transformação, ou seja, determinação “a priori” de relações de adjacência entre os estados de um caráter, é de grande importância na análise dos caracteres, uma vez que as séries ordenadas devem, ou pelo menos podem, ser tratadas diferenciadamente daquelas não ordenadas, pelos algoritmos de análise de parcimônia. Quando se diz que determinado caráter é não ordenado, admite-se a idéia de que qualquer transformação de um estado para outro é igualmente aceitável.

Os diferentes estados dos caracteres costumam ser representados por números distintos ($0 < n$). Admite-se que todo caráter binário é automaticamente ordenado e, por convenção, o estado plesimórfico é representado por “0”, ao passo que o estado apomórfico é indicado por “1”. É importante considerar, porém, que um caráter binário pode tornar-se multi-estado pelo aumento de táxons na análise ou pelo refinamento deste caráter. Contudo,

em uma condição de caracteres multi-estado não ordenados, o estado indicado por "0" não representa, necessariamente, o estado plesiomórfico. Ainda, em casos de caracteres **não comparáveis** (missing data), onde os caracteres por algum motivo estão ausentes, costuma-se representá-los por "?" ou "-".

Existe certa controvérsia na literatura com relação à utilização dos chamados **caracteres não informativos**. Ao longo de um estudo cladístico, não raro surgem caracteres que se mostram irrelevantes para a inferência das relações de parentesco do grupo em estudo. Isto se deve simplesmente pelo fato de que tais caracteres não apresentam variações em relação aos demais táxons do universo da análise (*e.g.*, autapomorfias). Ainda, os caracteres não informativos acabam por aumentar artificialmente o índice de consistência (**Item 4.4.2.5.3**) dos cladogramas resultantes (MARQUES, 1997). Por outro lado, a utilização de tais caracteres torna a análise mais completa, permitindo a visualização das características que definem os táxons e os agrupamentos taxonômicos, o que representa importantes informações para futuras investigações cladísticas envolvendo este grupo.

É importante lembrar que a matriz deve vir acompanhada de uma lista de caracteres, na forma de uma breve descrição das estruturas analisadas, bem como as condições encontradas em cada caráter, o que facilita em muito a consulta na matriz de dados, e a leitura da diagnose dos cladogramas quando necessárias (AMORIM, 1997; MARQUES, 1997).

A estrutura de uma matriz (fig. 15) é representada por uma "grade" contendo um número determinado de linhas e colunas para abrigar todos os táxons e os caracteres da análise. Devido ao padrão empregado pelos programas de computador (*e.g.*, Hennig86) para análise de matrizes, costuma-se atribuir os táxons às linhas, e os caracteres às colunas, muito embora esta orientação possa ser inversa numa análise manual.

A sequência dos táxons e caracteres numa matriz não segue um padrão, sendo muitas vezes regida pela experiência do pesquisador, onde uma determinada ordenação dos táxons permite uma clara identificação dos caracteres compartilhados.

Uma vez de posse de uma matriz de caracteres deve-se realizar a polarização, de acordo com o método mais indicado (ver **Item 4.4.2.3.1**) e, em seguida a **Otimização** dos caracteres, isto é: a interpretação da evolução de uma série de transformação em particular, tendo por base o conjunto de caracteres que se tem em mãos, tentando identificar os níveis

de generalidade em que cada condição apomórfica surgiu. Alguma complicação pode surgir, nesta fase, de acordo com as diversas situações possíveis de compartilhamento de condições apresentadas pelos componentes do grupo interno e externo, muitas vezes dificultando a identificação das condições plesiomórficas e apomórficas e, desta forma, comprometendo tanto a polarização, quanto a otimização dos caracteres. Tais complicações são exemplificadas e comentadas satisfatoriamente por AMORIM (1997).

É interessante notar que as etapas de polarização e otimização dos caracteres se faz necessária quando a análise é conduzida pelo método manual, uma vez que são realizadas automaticamente pelos próprios algoritmos dos métodos computacionais, bastando para tanto a apresentação de uma matriz “bruta”.

4.4.2.5.3 Construção de Cladogramas

Antes de dar início à construção dos cladogramas, com base nas matrizes de caracteres, torna-se novamente necessária a introdução e definição de alguns termos que, não raro, são confundidos (ou mesmo utilizados como sinônimos) com cladograma. É bem verdade que estes termos vêm se difundindo, mesmo antes do advento da Sistemática Filogenética. Contudo, aqui serão fornecidas suas definições ou redefinições, num contexto “hennigiano”, sendo que uma ampla revisão histórica dos mesmos foi apresentada por AMORIM (1997).

Muitas são as formas de representação para as relações entre grupos de organismos, envolvendo dendrogramas, filogenias, cladogramas e árvores filogenéticas, a seguir definidas conforme AMORIM (1997) e MARQUES (1997). Entende-se por **Dendrograma**: todo e qualquer diagrama ramificado que representa ligação entre elementos. Por sua vez, **Filogenia** corresponde a: um dendrograma tendo-se por elementos os táxons, e suas ligações como indicadoras de ancestralidade comum exclusiva. Denomina-se **Cladograma**: um dendrograma que expressa as relações filogenéticas apenas entre os táxons terminais, definidas por sinapomorfias (fig. 16A). Por fim, **Árvore Filogenética** diz respeito a: um dendrograma que expressa as relações filogenéticas, **não** somente entre táxons terminais mas também entre espécies ancestrais e descendentes (fig. 16B). Existem ainda os diagramas não enraizados (DNEs) (fig. 16C), considerados mais simples do que os cladogramas, sendo utilizados para representar relações de adjacência entre os terminais,

através do compartilhamento de homologias secundárias, determinadas por congruência de caracteres (MARQUES, 1997).

Figura 16- Tipos diferentes de Dendrogramas: A) Cladograma incluindo cinco táxons terminais (R-V); B) Árvore Filogenética incluindo cinco táxons terminais (G-K) e seus ancestrais (W-Z); C) Diagrama Não Enraizado incluindo cinco táxons terminais (L-P), modificado de AMORIM (1997).

É importante notar que o cladograma **nunca** expressa ancestralidade, sendo que as ligações entre os táxons indicam apenas história comum, ou seja, que deve ter havido um outro táxon ancestral comum a eles, como denunciado pelas sinapomorfias. Desse modo, uma árvore filogenética apresenta uma maior quantidade de informações do que um cladograma, bem como hipóteses mais complexas.

A inferência de um cladograma, tendo por base a matriz de caracteres, pode ser realizada de duas maneiras principais, sendo uma manual e outra por programas de computador. A construção manual de um cladograma é apreciada por muitos, apesar de ser de difícil compreensão por grande parte dos iniciantes. Para sua realização pode-se seguir duas metodologias, a saber:

- a) **Método Manual de Hennig** (ou Ortodoxo, ou hennigiano): a partir da politomia inicial, ou seja, a situação que indica total falta de conhecimento sobre as relações do grupo, são adicionadas as informações correspondentes a um caráter de cada vez;
- b) **Método da Árvore de Wagner**: anterior ao método “hennigiano” (década de 40), realiza a adição sucessiva de cada táxon, a um táxon terminal inicial, com base nos conjuntos de caracteres de cada um.

Por maior esforço que fosse despendido, a tarefa de detalhar a execução de cada um dos métodos acima não alcançaria um resultado satisfatório, sendo que, para tanto, a prática diária consiste na melhor aliada. Todavia, grande parte da informação pertinente pode ser obtida a partir de WILEY (1981), WILEY *et al.* (1991), LIPSCOMB (1992), SMITH (1994) e AMORIM (1997).

Desde o primeiro programa, **Wagner78**, desenvolvido por J. S. Farris, muitos têm sido os métodos numéricos, usando análise de parcimônia e processados em microcomputadores, utilizados para a construção e análise dos cladogramas. Os mais utilizados são **Hennig86** (de J. S. FARRIS, versão 1.5. de 1988) e **PAUP** (ou Phylogenetic Analisis Using Parsimony, de D. L. Swofford, versão 3.1.1. de 1993). Segundo AMORIM (1997), grande parte dos programas utilizam a adição sucessiva de táxons a um táxon terminal inicial em suas reconstruções de cladogramas. Estes programas são constituídos por algoritmos que podem ser, a grosso modo, divididos em dois grupos (MARQUES, 1997): a) algoritmos exatos, isto é, aqueles em que há certeza de que todas as árvores realmente mais parcimoniosas são listadas em seus resultados. O principal problema aqui diz respeito ao tempo de análise. Ele aplica-se muito bem para análises com até 20 táxons, sendo que para cada táxon adicionado a estes vinte, o tempo requerido para a análise é progressivamente maior; e b) algoritmos heurísticos onde o tempo de análise para matrizes com uma grande quantidade de táxons é bastante razoável, correspondendo a algumas horas ou poucos dias. O problema reside no fato de que não se tem a certeza de que as topologias encontradas são as mais parcimoniosas e, se forem, não se pode ter a certeza de que todas as árvores mais parcimoniosas foram encontradas. Para maiores informações acerca dos algoritmos anteriormente citados é aconselhável a consulta a SWOFFORD & OLSEN (1990) e KITCHING (1992).

Um ponto em comum entre a metodologia manual e a computacional diz respeito à utilização do Princípio da Parcimônia, ou seja, uma abordagem que minimiza o número de suposições a serem feitas para explicar a distribuição de caracteres e seus estados em um cladograma, desta forma minimizando o efeito das homoplasias na definição dos grupos.

Adicionalmente, um cladograma fornece uma série de informações estatísticas que contribuem para a análise do estudo em andamento, à medida em que permitem a avaliação e escolha entre as diversas árvores alternativas, obtidas como resultado de um mesmo conjunto de dados, além de indicar possíveis problemas com relação à congruência dos caracteres utilizados.

O comprimento de uma árvore corresponde ao número total de mudanças sofridas por todos os caracteres em todos os ramos da árvore, sendo expresso em número de passos. Por sua vez, o aumento do comprimento da árvore está relacionado com o aumento da quantidade de caracteres analisados ou com o aumento das mudanças sofridas por eles, o que pode indicar presença de homoplasias. Portanto, para uma dada matriz, espera-se obter como melhor árvore aquela com menor comprimento, isto é, mais parcimoniosa.

Outros dados estatísticos fornecidos pelos cladogramas dizem respeito aos **Índices de Consistência e Retenção**, cuja principal função é a de auxiliar na avaliação da confiabilidade dos cladogramas, bem como dos caracteres analisados.

O Índice de Consistência (CI; KLUEGE & FARRIS, 1969), é o índice mais simples e amplamente utilizado, e apresenta valor maior que 0 e menor que 1. Expressa a quantidade de eventos de homoplasia de um cladograma ou caráter particular. Para a análise de um cladograma, o CI é obtido através da relação entre o número mínimo de passos possíveis para um caráter ou conjunto de caracteres (**m**), e o número real de passos existente no cladograma (**s**), sendo que quanto mais próximo de 1, mais confiável. Já para a análise de um caráter em particular, **m** corresponde ao número de passos do caráter, e **s** corresponde ao número de vezes em que ele aparece no cladograma. A fórmula utilizada é a seguinte:

$$CI = \frac{m}{s}$$

O número mínimo de passos possíveis para um caráter é igual ao seu número de estados menos 1. Portanto, caracteres binários possuem **m** igual a 1. Já o número real de passos (**s**) varia conforme a congruência do caráter em relação à topologia obtida. Vale

lembrar que as autapomorfias (caracteres não informativos) não apresentam contribuição para a resolução da análise, pelo fato de serem compatíveis com qualquer topologia de árvore, acarretando em um aumento artificial do CI, conforme já comentado.

O Índice de Retenção (**R**; FARRIS, 1989), apresenta seu valor entre 0 e 1, e mede a quantidade de táxons que retém o caráter identificado como uma sinapomorfia para o grupo, sendo que, uma vez presente em todos os táxons terminais, ele terá valor 1. Para tanto, deve-se considerar o número máximo possível de surgimento de um caráter em determinado cladograma (**g**). É obtido a partir da fórmula:

$$R = \frac{g - s}{g - m}$$

Os caracteres binários vão apresentar valor de **g** igual ao menor dos valores para a ocorrência dos dois estados do caráter, sendo sempre menor ou igual à metade do número de táxons terminais considerados (MARQUES, 1997).

Não raramente, a matriz construída durante o estudo apresenta, como resultado provável, mais de um cladograma, todos igualmente parcimoniosos. Esta situação indica certa incongruência entre os caracteres analisados e, portanto, várias hipóteses sobre a filogenia do grupo. Desta maneira, todos os cladogramas devem ser representados na discussão do estudo. Contudo, em um estudo com um grande número de táxons terminais, a quantidade de cladogramas possíveis é enorme (para 7 táxons terminais são 10395 cladogramas possíveis; AMORIM, 1997), tornando inviável, e sem o efeito desejado, a representação de todos os cladogramas.

Com a intenção de sintetizar o conhecimento filogenético, disperso pelos vários cladogramas obtidos, em apenas um cladograma final, foram propostas algumas técnicas genericamente denominadas de consenso, de onde se destacam três técnicas distintas:

- a) **Consenso de ADAMS** (1972): aproveita para o cladograma final os grupos monofiléticos que aparecem em um dos cladogramas e que não são conflitantes com grupos monofiléticos em outros cladogramas eliminando, portanto, os táxons incongruentes. Segundo AMORIM (1997), esta técnica é mais indicada nos casos em que apenas um táxon não apresenta dados muito confiáveis;
- b) **Consenso Estrito** (SOKAL & ROHLF, 1981): organiza uma árvore de consenso contendo apenas os grupos monofiléticos que estão presentes em **todos** os cladogramas obtidos,

sendo indicada para casos de informações pouco fidedignas, uma vez que rejeita todos os casos de contradição;

- c) **Consenso de Maioria** (MARGUSH & MCMORRIS, 1981): integra na árvore de consenso os agrupamentos monofiléticos encontrados na maioria dos cladogramas obtidos, não importando se há ou não conflito entre eles.

É importante destacar que cada situação de estudo irá apresentar maior compatibilidade por uma das técnicas anteriores, sendo que, de acordo com AMORIM (1997), ao pesquisador restam três alternativas para a apresentação dos resultados:

- ⇒ representar todos os cladogramas conflitantes obtidos, sem adotar uma técnica de consenso;
- ⇒ aplicar as três técnicas de consenso, apresentando as três árvores obtidas;
- ⇒ optar por uma das técnicas, de acordo com as necessidades da análise.

Com o mesmo objetivo, ou seja, sintetizar o conhecimento filogenético disperso pelas inúmeras árvores resultantes de determinada análise, FARRIS (1969) propôs o método de ponderação ou pesagem sucessiva (*successive weighting*), cujo principal objetivo é desvalorizar aqueles caracteres homoplásticos. Os valores atribuídos a cada caráter variam em função dos resultados obtidos através da primeira análise de parcimônia não ponderada, onde todos os caracteres têm pesos iguais. Por sua vez, esses dados são submetidos a novas análises, o que permite aos caracteres se auto-avaliarem quanto às suas consistências, sendo que os mais susceptíveis à homoplasia têm seus valores diminuídos (MARQUES, 1997). A utilização da pesagem sucessiva é indicada para aqueles casos em que o resultado obtido é composto por inúmeras árvores igualmente parcimoniosas, onde o emprego dos métodos de consenso não produzem resultados muito satisfatórios.

5. APLICAÇÃO DA ANÁLISE FILOGENÉTICA NO ESTUDO DE BIVALVES DO GRUPO PASSA DOIS (NEOPERMIANO)

Conforme referido anteriormente, a realização do presente estudo utiliza como principal ferramenta os princípios e métodos reunidos sob o contexto da Sistemática Filogenética (HENNIG, 1950, 1966), na tentativa de reconstituir as relações de parentesco entre os táxons que compõem a malacofauna do Grupo Passa Dois (Neopermiano, Bacia do Paraná). Para tanto, este trabalho foi desenvolvido de acordo com os conceitos expostos no capítulo anterior (**Capítulo 4/Item 4.4**), e a metodologia descrita por AMORIM (1997; ver Capítulo 15:213-220), sintetizados na figura 17.

Figura 17- Fluxograma de trabalho e etapas na realização de uma análise filogenética, modificado de AMORIM (1997).

1. Delimitar o grupo a ser analisado (e.g., Família Megadesmidae Vokes, 1967; gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934)
2. Procurar determinar se há uma hipótese razoável que indique o monofilétismo do grupo escolhido (e.g., SIMÕES *et al.*, 1997). Caso isso não seja possível, é necessário tomar para análise um grupo mais abrangente ou mais restrito ou ainda, um outro grupo, o qual supõe-se ser monofilético.
3. Definir quais serão os táxons terminais do grupo interno e externo (i.e, espécies, gêneros, famílias, etc.).
4. Coleta dos bivalves da Família Megadesmidae Vokes, 1967 e dos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934, nos afloramentos do Grupo Passa Dois (formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí). Muitas vezes há necessidade de empréstimo de material já preparado e depositado em coleções científicas em diversas instituições.
5. Preparação química e física do material coletado, incluindo moldagem em látex e fotografia dos espécimes obtidos, além do exame detalhado dos dados disponíveis na literatura.
6. Análise morfológica e descrição dos espécimes coletados e/ou emprestados e aqueles presentes na literatura, procurando caracteres individualizados que apresentem diferenças entre os táxons terminais.
7. Descrever, precisamente, as condições encontradas de cada caráter em uma lista de caracteres, verificando a condição do caráter em todos os táxons terminais.
8. Criar uma matriz de táxons *versus* caracteres, inicialmente para as informações primárias não polarizadas, e então polarizar cada caráter descrito, comparando as condições encontradas nos grupos interno e externo, procurando estabelecer qual é a série de transformação mais provável para esse caráter.
9. (a partir do caráter 2) Verificar a congruência entre os caracteres encontrados.
10. Se os caracteres forem incongruentes entre si, voltar ao passo 8, verificando se os procedimentos em cada etapa estão corretos.
11. Se não houve erro nos procedimentos anteriores, desenhar os cladogramas representando cada uma das possíveis decisões quanto à homologia ou homoplasia das condições apomórficas compartilhadas, em que são integrados os dados obtidos anteriormente.
12. Retornar à etapa 8 tantas vezes quanto necessário, até esgotar os caracteres disponíveis.
13. Havendo incongruência entre a análise manual e a análise numérica, examinar os vários cladogramas alternativos incluindo aquele com o menor número de passos e os cladogramas com um número de passos ligeiramente superior, procurando compreender claramente o que diferencia as várias hipóteses em termos dos caracteres envolvidos.
14. Definir os critérios aceitos de parcimônia.
15. Tomar as decisões quanto aos caracteres homoplásticos.
16. Indicar a hipótese ou as hipóteses preferidas, apresentando as hipóteses alternativas e apontando o que diferencia cada uma delas e as justificativas para a escolha.

5.1 UNIVERSO DA ANÁLISE

No presente documento duas análises cladísticas são conduzidas paralelamente, uma envolvendo os táxons que compõem a Família Megadesmidae Vokes, 1967 e outra incluindo os táxons da Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954 e o gênero *Terraia* Cox, 1934. No seu conjunto, estas duas entidades taxonômicas incluem aproximadamente 76% dos táxons da malacofauna do Grupo Passa Dois (Neopermiano), Bacia do Paraná (tab. 1; graf. 1).

Embora dados filogenéticos existam na literatura (SIMÕES, 1992; SIMÕES *et al.*, 1997) para a Família Megadesmidae Vokes, 1967, as recentes descobertas de bivalves em excelente estado de preservação (**Capítulo 4.**), bem como novos táxons (*e.g.*, *Relogiicola delicata* Rohn, 1985), recentemente propostos, fornecem subsídios para uma reavaliação do monofiletismo do grupo (MELLO *et al.*, 1998b).

Gráfico 1- Porcentagem de gêneros das famílias que compõem a malacofauna do Grupo Passa Dois, formações Terezina e Corumbataí (RUNNEGAR & NEWELL, 1971), com destaque para a predominância dos gêneros da Família Megadesmidae Vokes, 1967 e Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954.

Por sua vez, a Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954, que contém dois dos táxons mais representativos do Neopermiano da Bacia do Paraná [*i.e.*, *Pinzonella illusa* Reed, 1932 e *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928}, não foi, ainda, objeto de análise cladística. Contudo, para o presente estudo, o grupo será considerado, em um nível maior de generalidade, envolvendo a Família Astartidae d'Orbigny, 1844, a qual contém a Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954 (RUNNEGAR & NEWELL, 1971).

5.1.1 Família Megadesmidae Vokes, 1967

Para a presente análise foi adotado o método indireto de polarização dos caracteres já discutido anteriormente (**Capítulo 4/Item 4.4.2.3**).

Os 27 táxons escolhidos para compor o grupo interno são, em essência, os mesmos utilizados por SIMÕES *et al.* (1997) (quadro 1). Uma revisão morfológica detalhada das quatro espécies do gênero *Jacquesia* Mendes, 1952 (*sensu* RUNNEGAR & NEWELL, 1971), colocou em dúvida a consistência do gênero (MELLO *et al.*, 1997) e, desta forma, as espécies *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929 (espécie-tipo), *Jacquesia elongata* (Holdhaus), 1918, *Jacquesia almeidai* (Mendes), 1952 e *Jacquesia arcuata* (Mendes), 1962, foram consideradas como unidades taxonômicas distintas. O mesmo se aplica ao gênero *Roxoa* Mendes, 1952, representado na análise pelas espécies *Roxoa intricans* (Mendes), 1944 (espécie-tipo) e *Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952.

A análise morfológica detalhada de espécimes muito bem preservados do gênero *Leinzia* Mendes, 1949, de família incerta, segundo RUNNEGAR & NEWELL (1971), evidenciou sua provável afinidade com os megadesmídeos. Ainda, com a finalidade de testar a consistência deste táxon (MELLO *et al.*, 1998b), o mesmo foi considerado como dois gêneros distintos, *Leinzia* Mendes, 1949 e *Anhembia* (Mendes), 1949, como proposto por MEZZALIRA *et al.* (1990).

Com o objetivo de avaliar suas afinidades junto aos megadesmídeos, foram considerados, ainda, os gêneros *Othonella* Mendes, 1963, *Angatubia* Mendes, 1962 e *Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966, tidos por RUNNEGAR & NEWELL (1971) e SIMÕES (1992), como sinônimo júnior de *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918 (*Othonella*, Mendes, 1963) e *Pyramus* Dana, 1847 (*Angatubia* Mendes, 1962 e *Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966). Já os gêneros *Tambaquyra* SIMÕES *et al.*, no prelo b, *Relogiicola* Rohn, 1985 e *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997, recentemente propostos, foram também incluídos na análise, dada sua semelhança morfológica com outros megadesmídeos bem conhecidos (*e.g.*, *Cowperesia* Mendes, 1952). Por sua vez, os cinco táxons que compõem o grupo externo desta análise são os mesmos utilizados por SIMÕES *et al.* (1997) (quadro 1).

Grupo Externo:

- Família Edmondiidae King, 1850
 - Gênero *Edmondia* de Koninck, 1841
 - Scaldia* de Ryckholt, 1847
 - Cardiomorpha* de Koninck, 1841
- Família Grammysiidae Miller, 1877
 - Gênero *Grammysia* de Verneuil, 1847
 - Grammysioidea* Williams & Breger, 1916

Grupo Interno:

- Família Megadesmidae Vokes, 1967
 - Subfamília Megadesminae Vokes, 1967
 - Gênero *Astartila* Dana, 1847
 - Pleurikodonta* Runnegar, 1965
 - Vacunella* Waterhouse, 1965
 - Pyramus* Dana, 1847
 - Australomya* Runnegar, 1969
 - Megadesmus* Sowerby, 1838
 - Myonia* Dana, 1847
- Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997
 - Gênero *Runnegariella* Simões & Anelli, 1995
 - Cowperesia* Mendes, 1952
 - Itatamba* Simões *et al.*, 1997
 - Casterella* Mendes, 1952
 - Roxoa* Mendes, 1952
 - Espécie *Roxoa intricans* (Mendes), 1944
 - Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952
 - Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918
 - Ferrazia* Reed, 1932
 - Jacquesia* Mendes, 1952
 - Espécie *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929
 - Jacquesia elongata* (Holdhaus), 1918
 - Jacquesia almeidai* (Mendes), 1952
 - Jacquesia arcuata* (Mendes), 1962
 - Tambaquyra* gen. n. Simões *et al.*, no prelo b
 - Tambajuba* Rohn & Simões, 1997
 - Guiratingia* Petri & Fúlvaro, 1966
 - Angatubia* Mendes, 1962
 - Othonella* Mendes, 1963
 - Relogiicola* Rohn, 1985
 - Leinzia* Mendes, 1949
 - Anhembia* Mezzalira *et al.*, 1990

Quadro 1- 32 táxons terminais utilizados nos grupos interno e externo definidos para a análise. **Explicação:** em azul estão os novos táxons introduzidos em relação àqueles utilizados por SIMÕES *et al.* (1997).

5.1.1 Análise e Tratamento dos Caracteres: A fase Pré-Matriz

Os caracteres utilizados para a Família Megadesmidae Vokes, 1967 são, em sua maioria, os mesmos analisados por SIMÕES *et al.* (1997), inclusive quanto a sua aditividade. Desta forma, apenas serão descritos os novos caracteres identificados ou aqueles nos quais houve alteração de estados pela adição de novos táxons. No presente estudo, a análise morfológica dos 32 táxons terminais resultou na determinação de 28

caracteres (binários e multi-estado), os quais podem ser arranjados em quatro grandes grupos, a saber: **A) Caracteres Externos das Conchas** (Caracteres 1 a 10); **B) Caracteres da Dentição** (Caracteres 11 a 13), **C) Caracteres da Musculatura** (Caracteres 14 a 24) e **D) Caracteres Ecológicos** (Caracteres 25 a 28).

A) Caracteres Externos das Conchas¹

CARÁTER 1- Relação entre Comprimento Total/Comprimento Anterior (0: concha anteriormente alongada, 1,0-1,5; 1: simétrica a posteriormente alongada, 2,0-9,0; 2: extremamente alongada posteriormente, 13,0-20,0)

Os índices das relações entre comprimento total/comprimento anterior (C/CA) apresentados por SIMÕES *et al.* (1997) são aqui complementados pelos índices dos novos táxons incluídos na análise, conforme mostrado na tabela 2.

TAXON	C/CA
<i>Roxoa intricans</i> *	2,73-2,77
<i>Roxoa corumbataiensis</i>	2,79-3,38
<i>Jacquesia brasiliensis</i> *	2,57-2,90
<i>Jacquesia elongata</i>	3,33-5,81
<i>Jacquesia almeidai</i>	3,60-4,02
<i>Jacquesia arcuata</i>	2,65-4,78
<i>Leinzia</i>	3,40-3,50
<i>Anhembia</i>	3,56-6,20
<i>Tambaquyra</i>	3,04-5,70
<i>Tambajuba</i>	2,38
<i>Relogitcola</i>	2,77-3,50
<i>Angatubia</i>	2,47-2,96
<i>Othonella</i>	2,31-3,30
<i>Guiratingia</i>	2,00-2,13

Tabela 2- Índices de C/CA dos novos táxons incluídos na análise. Explicação: (*)= espécie-tipo.

CARÁTER 2- Descontinuidade Pedial (Pedal Gape) (0: ausente; 1: presente)

CARÁTER 3- Descontinuidade Sifonal (Siphonal Gape) (0: ausente; 1: presente)

CARÁTER 4- Margem Ventral (0: curva; 1: reta)

CARÁTER 5- Ornamentação (0: ausente; 1: concêntrica; 2: radial)

CARÁTER 6- Crenulação na Margem Ventral (0: ausente; 1: presente)

¹ É importante destacar que um novo caráter, identificado como estruturas em forma de espinhos acompanhando a carena umbonal, foi identificado para os espécimes do gênero *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997, consistindo uma autapomorfia do gênero.

CARÁTER 7- Sobreposição das Valvas (valve overlap) (**0**: sem sobreposição; **1**: com sobreposição)

CARÁTER 8- Rostro (**0**: ausente; **1**: presente)

Rostro consiste em um prolongamento da região anterior da concha, logo à frente do umbo (fig. 18), semelhante àquele apresentado pelo gênero *Arconaia* (Lea), 1856, um raro unionídeo vivente do Continente Asiático. Tal estrutura está presente nos gêneros *Anhembia* (Mendes), 1949 e *Leinzia* Mendes, 1949 (est. 1, figs. 15-17), da Bacia do Paraná, permanecendo, entretanto, com função incerta. Entretanto, SAVAZZI & PEIYI (1992), estudando exemplares do gênero *Arconaia* (Lea), 1856, observaram que o rostro teria uma função de “bombeamento” da água intersticial e anóxica, para as brânquias dos bivalves, água essa relacionada aos processos quimiossimbióticos que ocorrem neste local (GHILARDI, 1999).

Figura 18- Concha do gênero *Anhembia* (Mendes), 1949, com destaque para o rostro anterior. Explicação: rostro (R), cicatriz do músculo adutor anterior (AA) e linha palial (LP).

CARÁTER 9- Carena Umbonal (**0**: ausente; **1**: presente)

CARÁTER 10- Rebordo Plano na Margem Ventral (**0**: ausente; **1**: presente)

Correspondendo a um rebaixamento da borda da margem ventral, anterior e posterior da concha (PETRI & FÚLFARO, 1966; SIMÕES, 1992), consiste em uma autapomorfia de *Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966 (figura 19).

Figura 19- Feições morfológicas internas e externas de *Guiratingia mendesi* Petri & Fúlvaro, 1966. **Explicação:** cicatrizes dos músculos adutor anterior (AA) e posterior (AP), protrator pedial (PP), retrator pedial anterior (RPA) e posterior (RPP) e linha palial (LP); dente cardinal (D) e rebordo plano (R). Modificado de SIMÕES (1992).

B) Caracteres da Dentição

CARÁTER 11- Dente Cardinal (0: ausente; 1: triangular; 2: triangular, com face ventral côncava)

CARÁTER 12- Espessamento da Margem Cardinal (0: não espessa; 1: espessa, formando uma estrutura semelhante a um dente)

Apenas um espécime de *Tambaquyra camargoi* nov. comb. Simões *et al.*, no prelo b, permitiu a observação de alguns aspectos de sua charneira. Esse exemplar (DZ-IBB/UNESP nº 2898), representado por uma valva esquerda, com cerca de 10 cm de altura, apresentava uma pequena elevação na margem cardinal, logo abaixo e à frente do bico. Esta estrutura foi considerada como um espessamento da margem cardinal da concha, bastante semelhante a um dente. Contudo, os aspectos relacionados ao dente cardinal na valva direita não puderam ser observados.

CARÁTER 13- Plicas Cardinais (0: ausente; 1: presente)

C) Caracteres da Musculatura

CARÁTER 14- Linha Palial (0: lisa; 1: com projeções digitadas; 2: com traços inclinados)

Este caráter apresenta um estado a mais em relação àquele descrito por SIMÕES *et al.* (1997), uma vez que para os espécimes do gênero *Anhembia* (Mendes), 1949, a linha

palial mostra-se formada por traços inclinados (fig. 18; est. 1, figs. 16, 18). Caráter **não aditivo**.

CARÁTER 15- Posição da Linha Palial em Relação à Cicatriz do Músculo Adutor Anterior (**0**: linha palial não cruzando a cicatriz; **1**: linha palial sobre a cicatriz)

CARÁTER 16- Extensão da Linha Palial (**0**: inteiramente contínua; **1**: anteriormente pontilhada/posteriormente contínua)

CARÁTER 17- Cicatrizes dos Músculos Pediais e Viscerais (**0**: ausente; **1**: presente)

Este caráter, anteriormente identificado para dois táxons do grupo externo (outgroup), é descrito no presente estudo para a espécie *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929 (**Anexo 1**). Contudo, sua posição, forma e número diferem daquelas presentes em *Edmondia* de Koninck, 1841 e *Cardiomorpha* de Koninck, 1952 (fig. 20; est. 2, figs. 3-5).

Figura 20- Musculatura de *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929 com destaque para o músculo auxiliar pedial/visceral, aqui descrito pela primeira vez. **Explicação:** Cicatrizes dos músculos adutor anterior (AA), adutor posterior (AP), retrator anterior (RA), retrator posterior (RP) e auxiliar pedial/visceral (MA).

CARÁTER 18- Cicatrizes dos Músculos do Manto (**0**: ausente; **1**: pontos)

CARÁTER 19- Cicatriz do Músculo "a" (**0**: ausente; **1**: ponto fundido à linha palial; **2**: linha fundida à linha palial; **3**: ponto não fundido à linha palial)

CARÁTER 20- Cicatriz do Músculo "b" (**0**: ausente; **1**: linha separada da base da cicatriz do músculo adutor posterior; **2**: linha parcialmente fundida à base da cicatriz do músculo adutor posterior)

CARÁTER 21- Cicatriz do Músculo “ava” (0: ausente; 1: presente)

CARÁTER 22- Cicatriz do Músculo Elevador Umbonal (0: ausente; 1: presente)

CARÁTER 23- Arranjo entre as Cicatrizes dos Músculos Adutor e Retrator Pedial Anteriores (0: não fundido; 1: fundido)

CARÁTER 24- Arranjo entre as Cicatrizes dos Músculos Adutor e Retrator Pedial Posteriores (0: não fundido; 1: fundido)

D) Caracteres Ecológicos

CARÁTER 25- Escavação (0: raso; 1: intermediário; 2: profundo)

CARÁTER 26- Velocidade de Escavação (0: lenta; 1: rápida)

CARÁTER 27- Afinidades Térmicas (0: euritérmico; 1: estenotérmico de águas temperadas; 2: estenotérmico de águas quentes)

CARÁTER 28- Salinidade do Ambiente (0: marinho; 1: salinidade variável; 2: salobro; 3: doce)

A interpretação deste caráter não é desprovida de dúvidas. Entretanto, parece haver consenso na literatura de que os bivalves da Subfamília Megadesminae Vokes, 1967 e do grupo externo viveram em condições de água marinha. Adicionalmente, informações paleontológicas, sedimentológicas e estratigráficas suportam a idéia de que os bivalves das assembléias de *Leinzia similis* e *Paleomutela? platinensis*, viveram em condições de águas salobras (e.g., *Leinzia* Mendes, 1949) e doces (e.g., *Religiicola* Rohn, 1985) (ver discussão em ROHN, 1994). Por sua vez, diferentes linhas de evidências, amplamente discutidas por SOUSA (1985), SOUSA *et al.* (1991), ROHN (1994) e SIMÕES *et al.* (1998), indicam que os bivalves das assembléias de *Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa* e *Pinzonella neotropica*, viveram sob condições de salinidade variável, possivelmente até sob condições de hipossalidade. Com isso, este caráter apresenta 4 estados possíveis, sendo considerado **aditivo**.

5.1.1.2 Matriz de Caracteres

A detalhada análise morfológica dos táxons que formam os grupos interno e externo, resultaram na matriz apresentada na figura 21, cujos caracteres foram codificados

como binários e multi-estados, sendo aqueles polimórficos codificados como um traço (“-”). Os dados ausentes (missing data) para determinados táxons foram representados por um ponto de interrogação (“?”). Ainda, os caracteres foram considerados como **ordenados** (aditivos) e **não ordenados** (não aditivos), de acordo com a informação resgatada sobre a contigüidade dos caracteres.

Como salientado por SIMÕES *et al.* (1997), o gênero *Scaldia* de Ryckholt, 1847 (Família Edmondiidae King, 1850), escolhido para compor o grupo externo, não foi representado na matriz da presente análise (fig. 22), por apresentar seus caracteres essencialmente idênticos aos do gênero *Edmondia* de Koninck, 1841.

A análise morfológica dos gêneros *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997 e *Angatubia* Mendes, 1962 evidenciou a existência de um dente megadesmídeo típico na charneira do primeiro, característica essa considerada, por SIMÕES *et al.* (1997), como a sinapomorfia da Família Megadesmidae Vokes, 1967. Por outro lado, a ausência de muitos caracteres, sobretudo aqueles relacionados à musculatura (fig. 21), mostrou ser mais prudente que não se incluam estes gêneros na presente análise, uma vez que não contribuiriam para o esclarecimento das relações de parentesco dentro do grupo em estudo (fig. 22).

Portanto, a matriz final (fig. 22) apresenta 29 táxons e 28 caracteres.

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Edmondia</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scardia</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cardiomorpha</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Grammysia</i>	2	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Grammysioidea</i>	1	?	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	0	?	0	?	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0
<i>Megadesmus</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	2	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Astartila</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Pleurikodonta</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Vacunella</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	0
<i>Pyramus</i>	1	0	-	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Australomya</i>	1	0	-	1	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Myonia</i>	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	-	-	0	-	0	0	0	1	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Casterella</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	2	1
<i>Itatamba</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	2	1
<i>Plesiocyprinella</i>	1	0	-	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	
<i>Ferrazia</i>	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	2	1
<i>Runnegariella</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1
<i>Cowperesia</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	1	
<i>Roxoa corumbataiensis</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	?	?	2	0	2	1	
<i>Roxoa intricans</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	1	2	0	2	1	
<i>Jacquesia brasiliensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	
<i>Jacquesia elongata</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	2	1	
<i>Jacquesia almeidai</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	1	
<i>Jacquesia arcuata</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	2	1	
<i>Anhembia</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	?	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	2	
<i>Leinzia</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	?	0	1	2	1
<i>Tambaquyra</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	?	1	0	?	?	?	?	0	0	0	0	0	1	?	?	0	2	1
<i>Othonella</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	0	0	?	?	1	?	?	0	2	1
<i>Guiratingia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	
<i>Religiicola</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	?	?	?	?	1	2	3
<i>Tambajuba</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	2
<i>Angatubia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	1

Figura 21- Matriz inicial de caracteres utilizada na análise filogenética da Família Megadesmidae Vokes, 1967, incluindo os 32 táxons propostos inicialmente e 28 caracteres (em destaque 3 táxons não utilizados na análise final). Notar a ausência de caracteres referentes à musculatura (caracteres 14 a 24) apresentada por *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997 e *Angatubia* Mendes, 1962.

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Edmondia</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cardiomorpha</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Grammysia</i>	2	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Grammysioidea</i>	1	?	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	?	?	?	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	0
<i>Megadesmus</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	2	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Astartila</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Pleurikodonta</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Vacunella</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	2	0	1	0
<i>Pyramus</i>	1	0	-	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Australomya</i>	1	0	-	1	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Myonia</i>	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	-	-	0	-	0	0	0	1	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Casterella</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	2	1	
<i>Itatamba</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	2	1	
<i>Plesiocyprinella</i>	1	0	-	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	
<i>Ferrazia</i>	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	2	1	0	
<i>Runnegariella</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	1	
<i>Cowperesia</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	1	
<i>Roxoa corumbataiensis</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	?	?	2	0	2	1	
<i>Roxoa intricans</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	1	2	0	2	1	
<i>Jacquesia brasiliensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	
<i>Jacquesia elongata</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	2	1	
<i>Jacquesia almeidai</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	1	
<i>Jacquesia arcuata</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	2	1	
<i>Anhembia</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	?	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	1	
<i>Leinzia</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	?	0	0	0	?	0	0	0	?	?	?	0	1	2	2
<i>Tambaquyra</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	?	1	0	?	0	?	?	0	0	0	0	0	1	?	0	0	2	1
<i>Othonella</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	0	?	?	?	0	0	0	?	1	?	0	0	2	1
<i>Guiratingia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	
<i>Relogiicola</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	0	1	2	3

Figura 22- Matriz final de caracteres utilizada na análise filogenética da Família Megadesmidae Vokes, 1967, incluindo 29 táxons e 28 caracteres. Explicação: vermelho: Grupo Externo; verde: Subfamília Megadesminae (*sensu* SIMÕES *et al.*, 1997); azul claro: Subfamília Plesiocyprinellinae (*sensu* SIMÕES *et al.*, 1997), utilizados por SIMÕES *et al.* (1997); azul escuro: táxons introduzidos na presente análise.

5.1.2 Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954 e gênero *Terraia* Cox, 1934: definindo o Grupo Interno e Grupo Externo

Assim como utilizado para a Família Megadesmidae Vokes, 1967, foi adotado o método indireto de polarização dos caracteres - comparação com grupo externo (**Capítulo 4/Item 4.4.2.3**) - para a realização da análise cladística da Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954 e do gênero *Terraia* Cox, 1934. O grupo interno utilizado no presente estudo não é apontado por nenhuma das classificações mais utilizadas (VOKES, 1967; MOORE, 1969), como sendo natural e monofilético. Portanto, o grupo de táxons ora constituintes do grupo interno operacional consiste, na realidade, em um grupo monofilético artificial, pelo menos “a priori”, com a função de avaliar o significado das semelhanças morfológicas sugeridas entre seus integrantes e, por fim, diagnosticar (ou não) o “status” monofilético deste grupo.

Ele é formado pelos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934, e também aqueles gêneros apontados previamente como morfológicamente semelhantes (RUNNEGAR, 1977; DICKINS, 1988 - comunicação pessoal) aos da Bacia do Paraná, ou seja, *Balantioselena* Speden, 1962, *Trigonodus* Alberti, 1864, *Pachycardia* Hauer, 1857, *Heminajas* Neumayr, 1891 e *Kaibabella* Chronic, 1952.

A classificação adotada por RUNNEGAR (1977) foi proposta por NEWELL & BOYD (1975) e, mais tarde, complementada por BOYD & NEWELL (1997). De acordo com estas classificações (quadro 2), *Kaibabella* Chronic, 1952 e *Eoastarte* Ciriacks, 1963, formariam a Subfamília Eoastartinae Boyd & Newell, 1997, dentro da Família Schizodidae Newell & Boyd, 1975. Desta forma, considera-se razoável a inclusão dos gêneros *Eoastarte* Ciriacks, 1963 e *Schizodus* De Verneuil & Murchison, 1844, entre os componentes do grupo interno. Ainda, com base na classificação de BOYD & NEWELL (1997), os gêneros *Pachycardia* Hauer, 1857, *Heminajas* Neumayr, 1891 e *Trigonodus* Alberti, 1864 pertencem à Família Pachycardiidae Cox, 1961 (quadro 2).

Por sua vez, RUNNEGAR & NEWELL (1971) sugerem diversas vezes uma relação bastante próxima entre o gênero *Pinzonella* Reed, 1932 e os gêneros *Astarte* Sowerby, 1816 e, sobretudo, *Astartella* Hall, 1858, estando todos reunidos na Família Astartidae d'Orbigny, 1844 (Superfamília Crassatellacea Férussac, 1821). Com base no tipo de sobreposição das valvas (valve overlap) encontrado no gênero *Pinzonella* Reed, 1932, o

autor sugere a origem deste gênero, como tendo ocorrido a partir dos gêneros de carditáceos do Paleozóico superior (e.g., *Permophorus* Chavan, 1954) ou a partir dos Astartellinae, sendo que a semelhança na forma entre *Astartella* Hall, 1858 e *Pinzonella* Reed, 1932, favorece esta última hipótese. Tendo em vista estes aspectos, foram selecionados mais três gêneros para compor o grupo interno, sendo eles: *Astarte* Sowerby, 1816, *Astartella* Hall, 1858 e *Eodon* Hall, 1877, possivelmente o mais antigo veneróide conhecido (MORRIS, 1978; ANELLI, 1998), com idade devoniana, todos pertencentes à Subfamília Astartinae d'Orbigny, 1843 (*sensu* MOORE, 1969).

- Classe Bivalvia** Linné, 1758
 - Ordem Trigonioidea** Dall, 1889
 - Superfamília Trigoniacea** Lamarck, 1819
 - Família Eoschizodidae** Newell & Boyd, 1975
 - Gênero Eoschizodus** Cox, 1951
 - Família Incerta**
 - Gênero Rhenania** Waagen, 1907
 - Gênero Hefteria** Dahmer, 1948
 - Família Schizodidae** Newell & Boyd, 1975
 - Gênero Schizodus** De Verneuil & Murchison, 1844
 - Gênero Heteroschizodus** Newell & Boyd, 1975
 - Subfamília Eoastartinae** Boyd & Newell, 1997
 - Gênero Eoastarte** Ciriacks, 1963
 - Gênero Kaibabella** Chronic, 1952
 - Família Scaphellinidae** Newell & Ciriacks, 1962
 - Gênero Scaphellina** Newell & Ciriacks, 1962
 - Família Pachycardiidae** Cox, 1961
 - Gênero Pachycardia** Hauer, 1857
 - Gênero Trigonodus** Alberti, 1864
 - Gênero Heminajas** Neumayr, 1891
 - Família Myophoriidae** Bronn, 1849
 - Gênero Myophoria** Bronn, 1834
 - Gênero Neoschizodus** Giebel, 1855
 - Gênero Paraschizodus** Newell & Boyd, 1975
 - Família Trigoniidae** Lamarck, 1819
 - Gênero Gruenewaldia** Wöhrmann, 1899
 - Gênero Lyrionmyophoria** Kobayashi, 1954
 - Gênero Lyrionoschizodus** Newell & Boyd, 1975
 - Família Costatoriidae** Newell & Boyd, 1975
 - Gênero Costatoria** Waagen, 1906
 - Gênero Procostatoria** Newell & Boyd, 1975

Quadro 2- Classificação para os bivalves trigoniáceos, com base nos trabalhos realizados por NEWELL & BOYD (1975) e BOYD & NEWELL (1997).

ROHN (1985) propõe o gênero *Nothoterraia* (espécie-tipo *Nothoterraia acarinata*), para a assembléia de *Paleomutela? platinensis* (Neopermiano, Formação Rio do Rasto), considerando este gênero como distinto dos demais bivalves conhecidos para a Bacia do

Paraná. No entanto, estabelece uma comparação com *Terraia* Cox, 1934² ressaltando diferenças marcantes em relação à típica carena umbonal presente em *Terraia* Cox, 1934, a qual está ausente em *Nothoterraia* Rohn, 1985. Já as semelhanças se mostram evidentes quando são comparadas as charneiras desses dois gêneros, uma vez que apresentam o mesmo arranjo dos dentes cardinais, o que poderia sugerir um parentesco relativamente próximo. Assim sendo, a autora julgou ser mais prudente atribuir a esse gênero a mesma posição sistemática adotada por RUNNEGAR & NEWELL (1971) para *Terraia* Cox, 1934 (quadro 3). Interessante notar que SIMÕES (1992) e SIMÕES *et al.* (1998) também apontam a semelhança entre a forma da concha e a charneira de *Nothoterraia* Rohn, 1985 e *Terraia* Cox, 1934. Desta forma, com a finalidade de avaliar o possível parentesco entre os gêneros *Terraia* Cox, 1934 e *Nothoterraia* Rohn, 1985, parece razoável incluir *Nothoterraia* Rohn, 1985 no grupo interno utilizado para a presente análise.

Portanto, o grupo interno é constituído pelos gêneros presentes no quadro 3:

- Subclasse Heterodonta
- Ordem Veneroida
- Superfamília Crassatellacea Férussac, 1822
 - Família Incerta (*sensu* RUNNEGAR & NEWELL, 1971)
 - Gênero *Terraia* Cox, 1934
 - Gênero *Nothoterraia* Rohn, 1985
 - Família Astartidae d'Orbigny, 1844
 - Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954 (*sensu* RUNNEGAR & NEWELL, 1971)
 - Gênero *Pinzonella* Reed, 1932
 - Subfamília Astartinae d'Orbigny, 1844 (*sensu* VOKES, 1967)
 - Gênero *Astarte* Sowerby, 1816
 - Gênero *Astartella* Hall, 1858
 - Gênero *Eodon* Hall, 1877
 - Família Cardiniidae Zittel, 1881
 - Gênero *Balantioselena* Speden, 1962
- Ordem Trigonioidea Dall, 1889 (*sensu* NEWELL & BOYD, 1975)
- Superfamília Trigonioidea Lamarck, 1819
 - Família Schizodidae Newell & Boyd, 1975
 - Gênero *Schizodus* De Verneuil & Murchison, 1844
 - Subfamília Eoastartinae Newell & Boyd, 1975
 - Gênero *Eoastarte* Ciriacks, 1963
 - Gênero *Kaibabella* Chronic, 1952
 - Família Pachycardidae Cox, 1961
 - Gênero *Pachycardia* Hauer, 1857
 - Gênero *Trigonodus* Alberti, 1864
 - Gênero *Heminajus* Neumayr, 1891

Quadro 3- Táxons que compõem o grupo interno utilizado no presente estudo.

² Segundo ROHN (1985) Notho= (lat.) falso; *Terraia*= gênero semelhante, porém distinto, também da Bacia do Paraná.

Além disso, os táxons terminais utilizados são representados pelas espécies-tipo dos gêneros, quando disponíveis, além de outras espécies cujo material se mostrou favorável à obtenção dos caracteres morfológicos. Desta forma, o gênero *Pinzonella* Reed, 1932 está representado por 3 táxons terminais, a saber: *Pinzonella illusa* Reed, 1932 (espécie-tipo), *Pinzonella neotropica* "A" e *Pinzonella neotropica* "B". A distinção entre os exemplares de *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928 se dá em virtude de pequenas diferenças nos dados biométricos observadas entre os exemplares da região de Anhembi, SP (*Pinzonella neotropica* "A"), e da região de Tambaú, SP (*Pinzonella neotropica* "B"), tendo por objetivo avaliar a implicação de tais variações na filogenia do grupo. É importante destacar que já nas primeiras investigações a espécie *Pinzonella tiarajuensis* Klein, 1997 não apresentava características morfológicas suficientes para ser incluída nesta análise.

O gênero *Terraia* Cox, 1934 conta com a presença de 4 táxons terminais, sendo eles: *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918 (espécie-tipo), *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952, *Terraia bipleura* (Reed), 1929 e *Terraia curvata* (Reed), 1929. Já *Nothoterraia* Rohn, 1985 tem como táxon terminal sua espécie-tipo *Nothoterraia acarinata* Rohn, 1985.

Ainda, os gêneros *Balantioselena* Speden, 1962, *Eodon* Hall, 1877, *Eoastarte* Ciriacks, 1963, *Schizodus* De Verneuil & Murchison, 1844, *Heminajas* Neumayr, 1891, *Pachycardia* Hauer, 1857 e *Trigonodus* Sandberger, 1864 apresentam suas espécies-tipo como táxons terminais (tab. 3), de acordo com as descrições e ilustrações presentes em GAIR *et al.* (1962), MOORE (1969), NEWELL & BOYD (1975) e ANELLI (1998).

Já o gênero *Kaibabella* Chronic, 1952 está representado por 2 táxons terminais, sendo que, além da espécie-tipo, *Kaibabella curvilenata* Chronic, 1952, foi utilizada a espécie *Kaibabella basilica* Newell & Boyd, 1975, muito bem representada e descrita por NEWELL & BOYD (1975). Da mesma maneira, os táxons terminais do gênero *Astartella* Hall, 1858 são representados pela espécie-tipo *Astartella vera* Hall, 1858 e pela espécie *Astartella aueri* Boyd & Newell, 1968, cuja descrição detalhada encontra-se em NICOL (1955), BOYD & NEWELL (1968) e MOORE (1969).

Por sua vez, o gênero *Astarte* Sowerby, 1816 não apresenta como táxon terminal sua espécie-tipo (*i.e.*, *Astarte scotica* Maton & Rackett, 1807), uma vez que não se dispunha dos espécimes para estudo, assim como sua descrição em MOORE (1969) não se mostrou satisfatória para a utilização na análise. Entretanto, a presença de espécimes bem preservados na Coleção Científica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia

(IG/USP), permitiu a escolha das seguintes espécies para representar os táxons terminais³ deste gênero: *Astarte sulcata* (da Costa), *Astarte cuneiformes* Ziet, *Astarte obruta* Say, *Astarte fusca* Poli e *Astarte borealis* Schunder.

GÊNERO	TÁXON TERMINAL
<i>Astarte</i> Sowerby, 1816	<i>Astarte sulcata</i> (da Costa) <i>Astarte cuneiformes</i> Ziet <i>Astarte obruta</i> Say <i>Astarte fusca</i> Poli <i>Astarte borealis</i> Schunder
<i>Astartella</i> Hall, 1858	<i>Astartella vera</i> Hall, 1858* <i>Astartella aueri</i> Boyd & Newell, 1968
<i>Balantioselena</i> Speden, 1952	<i>Balantioselena gairi</i> Speden, 1952*
<i>Eoastarte</i> Ciriacks, 1963	<i>Eoastarte subcircularis</i> Ciriacks, 1963*
<i>Eodon</i> Hall, 1877	<i>Eodon bellastratus</i> (Conrad), 1877*
<i>Heminajas</i> Neumayr, 1891	<i>Heminajas fissidentata</i> (Wöhrmann), 1891*
<i>Kaibabella</i> Chronic, 1952	<i>Kaibabella curvilenata</i> Chronic, 1952* <i>Kaibabella basilica</i> Newell & Boyd, 1975
<i>Nothoterraia</i> Rohn, 1985	<i>Nothoterraia acarinata</i> Rohn, 1985
<i>Pachycardia</i> Hauer, 1857	<i>Pachycardia rugosa</i> Hauer, 1857*
<i>Pinzonella</i> Reed, 1932	<i>Pinzonella illusa</i> Reed, 1932* <i>Pinzonella neotropica</i> "A" <i>Pinzonella neotropica</i> "B"
<i>Schizodus</i> de Verneuil & Murchison, 1844	<i>Schizodus obscurus</i> (Sowerby), 1821*
<i>Terraia</i> Cox, 1934	<i>Terraia altissima</i> (Holdhaus), 1918* <i>Terraia aequilateralis</i> Mendes, 1952 <i>Terraia bipleura</i> (Reed), 1939 <i>Terraia curvata</i> (Reed), 1929
<i>Trigonodus</i> Alberti, 1864	<i>Trigonodus sandhergeri</i> Alberti, 1864*

Tabela 3- Relação dos gêneros que compõem o grupo interno da presente análise e seus respectivos táxons terminais. Explicação: (*)= espécie-tipo.

Para figurar como grupo externo na presente análise foram selecionados táxons bem conhecidos morfológicamente e pertencentes a grupos taxonômicos próximos daqueles que compõem o grupo interno.

De fato, levando-se em consideração a classificação proposta por NEWELL & BOYD (1975) e BOYD & NEWELL (1997) (quadro 2) temos que o gênero *Myophoria* Brönn, 1834 (Família Myophoriidae Brönn, 1849) apresenta um parentesco bastante próximo com os táxons escolhidos para formar o grupo interno, reunindo, desta forma, condições suficientes para participar do grupo externo, como sugerido acima, tendo como táxon terminal *Myophoria vulgaris* Schlotheim, 1820 (tab. 4).

³ Os táxons terminais dos gêneros *Astarte* Sowerby, 1816, *Crassatella* Lamarck, 1799 e *Trigonia* Bruguière, 1789 possuem informações incompletas quanto ao autor e ano de proposição pois esses dados não constam nos registros das coleções científicas onde estão depositados.

A despeito do táxon escolhido acima, o trabalho de NEWELL & BOYD (1975) apresenta, ainda, uma longa relação de gêneros que poderiam ser incluídos no grupo externo (e.g., *Scaphellina* Newell & Ciriacks, 1962; *Neoschizodus* Giebel, 1855; *Paraschizodus* Newell & Boyd, 1975). Contudo, a utilização de um número maior de gêneros acarretaria uma distorção do objetivo original do presente estudo, uma vez que exigiria uma análise mais aprofundada da Superfamília Trigoniacea Lamarck, 1819.

A presença de espécimes em bom estado de preservação na Coleção Científica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (IG/USP) contribuiu para a escolha do gênero *Trigonia* Bruguière, 1789 para compor o grupo externo. Porém, a ausência de exemplares bem preservados, assim como descrições completas da espécie-tipo *Trigonia sulcata* (Hermann), 1781, levaram à utilização das espécies *Trigonia navis* e *Trigonia* sp.⁴ como táxons terminais (tab. 4).

GÊNERO	TÁXON TERMINAL
<i>Crassatella</i> Lamarck, 1799	<i>Crassatella donacialis</i> <i>Crassatella trailli</i> <i>Crassatella curata</i> <i>Crassatella concentrica</i>
<i>Cypricardella</i> Hall, 1858	<i>Cypricardella subelliptica</i> Miller, 1889*
<i>Oriocrassatella</i> Etheridge Jr., 1907	<i>Oriocrassatella stokesi</i> Etheridge Jr., 1907* <i>Oriocrassatella itajaiensis</i> Rocha-Campos, 1970 <i>Oriocrassatella piauiensis</i> Anelli, 1994
<i>Myophoria</i> Bronn, 1834	<i>Myophoria vulgaris</i> (Schlotheim), 1820*
<i>Trigonia</i> Bruguière, 1789	<i>Trigonia navis</i> <i>Trigonia</i> sp.

Tabela 4- Relação dos gêneros que compõem o grupo externo da presente análise e seus respectivos táxons terminais. Explicação: (*)= espécie-tipo.

A utilização de gêneros pertencentes à Superfamília Crassatellacea Férussac, 1822 (Ordem Veneroida) (e.g., *Astarte* Sowerby, 1816; *Astartella* Hall, 1858) para compor o grupo interno, levou à escolha dos gêneros *Crassatella* Lamarck, 1799, *Oriocrassatella* Etheridge Jr., 1907 e *Cypricardella* Hall, 1858, como integrantes do grupo externo (tab. 4).

Devido à ausência de exemplares para estudo, assim como descrições completas, a espécie-tipo *Crassatella cygnaea* Lamarck, 1799 não foi utilizada como táxon terminal. Por outro lado, exemplares bem preservados, presentes na Coleção Científicas do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (IG/USP), e pertencentes às espécies

⁴ Consiste em um exemplar muito bem preservado, representado por uma valva direita isolada, apresentando feições morfológicas internas e externas muito nítidas, o que não deixa dúvida quanto à sua atribuição ao gênero *Trigonia* Bruguière, 1789

Crassatella donacialis, *Crassatella trailli*, *Crassatella curata* e *Crassatella concentrica*, foram escolhidos como táxons terminais (tab. 4).

Em adição, os táxons terminais referentes ao gênero *Oriocrassatella* Etheridge Jr., 1907 foram obtidos a partir dos trabalhos de MOORE (1969), ROCHA-CAMPOS (1970) e ANELLI (1994; 1998), sendo representados pela espécie-tipo *Oriocrassatella stokesi* Etheridge, 1907 e as espécies *Oriocrassatella itajaiensis* Rocha-Campos, 1970 e *Oriocrassatella piauiensis* Anelli, 1994 (tab. 4).

5.1.2.1 Análise e Tratamento dos Caracteres: A fase Pré-Matriz

Os caracteres utilizados para a presente análise estão devidamente citados e comentados abaixo. A detalhada análise morfológica dos 35 táxons terminais resultou na determinação de 32 caracteres (binários e multi-estado) (fig. 29), os quais, assim como para a Família Megadesmidae Vokes, 1967, podem ser arranjados em quatro grandes grupos, a saber: **A) Caracteres Externos das Conchas** (Caracteres 1 a 13); **B) Caracteres da Charneira** (Caracteres 14 a 17); **C) Caracteres da Dentição** (Caracteres 18 a 25) e **D) Caracteres da Musculatura** (Caracteres 26 a 32).

A) Caracteres Externos das Conchas

CARÁTER 1- Alongamento da Concha (**0**: não alongada; **1**: moderadamente alongada; **2**: alongada; **3**: muito alongada)

De acordo com STANLEY (1970), o alongamento das conchas de bivalves pode ser diferenciado em quatro classes, sendo estas classes definidas por intervalos fixos de valores obtidos pela relação entre o comprimento e a altura da concha (C/A) (tab. 5).

ALONGAMENTO (C/A)	INTERVALO DE VALORES
Não Alongada	$\leq 1,19$
Moderadamente Alongada	1,20-1,39
Alongada	1,40-1,59
Muito Alongada	$\geq 1,60$

Tabela 5- Categorias de alongamento das conchas obtidas a partir da relação entre o comprimento (C) e a altura (A) das valvas, modificado de STANLEY (1970).

Com base nos dados obtidos (tab. 6), foram adotados quatro estados para este caráter, permitindo a identificação de conchas não alongadas (e.g., *Kaibabella* Chronic, 1952), moderadamente alongadas (e.g., *Pinzonella illusa* Reed, 1932), alongadas (e.g.,

Crassatella Férussac, 1822) e muito alongadas (autapomoria de *Pinzonella neotropica* "B"). Caráter considerado **não aditivo**.

As tabelas 6 e 7 (**Caráter 2**) trazem alguns táxons que não estão presentes na análise, mas que foram analisados num primeiro estágio de coleta de dados. A espécie *Pinzonella illusa* Reed, 1932 foi dividida em três táxons independentes, de acordo com as localidades de proveniência, na tentativa de identificar uma possível variação nos dados biométricos, a exemplo do ocorrido com *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928. Contudo, a despeito da pequena diferença existente entre os índices obtidos, eles podem ser agrupados na mesma classe de alongamento. Da mesma forma, estão representados os índices obtidos para as espécies de *Schizodus* de Verneuil & Murchison, 1844, descritas por NEWELL & BOYD (1975), mostrando uma grande variação deste caráter dentro do gênero. Contudo, apenas o índice referente à espécie-tipo foi considerado na presente análise.

Táxon (grupo interno)	C/A	Classes	Táxon (grupo externo)	C/A	Classes
<i>Pinzonella illusa</i> (Ajapi) *	1,20	Mod. Alongada	<i>Trigonia navis</i>	1,25	Mod. Alongada
<i>Pinzonella illusa</i> (Chácara Lara)	1,23	Mod. Alongada	<i>Trigonia</i> sp.	0,92	Não Alongada
<i>Pinzonella illusa</i> (Rua 6)	1,29	Mod. Alongada	<i>Schizodus obscurus</i> *	1,38	Mod. Alongada
<i>Pinzonella neotropica</i> "A"	1,40	Alongada	<i>Schizodus altus</i>	1,09	Não Alongada
<i>Pinzonella neotropica</i> "B"	1,93	Muito Alongada	<i>Schizodus amplus</i>	1,16	Não Alongada
<i>Terraia aequilateralis</i>	1,20	Mod. Alongada	<i>Schizodus bifidus</i>	1,53	Alongada
<i>Terraia altissima</i> *	1,53	Alongada	<i>Schizodus canalis</i>	1,17	Não Alongada
<i>Terraia bipleuria</i>	1,83	Muito Alongada	<i>Schizodus compressus</i>	1,42	Alongada
<i>Terraia curvata</i>	1,34	Mod. Alongada	<i>Schizodus subovatus</i>	1,24	Mod. Alongada
<i>Nothoterraia acarinata</i>	1,43	Alongada	<i>Schizodus supaiensis</i>	1,18	Não Alongada
<i>Kaibabella curvilenata</i> *	1,19	Não Alongada	<i>Schizodus texanus</i>	1,28	Mod. Alongada
<i>Kaibabella basilica</i>	1,29	Mod. Alongada	<i>Schizodus trigonalis</i>	1,15	Não Alongada
<i>Heminajas fissidentata</i> *	1,31	Mod. Alongada	<i>Schizodus ulrich</i>	1,24	Mod. Alongada
<i>Eoastarte subcircularis</i> *	1,03	Não Alongada	<i>Schizodus wyomingensis</i>	1,44	Alongada
<i>Pachycardia rugosa</i> *	1,27	Mod. Alongada	<i>Schizodus alpinus</i>	1,11	Não Alongada
<i>Astarte sulcata</i>	1,13	Não Alongada	<i>Myophoria vulgaris</i> *	0,95	Não Alongada
<i>Astarte cuneiformis</i>	1,25	Mod. Alongada	<i>Crassatella donacialis</i>	1,46	Alongada
<i>Astarte obruta</i>	1,18	Não Alongada	<i>Crassatella concentrica</i>	1,43	Alongada
<i>Astarte fusca</i>	1,14	Não Alongada	<i>Crassatella trailli</i>	1,45	Alongada
<i>Astartella vera</i> *	1,26	Mod. Alongada	<i>Crassatella curata</i>	1,52	Alongada
<i>Astartella concentrica</i>	1,21	Mod. Alongada	<i>Cypricardella subelliptica</i> *	1,25	Mod. Alongada
<i>Astartella aueri</i>	1,11	Não Alongada	<i>Oriocrassatella stokesi</i> *	1,36	Mod. Alongada
<i>Eodon bellastratus</i> *	1,48	Alongada	<i>Oriocrassatella itajaiensis</i>	1,64	Muito Alongada
<i>Balantioselena gairi</i> *	1,21	Mod. Alongada	<i>Oriocrassatella piauiensis</i>	1,40	Alongada
<i>Trigonodus sandbergeri</i> *	1,47	Alongada			

Tabela 6- Índices de alongamento obtidos a partir do comprimento e da altura (C/A) das conchas, e as classes de alongamento correspondentes, para os táxons (todas as espécies analisadas) envolvidos na análise. **Explicação:** (*)= espécie-tipo.

CARÁTER 2- Equilateralidade das Conchas (0: equilátero, $\leq 2,50$; 1: posteriormente alongado, $> 2,50$)

A equilateralidade das conchas dos bivalves pode ser medida através da relação entre seu comprimento total e seu comprimento anterior (C/CA). Esta relação traz, como resultado real, informações sobre o posicionamento da porção mais alongada da concha, podendo estar localizada na porção anterior (e.g., *Runnegariella fragilis* Simões & Anelli, 1995; SIMÕES & ANELLI, 1995; SIMÕES *et al.*, 1997; MELLO *et al.*, 1998b), posterior (e.g., *Pinzonella* Reed, 1932), ou mesmo estar ausente (e.g., *Terraia aequilateralis* Cox, 1934), indicando equivalência entre a região anterior e posterior.

A definição das classes de equilateralidade foi realizada com base na distribuição dos valores de C/AC (SIMÕES *et al.*, 1997), de acordo com a tabela 7. Por tratar do alongamento das valvas, este caráter poderia ser confundido com o **Caráter 1**. Contudo, o caráter anterior tem por objetivo a identificação do alongamento da concha, bem como sua intensidade, enquanto o presente caráter visa a identificar a região da concha onde está presente o alongamento e, portanto, avaliá-la quanto à sua equilateralidade. Portanto, após o exame dos índices obtidos através da relação C/CA (tab. 7), pode-se constatar a ausência, entre os táxons selecionados para a análise, de conchas anteriormente alongadas. Assim, foram consideradas duas classes de equilateralidade, sendo uma formada por conchas aproximadamente equiláteras (valores menores ou iguais a 2,50) e por conchas posteriormente alongadas (valores maiores que 2,50). Caráter considerado **não aditivo**.

CARÁTER 3- Dimensões das valvas (0: valvas com dimensões iguais; 1: valvas com dimensões diferentes)

Os caracteres 3 e 4 têm por objetivo avaliar a dimensão e forma das duas valvas de um mesmo indivíduo, através da observação direta de exemplares articulados fechados (ou mesmo de suas reproduções presentes na literatura). Entretanto, muitas vezes as reproduções presentes na literatura não permitem a avaliação da variação de tal caráter entre os diversos táxons, o que, para a presente análise, resultou em uma quantidade considerável de “missing data” (“?”).

<i>Táxon</i> (grupo interno)	C/CA	Classes	<i>Táxon</i> (grupo externo)	C/CA	Classes
<i>Pinzonella illusa</i> (Ajapi) *	6,45	Post. Alongado	<i>Trigonia navis</i>	5,52	Post. Alongado
<i>Pinzonella illusa</i> (Chácara Lara)	5,69	Post. Alongado	<i>Trigonia</i> sp.	2,34	Equilátero
<i>Pinzonella illusa</i> (Rua 6) *	4,98	Post. Alongado	<i>Schizodus obscurus</i> *	2,63	Post. Alongado
<i>Pinzonella neotropica</i> "A"	6,80	Post. Alongado	<i>Schizodus altus</i>	?	?
<i>Pinzonella neotropica</i> "B"	6,33	Post. Alongado	<i>Schizodus amplus</i>	3,82	Post. Alongado
<i>Terraia aequilateralis</i>	2,09	Equilátero	<i>Schizodus bifidus</i>	?	?
<i>Terraia altissima</i> *	3,37	Post. Alongado	<i>Schizodus canalis</i>	?	?
<i>Terraia bipleura</i>	2,63	Post. Alongado	<i>Schizodus compressus</i>	3,38	Post. Alongado
<i>Terraia curvata</i>	3,24	Post. Alongado	<i>Schizodus subovatus</i>	?	?
<i>Nothoterraia acarinata</i>	3,14	Post. Alongado	<i>Schizodus supaiensis</i>	?	?
<i>Kaibabella curvilenata</i> *	2,49	Equilátero	<i>Schizodus texanus</i>	2,92	Post. Alongado
<i>Kaibabella basilica</i>	2,83	Post. Alongado	<i>Schizodus trigonalis</i>	?	?
<i>Heminajas fissidentata</i> *	3,00	Post. Alongado	<i>Schizodus ulrich</i>	3,20	Post. Alongado
<i>Eoastarte subcircularis</i> *	2,72	Post. Alongado	<i>Schizodus wyomingensis</i>	?	?
<i>Pachycardia rugosa</i> *	2,56	Post. Alongado	<i>Schizodus alpinus</i>	2,34	Equilátero
<i>Astarte sulcata</i>	2,54	Post. Alongado	<i>Myophoria vulgaris</i> *	3,25	Post. Alongado
<i>Astarte cuneiformis</i>	2,62	Post. Alongado	<i>Crassatella donacialis</i>	2,88	Post. Alongado
<i>Astarte obruta</i>	2,53	Post. Alongado	<i>Crassatella concentrica</i>	3,19	Post. Alongado
<i>Astarte fusca</i>	2,97	Post. Alongado	<i>Crassatella trailli</i>	3,54	Post. Alongado
<i>Astartella vera</i> *	5,43	Post. Alongado	<i>Crassatella curata</i>	3,95	Post. Alongado
<i>Astartella concentrica</i>	5,66	Post. Alongado	<i>Cypricardella subelliptica</i> *	2,22	Equilátero
<i>Astartella aueri</i>	3,15	Post. Alongado	<i>Oriocrassatella stokesi</i> *	2,34	Equilátero
<i>Eodon bellastratus</i> *	3,80	Post. Alongado	<i>Oriocrassatella itajaiensis</i>	?	?
<i>Balantioselena gairi</i> *	4,10	Post. Alongado	<i>Oriocrassatella piauiensis</i>	2,39	Equilátero
<i>Trigonodus sandbergeri</i> *	6,09	Post. Alongado			

Tabela 7- Índices obtidos a partir da relação entre comprimento total pelo comprimento anterior (C/CA), e as classes de equilateralidade correspondentes, para os táxons (todas as espécies analisadas) envolvidos na análise. **Explicação:** (*)= espécie-tipo; (?)= dado de literatura não disponível.

Por outro lado, os trabalhos de campo na região de Tambaú, SP, resultaram na obtenção de uns poucos exemplares bem preservados de *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928, na forma de moldes externos em matriz fina, de conchas conjugadas fechadas, o que permitiu a determinação precisa da disposição das valvas nesta espécie. De fato, os exemplares examinados não apresentavam deslocamento das valvas nem qualquer tipo de deformidade, revelando uma acentuada diferença na forma e dimensões das valvas esquerdas e direitas. A correta caracterização das valvas, bem como sua implicação para os estudos paleoautoecológicos serão devidamente apresentadas mais adiante neste documento, sendo que informações mais detalhadas sobre a morfologia, paleoautoecologia e contexto tafonômico destes espécimes podem ser encontradas em GHILARDI (1999) e TORELLO (1999).

É importante destacar que estas observações foram feitas com base em espécimes provenientes da região Tambaú, SP, tendo sido estendidas aos espécimes da região de Anhembí, SP, os quais não apresentam espécimes com valvas conjugadas, mas apresentam, de uma forma geral, diferenças na forma e dimensões das valvas esquerdas e direitas

isoladas. Contudo, as características identificadas nos exemplares de *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928 diferem muito da inequilateralidade apresentada por *Pinzonella illusa* Reed, 1932, até então a única espécie a apresentar diferença entre as valvas.

Desta forma, com relação às dimensões das valvas, o caráter apresenta dois estados sendo eles: valvas com dimensões iguais e valvas com dimensões diferentes.

CARÁTER 4- Forma das valvas (0: valvas com formas iguais; 1: valvas com formas diferentes)

CARÁTER 5- Ornamentação Concêntrica (0: ausente; 1: presente)

Os caracteres 5 e 6 representam feições bastante evidentes na maioria dos espécimes preservados por substituição (e.g., silicificação) e, até mesmo, por moldes externos e compostos. Foram consideradas quatro situações diferentes de ornamentação entre os espécimes examinados, como segue: **A) concha lisa:** valvas com suaves linhas de crescimento (e.g., *Pinzonella illusa* Reed, 1932); **B) ornamentação concêntrica:** representada por linhas de crescimento grossas, concêntricas e bem marcadas (e.g., *Astartella vera* Hall, 1858; est. 3, fig. 9); **C) ornamentação radial:** ornamentação composta por costelas (radial) que se irradiam da região do umbo em direção da margem postero-ventral da concha {autapomorfia de *Myophoria vulgaris* (Schlotheim), 1820; est. 4, fig. 15}; **D) combinação de ornamentação radial e concêntrica:** concha apresenta ornamentação concêntrica da parte anterior até a carena umbonal, a partir da qual surgem costelas irradiando do umbo para a margem postero-ventral (autapomorfia de *Trigonia* sp.; est. 4, fig. 17).

CARÁTER 6- Ornamentação Radial (0: ausente; 1: presente)

CARÁTER 7- Crenulação na Margem Ventral (0: ausente; 1: presente)

Feição muito visível na parte interna das conchas, consiste em pequenas pregas que se distribuem por toda margem anterior, posterior e ventral, sendo bastante característica da Família Astartidae D'Orbigny, 1844 (est. 3, fig. 7). Característica semelhante, observada por SIMÕES *et al.* (1997) para o gênero *Pleurikodonta* Runnegar, 1965, foi utilizada na análise cladística da Família Megadesmidea Vokes, 1967, apresentada neste documento.

CARÁTER 8- Sobreposição das Valvas (0: ausente; 1: presente)

A observação deste tipo de feição não é rara, sendo facilmente identificada em espécimes articulados fechados. Segundo BOYD & NEWELL (1968), a sobreposição das valvas está presente nos gêneros *Kaibabella* Chronic, 1822, *Eoastarte* Ciriacks, 1963, *Astartella* Hall, 1858 e *Astarte* Sowerby, 1816. Contudo, nota-se uma grande variação quanto à posição da sobreposição (e.g., sobreposição na região anterior, dorsal), bem como qual a valva que se sobrepõe (e.g., valva direita sobre valva esquerda). Para o presente estudo este carácter é considerado binário, estando presente ou ausente nas formas estudadas, mostrando ser necessário um estudo mais detalhado para esclarecer os diferentes tipos de sobreposição e suas possíveis implicações.

CARÁTER 9- Sulco Lateral (0: ausente; 1: presente)

Feição presente na parede das valvas consistindo em uma depressão bem marcada, que tem origem no umbo e se irradia para a margem ventral {autapomorfia de *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928; est. 3, figs. 4-5}.

CARÁTER 10- Carena Umbonal (0: ausente; 1: uma carena; 2: duas carenas)

Assim como utilizado em SIMÕES *et al.* (1997), para o presente estudo a carena umbonal será considerada apenas quando promover a quebra da continuidade da margem da concha. Ainda, será considerada a dobra e não a superfície plana por ela delimitada. Portanto, três estados foram indicados para este carácter, estando a carena ausente (e.g., *Astarte cuneiformis* Ziet; est. 3, figs. 6-7) ou ainda apresentando uma {e.g., *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928; est. 3, figs. 4-5} ou duas {e.g., *Terraia bipleura* (Reed), 1939; est. 3, fig. 18} carenas. Carácter considerado **não aditivo**.

CARÁTER 11- Lúnula (0: ausente; 1: presente)

Esta é uma feição bastante visível na região anterior da concha, logo abaixo do bico, que pode ser melhor vista em exemplares articulados fechados. Entre os espécimes analisados tal estrutura pôde ser caracterizada em pelo menos duas formas (cordiforme e lanceolada), sem, contudo, ser possível uma definição precisa das formas observadas, sendo aqui considerado como binário.

CARÁTER 12- Escudo (0: ausente; 1: presente)

Definido como uma área dorsal diferenciada, tipicamente losangular, estendendo-se posteriormente ao bico (MOORE, 1969), muitas vezes esta não é uma feição facilmente reconhecível, confundindo-se com a área plana da carena. Contudo, algumas espécies apresentam tal estrutura bem marcada (e.g., *Pinzonella illusa* Reed, 1932).

CARÁTER 13- Direção do Umbo (0: prosógiro; 1: opistógiro)

Nos bivalves, o umbo pode ser classificado quanto à direção apresentada por sua curvatura, podendo ser voltada para frente (prosógiro), para trás (opistógiro) ou ainda podendo estar voltada para a outra valva (ortógiro). No presente estudo foram identificados apenas umbos prosógiros e opistógiros, sendo este último uma autapomorfia do gênero *Trigonia* Bruguière, 1789 (est. 4, fig. 19).

B) Caracteres da Charneira

CARÁTER 14- Ligamento Interno (0: ausente; 1: presente)

Estrutura menos mineralizada da concha, apresenta variações quanto a sua posição (interno/externo), posição em relação ao bico (opistodético/anfidético) e forma (alivincular/parivincular). Para os espécimes aqui analisados pode-se notar a existência de ligamentos externos, internos e internos/externos, sendo que os ligamentos externos são sempre opistodéticos, variando apenas quanto à forma (parivincular ou alivincular). Desta maneira, foram definidos quatro estados para esta estrutura que está representada pelos caracteres 14 e 15.

CARÁTER 15- Ligamento Externo (0: externo parivincular; 1: externo alivincular; 2: ausente)

A condição identificada como ligamento externo, opistodético, alivincular é considerada como autapomórfica para o gênero *Astartella* Hall, 1858. Caráter considerado **aditivo**.

CARÁTER 16- Resilífero (0: ausente; 1: presente)

Tal estrutura bastante evidente na charneira dos bivalves pode ser observada nos gêneros *Cypricardella* Hall, 1858, *Crassatella* Lamarck, 1799 e *Oriocrassatella* Etheridge Jr., 1907 (est. 3, fig. 12).

CARÁTER 17- Comprimento da Ninfa (0: ausente; 1: 1/2 da margem; 2: 1/3 da margem; 3: 1/4 da margem)

Dois aspectos podem ser observados com respeito às ninfas: a) seu comprimento e b) sua largura. Para o presente estudo utilizou-se a relação entre o comprimento total da ninfa e o comprimento da margem pósterio-dorsal. A largura da ninfa não foi considerada, pois uma informação mais precisa depende de espécimes articulados fechados, pouco representados no material utilizado. Porém, com base no comprimento da ninfa foram definidos quatro estados para este caráter, considerado **não aditivo**.

C) Caracteres da Dentição

A estrutura das charneiras, sobretudo a dentição, tem sido uma das feições morfológicas, das conchas dos bivalves, mais estudada e debatida, por ser considerada importante na reconstrução da história evolutiva dos componentes da Classe Bivalvia. De acordo com COX (1969), a dentição é a base mais satisfatória e utilizável para a classificação dos bivalves, além de prestar uma ajuda inestimável nos estudos evolutivos. Ainda, segundo o autor, os bivalves apresentam uma grande variedade nos padrões básicos das estruturas da charneira, mas, a despeito dessas variações, condições homólogas desses caracteres podem ser diagnosticadas entre os elementos dos grandes grupos de bivalves. De fato, tais estruturas têm sido largamente empregadas em análises cladísticas recentes (WALLER, 1998).

Como auxílio na compreensão dos aspectos ligados à dentição, os quais serão explorados mais adiante, a seguir serão fornecidas algumas informações sobre sua composição, padrões existentes e representações das estruturas analisadas. Em um primeiro momento, os componentes da dentição podem ser separados em dentes e fossetas (ou alvéolos). Ainda, não raro, outros elementos relacionados ao ligamento, tais como resilífero e ninfa, podem somar-se a estes na representação gráfica de tais estruturas. Os dentes são

De fato, tais estruturas têm sido largamente empregadas em análises cladísticas recentes (WALLER, 1998).

Como auxílio na compreensão dos aspectos ligados à dentição, os quais serão explorados mais adiante, a seguir serão fornecidas algumas informações sobre sua composição, padrões existentes e representações das estruturas analisadas. Em um primeiro momento, os componentes da dentição podem ser separados em dentes e fossetas (ou alvéolos). Ainda, não raro, outros elementos relacionados ao ligamento, tais como resilífero e ninfa, podem somar-se a estes na representação gráfica de tais estruturas. Os dentes são divididos em **cardinais**, localizados logo abaixo do umbo e irradiando do bico em direção à margem ventral, e **laterais**, localizados próximo às margens dorsais anterior (dentes laterais anteriores) e posterior (dentes laterais posteriores), apresentando uma orientação longitudinal, quase paralela à margem adjacente (fig. 23). Por sua vez, os dentes cardinais podem apresentar uma certa inclinação, recebendo o nome de prosóclino, quando a inclinação se dá para a região anterior, opistóclino, quando a inclinação se dá para a região posterior, e ortóclino quando o dente se mostra perpendicular à charneira.

Figura 23- Principais aspectos da dentição dos bivalves. Explicação: dentes laterais (L), dentes cardinais (C), ninfa ligamentar (n), cicatrizes dos músculos adutores anterior (AA) e posterior (AP), e linha palial (LP), modificado de BOYD & NEWELL (1969).

BOYD & NEWELL (1968, 1969) chamaram a atenção para o fato de que o estabelecimento das homologias entre as estruturas da charneira, bem como a reconstituição da filogenia dos grupos de bivalves, é prejudicada pela exclusão dos dentes

Figura 24- Principais padrões de denteção em bivalves: A) Heterodonte; B) Actinodonte; C) Taxodonte. Explicação: dente cardinal (CA), dente lateral anterior (LA) e dente lateral posterior (LP); seta indica região anterior, modificado de MOORE (1969).

O padrão **Taxodonte** (fig. 24C) é considerado o mais simples, sendo representado por uma série de dentes retos ou em forma de “Λ” (chevron-shaped), curtos e que ocupam toda a extensão da margem dorsal, podendo, ainda, esta série ser interrompida bem abaixo do bico por um resilífero triangular. Tal padrão, pode ser encontrado em gêneros das Superfamílias Nuculacea e Arcacea, onde surgiram independentemente (BOYD & NEWELL, 1968).

Outro padrão existente é chamado **Actinodonte** (fig. 24B), sendo representado por dentes que se irradiam do umbo, onde os externos são alongados e divergem levemente da margem dorsal adjacente.

Ainda segundo COX (1969), o padrão denominado **Schizodonte** possui pouco valor, uma vez que sua caracterização original não apresenta muito significado. Este padrão foi proposto para os componentes da Superfamília Trigoniacea (e.g., *Trigonia* Bruguière, 1789), os quais possuem o dente médio da valva esquerda amplo e bífido. Mais tarde verificou-se que tal característica não era particular dos trigoniáceos, podendo ser encontrada em outros grupos, inclusive aqueles com padrão **Heterodonte** de denteção.

Por sua vez, o padrão dito **Heterodonte** (fig. 24A) caracteriza aquelas formas que apresentam uma marcante diferença entre os dentes cardinais e laterais. Ainda, os dentes laterais podem ser pouco visíveis em algumas formas (e.g., Família Veneridae Rafinesque, 1815), ou mesmo estarem ausentes (e.g., Família Solenidae Lamarck, 1809).

Um tópico bastante abordado no estudo da denteção em bivalves diz respeito às diversas formas de representação gráfica dessas estruturas. Há muito, diversos

pesquisadores trabalham no aperfeiçoamento de fórmulas, tentando estabelecer um padrão que seja ao mesmo tempo eficiente e amplamente aceito.

Segundo COX (1969), para a representação das estruturas da charneira não existe substituto para uma boa ilustração, uma vez que a representação apenas através de fórmulas não se mostra satisfatória por não conseguir expressar a forma, tamanho relativo, ângulo formado com a margem adjacente ou a posição exata dos dentes.

É atribuída a STEINMANN (1903) a primeira tentativa de representação das estruturas da charneira, onde os dentes estariam representados pelo número (1) e as fossetas por (0), com início a partir da extremidade anterior da concha. As principais críticas a esse método estão fundamentadas no fato dele não permitir a distinção entre dentes cardinais e laterais, não levando em consideração outras estruturas odontóides.

Coube a DALL (1913) tentar corrigir as imperfeições apresentadas pela fórmula de STEINMANN (1903), o que foi feito através da adoção de símbolos diferentes para dentes laterais, além da representação dos dentes menos desenvolvidos entre parênteses "()". Contudo, seu novo sistema foi considerado confuso, não sendo amplamente aceito.

Por outro lado, o sistema de representação desenvolvido independentemente por BERNARD (1895; 1896a; 1896b; 1897; 1898) e MUNIER-CHALMAS (1895) parece ter superado todos os anteriores, apresentando bons resultados mas, na prática, baixa aceitação (BOYD & NEWELL, 1968, 1969; COX, 1969). O sistema foi desenvolvido a partir de estudos ontogenéticos realizados com bivalves heterodontes, tendo, talvez, como principal vantagem a identificação de homologias entre os dentes.

De acordo com BERNARD (1895; 1896a; 1896b; 1897; 1898) e MUNIER-CHALMAS (1895), nas primeiras fases pós-larvais dos bivalves podem ser identificadas lamelas na região da charneira, às quais são atribuídos números romanos, sendo I e III (podendo haver a número V) na valva direita, e II e IV na valva esquerda. Por sua vez, essas lamelas darão origem aos dentes cardinais e laterais, os quais recebem a numeração (números arábicos), de acordo com a lamela da qual se originaram. Assim, a lamela I dá origem apenas ao dente cardinal 1, ao passo que as demais podem originar até dois dentes cardinais (tab. 8). Da mesma forma, as lamelas originam os dentes laterais que passam a ser identificados através da letra "A", em caso de dente lateral anterior, ou "P", em caso de dente lateral posterior, seguido do número romano que identifica a lamela.

<i>Lamela</i>	<i>Valva</i>	<i>Dente Cardinal Correspondente</i>
I	VD	1
II	VE	2 ou (2a e 2b)
III	VD	3 ou (3a e 3b)
IV	VE	4 ou (4a e 4b)
V	VD	5b

Tabela 8- Simbologia utilizada por BERNARD (1895, 1896a, 1896b, 1897, 1898) e MUNIER-CHALMAS (1895) na representação dos dentes cardinais, com destaque para a lamela correspondente a cada dente originado.
Explicação: VD= Valva Direita; VE= Valva Esquerda.

Uma vez identificados os dentes, a construção da fórmula se dá, de acordo com o modelo desenvolvido por STEINMANN (1903). Os símbolos correspondentes a cada valva são colocados em duas linhas, uma sobre a outra, separadas por um traço. A representação deve começar da esquerda para a direita, a partir dos dentes (cardinais ou laterais) anteriores, estando a valva direita em cima e a esquerda embaixo. É importante notar que as fossetas não são representadas por símbolos, mas sim por um espaço entre os dentes, espaço este que deve corresponder a um dente na valva oposta. Já os dentes pouco desenvolvidos são representados entre parênteses “()”.

De acordo com COX (1969), a fórmula das estruturas da charneira de um gênero da Família Arctidae Newton, 1891 (e.g., *Plesiocyprina* Fisher, 1887), levando-se em conta o método de Bernard e Munier-Chalmas, é a seguinte:

$$\frac{AI \quad AIII \quad 3a \quad (1) \quad 3b \quad (5b) \quad PI \quad (PIII)}{AII \quad (2a) \quad 2b \quad 4b \quad PII \quad (PIV)}$$

Muitos foram os autores (e.g., DOUVILLÉ, 1912, 1913) que tentaram aplicar o método acima para bivalves não heterodontes sem, contudo, apresentarem um estudo detalhado do desenvolvimento ontogenético dos organismos. Isso resultou em uma maneira útil de representação das estruturas da charneira desde que não houvesse implicações quanto às homologias dessas estruturas.

Alguns autores (BOYD & NEWELL, 1968, 1969, 1997; NEWELL & BOYD, 1975), consideram, entretanto, que em muitos casos esse método não pode ser facilmente aplicado, uma vez que homologias entre bivalves de diferentes grupos são difíceis de serem diagnosticadas. Sugeriram, desta forma, que os dentes devem ser reconhecidos e correlacionados previamente, para que o método seja aplicado corretamente. Neste

contexto, uma importante questão emerge: o que fazer, se séries de transformações estão faltando na reconstrução ontogenética de um dado grupo, como freqüentemente é observado para os grupos fósseis? Certamente, o menos sensato seria comparar fórmulas de dentição. Portanto, devido à estreita ligação entre o método de Bernard e Munier-Chalmas e o estabelecimento de homologias, muitas vezes sua aplicação é desperdiçada, sobretudo para aqueles grupos pouco conhecidos, do ponto de vista ontogenético e filogenético.

Tendo por base essas observações, BOYD & NEWELL (1968, 1969) propõem um novo método, mais objetivo e flexível, de representação das estruturas da charneira, que pode ser facilmente convertido na representação de Bernard e Munier-Chalmas quando as homologias forem esclarecidas, sendo, portanto, aplicável para táxons heterodontes ou não.

O método consiste na associação de ilustração e fórmula, tendo início com a representação de um par de valvas opostas, bico contra bico, estando a valva direita acima da valva esquerda, com a porção anterior voltada para a direita. A fórmula apresenta a conformação básica daquelas utilizadas até então, onde a linha superior representa a valva direita e a linha inferior a valva esquerda. Os dentes são representados pelo número (1) e as fossetas pelo (0), sendo que as estruturas pouco desenvolvidas figuram entre parênteses “()”. Como inovação, este sistema introduziu linhas verticais que separam os símbolos dos dentes cardinais dos dentes laterais posteriores e anteriores. Ainda, estruturas como resílio (e resilífero), septo, ninfa e ligamento elástico recebem, respectivamente, os símbolos “r”, “s”, “n” e “e” (fig. 25).

A seguir, serão discutidos alguns aspectos ligados às estruturas das charneiras e os caminhos evolutivos de grupos de grande interesse para o presente estudo.

A) Sobre a charneira dos crassatelláceos

De acordo com BOYD & NEWELL (1968, 1969), vários autores teriam estudado o padrão de dentição apresentado pelos crassatelláceos, sendo, por uns considerados mais próximos dos lucinóides e, por outros, mais próximos dos cirenóides.

Táxons apresentando charneira lucinóide possuem dois dentes cardinais em cada valva, que recebem a identificação de 3a e 3b (valva direita) e 2 e 4b (valva esquerda). Por sua vez aqueles com charneira cirenóide apresentam três dentes em cada valva, sendo 1, 3a e 3b (valva direita) e 2a, 2b, 4b (valva esquerda) (COX, 1969; ANELLI, 1998).

A) Sobre a charneira dos crassatelláceos

De acordo com BOYD & NEWELL (1968, 1969), vários autores teriam estudado o padrão de dentição apresentado pelos crassatelláceos, sendo, por uns considerados mais próximos dos lucinóides e, por outros, mais próximos dos cirenóides.

Táxons apresentando charneira lucinóide possuem dois dentes cardinais em cada valva, que recebem a identificação de 3a e 3b (valva direita) e 2 e 4b (valva esquerda). Por sua vez aqueles com charneira cirenóide apresentam três dentes em cada valva, sendo 1, 3a e 3b (valva direita) e 2a, 2b, 4b (valva esquerda) (COX, 1969; ANELLI, 1998).

Figura 25- Exemplos das notações propostas por BOYD & NEWELL (1968) em charneiras de crassatelláceos: A) *Hybolophus speciosus* (Adams); B) *Astarte castanea* Say. Explicação: dentes laterais (L), dentes cardinais (C), ligamento elástico (e), resilífero (r) e ninfia (n), modificado de BOYD & NEWELL (1969).

Os estudos realizados por BERNARD (1895), LAMY (1917) e DAVIES (1935) mostraram que o padrão apresentado pelos crassatelláceos é derivado dos lucinóides, possuindo, contudo, uma tênue ligação com os cirenóides, de certa forma evidenciada pela adição de um dente cardinal à valva direita. Ainda, KOROBKOV (1954) propõe o termo *Astartedonta* para abrigar os crassatelláceos e os carditáceos.

Família Astartidae d'Orbigny, 1844, do que em relação aos representantes paleozóicos da Família Crassatellidae Férussac, 1822. Uma discussão bastante aprofundada sobre as prováveis homologias existentes entre as estruturas da charneira, bem como da evolução dos elementos das famílias Crassatellidae Férussac, 1822 e Astartidae d'Orbigny, 1844, incluindo táxons brasileiros, pode ser encontrada em ANELLI (1998).

B) Sobre a charneira dos trigoniáceos

A Família Myophoriidae Bronn, 1849 abriga os trigoniáceos paleozóicos e aqueles do início do Triássico, sendo caracterizados pela presença dos grados Schizodiano e Myophoriano de denticção (figs. 26 e 27). Por outro lado, os trigoniáceos existentes a partir da metade do Triássico, incluindo os pós-triássicos, são agrupados na Família Trigoniidae Lamarck, 1819, apresentando denticção do tipo Trigoniana (Grado Trigoniano) (figs. 26 e 27). As diferenças morfológicas entre os dois grupos estão bem especificadas e ilustradas em NEWELL & BOYD (1975).

O **Grado Schizodiano** inclui muitos dos trigoniáceos carboníferos e permianos (e.g., *Schizodus* de Verneuil & Murchison, 1844), caracterizando os componentes das famílias Schizodiidae Newell & Boyd, 1975 e Scaphellinidae Newell & Ciriacks, 1962, elementos da Subfamília Eoastartinae Boyd & Newell, 1997, assim como espécies das famílias Trigoniidae Lamarck, 1819 e Costatoriidae Newell & Boyd, 1975. É representado por um padrão de charneira bastante estável e uniforme, cujas últimas ocorrências no registro estratigráfico são conhecidas do final do Permiano. Seus dentes são curtos, e o dente pivotal da valva esquerda não se alonga posteriormente, exceto em espécies mais avançadas, podendo tomar a forma de um triângulo equilátero. Já na valva direita, o dente principal possui um reforço para trás que termina na forma de um dente em lâmina após a fosseta (fig. 28C). A fórmula dentária é:

	VD	n (o) i 0 I o	
Posterior			Anterior
	VE	n (i) o I 0 i	

onde **VD**, valva direita; **VE**, valva esquerda; **n**, ninfa; **I**, dente maior; **i**, dente presente e pequeno; **0**, fosseta bem desenvolvida; **o**, fosseta presente e pequena; símbolos entre parênteses “()” representam estruturas pouco pronunciadas ou incertas (NEWELL & BOYD, 1975; BOYD & NEWELL, 1997).

Figura 26- Diagrama morfológico mostrando inferências sobre o tempo de divergência dos trigoniáceos. Explicação: para o Permiano: Djulfiano (D), Guadalupiano (G), Leonardiano (L) e Wolfcampiano (W), extraído de NEWELL & BOYD (1975).

O **Grado Myophoriano** pode ser representado por gêneros do Permiano e Triássico (e.g., *Heminajas* Neumayr, 1891), caracterizando elementos das famílias Myophoriidae Bronn, 1849 e Pachycardiidae Cox, 1961, assim como representantes das famílias Trigoniidae Lamarck, 1819 e formas da Subfamília Eoastartinae Boyd & Newell, 1997. Os dentes e fossetas são relativamente menores do que aqueles encontrados no Grado Trigoniano, podendo apresentar estrias pouco desenvolvidas. Nota-se uma maior diferenciação entre os dentes cardinais e laterais, sendo que o dente pivotal da valva esquerda é bifurcado, com o ramo anterior maior, e o ramo posterior tipicamente alongado para trás. Dente posterior da valva direita caracteristicamente estreito e alongado (fig. 28B). A fórmula dentária é:

	VD	n o I O I o	
Posterior			Anterior
	VE	n i 0 Λ 0 i	

onde A corresponde ao dente pivotal com bifurcação (NEWELL & BOYD, 1975; BOYD & NEWELL, 1997).

Figura 27- Diagrama morfológico dos trigoniáceos com base nas conclusões de NEWELL & BOYD (1975). Deve-se levar em conta que a visão aqui utilizada, considerando a ornamentação como mais importante do que feições da charneira no estabelecimento das linhagens evolutiva, foi revista por BOYD & NEWELL (1997), extraído de NEWELL & BOYD (1975).

Figura 28- Padrões de dentição (grados) apresentados pelos trigoniáceos (NEWELL & BOYD, 1975): **A)** Grado Trigoniano (*Neotrigonia* Cossmann, 1912) com destaque para os dentes estriados; **B)** Grado Myophoriano (*Neoschizodus* Giebel, 1855); **C)** Grado Schizodiano (*Schizodus* de Verneuil & Nurchison, 1844). **Explicação:** dente (d), ninfa (n) e plataforma umbonal (p), extraído de NEWELL & BOYD (1975).

Por fim, o **Grado Trigoniano**, está presente em alguns gêneros do Triássico médio/superior e, em todos os gêneros pós-triássicos, caracterizando os táxons das famílias Myophoriidae Bronn, 1849 e Trigoniidae Lamarck, 1819. É representado por três dentes na valva esquerda e dois na valva direita, sendo o dente principal da valva esquerda amplo e com a forma de "A" (chevron-shaped), apresentando, na sua superfície interna, estrias verticais bem desenvolvidas, formando um mecanismo de trava juntamente com as estrias presentes na fosseta correspondente (NEWELL & BOYD, 1975; BOYD & NEWELL, 1997) (fig. 28A). A fórmula dentária é:

	VD	n o I 0 I 0	
Posterior			Anterior
	VE	n i 0 A 0 I	

Comentários Adicionais: Sem abandonar as definições acima, BOYD & NEWELL (1997) promoveram uma revisão crítica do estudo publicado por NEWELL & BOYD (1975), o qual tinha como principais propostas (1) a aquisição independente da complexa dentição dos trigoniáceos por três família distintas, mas relacionadas entre si, (2) além de considerar a morfologia externa como mais constante do que a dentição, durante a história evolutiva do grupo, ou seja, atribuía uma maior importância à ornamentação do que à morfologia da charneira para o reconhecimento das principais linhagens evolutivas da superfamília.

Estas idéias, contudo, não encontraram suporte em trabalhos posteriores tendo sido bastante combatidas, especialmente por FLEMING (1987), o que, aliado às críticas existentes sobre a taxonomia proposta, conduziu os autores a uma reavaliação de suas hipóteses originais. Além de FLEMING (1987), partiram de POULTON (1979), COOPER (1991) e LEANZA (1993) críticas a respeito da proposta de evolução paralela, em linhagens distintas, da charneira dos trigoniáceos, tida por esses autores como uma feição conservativa.

As modificações na taxonomia realizadas por BOYD & NEWELL (1997) incluem (1) o abandono da Família Costatoriidae Newell & Boyd, 1975, (2) a consideração da Família Eoastartidae Newell & Boyd, 1975 como uma subfamília da Família Schizodidae Newell & Boyd, 1975, e (3) a manutenção das famílias Eoschizodidae Newell & Boyd, 1975, Scaphellinidae Newell & Ciriacks, 1962 e Pachycardiidae Cox, 1961. Portanto, os gêneros do grado trigoniano estão reunidos na Família Trigoniidae Lamarck, 1819 (do Triássico ao Recente), e aqueles com grado myophoriano pertencem à Família Myophoriidae Bronn, 1849 (do Permiano ao Triássico) ou à Família Pachycardiidae Cox, 1961 (do Triássico), de

acordo com o tamanho e forma do maior dente. Já o grado schizodiano inclui representantes da Família Scaphellinidae Newell & Ciriacks, 1962 e da Família Schizodidae Newell & Boyd, 1975 (Subfamília Eoastartinae Boyd & Newell, 1997).

Por fim, o único gênero da antiga Família Eoastartidae Newell & Boyd, 1975 que apresentava feições da charneira do grado myophoriano, *Heminajas* Neumayr, 1891, foi atribuído à Família Pachycardidae Cox, 1961, por compartilhar inúmeras características com os demais pachicardídeos.

A discussão acima, mostra que o estabelecimento de homologias entre as diversas estruturas das charneiras dos bivalves deve envolver um longo período prévio de trabalho e familiaridade com o grupo, investigando suas variações ao longo de seus estágios ontogenéticos, de difícil aplicação no caso do material fóssil.

Desta forma, levando-se em conta a heterogeneidade dos táxons utilizados na presente análise, no que tange a seus grupos taxonômicos originais, não foram feitas inferências sobre as homologias entre as estruturas da charneira, nem foi adotado um tipo específico de representação de tais estruturas, compartilhando a idéia apresentada por NEWELL & BOYD (1968, 1969), isto é, sistemas de representação são geralmente aplicados de maneira equivocada, quando utilizados para táxons de bivalves cuja ontogenia e filogenia são pouco conhecidos. Por outro lado, estudos filogenéticos, como os recentemente realizado por ANELLI (1998; em preparação) para os crassatelláceos, fundamentados em um grupo bem conhecido, tanto em sua morfologia, quanto em sua história evolutiva, podem trazer bons resultados na inferência das homologias entre as estruturas da charneira e, portanto, refinar os caracteres a serem utilizados.

Reconhecendo, portanto, o escasso conhecimento dos aspectos ontogenéticos e filogenéticos disponível para o grupo em estudo, foram utilizados caracteres gerais da dentição, os quais, se não representam o mais aprofundado conhecimento possível de tais estruturas, não comprometem as relações filogenéticas obtidas.

CARÁTER 18- Número de Dentes Cardinais da Valva Direita (**0**: um dente; **1**: dois dentes; **2**: três dentes; **3**: um dente cardinal mais um “dente composto”)

De uma maneira geral, os bivalves apresentam um número variável de dentes (cardinais e laterais) e fossetas na charneira de suas valvas, sendo que estas estruturas

podem ainda estar ausentes nas chamadas formas edentelosas. Deve-se destacar a grande variação na forma destes dentes que podem ser agrupados segundo padrões definidos.

A análise morfológica realizada no presente estudo permitiu a definição de quatro estados para este caráter, uma vez que foram encontradas conchas com um (e.g., *Balantioselena gairi* Speden, 1962; est. 3, fig. 10), dois (e.g., *Pinzonella illusa* Reed, 1932; est. 3, figs. 1-3) ou três (e.g., *Astarte* Sowerby, 1816; est. 3, fig. 7) dentes cardinais na valva direita, além de uma conformação diferenciada, presente nos espécimes de *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952 (est. 4, figs. 2-3). Nestes exemplares o dente cardinal central é acompanhado, posteriormente, por um dente composto, geralmente, por 3 protuberâncias paralelas intercaladas por duas fossetas rasas e bem marcadas, tendo início a partir da ninfa indo em direção à base da charneira (região ventral), reunindo condições para ser considerado como um quarto tipo de caráter.

É importante observar que a ausência de dados para a espécie *Terraia curvata* Reed, 1929 se deve ao estado de preservação de seus exemplares, os quais se apresentam na forma de moldes internos e permitem a visualização de apenas um dente, bem marcado, aproximadamente triangular, em ambas as valvas, ao passo que a presença, ou não, de outras estruturas não pode ser confirmada. Caráter considerado **não aditivo**.

CARÁTER 19- Número de Dentes Cardinais da Valva Esquerda (**0**: dois dentes; **1**: três dentes; **2**: um dente cardinal mais um “dente composto”)

Os exemplares de *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952 apresentam uma estrutura correspondente ao dente composto da valva direita e que é formada por duas protuberâncias separadas por fossetas rasas e bem marcadas (est. 4, figs. 2-3). Desta forma o caráter apresenta três estados e é considerado **não aditivo**.

CARÁTER 20- Número de Dentes Cardinais entre a Valva Direita e a Valva Esquerda (**0**: número igual de dentes; **1**: número diferente de dentes)

Conforme apresentado nos dois caracteres anteriores, em alguns casos a quantidade de dentes cardinais difere entre as duas valvas de um mesmo indivíduo (e.g., *Balantioselena gairi* Speden, 1962).

CARÁTER 21- Dente Cardinal mais anterior (0: valva direita; 1: valva esquerda)

Observa-se variação com relação ao posicionamento do dente cardinal mais anterior, sendo que este pode apresentar-se na valva direita antes da valva esquerda, ou vice-versa.

CARÁTER 22- Estrias nos dentes (0: ausentes; 1: estrias rudimentares; 2: presentes)

Esta feição foi bastante discutida por COX (1952), BOYD & NEWELL (1968, 1997), NEWELL & BOYD (1975), STANLEY (1978) e WALLER (1981), sendo bastante característica dos representantes da Família Trigoniidae Lamarck, 1819 (grado Trigoniano), podendo estar presente, de uma forma menos pronunciada, em espécimes com grado Myophoriano. No presente estudo, tais estruturas foram identificadas nos representantes do gênero *Trigonia* Bruguière, 1789 (est. 4, fig. 19). Ainda, de acordo com a descrição apresentada por NEWELL & BOYD (1975), foram consideradas estrias pouco desenvolvidas para o táxon *Myophoria*.

Vale a pena destacar que estruturas como estas podem estar presentes em espécies do gênero *Astartella* Hall, 1858, apresentando variações intraespecíficas (BOYD & NEWELL, 1968, 1997). Contudo, os espécimes analisados no presente estudo não possuíam estrias nos dentes cardinais. Caráter considerado **não aditivo**.

CARÁTER 23- Forma bifida do Dente Pivotal (0: não bifido; 1: início de ramificação; 2: bifido)

Os espécimes analisados apresentam três estados atribuídos ao dente pivotal. Este dente pode apresentar-se como uma única massa dentária a exemplo dos dentes encontrados no grado Schizodiano, ou ainda demonstrar um princípio de bifurcação (grado Myophoriano) ou bifurcação completa (grado Trigoniano), com dois ramos bem distintos (fig. 28). Caráter considerado **não aditivo**.

CARÁTER 24- Posição dos Dentes Laterais (0: ausentes; 1: margem posterior; 2: margem anterior e posterior)

Dentes laterais, quando presentes, geralmente ocupam as margens anteriores e/ou posteriores das valvas (fig. 23). Caráter considerado **não aditivo**.

CARÁTER 25- Presença de “Assoalho” nas Fossetas da Valva Direita (**0**: presente em todas; **1**: ausente em todas; **2**: ausente em pelo menos uma fosseta)

O assoalho (floor) corresponde à porção da placa da charneira que situa-se na base de uma fosseta, fazendo com que ela fique isolada da cavidade do manto. Muitas vezes, devido a um maior pronunciamento ventral dos dentes cardinais, uma ou mais fossetas podem apresentar ligação com a cavidade do manto pela ausência do assoalho. Caráter considerado **não aditivo**.

D) Caracteres da Musculatura

A importância das feições musculares para a sistemática e taxonomia dos bivalves já foi longamente enfatizada por RUNNEGAR (1965, 1966, 1967, 1974), WATERHOUSE (1965), WASS (1972), SIMÕES (1992), MELLO (1995), SIMÕES & MELLO (1996), SIMÕES *et al.* (1997). Todavia, o estudo de tais características em conchas fósseis não é simples, estando diretamente relacionado à qualidade de preservação. Por outro lado, a experiência adquirida com o estudo da musculatura dos megadesmídeos (MELLO, 1995; SIMÕES & MELLO, 1996; MELLO *et al.*, 1997, 1998b; SIMÕES *et al.*, 1997) forneceu o embasamento necessário para o exame da musculatura nos táxons envolvidos na presente análise cladística. De fato, conforme demonstrado por GHILARDI & SIMÕES (1997) e GHILARDI (1999), a maioria dos espécimes de bivalves do Grupo Passa Dois (exceto Formação Rio do Rasto), representados por moldes internos depositados em coleções tipo, possuíam musculatura preservada, não tendo sido apenas reconhecidas. O caso mais característico é o de *Barbosaia* Mendes, 1952, cujas cicatrizes dos músculos anteriores estão bem representadas na ilustração do artigo de MENDES (1952, est. 1, fig. 1), sendo citada como desconhecida.

CARÁTER 26- Espessamento Miofórico (Myophoric Buttress) (**0**: ausente; **1**: anterior; **2**: anterior e posterior)

Tal estrutura manifesta-se como um espessamento da parte interna da concha, geralmente, logo atrás dos músculos adutores anterior e/ou posterior, sendo bastante característico dos componentes da Família Myophoriidae Bronn, 1849 (grado Myophoriano). Deve-se notar a presença do espessamento reforçando as paredes internas

dos músculos adutores anterior e posterior dos espécimes do gênero *Kaibabella* Chronic, 1952, o único táxon analisado a apresentar esse reforço nas duas cicatrizes adutoras (est. 4, figs. 5-6) Caráter considerado **não aditivo**.

CARÁTER 27- Linha Palial (0: contínua; 1: pontilhada)

Todas as espécies apresentavam linha palial integropaliada (sem sinus palial). Contudo, exemplares de *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952 apresentavam, como autapomorfia, uma linha palial formada por uma seqüência de pontos (est. 4, fig. 2), enquanto outras apresentavam-se na forma de um traço contínuo.

CARÁTER 28- Músculo Elevador Umbonal (0: ausente; 1: uma cicatriz muscular; 2: mais de uma cicatriz muscular)

Grande é a variedade de músculos auxiliares que podem ser observados nos diferentes grupos de bivalves vivos ou fósseis (RUNNEGAR, 1965, 1966, 1967, 1974; WATERHOUSE, 1965; WASS, 1972; MELLO, 1995; SIMÕES *et al.*, 1997). Contudo, os músculos auxiliares encontrados por ocasião da análise morfológica resumem-se aos elevadores umbonais, representados por um número variável de cicatrizes na cavidade umbonal. Entretanto, a despeito da variação em número e forma apresentada por essas cicatrizes, o caráter foi considerado como apresentando três estados, podendo estar ausente, na forma de uma cicatriz grande ou ainda uma série de três ou mais pequenas cicatrizes. Caráter considerado **não aditivo**.

CARÁTER 29- Arranjo entre as Cicatrizes do Músculo Adutor Anterior e Músculo Retrator Anterior (0: não fundido; 1: fundido)

A cicatriz do músculo retrator anterior encontra-se acima do músculo adutor anterior, numa posição postero-dorsal, sendo que entre elas há uma grande diferença na dimensão e na forma. Em alguns casos podem apresentar-se fundidas por meio de uma terceira cicatriz, a do músculo protractor pedial, estando a cicatriz do músculo retrator anterior representada na forma de uma pequena projeção na margem pósterodorsal do músculo adutor anterior.

CARÁTER 30- Forma da Cicatriz do Músculo Adutor Anterior (**0**: riniforme; **1**: circular)

A cicatriz do músculo adutor anterior está presente em todos os bivalves envolvidos na análise, apresentando variações quanto à forma e grau de impressão. Para este estudo será avaliada a forma da cicatriz muscular (*i.e.*, riniforme ou circular), uma vez que a variação observada no grau de impressão apresenta origem controversa, conforme apontado por MELLO (1995), SIMÕES & MELLO (1996) e SIMÕES *et al.* (1997). Entretanto, é interessante destacar a existência de variações interespecíficas, dentro das formas definidas para o estudo, sendo que os espécimes podem apresentar margem posterior lobada. Porém, devido aos problemas decorrentes do estado de preservação muitas vezes precário, somado à imprecisão das descrições e ilustrações presentes na literatura, não foi possível a identificação de tais variações em todos os táxons estudados.

CARÁTER 31- Presença da Cicatriz do Músculo Protrator Pedial (**0**: fundida; **1**: não fundida)

Conforme referido no **Caracter 17**, a cicatriz do músculo protrator pedial pode estar representada de duas maneiras principais: a) fundida ao músculo adutor anterior e ao músculo retrator pedial anterior; b) isolada das demais cicatrizes.

CARÁTER 32- Arranjo entre as cicatrizes do Músculo Adutor Posterior e Músculo Retrator Posterior (**0**: não fundido; **1**: fundido)

Assim como para o músculo adutor e retrator anteriores, os músculos correspondentes para a região posterior apresentam uma maneira similar de relação, podendo estar fundidos ou não.

5.1.2.3 Matriz de Caracteres

A matriz de caracteres resultante da detalhada análise morfológica dos táxons que formam os grupos interno e externo está representada na figura 30. Os caracteres foram tratados da mesma maneira utilizada para a Família Megadesmidae Vokes, 1967 (**Item 5.1.1.2**).

Vale salientar que, para a composição dos táxons terminais, procurou-se utilizar sempre a espécie-tipo dos gêneros, além de espécies adicionais que viessem a contribuir com suas feições morfológicas bem representadas. Contudo, algumas espécies não

apresentavam material-tipo disponível, sendo assim substituídos por exemplares bem preservados de outras espécies atribuídas ao gênero.

A atenta observação dos dados apresentados na figura 29 permite a verificação de uma idêntica distribuição dos caracteres entre os quatro táxons terminais escolhidos para representar o gênero *Crassatella* Lamarck, 1799. Tal fato se deve, provavelmente, aos caracteres utilizados na análise não serem suficientes para a distinção dos táxons ao nível de espécie, dentro deste gênero. Desta forma, o gênero *Crassatella* Lamarck, 1799 está representado apenas pelo táxon terminal *Crassatella* (fig. 30).

De maneira similar, entre os táxons terminais escolhidos para representar o gênero *Astarte* Sowerby, 1816 (fig. 29), *Astarte borealis* Schuncker e *Astarte fusca* Poli apresentavam distribuição idêntica dos caracteres e, portanto, *Astarte borealis* Schuncker foi descartada (fig. 30). Logo, a matriz final (fig. 30) apresenta 31 táxons e 32 caracteres.

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2		
<i>Trigonia</i> sp.	0	0	?	?	1	1	0	?	0	1	0	1	1	0	0	0	3	1	1	1	1	1	2	2	0	1	1	0	1	0	0	0		
<i>Trigonia navis</i>	1	1	0	0	?	?	0	?	0	1	0	?	1	0	0	0	?	1	1	1	1	1	2	2	0	1	1	0	1	0	0	0		
<i>Myophoria</i>	0	1	?	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	?	1	0	?		
<i>Oriocrassatella stokesi</i> *	1	0	?	?	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	?	0	0	0	1		
<i>O. itajaiensis</i>	3	?	?	?	?	?	0	?	0	0	?	?	0	1	0	1	?	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	?	0	0	0	?		
<i>O. piauiensis</i>	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	3	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1		
<i>Cypricardella</i>	1	0	0	0	1	0	0	?	0	1	?	?	0	1	0	1	3	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	?	0	0	0	1		
<i>Crassatella donacialis</i>	2	1	0	0	1	0	1	?	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1		
<i>C. trailli</i>	2	1	0	0	1	0	1	?	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1		
<i>C. curata</i>	2	1	0	0	1	0	1	?	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1		
<i>C. concentrica</i>	2	1	0	0	1	0	1	?	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1		
<i>Schizodus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Eodon</i>	2	1	?	?	1	0	0	?	0	1	1	?	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	?	0	0	0	1		
<i>Astarte sulcata</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1		
<i>A. cuneiformis</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1		
<i>A. obruta</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1		
<i>A. fusca</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1		
<i>A. borealis</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1		
<i>Astartella vera</i> *	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	3	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	?	0	0	0	1		
<i>Astartella aueri</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	3	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	?	0	0	0	1		
<i>Pinzonella illusa</i> *	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	2	0	0	1	1	
<i>P. neotropica "A"</i>	2	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0	1		
<i>P. neotropica "B"</i>	3	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0	1		
<i>Terraia aequilateralis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	2	3	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Terraia altissima</i> *	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	?	0	0	0	0	0	
<i>Terraia bipleura</i>	3	1	?	?	0	0	0	?	0	2	0	?	0	0	0	0	?	1	?	?	?	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	?	?	
<i>Terraia curvata</i>	1	1	0	0	0	0	0	?	0	1	?	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	?	
<i>Nothoterraia acarinata</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	?	?	?	0	?	?	
<i>Balantioselena</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	?	1	1	0	?	?	
<i>Pachycardia</i>	1	1	?	?	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	?	?	
<i>Heminajas</i>	1	1	?	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	0	
<i>Trigonodus</i>	2	1	?	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	?	?	1	0	0	0
<i>Kaibabella curvilenata</i> *	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0
<i>Kaibabella basilica</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0
<i>Eoastarte</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	

Figura 29- Matriz inicial dos caracteres utilizados na análise filogenética dos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934, incluindo 35 táxons e 32 caracteres (em destaque os táxons não utilizados na matriz final). Explicação: (*)= espécie-tipo.

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2
<i>Trigonia</i> sp.	0	0	?	?	1	1	0	?	?	0	1	1	0	0	0	0	3	1	1	1	1	1	2	2	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Trigonia navis</i>	1	1	0	0	?	?	0	?	?	0	1	0	0	0	0	0	?	1	1	1	1	1	2	2	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Myophoria</i>	0	1	?	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	?	1	0	?
<i>Oriocrassatella stokesi</i> *	1	0	?	?	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	?	0	0	1
<i>O. itajaiensis</i>	3	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	0	1	0	1	?	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	?	0	0	?
<i>O. piauiensis</i>	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	3	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1
<i>Cypricardella</i>	1	0	0	0	1	0	0	?	?	0	?	?	0	1	0	1	3	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	?	0	0	0	1
<i>Crassatella</i>	2	1	0	0	1	0	1	?	?	0	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Schizodus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>Eodon</i>	2	1	?	?	1	0	0	?	?	0	1	?	?	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	?	?	0	0	1
<i>Astarte sulcata</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>A. cuneiformis</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1
<i>A. obruta</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1
<i>A. fusca</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Astartella vera</i> *	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	3	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	?	?	0	0	1
<i>Astartella aueri</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	3	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	?	?	0	0	1
<i>Pinzonella illusa</i> *	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0	1
<i>P. neotropica "A"</i>	2	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0	1
<i>P. neotropica "B"</i>	3	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0	1
<i>Terraia aequilateralis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	2	3	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Terraia altissima</i> *	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	?	?	0	0	0
<i>Terraia bipleura</i>	3	1	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	?	?	?	0	?
<i>Terraia curvata</i>	1	1	0	0	0	0	0	?	?	0	1	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	?
<i>Nothoterraia acarinata</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	?	?	?	0	?
<i>Balantioselena</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	?	?	1	1	?
<i>Pachycardia</i>	1	1	?	?	?	0	0	?	?	0	1	0	0	0	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	?
<i>Heminajas</i>	1	1	?	?	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0
<i>Trigonodus</i>	2	1	?	?	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	?	?	?	1	0	0
<i>Kaibabella curvilenata</i> *	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
<i>Kaibabella basilica</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
<i>Eoastarte</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0

Figura 30- Matriz final dos caracteres utilizados na análise filogenética dos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934, incluindo 31 táxons e 32 caracteres. Explicação: (*)= espécie-tipo; em vermelho: Grupo Externo; verde: táxons do Grupo Passa Dois; azul: táxons da Família Pachycardiidae Cox, 1961; azul claro: táxons da Subfamília Eoastartinae Boyd & Newell, 1997.

6. RESULTADOS E DISCUSSÃO

6.1 ANÁLISE NUMÉRICA (FAMÍLIA MEGADESMIDAE VOKES, 1967)

As análises cladísticas realizadas no presente estudo têm por base os princípios estabelecidos por Willi Hennig (1950, 1966), e posteriormente complementados por diversos autores (e.g., ELDREDGE & CRACRAFT, 1980; WILEY, 1981; AMORIM, 1997). Já foi mencionado que os caracteres utilizados foram codificados em binários, multi-estados, polimórficos (“-“) e dados ausentes (missing data - “?”) sendo, ainda, os caracteres multi-estados considerados como aditivos ou não aditivos.

Os dados apresentados nas matrizes de caracteres (figs. 21, 22, 29 e 30) foram analisados através do “software” Hennig86 (FARRIS, 1988) para construção de cladogramas, utilizando-se a interface TreeGardner 2.2 (RAMOS, 1997) para sistema Windows. Para ambas as análises apresentadas a seguir foram empregados o algoritmo exato “ie*” e o algoritmo heurístico “mhennig*;bb*”, produzindo resultados idênticos. Além da análise de máxima parcimônia foram realizadas análises de consenso estrito e de pesagem sucessiva (successive weighting) (CARPENTER, 1988, 1994). Ainda, os cladogramas não enraizados obtidos em um primeiro instante tiveram o ponto de enraizamento em um táxon do grupo externo na tentativa de suportar o monofiletismo dos grupos internos (FARRIS, 1982; NIXON & CARPENTER, 1993; GIMENEZ *et al.*, 1996). Vale destacar que a ausência de caracteres ontogenéticos impossibilitou a utilização do critério de enraizamento proposto por DE PINNA (1994).

Tendo em vista a discussão apresentada por SIMÕES *et al.* (1997), o ponto de enraizamento dos cladogramas não enraizados foi considerado como estando próximo ao gênero *Edmondia* de Koninck, 1841.

Inicialmente, a análise numérica de máxima parcimônia foi realizada com os dados da figura 22, resultando em 128 cladogramas igualmente parcimoniosos, tendo comprimento (L) 78, índice de consistência (CI) 51 e índice de retenção (RI) 70. A árvore de consenso (L=111; CI=36; RI=45) para esses 128 cladogramas pode ser vista na figura 31, e sua topologia apresenta uma grande politomia basal (*i.e.*, indefinição na relação entre os táxons) envolvendo táxons das duas subfamílias (*sensu* SIMÕES *et al.*, 1997), sendo que

apenas o clado formado pelos táxons *Jacquesia elongata*, *Jacquesia almeidai*, *Othonella*, *Tambaquyra*, *Cowperesia*, *Runnegariella*, *Anhembia* e *Leinzia* aparece mais resolvido e monofilético.

Por sua vez, a análise de pesagem sucessiva (successive weighting) resultou em 9 cladogramas (L=283; CI=85; RI=91), e sua árvore de consenso (L=286; CI=84; RI=90) está representada na figura 32, tendo sido adotada como proposta de trabalho. Este resultado não compromete o monofiletismo da família, corroborando ainda suas duas subfamílias, como proposto por SIMÕES *et al.* (1997). A Subfamília Megadesminae Vokes, 1967 continua sendo monofilética e apresenta a mesma topologia obtida por SIMÕES *et al.* (1997) (figs. 32 e 33). Por outro lado, a Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997, embora com seu monofiletismo ratificado, apresenta-se menos resolvida do que no estudo original de SIMÕES *et al.* (1997). Sua topologia revela *Guiratinguia* Petri & Fúlvaro, 1966 como táxon basal (figs. 32 e 33), sendo seguida por uma politomia envolvendo os clados [*Jacquesia elongata* + *Jacquesia almeidai* + *Othonella* + (*Cowperesia* + *Runnegariella* + *Anhembia* + *Leinzia*)], (*Plesiocyprinella* + *Ferrazia*), [*Casterella* + *Jacquesia arcuata* + (*Roxoa corumbataiensis* + *Roxoa intricans*)], e os táxons *Itatamba* e *Jacquesia brasiliensis* (figs. 32 e 33).

02721

Figura 31- Árvore de consenso estrito para os 128 cladogramas resultantes da análise de máxima parcimônia (L=111; CI=36; RI=45). **Explicação:** seta indica a politomia basal.

Figura 32- Árvore de consenso estrito para os 9 cladogramas resultantes da análise de pesagem sucessiva (L=286; CI=84; RI=90). **Explicação:** seta indica o táxon mais basal da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões et al., 1997; estrela indica politomia envolvendo os demais táxons da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões et al., 1997.

Figura 33- Árvore de consenso estrito para os 9 cladogramas resultantes da análise de pesagem sucessiva (L=286; CI=84; RI=90), mostrando a distribuição dos caracteres.

6.1.1 O Monofiletismo da Família Megadesmidae Vokes, 1967 e a consistência das subfamílias Megadesminae Vokes, 1967 e Plesiocyprinellinae Simões et al, 1997

O monofiletismo da Família Megadesmidae Vokes, 1967 é corroborado e suportado pelos resultados obtidos no presente estudo (fig. 32 e 33). O teste realizado através da adição de novos táxons e caracteres à proposta original de SIMÕES et al. (1997), confirmou o “status” da família como um grupo monofilético, tendo como sinapomorfia o dente abrupto na valva direita (veja RUNNEGAR, 1967). Entretanto, a despeito da ausência do

dente megadesmídeo característico, alguns táxons {e.g., *Tambaquyra* Simões *et al.*, no prelo b; *Jacquesia arcuata* (Mendes), 1962; *Anhembia* (Mendes), 1949} têm sua posição assegurada dentro da família. De acordo com SIMÕES *et al.* (1997), a ausência do dente megadesmídeo, assim como notada para *Roxoa* Mendes, 1952, significaria uma reversão deste caráter, como evidenciado pelos resultados das análises de parcimônia.

A exemplo do ocorrido com a Família Megadesmidae Vokes, 1967, o resultado obtido corrobora as duas subfamílias propostas por SIMÕES *et al.* (1997) (figs. 32 e 33). Os novos táxons adicionados na presente análise estão posicionados dentro da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997, e os aspectos mais relevantes destes, serão devidamente discutidos mais adiante.

6.1.2 O clado [*Casterella* + *Jacquesia arcuata* + (*Roxoa corumbataiensis* + *Roxoa intricans*)] e o monofiletismo de *Roxoa* Mendes, 1952

De acordo com a topologia apresentada pela figura 32, os táxons *Roxoa corumbataiensis* e *Roxoa intricans* formam um grupo monofilético em uma tricotomia com *Casterella* e *Jacquesia arcuata*. Este resultado confirma a posição destes táxons na Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997, além de sugerir fortemente que *Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952 e *Roxoa intricans* (Mendes), 1944 pertencem ao mesmo gênero. Portanto, *Roxoa* Mendes, 1952 não é um pholadomyideo, conforme sugerido por RUNNEGAR & NEWELL (1971) e RUNNEGAR (1974).

A proximidade entre os gêneros *Casterella* Mendes, 1952 e *Roxoa* Mendes, 1952 já havia sido apontada por SIMÕES *et al.* (1997), tendo como sinapomorfias a ausência do dente megadesmídeo (condição apomórfica da família e que teria sofrido reversão neste clado) e a presença de uma descontinuidade sifonal bem desenvolvida. No presente estudo, a principal sinapomorfia entre os táxons *Casterella*, *Jacquesia arcuata*, *Roxoa corumbataiensis* e *Roxoa intricans* (fig. 33) é a ausência do dente megadesmídeo típico (**Caráter 11**), além da presença de uma margem ventral reta que desapareceu em *Casterella* Mendes, 1952. Ainda, o gênero *Roxoa* Mendes, 1952 apresenta como sinapomorfia o hábito escavador profundo, sendo *Casterella* Mendes, 1952 um escavador intermediário e *Jacquesia arcuata* (Mendes), 1962 um escavador raso (fig. 22).

A indefinição nas relações, evidenciada pela tricotomia, se deve, muito provavelmente, à ausência de alguns caracteres (missing data) para esses táxons (fig. 22),

principalmente aqueles relacionados à musculatura (**caracteres 16, 18, 23 e 24**). Vale salientar que diversos autores (*e.g.*, RUNNEGAR, 1965, 1966, 1967, 1974; WATERHOUSE, 1965; SIMÕES, 1992; MELLO, 1995; SIMÕES & MELLO, 1996; SIMÕES *et al.*, 1997) estudaram a importância das feições musculares na sistemática e taxonomia dos bivalves, e tais estudos apresentam uma séria agravante relacionada à qualidade de preservação das cicatrizes musculares.

6.1.3 Validade e posição sistemática dos gêneros *Anhembia* (Mendes), 1949 e *Leinzia* Mendes, 1949

Os gêneros de bivalves *Anhembia* (Mendes), 1949 {espécie-tipo *Anhembia froesi* (Mendes), 1949 (= *Anhembia gigantea* Mendes, 1949)} e *Leinzia* Mendes, 1949 {espécie-tipo *Leinzia similis* (Holdhaus), 1918}, endêmicos da Bacia do Paraná, são conhecidos desde o início do século (HOLDHAUS, 1918). Contudo, sua posição sistemática permanecia, até o momento, pouco clara devido, principalmente, ao conhecimento morfológico incipiente de sua musculatura e charneira, assim como a função do prolongamento anterior de suas conchas (rostro), que é semelhante àquele apresentado pelo gênero vivente *Arconaia* (Lea), 1856, e outras formas ilustradas por SEILACHER (1990) e SAVAZZI & PEIYI (1992).

Em decorrência dos problemas acima, alguns autores (*e.g.*, RUNNEGAR & NEWELL, 1971), fundamentados na interpretação equivocada dos caracteres da charneira, atribuíram esses gêneros à Ordem Veneroida (Subclasse Heterodonta), havendo, entretanto, dúvidas acerca da família a que pertenceriam. Contudo, recentemente MORRIS *et al.* (1991) revendo a posição destes táxons consideraram, com dúvidas, como pertencentes à Família Sanguinolitidae Miller, 1877 (= Grammysiidae Miller, 1877; *sensu* MOORE, 1969) (Subfamília Sanguinolitinae Miller, 1877), da Subclasse Anomalodesmata. De fato, esta constitui uma mudança significativa na taxonomia dos dois gêneros, tendo em vista a passagem da Subclasse Heterodonta para a Subclasse Anomalodesmata, confirmada na presente análise.

A partir dos holótipos, dos novos espécimes coletados e das informações presentes na literatura, nova análise morfológica foi realizada para os gêneros *Anhembia* (Mendes), 1949 e *Leinzia* Mendes, 1949 (MELLO *et al.*, 1998b), permitindo, “a priori”, identificar a charneira dos espécimes de *Leinzia* Mendes, 1949, como não sendo tipicamente veneróide,

contrariando a visão de RUNNEGAR & NEWELL (1971), mas sim uma charneira tipicamente megadesmídea. O pronunciado dente abrupto na valva direita, assim como a ornamentação concêntrica bem marcada, são similares às apresentadas por *Cowperesia* Mendes, 1952, um típico megadesmídeo (SIMÕES *et al.*, 1997). Tal fato chamou a atenção para uma possível relação de parentesco desses gêneros com os táxons da Família Megadesmidae Vokes, 1967.

Por outro lado, os exemplares do gênero *Anhembia* (Mendes), 1949 apresentam charneira edentelosa, o que não invalida sua atribuição aos megadesmídeos, dada a reversão neste caráter, comum em outros megadesmídeos (*e.g.*, *Casterella* Mendes, 1952; *Roxoa* Mendes, 1952).

Os dados obtidos após a análise morfológica foram adicionados à matriz (fig. 22) a fim de avaliar o posicionamento dos táxons e a consistência da família e subfamílias. Conforme exposto anteriormente, o monofiletismo da família foi mantido, assim como as duas subfamílias propostas por SIMÕES *et al.* (1997). No cladograma da figura 32, os gêneros *Anhembia* (Mendes), 1949 e *Leinzia* Mendes, 1949 formam um clado monofilético consistente, incluindo os gêneros *Runnegariella* Simões & Anelli, 1995, *Cowperesia* Mendes, 1952 e *Tambaquyra* Simões *et al.*, no prelo b. Esse clado apresenta como sinapomorfia a presença de uma margem ventral curva, que se modifica em uma condição de margem ventral reta para *Anhembia* + *Leinzia*, sendo que a única sinapomorfia que une esses dois gêneros é a presença do rostro. No entanto, o que distingue esses gêneros são a ausência do dente megadesmídeo e da ornamentação concêntrica em *Anhembia* (Mendes), 1949 e a possível ocupação de um habitat salobro (autapomorfia de *Leinzia* Mendes, 1949). Aqui vale lembrar que SIMÕES *et al.* (1997) e MARQUES (1997) discutiram longamente a questão da utilização de caracteres ecológicos na matriz.

A configuração não apenas ratifica a posição dos dois gêneros dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967, como indica a semelhança com o gênero *Cowperesia* Mendes, 1952, como previamente apontado pela análise morfológica.

6.1.4 O monofiletismo de *Jacquesia* Mendes, 1944

De acordo com a revisão taxonômica dos bivalves do Grupo Passa Dois, promovida por RUNNEGAR & NEWELL (1971), o gênero *Jacquesia* Mendes, 1944 seria formado por

três espécies: *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929 (espécie-tipo), *Jacquesia elongata* (Holdhaus), 1918 e *Jacquesia arcuata* (Mendes), 1962. Segundo estes autores, as diferenças previamente apontadas (BEURLIN, 1953; MENDES, 1962), para os gêneros *Jacquesia* Mendes, 1944, *Holdhausiella* Mendes, 1952 e *Favalia* Mendes, 1962, não eram suficientes para suportar sua separação a nível genérico, devendo-se considerar os dois últimos como sinônimos de *Jacquesia* Mendes, 1944. Uma quarta espécie, *Jacquesia almeidai* Mendes, 1952, conhecida apenas de uns poucos exemplares na forma de moldes achatados lateralmente, complementaria o escopo do gênero.

Em sua análise cladística da Família Megadesmidae Vokes, 1967, SIMÕES *et al.* (1997) utilizam o gênero *Jacquesia* Mendes, 1944 como uma única unidade taxonômica, segundo a proposta de RUNNEGAR & NEWELL (1971), sendo os dados obtidos a partir da análise da espécie-tipo {*Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929}. A hipótese filogenética para o grupo apresenta um clado formado por *Jacquesia* Mendes, 1944, *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918 e *Ferrazia* Reed, 1932. Por outro lado, na tentativa de avaliar o monofiletismo do gênero, de acordo com a visão taxonômica de RUNNEGAR & NEWELL (1971), o presente estudo tratou o gênero *Jacquesia* Mendes, 1944 como quatro táxons distintos, representados por suas quatro espécies. A análise teve um resultado bastante expressivo e contrapõe-se totalmente à proposta de RUNNEGAR & NEWELL (1971), sugerindo ser mais prudente a adoção dos três gêneros distintos, *i.e.*, *Jacquesia* Mendes, 1944, representado pela espécie *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929; *Holdhausiella* Mendes, 1952, incluindo as espécies *Holdhausiella elongata* Holdhaus, 1918 e *Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952; e *Favalia* Mendes, 1962, englobando a espécie *Favalia arcuata* Mendes, 1962, como inicialmente argumentado por BEURLIN (1953) e MENDES (1962).

A atual proposta de trabalho, representada pelo cladograma da figura 32, traz *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929, espécie-tipo do gênero, como um ramo isolado, em meio à politomia envolvendo os táxons *Itatamba*, *Religiicola*, o clado que contém *Roxoa*, *Casterella* e *Jacquesia arcuata*, e aquele formado por *Plesiocyprinella* e *Ferrazia*. Deve ser destacado que sua relação com *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918 e *Ferrazia* Reed, 1932 não está tão bem estabelecida quanto aquela apresentada por SIMÕES *et al.* (1997), contudo sua posição junto aos Plesiocyprinellinae está confirmada. *Jacquesia* Mendes, 1944 possui como autapomorfia a presença de uma cicatriz do músculo pedial-visceral, distinta

inclusive daquela apresentada por *Edmondia* de Koninck, 1841 e *Cardiomorpha* de Koninck, 1952 (**Caráter 17**).

As espécies *Holdhausiella elongata* (Holdhaus), 1918 e *Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952, apresentam-se em uma politomia com *Othonella* e o clado (*Tambaquyra* + *Cowperesia* + *Runnegariella* + *Anhembia* + *Leinzia*) (fig. 32). Este resultado sugere que os dois táxons podem representar uma única espécie, como apontado pelas semelhanças morfológicas encontradas durante a análise dos táxons. É interessante notar que MENDES (1952), ao propor a espécie *Holdhausiella almeidai*, apontou uma certa similaridade entre as formas adultas de *Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952 e as formas juvenis de *Holdhausiella elongata* Holdhaus, 1918. Ainda, bastante curioso é o fato de RUNNEGAR & NEWELL (1971) terem considerado *Jacquesia almeidai* (Mendes), 1952 como sinônimo de *Jacquesia elongata* (Holdhaus), 1918.

De fato, a musculatura anterior e a charneira das duas espécies é bastante similar (MELLO *et al.*, 1997; MELLO *et al.*, no prelo). Por outro lado, a comparação entre conchas silicificadas de *Holdhausiella elongata* (Holdhaus), 1918 e de moldes comprimidos de *Holdhausiella almeidai* (Mendes), 1952, revela pequenas diferenças na morfologia externa entre as duas espécies. Contudo, os índices de alongamento e alongamento anterior (STANLEY, 1970) obtidos a partir de moldes não comprimidos, nem deformados de *Holdhausiella almeidai* (Mendes), 1952, sugerem que as diferenças notadas anteriormente na morfologia externa sejam devidas aos distintos modos de preservação apresentados pelos exemplares das duas espécies. Portanto, assim como exposto no cladograma da figura 32, a proximidade dos espécimes de *Holdhausiella elongata* (Holdhaus), 1918 e *Holdhausiella almeidai* (Mendes), 1952 analisados no presente trabalho, **permite apenas sugerir** uma sinonímia específica entre elas, sendo necessário material adicional, sobretudo de *Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952, para confirmar essa proposta.

Por sua vez, *Jacquesia arcuata* (Mendes), 1962, como referido anteriormente (**Item 6.1.1**) está numa tricotomia juntamente com *Casterella* Mendes, 1952, *Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952 e *Roxoa intricans* (Mendes), 1944, o que confirma a validade do gênero *Favalia* Mendes, 1962. De fato, muitas das características apresentadas por *Favalia arcuata* (Mendes), 1962 (*e.g.* ninfas ligamentares; forma da concha; contorno da margem posterior), são bastante similares àquelas encontradas nos espécimes de *Roxoa*

intricans (Mendes), 1944 e, sobretudo, *Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952. Desse modo, o monofiletismo do gênero *Jacquesia* Mendes, 1944, como proposto por RUNNEGAR & NEWELL (1971), não foi corroborado pelos resultados obtidos na presente análise, sendo necessária a retomada dos gêneros *Holdhausiella* Mendes, 1952 e *Favalia* Mendes, 1952, para abrigar, respectivamente, as espécies *Holdhausiella elongata* (Holdhaus), 1918 e *Holdhausiella almeidai* (Mendes), 1952, e *Favalia arcuata* (Mendes), 1962.

6.1.5 Validade e posição sistemática do gênero *Tambaquyra* gen. n. Simões *et al.*, no prelo b

Durante os trabalhos de campo para a realização da presente dissertação, foram coletadas conchas silicificadas, bem preservadas, de bivalves externamente semelhantes a *Casterella? camargoi* Beurlen, 1954 (MELLO *et al.*, 1998a; TORELLO *et al.*, 1997; GHILARDI, 1999; SIMÕES *et al.*, no prelo b, c).

A espécie *Casterella? camargoi* foi proposta por BEURLLEN (1954), e mais tarde revisitada por MENDES (1952), MEZZALIRA (1957), RUNNEGAR & NEWELL (1971) e MARANHÃO (1986, 1995). Por sua vez, MENDES (1952) e RUNNEGAR & NEWELL (1971) notaram a semelhança entre os espécimes de *Casterella* cf. *camargoi* (= *Tambaquyra camargoi* Beurlen, 1954), descritos por MEZZALIRA (1957), *Plesiocyprinella carinata* Holdhaus, 1918 e *Ferrazia cardinalis* Reed, 1932, considerando o espécime de MEZZALIRA (1957, est. 2, fig. 4, p.59) como um exemplar deformado de *Plesiocyprinella carinata* Holdhaus, 1918. De fato, todos pertencem à Família Megadesmidae Vokes 1967 (RUNNEGAR & NEWELL 1971; SIMÕES *et al.*, 1997), e paleontólogos pouco familiarizados com a malacofauna do Grupo Passa Dois, têm, normalmente, alguma dificuldade na distinção morfológica destas formas, especialmente entre *Itatamba* Simões *et al.*, 1997, *Casterella* Mendes, 1952 e *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918 (SIMÕES & MELLO 1996; SIMÕES *et al.*, 1997).

A partir do material recentemente coletado, investigações morfológicas preliminares realizadas em exemplares bem preservados de *Casterella? camargoi* Beurlen, 1954, com conchas e moldes completos com as valvas articuladas fechadas, sem pronunciado achatamento lateral, não permitiu reconsiderar a atribuição de tais conchas ao gênero *Casterella* Mendes, 1952, tendo sido proposto o gênero *Tambaquyra* {espécie *Tambaquyra camargoi* nov. comb. (= *Casterella? camargoi* Beurlen, 1954)} para abrigar

essas formas (SIMÕES *et al.*, no prelo b). Por sua vez, os autores consideraram, “a priori”, esse novo gênero como pertencente à Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997 (Família Megadesmidae Vokes, 1967), por apresentar características (*e.g.*, cicatriz do músculo adutor anterior tipicamente riniforme com margem posterior lobada) compartilhadas pelos táxons desse grupo.

Com o objetivo de avaliar sua validade e posição sistemática dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967, esse gênero foi incluído na presente análise (fig. 22). Os resultados (figs. 31, 32 e 33) trazem *Tambaquyra* Simões *et al.*, no prelo b, formando um clado consistente ao lado de *Cowperesia* Mendes, 1952, *Runnegariella* Simões & Anelli, 1995, *Anhembia* (Mendes), 1949 e *Leinzia* Mendes, 1949, dentro da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997. Essa posição reforça a validade do gênero, bem como seu “status” dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967, como originalmente proposto por SIMÕES *et al.* (no prelo b).

6.1.6 Validade e posição sistemática do gênero *Othonella* Mendes, 1963

Esse gênero proposto por MENDES (1963) foi superficialmente revisado por RUNNEGAR & NEWELL (1971). Este fato pode, entretanto, ser explicado pelo precário estado de preservação dos exemplares avaliados por MENDES (1963), que estão depositados na Coleção científica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do IG/USP, os quais foram examinados pelo Dr. Norman D. Newell, no final da década de 1960. A despeito da qualidade de preservação, MENDES (1963) notou a similaridade entre a charneira de *Othonella* Mendes, 1963 e de *Plesiocyprinella carinata* Holdhaus, 1918. Embora reconhecendo isso também, RUNNEGAR & NEWELL (1971) consideraram a possibilidade de *Othonella* Mendes, 1963 ser coespecífico de *Plesiocyprinella carinata* Holdhaus, 1918. Mais do que isso, um aspecto de grande interesse diz respeito à atribuição do gênero *Othonella* Mendes, 1963 (espécie-tipo *Othonella araguaiana* Mendes, 1963) à Família Megadesmidae Vokes, 1967 (RUNNEGAR & NEWELL, 1971). Até meados da década de 1990, a despeito do intensivo programa de coletas, levado a cabo por docentes e alunos do Departamento de Zoologia do IBB/UNESP, em diferentes áreas de afloramentos da borda leste da Bacia do Paraná, nenhum novo exemplar de *Othonella araguaiana* Mendes, 1963 havia sido coletado, estando a distribuição geográfica da espécie restrita à

área de afloramentos do Grupo Passa Dois, na região de Mato Grosso. Por esse motivo, *Othonella* Mendes, 1963 não foi incluído na análise de SIMÕES *et al.* (1997).

Surpreendentemente, contudo, um exemplar de bivalve, recentemente coletado nos sedimentos da Formação Corumbataí aflorantes na Rua 6, município de Rio Claro, SP (fig. 6/Capítulo 4), e depositado na coleção científica do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva do Departamento de Zoologia (IBB/UNESP), possuía acentuada semelhança externa com os espécimes de *Othonella* Mendes, 1963, ilustrados por MENDES (1963). A preparação do espécime e sua comparação com os exemplares estudados pelo Dr. Josué Camargo Mendes, permitiu a atribuição desse exemplar ao gênero *Othonella* Mendes, 1963, ampliando, desta forma, sua distribuição geográfica na Bacia do Paraná. Tal espécime, em excelente estado de preservação, permitiu a observação de características relacionadas à charneira, ligamento, musculatura anterior e feições externas, fornecendo não apenas informações suficientes para que pudesse ser incluído na presente análise, como contribuindo também para a melhor caracterização desse táxon.

A topologia representada na figura 32 mostra *Othonella* em uma politomia com o clado (*Tambaquyra* + *Cowperesia* + *Runnegariella* + *Anhembia* + *Leinzia*), além de *Holdhausiella elongata* (Holdhaus), 1918 e *Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952, tendo como sinapomorfia a margem cardinal espessada. Esta configuração ratifica a posição do gênero dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967, confirmando a proposta de RUNNEGAR & NEWELL (1971), bem como sua diferenciação de *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918.

6.1.7 Validade e posição sistemática do gênero *Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966

Proposto por PETRI & FÚLFARO (1966), o gênero *Guiratingia* (espécie-tipo *Guiratingia mendesi* Petri & Fúlfaro, 1966), foi considerado por SIMÕES (1992) como sinônimo de *Pyramus* Dana, 1847 (= *Cowperesia* Mendes, 1952), sendo, dessa forma, automaticamente considerado um megadesmídeo. Posteriormente, SIMÕES *et al.* (1997) também consideraram esse gênero como sinônimos júnior de *Cowperesia* Mendes, 1952 e, portanto, pertencente à Família Megadesmidae Vokes, 1967. Vale lembrar que o status de *Cowperesia* Mendes, 1952 como gênero válido e distinto de *Pyramus* Dana, 1849, foi

confirmado pelos resultados obtidos por SIMÕES *et al.* (1997), contrariando a proposta original de sinonímia de RUNNEGAR & NEWELL (1971).

A análise morfológica realizada com espécimes bem preservados resultou em um conjunto de caracteres que permitiam a inclusão de *Guiratingia* Petri & Fúlfaro, 1966 na presente análise (fig. 21). De acordo com a topologia obtida no cladograma da figura 32, *Guiratingia* Petri e Fúlfaro, 1966 posiciona-se entre o clado correspondente à Subfamília Megadesminae Vokes, 1967 e a politomia envolvendo *Itatamba*, *Jacquesia*, *Relogiicola* e os clados (*Plesiocyprinella* + *Ferrazia*) e [*Casterella* + *Favalia* + (*Roxoa corumbataiensis* + *Roxoa intricans*)]. Com isso, temos *Guiratingia* Petri e Fúlfaro, 1966 representando o ramo mais basal da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997 (podendo também ser referida como grupo *Guiratingia*⁺, representando todos os Plesiocyprinellinae), apresentando como autapomorfia o rebordo ventral plano, característico do gênero. Desta forma, ratifica-se o status de *Guiratingia* Petri e Fúlfaro, 1966 como gênero distinto de *Cowperesia* Mendes, 1952, contrariando a sinonímia prévia de SIMÕES (1992).

A condição basal de *Guiratingia* Petri e Fúlfaro, 1966 é corroborada por sua condição de mais antigo Plesiocyprinellinae conhecido, a despeito da posição estratigráfica dos sedimentos fossilíferos contendo *Guiratingia mendesi* Petri & Fúlfaro, 1966 não estar, ainda, precisamente determinada (SIMÕES, 1992). Esses horizontes fossilíferos, localizados cerca de 100 metros abaixo do contato com o Grupo Passa Dois (PETRI & FÚLFARO, 1966), já foram atribuídos ao Grupo Aquidauana por ALMEIDA (1954) e PETRI & FÚLFARO (1966), ao passo que SCHNEIDER *et al.* (1974) e SCHOBENHAUS *et al.* (1984) preferem considerá-los como pertencentes à Formação Palermo, visão seguida por SIMÕES (1992). Mesmo sem mencionar as evidências utilizadas, PETRI & FÚLFARO (1983) consideram esses sedimentos como pertencentes à Formação Tatuí, que é, no entanto, equivalente à Formação Palermo, no sul do país. Entretanto, o fato mais importante aqui é que, assim como a malacofauna de São Sepé, Formação Palermo (SIMÕES, 1992; SIMÕES *et al.*, 1998), a de *Guiratingia* está numa posição intermediária entre a malacofauna tipicamente marinha do Grupo Tubarão (ROCHA-CAMPOS, 1970a,b) e a endêmica do Grupo Passa Dois, reforçando o modelo evolutivo de RUNNEGAR & NEWELL (1971), posteriormente refinado por SIMÕES (1992) e SIMÕES *et al.* (1998).

6.1.8 Considerações sobre os gêneros *Angatubia* Mendes, 1962 e *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997

Conforme referido anteriormente, *Angatubia* Mendes, 1962 (espécie-tipo *Angatubia cowperesioides* Mendes, 1962) foi considerado por autores prévios (RUNNEGAR & NEWELL, 1971; SIMÕES, 1992) como sinônimo júnior de *Cowperesia* Mendes, 1952, sobretudo pela forma externa das conchas e, portanto, vem sendo, desde essa época, atribuído aos megadesmídeos (RUNNEGAR & NEWELL, 1971; SIMÕES, 1992).

De acordo com RUNNEGAR & NEWELL (1971), *Angatubia* Mendes, 1962 apresenta uma concha bastante similar à de *Cowperesia* Mendes, 1952, diferindo desta apenas pela ausência do dente na valva direita. Com isso, torna-se difícil a distinção entre espécimes de *Angatubia* Mendes, 1962 daqueles de *Cowperesia* Mendes, 1952, que tenham dente pouco desenvolvido. No entanto, devido ao precário estado de preservação dos espécimes, este gênero não foi utilizado na análise realizada por SIMÕES *et al.* (1997).

Para o presente estudo foram analisados alguns exemplares de *Angatubia* Mendes, 1962 e importantes características morfológicas foram observadas (*e.g.*, ausência de descontinuidade sifonal; ausência de espessamento na margem cardinal), permitindo uma distinção, “*a priori*”, do gênero *Cowperesia* Mendes, 1952.

Com o intuito de testar sua consistência, bem como sua posição dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967, em um primeiro momento, este gênero foi incluído na matriz de caracteres (fig. 21). Contudo, em uma análise mais criteriosa da codificação e distribuição dos caracteres, foi constatada acentuada ausência de informações morfológicas (*missing data*), sobretudo relacionadas às feições musculares. Tal fato resultou na exclusão do gênero da análise, uma vez que sua utilização não contribuiria para o esclarecimento das relações de parentesco dentro da família. Desta maneira, a distinção entre os gêneros *Angatubia* Mendes, 1962 e *Cowperesia* Mendes, 1952 é sugerida pela análise morfológica mas, contudo, sua consistência e posição dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967 só poderá ser testada com o conhecimento mais sólido de sua morfologia interna. Portanto, julga-se mais prudente, de momento, a manutenção da sinonímia utilizada por RUNNEGAR & NEWELL (1971) e SIMÕES (1992).

Já o gênero *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997, que não está formalmente descrito segundo as normas do I.C.Z.N. (1985), apresenta algumas características que permitem

relacioná-lo aos Megadesmidae (e.g., dente abrupto e triangular na valva direita semelhante a *Cowperesia* Mendes, 1952). Esse gênero é bem conhecido do ponto de vista de sua morfologia externa. O gênero *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997 foi proposto para denominar pequenas conchas de pelecípodes, bem preservadas na forma de moldes ou silicificadas, encontrados nos sedimentos fossilíferos atribuídos às porções mais superiores da Formação Terezina (ROHN & SIMÕES, 1997). Juntamente com esse gênero estão presentes espécimes de *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928, *Cowperesia emerita* (Reed), 1929 e *Holdhausiella* cf. *elongata* Holdhaus, 1918.

As características mais notáveis desse gênero, e que permitem atribuí-lo à Família Megadesmidae Vokes, 1967, são a presença de um dente abrupto e triangular e o espessamento da margem antero-dorsal, ambos na valva direita, semelhantes àqueles encontrados em *Cowperesia* Mendes, 1952. Ainda, o gênero possui como autapomorfia uma série de espinhos bem desenvolvidos ao longo da borda da margem dorsal.

Como visto anteriormente para *Angatubia* Mendes, 1962 e *Relogiicola* Rohn, 1985, a ausência das feições morfológicas internas para o gênero *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997 (fig. 21) não permite sua utilização na presente análise. Desta forma, sua consistência e posição dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967, como sugerida por ROHN & SIMÕES (1997), não pode ser avaliada. Contudo, as evidências morfológicas disponíveis para o gênero demonstram ser razoável manter a proposta original de ROHN & SIMÕES (1997), e considerá-lo como mais um gênero de megadesmídeo do Neopermiano da Bacia do Paraná.

6.1.9 Considerações sobre o gênero *Relogiicola* Rohn, 1985

ROHN (1985) afirma que *Relogiicola* Rohn, 1985 distingue-se de todos os demais bivalves do Neopermiano da Bacia do Paraná, apresentando uma forma semelhante àquela de *Angatubia* Mendes, 1962, sendo a dentição mais proeminente em *Relogiicola* Rohn, 1985. Em relação à *Cowperesia* Mendes, 1952, a distinção se dá pelo contorno mais ovalado e alongado, além de dentes e fossetas mais delicados em *Relogiicola* Rohn, 1985.

A autora destaca, ainda, a presença de uma charneira mais espessa na região posterior como sendo uma característica típica dos componentes da Subclasse Anomalodesmata e, portanto, justificando a inclusão do gênero neste grupo. Apesar da

ausência das feições morfológicas internas (e.g., cicatrizes musculares), as demais características permitem atribuir, mesmo que “a priori”, esse gênero à Família Megadesmidae Vokes, 1967 (ROHN, 1985).

Adicionalmente, a recente literatura disponível para os bivalves do Grupo Passa Dois, principalmente aquela tratando de sua evolução (SIMÕES, 1992; SIMÕES *et al.*, 1998), atribui a *Relogiicola* Rohn, 1985 um importante papel no entendimento da paleobiogeografia da Bacia do Paraná, no final do Paleozóico. Face a este novo enfoque, grande esforço, na tentativa de descrição das feições morfológicas, foi realizado através do exame minucioso dos espécimes de *Relogiicola* Rohn, 1985 depositados na Coleção Científica do DPE (IG-USP), além da revisão das informações da literatura. Desta forma, *Relogiicola* Rohn, 1985 foi incluída na presente análise (fig. 22) com o objetivo de avaliar a condição proposta por ROHN (1985), bem como suas relações filogenéticas dentro da Família Megadesmidae Vokes, 1967.

A topologia apresentada na figura 31 traz uma grande politomia basal, o que não compromete o monofiletismo da família, mas também não traz nenhum esclarecimento sobre a relação entre *Relogiicola* Rohn, 1985 e os demais megadesmídeos, a não ser pelo fato de que este gênero pode ser considerado, mesmo que “a priori”, pertencente à Família Megadesmidae Vokes, 1967.

Por outro lado, a figura 32 traz *Relogiicola* Rohn, 1985 na politomia envolvendo os táxons *Itatamba*, *Jacquesia brasiliensis*, o clado (*Plesiocyprinella* + *Ferrazia*) e o clado [*Casterella* + *Jacquesia arcuata* + (*Roxoa corumbataiensis* + *Roxoa intricans*)]. A indefinição entre as relações de *Relogiicola* Rohn, 1985 e os demais Plesiocyprinellinae, se deve, provavelmente, à ausência de alguns caracteres (missing data) neste gênero, além da ausência de outros táxons (e.g., *Angatubia* Mendes, 1962), o que contribuiu para tornar esta proposta menos resolvida do que aquela apresentada por SIMÕES *et al.* (1997). Ainda, a despeito da indefinição da posição de *Relogiicola* Rohn, 1985, pode-se considerar que houve um avanço no estabelecimento das relações de parentesco entre este táxon e os demais megadesmídeos, uma vez que não somente ele se encontra na Família Megadesmidae Vokes, 1967, como também pode ser atribuído à Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997.

Por fim, as implicações paleobiogeográficas envolvendo *Relogiicola* Rohn, 1985 e os demais megadesmídeos são comentadas mais adiante, neste capítulo (Item 6.3).

6.1.10 Proposta de classificação filogenética para os táxons da Família Megadesmidae Vokes, 1967

Com base no cladograma da figura 31, escolhido como proposta de trabalho da presente análise, é aqui apresentada uma classificação filogenética (tab. 9) para os táxons da Família Megadesmidae Vokes, 1967. Para a construção da classificação foi utilizado o procedimento de seqüenciação e subordinação juntamente com os artefatos grupo⁺ e grupo* (AMORIM, 1982; AMORIM, 1994; SIMÕES *et al.*, 1997). As informações referentes aos intervalos estratigráficos dos táxons dos grupos externo e interno foram obtidas a partir de MOORE (1969), RUNNEGAR (1969, 1974), BAMBACH (1971), RUNNEGAR & NEWELL (1974), SEPKOSKI (1992), ROHN (1988, 1994) e SIMÕES *et al.* (1997, 1998).

Grupo Externo

- Edmondiidae [Neodevoniano - Permiano]
 - Edmondia* [Neodevoniano - Neopermiano]
 - Scaldia* [Carbonífero]
 - Cardiomorpha* [Carbonífero]
- Grammysiidae [Siluriano - Carbonífero]
 - Grammysia* [Devoniano]
 - Grammysioidea* [Siluriano - Devoniano]

Grupo Interno

- Família Megadesmidae Vokes, 1967 [Neocarbonífero - Permiano; ?Mesozóico]
 - Subfamília Megadesminae Vokes, 1967 [Neocarbonífero - Neopermiano]
 - Gênero *Astartila* Dana, 1847 *sedis mutabilis* [Neopermiano]
 - Gênero *Pleurikodonta* Runnegar, 1965 *sedis mutabilis* [Neopermiano]
 - Vacunella*⁺ *sedis mutabilis*
 - Gênero *Vacunella* Waterhouse, 1965 [?Eopermiano - Neopermiano]
 - Gênero *Pyramus* Dana, 1949 [Neocarbonífero - Neopermiano]
 - Gênero *Australomya* Runnegar, 1969 [Eopermiano - ?Neopermiano]
 - Gênero *Megadesmus* Sowerby, 1838 [?Neocarbonífero - Neopermiano]
 - Gênero *Myonia* Dana, 1847 [Neocarbonífero - Neopermiano]
 - Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997 [Neopermiano]
 - Gênero *Guiratingia* Petri & Fúlfar, 1963 [Neopermiano]
 - Gênero *Itatamba* Simões *et al.*, 1997 *sedis mutabilis* [Neopermiano]
 - Gênero *Jacquesia* Mendes, 1952 *sedis mutabilis* [Neopermiano]
 - Plesiocyprinella*⁺ *sedis mutabilis*
 - Gênero *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918 [Neopermiano]
 - Gênero *Ferrazia* Reed, 1932 [Neopermiano]
 - Casterella*⁺ *sedis mutabilis*
 - Gênero *Casterella* Mendes, 1952 *sedis mutabilis* [Neopermiano]
 - Gênero *Favalia* Mendes, 1952 *sedis mutabilis* [Neopermiano]
 - Roxoa intricans*⁺ *sedis mutabilis*
 - Roxoa intricans* Mendes, 1952 [Neopermiano]
 - Roxoa corumbataiensis* (Mendes), 1944 [Neopermiano]
 - Holdhausiella elongata*^{*}
 - Holdhausiella elongata* Holdhaus, 1918 *sedis mutabilis* [Neopermiano]
 - Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952 *sedis mutabilis* [Neopermiano]
 - Othonella* Mendes, 1963 *sedis mutabilis* [Neopermiano]
 - Tambaquyra*⁺ *sedis mutabilis*
 - Gênero *Tambaquyra* Simões *et al.*, no prelo b [Neopermiano]
 - Gênero *Cowperesia* Mendes, 1952 [Neopermiano]
 - Gênero *Runnegariella* Simões & Anelli, 1995 [Neopermiano]
 - Gênero *Anhembia* Mezzalana *et al.*, 1990 [Neopermiano]
 - Gênero *Leinzia* Mendes, 1949 [Neopermiano]

Angatubia Mendes, 1962 *incertae sedis*

Tambajuba Rohn & Simões, 1997 *nomen nudum*

Quadro 4- Grupo externo utilizado na análise e proposta de classificação filogenética para a Família Megadesmidae Vokes, 1967.

6.2 ANÁLISE NUMÉRICA (SUBFAMÍLIA PINZONELLINAE Beurlen, 1954 E GÊNERO *TERRAIA* Cox, 1934)

A análise numérica de máxima parcimônia realizada com os dados da matriz na figura 30 resultou em 28 cladogramas igualmente parcimoniosos ($L=104$; $CI=44$; $RI=72$). Os cladogramas obtidos diferem, principalmente, quanto às posições dos táxons da Bacia do Paraná (pertencentes aos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934), o que resulta na grande politomia notada no cladograma obtido com a análise de consenso estrito ($L=116$; $CI=39$; $RI=67$) (fig. 34).

Figura 34- Árvore de consenso estrito ($L=116$; $CI=39$; $RI=67$) para os 28 cladogramas obtidos pela análise de máxima parcimônia. **Explicação:** seta indica a grande politomia envolvendo os táxons dos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932, *Terraia* Cox, 1934 e *Nothoterraia* Rohn, 1985 (Grupo Passa Dois).

A análise de pesagem sucessiva resultou em um número menor de árvores em relação à análise de parcimônia simples, apresentando 20 cladogramas ($L=318$; $CI=77$; $RI=91$). Ao contrário do observado para as 28 árvores de parcimônia simples, as maiores

diferenças entre os 20 cladogramas são notadas no posicionamento dos táxons das famílias Astartidae d'Orbigny, 1844 e Crassatellidae Férussac, 1822.

Desta maneira, a árvore de consenso estrito resultante para os 20 cladogramas obtidos por pesagem sucessiva ($L=326$; $CI=76$; $RI=90$), apresentada nas figuras 35 e 36, traz uma politomia entre os táxons *Astartella vera*, *Astartella aueri*, o clado *Astarte cuneiformis* + *Astarte obruta* + *Astarte sulcata* + *Astarte fusca* e o clado *Crassatella* + *Cypricardella* + *Oriocrassatella stokesi* + *Oriocrassatella itajaiensis* + *Oriocrassatella piauiensis*. Por outro lado, os táxons do Grupo Passa Dois apresentam-se bem resolvidos dentro de quatro grupos distintos, os quais serão oportunamente comentados.

O confronto dos dois cladogramas de consenso (figs. 34 e 35) deixa evidente uma variação na resolução das relações entre os táxons, principalmente no que se refere aos táxons da Bacia do Paraná e os táxons das famílias Astartidae d'Orbigny, 1844 e Crassatellidae Férussac, 1822. Assim sendo, levando-se em conta os objetivos propostos para o presente estudo, admite-se como proposta de trabalho o cladograma resultante da análise de consenso estrito dos 20 cladogramas obtidos por pesagem sucessiva (figs. 35 e 36). Esta proposta traz maior resolução nas relações entre os táxons dos gêneros *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraia* Cox, 1934, proporcionando uma discussão mais precisa quanto a sua importância na evolução dos bivalves do Grupo Passa Dois.

Figura 35- Árvore de consenso estrito (L= 326; CI=76; RI=90) para os 20 cladogramas obtidos pela análise de pesagem sucessiva. **Explicação:** seta indica a politomia envolvendo os táxons das famílias Crassatellidae Férussac, 1822 e Astartidae d'Orbigny, 1844; estrelas indicam 4 grupos bem resolvidos de táxons do Grupo Passa Dois.

Figura 36- Árvore de consenso estrito (L= 326; CI=76; RI=90) para os 20 cladogramas obtidos pela análise de pesagem sucessiva, mostrando a distribuição dos caracteres entre os táxons terminais.

6.2.1 Monofiletismo de *Pinzonella* Reed, 1932, consistência da Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954 e sua posição dentro da Família Astartidae d'Orbigny, 1844

A topologia mostrada na figura 35 confirma o monofiletismo do gênero *Pinzonella* Reed, 1932. Este gênero é representado por um clado posicionado entre o táxon *Terraia altissima* e a politímia envolvendo os representantes das famílias Astartidae d'Orbigny, 1844 e Crassatellidae Férussac, 1822. Nota-se, ainda, dentro do gênero, como seria esperado, uma maior proximidade entre os táxons *Pinzonella neotropica* "A" e *Pinzonella neotropica* "B", do que entre qualquer um deles e *Pinzonella illusa* Reed, 1932, apresentando como sinapomorfia as valvas com formas diferentes (Caráter 4), o sulco lateral (Caráter 9) e uma carena umbonal bem marcada (Caráter 10). Este fato sugere que as pequenas variações notadas nos dados biométricos desses dois táxons (Caráter 1)

correspondem a variações intraespecíficas o que, em relação às demais características analisadas neste estudo, não pode ser considerada como relevante para a separação desses táxons em espécies diferentes.

A análise dos resultados obtidos indica que as semelhanças entre os gêneros *Pinzonella* Reed, 1932, *Balantioselena* Speden, 1962 e *Trigonodus* Alberti, 1864, apontadas por RUNNEGAR (1977) como provavelmente indicativas de parentesco entre os gêneros, corresponde, na realidade, a uma homoplasia. As análises morfológicas realizadas sugeriam haver diferenças morfológicas significativas entre essas formas (e.g., charneira), as quais encontraram confirmação na análise cladística final.

Adicionalmente, o cladograma da figura 35 permite contestar a taxonomia adotada por RUNNEGAR & NEWELL (1971) para *Pinzonella* Reed, 1932, uma vez que o gênero não está incluído na politomia que representa a Superfamília Crassatellacea. Desta forma, deve-se abandonar a condição de subfamília dentro da Família Astartidae d'Orbigny, 1844 retomando-se a Família Pinzonellidae Beurlen, 1954 para abrigar o gênero *Pinzonella* Reed, 1932 e suas duas espécies: *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928 e *Pinzonella illusa* Reed, 1929 (espécie-tipo). No entanto, uma análise criteriosa dos gêneros envolvidos no presente estudo mostra que os táxons da Família Pinzonellidae Beurlen, 1954 não estão morfológicamente distantes dos crassateláceos, sendo razoável considerá-los como grupos irmãos ainda dentro da Ordem Veneroida.

6.2.2 Posição filogenética e o monofiletismo de *Terraia* Cox, 1934

Os resultados obtidos, e apresentados no cladograma da figura 35, não suportam o monofiletismo do gênero *Terraia* Cox, 1934, devendo este gênero ter como única espécie (espécie-tipo), *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918. Por sua vez, os táxons *Terraia aequilateralis*, *Terraia bipleura* e *Terraia curvata*, formam um grupo monofilético próximo de *Nothoterraia* Rohn, 1985 e *Terraia* Cox, 1934, mas distinto destes. Dentro deste grupo monofilético, os táxons *Terraia bipleura* e *Terraia curvata* apresentam uma relação mais próxima entre si, do que entre qualquer um deles e *Terraia aequilateralis*. Neste contexto, há a necessidade de proposição de um novo gênero ou retomada de antigos nomes disponíveis na literatura para abrigar os táxons *Terraia aequilateralis*, *Terraia bipleura* e *Terraia curvata*. Portanto, tendo em vista a história taxonômica do gênero

Terraia Cox, 1934 (**Anexo 1**), bem como o resultado obtido com a presente análise (fig. 35), considera-se necessária a retomada do gênero *Terraiopsis* Beurlen, 1953 para abrigar as espécies *Terraiopsis curvata* (Reed), 1929 {=*Terraia curvata* (Reed), 1918 - espécie-tipo}, *Terraiopsis aequilateralis* (Mendes), 1952 (= *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952) e *Terraiopsis bipleura* (Reed), 1929 {=*Terraia bipleura* (Reed), 1929}.

Com relação ao posicionamento filogenético, a presente análise mostra o grupo monofilético correspondente ao gênero *Terraiopsis* Beurlen, 1953 como um clado isolado dos gêneros *Nothoterraia* Rohn, 1985 e *Terraia* Cox, 1934, assumindo uma posição mais basal dentro da Ordem Veneroida. Na prática, esta disposição aponta para a necessidade de proposição de uma nova família, aqui denominada Família Terraiopsidae, conforme discussão apresentada no **Anexo 1**. A exemplo de *Terraiopsis* Beurlen, 1953, tendo seu monofiletismo demonstrado nos resultados anteriormente apresentados, o gênero *Terraia* Cox, 1934 deve constituir o único representante da Família Terraiidae Beurlen, 1957a (veja comentários no **Anexo 1**).

6.2.3 Validade e posição filogenética de *Nothoterraia* Rohn, 1985

O posicionamento de *Nothoterraia* Rohn, 1985 (fig. 35) está de acordo com as observações de ROHN (1985), haja vista que, segundo a autora, este gênero seria, provavelmente, aparentado a *Terraia* Cox, 1934, principalmente se levadas em consideração as características da charneira. De fato, sua posição como um ramo isolado entre o clado de *Terraiopsis* Beurlen, 1953 e o clado de *Terraia* Cox, 1934 sugere relação de parentesco entre esses gêneros. Esta posição demonstra não apenas a validade e o monofiletismo do gênero, mas sugere também a proposição de uma nova família. De acordo com a discussão apresentada no **Anexo 1**, a nova família é denominada Família Nothoterraiidae.

6.2.4 Considerações gerais sobre as famílias Pachycardiidae Cox, 1961 e Schizodidae, Newell & Boyd, 1975 (*sensu* Boyd & Newell, 1997)

Os resultados apresentados na figura 35 não corroboram a taxonomia proposta originalmente por NEWELL & BOYD (1975) e BOYD & NEWELL (1997), para as famílias Pachycardiidae Cox, 1961 e Schizodidae Newell & Boyd, 1975, uma vez que o posicionamento desses táxons no cladograma não permite considerar nenhum deles como

monofiléticos. Os táxons *Schizodus* e *Eoastarte*, e *Kaibabella curvilenata* e *Kaibabella basilica* correspondem, por exemplo, a dois pequenos grupos monofilético distintos mas próximos, podendo vagamente remontar à Família Schizodidae Newell & Boyd, 1975 e sua Subfamília Eoastartinae Boyd & Newell, 1997. Contudo, levando-se em conta a pouca representatividade destes táxons (em relação ao número absoluto de táxons existentes para essas famílias), aliada ao interesse secundário de suas relações para a presente análise, julga-se desnecessária a proposição de novas entidades taxonômicas, devendo ser mantida a classificação vigente (NEWELL & BOYD, 1975; BOYD & NEWELL, 1997). No futuro, esta poderá, ou não, ser corroborada por estudos mais detalhados e centrados nos problemas de parentesco dessas famílias.

6.2.5 Considerações gerais sobre as famílias Astartidae d'Orbigny, 1844 e Crassatellidae Férussac, 1822 (*sensu* Moore, 1969)

A análise dos táxons das famílias Astartidae d'Orbigny, 1844 e Crassatellidae Férussac, 1822 não figura entre os objetivos principais do presente estudo. Contudo, a politomia envolvendo os táxons dessas duas famílias permite a clara distinção entre elas. Porém, ela não permite confirmar a condição monofilética das famílias Astartidae d'Orbigny, 1844 e Crassatellidae Férussac, 1822. De modo similar ao ocorrido com as famílias Schizodidae Newell & Boyd, 1975 e Pachycardiidae Cox, 1961, nenhuma mudança significativa na taxonomia tradicional (MOORE, 1969) será aqui proposta, julgando-se mais prudente considerar, de momento, como válida a condição monofilética dessas duas famílias, a qual poderá ser comprovada por estudos ulteriores. Esta posição foi assumida face a pouca representatividade de seus táxons na análise realizada. Deste modo, considera-se tal politomia como correspondente à Superfamília Crassatellacea Férussac, 1822.

6.2.6 Proposta de classificação filogenética para os gêneros *Pinzonella* Reed, 1932, *Terraia* Cox, 1934, *Terraiopsis* Beurlen, 1953 e *Nothoterraia* Rohn, 1985

A proposta de trabalho da presente análise (fig. 35), serviu de base para a elaboração de um esquema de classificação filogenética dos táxons veneróides do Grupo Passa Dois (Bacia do Paraná) (quadro 5), sendo abaixo apresentado. Foram utilizados os

mesmos procedimentos já adotados e discutidos para a Família Megadesmidae Vokes, 1967. As informações referentes aos intervalos estratigráficos foram obtidas através de MOORE (1969), RUNNEGAR & NEWELL (1971) e ROHN (1985, 1988, 1994). Desta forma, temos o grupo de táxons do Permiano da Bacia do Paraná que, apesar de não formarem um grupo monofilético, representam quatro clados importantes que juntos compõem os ramos basais sucessivos (*i.e.*, um grado) da Ordem Veneroida.

Ordem Veneroida Adams & Adams, 1856 [Ordoviciano médio - Recente]

Família Terraiopsidae fam. n. [Neopermiano]

Gênero *Terraiopsis* Beurlen, 1953 [Neopermiano]

Terraiopsis curvata (Reed), 1929

Terraiopsis aequilateralis (Mendes), 1952

Terraiopsis bipleura (Reed), 1929

Família Nothoterraiidae fam. n. [Neopermiano]

Gênero *Nothoterraia* Rohn, 1985

Família Terraiidae Beurlen, 1957a [Neopermiano]

Gênero *Terraia* Cox, 1934 [Neopermiano]

Terraia altissima (Holdhaus), 1918

Família Pinzonellidae Beurlen, 1954 [Neopermiano]

Gênero *Pinzonella* Reed, 1932 [Neopermiano]

Pinzonella illusa Reed, 1932

Pinzonella neotropica (Reed), 1928

Quadro 5- Proposta de classificação filogenética para os táxons do Grupo Passa Dois. Explicação no texto.

6.3 IMPLICAÇÕES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

Conforme longamente conhecidas (*e.g.*, MENDES, 1952; ROCHA-CAMPOS, 1973), a natureza endêmica da malacofauna do Grupo Passa Dois e suas distribuições vertical e horizontal restritas, constituem duas das principais dificuldades para a correlação e a atribuição de uma idade precisa para as assembléias de bivalves das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí. Na realidade, o alto grau de endemismo da fauna é o resultado combinado do progressivo isolamento da Bacia do Paraná, no final do Permiano, e as altas taxas de especiação e radiação adaptativa intrabacia, após a deposição da Formação Irati (RUNNEGAR & NEWELL, 1971; SIMÕES, 1992; SIMÕES *et al.*, 1998). De fato, SIMÕES *et al.* (1997) notaram uma provável correlação entre o evento cladogenético, responsável pela diferenciação entre os bivalves Megadesminae e Plesiocyprinellinae, e o isolamento da Bacia do Paraná, durante a deposição da Formação Irati. Provavelmente, este evento estaria relacionado aos processos orogenéticos globais associados ao Ciclo Hercíniano, em parte, responsáveis pelos movimentos ascendentes das orogenias do Cabo (África do Sul) e da Sierra de La Ventana (Argentina) (LAVINA, 1991).

Conforme elegantemente destacado por ROHN (1994), a despeito dos inúmeros avanços no entendimento das condições ambientais vigentes durante os “tempos Passa Dois”, e do melhor conhecimento da distribuição vertical das malacofaunas, não existe melhor solução, para o entendimento da evolução paleobiogeográfica dos bivalves deste intervalo, do que o modelo proposto por RUNNEGAR & NEWELL (1971), posteriormente refinado por SIMÕES (1992) e SIMÕES *et al.* (1998). Segundo esses autores, o melhor análogo para a rápida evolução dos bivalves endêmicos do Grupo Passa Dois seria a evolução dos bivalves do Mar Cáspio, durante o Neógeno (região do Paratethys; NEVESSKAYA *et al.*, 1987). De fato, particularmente após a publicação do artigo de RUNNEGAR & NEWELL (1971), a evolução dos bivalves permianos da Bacia do Paraná passou a figurar em diversos livros de evolução, hoje clássicos (STANLEY, 1979, 1990), como o único exemplo na história geológica da Terra, comparável ao Mar Cáspio. De acordo com STANLEY (1979), “the role of geographic isolation in the Pontian radiation is unclear, but geographic and microgeographic heterogeneity in space and time are suggested by the complex history of the inland sea. The isolated Paraná Basin of South America was a site of similar but less dramatic molluscan radiation in Permian time. The Pontian and

Paraná examples illustrate the importance of geographic factors in the control of radiation (STANLEY, 1979).” Realmente, precisa ser destacado aqui, que ambos os modelos evolutivos (RUNNEGAR & NEWELL, 1971; SIMÕES, 1992), usando a evolução do Mar Cáspio como corolário para a Bacia do Paraná, comparam processos macroevolutivos gerais, tais como isolamento de bacias oceânicas, eliminação gradual da fauna marinha, diminuição de ecoespaços durante os eventos regressivos, etc., não sendo, portanto, uma comparação de modelos de litofacies, como alguns geocientistas interpretar.

Os efeitos do estresse ambiental (veja KAUFFMAN, 1977) e a distribuição geográfica (geographic range) associada (SCHELTEMA, 1977), sobre a longevidade evolutiva, parecem evidentes dentro de um grupo taxonômico maior (STANLEY, 1973). Não é surpresa que a intensidade da competição tenha uma forte influência nos chamados “evolutionary turnovers” (mudanças evolutivas), particularmente entre os invertebrados que não pertencem à infauna, uma vez que organismos como os bivalves escavadores, não estão sujeitos à intensa competição (STANLEY, 1973). Assim, as taxas de especiação e de extinção também variam de acordo com a profundidade de escavação, como demonstrado por KAUFFMAN (1977) e STANLEY (1990). Por exemplo, sob condições marinhas normais, os bivalves da infauna profunda têm taxas evolutivas menores do que os de infauna rasa (KAUFFMAN, 1977). Por outro lado, moluscos têm taxas evolutivas maiores do que aqueles de semi-infauna ou de infauna rasa (KAUFFMAN, 1977; STANLEY, 1990).

De acordo com KAUFFMAN (1977), os organismos marinhos que, de antemão, podem ser considerados como tendo uma rápida evolução {duração média das espécies (species range averaging) de 1 milhão de anos ou menos} são, entre os moluscos bivalves, os epibentônicos, de infauna rasa ou de semi-infauna, de mares epicontinentais e de áreas de plataforma continental. Isso se deve ao fato de que esses grupos estão mais expostos ao estresse ambiental, por longos períodos no tempo geológico (KAUFFMAN, 1977). Assim sendo, o modo de vida escavador profundo tende a reduzir o estresse ambiental, e mesmo nas regiões intermarés, alguns gêneros de bivalves aparentemente monofiléticos, como *Pandora* Bruguière, 1797, apresentam baixos valores de taxa de especiação. Realmente, conforme observado por NEVESSKAYA *et al.* (1987) altas taxas evolutivas, em curtos intervalos de tempo, ocorrem quando a estabilidade das biocenoses marinhas é quebrada, especialmente pelo isolamento das bacias intracontinentais. O exemplo clássico deste fenômeno é oferecido pela evolução das famílias Cardiidae Lamarck, 1809 e Mactridae

Lamarck, 1809, no Mar Cáspio (GILLET, 1946; ZENKEVITCH, 1963; EBERSIN, 1965; NEVESSKAYA *et al.*, 1987), durante o Neogeno. De acordo com NEVESSKAYA *et al.* (1987), apenas os gêneros *Plicatiforma*, *Obsoletiforma*, *Inaequicostata* e *Macra* Linné, 1767 deram origem a 70 espécies, no intervalo Sarmatiano (veja SENES, 1977), abrangendo um lapso de tempo da ordem de 2 milhões de anos.

Considerando que o evento de distinção entre os Megadesminae e Plesiocyprinellinae ocorreu, possivelmente, no final da deposição da Formação Palermo e Formação Irati, nota-se que os gêneros dessas subfamílias derivaram dos ancestrais que teriam vivido no intervalo acima mencionado. Além disso, os cladogramas das figuras 32 e 35, mostram que os gêneros *Religiocolla* Rohn, 1985 e *Nothoterraia* Rohn, 1985, que colonizaram os ambientes aquáticos continentais, presentes durante a deposição da Formação Rio do Rasto (ROHN, 1988, 1994), são provavelmente afins aos gêneros *Cowperesia* Mendes, 1962 e *Terraia* Cox, 1934 das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí, conforme já sugerido por SIMÕES *et al.* (1998). Portanto, eles não são elementos dulcículas imigrantes, mostrando sua descendência a partir de ancestrais marinhos, o que acentua ainda mais o grau de endemismo da fauna.

O mecanismo macroevolutivo que contribuiu enormemente para a natureza endêmica dos bivalves do Grupo Passa Dois, vem sendo compreendido, restando, ainda, analisar a questão da homoplasia heterócrona, já que a combinação destes dois processos parece ter sido decisiva na produção de um quadro evolutivo complexo, de onde resulta a dificuldade de reconhecimento das afinidades das malacofaunas estudadas. Vários autores (STANLEY, 1970; RUNNEGAR, 1974; SEILACHER, 1984; SKELTON *et al.*, 1990) constataram que os bivalves da infauna, particularmente escavadores intermediários e profundos (*sensu* RUNNEGAR, 1974), em decorrência de limitações estruturais de seu plano básico (veja GHILARDI, 1999, para uma revisão), tendem a apresentar altos índices de homoplasia. Em outras palavras: similaridade morfológica, especialmente em bivalves que evoluíram sob condições de extremo isolamento geográfico, não é indicativa de relação de parentesco, nem de idade similar, uma vez que o processo pode ocorrer em qualquer intervalo de tempo. Deste modo interpretações paleobiogeográficas e correlações estratigráficas fundamentadas nestes dados podem conter uma alta margem de erro, conforme discutido a seguir.

A distribuição paleobiogeográfica dos bivalves do Grupo Passa Dois parece mesmo estar confinada à Bacia do Paraná (Brasil, Uruguai e Paraguai) e à Bacia do Karro (veja DICKINS, 1992), África do Sul (MENDES, 1952; RUNNEGAR & NEWELL, 1971; ROHN, 1988, 1994; SIMÕES *et al.*, 1998). Entretanto, RUNNEGAR (1977) propôs uma série de comparações entre formas do Neopermiano da Bacia do Paraná e do Neopermiano e Mesozóico da Europa e Nova Zelândia. O autor apontou grande semelhança entre a espécie *Pinzonella illusa* Reed, 1932, da Formação Corumbataí (assembléia de *Pinzonella illusa*) e *Balantioselena gairi* Speden, 1962 do Ladiniano (Triássico médio) da Nova Zelândia. Segundo RUNNEGAR (1977), tal semelhança poderia estar relacionada à convergência entre as formas. Ambas estariam, ainda, relacionadas ao gênero *Trigonodus* Alberti, 1864, do Triássico da Europa. Porém, um cenário paleobiogeográfico complexo foi proposto, quando RUNNEGAR (1977) sugeriu a possível fuga de uma das espécies do gênero *Pinzonella* Reed, 1932 da Bacia do Paraná, antes do isolamento completo da bacia, no final do Permiano. Esta idéia encontraria suporte adicional na similaridade morfológica entre *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918, gênero também característico da assembléia de *Pinzonella illusa*, e seu provável descendente "*Gonodus (Schafhaeutlia) gigantus*" Krumbeck, 1924, do Triássico da Europa (RUNNEGAR, 1977). Adicionalmente, RUNNEGAR (1977) apontou grande similaridade morfológica entre a charneira do gênero *Terraia* Cox, 1934 e a dos gêneros triássicos *Pachycardia* Hauer, 1857 e *Heminajas* Neumayr, 1891, ambos da Europa.

Ainda com relação ao gênero *Terraia* Cox, 1934, DICKINS (comunicação pessoal, 1988), sugeriu haver similaridade morfológica entre esse gênero da assembléia de *Pinzonella illusa* e o gênero *Kaibabella* Chronic, 1952, do Neopermiano da América do Norte, sem, contudo, tecer comentários acerca das prováveis causas de tal semelhança. Fundamentado nestas similaridades, DICKINS (1993) sugeriu afinidades tetianas para parte da malaccfauna do Grupo Passa Dois, em contradição às idéias há muito amplamente aceitas de que esses invertebrados possuem afinidade gondwânicas.

É importante notar que, a exemplo do gênero *Pinzonella* Reed, 1932, **os resultados filogenéticos obtidos** não confirmam as relações de parentesco entre *Terraia* Cox, 1934 (considerando-se os táxons ora atribuídos ao gênero *Terraiopsis* Beurlen, 1953) e os gêneros *Pachycardia* Hauer, 1857, *Heminajas* Neumayr, 1891 e *Kaibabella* Chronic, 1952, conforme sugerido por RUNNEGAR (1977) e DICKINS (1988, comunicação pessoal; 1993).

Portanto, as possíveis relações filogenéticas supracitadas parecem corresponder a mais um caso de convergência adaptativa entre táxons Mesozóicos e os da Bacia do Paraná e de outras partes do globo. Desta forma, fica claro que modelos paleobiogeográficos fundamentados apenas em relações de parentesco estabelecidas com base na similaridade morfológica, raramente são justificáveis.

7. CONCLUSÕES

1) A metodologia cladística pode ser empregada no estudo de grupos de invertebrados fósseis, mesmo aqueles considerados depauperados de caracteres, como os bivalves. Há que se considerar, ainda, que o estudo de tais grupos deve ser acompanhado por um domínio de seu conhecimento morfológico, aliado a um esforço extra por parte do pesquisador na busca e compreensão da homologia dos caracteres a serem utilizados;

2) Desde a proposta pioneira de SIMÕES (1992), culminando com a primeira real aplicação da metodologia cladística para os bivalves do Grupo Passa Dois (SIMÕES *et al.*, 1997), muitos foram os avanços no entendimento das relações de parentesco entre os elementos dessa biota. Por sua vez, os resultados aqui apresentados vêm complementar e ampliar os conhecimentos prévios, contribuindo sobremaneira para a compreensão da evolução desses organismos na Bacia do Paraná;

3) A inclusão de novos táxons e novos caracteres corroborou a condição de monofiletismo da Família Megadesmidae Vokes, 1967, concordando com a proposta original de SIMÕES *et al.* (1997);

4) As subfamílias Megadesminae Vokes, 1967 e Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997, foram corroboradas pelos resultados obtidos, sendo que os novos táxons introduzidos estão posicionados dentro da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997;

5) O monofiletismo do gênero *Roxoa* Mendes, 1952 não foi comprometido, uma vez que os táxons *Roxoa intricans* (Mendes), 1944 e *Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952 formaram um pequeno grupo monofilético, sugerindo fortemente que as duas espécies pertencem ao mesmo gênero;

6) O conhecimento morfológico dos gêneros *Anhembia* (Mendes), 1949 e *Leinzia* Mendes, 1949 foi ampliado confirmando a consistência dos gêneros, assim como a

definição de sua posição filogenética dentro da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997, e não entre os Veneroida;

7) O monofiletismo do gênero *Jacquesia* Mendes, 1944 não resistiu à análise de suas espécies, como táxons distintos. A topologia obtida sugere a retomada dos gêneros *Holdhausiella* Mendes, 1952, para abrigar *Holdhausiella elongata* Holdhaus, 1918 e *Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952, e *Favalia* Mendes, 1962 para abrigar *Favalia arcuata* Mendes, 1962. Por sua vez, o gênero *Jacquesia* Mendes, 1944 seria monotípico, restrito à espécie-tipo *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929;

8) A proximidade apresentada pelas espécies *Holdhausiella elongata* Holdhaus, 1918 e *Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952 sugere uma sinonímia específica. Contudo, devido ao conhecimento morfológico ainda incipiente, especialmente no que tange a *Holdhausiella almeidai* Mendes, 1952, julga-se prudente, de momento, a permanência desses táxons em espécies distintas, até que uma base morfológica mais consistente seja formada;

9) A semelhança morfológica existente entre *Favalia arcuata* Mendes, 1962 e *Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952, parece justificar seu posicionamento próximo ao clado formado por *Roxoa* Mendes, 1952 e *Casterella* Mendes, 1952;

10) A validade do gênero *Tambaquyra* gen. n., recentemente proposto por SIMÕES *et al.* (no prelo b), para abrigar as formas atribuídas a *Casterella? camargoi* Beurlen, 1954, foi confirmada. Sua posição junto aos Plesiocyprinellinae, como originalmente proposta, também foi corroborada;

11) Os resultados obtidos permitiram ratificar a condição de *Othonella* Mendes, 1963, como gênero distinto de *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918 (RUNNEGAR & NEWELL, 1971), dentro da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997;

12) O gênero *Guiratingia* Petri & Fúlvaro, 1966 foi confirmado como gênero distinto de *Cowperesia* Mendes, 1952, contrariando a proposta anterior de SIMÕES (1992). Seu posicionamento como ramo basal da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et*

al., 1997 é corroborado pela sua posição estratigráfica e condição de mais antigo Plesiocyprinellinae conhecido;

13) O gênero *Relogiicola* Rohn, 1985 teve sua validade reconhecida e a posição sistemática dentro da Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997 confirmada;

14) O estágio atual do conhecimento morfológico dos gêneros *Angatubia* Mendes, 1962 e *Tambajuba* Rohn & Simões, 1997, sobretudo dos aspectos externos da concha e da charneira, permite atribuí-los à Família Megadesmidae Vokes, 1967. No entanto, essa condição só poderá ser confirmada com o conhecimento mais detalhado de outras feições internas (*e.g.*, musculatura);

15) A condição monofilética do gênero *Pinzonella* Reed, 1932 encontrou suporte nos resultados obtidos. Contudo, sua posição dentro da Família Astartidae d'Orbigny, 1944 não foi confirmada, invalidando a categoria de Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954 (*sensu* RUNNEGAR & NEWELL, 1971). De acordo com a nova classificação proposta, o gênero *Pinzonella* Reed, 1932 seria atribuído à Família Pinzonellidae Beurlen, 1954, dentro da Ordem Veneroida;

16) Os resultados obtidos permitem afirmar que as semelhanças morfológicas apontadas entre os gêneros *Pinzonella* Reed, 1932, *Balantioselena* Speden, 1962 e *Trigonodus* Alberti, 1864, sugeridas por RUNNEGAR (1977) como indicativas de relações de parentesco entre esses gêneros, correspondem, na realidade à ocorrência de convergência adaptativa, como inicialmente indicado pelas análises morfológicas;

17) O monofiletismo do gênero *Terraia* Cox, 1934 não encontrou suporte nos resultados obtidos. Desta forma, ao gênero *Terraia* Cox, 1934 passa a ser considerado monotípico, representando *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918;

18) O posicionamento do gênero *Terraia* Cox, 1934 permite sua atribuição à Família Terraiidae Beurlen, 1957a, da Ordem Veneroida;

19) Foi retomado o gênero *Terraiopsis* Beurlen, 1953 para abrigar as espécies *Terraiopsis curvata* (Reed), 1929 (espécie-tipo), *Terraiopsis bipleuria* (Reed), 1929 e *Terraiopsis aequilateralis* (Mendes), 1952, antes atribuídas ao gênero *Terraia* Cox, 1934. Sua posição no cladograma apontou a necessidade de proposição da Família Terraiopsidae fam. n., dentro da Ordem Veneroida;

20) Foi confirmada a validade do gênero *Nothoterraia* Rohn, 1985, sendo este distinto de *Terraia* Cox, 1934 e de *Terraiopsis* Beurlen, 1953, contudo, filogeneticamente próximo a eles. Sua posição no cladograma adotado como proposta de trabalho indica a necessidade da criação da nova Família Nothoterraiidae;

21) Assim como para o gênero *Pinzonella* Reed, 1932, as semelhanças morfológicas apontadas entre os gêneros *Terraia* Cox, 1934 (incluindo as espécies atribuídas a *Terraiopsis* Beurlen, 1953), *Pachycardia* Hauer, 1857, *Heminajas* Neumayr, 1891 e *Kaibabella* Chronic, 1952, sugeridas por RUNNEGAR (1977) e DICKINS (1988, comunicação pessoal), se devem, na realidade, à ocorrência de convergência adaptativa das formas envolvidas;

22) Os 4 clados individuais representados pelas famílias Terraiopsidae fam. n., Nothoterraiidae fam. n., Terraiidae Beurlen, 1957a e Pinzonellidae Beurlen, 1954 não constituem um grupo monofilético. Contudo, podem ser considerados como um grado, ou seja, três importantes ramos basais sucessivos da Ordem Veneroida;

23) Os resultados obtidos não permitem confirmar o monofiletismo das Famílias Pachycardiidae Cox, 1961 e Schizodidae Newell & Boyd, 1975, de acordo com a proposta original de NEWELL & BOYD (1975). Contudo, não foram propostas mudanças na taxonomia tradicional considerando-se mais prudente manter a condição monofilética dessas famílias, uma vez que o estudo das relações entre seus táxons não figurava nos objetivos principais do presente estudo;

24) A topologia obtida não permite considerar como monofiléticas as famílias Astartidae d'Orbigny, 1844 e Crassatellidae Férussac, 1822. Contudo, por não fazerem parte dos objetivos principais do presente estudo, apenas uma pequena parcela de

seus elementos foi utilizada para compor os grupos interno e externo. Portanto, não foram realizadas alterações na taxonomia já existente por se considerar que estudos ulteriores, com uma maior representatividade, e centrados nas relações de parentesco entre seus táxons, poderão confirmar o monofiletismo dessas famílias;

25) A comparação entre os resultados alcançados no presente trabalho e os esquemas implícitos de classificação propostos por MENDES (1952) e RUNNEGAR & NEWELL (1971), permite constatar (1) um significativo aumento na diversidade e (2) considerável ganho no que diz respeito ao conhecimento morfológico da fauna e, sobretudo, (3) uma proposta concreta quanto às relações de parentesco entre os táxons;

26) O aumento na diversidade da fauna em relação a propostas anteriores (e.g., MENDES, 1952; RUNNEGAR & NEWELL, 1971; SIMÕES *et al.*, 1997) pode ser claramente notado, tanto ao nível de espécie, quanto em categorias taxonômicas superiores. Este fato trará importante colaboração para pesquisas futuras, especialmente aquelas ligadas à paleoecologia, tafonomia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois;

27) A ocorrência de convergência adaptativa entre os táxons da Bacia do Paraná (e.g., Pinzonella Reed, 1932; Terraia Cox, 1934) e aqueles da Europa, América do Norte e Nova Zelândia não confirma a hipótese aventada por RUNNEGAR (1977), que sugere a migração de elementos da Bacia do Paraná antes do seu completo isolamento. Uma vez confirmada a ausência de estreito parentesco entre as referidas formas, os resultados aqui apresentados vêm reforçar os modelos evolutivos e biogeográficos de RUNNEGAR & NEWELL (1971), SIMÕES (1992) e ROHN (1994), revisados por SIMÕES *et al.* (1998), corroborando o caráter altamente endêmico da malacofauna. Assim sendo, não se pode considerar válida a afirmação de RUNNEGAR (1977) de que “... **the Passa Dois bivalves are more a representative sample of the Permo-Triassic biota than RUNNEGAR & NEWELL (1971) thought**”;

28) Os resultados taxonômicos obtidos são relativamente diferentes daqueles propostos por RUNNEGAR & NEWELL (1971) (tab. 9), o que mostra que a frase “...I can only conclude that phylogenetic systematics, or cladistics (call it what you will), is nothing more or less than old-fashioned taxonomic classification (...) cladograms in

themselves are really nothing more or less than graphical taxonomy (BOUCOT, 1979)", é inconsistente;

29) Desta maneira, a análise aqui realizada não pretende ter como resultado um conjunto de informações incontestáveis, mas sim, reunir, revisar e ampliar todo o conhecimento morfológico adquirido até então sobre os pelecípodes do Grupo Passa Dois, para utilizá-lo na construção de idéias consistentes que ajudem o entendimento da evolução dessas formas, servindo como ponto de apoio confiável para futuras investigações nesse campo.

Principais Esquemas de Classificação dos Bivalves do Grupo Passa Dois

Mendes, 1952	Runnegar & Newell, 1971	Este Trabalho
ORDEM VENEROIDA		
<i>Pinzonella</i> Reed, 1932 <i>P. illusa</i> Reed, 1932 <i>P. neotropica</i> (Reed), 1928	<i>Pinzonella</i> Reed, 1932 <i>P. illusa</i> Reed, 1932 <i>P. neotropica</i> (Reed), 1928	<i>Pinzonella</i> Reed, 1932 <i>P. illusa</i> Reed, 1932 <i>P. neotropica</i> (Reed), 1928
<i>Terraia</i> Cox, 1934 <i>T. aequilateralis</i> Mendes, 1952	<i>Terraia</i> Cox, 1934 <i>T. altissima</i> (Holdhaus), 1918 <i>T. bipleura</i> (Reed), 1929 <i>T. aequilateralis</i> Mendes, 1952	<i>Terraia</i> Cox, 1934 <i>T. altissima</i> (Holdhaus), 1918
Sem Referência	Sem Referência	<i>Terraiopsis</i> Beurlen, 1953 <i>T. curvata</i> (Reed), 1929 <i>T. bipleura</i> (Reed), 1929 <i>T. aequilateralis</i> (Mendes), 1952
Sem Referência	Sem Referência	<i>Nothoterraia</i> Rohn, 1985 <i>N. acarinata</i> Rohn, 1985
Sem Referência	<i>Leinzia</i> Mendes, 1949 <i>L. similis</i> (Holdhaus), 1918 <i>L. froesi</i> Mendes, 1949	veja abaixo
FAMÍLIA MEGADESMIDAE		
<i>Plesiocyprinella</i> Holdhaus, 1918 <i>P. carinata</i> Holdhaus, 1918	<i>Plesiocyprinella</i> Holdhaus, 1918 <i>P. carinata</i> Holdhaus, 1918	<i>Plesiocyprinella</i> Holdhaus, 1918 <i>P. carinata</i> Holdhaus, 1918
<i>Ferrazia</i> Reed, 1932 <i>F. cardinalis</i> Reed, 1928	<i>Ferrazia</i> Reed, 1932 <i>F. cardinalis</i> Reed, 1928	<i>Ferrazia</i> Reed, 1932 <i>F. cardinalis</i> Reed, 1928
<i>Roxoa</i> Mendes, 1952 <i>R. corumbataiensis</i> Mendes, 1952 <i>R. intricans</i> (Mendes), 1944	<i>Roxoa</i> Mendes, 1952 <i>R. corumbataiensis</i> Mendes, 1952 <i>R. intricans</i> (Mendes), 1944	<i>Roxoa</i> Mendes, 1952 <i>R. corumbataiensis</i> Mendes, 1952 <i>R. intricans</i> (Mendes), 1944
<i>Casterella</i> Mendes, 1952 <i>C. gratiosa</i> Mendes, 1952	<i>Casterella</i> Mendes, 1952 <i>C. gratiosa</i> Mendes, 1952 <i>?C. camargoi</i> Beurlen, 1954	<i>Casterella</i> Mendes, 1952 <i>C. gratiosa</i> Mendes, 1952
<i>Jacquesia</i> Mendes, 1944 <i>J. brasiliensis</i> (Reed), 1929	<i>Jacquesia</i> Mendes, 1944 <i>J. brasiliensis</i> (Reed), 1929 <i>J. arcuata</i> Mendes, 1962 <i>J. elongata</i> (Holdhaus), 1918	<i>Jacquesia</i> Mendes, 1944 <i>J. brasiliensis</i> (Reed), 1929
<i>Holdhausiella</i> Mendes, 1952 <i>H. elongata</i> (Holdhaus), 1918 <i>H. almeidai</i> Mendes, 1952	Sinônimo de <i>Jacquesia</i> Mendes, 1944	<i>Holdhausiella</i> Mendes, 1952 <i>H. elongata</i> (Holdhaus), 1918 <i>H. almeidai</i> Mendes, 1952
Sem Referência	Sinônimo de <i>Jacquesia</i> Mendes, 1944	<i>Favalia</i> Mendes, 1962 <i>F. arcuata</i> Mendes, 1962
<i>Cowperesia</i> Mendes, 1952 <i>C. anceps</i> (Reed), 1935	Sinônimo de <i>Pyramus</i> Dana, 1847	<i>Cowperesia</i> Mendes, 1952 <i>C. anceps</i> (Reed), 1935
Sem Referência	<i>Othonella</i> Mendes, 1963 <i>O. araguaiana</i> Mendes, 1963	<i>Othonella</i> Mendes, 1963 <i>O. araguaiana</i> Mendes, 1963
Sem Referência	veja acima	<i>Leinzia</i> Mendes, 1949 <i>L. similis</i> (Holdhaus), 1918
Sem Referência	Sem Referência	<i>Itatamba</i> Simões et al., 1997 <i>I. paraima</i> Simões et al., 1997
Sem Referência	Sem Referência	<i>Guiratingia</i> Petri & Fulfaro, 1966 <i>G. mendesi</i> Petri & Fulfaro, 1966
Sem Referência	Sem Referência	<i>Runnegariella</i> Simões & Anelli, 1995 <i>R. fragilis</i> Simões & Anelli, 1995
Sem Referência	Sem Referência	<i>Tambaquyra</i> Simões et al., no prelo <i>T. camargoi</i> Beurlen, 1954
Sem Referência	Sem Referência	<i>Relogiicola</i> Rohn, 1985 <i>R. delicata</i> Rohn, 1985
Sem Referência	Sem Referência	<i>Anhembia</i> Mezzalana et al., 1990 <i>A. froesi</i> (Mendes), 1949

Tabela 9- Comparação entre os principais esquemas de classificação para os bivalves do Grupo Passa Dois.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, E.N. (1972) Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. **Syst. Zool.**, **21**:390-397.
- ALMEIDA, F.F.M. (1954) Geologia do centro-leste mato-grossense. **Bol. Div. Geol. Miner., DNPM**, **150**:1-40.
- AMORIM, D.S. (1982) Classificação por seqüenciação: uma proposta para a denominação dos ramos retardados. **Rev. Bras. Zool.**, **1**(1):1-9.
- AMORIM, D.S. (1994) Grupo*: An additional artifact for phylogenetic sequenced classification using biogeographical components. **Rev. bras. Entom.**, **36**(2):281-292.
- AMORIM, D.S. (1997) **Elementos Básicos de Sistemática Filogenética**. 2ª edição. Ribeirão Preto, Holos, Editora & Soc. Bras. Entomol. 276p.
- AMORIM, D.S. (1998) Before the matrix. In: MEETING OF THE WILLI HENNIG SOCIETY, 17., São Paulo, 1998. **Program and Abstracts**. São Paulo, p.4-5.
- AMORIM, D.S. & AMORIM, D.S. (1992) Phylogenetic approaches to the study of immunology and parasitology: some comments on potential research programs. **Braz. J. Medical and Biol. Research**, **25**(10):967-971.
- ANELLI, L.E. (1994) **Pelecípodes da Formação Piauí (Pensilvaniano médio), Bacia do Parnaíba, Brasil**. São Paulo, 148p. (Dissertação - Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. Inédita.
- ANELLI, L.E. (1998) **Taxonomia dos invertebrados da Formação Piauí (Carbonífero superior), Bacia do Paraná, Brasil**. São Paulo, 115p. (Exame de Qualificação/Tese - Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. Inédita.
- ANELLI, L.E. (em preparação) **Taxonomia dos invertebrados da Formação Piauí (Carbonífero superior) Bacia do Paraná, Brasil**. São Paulo. (Tese -Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- AX, P. (1987) **The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis**. New York, John Wiley & Sons.
- BAMBACH, R.K. (1971) Adaptations in *Grammysia obliqua*. **Lethaia**, **4**:169-183.
- BERNARD, F. (1895) Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les lamellibranches. **Bull. Soc. Géol. France**, **23**(3):104-154.
- BERNARD, F. (1896a) Deuxième note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les lamellibranches (taxodontes). **Bull. Soc. Géol. France**, **24**(3):54-82.
- BERNARD, F. (1896b) Troisième note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les lamellibranches (anisomyaires). **Bull. Soc. Géol. France**, **24**(3):412-449.
- BERNARD, F. (1897) Quatrième et dernière note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les lamellibranches. **Bull. Soc. Géol. France**, **24**(3):559-566.
- BERNARD, F. (1898) Recherches ontogéniques et morphologiques sur la coquille des lamellibranches. **Ann. Sci. Nat. (zool.) Paris**, **8**:1-208.
- BERNARDI, N. (1981) Parentesco filogenético, grupo monofilético e conceitos correlatos: novas definições. **Rev. Bras. Entomol.**, **25**(4):323-326.
- BEURLIN, K. (1953) Considerações sobre alguns lamelibrânquios das Camadas Terezina, no Paraná. **Bol. Div. Geol. Miner., DNPM**, **142**:1-41.
- BEURLIN, K. (1954a) As faunas de lamelibrânquios do Sistema Gondwânico no Paraná. In: LANGE, F.W. (ed.) **Paleontologia do Paraná**. Paraná, Volume Comemorativo do 1º Centenário do Estado do Paraná, Museu Paranaense, p. 107-136.
- BEURLIN, K. (1954b) Horizontes fossilíferos das Camadas Serra Alta do Paraná. **Bol. Div. Geol. Miner., DNPM**, **152**:1-30.

- BEURLIN, K. (1957a) Faunas salobras fósseis e o tipo ecológico-paleogeográfico das faunas gondwânicas no Brasil. *An. Acad. brasil. Ciênc.*, 29(2):229-241.
- BEURLIN, K. (1957b) Um lamelibrânquio do Folhelho Irati de São Mateus do Sul, Estado do Paraná. *Not. Prelim. e Est. Div. Geol. Miner.*, DNPM, 98:1-5.
- BOUCOT, A.J. (1979) Cladistics: is it really different from classical taxonomy? In: CRACRAFT, J. & ELDREDGE, N. (eds.). **Phylogenetic analysis and Paleontology**. New York, Columbia University Press. p.199-210.
- BOYD, D.W. & NEWELL, D.W. (1968) Hinge grades in the evolution of Crassatellacean bivalves as revealed by Permian genera. *Am. Mus. Novit.*, 2328:1-52.
- BOYD, D.W. & NEWELL, D.W. (1969) Addendum: Limitations of Bernard and Munier-Chalmas system for bivalve hinge notation. In: MOORE, R. C. (ed.) **Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, Bivalvia**. New York, Geological Society of America, University of Kansas Press. p.908-913.
- BOYD, D.W. & NEWELL, D.W. (1997) A reappraisal of trigoniaceans families (Bivalvia) and a description of two new early Triassic species. *Amer. Mus. Novit.*, 3216:1-52.
- BULLMAN, O.M.B. (1933) Programme-evolution in the Graptolites. *Biol. Rev.*, 8(3):311-334.
- CARPENTER, J.M. (1988) Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics*, 4:291-296.
- CARPENTER, J.M. (1994) Successive weighting, reliability and evidence. *Cladistics*, 10:215-220.
- CARVALHO, M.G.P.; EDGECOMBE, G.D. & LIEBERMAN, B.S. (1997) Devonian Calmoniid trilobites from the Paraná Basin, Piauí State, Brazil. *Am. Mus. Novit.*, 3192:1-12.
- COOPER, M.R. (1991) Lower Cretaceous Trigonioidea (Mollusca, Bivalvia) from the Algoa Basin, with a revised classification of the order. *Ann. S. African Mus.*, 100(1):1-52.
- COX, L.R. (1934) Lamelibrânquios triássicos do Uruguai. *An. Mag. Nat. Hist.*, 10(13):264-273.
- COX, L.R. (1952) Notes on the Trigoniidae with outlines of a classification of the family. *Proc. Malacol. Soc. London*, 29:45-70.
- COX, L.R. (1969) General features of Bivalvia. In: MOORE, R. C. (ed.). **Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, Bivalvia**. New York, Geological Society of America, University of Kansas Press. p.N2-N129.
- DALL, W.H. (1913) Pelecypoda. In: ZITTEL, K.A. von (ed.). **Text book of paleontology**. London and New York, EASTMAN, C.R., The Macmillan Co. v.1, p.422-507.
- DALPONTE, J.C. & GONÇALVES, N.M.M. (1979) Contribuição ao estudo da Formação Estrada Nova (SP) na região de Tambaú, São Paulo. *Ciência e Cultura*, 31(7):759-771.
- DAVIES, A.M. (1935) **Tertiary faunas**. London, Thomas Murby and Co. v.1, X+406p.
- DE PINNA, M.C.C. (1994) Ontogeny, rooting and polarity. In: SCOTLAND, R.W. *et al.* (eds.). **Models of phylogeny reconstruction**. Oxford, Clarendon Press. p.157-172.
- DICKINS, J.M. (1992) Permian geology of Gondwana countries: an overview. *Int. Geol. Rev.*, 34(10):986-1000.
- DICKINS, J.M. (1993) Permian bivalves faunas - stratigraphical and geographical distribution. In: XII CONGRÈS INTERNATIONAL DE LA STRATIGRAPHIE ET GÉOLOGIE DU CARBONIFÈRE ET PERMIEN, *Comptes Rendus*, v.1, p.523-536.
- DOUVILLÉ, H. (1912) Un essai de classification phylogénique des lamellibranches. *Acad. Sci. Paris, Comptes Rendus*, v.154, p.1677-1681.
- DOUVILLÉ, H. (1913) Classification des lamellibranches. *Soc. Géol. France, Bull.*, ser.4, v.12, p.419-467.
- EBERSIN, A.G. (1965) System and phylogeny of brackish-water Cardiidae. **Second Conf. On Study of Mollusca: Problems of theoretical and applied malacology**, 2:11-25.
- ELDREDGE, N. & CRACRAFT, J. (1980) **Phylogenetic patterns and the evolutionary process**. New York, Columbia University Press. 349p.
- FARRIS, J.S. (1969) A successive weighting approximation approach to character weighting. *Syst. Zool.*, 18:374-385.

- FARRIS, J.S. (1974) Formal definition of paraphyly and polyphyly. *Syst. Zool.*, 23:548-554.
- FARRIS, J.S. (1982) Outgroups and parsimony. *Syst. Zool.*, 31:328-334.
- FARRIS, J.S. (1988) **Hennig86 version 1.5** manual, software and MS-DOS program.
- FARRIS, J.S. (1989) The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5:417-419.
- FERRAREZZI, H. & MARQUES, A.C. (1997) Análise cladística numérica e ferramentas computacionais. In: AMORIM, D.S. (ed.) **Elementos Básicos de Sistemática Filogenética**. 2ª edição, Ribeirão Preto, Holos, Editora & Soc. Bras. Entomol. p.163-186.
- FLEMING, C.A. (1963) A new genus and species of Trigoniidae from the Middle Triassic of New Zealand. *New Zeland J. Geol. Geophys.*, 6(5):843-846.
- FLEMING, C.A. (1964) History of the bivalve family Trigoniidae in the south-west Pacific. *Australian J. Sci.*, 26(7):196-204.
- FLEMING, C.A. (1987) New Zealand Mesozoic bivalves of the Superfamily Trigoniacea. *New Zeland Geol. Surv. Paleontol. Bull.*, 53:1-74.
- FOREY, P.L.; HUMPHRIES, C.J.; KITCHING, I.L.; SCOTLAND, R.W.; SIEBERT, D.J. & WILLIAMS, D.M. (1992) **Cladistics, a practical course in systematics**. Oxford, The Systematics Association Publications, Claredon Press. nº 10, 191p.
- FUXIANG, G. (1998) Origin and phylogeny of the Trigonioidoidea (non-marine Cretaceous bivalves). In: **Bivalves: an Eon of evolution: paleobiological studies honoring Norman D. Newell**. Calgary, Calgary University Press. p.277-290.
- GAIR, H.S.; GREGG, D.R. & SPEDEN, I.G. (1952) Triassic fossils from Corbies Creek, North Otago. *N. Z. J. Geol. Geophys.*, 5:92-113.
- GHILARDI, R.P. (1999) **Paleoautoecologia dos bivalves do Grupo Passa Dois, no Estado de São Paulo: bivalves fósseis como indicadores de dinâmica sedimentar**. São Paulo. (Dissertação - Mestrado) -Instituto de Geociências). Universidade de São Paulo.
- GHILARDI, R.P. & SIMÕES, M.G. (1997) Muscle scars of a few Permian bivalves (Serra Alta Formation), Paraná Basin. *An. Acad. brasil. Ciênc.*, 69(2):279.
- GHILARDI, R.P.; SIMÕES, M.G.; MELLO, L.H.C. & TORELLO, F.F. (1997) The oldest occurrence of pelecypods shells in Corumbataí Formation (Late Permian), Paraná Basin, Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., São Pedro, 1997. **Boletim de Resumos**. São Pedro, SBP, p.65.
- GILLET, S. (1946) Lamellibranches dulcicoles, les limnocardiidés. *Rev. Sci. Paris*, v.84, fasc.6, 3258:343-353.
- GIMENEZ, E.A.; FERRAREZZI, H. & TADDEI, V.A. (1996) Lingual morphology and cladistic analysis of the new world nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Comp. Biol.*, 1(1/2):41-64.
- HARPER, E.M. (1998) The fossil record of bivalve molluscs. In: DONOVAN, S.K. & PAUL, C.R.C. (eds.). **The adequacy of the fossil record**. New York, John Wiley & Sons, p.243-268.
- HEANEY, M.J. (1995) Phylogenetic analysis of pristinely preserved pennsylvanian pelecypods. In: CANADIAN PALEONTOLOGY CONFERENCE AND INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE PALEOBIOLOGY AND EVOLUTION OF THE BIVALVIA, 50., Drumheller, 1995. **Program and Abstracts**, Drumheller, p.14.
- HENNIG, W. (1950) **Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik**. Berlin, Deutscher Zentralverlag. 370p.
- HENNIG, W. (1966) **Phylogenetic systematics**. Urbana, University of Illinois Press. 263p.
- HOLDHAUS, K. (1918) Sobre alguns lamellibranchios fósseis do sul do Brasil. *Serv. Geol. Miner. Monogr.*, 2:1-24.
- I.C.Z.N. (1985) **International Code Of Zoological Nomenclature adapted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences**. London, International Trust for Zoological Nomenclature. xx+338p.
- JOHNSTON, P.A. & HAGGART, J.W. (1998) **Bivalves: an Eon of evolution: paleobiological studies honoring Norman D. Newell**. Calgary, Calgary University Press. 461p.
- KAUFFMAN, E.G. (1977) Evolutionary rates and biostratigraphic potential of marine benthos. In: KAUFFMAN, E.G. & HAZEL, J.E. (eds.). **Concepts and methods of biostratigraphy**.

- Stroudsburg, Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. p.65-72.
- KITCHING, I.J. (1992) The determination of character polarity. In: FOREY, P.L. *et al.* (eds.). **Cladistics: a practical course in systematics**. Oxford, Clarendon Press. p.22-43.
- KLEIN, C. (1997) **Contribuição ao estudo das concentrações fossilíferas do Grupo Passa Dois na região de Tiaraju, RS e suas implicações paleoambientais**. São Leopoldo, Rio Grande do Sul, 132p. (Dissertação - Mestrado) - Centro de Ciências Tecnológicas, Universidade do Vale do Rio do Sinos.
- KLUEGE, A.G. & FARRIS, J.S. (1969) Quantitative phyletics and the evolution of the anurans. **Syst. Zool.**, 18:1-32.
- KOROBKOV, I.A. (1954) **Handbook on and systematic guide to the Tertiary Mollusca. Lamellibranchia**. Leningrad, State Scient.-Tech. Publishing Agency Oil and Mineral Fuel Lit. 444p.
- LAMY, E. (1917) Révision des Crassatellidae vivants du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. **Jour. Conchyl.**, 62(4):197-270.
- LANDIM, P.M.B. (1970) O Grupo Passa Dois (P) na Bacia do Rio Corumbataí (SP). **Bol. Dep. Nac. Prod. Min.**, 252:1-103.
- LANGE, F.W. (1954), **Paleontologia do Paraná**. Volume comemorativo do 1º centenário do Estado do Paraná, Museu Paranaense, p.1-105.
- LEANZA, A.F. (1948) El llamado Triásico marino de Brasil, Paraguay, Uruguay y la Argentina. **Rev. Assoc. Geol. Argent.**, 3(3):219-244.
- LEANZA, H.A. (1993) Jurassic and Cretaceous bivalves from west-central Argentina. **Bull. Am. Paleontol.**, 105(343):1-95.
- LIPSCOMB, D.L. (1992) Parsimony, homology and the analysis of multistate characters. **Cladistics**, 8:45-65.
- MARANHÃO, M.S.A.S. (1986) **Contribuição ao conhecimento da malacofauna das camadas basais da Formação Corumbataí (Permiano) do Estado de São Paulo**. São Paulo, 89p. (Dissertação - Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- MARANHÃO, M.S.A.S. (1995) **Fósseis das formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo: subsídios ao conhecimento paleontológico e bioestratigráfico**. São Paulo, 2v. (Tese - Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- MARGUSH, T. & MCMORRIS, F.R. (1981) Consensus of n-trees. **Bull. Math. Biol.**, 43:239-244.
- MARQUES, A.C. (1997) **Evolução basal nos Metazoa, com ênfase nas relações entre os Cnidaria**. São Paulo, 450p. (Tese - Doutorado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- MARQUES, A.C. & AMORIM, D.S. (1996) Importance of phylogenetic systematics and its potential use in veterinary studies. **Brazil. J. Veterinary Res. and Anim. Science**, 33(4):203-206.
- MARTINS-NETO, R.G. (1990) Neurópteros (Insecta: Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. VI- Ensaio filogenético das espécies do gênero *Blittersdorffia* Martins-Neto & Vulcano, com descrição de nova espécie. **Acta Geol. Leopoldensia**, 31:3-12.
- MATOS, S.L.F. (1995) **O contato entre o Grupo Passa Dois e a Formação Pirambóia na borda leste da Bacia do Paraná no Estado de São Paulo**. São Paulo, 110p. (Dissertação - Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. Inédita.
- MAYR, E. (1969) **Principles of systematic zoology**. New York, McGraw-Hill.
- MELLO, L.H.C. (1995) **Revisão sistemática de *Casterella* Mendes, 1952 (Mollusca-Pelecypoda), Formação Corumbataí (Permiano superior), Bacia do Paraná, Brasil**. Botucatu, São Paulo, 56p., (Monografia - Conclusão do Curso de Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.
- MELLO, L.H.C.; SIMÕES, M.G. & GHILARDI, R.P. (1997) On the validity of the genus *Favalia* Mendes, 1962 and *Holdhausiella* Mendes, 1952 (Mollusca, Pelecypoda, Megadesmidae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., São Pedro, 1997. **Boletim de Resumos**. São Pedro, SBP, p.66.
- MELLO, L.H.C.; GHILARDI, R.P.; TORELLO, F.F. & SIMÕES, M.G. (1998a) Some biostratigraphic aspects of carbonate concretions from Serra Alta Formation (Late Permian), Paraná Basin, Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE

- GEOLOGIA, 40., Belo Horizonte, Minas Gerais, 1998. **Anais.** Belo Horizonte, SBG, p. 452.
- MELLO, L.H.C.; MARQUES, A.C.; GHILARDI, R.P. & SIMÕES, M.G. (1998b) Taxonomic position of the bizarre Permian genera *Anhemia* and *Leinzia* and the phylogenetic consistency of the extinct family Megadesmidae (Bivalvia, Anomalodesmata). In: MEETING OF THE WILLI HENNIG SOCIETY, 17., São Paulo. **Program and Abstracts.** São Paulo, p.53-54.
- MELLO, L.H.C.; SIMÕES, M.G.; GHILARDI, R.P. & TORELLO, F.F. (no prelo) Systematic of the genus *Jacquesia* Mendes, 1944 and *Holdhausiella* Mendes, 1952 (Mollusca, Bivalvia, Megadesmidae), from Passa Dois Group (Late Permian), Paraná Basin, Brazil. **Rev. Instit. Geol.**
- MENDES, J.C. (1944) Lamelibrânquios triássicos de Rio Claro (Estado de São Paulo). **Bol. Fac. Fil. Ciênc. e Letras**, 1:41-75.
- MENDES, J.C. (1949) Novos Lamelibrânquios fósseis da Série Passa Dois, Sul do Brasil. **Bol. Div. Geol. Miner., DNPM**, 133:1-40.
- MENDES, J.C. (1952) A Formação Corumbataí na região do Rio Corumbataí (estratigrafia e descrição dos lamelibrânquios). **Bol. Fac. Fil. Ciênc. e Letras**, 8(145):1-120.
- MENDES, J.C. (1962) Lamelibrânquios Permianos do oólito de Angatuba, estado de São Paulo (Formação Corumbataí). **Bol. Soc. Brasil. Geol.**, 11(1):37-56.
- MENDES, J.C. (1963) Lamelibrânquios permianos do Estado de Mato Grosso (Formação Estrada Nova). **Bol. Soc. Bras. Geol.**, 12(1/2):57-64.
- MENDES, J.C. (1967) The Passa Dois Group (the Brazilian portion of the Paraná Basin). In: BIGARELA, J.J. *et al.* (eds.). **Problems in Brazilian Gondwana Geology.** Curitiba, Universidade Federal do Paraná, Instituto de Geologia. p.119-166.
- MEZZALIRA, S. (1957) Ocorrências fossilíferas novas da Série Passa Dois na região Limeira-Rio Claro-Piracicaba. **Bol. Soc. Brasil. Geol.**, 6(2):37-59.
- MEZZALIRA, S.; MENDES, J.C. & MARANHÃO, M.S.A.S. (1990) *Anhemia*: novo gênero de bivalve do Grupo Passa Dois-Permiano. **Rev. Instit. Geol.** 8/10, 11(1):51-54.
- MICHENER, C.D. & SOKAL, R.R. (1957) A quantitative approach to a problem in classification. **Evolution**, 11(2):130-162.
- MOORE, R. C. (1969) **Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, Bivalvia.** New York, Geological Society of America, University of Kansas Press. 3v.
- MORRIS, N.J. (1978) The infaunal descendants of the Cycloconchidae: an outline of the evolutionary history and taxonomy of the Heteroconchia, superfamilies Cycloconchacea to Chamacea. **Phil. Trans. Royal Soc. of London, B** 284:259-275.
- MORRIS, N.J.; DICKINS, J.M. & ASTAFIEVA-URBAITIS, K. (1991) Upper Paleozoic anomalodesmatan bivalvia. **Bull. Br. Mus. nat. Hist., Geol.**, 47(1):51-100.
- MUNIER-CHALMAS, E.C.P.A. (1895) Deuxième note préliminaire sur la charnière des mollusques acéphales. **Soc. Géol. France, Comptes Rendus somm. Séanc.**, p.[XXXVII] LIII-LVI.
- NELSON, G. (1971) Paraphyly and polyphyly: redefinition. **Syst. Zool.**, 19:373-384.
- NELSON, G. & PLATNICK, N. (1981) **Systematics and biogeography: cladistics and vicariance.** New York, Columbia University Press. 567p.
- NEVESSKAYA, L.A.; IL'INA, L.B.; PARAMONOVA, N.P.; POPOV, S.V.; BABAK, YE. B. & GONCHAROVA, L.A. (1987) The evolutionary transformations of mollusks in basins of various types. **Paleont. Jour.**, 21:2-12.
- NEWELL, D.W. (1942) Types and hypodigms. **Amer. Jour. Sci.**, 247:134-142.
- NEWELL, N.D. & BOYD, D.W. (1975) Parallel evolution in early trigoniacean bivalves. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.**, 154(2):53-162.
- NEWELL, N.D. & RUNNEGAR, B. (1970) Endemic Permian molluscan fauna in the Paraná Basin of South America. **Proc. Second Gond. Symp., South Africa**, p.613-614.
- NICOL, D. (1955) Morphology of *Astartella*, a primitive heterodont pelecypod. **Jour. Paleontology**, 29(1):155-158.
- NIXON, K.C. & CARPENTER, J.M. (1993) On outgroups. **Cladistics**, 9:413-426.

- OWEN, R. (1848) Report on the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. **Reports of the 16th Meeting of the British Assoc. Adv. Sci.**, p.169-340.
- PETRI, S. & FÚLFARO, V.J. (1966) Sobre a geologia da área balizada pelas cidades de Barra do Garça e Guiratinga, Mato Grosso e Jataí e Amorinópolis, Goiás. **Bol. Soc. Brasil. Geol.**, 15(3):59-80.
- PETRI, S. & FÚLFARO, V.J. (1983) **Geologia do Brasil (Fanerozóico)**. São Paulo, T.A. Queiroz, Ed. Univ. S. Paulo. 631p.
- PLATNICK, N.I. (1977) Paraphyletic and polyphyletic groups. **Syst. Zool.**, 26:355-357.
- POULTON, T.P. (1979) Jurassic trigoniid bivalves from Canada and western United States of America. **Geol. Surv. Can. Bull.**, 282:1-82.
- RAGONHA, E.W. (1980) Características físicas da Biozona de *Pinzonella illusa* - *Plesiocyprinella carinata* da Formação Corumbataí, Grupo Passa Dois, na região de Rio Claro (SP). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31., Camboriú, 1980. **Anais. Camboriú, SBG**, p.3106-3117.
- RAMOS, T.C. (1997) **TreeGardener versão 2.2**. Interface em Sistema Windows para programa Hennig86.
- REED, F.R.C. (1928) Fósseis triássicos do Brasil. **An. Mag. Nat. Hist.**, 10(2):39-48.
- REED, F.R.C. (1929) Faunas triássicas do Brasil. **Monogr. Serv. Geol. Miner.**, 9:1-97.
- REED, F.R.C. (1932) Sobre alguns novos fósseis triássicos do Brasil. **An. Mag. Nat. Hist.**, 10(10):479-487.
- REED, F.R.C. (1935) Some Triassic lamellibranchs from Brazil and Paraguay. **Geol. Mag.**, 72(847):33-42.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1969) **Moluscos e braquiópodes Eogondvânicos do Brasil e Argentina**. São Paulo, 158p. (Tese - Livre-Docência) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1970a) Moluscos permianos da Formação Rio Bonito (Subgrupo Guatá). **Bol. Serv. Geol. Miner.**, DNPM, 251:1-89.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1970b) Upper Paleozoic bivalves and gastropods of Brazil and Argentina, a review. **Proc. Second Gond. Symp., South Africa**, p.605-612.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1973) Upper Paleozoic and Lower Mesozoic paleogeography and paleoclimatological and tectonic events in South America. In: LOGAN, A & HILLS, L.V. (eds.). **The Permian and Triassic Systems and theirs mutual boundary**. Canadian Society of Petrologists and Geologists, Memoir. v.2, p.398-424.
- ROHN, R. (1985) Bivalves da Formação Rio do Rasto (Permiano superior) no Estado do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 9., Fortaleza, 1985. **Boletim de Resumos**. Fortaleza, SBP, p.134.
- ROHN, R. (1988) **Bioestratigrafia e paleoambientes da Formação Rio do Rasto na borda leste da Bacia do Paraná (Permiano superior, Estado do Paraná)**. São Paulo, 2v. (Dissertação - Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. Inédita.
- ROHN, R. (1994) **Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná**. São Paulo, 2v. (Tese - Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. Inédita.
- ROHN, R. & SIMÕES, M.G. (1997) Pelecypods of the basal Serrinha Member (Rio do Rasto Formation, Passa Dois Group, Upper Permian) at the Reserva-Cândido de Abreu region of the Paraná State. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., São Pedro, 1997. **Boletim de Resumos**. São Pedro, SBP, p.72.
- RUNNEGAR, B. (1965) The bivalve *Megadesmus* Sowerby and *Astartila* Dana from the Permian of the eastern Australia. **J. geol. Soc. Aust.**, 12(2):227-252.
- RUNNEGAR, B. (1966) Systematic and biology of some desmodont bivalves from the Australian Permian. **J. geol. Soc. Aust.**, 13(2):373-386.
- RUNNEGAR, B. (1967) Desmodont bivalves of the Permian of the eastern Australia. **Bur. Miner. Resour. Aust. Bull.**, 96:1-96.
- RUNNEGAR, B. (1974) Evolutionary history of the bivalve Subclass Anomalodesmata. **J. Paleont.**, 48(5):904-939.
- RUNNEGAR, B. (1977) Marine fossil invertebrates of Gondwanaland: palaeogeographic implications. In: **FOURTH INTERNATIONAL GONDWANA**

- SYMPOSIUM, 4., Calcutta, 1977. **Papers.** Calcutta, v.1, p.144-159.
- RUNNEGAR, B. (1984) The Permian of Gondwanaland. In: INTERNATIONAL GEOLOGICAL CONGRESS, 27., Moscow, 1984. **Proceedings.** Moscow, p.305-339.
- RUNNEGAR, B. & NEWELL, N.D. (1971) Caspian-like relict molluscan fauna in South American Permian. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.**, 146:1-66.
- RUNNEGAR, B. & NEWELL, N.D. (1974) *Edmondia* and Edmondiacea shallow-burrowing paleozoic pelecypods. **Amer. Mus. Novit.**, 2533:1-19.
- SAVAZZI, E. & PEIYI, Y. (1992) Some morphological adaptations in freshwater bivalves. **Lethaia**, 25:195-209.
- SCHILTEMA, R.S. (1977) Dispersal of marine invertebrate organisms: paleobiogeographic and biostratigraphic implications. In: KAUFFMAN, E.G. & HAZEL, J.E. (eds.). **Concepts and methods of biostratigraphy.** Stroudsburg, Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. p.73-108.
- SCHNEIDER, R.L.; MUHLHANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS R.A.; DEAMON, R.F. & NOGUEIRA, A.A. (1974) Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28., Porto Alegre, 1974. **Anais.** Porto Alegre, SBG, v.1, p.41-65.
- SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; DERZE, G.R. & ASMOS, H.E. (1984) **Geologia do Brasil.** Departamento de Produção Mineral, 501p.
- SEILACHER, A. (1984) Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. **Paleontol.**, 27:207-237.
- SEILACHER, A. (1990) Aberrations in bivalve evolution related to photo- and chemosymbiosis. **Hist. Biol.**, 3:289-311.
- SENE, J. (1977) Mediterranean Neogene: problems of intercontinental stratigraphic correlation. **Alcheringa**, 1:293-295.
- SEPKOSKI, JR., J.J. (1992) **A compendium of fossil marine animal families.** 2nd edition. Contributions in Biology and Geology, Milwaukee Public Museum, N°83.
- SIMPSON, G.G. (1961) **Principles of animal taxonomy.** New York, Columbia University Press. 247p.
- SIMÕES, M.G. (1988) Técnicas de preparação de bivalves silicificados, com vistas ao estudo da morfologia interna. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 15., Curitiba, 1988. **Resumos.** Curitiba, p.49.
- SIMÕES, M.G. (1992) **Pelecípodes da Formação Palermo (Permiano) de São Sepé (RS) e Guiratinga (MT): implicações na evolução da fauna neopaleozóica da Bacia do Paraná, Brasil.** São Paulo, 286p. (Tese - Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- SIMÕES, M.G. (1998) **Tafonomia, time-averaging e resolução espacial de concentrações fossilíferas internamente complexas: um estudo de casos do Permiano, Bacia do Paraná, Brasil e suas implicações paleoecológicas.** Botucatu, São Paulo, 160p. (Tese - Livre-Docência) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.
- SIMÕES, M.G. & ANELLI, L.E. (1995) *Runnegariella*, um novo gênero de megadesmídeo (Mollusca, Pelecypoda) do Grupo Passa Dois (Permiano superior), Bacia do Paraná, Brasil. **Geociências/UNESP**, 14(2):161-173.
- SIMÕES, M.G. & FITTIPALDI, F.C. (1987) Bivalves do Grupo Passa Dois, Permiano da Bacia do Paraná: sinopse das pesquisas. In: SIMPÓSIO REGIONAL DE GEOLOGIA, 6., Rio Claro, 1987. **Atas.** Rio Claro, v.1, p.281-295.
- SIMÕES, M.G. & FITTIPALDI, F.C. (1988) **As conchas fósseis da região de Rio Claro, SP.** Rio Claro, Arquivo do Município de Rio Claro. 75p.
- SIMÕES, M.G. & FITTIPALDI, F.C. (1992) **Fósseis da região de Rio Claro, SP.** Rio Claro, Arquivo do Município. 77p.
- SIMÕES, M.G. & KOWALEWSKI, M. (1998) Shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Upper Permian of the Paraná Basin, Brazil. **Facies**, 38:175-196.
- SIMÕES, M.G. & MELLO, L.H.C. (1996) Sistemática e anatomia funcional de *Casterella* Mendes, 1952 (Pelecypoda), Formações Terezina e Corumbatai (Permiano superior), Bacia do Paraná, Brasil. **Acta. Geol. Leopoldensia**, 43:5-23.
- SIMÕES, M.G. & ROHN, R. (1997) A new megadesmid genus (Pelecypoda, Mollusca) from the Upper

- Permian of the Paraná Basin. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., São Pedro, 1997. **Boletim de Resumos**. São Pedro, SBP, p.67.
- SIMÕES, M.G.; TORELLO, F.F. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1994) Proximal storm shell beds or coquinas in the Corumbataí Formation (*Pinzonella illusa* assemblage; Late Permian), in Rio Claro, SP, Paraná Basin, Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 38., Balneário Camboriú, 1994. **Boletim de Resumos Expandidos**. Balneário Camboriú, SBG, p.226-227.
- SIMÕES, M.G.; MARQUES, A.C.; MELLO, L.H.C. & ANELLI, L.E. (1997) Phylogenetic analysis of the genera of the extinct family Megadesmidae (Pelecypoda, Anomalodesmata), with remarks on its paleoecology and taxonomy. **J. Comp. Biol.**, 2(2):75-90.
- SIMÕES, M.G.; ROCHA-CAMPOS, A.C. & ANELLI, L.E. (1998) Paleoecology and evolution of Permian bivalve faunas (Paraná Basin) in Brazil. In: JOHNSTON, P.A. & HAGGART, J.W. **Bivalves - An Eon of evolution - paleobiological studies honoring Norman D. Newell**. Canada, University of Calgary Press. p.443-452.
- SIMÕES, M.G.; MARQUES, A.C.; MELLO, L.H.C. & GHILARDI, R.P. (no prelo a) A time for integration also in Paleontology. **J. Comp. Biol.**
- SIMÕES, M.G.; MELLO, L.H.C.; TORELLO, F.F. & GHILARDI, R.P. (no prelo b) *Tambaquyra* gen. n. (Bivalvia, Anomalodesmata), Serra Alta Formation (Upper Permian), Passa Dois Group, Paraná Basin, Brazil. **Rev. Univ. Guarulhos**.
- SIMÕES, M.G.; TORELLO, F.F.; MELLO, L.H.C. & GHILARDI, R.P. (no prelo c) Novos afloramentos fossilíferos do Grupo Passa Dois (Permiano superior), nas porções centro sul e nordeste do Estado de São Paulo: implicações paleoecológicas e bioestratigráficas. **Geociências/UNESP**.
- SKELTON, P.W.; CRAME, J.A.; MORRIS, N.J. & HARPER, E.M. (1990) Adaptive divergence and taxonomic radiation in post-paleozoic bivalves. In: TAYLOR, P.D. & LARWOOD, G.P. (eds.). **Major evolutionary radiations**. Oxford, Oxford Science Publications, p.91-117.
- SMITH, A.B. (1994) **Systematics and the fossil record: documenting evolutionary patterns**. Oxford, Blackwell Scientific Publications. 223p.
- SNEATH, P.H.A. (1957a) Some thoughts on bacterial classification. **J. General Microb.**, 17:184-200.
- SNEATH, P.H.A. (1957b) The application of computers to taxonomy. **J. General Microb.**, 17:201-226.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. (1973) **Numerical Taxonomy**. San Francisco, W.H. Freeman. 573p.
- SOKAL, R.R. (1959) Comments on quantitative systematics. **Evolution**, 13:420-423.
- SOKAL, R.R. & MICHENER, C.D. (1958) A statistical method for evaluating systematic relationships. **Univ. Kansas Bull.**, 38:1409-1438.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1981) Taxonomic congruence in the Lepopodomorpha reexamined. **Syst. Zool.**, 30:309-325.
- SOKAL, R.R. & SNEATH, P.H.A. (1963) **Principles of numerical taxonomy**. San Francisco, California, W.H. Freeman & Co. 359p.
- SOUZA, S.H.M. (1985) **Facies sedimentares das Formações Estrada Nova e Corumbataí no Estado de São Paulo**. São Paulo, 142p. (Dissertação - Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- SOUZA, S.H.M.; SUGUIO, K. & CASTRO, J.C. (1991) Sedimentary facies of the Estrada Nova and Corumbataí formations (Late Paleozoic of Paraná Basin) in the State of São Paulo, Brazil. **Proc. Seventh Gond. Symp.**, São Paulo, p.161-172.
- STANLEY, S.M. (1970) Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). **Geol. Soc. Amer., Mem.**, 125:1-296.
- STANLEY, S.M. (1973) Effects of competition on rates of evolution, with special reference to bivalve mollusks and mammals. **Syst. Zool.**, 22:486-506.
- STANLEY, S.M. (1978) Aspects of the adaptive morphology and evolution of the Trigoniidae. **Philos. Trans. R. Soc. London, B(284)**:247-258.
- STANLEY, S.M. (1979) **Macroevolution, pattern and process**. San Francisco, W.H. Freeman and Company. 332p.
- STANLEY, S.M. (1990) Adaptive radiation and macroevolution. In: TAYLOR, P.D. & LARWOOD, G.P. (eds.). **Major evolutionary**

- radiations. Oxford, Oxford Science Publications. p.1-16.
- STEINMANN, J.H.C.G.G. (1903) **Einführung in die Paläontologie**. 466p. (Leipzig).
- SWOFFORD, D.L. (1993) **PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony version 3.1.1**. Champaign, Illinois, Illinois Natural History Survey.
- SWOFFORD, D.L. & OLSEN, G.J. (1990) Phylogeny reconstruction. In: HILLIS, D.M. & MORITZ, C. (eds.) **Molecular Systematics**. Sunderland, Mass, Sinauer, p.411-501.
- TORELLO, F.F. (1999) **Bioestratinomia de concentrações fossilíferas da assembléia de *Pinzonella neotropica* (Reed), Formação Corumbataí (Permiano), em Tambaú, SP**. São Paulo (Dissertação - Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- TORELLO, F.F. & SIMÕES, M.G. (1994) Características tafonômicas da assembléia de *Pinzonella illusa* Reed, Formação Corumbataí (Neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil. **Acta Geol. Leopoldensia**, 39/1(17):159-173.
- TORELLO, F.F. & SIMÕES, M.G. (1996) Concentrações fossilíferas da Formação Corumbataí (Permiano), Bacia do Paraná, na região de Tambaú, SP. In: ACADEMIA BRASILEIRA DE CIÊNCIAS, SESSÃO REGULAR, CIÊNCIAS DA TERRA. **Programas e Resumos**. p.20.
- TORELLO, F.F. & SIMÕES, M.G.; MELLO, L.H. (1997) On addition to the paleobiogeographic knowledge of the Passa Dois Group (Late Permian) pelecypods, Paraná Basin, Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., São Pedro, 1997. **Boletim de Resumos**. São Pedro, p.71.
- VILLAMIL, T.; KAUFFMAN, E.G. & LEANZA, H.A. (1998) Epibiont habitation patterns and their implications for life habits and orientation among trigonid bivalves. **Lethaia**, 31(1):43-56.
- VOKES, H.F. (1967) Genera of the Bivalvia: a systematic and bibliographic catalogue. **Bull. Amer. Paleont.**, 51(232):111-393.
- WALLER, T.R. (1981) Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linné. **Smithson. Contrib. Zool.**, 328:1-70.
- WALLER, T.R. (1998) Origin of the molluscan Class Bivalvia and a phylogeny of major groups. In: JOHNSTON, P.A. & HAGGART, J.W. (eds.). **Bivalves: an Eon of evolution: paleobiological studies honoring Norman D. Newell**. Calgary, Calgary University Press. p.1-46.
- WASS, R.E. (1972) The anterior musculature of the Permian bivalve genus *Astartila* Dana. **J. Paleontol.**, 46(2):231-322.
- WATERHOUSE, J.B. (1965) Generic diagnosis for some burrowing bivalves of the Australian Permian. **Malacology**, 3(3):367-380.
- WILEY, E.O. (1981) **Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics**. New York, John Wiley & Sons. 439p.
- WILEY, E.O.; SIEGEL-CAUSEY, D.; BROOKS, D.R. & FUNK, V.A. (1991) **The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures**. The University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence, Special Publications, nº 19.
- WILLIAMS, A. (1953) North American and European stropheodonts: their morphology and systematics. **Geol. Soc. Amer., Mem.**, 56:1-67.
- YOUNGE, C.M. (1948) Cleansing mechanism and the function of the fourth pallial aperture in *Spisula subtruncata* (da Costa) and *Lutraria lutraria* (L.). **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, 27:585-596.
- ZENKEVITCH, L. (1963) **Biology of the seas of the U.R.S.S.** New York, Interscience. 955p.

ANEXO 1

A acurada análise morfológica realizada no presente estudo revelou a necessidade de uma complementação na descrição e diagnose dos táxons *Anhembia* (Mendes), 1949, *Leinzia* Mendes, 1949, *Jacquesia* Mendes, 1944 e *Othonella* Mendes, 1963 (Subfamília Plesiocyprinellinae Simões *et al.*, 1997), *Pinzonella* Reed, 1932 e *Terraiopsis* Beurlen, 1953, como descrita a seguir:

1) Suplementação à diagnose genérica de *Anhembia* (Mendes), 1949

***Anhembia* (Mendes), 1949**

Est. 1, figs. 16, 17, 18

Espécie-tipo: *Anhembia froesi* (Mendes), 1949; est. 2, fig. 1; Mezzalira *et al.*, 1990, est. 1, fig. 2.

Sinônimo júnior: *Anhembia gigantea* Mendes, 1949, est. 2, figs. 1 e 2; Mezzalira *et al.*, 1990, est. 1, fig. 3.

Suplementação à diagnose genérica: devem ser acrescentadas aos caracteres observados por MENDES (1949) e MEZZALIRA *et al.* (1990) as seguintes feições: concha sem descontinuidades pedial e sifonal, sem crenulação na margem ventral, sem sobreposição das valvas; charneira edentelosa; linha palial formada por traços inclinados, não cruzando a cicatriz do músculo adutor anterior, inteiramente contínua, sem sinus palial; cicatrizes dos músculos retratores pediais anterior e posterior fundidas aos respectivos adutores, espessamento (buttress) presente atrás da cicatriz do músculo adutor anterior, cicatrizes dos músculos do manto (pits) por toda a cavidade do manto, a partir do umbo e ausência de cicatrizes dos músculos auxiliares pediais/viscerais, “a”, “b”, “AVA” e músculo elevador umbonal.

Comentários: permanece dúvida quanto à presença do espessamento cardinal, apesar das diversas tentativas de melhor observação da charneira. Não é possível solucionar esta questão com base nos espécimes examinados.

2) Suplementação à diagnose genérica de *Leinzia* Mendes, 1949

Leinzia Mendes, 1949

Est. 1, figs. 15

Espécie-tipo: *Leinzia similis* (Holdhaus), 1918, est. 1, fig. 1-5; Mendes, 1949, est. 1, figs. 1-5; Runnegar & Newell, 1971, figs. 24D-G, J; Mezzalana *et al.*, 1990, est. 1, fig. 1.

Suplementação à diagnose genérica: devem ser acrescentadas aos caracteres observados por MENDES (1949) e RUNNEGAR & NEWELL (1971) as seguintes feições: conchas sem descontinuidades pedial e sifonal, sem crenulação na margem ventral e sem sobreposição das valvas; charneira da valva esquerda com espeçamento da margem cardinal atrás da fosseta (veja MENDES, 1949; RUNNEGAR & NEWELL, 1971, para uma interpretação diferente); músculos auxiliares pediais/viscerais ausentes.

3) Suplementação à diagnose genérica de *Jacquesia* Mendes, 1944

Jacquesia Mendes, 1944

Est. 2, fig. 1, 2, 3

Espécie-tipo: *Jacquesia brasiliensis* (Reed), 1929; Mendes, 1944, est. 2, figs. 1-3; Mendes, 1952, est. 3, figs. 3a e 3b, est. 4, figs. 8, 9a e 9b; Runnegar & Newell, 1971, figs. 14 e 15.

Suplementação à diagnose genérica: deve ser acrescentada à lista de caracteres observados por MENDES (1944, 1952) e RUNNEGAR & NEWELL (1971) a seguinte feição: presença de cicatriz do músculo auxiliar pedial/visceral, representada por uma cicatriz bem marcada, pequena, circular, junto à margem dorsal e logo abaixo e a frente do bico.

4) Suplementação à diagnose genérica de *Othonella* Mendes, 1963

Othonella Mendes, 1963

Est. 1, fig. 7, 8

Espécie-tipo: *Othonella araguaiana* Mendes, 1963, figs. 3 e 4.

Suplementação à diagnose genérica: devem ser acrescentadas aos caracteres observados por MENDES (1963) e RUNNEGAR & NEWELL (1971) as seguintes feições: estão ausentes as descontinuidades pedial e sifonal, a crenulação na margem ventral e a sobreposição das valvas; charneira com dente megadesmídeo triangular presente na valva direita;

espessamento da margem cardinal presente logo à frente do bico; cicatriz do músculo retrator pedal anterior fundida à cicatriz do músculo adutor anterior.

5) Suplementação às descrições das espécies do gênero *Pinzonella* Reed, 1932

Pinzonella Reed, 1932

Pinzonella illusa Reed, 1932 (espécie-tipo)

Est. 3, figs. 1, 2, 3

Referências: Reed, 1932, figs. 6-12; Reed, 1935, figs. 13 e 13A; Mendes, 1944, figs. 1, 2A, 2B, 3; Mendes, 1952, est. 1, figs. 2A, 2B, 3A, 3B, 4; Mendes, 1963, fig. 2; Runnegar & Newell, 1971, figs. 19A-D, H-N.

Suplementação à descrição específica: deve ser acrescentada à descrição sumarizada por RUNNEGAR & NEWELL (1971) a presença da cicatriz do músculo protrator pedial distinta das cicatrizes dos músculos retrator pedial anterior e adutor anterior.

Pinzonella neotropica (Reed), 1928

Est. 3, figs. 4, 5

Referências: Reed, 1928, figs. 1, 3A, 3B, 9; Reed, 1929, figs. 2-6A, 7-11; Mendes, 1944, figs. 6, 7A e 7B; Mendes, 1952, est. 1, 5A e 5B, est. 2, 1, 2A e 2B; Mendes, 1954, est. 2, figs. 4, 6; Beurlen, 1954c, est. 3, fig. 5, est. 4, figs. 6, 8; Mendes, 1967, est. 57, figs. 1-3; Runnegar & Newell, 1971, fig. 20.

Suplementação à descrição específica: deve ser acrescentada à descrição sumarizada por RUNNEGAR & NEWELL (1971) a presença de uma grande inequivalvidade nas conchas desta espécie, onde as diferenças não se limitam às dimensões, como notado para a outra espécie do gênero. Há diferença marcante na forma das valvas de um mesmo indivíduo, evidenciada por umbos com tamanho e altura distintos (*e.g.*, umbo da valva esquerda maior e mais alto que umbo da valva direita) e pronunciado achatamento da valva direita.

6) Os gêneros *Terraia* Cox, 1934 e *Terraiopsis* Beurlen, 1954

- *Considerações sobre a história taxonômica do gênero Terraia Cox, 1934*

O gênero *Terraia* {espécie-tipo *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918} foi proposto por COX (1934) para abrigar os espécimes de bivalves referidos por HOLDHAUS (1918) como *Solenomorpha altissima* Holdhaus, 1918, além de seus sinônimos júnior

Solenomorpha intermedia Holdhaus, 1918 e *Isocyprina reducta* Reed, 1929, tendo como base os caracteres externos.

REED (1929) propôs, entre outras espécies, *Isocyprina curvata* Reed, 1929 e *Pleurophorus? bipleura* Reed, 1929, as quais, por sua vez, foram consideradas sinônimo júnior de *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918 (MENDES, 1952). Este autor admitiu e adotou a sinonímia proposta por COX (1934). Neste trabalho, MENDES (1952) propôs, a espécie *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952 revisando os espécimes de *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918, anteriormente estudados por ele (MENDES, 1944), passando a considerá-los como *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952.

Em 1953, Dr. Karl Beurlen contestou a sinonímia proposta por COX (1934), argumentando que os espécimes originalmente denominados por HOLDHAUS (1918) como *Solenomorpha altissima* Holdhaus, 1918, seriam diferentes daqueles de *Terraia altissima* Cox, 1934, analisados por COX (1934), tanto na forma externa como nas características de charneira. Assim sendo, sugere considerar *Solenomorpha altissima* Holdhaus, 1918, proveniente das Camadas Serrinha, como espécie-tipo do novo gênero *Terraiopsis* Beurlen, 1953. Por outro lado, *Terraia altissima* Cox, 1934, proveniente das Camadas Terezina, concordaria em muitos aspectos (e.g., forma; charneira) com *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952, sendo ambas mantidas no gênero *Terraia* Cox, 1934. Por fim, propõe uma nova espécie para *Terraia* Cox, 1934, *Terraia falconeri* Beurlen, 1953.

Revendo as propostas taxonômicas de MENDES (1952), BEURLLEN (1954a) manifestou-se contrário à sinonímia de *Isocyprina curvata* Reed, 1929 e *Pleurophorus? bipleura* Reed, 1929 em relação a *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918, sugerindo que a primeira fosse considerada *Terraiopsis curvata* Beurlen, 1954.

Em sua lista de pelecípodes para a Formação Terezina, LANGE (1954) passa a considerar *Pleurophorus? bipleura* Reed, 1929 como *Leinzia bipleura*, de acordo com o artigo de BEURLLEN (1953). Por sua vez, MENDES (1962) promove uma emenda morfológica para *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952, concordando com a criação do gênero *Terraiopsis* por BEURLLEN (1954a).

RUNNEGAR & NEWELL (1971) apresentam o gênero *Terraia* Cox, 1934 com três espécies, sendo elas: *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918, *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952 e *Terraia bipleura* (Reed), 1929. Portanto, tendo em vista os aspectos mencionados

acima, bem como o resultado obtido com a análise cladística realizada no presente estudo (Capítulos 5 e 6), considera-se necessária a retomada do gênero *Terraiopsis* Beurlen, 1953 para abrigar as espécies *Terraiopsis curvata* (Reed), 1929 (= *Terraia curvata* (Reed), 1929 - espécie-tipo do gênero), *Terraiopsis aequilateralis* (Mendes), 1952 (= *Terraia aequilateralis* Mendes, 1952) e *Terraiopsis bipleura* (Reed), 1929 (= *Terraia bipleura* (Reed), 1929).

Subclasse Heterodonta
Ordem Veneroida Adams & Adams, 1856
Família Terraiopsidae fam. n.

Diagnose: Veneróides apresentando carena bem marcada e dentes laterais anteriores.

Discussão: A análise dos resultados obtidos no presente estudo, mostra o grupo monofilético correspondente ao gênero *Terraiopsis* Beurlen, 1953 como um clado isolado do gênero *Terraia* Cox, 1934, assumindo uma posição mais basal dentro da ordem. Na prática, esta disposição aponta para a necessidade de proposição de uma nova família. Até o presente momento, o nível de conhecimento morfológico sobre suas espécies permite identificar 3 principais diferenças em relação ao gênero *Terraia* Cox, 1934, proximamente relacionado. Tais diferenças dizem respeito ao alongamento e equilateralidade das conchas, ausência de sobreposição das valvas e presença de dentes laterais apenas na margem anterior das duas valvas.

Por sua vez, o gênero *Terraia* Cox, 1934 deve ser atribuído à Família Terraiidae dentro da Ordem Veneroida, apresentando como principal característica para sua distinção a presença de dentes laterais nas margens anterior e posterior de suas valvas. A proposição original desta família não pode ser recuperada na literatura examinada, havendo, portanto, dúvida quanto ao seu autor e ano em que foi proposta. A única citação que pode ser resgatada foi feita por BEURLLEN (1957a; p.236, parágrafo 7, linha 6), sem fazer menção de seu autor original. Desta forma, considera-se por bem, atribuir a Família Terraiidae a BEURLLEN (1957a), ainda que este não a tenha descrito.

- Suplementação à descrição das espécies *Terraiopsis curvata* (Reed), 1929 e *Terraiopsis aequilateralis* (Mendes), 1952

Terraiopsis Beurlen, 1953
Terraiopsis curvata (Reed), 1929
Est. 3, fig. 17

Referências: Reed, 1929, est. 1, fig. 6, 10.

Suplementação à descrição específica: a charneira constituída por apenas um dente cardinal na valva esquerda, com presença duvidosa de um dente lateral anterior pouco nítido; cicatriz do músculo adutor anterior riniforme, não fundida ao retrator pedial anterior; cicatrizes dos músculos protrator pedial e elevador umbonal ausentes; espessamento miofórico ausente.

Terraiopsis aequilateralis (Mendes), 1952
Est. 4, figs. 1, 2, 3

Referências: Mendes, 1952, est. 1, figs. 8A, 8B, 9; Mezzalana, 1957, est. 2, fig. 2; Beurlen, 1957, figs. 3, 4; Mendes, 1962, est. 57, figs. 7, 8; Runnegar & Newell, 1971, fig. 22.

Suplementação à descrição específica: à descrição bastante completa apresentada por RUNNEGAR & NEWELL (1971) deve ser acrescido, apenas, que a linha palial é constituída por pontos e sem sinus palial.

7) A nova Família Nothoterraiidae

Subclasse Heterodonta
Ordem Veneroida Adams & Adams, 1856
Família Nothoterraiidae fam. n.

Diagnose: Veneróides dulcícola, com carena umbonal ausente e dentes laterais anteriores e posteriores.

Discussão: De acordo com os resultados apresentados anteriormente (**Capítulo 6**), o posicionamento do gênero *Nothoterraia* Rohn, 1985, representado como um ramo isolado (monofilético), intermediário entre os gêneros *Terraiopsis* Beurlen, 1953 e *Terraia* Cox, 1934 (fig. 32), indica, a exemplo do ocorrido para *Terraiopsis* Beurlen, 1953 e *Terraia* Cox, 1934, a necessidade de proposição desta nova família. É uma família monotípica e seu gênero tem como única espécie *Nothoterraia acarinata* Rohn, 1985. O conhecimento

morfológico sobre este gênero permite identificar como principal diferença, em relação aos gêneros *Terraia* Cox, 1934 e *Terraiopsis* Beurlen, 1953, a ausência da carena umbonal, o que obviamente reflete em diferença na forma da concha, além do hábito dulcícola tendo em vista o cenário paleoambiental inferido para os sedimentos da Formação Rio do Rasto (Neopermiano) (ROHN, 1985, 1988, 1994; SIMÕES *et al.*, 1998). No entanto, esses gêneros apresentam algumas características em comum, principalmente aquelas relacionadas às estruturas da charneira (ROHN, 1985; SIMÕES *et al.*, 1998).

ANEXO 2

Lista dos táxons analisados; espécies estão listadas por ordem alfabética.

Espécies que compõem a Coleção Científica do IBB/UNESP¹:

Anhembia froesi (Mendes), 1949

IBB/UNESP nº 2888, 2889, 2890, 2891, 2892, 2893.

Astartila sp.n.

IBB/UNESP nº 1911, 1984, 1985.

Casterella gratiosa Mendes, 1952

IBB/UNESP nº 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 571, 572, 626, 662, 690, 707, 708, 709, 718, 743, 744, 1981, 1955, 2249, 2289, 2708, 2714, 2715, 2751, 2765, 2766, 2767, 2768, 2769, 2770, 2771, 2772, 2773, 2774, 2775, 2776, 2777, 2778, 2779, 2780, 2781, 2782, 2783, 2784, 2785, 2786, 2787, 2788, 2789, 2815, 2816, 2817, 2818, 2907.

Cowperesia anceps (Reed), 1932

IBB/UNESP nº 534, 535, 536, 537, 538, 613, 614, 645, 730, 1247, 1248, 1249, 1256, 1257, 1259, 1261, 1263, 1266, 1267, 1268, 1271, 1272, 1273, 1287, 1288, 1289, 1291, 1292, 1293, 1294, 1295, 1296, 1297, 1298, 1299, 1300, 1301, 1302, 1303, 1304, 1306, 1307, 1308, 1309, 1312, 1313, 1314, 1315, 1319, 1322, 1323, 1331, 1332, 1333, 1334, 1335, 1336, 1337, 1338, 1339, 1340, 1341, 1358, 1359, 1360, 1361, 1362, 1364, 1366, 1367, 1368, 1370, 1373, 1374, 1382, 1384, 1385, 1387, 1389, 1390, 1391, 1393, 1394, 1396, 1397, 1398, 1399, 1400, 1409, 1411, 1417, 1419, 1428, 1429, 1430, 1431, 1432, 1437, 1438, 1439, 1440, 1441, 1442, 1443, 1444, 1445, 1446, 1447, 1448, 1449, 1450, 1451, 1452, 1453, 1454, 1455, 1456, 1457, 1458, 1459, 1460, 1461, 1462, 1463, 1464, 1465, 1466, 1467, 1468, 1469, 1470, 1471, 1472, 1473, 1474, 1475, 1476, 1477, 1478, 1479, 1480, 1481, 1482, 1483, 1484, 1485, 1486, 1487, 1488, 1489, 1490, 1491, 1492, 1493, 1494, 1495, 1496, 1497, 1498, 1499, 1500, 1501, 1502, 1503, 1504, 1505, 1506, 1507, 1508, 1509, 1510, 1511, 1512, 1513, 1514, 1515, 1516, 1517, 1518, 1519, 1520, 1521, 1522, 1523, 1524, 1525, 1526, 1527, 1528, 1529, 1530, 1531, 1532, 1533, 1534, 1535, 1536, 1537, 1538, 1539, 1540, 1541, 1542, 1543, 1544, 1545, 1546, 1547, 1548, 1549, 1550, 1723, 1724, 1725, 1726, 1731, 1739, 1742, 1743, 1744, 1794, 1795, 1796, 1921, 1969, 2644, 2651.

Favalia arcuata Mendes, 1962

IBB/UNESP nº 504, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 569, 570, 615, 648, 659, 2706, 2707, 2794, 2795, 2796, 2797, 2798, 2799, 2801, 2802, 2803, 2804, 2805, 2806, 2807, 2808, 2809, 2810, 2811, 2812, 2899, 2900, 2901, 2902, 2903, 2904, 2905.

Ferrazia cardinalis Reed, 1932

IBB/UNESP nº 502, 618, 619, 657, 836, 837, 1245, 2388, 2389, 2390, 2391, 2392, 2393, 2394, 2395, 2565, 2566, 2567, 2759.

Holdhausiella elongata Mendes, 1952

IBB/UNESP nº 515, 517, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 529, 530, 531, 616, 617, 628, 658, 1792, 1937, 2636, 2664, 2750, 2762, 2819, 2820, 2821, 2822, 2906.

Itatamba paraima Simões *et al.*, 1997

IBB/UNESP nº 496, 497, 498, 499, 500, 501

Jacquesia brasiliensis Mendes, 1952

IBB/UNESP nº 527, 528, 1789, 1790, 1791, 1793, 1957.

¹ Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Campus de Botucatu, Departamento de Zoologia, Laboratório de Paleozoologia Evolutiva.

Othonella araguaiana Mendes, 1963

IBB/UNESP nº 2764

Pinzonella illusa Reed, 1932

IBB/UNESP nº 01, 02, 03, 04, 05, 06, 07, 08, 09, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 1246, 1250, 1251, 1252, 1253, 1254, 1255, 1258, 1260, 1262, 1264, 1265, 1269, 1270, 1274, 1275, 1276, 1277, 1278, 1279, 1280, 1281, 1282, 1283, 1284, 1285, 1286, 1290, 1305, 1310, 1311, 1316, 1317, 1318, 1320, 1321, 1324, 1325, 1326, 1327, 1328, 1329, 1330, 1350, 1351, 1352, 1353, 1354, 1355, 1356, 1357, 1365, 1369, 1371, 1402, 1403, 1404, 1415, 1424, 1425, 1551, 1552, 1553, 1554, 1555, 1556, 1557, 1558, 1559, 1560, 1561, 1562, 1563, 1564, 1565, 1566, 1567, 1568, 1569, 1570, 1571, 1572, 1573, 1574, 1575, 1576, 1577, 1578, 1579, 1580, 1581, 1582, 1583, 1584, 1585, 1586, 1587, 1588, 1589, 1590, 1591, 1592, 1593, 1594, 1595, 1596, 1597, 1598, 1599, 1600, 1601, 1602, 1603, 1604, 1605, 1606, 1607, 1608, 1609, 1610, 1611, 1727, 1728, 1729, 1730, 1732, 1733, 1734, 1735, 1736, 1737, 1738, 1740, 1741, 1797, 1798, 1799, 1803, 1922, 1923, 1927, 1968, 2669.

Pinzonella neotropica (Reed), 1928

IBB/UNESP nº 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 1246, 1250, 1251, 1252, 1253, 1254, 1255, 1258, 1260, 1262, 1264, 1265, 1269, 1270, 1274, 1275, 1276, 1277, 1278, 1279, 1280, 1281, 1282, 1283, 1284, 1285, 1286, 1290, 1305, 1310, 1311, 1316, 1317, 1318, 1320, 1321, 1324, 1325, 1326, 1327, 1328, 1329, 1330, 1350, 1351, 1352, 1353, 1354, 1355, 1356, 1357, 1365, 1369, 1371, 1402, 1403, 1404, 1415, 1424, 1425, 1551, 1552, 1553, 1554, 1555, 1556, 1557, 1558, 1559, 1560, 1561, 1562, 1563, 1564, 1565, 1566, 1567, 1568, 1569, 1570, 1571, 1572, 1573, 1574, 1575, 1576, 1577, 1578, 1579, 1580, 1581, 1582, 1583, 1584, 1585, 1586, 1587, 1588, 1589, 1590, 1591, 1592, 1593, 1594, 1595, 1596, 1597, 1598, 1599, 1600, 1601, 1602, 1603, 1604, 1605, 1606, 1607, 1608, 1609, 1610, 1611, 1727, 1728, 1729, 1730, 1732, 1733, 1734, 1735, 1736, 1737, 1738, 1740, 1741, 1797, 1798, 1799, 1803, 1922, 1923, 1927, 1968, 2669.

Pinzonella tiarajuensis Klein, 1997

IBB/UNESP nº 1903, 1904, 1905, 1906, 1907, 1908, 1909, 1910.

Plesiocyprinella carinata Holdhaus, 1918

IBB/UNESP nº 439, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 451, 452, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 465, 466, 467, 468, 469, 470, 471, 546, 547, 548, 549, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 600, 647, 661, 681, 735, 736, 745, 746, 747, 748, 1097, 1098, 1099, 1100, 1101, 1102, 1103, 1104, 1944, 1945, 1946, 1952, 1953, 1954, 1956, 2698, 2699, 2700, 2701, 2702, 2703, 2704, 2744, 2752, 2753, 2754, 2755, 2756, 2757, 2758, 2763, 2764, 2790, 2908.

Roxoa corumbataiensis Mendes, 1952

IBB/UNESP nº 532, 533, 550, 551, 625, 678, 679, 680, 688, 689, 1846, 2674.

Runnegariella fragilis Simões & Anelli, 1995

IBB/UNESP nº 832, 833, 834, 835.

Schizodus sp.

IBB/UNESP nº 873, 874, 875, 1214, 1226, 1227.

Tambaquyra camargoi nov. comb. Simões *et al.* (no prelo b)

IBB/UNESP nº 2250, 2251, 2286, 2287, 2288, 2413, 2414, 2415, 2416, 2417, 2418, 2895, 2896, 2897, 2898.

Terraopsis aequilateralis Mendes, 1952

IBB/UNESP nº 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 427, 428, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 544, 545, 627, 646, 675, 676, 677, 710, 711, 712, 739, 740, 741, 742, 1845, 1919, 1920, 1947, 1948, 1949, 1950, 1951, 1979, 2382, 2383, 2384, 2385, 2386, 2387, 2670, 2671, 2709, 2710, 2711, 2712, 2713, 2745, 2746, 2747, 2748, 2749, 2791, 2792, 2793, 2800, 2813, 2814, 2880, 2881, 2882, 2883, 2884, 2885, 2887.

Vacunella sp.

IBB/UNESP nº 858, 859, 860, 861, 862, 863, 864, 865, 866, 867, 868, 869, 870, 871, 872.

Vacunella cf. etheridgei

IBB/UNESP nº 1964.

Espécies que compõem a Coleção Científica do IG/USP²:

Angatubia cowperesioides Mendes, 1962

IG/USP, GP-1T 942, 943, 944, 945.

Anhembia froesi Mendes, 1949

IG/USP, GP-1T 89, 90.

?*Anhembia gigantea* (Mendes), 1949

IG/USP, GP-1T 91, 93.

Astarte borealis Schunder

IG/USP, Lab5 165.

Astarte cummunie

IG/USP, Lab5 572.

Astarte cuneiformis Ziet

IG/USP, Lab5 118.

Astarte fusca Poli

IG/USP, Lab5 639, 663.

Astarte hekeliusana

IG/USP, Lab5 697.

Astarte nuculina

IG/USP, Lab5 576.

² Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia.

Astarte obliquata

IG/USP, Lab5 40.

Astarte obruta Say

IG/USP, Lab5 05.

Astarte sulcata (da Costa)

IG/USP, Lab5 645, 1056.

Astarte woltzi

IG/USP, Lab5 415.

Astartella concentrica (Conrad)

IG/USP, Lab5 993.

Astartila sp.n.

IG/USP, GP-1E 1252, 1259, 1268, 1271, 1273, 1278, 1280, 1283, 1284, 1285, 1288, 1291, 1328, 1368.

Australomya sinuosa Rocha-Campos & Simões, 1993

IG/USP, GP-1T 1102, 1103.

Casterella gratiosa Mendes, 1952

IG/USP, GP-1T 46, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 947, 948, 949, 1124.

Cowperesia anceps (Reed), 1952

IG/USP, GP-1T 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 515, 516

IG/USP, DPE 950, 952, 953, 959.

Crassatella athenauta

IG/USP, Lab5 201.

Crassatella concentrica

IG/USP, Lab5 38.

Crassatella curata

IG/USP, Lab5 728.

Crassatella donaciales

IG/USP, Lab5 824.

Crassatella frille

IG/USP, Lab5 480.

Crassatella propingua

IG/USP, Lab5 612.

Crassatella sulcata

IG/USP, Lab5 586.

Crassatella trailli

IG/USP, Lab5 115.

Favalia arcuata Mendes, 1962

IG/USP, GP-1T 954, 955, 956, 957, 978, 979.

Ferrazia cardinalis Reed, 1932

IG/USP, GP-1T 30, 31, 32, 33, 958, 959, 960, 961, 962, 963.

Guiratinguia mendesi Petri & Fúlfaro, 1966

IG/USP, GP-1T 1017, 1018, 1019, 1020.

Holdhausiella almeidai Mendes, 1952

IG/USP, GP-1T 76, 77.

Holdhausiella elongata Mendes, 1952

IG/USP, GP-1T 66, 67, 68, 964, 965, 966, 1125.

Itatamba paraima Simões *et al.*, 1997

IG/USP, GP-1E 947, 948, 949.

Jacquesia brasiliensis Mendes, 1952

IG/USP, GP-1T 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 514.

Leinzia similis (Holdhaus), 1918

IG/USP, GP-1T 85, 86, 87, 88, 1373, 1385, 1387, 1388.

Myophoria elegans

IG/USP, Lab5 192.

Myophoria kefrestandi

IG/USP, Lab5 113.

Myophoria orbicularis

IG/USP, Lab5 329, 723.

Myonia argentinensis

IG/USP, GP-1T 1198, 1201, 1202, 1203, 1206, 1209, 1210, 1218.

Myonia sp.

IG/USP, GP-1E 1276, 1279, 1290, 1333, 1351, 1371.

Myonia? costata Rocha-Campos, 1970

IG/USP, GP-1T 1104, 1105, 1106, 1107.

Myonia tayoensis (Reed), 1930

IG/USP, GP-1T 1101, 1102, 1103.

Nothoterraia acarinata Rohn, 1985

IG/USP, GP-1T 1329, 1330, 1331, 1332, 1333, 1334, 1335, 1336, 1337, 1338, 1339, 1340, 1341, 1342, 1344, 1345, 1347, 1353, 1354, 1355, 1356, 1357, 1358, 1359, 1389, 1390, 1391.

Oriocrassatella itajaiensis Rocha-Campos, 1970

IG/USP, GP-1T 1091, 1092, 1093.

- Oriocrassatella piauiensis* Anelli, 1994
IG/USP,
- Othonella araguaiana* Mendes, 1963
IG/USP, GP-1T 980, 981, 982, 983.
- Pachycardia rugosa*
IG/USP, Lab5 125.
- Pinzonella illusa* Reed, 1932
IG/USP, GP-1T 09, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 967, 968, 969, 970, 971.
- Pinzonella neotropica* Reed, 1932
IG/USP, GP-1T 01, 02, 03, 04, 05, 06, 07, 08, 517, 518, 519, 520, 521.
- Plesiocyprinella carinata* Holdhaus, 1918
IG/USP, GP-1T 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75.
- Pyramus* sp.
IG/USP, GP-1E 1270, 1301, 1303, 1304, 1372.
- Schizodus weeler*
IG/USP, Lab5 124.
- Relogiicola delicata* Rohn, 1985
IG/USP, GP-1T 1335, 1342, 1343, 1344, 1345, 1346, 1347, 1352, 1353.
- Roxoa corumbataiensis* Mendes, 1952
IG/USP, GP-1T 62, 65.
- Roxoa intricans* (Mendes), 1944
IG/USP, GP-1T 63, 64.
- Terraopsis aequilateralis* (Mendes), 1952
IG/USP, GP-1T 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 972, 973, 974, 975, 976, 977, 1126.
- Terraia altissima* (Holdhaus), 1918
IG/USP, GP-1T 522, 523, 524, 525, 526, 527.
- Trigonia clavellata*
IG/USP, Lab5 759.
- Trigonia hanetiana*
IG/USP, Lab5 302.
- Trigonia navis*
IG/USP, Lab5 660, 799.
- Trigonia pelata*
IG/USP, Lab5 419.

Trigonia sp.

IG/USP, Lab5 1060.

Vacunella sp.

IG/USP, GP-1T 1200, 1204, 1206, 1207, 1208.

Vacunella camachoi Anelli, 1994

IG/USP, GP-1T 1199, 1200, 1204, 1205, 1207, 1208, 1216, 1217.

ESTAMPAS*

*Abreviação das instituições citadas:

AMNH, the American Museum of Natural History, Department of Invertebrate Paleontology.

BMNH, British Museum of Natural History, Department of Paleontology.

BS, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich.

DGM, Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.

DPE, Coleção Didática (Laboratório 5), Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.

GP/IT; GP/IE, Coleção Científica, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.

IBB/UNESP, Coleção Científica do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Campus de Botucatu.

IBB/UNESP (CRf), Coleção Científica de Referência do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Campus de Botucatu.

MNA, the Museum of North Arizona, Flagstaff.

MCZ, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.

URC, Universidade Estadual Paulista, Campus de Rio Claro.

USNM, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.

VM, Naturhistorisches Museum, Vienna.

ESTAMPA 1

Figura 1-2

Angatubia cowperesioides Mendes, 1962

1, concha silicificada, vista lateral da valva direita, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x2, GP/IT-945; 2, detalhe da charneira da valva direita, x2,5, GP/IT-942.

Figura 3-4

Cowperesia anceps Mendes, 1952

3, concha silicificada, vista lateral da valva direita, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x1,6, GP/IT-52; 4, idem figura 3, mostrando charneira e musculatura anterior, posterior e linha palial.

Figura 5-6

Tambajuba sp. Rohn & Simões, 1997

5, concha silicificada, vista lateral da valva direita, mostrando a forma geral da concha, com atenção especial para as estruturas em forma de espinho na margem posterior, x3,7, s/nº; 6, detalhe da charneira da valva direita, x4, s/nº.

Figura 7-8

Othonella araguaiana Mendes, 1963

7, concha silicificada, vista lateral da valva direita, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x0,73, IBB/UNESP-2764; 8, detalhe da charneira da valva direita, x0,73, IBB/UNESP-2764.

Figura 9-10

Runnegariella fragilis Simões & Anelli, 1995

9, concha silicificada, vista interna da valva direita, mostrando charneira e musculatura, sendo que seta curva indica linha palial e seta quadrada indica musculatura anterior, x1,7, IBB/UNESP-833; 10, concha silicificada, vista lateral da valva direita, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x1,7, IBB/UNESP-833.

Figura 11-12

Roxoa intricans (Mendes), 1944

11, concha silicificada, vista lateral da valva direita, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x1,6, GP/IT-64; 12, concha silicificada, vista interna da valva direita, mostrando charneira e musculatura posterior (seta), sendo que seta de três pontas indica o sinus palial, x1, GP/IT-4016.

Figura 13-14

Roxoa corumbataiensis Mendes, 1952

13, concha silicificada, vista superior das valvas articuladas fechadas, com destaque para as descontinuidades pedial e sifonal, x1,4, GP/IT-65; 14, concha silicificada, vista lateral da valva direita, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x1,4, GP/IT-65.

Figura 15

Leinzia similis (Holdhaus), 1918

molde externo de látex, vista lateral da valva direita, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x2,6, s/nº.

Figura 16-18

Anhembia froesi (Mendes), 1949

16, molde interno, vista lateral da valva esquerda, mostrando o rostro e musculatura, x1,2, IBB/UNESP-2889; 17, detalhe da porção anterior, onde seta indica a cicatriz do músculo retrator pedial, e seta quadrada indica cicatriz do músculo adutor, x2, IBB/UNESP-2889; 18, detalhe da linha palial na porção mediana da concha, onde as setas apontam os traços que compõem a linha palial, e a seta maior indica a região anterior da concha, x2, IBB/UNESP-2889.

ESTAMPA 1

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

13

14

15

17

16

18

ESTAMPA 2

Figura 1-3

Jacquesia brasiliensis (Reed), 1929

1, concha silicificada, vista interna da valva direita, mostrando a charneira e musculatura, x1,2, DGM-4024; 2, molde interno de uma valva esquerda, vista posterior, mostrando cicatrizes do músculo adutor (seta maior) e do músculo retrator pedial (seta menor), x1,5, IBB/UNESP-1791; 3, molde interno de uma valva esquerda, vista superior, mostrando cicatrizes do músculo adutor posterior (seta maior) e do músculo auxiliar (seta menor), x1,3, IBB/UNESP-1791.

Figura 4-5

Edmondia aspenwallensis Meek

4, representação de um molde interno de uma valva esquerda, mostrando principais aspectos da musculatura; 5, molde interno de látex, mostrando detalhe de região postero-dorsal onde estão presentes as cicatrizes do músculo retrator pedial (seta fechada) e dos músculos auxiliares (seta aberta), USNM-165775.

Figura 6-7

Favalia arcuata Mendes, 1962

6, concha silicificada, vista lateral da valva direita, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x1,4, GP/1T-954; 7, detalhe da charneira da valva direita, x2,1, GP/1T-955.

Figura 8

Holdhausiella almeidai Mendes, 1952

molde interno de látex, vista lateral da região média-anterior de uma valva esquerda, mostrando musculatura anterior (seta), x1,9, IBB/UNESP-648.

Figura 9-10

Holdhausiella elongata Holdhaus, 1918

9, concha silicificada, vista lateral da valva esquerda, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x1,3, IBB/UNESP-2750; 10, concha silicificada, detalhe da charneira e musculatura anterior de uma valva direita, x1,4, GP/1T-76.

Figura 11

Guiratingia mendesi Petri & Fulfaro, 1966

molde interno de látex, vista lateral de uma valva direita, mostrando a musculatura e charneira com um proeminente dente cardinal, x4,6, GP/1T-1018

Figura 12

Relogiicola delicata Rohn, 1985

molde externo, vista lateral da valva esquerda, x4,3, GP/1E-2718

Figura 13-14

Tambaquyra camargoi nov. comb. Simões *et al.*, no prelo b

13, molde interno, vista lateral da valva direita, mostrando forma geral da concha e musculatura anterior, x0,5, IBB/UNESP-2250; 14, idem a figura 13, detalhe da região anterior, mostrando as cicatrizes do músculo adutor (seta maior) e do músculo retrator pedial (seta menor).

ESTAMPA 2

ESTAMPA 3

- Figura 1-3** *Pinzonella illusa* Reed, 1932
1, concha silicificada, vista interna da valva direita, mostrando a charneira e musculatura, x1,4, IBB/UNESP-20; 2, conchas silicificadas, detalhe das charneiras das valvas esquerda e direita, x2,2, s/nº; 3, concha silicificada, detalhe da charneira e musculatura anterior de uma valva esquerda, com especial atenção para as cicatrizes dos músculos retrator pedial e protrator pedial separados (seta), x1,4, IBB/UNESP-1958.
- Figura 4-5** *Pinzonella neotropica* (Reed), 1928
4, concha silicificada, vista lateral interna de uma valva esquerda, mostrando charneira e musculatura, x1, IBB/UNESP-2669; 5, molde externo de valvas articuladas fechadas, mostrando acentuada inequivalvidade entre as valvas (seta), x2,4, IBB/UNESP-2550.
- Figura 6-7** *Astarte cuneiformis* Ziet
6, concha preservada, vista lateral da valva direita, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x1, DPE-285; 7, concha silicificada, vista lateral interna da valva direita, mostrando a charneira e musculatura, x1, DPE-285.
- Figura 8** *Astarte borealis* Schunder
molde interno de látex, vista lateral, mostrando charneira e musculatura, x0,9, IBB/UNESP-165 (CRf).
- Figura 9** *Astartella vera* Hall, 1858
concha preservada, vista lateral da valva esquerda, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x1,5, USNH165755.
- Figura 10** *Balantioselena gairi* Speden, 1952
concha preservada, vista lateral interna de uma valva direita, mostrando charneira e musculatura, x2,5, s/nº.
- Figura 11-12** *Crassatella curata*
11, concha preservada, vista lateral externa de uma valva esquerda, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x1,2, s/nº; 12, idem a figura 11, vista lateral interna, mostrando charneira e musculatura.
- Figura 13** *Crassatella trailli*
molde interno de látex, vista lateral da valva direita, mostrando forma geral da concha, charneira e musculatura, x1, IBB/UNESP-115 (CRf).
- Figura 14** *Nothoterraia acarinata* Rohn, 1985
molde interno, vista lateral de uma valva direita, mostrando a forma geral da concha e sua musculatura adutora anterior e posterior (setas maiores) e a linha palial (seta menor), x2, GP/IT-1332.
- Figura 15-16** *Terraia altissima* (Holdhaus), 1918
15, concha silicificada, vista lateral de uma valva esquerda, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x2, FAC Pal.-1868; 16, detalhe das charneiras das duas valvas, x2,7, BMNH-L61069, L61070.
- Figura 17** *Terraiopsis curvata* (Reed), 1929
molde interno, vista lateral de uma valva esquerda, mostrando a forma geral da concha e a charneira, x1,8, URCMB-300.
- Figura 18-19** *Terraiopsis bipleura* (Reed), 1929
18, molde externo, vista lateral de uma valva esquerda, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x2,8, s/nº; 19, detalhe de um molde interno de látex, vista lateral da região antero-dorsal, mostrando charneira e musculatura anterior (seta), x4,2, USNM-165758.

ESTAMPA 3

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

13

14

15

16

17

18

19

ESTAMPA 4

- Figura 1-3** *Terraiopsis aequilateralis* (Mendes), 1952
1, concha silicificada, vista lateral externa de uma valva esquerda, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x2,3, GP/IT-974; 2, concha silicificada, vista lateral interna de uma valva esquerda, mostrando a charneira, musculatura anterior (seta branca) e a linha palial pontilhada (seta cusva), x1,4, IBB/UNESP-427; 3, detalhe da charneira de uma valva esquerda, x2, IBB/UNESP-421.
- Figura 4-5** *Kaibabella curvilenata* Chronic, 1952
4, concha silicificada, vista lateral externa de uma valva direita, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x2, AMNH-29194; 5, detalhe da charneira e musculatura de uma valva esquerda, x3, AMNH-29195.
- Figura 6** *Kaibabella basilica* Newell & Boyd, 1975
molde interno de látex, detalhe da musculatura anterior e posterior, onde cicatriz do músculo elevador pedial (a), cicatrizes dos músculos retratores pediais anterior e posterior (b) e cicatrizes dos músculos adutores anterior e posterior (c), x1, AMNH-29197.
- Figura 7-8** *Pachycardia rugosa* Hauer, 1857
7, concha preservada, vista lateral de uma valva esquerda, mostrando forma geral da concha e sua ornamentação, x0,6, VM-826/1; 8, detalhe da charneira de uma valva esquerda, x1, BS-279.
- Figura 9-10** *Trigonodus problematicus* (Klipstein)
9, concha preservada, vista lateral externa de uma valva direita, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x0,6, VM-829; 10, concha preservada, vista lateral interna, mostrando charneira e musculatura, x0,6, VM-1436.
- Figura 11** *Heminajas fissidentata* (Wöhrmann), 1889
concha preservada, vista lateral interna de uma valva direita, mostrando charneira e musculatura, x0,9, BS-1000.
- Figura 12-13** *Eoastarte subcircularis* Ciriacks, 1963
12, concha silicificada, vista lateral de uma valva direita, mostrando forma geral da concha, charneira e musculatura, x2, AMNH-28337; 13, molde interno de espécime articulado fechado, vista lateral de uma valva direita, mostrando a musculatura anterior e posterior, x0,9, MNA G2-6185.
- Figura 14** *Schizodus amplus* Meek & Worthen, 1870
concha preservada, vista lateral interna de uma valva esquerda, mostrando charneira e musculatura, x0,4, AMNH-29187.
- Figura 15-16** *Myophoria vulgaris* (Schlotheim), 1820
15, molde interno, vista lateral de uma valva direita, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x1,2, BS-380; 16, detalhe da charneira da valva direita de uma concha preservada, x1,7, MCZ-10210.
- Figura 17,19** *Trigonia* sp.
17, concha preservada, vista lateral externa de uma valva direita, mostrando a forma geral da concha e sua ornamentação, x0,6, DPE-419; 19, idem a figura 17, vista lateral interna, mostrando a charneira e musculatura.
- Figura 18** *Trigonia navis*
molde interno de espécime com as valvas articuladas fechadas, vista lateral de uma valva direita, mostrando a forma geral da concha e a musculatura, x0,8, DPE-795.

ESTAMPA 4

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

13

14

15

16

17

18

19