TAXONOMIA DOS INVERTEBRADOS DA FORMAÇÃO PONTA GROSSA (EOMESODEVONIANO) NA BORDA NORTE DA BACIA DO PARANÁ E ANÁLISE CLADÍSTICA DE ESPIRIFERÍDEOS BASAIS

AGRADECIMENTOS

Esta é a parte em que me sinto livre para dizer pequenos agradecimentos, que de uma forma ou de outra ajudaram-me a terminar esta dissertação. Não que não tivesse liberdade durante todo trabalho, porém aqui não precisarei do rigoroso linguajar cientifico, ou de algum esquema hipotético-dedutivo que demonstre quem deve, ou que ordem deve ser agradecido. Não se importe se você um dia pegar esta dissertação e seu nome não estiver aqui. De duas uma: ou não lhe conheço (ou nunca lhe conhecerei), ou a minha dislexia atormentou minha memória, e, infelizmente, seu nome acabou por fugir neste instante. Se alguém corresponde ao último item, por favor, me desculpe.

Preciso começar por algum lugar, e começo agradecendo aos responsáveis pelo meu início. São aos meus pais, Waldir e Clarice que certa forma, tem sua responsabilidade biológica e amorosa em estar presente aqui para que pude realizar o meu trabalho.

À Viviane Monteiro, que, apesar de não achar os braquiópodes os mais “fofos”, ou algum termo adjetivo que o valha, foi diretamente responsável pela minha luta em “resistir” contra o “vazio” de caracteres que permeia o grupo em questão, e em outros momentos mais delicados de minha vida, que não necessariamente está relacionado diretamente com a dissertação, sistemática ou conceito de parcimônia.

Ao pessoal da biblioteca, entre técnicos e funcionários Érica, Priscila, Brenda, Celeste, Madame Simone Popoaski, e aos respectivos Isabel e Felipe. A Maria Aparecida Bezerra Ayello pelos serviços prestados em relação aos códigos ABNT.

Rafael Casati, o companheiro de sala que me agüentou pelos últimos 16 meses. Não é fácil sei. É complicado agüentar “eles” trabalhando lá fora. Sempre no mesmo horário. E, junto com o Rafa, o paleontólogo pirulão Paulo Miranda (o “Joker”, o palhaço), aquele que me ajudou a desopilar o fígado.

À Ricardo Domingues, o “Wolverine”, também conhecido como “The man with hair in the face”, ou ainda “O pigmeu siciliano”, “O homem que se alimenta do próprio medo”, “Bacaninha” entre tantos outros. Também não poderia esquecer de sua sempre companhia Penélope Sacconni Canaver. Sua presença, de enorme valia, seja pelo espírito alegre, seja por alguma qualidade que não é de fácil descrição.

À Fernanda Quaglio, italiana da Mooca, pelas ajudas incontáveis em nossa língua-mãe, com suas dicas gramaticais valiosas. Quem disse que os sistematas não sabem escrever? E seu namorado Lucas Warren Veríssimo, o estratígrafo-andarilho, que teve importância nas concepções geológicas da presente dissertação, bem como nas seções levantadas em campo e ao nosso encontro em um bar no centro de Uberaba.

Às demais pessoas da pós-graduação, como Marcos Heartwig (pelas "paiaçadinhas") Emilio, Renata, Pegmatito, Gabriel, Paula-Que-Tal, Xá, Pi, Cleber "Atabaque" (não, não é um chefe indígena canadense!!!) ou *quasi* pós, como Evelyn, André "Fruta", Milene, Rafaela, Larissa, Ivone, Edson ("isso, isso!" – o matemático para as horas vagas) entre tantos que passaram por este corredor, ou tive o prazer de ver .

Aos professores do GSA, pessoas que ajudaram um biólogo a entender mais do "Reino Mineral". Entre estes cabe ressaltar Prof. Dr. Thomas R. Fairchild, Paulo R. dos Santos, Paulo Giannini, Paulo Bogianni entre (tantos) outros. E não poderia faltar os Professores do IB/USP, entre eles Fernando Marques, Pérsio Santos, Antônio Carlos Marques, Pedro Gnaspinni, entre outros.À Vera Medina Fonseca, por me receber no Museu Nacional do Rio de Janeiro, e por me ensinar o carioquês e a difícil arte de lidar com três beijinhos. À ajuda externa dos professores. Arthur Boucot. (State University of Oregon) e Remy Gourvennec (Université de Bretagne Occidentale), sem os quais não teria entendido muita acerca das estruturas de braquiópodes espiriferídeos.

A algumas pessoas. Algumas pessoas não. Um conjunto de parceiros, colegas e amigos que ajudaram-me a chegar vivo até esta etapa da minha vida. Estes são George Peixeiro, Luiz Zuleta, Fábio Calipão, João Pantano, "Herr" Roberto Langanke, Adriano "Alô" Alonso, Fernando Pêra, André Machado, Sávio Henrique ("Nunca vamos desistir"), Breno Sniker, Pedro Bial e suas cobras, Riviane Garcez e o pessoal da "Green Haze Home" e aos demais membros do "Monte Boston".

À agência de fomento Capes, pelo auxílio financeiro durante a realização desta dissertação. Igualmente ao Instituto de Geociências (IGc/USP) pela infra-estrutura oferecida, e por ter acolhido o meu projeto.

Por fim, mas não o último, ao meu orientador, Luiz Eduardo Anelli, que gastou tubos de tinta vermelha na correção, orientou-me, deu-me o incentivo necessário e introduziu-me no dificílimo mundo dos braquiópodes paleozóicos.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS ii
SUMÁRIO iv
LISTA DE FIGURAS vi
RESUMO ix
ABSTRACT x
1. **ASPECTOS INTRODUTÓRIOS** 1
1.1 Introdução 1
Objetivos 4
1.2 Geologia da área de estudo 4
O Devoniano na Bacia do Paraná 4
Idade da superseqüência Paraná 8
Aspectos da geologia da área de estudo: coluna estratigráfica 9
1.3 Paleobiogeografia 13
A divisão paleobiogeográfica tradicional do Devoniano 13
1.4 Sistemática dos espiriferídeos basais: síntese bibliográfica 16
Aspectos históricos a respeito da classificação e filogenias de grupos basais de Spiriferida 16
Sobre os estudos filogenéticos dos espiriferídeos basais 18
Classificações envolvendo Delthyridoidea 21
2. METODOLOGIA 24
2.1 Metodologia de coleta e preparação do material para taxonomia 24
Coleta 24
Preparação do material 24
2.2 Metodologia para análise cladística 24
Análise de caracteres morfológicos 24
Análise morfométrica 25
Polarização e pesagem dos caracteres 25
Procedimento de análise 25
Índice de Bremer 26
Índice de Suporte Proporcional (PSI) 26
Índice de congruência temporal e modificação necessária no MSM 27
GER 29
MSM 29
Problema com implementação do MSM no PAUP 30
2.3 Delimitação do universo de análise: caracteres e taxa incluídos (e excluídos) da análise 33
Delimitação dos taxa 34
Dados perdidos 34
Taxa *"equivalentes"* 34
Taxa *não disponíveis para análise, ou não consultados* 37
Caracteres morfológicos 37
Caracteres morfométricos 38
É possível retirar informação filogenética da análise? 40

Estes caracteres são influenciados pelo meio (ou pelo substrato)? 42
Outros caracteres não incluídos 43
2.4 Lista de caracteres 46
3. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA 65
3.1 Descrição dos taxa 65
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO 79
4.1 Resultados da análise e cladograma da hipótese de estudo 79
4.2 Concordância estratigráfica e acuidade da análise 82
Vieses da acuidade relacionados à análise prévia de Lespèrance e Bizarro (1999) 83
Concordância estratigráfica: a filogenia resultante é incompleta devido ao registro ou a análise? 87
4.3 Filogenia e classificação de Delthyridoidea e grupos afins 92
Filogenia inferida 92
Clado (E, B, Myriospirifer*)* 92
Clado E 93
Clado D 94
Clado B e clado C 99
Posição filogenética dos eoespiriferídeos e cyrtiídeos 103
Comparação com estudos prévios 105
Sobre o monofiletismo dos grupos e sua classificação 107
5. CONCLUSÕES 109
ANEXOS 112
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 120
ESTAMPAS

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Coluna estratigráfica da Bacia do Paraná no Paleozóico e início do Mesozóico. (modificado de Milani, 1997 apud Warren, 2006).....5

Figura 2 - Diagrama comparativo mostrando dois modelos deposicionais para o intervalo Furnas -Ponta Grossa, baseado em Assine (1996) e Pererira (2000).....8

Figura 3 - Localização do afloramento onde foi realizada a coleta de fósseis no Estado de Goiás. A: Área onde ocupada pela Bacia do Paraná; B: Bacia do Paraná e afloramentos de idade devoniana; C: Afloramentos devonianos no flanco norte da bacia; D: Localização dos afloramentos no município de Amorinópolis.....11

Figura 4 - Seção colunar levantada nos dois pontos do afloramento de Formação Ponta Grossa. A: ponto 1; B: ponto 2.....12

Figura 5 - Reconstrução paleobiogeográfica do Devoniano, mostrando a localização do Domínio Malvinocáfrico em relação aos outros dois domínios presentes na época (Renano-Boêmia e Apalachiano). Modificado de Boucot, 1988; Gerrienne, 1999; Fonseca, 2001....16

Figura 6 - Filogenia proposta por Boucot (1963).....19

Figura 7 - "Modelo" filogenético modificado proposto para espiriferídeos por Ivanova (1972), demonstrando apenas os grupos basais.....20

Figura 8 - Filogenia e classificação proposta por Lesperance e Bizarro (1999) para Delthyridoidea.....21

Figura 9 - Esquema demonstrando as idades mínimas dos *taxa* (esquerda) e as diferenças de idade entre cada *taxa* (direita).....31

Figura 10 - Comparações entre o índice MSM (modificado por Pol e Norell 2001) e o mesmo índice com modificações aqui propostas (MSM-M) em exemplos de Huelsenbeck (1994) e Pol e Norell (2001).....33

Figura 11 - Gráfico da análise de variância do número de plicas das seguintes espécies. Eixo Y: número de plicas número acima das barras: número de indivíduos de cada espécie. 1=*Macropleura;* 2= *Patriaspirifer duodenarius;* 3= *Antispirifer harroldi;* 4= *Howellella cycloptera*; 5=*Janius shmidtii*; 6 = *Australospirifer kayserianus* Bacia do Paraná; 7= Gênero novo e espécie nova; 8= *Nikiforaevna ferganensis*; 9=*Howellella tallenti;* 10= *Australospirifer hawkinsii* Andes Bolivianos; 11=*Parryspirifer scheii;* 12= *Costellispirifer perimelle*; 13= *Mucrospirifer pedroanus*.....39

Figura 12 - Gráfico da análise de variância do alongamento da concha. Eixo Y: Alongamento (comprimento/largura). Número acima das barras: Número de indivíduos de cada espécie; 1= *Patriaspiriefer cf. Patriaspirifer duodenarius;* 2= *Australospirifer*

kayserianus Bacia do Paraná; 3=*Australospirifer hawkinsii* Andes Bolivianos; 4= *Patriaspirifer murchinsoni;* 5= *Howellella cycloptera*; 6= *Howellella tomheganensis*; 7= *Antispirifer harroldi;* 8= *Kozlowskiellina (Megakozlowskiellina) vaningeni*; 9= *Costellispirifer perimelle*; 10= *Eospirifer actuolineatus;* 11= *Howellella tallenti;* 12= *Howellella splendens;* 13= Gênero novo e espécie nova;.....40

Figura 13 - Posicionamento do processo julgal coalescido – seta vermelha (baseado em Williams et al. 1966).....44

Figura 14 - Exemplo de duas espécies de braquiópodes hipotéticos, onde em **A**, a interárea pedicular tem inclinação maior de 90° em relação ao plano de linha de comissura e em **B**, menor que 90°.....45

Figura 15 - Demonstração dos tipos de extremidade da concha. A -Concha não mucronada. B- Concha mucronada com ala desenvolvida. C- Concha mucronada.....46

Figura 16 - Posicionamento do sulco na concha.....47

Figura 17 - Tipos de sulco: A- Em forma de V; B- Em forma de U; C- Em forma de calha; D- Em forma de V, com ângulo do sulco arredondado.....48

Figura 18 - Padrões associados a disposição das ramificações das plicas baseados nos tipos descritos por Gunji (1989): A: vários eventos de acresções laterais; B: acresção bilateral; C: acresções unilaterais.....49

Figura 19 - Esquema da gênese de lamelas Hiller (1988); Williams (1977); A-formação das lamelas segundo o "quarto" tipo (Alvarez e Brunton, 1990) com exposição de grande parte de material secundário da concha; B- lamela formando com exposição parcial da camada primária da concha; C- lamela formada apenas com exposição de perióstraco. 1- perióstraco; 2- camada primária, 3- camada secundária; 4- zona de cisalhamento.....52

Figura 20 - Esquema das estruturas encontradas na charneira. PC- Placa Crural; Al- alvéolo do dente; CTF- *Ctenophoridium*.....53

Figura 21 - Esquema e disposição da cobertura deltidial, bem como das placas deltidiais junto a interárea.....54

Figura 22 - Forâmen desenvolvido, com apresença de colar na cobertura deltirial.....54

Figura 23 - Convexidade das conchas. A- concha igual; B- concha subigual, com valva pedicular maior; C- concha subigual, com valva braquial maior.....56

Figura 24 - A- Capilação tipo "eospiriferídeo"; B- Capilação tipo "delthyridídeo" (baseado em Gourvennec, 1989).....57

Figura 25 - Ordenação do caráter "capilação".....58

Figura 26 - Espinho deltirídeo e sua possível morfologia devido a abrasão e/ ou outros processos tafonômicos. A a D seqüência temporal de abrasão de espinho e sua morfologia (adaptado de Gourvennec, 1987); Esp- Espinho; Lc- Lamela de crescimento.....59

Figura 27 - Três tipos de micrornamentação descrito por Gourvennec, 1987 A- Tipo *Paraspirifer;* B- Tipo *Ivanothyris*; C- Tipo *Elita*; D- Detalhe esquemático da base do espinho de *Elita*. (adaptado de Gourvennec, 1987).....60

Figura 28 - Detalhe esquemático da composição Sulco-Cavidade-Elevação; A- encontra em *Notospirifer* B- tipo *Ingellarella*. (adaptado de Waterhouse, 1967).....61

Figura 29 - Esquema de distribuição de microornamentos. A- Normal; Em B- em zig-zag, ou quincuncialmente.....63

Figura 30 - A: exemplo de concha anaestrófica; B exemplo de concha estrófica.....64

Figura 31 - Esquema da disposição das marcas do campo muscular na valva braquial em *Ambocoelia* (A) e espiriferídeos em geral (B). FD: Fosseta dental; Mio: Miofragma; AMD: Marca do Campo Muscular Braquial (Modificado de George, 1931 e Tillman, 1964).....65

Figura 32 - Árvore de consenso semi-estrito. Números em vermelho representam o Índice de Bremer. Números em preto representam porcentagem dos clados resultantes.....81

Figura 33 - Cladograma semiestrito obtido por Marques e Anelli (2005).....83

Figura 34 - Árvore filogenética, inferida a partir da árvore de consenso semi-estrito, levando em conta a distribuição temporal dos taxa.....89

Figura 35 - Figura reduzida mostrando a relação entre o espiriferídeos mais basais e os clados "E" e "B". Retângulos pretos indicam sinapomorfias ou autapomorfias. Retângulos pretos e brancos são homoplasias convergentes.....93

Figura 36 - Cladograma do Clado "E". Legenda como na figura 35.....94

Figura 37 - Cladograma D. Retângulos cinzas indicam reversão. Legenda como na figura 35.....95
.
Figura 38 - cladograma A. Legenda como na figura 35.....100

Figura 39 - Cladograma C demonstrando as relações filogenéticas de Reicularioidea. Legenda como na figura 35.....101

Figura 40 - Cladograma B demonstrando a relação filogenética entre os Martinioidea e possíveis ancestrais. Legenda como na figura 35.....103

Figura 41 - Aspecto geral da filogenia de espiriferídeos basais.....104

RESUMO

Apesar do grande número de estudos envolvendo taxonomia e sistemática de braquiópodes, poucos foram os estudos que utilizassem a metodologia de análise cladística. Desta forma, no estudo aqui apresentado, foi feita uma análise cladística dos *taxa* basais da Ordem Spiriferida, com atenção especial à superfamília Delthyridoidea. Esta superfamília, Siluro-Devoniano, tem como integrante o *taxon Australospirifer*, representante típico do Domínio Malvinocáfrico, e presente no Devoniano brasileiro. A análise cladística também tem por objetivo testar a hipótese filogenética apresentada por Lespèrance e Bizarro (1999) para a superfamília Delthyridoidea.

Braquiópodes, bivalves, tentaculítideos e trilobitas, típicos representantes do Província Malvinocáfrica, foram descritos para o flanco norte da Formação Ponta Grossa (Eo-mesodevoniano), Estado de Goiás, Brasil, uma área com poucos estudos paleontológicos. Foi descrita uma nova espécie para o gênero *Ptychopteria*, e um novo gênero e nova espécie de espiriferídeo, com afinidades filogenéticas ao gênero *Australospirifer*.

A análise cladística foi realizada com enraizamento *a posteriori* no *taxon Eospirifer*. O cladograma semiestrito resultante, escolhido como proposta de trabalho, apresentou CI=0,40, RI=0,70, RC=0,30. Apesar da baixa resolução, este estudo aqui discutido apresenta uma acuidade maior em relação ao anteriormente realizado por Lespèrance e Bizarro (1999), principalmente por conter um maior número de caracteres e *taxa*. Como resultado, pôde ser observado que alguns grupos tradicionalmente considerados basais em Spiriferida, como Delthyridoidea e Cyrtioidea não são considerados monofiléticos. Por outro lado Reticularioidea e Martinioidea (excluindo *Tenellodermis*) são confirmados como grupos monofiléticos. Além disso, o gênero *Australospirifer* é considerado um *metataxon*, sendo basal em relação a um grupo inteiro, que corresponde tanto a *taxa* típicos do Hemisfério Norte quanto ao *taxon* novo aqui descrito.

ABSTRACT

Despite the large number of taxonomic studies on fossil brachiopods, few include cladistic analysis. This study is one of the first to apply this method to basal taxa amongs Spiriferida, with special attention to the superfamily Delthyridoidea. This superfamily, restricted to the Silurian and Devonian, includes the taxon *Australospirifer*, which is common in Devonian deposits of Brazil and representative of the Malvinocafric Realm. This analysis also tests the phylogenetic hypothesis proposed by Lespèrance and Bizarro (1999) for the superfamily Delthyridoidea.

Brachiopods, bivalves, tentaculitids and trilobites, typical elements of the Malvinocafric Realm, are described from the Ponta Grossa Formation (Early to Middle Devonian) in the northern portion of the Parana Basin in the State of Goiás, Brazil, a region still poorly known paleontologically, especially for brachiopods, when compared to the southern portion of the basin. A new species of the genus *Ptychopteria*, and a new genus and species of spiriferid having phylogenetic affinities with the genus *Australospirifer* are described.

The cladistic analysis was carried out with *a posteriori* rooting in the taxon *Eospirifer*. The resulting semistrict cladogram, the preferred working hypothesis, presented CI=0,40, RI=0,70 and RC=0,30. Despite its relatively low topological resolution, this cladogram presents greater accuracy than that proposed by Lespèrance and Bizarro (1999), mainly because of the greater number of characters, and taxa utilized. As a result, some groups, traditionally considered as basal within the Spiriferida, such as Delthyridoidea and Cyrtioidea, can not be interpreted here as monophyletic. On the other hand, Reticularioidea and Martinioidea (excluding *Tenellodermis*) are confirmed as monophyletics groups. In addition, the genus *Australospirifer* is considered a metataxon, and basal not only to the group including typical Northern Hemisphere taxa but also to the new genus and species described here.

1- ASPECTOS INTRODUTÓRIOS

1.1 Introdução

Por que estudar o grupo Delthyridoidea?

A metodologia cladística foi desenvolvida no inicio dos anos 50 por Hennig, porém só houve a notabilização desta técnica após a publicação em inglês do livro *Sistematic Phylogenetics* em 1966. Desde então, um grande número de estudos envolvendo filogenia baseada neste método se desenvolveu, principalmente com o uso de dados neontológicos. Desta forma, as classificações que se sucederam deveriam incluir somente categorias sustentadas como grupos monofiléticos. Mesmo reconhecida a importância da análise cladística como ferramenta de investigação de padrões evolutivos, somente nos últimos anos os fósseis de macroinvertebrados têm sido alvo desta metodologia (Smith, 1994). Porém, para determinados grupos, especialmente aqueles bem representados no registro estratigráfico, novos estudos não seguem ainda a metodologia cladística em suas classificações e filogenias, apresentando sempre uma destas três alternativas: 1) não seguem uma metodologia especifica de classificação ou, não esclerecem quais são as bases metodológicas para a elaboração da filogenia (*e.g.* Ivanova, 1972, para evolução do grupo Spiriferida (figura 7); 2) baseados em conceitos ultrapassados de sistemática (por exemplo, em conceitos de sistemática evolutiva); 3) a filogenia é baseada principalmente na distribuição temporal dos fósseis no registro estratigráfico (*e.g.* para braquiópodes da Ordem Spiriferida (Carter, *et al*., 1994; veja também a filogenia apresentada para eospiriferinae em Boucot, 1963, figura 6).

Não se pretende aqui determinar os motivos que fizeram os fósseis de macroinvertebrados serem pouco utilizados na análise cladística. Apesar do reconhecimento dos fósseis como dados importantes na reconstrução filogenética, bem como no cenário evolutivo, ou pelo menos como polarizador de caracteres (Hennig, 1966), muitos autores viam inicialmente com certo ceticismo a possibilidade da metodologia de máxima parcimônia (*e.g* Boucot, 1975; Boucot, 1979; Patterson, 1977; Patterson, 1981). Isto se deve ao fato de que os fósseis apresentam uma probabilidade maior de apresentarem dados perdidos, sendo esta uma característica intrínseca ao registro fossilífero (Fortey, 1990). Ou, ainda, a resistência de cunho

ideológico, como demonstrado por Boucot (1979), que não via na metodologia cladística diferenças com as outras metodologias ditas numéricas e a sistemática tradicional evolutiva.

Patterson (1981) admitia que os fósseis deveriam ter no máximo apenas um papel secundário na análise, pois trariam pouca informação ao menos quando analisados conjuntamente com grupos recentes. Posteriormente, Doyle e Donoghue (1987), utilizando dados pelobotânicos, e Gauthier *et al.* (1988), com tetrápodes fósseis, refutaram esta idéia, demonstrando empiricamente que a inclusão de dados paleontológicos aumenta a acuidade da análise filogenética. Marshall e Schultze (1992) justificaram o uso de fósseis para o reconhecimento real de homoplasias, pois uma análise com grupos filogeneticamente muito distantes, que não inclua informações do registro fóssil, pode ter mascarada a presença de caracteres que sejam homoplásticos, interpretando-os erroneamente como caracteres homólogos. Esta afirmação é, em outras palavras, o problema da "atração dos ramos longos" ("*Long Branch Atraction*"), aplicados a caracteres morfológicos, sendo resolvido pelo conhecimento de informação provinda de fósseis (veja uma discussão em Zwickl e Hillis, 2002 e Wagner 2000a).

A utilização do método de análise pela máxima parcimônia em paleontologia acabou por se tornar, a partir dos anos 80, um paradigma em estudos com sistemática morfológica em grande parte dos vertebrados fósseis (vide discussões sobre "dados perdidos" e aimportancia com fósseis de vertebrados no *Journal of Vertebrate Paleontology*, *e.g.* Norell e Wheeler, 2003; Wilkinson, 2003). Nos invertebrados fósseis têm-se desenvolvido estudos com esse método, principalmente com membros dos Trilobitomorpha (*e.g.* Fortey, 1990; Fortey e Chatterton, 1988; Fortey e Whittinton, 1989; Edgecombe, 1992; entre outros) e, posteriormente com Echinodermata pós-paleozóicos (*e.g.* Smith, 1984; Smith e Patterson, 1988; Smith *et al.*, 1992; Villier *et al.* 2004). Porém, com moluscos, braquiópodes e outros invertebrados fósseis (como briozoários e graptozoários) o desenvolvimento de estudos com a metodologia cladística é ainda pouco desenvolvido.

Entre os braquiópodes, a utilização da análise cladística pode ser considerada com o clássico estudo de Hennig (1966), *Phylogenetic Systematic*, onde o autor utilizou como exemplo as relações filogenéticas supraordinais vigentes da época para braquiópodes. Posteriormente, Rowell (1981, 1982) realizou análise utilizando *taxa* fósseis. Forey (1982), refez as análises anteriores com *taxa* recentes, sendo necessário ressaltar que este estudo não teve uma preocupação em resolver os problemas filogenéticos internos ao grupo Brachiopoda, e, sim,

servir como exemplo para uma discussão da utilidade de cladogramas na inferência de árvores filogenéticas quando comparados a grupos recentes.

A metodologia cladística começou ser utilizada mais freqüentemente em Brachiopoda a partir dos anos 90, destacando-se os estudos de Carlson (1991, 1994, 1995), Holmer *et al.* (1995), Popov *et al.* (1996), Jaercks e Carlson (2001), sendo estes estudos principalmente sobre relações filogenética entre ordens. Para as relações filogenéticas dentro das ordens de braquiópodes, existem o estudo de Carlson (1993), para Pentamerida; Collins *et al.* (1991), Saito e Endo (2001), Mello (2004) para Terebratulida; Monks e Owen (2000) para Rynchonellida; Harper *et al.* (2004) e Leighton e Maples (2002) para Strophomenida; e para Spiriferida (superfamília Delthyridoidea) Lèsperance e Bizarro (1999). Porém, diante da diversidade taxonômica temporal em que os braquiópodes estão representados, principalmente durante o Paleozóico, são ainda poucos os estudos que procuram estabelecer as relações filogenéticas dentro dos grupos abaixo do nível de família.

Durante o Siluriano e Devoniano os braquiópodes mantiveram uma grande diversidade, além de serem os principais habitantes da epifauna marinha do Paleozóico (Clarkson, 1994). Na Ordem Spiriferida os principais grupos presentes no registro fóssil são representados por: Cyrtinioidea (o mais antigo, começando no Ordoviciano e terminando no inicio do Devoniano), Delthyridoidea, Reticuilarioidea, Theodossioidea, Ambocoelioidea e Martinioidea. Por estes *taxa* serem os mais antigos, podem ser considerados como grupos basais de Spiriferida.

Vale destacar que a classificação e as relações filogenéticas entre os *taxa* acima citados podem ser consideradas duvidosas, pois existem poucos estudos utilizando a sitemática filogenética para grupos de Spiriferida. Entre as filogenias propostas podem ser destacados os estudos de Boucot (1963), e Ivanova (1972) e nas classificações propostas destacam-se os estudos de Pitrat (1965) e Carter *et al.* (1994). Estes últimos trabalhos não têm um critério bem estabelecido de classificação, sendo as classificações propostas possivelmente mais operacionais do que realmente embasada em relações filogenéticas (veja discussão em Anelli, 1999).

A utilização do grupo Delthyridoidea neste estudo, bem como os outros grupos basais acima mencionados, se dão por dois motivos. Primeiro, são raros os estudos publicados sobre filogenia dentro da Ordem Spiriferida, exceção para espiriferídeos do grupo Delthyridoidea (Lèsperance e Bizarro, 1999), e de espiriferídeos do Permo-Carbonífero (veja Anelli, 1999; Leighton e Marple, 2002). No entanto, a análise cladística de Lèsperance e Bizarro (1999) envolveu apenas Subfamílias contidas na Superfamília Delthyridoidea, o que acarretou

problemas que serão discutidos no decorrer do presente estudo. Segundo, Delthyridoidea apresenta o gênero *Australospirifer* Caster, 1939, único *taxon* presente em sedimentitos eomesodevonianos da Bacia do Paraná, além de ser um dos principais *taxa* que fizeram parte de uma importante divisão biogeográfica para o Devoniano, conhecida como Domínio Malvinocáfrico.

No presente estudo procura-se estabelecer a filogenia dos *taxa* considerados basais em Spiriferida, com ênfase na Superfamília Delthyridoidea incluindo um gênero e espécie novos descritos para estratos eomesodevonianos do Estado de Goiás.

Objetivos

Tendo em vista a importância da Ordem Spiriferida como representante dos Brachiopoda durante o Paleozóico e, apesar disso, o baixo número de estudos utilizando a metodologia da sistemática filogenética, os objetivos do presente estudo são.

- Estabelecer as relações filogenéticas dos grupos basais da Ordem Spiriferida, com ênfase para Delthyridoidea, bem como testar o cladograma previamente obtido por Lèsperance e Bizarro (1999) para Subfamílias nele contido.
- Descrição taxonomica dos invertebrados presentes em sedimentitos da Bacia do Paraná, Formação Ponta Grossa, aflorantes no limite norte da bacia, Estado de Goiás.

1.2 Geologia da área de estudo

O Devoniano na Bacia do Paraná

O Devoniano na Bacia do Paraná está representado litologicamente por duas unidades bem distintas: A Formação Furnas, mais basal, e sobreposta a esta a Formação Ponta Grossa. Estas duas unidades foram colocadas em conjunto por Milani (1997) em uma seqüência de segunda ordem conhecida como Superseqüência Paraná (figura 1). A compartimentação geológica que determinou a preservação deste pacote está ligada à história tectônica da Bacia do Paraná, sendo númerosa a quantidade de estudos sobre a origem e evolução desta bacia (Fúlfaro *et al.* 1982; Lange e Petri 1967; Northfleet *et al.* 1969; Petri e Fulfaro, 1983; Zalán *et al.* 1987; Milani, 1997 entre outros).

A Superseqüencia Paraná também tem uma série de estudos abordando sua estratigrafia e arcabouço estrutural. Inicialmente, grande parte dos estudos levava em conta aspectos puramente litológicos, com forte componente nomenclatural, inseridos em um contexto estratigráfico – a "estratigrafia *layer-cake"* (Oliveira, 1912; Maack, 1947; Petri, 1948; Lange e Petri 1967; Petri e Fúlfaro, 1967). Em todos estes estudos a Formação Furnas e a Formação Ponta Grossa aparecem bem delimitadas litologicamente. A Formação Furnas é reconhecida com base em seus arenitos caulínicos, de granulometria média a grossa (Petri e Fúlfaro, 1967), predominatemente afossilífero, com excessão de icnofósseis (Assine, 1996), e a Formação Ponta Grossa, foi reconhecida inicialmente no Estado do Paraná por Oliveira (1912). Além do mais, estas duas formações foram objeto de estudos de duas principais discussões: A natureza do contato, se gradual ou abrupto (Oliveira, 1912; Petri, 1948; Assine e Petri, 1996); e se a Formação Furnas tem um caráter basicamente marinho ou continental (Oliveira, 1912; Maack, 1947; Petri, 1948; Lange e Petri 1967; Petri e Fúlfaro, 1967; Assine, 1996; Assine e Petri, 1996).

Entre as principais feições estruturais geradas durante o Devoniano, a principal é o alto estrutural de Guapiara, que possui contigüidade a oeste com o Alto de Três lagoas e o Arco de Campo Grande. Esta feição é importante, pois durante o Mesodevoniano esse alto separou a Bacia do Paraná em duas sub-bacias, ao norte a Sub-bacia de Alto Garças, e ao sul a Sub-bacia de Apucarana (Diniz, 1985; Assine, 1996; Bergamaschi, 1999; Pereira 2000), resultando em uma bacia com dois depocentros. Esses dois depocentros foram identificados inicialmente por Ramos (1970) e estiveram ativos durante toda seqüência pré-carbonifera. Diniz (1985) confirmou a presença de uma separação, pelo menos, durante o Mesodevoniano. Pereira (1998), através de análise de isóclinas, indicou que esta compartimentação está restrita apenas para estratos da Formação Ponta Grossa. A formação do alto de Guapira provavelmente ocorreu sincronicamente ao levantamento do arco de Assunção (Fúlfaro *et al.*, 1982). Recentemente Schmitt (1999) afirmou que este alinhamento só teve significado como barreira para as duas Sub-bacias a partir do Mesodevoniano. As duas Sub-bacias só tiveram contato de novo a partir do Givetiano, durante a transgressão máxima do Devoniano (Melo, 1988).

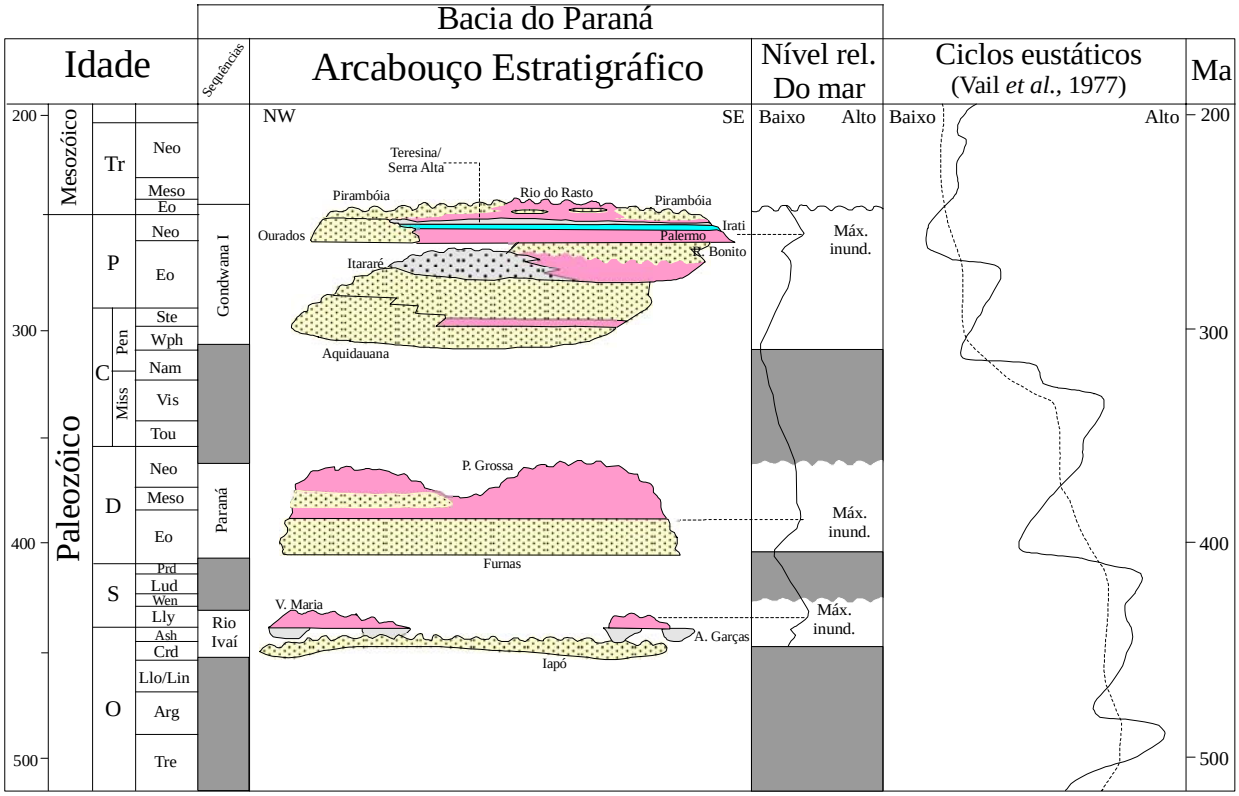


Figura 1. Coluna estratigráfica da Bacia do Paraná no Paleozóico e início do Mesozóico. (modificado de Milani, 1997 *apud* Warren, 2006).

Litologicamente, para os afloramentos do flanco sul da Bacia do Paraná, na Sub-bacia de Apucarana, a Formação Ponta Grossa tem uma divisão clássica tripratite representada, da base para o topo, pelos membros: Jaguariaíva, composto predominantemente por folhelhos; o Membro Tibagi, composto por arenitos finos a muito finos, entremeados por folhelhos sílticos, geralmente com padrão de granocrescência para o topo, ricamente fossilíferos; o Membro São Domingos, é constituído predominantemente por folhelhos laminados de cor cinza, as vezes betuminosos entremeados aos quais se apresentam delgadas camadas de arenito fino (Lange & Petri, 1967). Apesar da divisão tripartite ser reconhecida anteriormente por algum autores (*e.g.* Clarke, 1913; Maack, 1947), esta foi somente oficializada por Lange e Petri (1967), sendo aceito em quase todos os estudos posteriormente (exceção é o estudo de Schneider *et al.*, 1974, que consideraram a Formação Ponta Grossa indivisa).

Para afloramentos ao norte, nos estados de Mato Grosso e Goiás, na Sub-bacia de Alto Garças, os estudos são mais recentes se comparadosaos do flanco sul. A Formação Ponta Grossa e a Formação Furnas foram formalmente reconhecidas por Andrade e Camarço (1980). Segundo estes autores, as duas formações no flanco norte apresentam uma predominância de arenitos

médios a grossos, em contraste a uma granulometria mais fina das mesmas formações no Paraná (Pereira, 1998). Estes autores também propuseram uma divisão tripartite para a Formação Ponta Grossa, sem, no entanto, correlaciona-los com os membros do flanco sul. Esta divisão, da base para o topo, é constituída: pelo Membro Inferior, com predominância de folhelhos e subordinamente siltes e arenitos; pelo Membro Médio, composto por arenitos médios a grossos, e ainda várias seqüências granocrescentes ascendentes limitadas por estratificações cruzadas (Pereira, 1998); pelo Membro Superior, predominantemente pelítica. A correlação com as unidades do flanco sul foi feita por Assine (1996), onde os membros Inferior, Médio e Superior são cronocorrelatos aos membros Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos, respectivamente.

O contato da Formação Furnas com a Formação Ponta Grossa também é diferente do contato entre estas duas formações nos afloramentos do flanco sul. Nesta região o contato é demonstrado pela presença de um extenso pavimento de seixos, indicando uma transgressão reconhecida na Bacia do Paraná como um todo (Pereira, 1992; Assine, 1996; Pereira, 2000). A granulometria e a presença de níveis de conglomerados indicam proximidade original da bacia (Assine, 1996) bem como a análise de paleocorrentes indica progradação de fácies deltaica (Andrade e Camarço, 1980).

Posteriormente, na última década, foram realizados os primeiros estudos sobre a Superseqüência Paraná levando em conta o paradigma da estratigrafia de seqüências. Desta forma, houve uma preocupação por parte dos pesquisadores em visualizar as formações Ponta Grossa e Furnas em um contexto de empilhamentos progradacionais ou retrogradacionais. Nesta perspectiva, encaixam-se os estudos de Assine (1996), Assine e Petri, (1996), Assine *et al.* (1998) Pereira (1992; 1998; 2000) e Bergamaschi (1999).

Vale destacar dois conjuntos deestudos de estratigrafia de seqüências para a Bacia do Paraná, Assine (1996), e Pereira (1992; 1998; 2000). A diferença básica entre os dois autores está no reconhecimento do número de seqüências deposicionais identificadas, a idade máxima em que estes estratos são reconhecidos e na interpretação do ambiente de sedimentação destes estratos. Pereira (1992, 1998) apresentou estudos mais específicos, com definição de terceira ordem, focados na Sub-bacia de Alto Garças, onde está o principal enfoque da dissertação do presente estudo. Este último autor interpretou o conjunto Formação Furnas –Formação Ponta Grossa como duas seqüências de segunda ordem, onde a primeira seqüência corresponde à Formação Furnas, e o Membro Inferior da Formação Ponta Grossa. A segunda seqüência é interpretada como um conjunto de sedimentos progradantes iniciando com ambiente de

progradação deltaica, representado pelo Membro Médio, e terminando por pelitos representando a superfície de máxima inundação, correspondente ao membro superior. Assine (1996) distinguiu para toda Bacia do Paraná, três seqüências deposicionais, reconhecendo a Formação Furnas como totalmente marinha. A figura 2 apresenta as principais diferenças quanto ao conceito do arcabouço estrutural das seqüências deposicionais que os dois autores apresentam.

Para sedimentos presentes na Bacia dos Parecis (Estado de Mato Grosso) foram identificados inicialmente por Oliveira e Mühlmann (1967) estratos crono e litocorrelacionáveis as Formações Furnas e Ponta Grossa. Nesta bacia, a Formação Furnas acama-se diretamente sobre o embasamento e, sobre esta, a Formação Ponta Grossa, com características sedimentares muito similares aos estratos do Estado de Goiás (Pereira, 2000). Em outras regiões de Mato Grosso, a identificação da Formação Ponta Grossa na Bacia dos Parecis foi possível graças à presença da fauna típica desta formação, ou, se não, à presença de tempestitos, correlacionados ao Membro Médio (Pereira 2000).

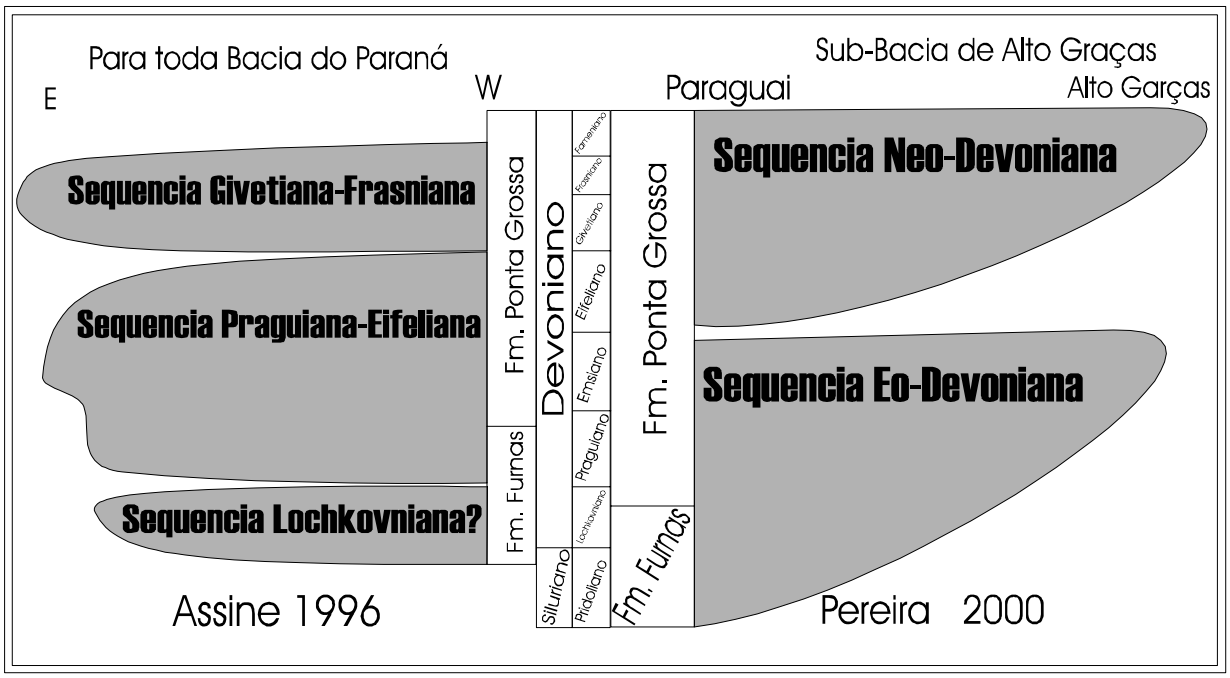


Figura 2: Diagrama comparativo mostrando dois modelos deposicionais para o intervalo Furnas -Ponta Grossa, baseado em Assine (1996) e Pereira (2000)

Idade da Superseqüência Paraná

Derby (1878) foi o primeiro autor a atribuir idade devoniana a estes sedimentos do Ponta Grossa com base nos macrofósseis de braquiópodes, bivalves e trilobitas. Posteriormente,

Maack (1947), além de confirmar idade devoniana ao conjunto Furnas-Ponta Grossa, correlacionou a estratos de mesma idade no Grupo Table Mountain, na África do Sul.

A primeira análise micropaleontológica da Bacia do Paraná deve-se a Daemon *et al.* (1967). Este autor, baseado na análise de esporos, acritarcas e quitinozoários, dividiu os depósitos de idade Devoniano em cinco biozonas, D1, D2, D3, D4a e D4b. A biozona mais basal, D1, corresponde à parte estéril do Devoniano (Formação Furnas). As três outras unidades, da base para o topo, gradam em termos de diversidade. A zona D2 corresponderia ao Membro Jaguariaíva, D3 ao membro Tibagi, e D4a e D4b ao Membro São Domingos.

Dino e Rodrigues (1995) através de análise de esporos, e Mussa *et al.* (1996) através de análise paleobotânica, atribuíram idade praguiana para o inicio da sedimentação da Formação Furnas. Mussa *et al.* (1996) considerou que a presença de esporos *Emphaniporites annulatus* marca o inicio do Devoniano no mundo bem como na Formação Ponta Grossa. Posteriormente, Gerriene *et al.* (2001), com base n associação de miósporos, admitiu a possibilidade da sedimentação da Formação Furnas ter-se iniciado no Neopridoliano (Siluriano Superior) e prosseguindo até o Eolochkovniano (Devoniano Inferior).

As formações mais basais da Formação Ponta Grossa, consideradas classicamente como de idade emsiana, vem sendo revisadas. Loboziak (1995) e Grahn *et al.* (2000), com base na associação de quitinozoários, consideraram o inicio da deposição da Formação Ponta Grossa (Membro Jaguariaíva) como de idade Praguiana. O topo da Formação Ponta Grossa ainda é tradicionalmente considerado Frasniano, ainda com base na biozona D4b de Daemon *et al.* (1967).

Aspectos da Geologia da Área de Estudo: Coluna Estratigráfica

As atividades de campo para coleta do material fóssil foram realizadas na região compreeendida entre os municípios de Amorinópolis e Iporá, Estado de Goiás. Registros fossilíferos para estas regiões foram descritos na literatura pela primeira vez por Andrade e Camarço (1980), tendo como identificação preliminar a existência dos braquiópodes tais como *Australospirifer*, *Derbyina* e *Cryptonella* e de outros invertebrados como restos de crinóides, bivalves e trilobitas. Porém, os autores não apresentaram descrições que justificassem a designação destes gêneros. Posteriormente, apenas Pereira (1999) citou a presença da mesma fauna como sendo contemporânea à fauna devoniana dos afloramentos paranaenses, sem também ter apresentado um estudo taxonômico.

A região explorada no presente estudo foi visitada na década de 80 por geólogos da Paulipetro, onde fósseis foram coletados e depositados na coleção científica do IGc-USP. Para este estudo, a localização dos afloramentos foi baseada em anotações de caderneta de campo. O afloramento fossilífero está localizado na Fazenda "Sonho Meu", região do Município de Amorinópolis, próximo à rodovia GO-221 que liga Iporá à Palestina, Km 45 Estado de Goiás. Dois pontos de coletas foram identificados. O ponto 1 localiza-se em drenagem seca, e foi denominado ponto A (UTM 459650 S/ 8155308 O). O ponto B localiza-se em uma ravina. (UTM 459452 S / 8154972 O). Para a localização dos pontos de coleta, veja figura 3. Na ravina, a maior parte do material fossilífero estava em blocos soltos como depósito de *tallus*, sendo o nível fossilífero localizado em apenas uma área, encontrando-se extremamente intemperizado.

Duas seções estratigráficas foram levantadas, uma para cada ponto. Nas duas seções foram descritas 7 fácies, como pode ser observado na figura 4. Observando as duas seções levantadas, nota-se que ambas constituem-se de bancos de arenito fino a médio, apresentando seqüências grano-decrescentes, gradando para arenito grosso a silte. Nota-se também a presença de estratificações cruzadas tabulares à estratificações cruzadas tipo *hummocky* (HCS) na parte inferior, bem como laminação paralela no topo. A fácies fossilífera apresenta-se como um arenito maciço médio a grosso com invertebrados marinhos como braquiópodes espiriferídeos e terebratulídeos, lamelibrânquios, Trilobites e crinóides apresentando-se na forma de moldes internos limonitizados.

Devido à condição alterada do afloramento, foi considerada muito arriscada a tentativa de correlacionar as duas seções, embora seja evidente que ambas apresentam granodecresência dos pacotes em direção ao topo.

A presença predominante da granulometria de arenitos médios, HCS e de fósseis tipicamente eomesodevonianos, e comparando com os estudos de Andrade e Camarço (1980) e Pereira (1998, 2000), pode se atribuir os pacotes aqui descritos como pertencentes ao Membro Médio da Formação Ponta Grossa (*sensu* Andrade e Camarço 1980).

Apesar do número limitado de seções levantadas, levando em consideração estruturas observadas como HCS e a presença de pacotes sedimentares com fósseis caoticamente distribuídos, com conchas articuladas, pode ser sugerido que estes pacotes sedimentares tiveram a atuação de ondas de tempestades durante sua formação. Afloramentos relativamente próximos ao local de coleta, na GO 171, tiveram seções levantadas por Pereira (2000), que demonstrou pacotes de granulometria principalmente arenosa fina a média, e presença de HCS, sendo todo

pacote marcado por ciclos de granodecresência para o topo. Dentro da interpretação do referido autor, toda essa seqüência exposta nos afloramentos seria típica de plataformas dominadas por ondas, sendo esta a interpretação adotada para os afloramentos da presente dissertação.

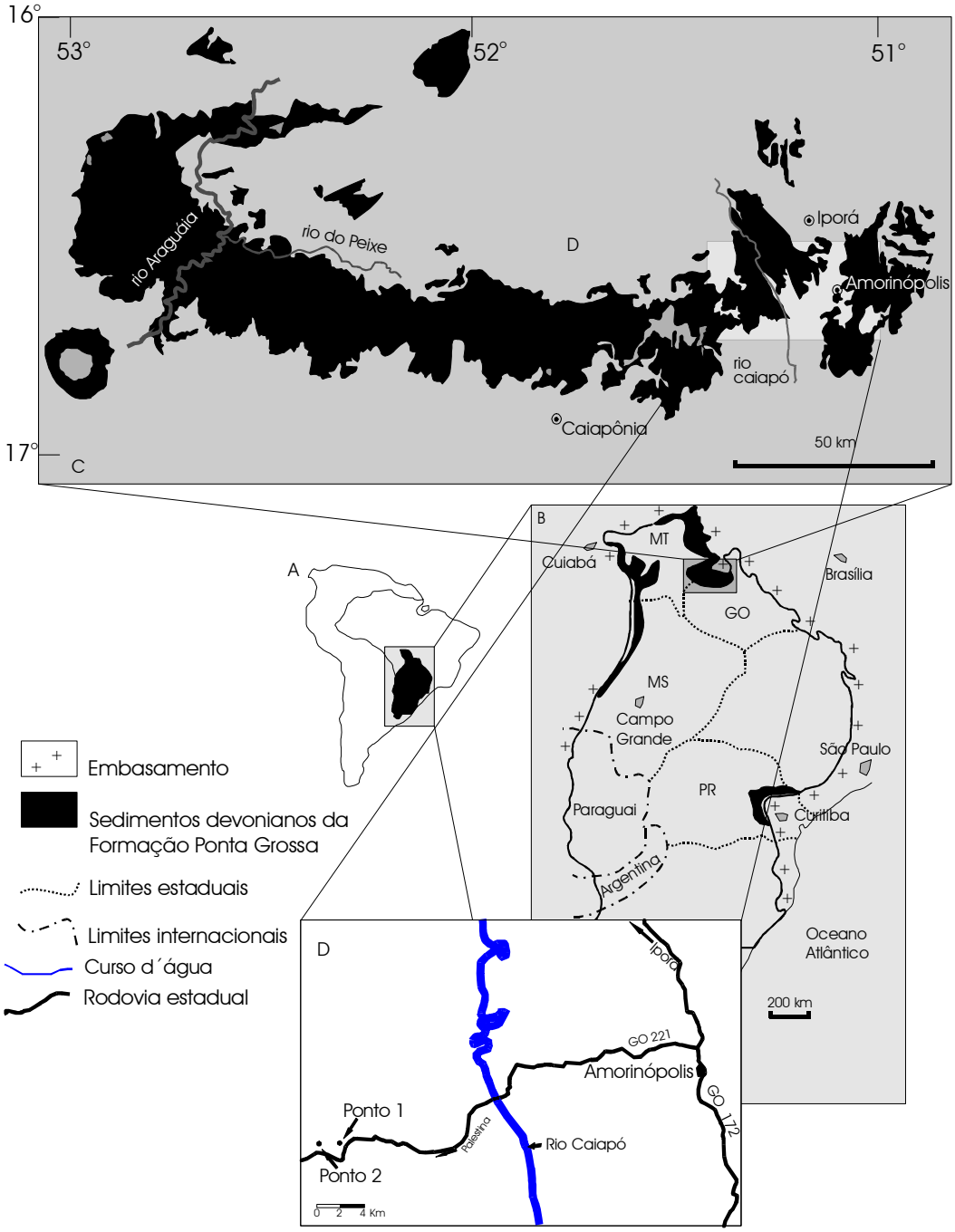


Figura 3: Localização do afloramento onde foi realizada a coleta de fósseis no Estado de Goiás. A: Área onde ocupada pela Bacia do Paraná; B: Bacia do Paraná e afloramentos de idade devoniana; C: Afloramentos devonianos no flanco norte da bacia; D: Localização dos afloramentos no município de Amorinópolis.

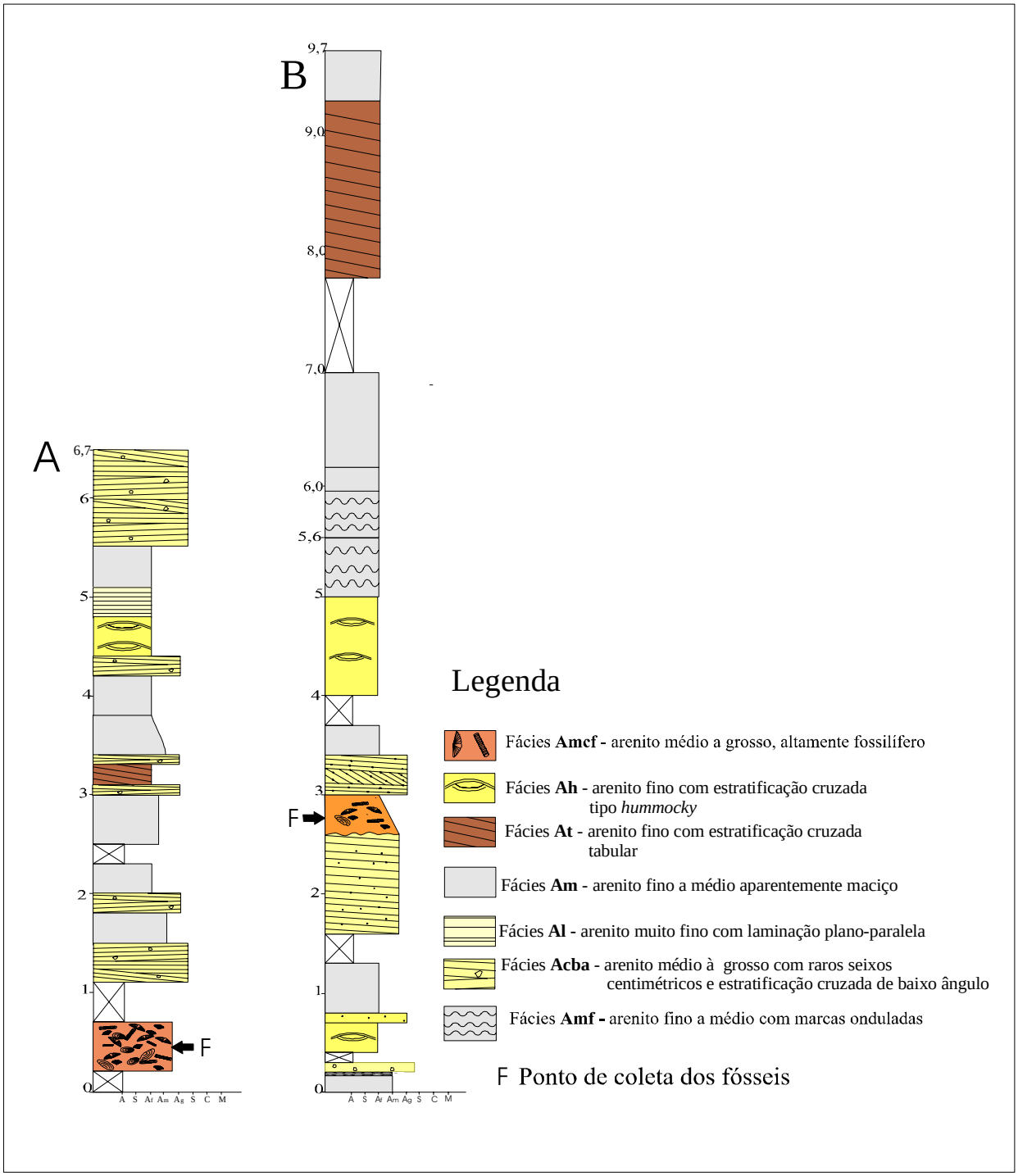


Figura 4: Seção colunar levantada nos dois pontos de afloramento da Formação Ponta Grossa. A: ponto 1; B: ponto 2.

1.3 Paleobiogeografia

A divisão paleobiogeográfica tradicional do Devoniano

Dentro da Bacia do Paraná, a composição fossilífera da Formação Ponta Grossa é uma das mais abundantes composições faunísticas no que diz respeito principalmente aos macrofósseis de invertebrados marinhos. Contudo, esta fauna possui uma diversidade baixa quando comparada às faunas devonianas do Hemisfério Norte. Desde os estudos clássicos de Clarke (1913), os macrofósseis têm sido revisados, e novos *taxa* têm sido descritos. Da mesma forma que em estratos cronocorrelatos devonianos da Bacia do Chaco e do Uruguai, bem como na África do Sul, a fauna é composta principalmente por braquiópodes (Isaacson, 1977a,b; Boucot *et al*, 1986; Melo, 1988; Bergamaschi, 1999, entre outros), moluscos bivalves (Morsch, 1986) gastrópodes, tentaculites (Ciguel, 1989; Azevedo Soares, 1999), conulários (Rodrigues *et al.* 2000a; 2000b), equinodermatas (Ruta, 1997), entre outros (Boucot, 1975; Petri e Fúlfaro, 1983; Melo, 1988), sendo a composição de braquiópodes a mais diversa e dominante (Boucot, 1975). A presença de vertebrados é muito rara, sendo que até o momento foram descritos somente peixes sarcopterígeos e eslasmobrânquios sismorídeos na Bolívia, além de restos de placodermos, acantódeos e ostracodermes em sedimentos emsianos na África do Sul (Anderson *et al.*, 1997).

Durante o Devoniano a extensa região que compreende a área da Bacia do Karoo (África do Sul), Bacia do Paraná, bacia do Chaco, e áreas da pré-cordilheira na Bolívia – quando a Placa Africana e a Placa Sulamericana estavam ligadas - continham mares epicontinentais com espécies endêmicas a estas regiões. Conhecida como Província Malvinocáfrica, estas áreas são caracterizadas por uma fauna endêmica do inicio do Devoniano até o final do Eifeliano, quando seu desaparecimento foi concomitante à subida do nível do mar durante o Givetiano (Boucot, 1975).

Derby (1895) e Clarke (1913) foram os primeiros autores a apontarem o endemismo, principalmente em relação aos braquiópodes. Posteriormente Richter e Richter (1942), baseados na distribuição de trilobitas, formalizaram o nome para esta região como Província (ou Domínio) Malvinocáfrica. Boucot *et al.* (1969), em seu estudo sobre o provincialismo de braquiópodes durante o Devoniano, destacou três grandes domínios faunísticos para este período; a Província Apalachiana, encontrada em estratos devonianos da América do Norte, e a

Província Renano-Bohêmia, encontrado em estratos europeus e do norte da África, ambas típicas de águas mais quentes. E a terceira província, a Malvinocáfrica, com endemismo acentuado para distribuição de braquiópodes (Boucot, 1975; Melo, 1988). A distribuição da fauna malvinocáfrica esteve presente desde o começo do Lochkovniano, e teve sua máxima expressão em termos de diversidade e ocorrência de *taxa* principalmente durante o Emsiano e o Eifeliano. Após o Eifeliano a fauna tornou-se menos diversificada, até desaparecer no Givetiano.

Os limites da fauna Malvinocáfrica ainda são discutidos, talvez pelo pouco número de estudos, ou pela ainda recente descoberta de afloramentos na África, ou ainda por novas ocorrências de *taxa* devonianos (Racheboeuf *et al.*, 2004). Dessa forma, o limite "leste" da Província Malvinocáfricafica permanece indeterminado. A presença do elemento típico da Província Malvinocáfrica *Pleurothyrella knodi,* nos sedimentos devonianos de Guiné-Bissau descritos por Drott e Villeneuve (1985), por enquanto, é a máxima extensão leste conhecida de um membro desta fauna. Para o sul, os limites máximos conhecidos são sedimentitos nas ilhas Malvinas (Clarke, 1913), África do Sul (Boucot, 1988) e Antarctica (Boucot *et al.*, 1965; Rowell, 1965). O limite oeste formou divisa com o mar aberto, na região que hoje compreende a Cadeia Andina (Melo, 1988). Organismos provenientes de afloramentos ocorrentes no Chile e Argentina só foram descritos recentemente (Boucot et al, 1995 e Herrera, 1995). Ao norte, parece ter ocorrido a sobreposição de províncias durante o Emsiano, entre *taxa* das faunas próximas da Bacia da Amazônia com elementos da Província Malvinocáfrica localizados no Peru (Isaacson, 1988). Na parte brasileira, o limite máximo norte inferido foi a bacia dos Parecis, Estado do Mato Grosso (Boucot *et al.* 2001).

Com o fim da fauna típica da Província Malvinocáfrico, houve a entrada de elementos faunísticos provenientes do Hemisfério Norte. Os marcadores comumente usados são os *taxa Tropidoleptus carinatus* e *Globithyris* (Isaacson e Perry, 1977). Para alguns autores, estas ocorrências podem ser evidências que elementos faunísticos das outras duas Províncias – Renana–Bohemia e Apalachiana - com afinidades por águas "quentes", ocuparam o Hemisfério Sul (Boucot, 1963; Harrington, 1967).

A afirmação de que a Província Malvinocáfrica foi predominantemente dominada por "águas frias" é amplamente aceita na literatura (p. ex. Derby, 1898; Richter e Richter, 1942; Boucot, 1975; Copper, 1977; Melo, 1986; Isaacson e Sablock, 1988), devido, principalmente, à presença de baixa diversidade, ausência de *taxa* relacionados às baixas latitudes (como corais e

briozoários) e ausência de rochas carbonáticas. Para Copper (1977) e Heckel e Wyitzcke (1979) a localização mais possível da fauna malvinocáfrica durante o Emsiano-Eifeliano era abaixo dos 45° (figura 5), próximo às águas polares. Exceção é o estudo de McGregor (1979), que refuta esta hipótese, baseado na idéia de que a presença de flora não seria condizente com um clima tão frio para a Província Malvinocáfrica. Porém, a "flora" para o Devoniano da Bacia do Paraná é, em sua grande parte, cosmopolita (como exemplo *Salopella* e *Cooksonia*), não sendo possível ainda afirmar sobre as condições paleoambientais a partir de dados paleoflorísticos (Mussa *et al.*, 1996).

Sobre a extinção da Província Malvinocáfrica, duas hipóteses são levantadas. Para Cooper (1977) a extinção da fauna malvinocáfrica está relacionada a uma extinção mais global, no limite Frasniano-Fameniano, atingindo sensivelmente alguns grupos de braquiópodes. Para este autor esta extinção está relacionada a algum evento de glaciação no final do período Devoniano. Isaacson (1978) criticou esta hipótese, uma vez que em campo o desaparecimento desta fauna é nitidamente abaixo do limite Frasniano-Fameniano, tanto em sedimentitos da Formação Ponta Grossa, quanto em estratos correlatos do Devoniano da Bolívia. A segunda hipótese foi proposta por Isaacson e Sablock (1990), onde a extinção da Província Malvinocáfrica foi associada à entrada de águas quentes provindas do Hemisfério Norte, relacionada à uma transgressão marinha global. Para estes autores a entrada de águas quentes pode ser explicada por um possível "giro" que a Gondwana desenvolveu entre o Devoniano médio e superior, levando partes das bacias paleozóicas da América do Sul para latitudes mais baixas.

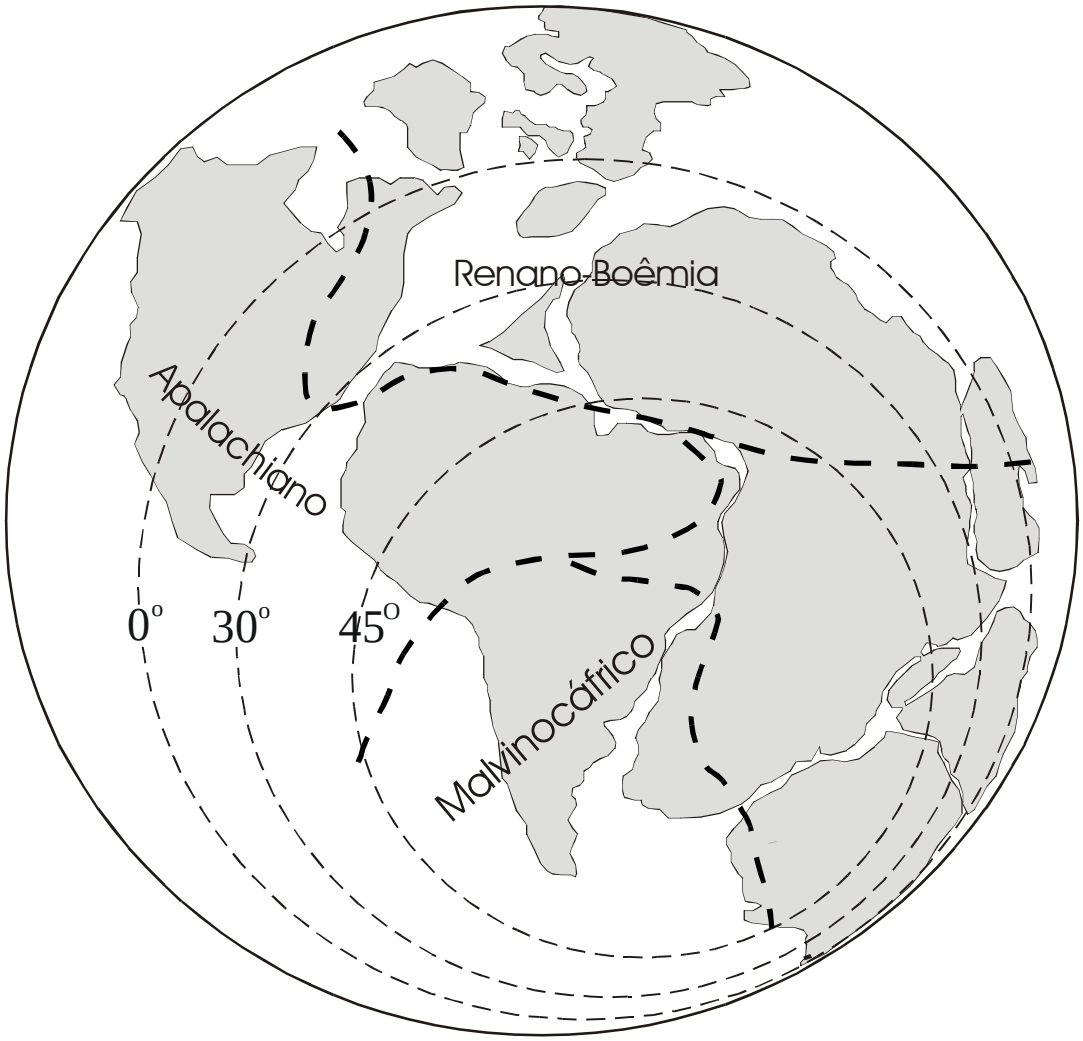


Figura 5: Reconstrução paleobiogeográfica do Devoniano, mostrando a localização do Domínio Malvinocáfrico em relação aos outros dois domínios presentes na época (Renano-Boêmia e Apalachiano). Modificado de Boucot, 1988; Gerrienne, 1999; Fonseca, 2001.

1.4 Sistemática dos espiriferídeos basais: síntese bibliográfica

Aspectos históricos a respeito da classificação e filogenias de grupos basais de Spiriferida

Delthyridoidea, assim como *taxa* pertencentes a Ambocoelioidea, Cyrtioidea Martinioidea e Reticularioidea (*sensu* Carter *et al.*, 1994) são os primeiros grupos da Ordem Spiriferida a aparecer no registro fóssil. Sendo assim, pode-se considera-los como possíveis grupos basais. Devido a este fato, suas relações filogenéticas podem ser muito importantes no entendimento da evolução da Ordem Spiriferida. Sendo que a maioria das inferências filogenéticas e cenários evolutivos propostas na literatura estão baseadas em sistemática evolutiva (*e.g.* Boucot, 1963; Ivanova, 1972), é muito provável que grande parte das relações propostas na taxonomia sejam

equivocadas, requerendo uma abordagem com a metodologia cladística. É interessante notar que muitas das filogenias propostas levaram em conta características que agrupam *taxa* em sua distribuição temporal no registro fossilífero, com os grupos mais antigos sendo considerados basais, e agrupados aqueles *taxa* que são mais "semelhantes" apresentando a mesma idade (*e.g.* Gourvennec, 2000).

São poucas as análises cladísticas realizadas relacionadas com a Ordem Spiriferida, sendo representado pelos trabalhos de Carlson (1991, 1995), e Lésperance e Bizarro (1999). O estudo de Lespèrance e Bizarro (1999) tratou exclusivamente das relações filogenéticas entre os membros de Delthyridoidea. Os outros estudos de Carlson (1991, 1995) e Jaercks e Carlson (2001) utilizaramm ordens e subordens como *taxa* terminais, o que ajudou na determinação dos principais grupos-irmãos de Spiriferida.

Outra discussão relevante no presente estudo trata da origem de Spiriferida. A relevância se dá pelo fato de que a filogenia para grupos basais, como esta discutida aqui, depende do conhecimento de grupos externos bem definidos, sendo importante o conhecimento da relação destes *taxa* de espiriferídeos basais com braquiópodes de outras ordens. Porém, a relação do grupo Spiriferida com outros grupos de braquiópodes é muito incerta, sendo poucos os estudos realizados sobre este tema. Dentre estes, sua relação foi sempre atribuída, ou com às ordens Atrypida e Athyridida, ou à Ordem Orthida. Autores como Rudwick (1970) e Ivanova (1967; 1972) propuseram que esta ordem possa ter surgido a partir de ortídeos estróficos impuctados, principalmente com base na ordem estratigráfica de aparecimento, tendo sido possivelmente no Ordoviciano tardio. Este tipo de origem estaria de acordo com o modelo polifilético de origem de Wright (1979), onde os espiriferídeos teriam mais de uma origem dentro dos ortídeos. Dentro do conceito de origem polifilética, Grunt (1982) associou também mais de uma origem para a Ordem Spiriferida, porém dentro da Ordem Rhynconellida.

Gourvennec e Miélou (1990) apresentaram uma hipótese de origem monofilética para Spiriferida, onde a Ordem Spiriferida teria um ancestral comum com a Ordem Orthida. Esta proposta foi fundamentada principalmente pela análise da microornamentação, sendo estas bastante semelhante entre o delthiridídeo *Howellella* e o ortídeo *Ptycopleurella*. Para Carter *et al.* (1994) este fato pode ser devido a uma convergência ou evolução paralela. Ainda para estes autores, os Spiriferida são descendentes da Ordem Atrypida, principalmente com base na presença de lofóforos tipo espirolofo, tese defendida também por Copper e Gourvennec (1996,

in Gourvennec, 2000). Rong e Zhan (1996) reforçaram esta suposição comparando a morfologia do processo julgal de *Eospirifer* e do atripídeo *Cyclospira*.

Já análises filogenéticas apontam possíveis grupos-irmãos para Spiriferida. Na análise filogenética de Carlson (1991) Spiriferida pode se comportar como *"stem group"* para Terebratullida e Atrypida, não sendo um grupo monofilético, ao menos como proposto por Pitrat (1965). Já em outra análise realizada por Jaercks e Carlson (2001), Spiriferida pode ser considerado como "precursor" da Ordem Theicidedina.

Dentro da premissa de que os *taxa* mais antigos devem ser os mais basais, os eospiriferídeos, bem como outros *taxa* correlacionados como os cyrtiídeos, podem ser considerados os precursores de todos os demais *taxa* pertencentes a Ordem Spiriferida. Os eospiriferídeos, bem como os cyrtiídeos têm sua distribuição taxonômica ricamente representada no Siluro-Devoniano (Gourvennec, 2000). O *taxon* mais antigo de eopiriferídeo é um *Eospirifer*, descrito para o médio Ashgilliano (Ordoviciano) do leste da China (Rong *et al.* 1994). O que reforça a condição basal deste *taxon* é que durante todo Ordoviciano apenas *Eospirifer* esteve presente como único representante da Ordem Spiriferida (Gourvennec, 2000; Rong e Zhan, 1996). E no Siluriano, os *taxa* de espiriferídeos que primeiro aparecem no registro são também relacionados aos eosperíferideos como *Yngwuspirifer* e *"Nikiforovaena"* (Rong e Zhan, 1996). Porém, é importante ressaltar que este último gênero, segundo Gourvennec (2000), não estaria relacionado ao gênero *Nikiforovaena* encontrado na Rússia. Este fato reforça a idéia de que os eospiriferídeos podem ser usados como potencial grupo externo de Delthyridoidea e demais grupos de espiriferídeos.

Sobre os estudos filogenéticos dos espiriferídeos basais.

Uma das primeiras hipóteses sobre a filogenia dos grupos basais Spiriferida foi apresentada por Boucot (1963), relativa apenas aos espiriferídeos e cyrtiídeos. Neste estudo (Figura 6), que considerou apenas a ordem temporal de aparecimento dos *taxa* no registro como decisivo para implementação de sua filogenia, a separação entre cyrtiídeos e eospiriferídeos ocorreu com um ancestral comum entre o Ordoviciano e o Siluriano. Contudo, levando em consideração as descobertas posteriores de Rong *et al*. (1994) e Rong e Zhan (1996), *Eospirifer* seria um *metataxon* que deu origem a Eospiriferinae e Cyrtinopsinae (*sensu* Boucot, 1963).

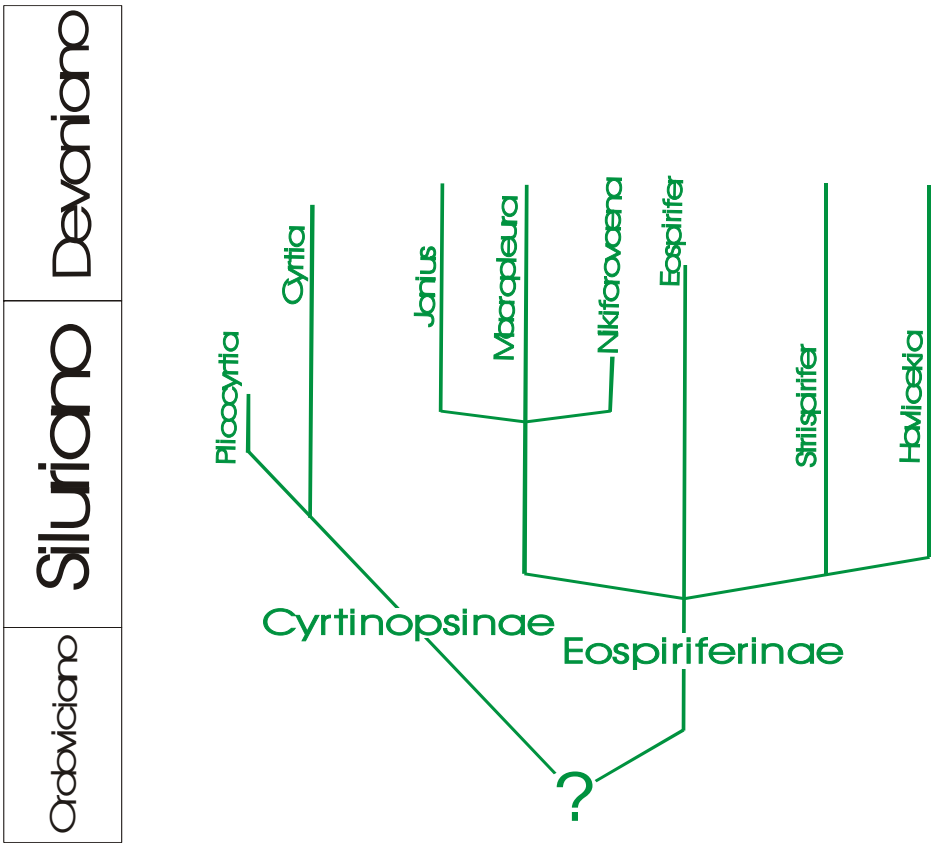


Figura 6: Filogenia proposta por Boucot (1963).

Outros grupos estão descritos como possíveis ancestrais, ou grupos-irmãos de Delthyridoidea, dentre os quais os reticularíideos, os martiniídeos e os ambocoeliídeos. Neste sentido o estudo de Ivanova (1972) apresentou uma filogenia de todos os espiriferídeos utilizando “superfamilias”. Cabe ressaltar que esta hierarquia é subjetiva, pois superfamília em estudos russos podem corresponder a outras hierarquias taxonômicas em estudos norte-americanos e europeus. Esta autora defendeu os Cyrtiacea (= Eospiriferidae, *in* Boucot, 1963) como o grupo mais basal dentro dos demais grupos. Neste modelo (figura 7), algum membro de eospiriferídeos teria originado delthiridídeos (Delthyridacea na figura 7) e este, por sua vez, teria uma origem comum com reticulariídeos. Ainda na figura 7 percebe-se que martiniídeos têm uma relação ainda incerta com os demais grupos, e os delthyridídeos seriam próximos a ambocoelídeos.

A proximidade filogenética entre delthyridídeos e reticulariídeos é mostrada pelo estudo de Carter *et al*. (1994) que considerou Delthyridoidea e Reticularioidea unidos no mesmo grupo, a subordem Delthyridina. Apesar de não ser um estudo de caráter filogenético, esta suposição

retrata uma hipótese preconcebida sobre a relação da proximidade filogenética entre estes grupos. Desta forma, apesar da distribuição estratigráfica dar alguma pista sobre o "primeiro" espiriferídeo, a falta de um consenso sobre filogenias, ou mesmo ausência destas, torna impossível determinar quem seria, *a priori*, o grupo irmão de Delthyridoidea.

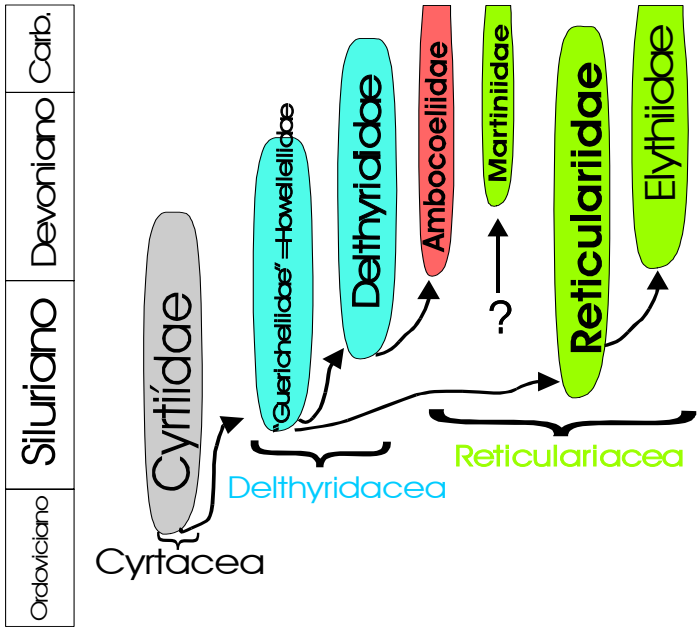


Figura 7: "Modelo" filogenético modificado proposto para espiriferídeos por Ivanova (1972), demonstrando apenas os grupos basais.

Já entre os delthirídeos, suas relações filogenéticas são mais problemáticas. Os primeiros registros datam do Siluriano, com a descrição de uma espécie atribuída ao gênero *Delthyris* no Llandoveriano (Pitrat, 1965), e a presença de *taxa* semelhantes ao gênero *Howellella* no mesmo período (médio Llandoveriano - Gourvennec, 2004), sendo que a maior diversidade deste grupo se encontra no Devoniano Inferior e Médio, tendo uma grande diminuição da diversidade do grupo a partir do Emsiano superior. Apesar de Delthyridoidea ser predominantemente Siluro-Devoniano, dois registros isolados deste grupo são descritos para sedimentos do Carbonífero do Texas (Carter, 1990), e um para estratos permianos do Nepal, representado pelo gênero *Pteroplecta* (Waterhouse, 1978, *in* Benton *et al.*, 1993).

Estas hipóteses acima apresentadas reforçam a idéia de que *Eospirifer* seja realmente um possível grupo-irmão de todos os outros espiriferídeos, e assim considerado como grupo externo no presente trabalho.

As relações filogenéticas internas nos Delthyridoidea estão restritas ao estudo de Lésperance e Bizarro (1999), utilizando como modelo o estudo de Carter *et al.*, (1994). Neste estudo (figura, 8) notam-se dois grupos monofiléticos caracterizados por uma família sem placas crurais (Acrosperiferidae) e outra família com "ornamentação não capilada" (Delthyrididae). Como os *taxa* mais antigos estão em Delthyrididae (*sensu* Lespèrance e Bizarro, 1999), pôde-se deduzir deste estudo que um ancestral comum esteve presente ainda no Siluriano.

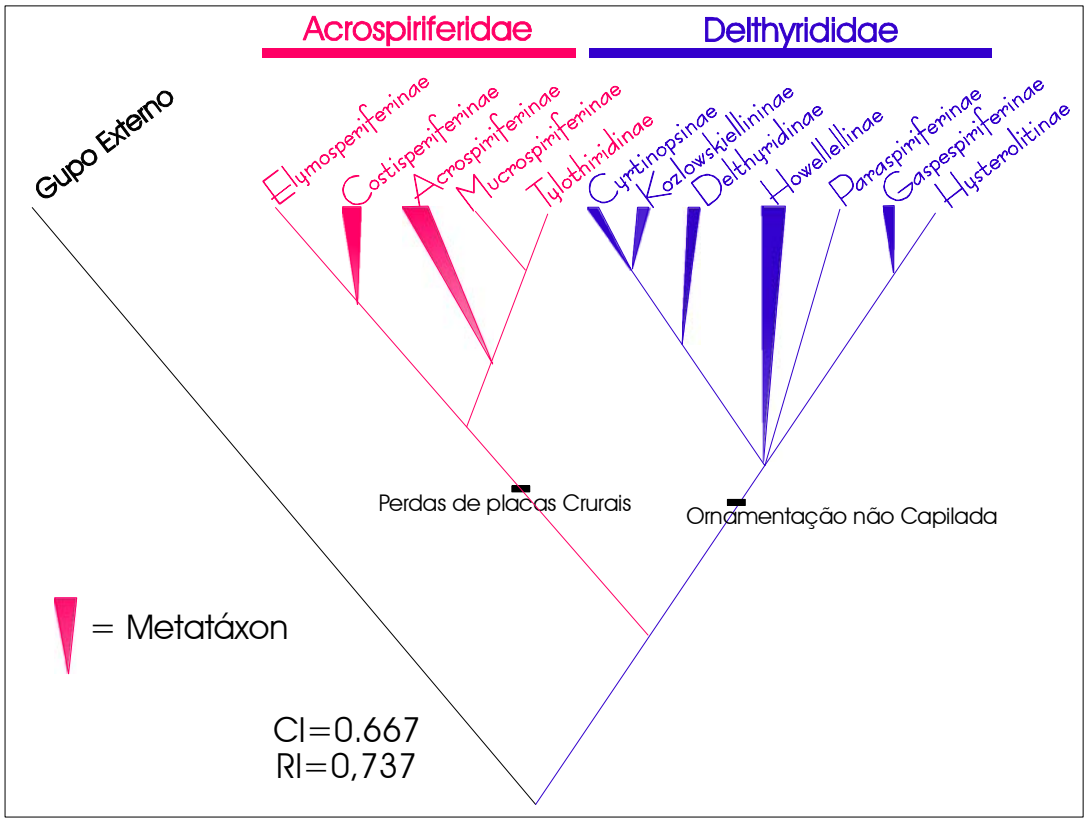


Figura 8: Filogenia e classificação proposta por Lesperance e Bizarro (1999) para Delthyridoidea.

Classificações envolvendo Delthyridoidea

A classificação obtida para a Ordem Delthyridoidea foi estabelecida principalmente em critérios definidos *a priori* pelos autores, com ênfase a determinados caracteres em detrimento de outros. Por exemplo, na classificação de Pitrat (1965) usou micrornamentação e presença de processo cardinal estriado (ctenoforídio) para todos Spiriferida. Já em Ivanova (1972), as principais características que "devem" ser usadas para agrupar gêneros dentro de famílias é a micrornamentação (veja esquema abaixo). Carter *et al.* (1994) por sua vez usaram caracteres

subjetivos ao determinar superfamílias (como por exemplo: “geralmente com dobra e sulco” pág. 330) e utilizou como caracteres diagnósticos preferecialmente para definir famílias e Subfamílias as micrornamentações e a presença de placa crural.

Classificação tradicional do *Treatise* (Pitrat, 1965)

Superfamília Spiriferacea
- Família Delthyrididae
  - Subfamília Delthyridinae
    - Acrosperiferinae
    - Kozlowskiellinae
    - Paraspiriferinae
    - Cyrtinopsinae
- Família Mucrospiriferidae
- Família Fimbrispiriferidae

Superfamília Reticulariacea
- Família Reticulariidae
  - Elythidae
  - Martiniidae

Classificação Ivanova (1972) para Delthyrídeos

Subordem Delthyriridina
- Superfamília Reticulariacea
  - Família Elythidae
    - Reticularidae
- Superfamília Martiniacea
  - Família Martinidae
    - Ambocoelidae
- Superfamília Delthiridacea
  - Família “Guerichelidae”
    - Delthirididae

Classificação Carter (1994)

Subordem Delthirididina

Superfamília Delthyridoidea
- Família Delthyirididae
  - Subfamília Delthyridinae
    - Howellelliinae
  - Hysterolitidae
    - Subfamília Hysterolitinae
      - Fimbrispiriferinae
  - Acropiriferidae
    - Subfamília Acrospirifarinae
      - Costispiriferinae
      - Elymospiriferinae
  - Cyrtinopsidae
    - Subfamília Cyrtinopsinae

Araspiriferinae
Mucropiriferidae
Subfamília Mucrospiriferinae
Tylothyridinae
Superfamília Reticularoidea
Família Reticularidae
Subfamília Reticulariinae
Reticulopsinae
Rhenothyridinae
Obesariinae
Eoreticulariinae
Xenomartiniidae
Subfamília Xenomarthiniinae
Bojothyridinae
Quadrthyridinae
Thomasariidae
Subfamília Thomasariinae
Elythidae
Subfamília Elythinae
Martinothyridinae
Phrycothyridinae
Toryferinae
Anomaloriinae

Na classificação proposta por Carter *et al.* (1994), comparada às anteriores, torna-se maior o número de *taxa*, com mais subdivisões dem categorias, como também do *status* (nível categórico) que o grupo em questão apresenta. Levando em conta o estudo de Lésperance e Bizarro (1999), que seguiu quase que a mesma classificação de Carter *et al.* (1994), duas diferenças são notadas em relação a esta última. Primeiro, em Carter *et al.* (1994) os grupos previamente caracterizados como família tornaram-se Subfamílias em Lésperance e Bizarro (1999), bem como a designação de uma nova Subfamília, Gaspespiriferinae, que inclui alguns *taxa* antes reunidos em Acrospiriferidae (*sensu* Carter *et al.*, 1994). O presente trabalho tem como objetivo realizar uma análise filogenética dos *taxa* basais da Ordem Spiriferida, dando ênfase a Superfamilia Delthyridoidea, testando cladisticamente a filogenia e classificação de Lésperance e Bizarro (1999).

2- METODOLOGIA E LISTA DE CARACTERES

2.1 Metodologia de Coleta e Preparação do Material para Taxonomia

Coleta

A maior parte do material coletado é composto por blocos de depósito de *tallus*, como preferência de coleta para aos blocos maiores, com aproximadamente 0,3 m^2. Para os blocos *in situ*, a coleta foi procedida segundo o protocolo de Ghilardi e Simões (2000), porém, estes apresentam baixa expressividade em número de indivíduos. Todos os blocos apresentam fósseis preservados como moldes internos, com aparente orientação randômica, e com empacotamento frouxo.

Preparação do Material

O tratamento dos espécimes foi feito em laboratório. A limpeza foi feita com percursora, mini-martelos, talhadeiras, e cinzéis. Para moldagem foi utlizado látex de acordo com Benton e Walker (1981) ou massa para modelar.

A aquisição de imagens foi realizada em duas etapas, envolvendo a com cobertura com nanquim e, posteriormente, com fuligem de magnésio metálico. As fotografias foram realizadas no LabPetro, - GSA, utilizando máquina fotográfica Leica ® e lupa Zeiss® Stemi – SV – 11. O programa de análise de imagens usado foi Leica® QWin 150. Posteriormente, quando necessário, as imagens foram tratadas utilizando o programa Corel® Photopaint.

2.2 Metodologia para Análise Cladística

Análise de Caracteres Morfológicos

Os caracteres morfológicos foram observados na literatura e nas coleções das seguintes instituições nacionais: Museu Nacional – RJ, CPRM-DNPM – RJ, Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo – SP. Os termos morfológicos adotados foram baseados, principalmente no *Treatise on Invertebrates Paleontology* (Williams *et al.*, 1965).

A matriz de caracteres foi realizada utilizando o programa de edição Nexus.

Análise Morfométrica

Uma tentativa de separação dos caracteres morfométricos em estados identificáveis, ou seja, estados quantitativos em qualitativos, foi realizada. Desta forma, utilizou-se a ferramentas mais simples para teste de hipótese, a análise de variância (ANOVA). Além de a ANOVA ser uma ferramenta simples, também é útil ao propósito de testar se o conjunto de dados apresenta diferenças suficientemente significativas entre si (α=0.05) para serem agrupados em classes distintas, e, posteriormente, codificados. Para análise quantitativa utilizou-se o programa Minitab 13. As medidas foram realizadas tanto no material, quanto a partir da literatura. Estas se encontram no anexo 1.

Polarização e pesagem dos caracteres

A polarização dos caracteres foi realizada considerando um critério importante sobre premissas assumidas na análise. Assumir, *a priori*, um grupo externo no presente estudo exige que alguns conhecimentos prévios sobre hipóteses de monofilia destes grupos externos sejam conhecidos. Porém, os estudos filognéticos com o grupo Spiriferida são escassos, e não há estudos cladísticos prévios envolvendo as relações entre Cyrtioidea, Martinioidea, Ambocoelioidea, Reticularioidea e Delthyridoidea.

No presente estudo, considera-se que deve ser incluído na análise o mínimo possível de parâmetros *a priori*, diminuindo assim pressuposições sobre hipóteses ou modelos evolutivos. Assumem-se aqui duas únicas premissas *a priori*. A primeira é que todos o caracteres têm o mesmo peso. A segunda é que o *taxon* mais antigo no registro geológico deve ser considerado o ponto de enraizamento, seguindo o critério de precedência estratigráfica para polarização (De Jong, 1980). Como visto anteriormente, *Eospirifer* é considerado o *taxon* mais antigo dentro de Spiriferida (Rong *et al.*, 1994; Rong & Zhan, 1996; Gourvennec, 2000). Desta forma, a análise foi realizada com enraizamento *a posteriori*¸ sendo que, inicialmente, foi produzido um diagrama não-enraizado, e, posteriormente, tendo em vista a polarização, o enraizamento foi feito em um nó especificado entre *Eospirifer* e o restante dos *taxa*.

Procedimento de análise

O programa utilizado para a procura da(s) árvore(s) mais parcimoniosa(s) foi o PAUP*4.0 beta (Swofford,1999). Devido ao tempo extremamente longo que uma procura exaustiva “Branch-and-Bound” pode propocionar, utilizou-se a busca heurística com adição

randômica e 2000 replicações seguidas de TBR (*tree bissection reconection*) como método de *"swapping"*, cujas sintaxes apresentam-se como padrão do PAUP.

A sintaxe "pset collapse=minbrlen" foi usada para colapsar todos os "ramos" que apareçam durante a procura, produzindo clados espúrios devido à otimização ambígua. Este fato foi primeiramente observado por Platnick *et al.* (1991), devido às considerações que o PAUP faz sobre a otimização, produziu-se em alguns casos cladogramas espúrios (cladogramas com ramos sem sustentação por apomorfias). A presença de tais cladogramas, além de aumentar o número de cladogramas igualmente parcimoniosos, aumenta também o tempo de procura. Sendo indesejáveis, e não acrescentando mais informação a análise, todos os ramos sem sustentação foram colapsados.

Índice de Bremer

Como índice de estabilidade da árvore, utilizou-se o índice de Bremer (Bremer, 1988; Bremer, 1994). Este índice é simplesmente um valor associado a cada ramo do(s) cladograma(s) resultante(s) que indica quantos passos faltam para que este ramo colapse. O PAUP* não apresenta uma sintaxe em especial para determinar o índice de Bremer, porém, com a aplicação de uma série de sintaxes, pode-se determinar tal índice:

```
hsearch keep=N+1
contree /semistrict
hsearch keep=N+2
contree /semistrict....
```

(Neste caso, "N" representa o número de passos obtidos)

O número total análises realizadas para algum ramo colapsar, será o índice de Bremer de tal ramo.

Índice de Suporte Proporcional (PSI)

O Índice de Bremer mede a estabilidade de cada clado individualmente. Para se medir a estabilidade de todo cladograma foi utilizado o Índice de Suporte Proporcional (PSI), concebido por Lee (1999). Este índice tem como vantagem não ser sensível a caracteres não informativos e homoplasticos, e ser aplicável à toda árvore, e não somente aos "ramos" individuais. Consiste basicamente da seguinte equação:

$$PSI = TS/(CI \cdot S)$$

onde **TS** é o Índice de Suporte Total de Bremer (somatória de todos índices de Bremer da árvore em questão – Bremer, 1994; Kalersjö *et al.*, 1992), **S** é o tamanho da árvore em número de passos, excluindo caracteres não informativos (autapomorfias) e **CI** é o índice de consistência de todo cladograma.

Índice de congruência temporal e modificação necessária no MSM

A natureza do registro paleontológico é inerentemente incompleta (Raup, 1972), constituindo assim um freqüente viés representado pela não concordância entre o cladograma e a ordem de aparecimento temporal dos fósseis (Smith, 1994). Parte da linhagem que deveria existir, prevista pelo cladograma e que não apresenta registro, é designada linhagem-fantasma (Norell, 1992). Neste sentido, uma série de autores, a partir dos anos 80 e 90, propuseram métricas que pudessem ser utilizadas de forma objetiva para dizer quão correlacionável é a filogenia resultante, ou seja, a hipótese testada e o registro temporal dos fósseis.

Todos os índices de correlação estratigráfica propostos têm como objetivo medir a congruência entre o cladograma e a ordem temporal de aparecimento dos fósseis representado pelo registro estratigráfico e, para serem coerentes, devem ter alguns parâmetros em comum, não necessariamente independentes (Hitchin e Benton, 1997). Um primeiro parâmetro é que tais índices devem basear-se na premissa que, tanto o cladograma resultante, quanto à ordem temporal de aparecimento dos fósseis são independentes (Benton, 1995). O segundo parâmetro é a congruência, representada pelo número de linhagens fantasmas (Hitchin e Benton, 1997). Quanto menor o número de linhagens fantasmas, mais congruente é o cladograma. O terceiro parâmetro é a consistência estratigráfica (Huelsenbeck 1994). Este parâmetro pondera a posição relativa entre a ordem filogenética e a ordem estratigráfica. Um último parâmetro importante é um tema universal a qualquer índice utilizado. Se um índice é bom indicador, ele deve ter uma relação linear com a variável a ser medida, ou seja, se a variável é a melhor condição sobre todas as circunstâncias, o valor será o máximo que o índice admite. Se a variável é a pior condição sobre todas as circunstâncias, o valor será o mínimo que o índice admite.

Uma dos primeiros índices deste tipo foi proposto no final dos anos 80, sendo que um dos primeiros autores a elaborar tal índice foi Benton (1987) através da simples contagem de

estratos sem o aparecimento do *taxon*, ou seja, a contagem do número de linhagem-fantasmas. Desde então, uma série de artigos foi publicada propondo diferentes índices de correlação entre o cladograma e o aparecimento estratigráfico dos taxa (Gauthier *et al.* 1988; Norell e Novacek, 1992; Benton, 1994; Huelsenbeck, 1994; Wagner, 1995; Hitchin e Benton, 1997; Huelsenbeck e Rannala, 1997; Sidall, 1998; Wills, 1999). Porém, todos estes índices sofrem com problemas relacionados à simetria do cladograma, número de *taxa*, número de caracteres, entre outros (Sidall, 1996). Por exemplo, no índice proposto por Huelsenbeck (1994), o *Stratigraphic Consistency Index* (SCI), a simetria da árvore afeta fortemente os valores. Para dois cladogramas que têm um registro totalmente congruente, porém com simetrias diferentes, o SCI será igual a 1 caso a árvore seja totalmente assimétrica, e será 0,5 caso a árvore seja totalmente simétrica.

Mais recentemente, dois índices foram propostos com o objetivo de tornar o índice mais completo possível, levando em conta tanto a consistência, quanto o número de linhagens-fantasmas. O primeiro foi MSM (*Manhattan Stratigraphic Measure*- modificado por Pol e Norell, 2001), proposto por Sidall (1998), e, posteriormente, o GER (*Gap Excess Ratio*) proposto por Wills (1999).

O GER e o MSM são índices que têm como vantagem não serem tão afetados pelo balanço da árvore, como os outros índices propostos na literatura. Em um estudo feito recentemente comparando os índices produzidos, Pol *et al.* (2004) demonstraram que mesmo que todos os índices sejam afetados de alguma forma por variáveis como número de *taxa*, balanço de árvore, entre outros, os índices MSM e GER são os que melhores se comportaram nas simulações. Porém, até o momento, nenhum índice consegue ser elaborado, satisfazendo completamente estes parâmetros sem um tendenciamento. Pol *et al.* (2004) propuseram que este fato deve-se a dois lineares. Já dados cladísticos são hierárquicos. Como notaram Zaragueta-Bagils *et al.* (2004), estes dois conjuntos diferentes de dados são, em parte, mutuamente exclusivos, provocando este tipo de paradoxo, ou seja, não se consegue chegar a um índice perfeito, e forçará que caso seja elaborado um novo tipo de índice, este deve levar em conta um conjunto diferente de dados, totalmente interdependentes entre si. Como o GER e o MSM são os índices menos problemáticos, eles foram usados no presente estudo para medir a adaptação do cladograma resultante ao registro fosslífero.

GER

O GER, analogamente ao Índice de retenção, foi apresentado por Wills (1999) como :

$$GER = 1 - (MIG - G_{min}) / (G_{max} - G_{min})$$

onde MIG se refere a soma de todas as linhagens-fantasmas da filogenia; G_{min} é a soma mínima possível das linhagens-fantasmas dada a distribuição original dos dados, ou seja, caso os *taxa* se adaptassem da melhor forma possível ao registro; e G_{max} é a soma máxima possível das linhagens-fantasmas, dada a distribuição original dos dados, ou seja, caso os *taxa* se adaptassem da pior forma possível ao registro.

MSM

O MSM foi proposto por Sidall (1998), e, posteriormente, modificado por Pol e Norell (2001). Neste caso, o índice MSM é calculado como:

$$MSM = L_m/L_o$$

onde L_o é o tamanho observado das idades entre os fósseis otimizados no cladograma resultante, e L_m é o menor tamanho que a distribuição de idades do mesmo conjunto de dados deve apresentar para qualquer cladograma obtido. Para calcular este índice, Sidall (1998) e Pol e Norell (2001) sugeriram uma série de sintaxes para os programas PAUP e NONA. Igualmente, o GER pode ser implementado para PAUP como proposto por Pol *et al.* (2004):

$$GER= L_m - L_o /L_M - L_m$$

onde L_M é o maior tamanho possível que a distribuição de idades para o mesmo conjunto de dados deve apresentar para qualquer cladograma obtido. Neste caso, L_M equivaleria ao número de passos do cladograma otimizado quando totalmente politomizado. Porém, analisado atentamente este índice, que é análogo ao Índice de Retenção, percebe-se que a lógica “a razão

entre duas diferenças, a diferença entre o pior dos valores possíveis e o valor observado, e a diferença entre o pior dos valores possíveis e o melhor valor possível", exibe uma conseqüência óbvia: quanto mais próximo seu valor observado for do "melhor valor possível", o índice deve necessariamente tender a 1; se o valor observado for próximo do "pior valor possível", o índice deve necessariamente tender a 0. Porém, o índice acima, como foi publicado originalmente, não segue a tendência acima exposta (Pol *et al.*, 2004). Considera-se que, possivelmente, houve um erro de edição, e o índice correto é apresentado abaixo.

$$GER = 1 - (|L_m - L_o| / L_M - L_m)$$

Problema com implementação do MSM no PAUP

Dois problemas surgiram na aplicação do índice MSM e GER na presente dissertação. O primeiro problema diz respeito à aplicação do MSM e GER para árvores de consenso. Em uma análise que resulta em muitas árvores igualmente parcimoniosas, seria operacionalmente impraticável aplicar estes índices para cada árvore resultante isoladamente. Desta forma, os índices foram calculados considerando a árvore de consenso semiestrito resultante.

O segundo refere-se à implementação dos índices MSM e GER para o programa PAUP. A idéia central proposta por Sidall (1998) é a utilização de uma matriz de custos baseada no conceito de parcimônia de Sankoff (1973; veja também Sankoff e Cedergren, 1983), que se vale de uma matriz de custo de transformações entre estados de um caráter qualquer. Operacionalmente, a idéia deste índice é a utilização da idade dos *taxa* como se fossem valores de transformações de caracteres, isto é, uma matriz com **n** *taxa* possíveis é igual a **n** transformações possíveis. As idades da primeira aparição dos referidos *taxa* foi usada anteriormente na matriz simétrica de custos, sendo os custos representados pela diferença entre as idades – a distância *Manhattam* propriamente dita. O valor de L_o é expresso com o número de passos que um "cladograma" usando esta matriz de custos apresentaria se a congruência entre o posicionamento de *taxa* e a ordem temporal estratigráfica fosse a melhor. Já o valor de L_m é expresso pelo número de passos resultantes com a mesma matriz de custo, restrita a topologia do cladograma original. A modificação realizada por Pol e Norell (2001) foi realizada com base na estrutura da matriz de custo. A matriz simétrica de custo, proposta anteriormente, resultava em índices que não eram mais sensíveis quando sucessivos grupos irmãos de mesma idade eram adicionados. Isto se deve pelo fato da parcimônia de Sankoff, em uma matriz simétrica, permitir reversões. Na alteração de Pol e Norell (2002), a matriz não é mais simétrica como na matriz de

Sankoff, substituindo pela matriz de custos da parcimônia de Camin-Sokall, evitando, desta forma, esta reversão.

Todos estes passos descritos acima são executáveis no PAUP, porém, o problema está na operacionalidade deste método. A matriz de custo só é possível até um certo limite dentro deste programa, que no caso é para 32 transformações, ou seja, 32 *taxa* possíveis. Na presente análise há mais de 32 *taxa*. Desta forma, propõe-se uma mudança nas sintaxes das implementações dos respectivos índices. Cabe ressaltar que a mudança é apenas nas sintaxes, sem alterar a estrutura dos índices MSM e GER.

A mudança nas sintaxes se dá em dois passos. No primeiro passo, em vez de usar uma matriz de custos, uma simples matriz de caracteres por taxa é utilizada, só que no lugar de "caracteres", utiliza-se idades. Neste caso, cada caráter é uma unidade de tempo (milhões de anos, períodos etc.). Por exemplo, se um *taxon* na matriz tiver seu primeiro registro há 10 milhões de anos atrás, este *taxon* terá 10 caracteres assinalados como "presente". Veja figura 9 e tabela 1.

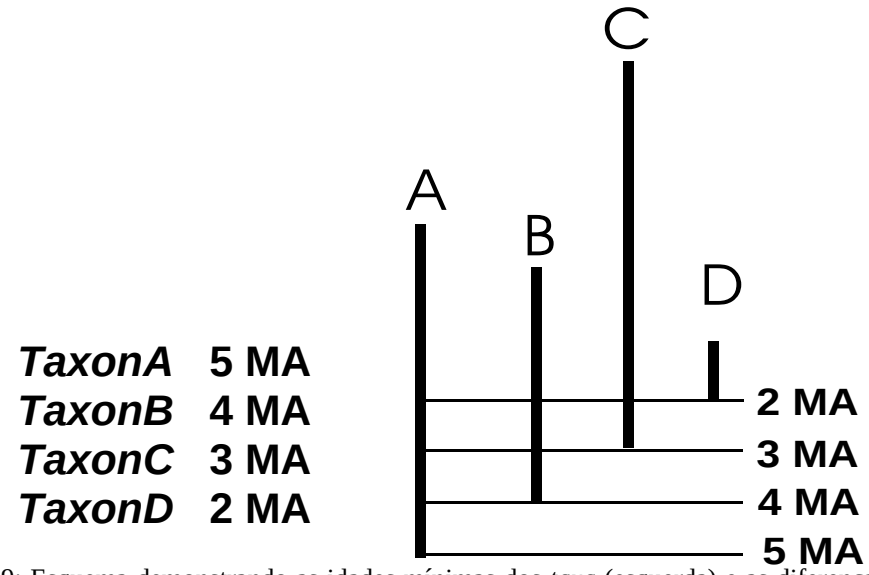


Figura 9: Esquema demonstrando as idades mínimas dos *taxa* (esquerda) e as diferenças de idade entre cada *taxa* (direita).

IDADES / TAXA	5MA	4MA	3MA	2MA
TaxonA	1	1	1	1
TaxonB	0	1	1	1
TaxonC	0	0	1	1
TaxonD	0	0	0	1

Tabela 1: Matriz de custo entre idades resultante da figura 9

Para obtenção de L_o, L_m e L_M, a árvore é enraizada no *taxon* mais antigo (*e.g.* o *taxon* A da figura 10), seguida de uma procura *"branch and bound"*. Para aplicar a parcimônia de Camin-Sokal, como proposto por Pol e Norell (2001) foi necessária a aplicação da sintaxe DefType=IRREV, no *"assumptions block"* do PAUP. Desta forma, propõe-se esta mudança na implementação para o programa PAUP, sem alterar o conceito original destes índices.

Considerando a aplicabilidade como sugerida inicialmente por Sidall (1998), a idéia de tratar idades como caracteres continua mantida, porém, sendo um caráter único, multiestado, com número de estados definidos pelo número de *taxa* e o custo definido pela diferença entre as idades. Já aqui se adota a idéia de caráter codificado binariamente, sendo todos os custos possíveis representados por **n** idades (na matriz) e **n** caracteres. Ao usar o exemplo de Huelsenbeck (1994), usando este método aqui proposto, chega-se aos mesmos resultados que Sidall (1998), bem como pelo exemplo citado por Pol e Norell (2001) (figura 10). Em tese, não haveria problema com a modificação em si, uma vez que o tipo de codificação produziria vieses apenas quanto à interpretação dos estados. Em caracteres multiestado existe uma possibilidade tendenciosa de interpretação de como os estados se relacionam (os tipos A, B, C e D de Kitching *et al.*, 1998 - pág. 24). Porém, este fato é inerente a caracteres como definidos para uma análise cladística: hereditários e passíveis de mudanças direcionadas por processos evolutivos. Além do mais, a idade não está sujeita a várias mudanças aleatórias (incluindo reversões), ou "complexidades inerentes" de interpretação e delimitação como os caracteres morfológicos(*sensu* Hauser e Presch, 1991). Tanto no presente estudo, como nos estudos de Sidall (1998), Pol e Norell (2001) e Pol *et al.* (2004), a concepção de "caráter" relacionado à idade é um artifício, sendo a parcimônia nas relações entre as idades, idéia fundamental nestes estudos, uma ferramenta que permanece inalterada na modificação aqui proposta.

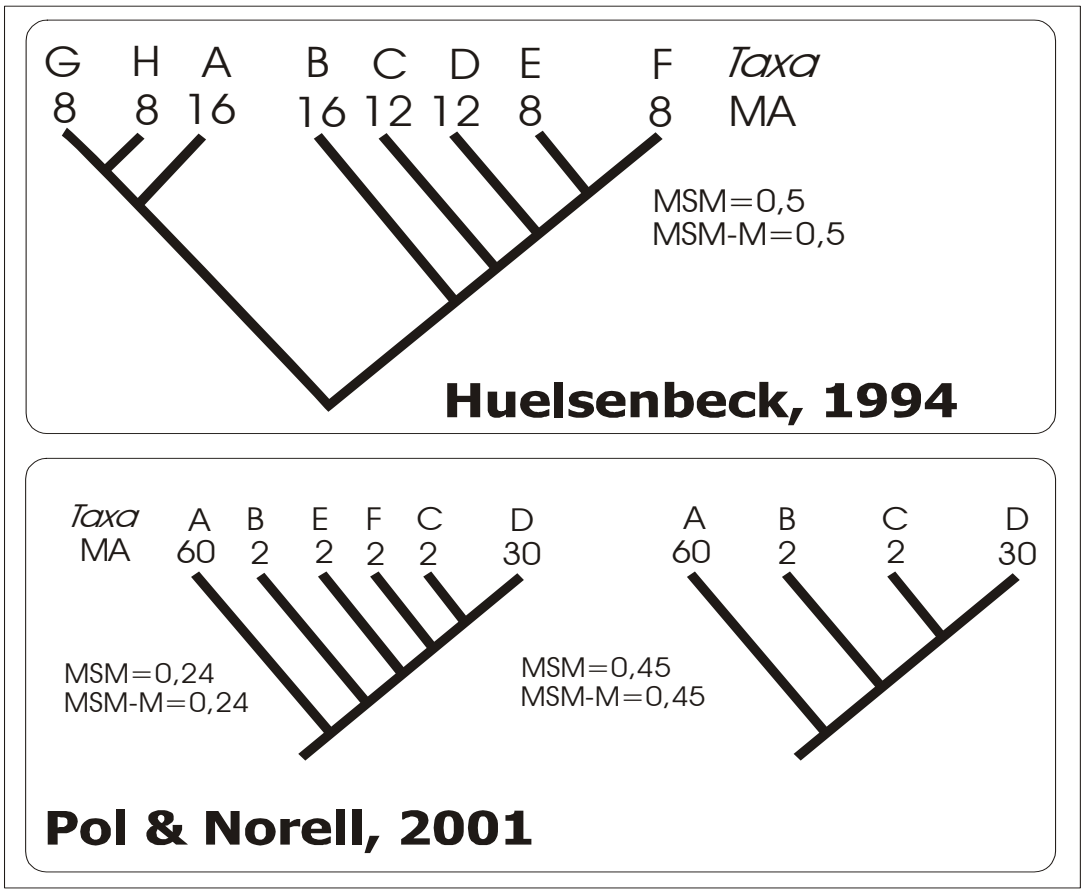


Figura 10: Comparações entre o índice MSM (modificado por Pol e Norell 2001) e o mesmo índice com modificações aqui propostas (MSM-M) em exemplos de Huelsenbeck (1994), e Pol e Norell (2001).

2.3 Delimitação do universo de análise: caracteres e *taxa* incluídos e excluídos

Um dos passos importantes em uma análise filogenética é a delimitação da entrada de informação na matriz, o que contribuirá para uma boa acuidade na topologia resultante. Para uma análise filogenética bem acurada é importante decidir qual e como as informações devem entrar na matriz, sendo necessária uma análise prévia na determinação de quais caracteres e *taxa* devem contribuir para a análise. Portanto, foi de extrema importância a normatização das informações sobre morfolologia de braquiópodes na literatura, que freqüentemente encontram-se dispersas, com diferentes denominações e definições, da mesma forma que delimitar os estados de forma clara, concisa e quantitativa, utilizando nestes casos análise morfométrica univariada. O resultado final é uma matriz com 51 *taxa* e 34 caracteres, apresentada no anexo 2.

Delimitação dos Taxa

Muitos *taxa* não foram incluídos na análise devido as seguintes razões: 1) apresentam dados perdidos, e por serem redundantes em informação com os demais *taxa*; 2) não apresentarem outras diferenças morfológicas com outros *taxa* baseados na lista de caracteres desta dissertação; e 3) não houve disponibilidade de coleções e/ou literatura para consulta.

Dados perdidos

Dados perdidos são caracteres não preservados, impossibilitando a determinação dos estados destes caracteres. Apesar de ser uma característica inerente aos fósseis, um *taxon* que apresente muitos dados perdidos pode ser prejudicial à análise, gerando cladogramas de baixa resolução ou cladogramas espúrios (Nixon e Wheeler, 1992). Por outro lado, a retirada arbitrária destes caracteres pode, na verdade, inferir em perda de informação filogenética (Wiens, 1998). Desta forma, para evitar a perda de informação filogenética, segue-se a metodologia do *Safe Taxon Reduction* (STR - Wilkinson e Benton, 1995), onde um *taxon* com muitos dados perdidos e redundante (que não apresentando nenhuma diferença com outros *taxa* em suas estruturas preservadas) é excluído da análise.

Taxa "equivalentes"

Taxa "equivalentes" são aqueles que não se diferenciam em nenhum caráter da lista de caracteres (Tabela 2). Neste caso é importante enfatizar que o objetivo do presente estudo não é uma revisão sistemática de todos os *taxa* incluídos na análise, e sim uma forma de diminuir a redundância de informação na matriz.

Taxon	Referência	*Taxon* Equivalente
Australospirifer	Boucot *et al.*, 1986; Carvalho, 1976; Caster, 1939; Clarke, 1913; Isaacson, 1977b	*A. hawkinsii, A. iheringi, "Spirifer" contrarius e "S". parana*
Gênero novo e espécie nova	no presente estudo.	
Antispirifer harroldi	Boucot, 1973, Williams e Breger, 1916	
Kozlowskiellina vaningeni	Amsden,1968 Basset e Cocks, 1974; Johnson, 1970; Merriam, 1973	*Kozlowskiellina nolanii; K. magnopleura; K. sp.* (*in* Johnson, 1970)
Tylothyris subvaricosa	Rogers e Pitrat, 1987; Brunton, 1984	*Tylothyris laminosa*
Howellella tomhegannensis	Boucot, 1973; Merriam, 1973; Johnson. 1970; Talent, 1963	*H. cycloptera; H. textilis*
Howellella nucula	Amsden, 1968	
Howellella splendens	Amsden, 1968	
Howellella talenti	Farrel, 1992	
Howellella lunae	Gourvennec 1985; Latz, 1990	*H. toneprusessi; H. cortzari, H. mercuri*
Brachyspirifer rousseaui	Gourvennec, 1988	
Brachyspirifer carinatus	Cooper, 1945; Drot, 1986; Fisher, 1951; Johnson, 1970; Sauer, 1968	*Brachyspirifer sp.* (*in* Drot, 1986), *"Paraspirifer" carinatus* (*in* Sauer, 1968)
Eospirifer	Allan, 1945; Amsden, 1968; Basset e Cocks, 1974; Boucot, 1963; Boucot e Johnson, 1964; Garrat, 1983; Havlicek, 1980; Rong, *et al.*, 1994; Zhan *et al.* 2002	*Eospirifer radiatus, E. Actuolineatus; E. praecursor; E. togatus*
Myriospirifer	Gourvennec, 1989; Havlicek, 1980; Latz, 1992	
Macropleura macropleura	Boucot, 1963;	
Striispirifer niagarensis	Boucot, 1963;	
Nikiforovaena ferganensis	Boucot, 196;	
Janius scmidtii	Boucot, 1963;	*Janius nobilis*
Cyrtia exporrecta	Boucot, 1963; Bolton, 1907	*Cyrtia extensa, C. meta*
Plicocyrtia	Boucot, 1963;	*Plicocyrtia petasus; P. arkansana*
Costelispirifer perimele	Boucot, 1973	
Hedeinopsis hispanica	Gourvennec, 1990	
Gaspespirifer gaspensis	Boucot et al 200l., 1986; Lesperance e Bizarro, 1999	*"Spirifer" gaspensis* (*in* Boucot et al, 1986)
Paraspirifer desbiensis	Lesperance e Bizarro, 1999; Cooper, 1945	Paraspirifer acuminatus
Patriaspirifer murchinsoni	Amsden, 1951; Boucot, 1973; Boucot at al., 1986; Feldman, 1985; Johnson, 1962;1970; Lesperance e Sheehan, 1988	*P. murchinsoni; P. atlanticus; P. kleinhangli.P. kobehana*

Tabela 2: *Taxa* utilizados na análise, bem como seus equivalentes (vide texto para explicação)

Taxon	Referência	*Taxon* Equivalente
Patriaspirifer murchinsoni	Amsden, 1951; Boucot, 1973; Boucot at al., 1986; Feldman, 1985; Johnson, 1962;1970; Lesperance e Sheehan, 1988	*P. murchinsoni; P. atlanticus; P. kleinhangli.P. kobehana*
Acrospirifer primaevus	Biernat, 1954; Carls, 1969; Chlupac, 1989; Helbrecht e Wedekind, 1923	*Acrospirifer?* (*in* Chlupac, 1989)
Vandercammenina trigeri	Boucot, 1975; Carls, 1986; Gourvennec, 1994	
Fimbrispirifer venustus		
Perryspirifer scheii		
Ivanothyris	Boucot, 1962; Godefroid, 1968	*Ivanothyris trisecta*
Delthyris koslowski	Amsden 1951	
Delthyris elevata	Basset e Cocks, 1974	
Hysterolytes	Allan, 1942; Biernat, 1954; Garrat, 1983; Johnson, 1970; 1976;Perry, 1978; Sauer, 1968; Solle, 1963	*H. hystericus ; H. sp.*
Mucrospirifer	Boucot, 1973; Boucot *et al.*, 1986; Feldman, 1985; Norris, *et al.* 1992; Pitrat, 1965; Tilman, 1964	*M.profundus, M. albanensis, M. mucronatus, M. norwoodensis Euletherokomma hamiltoni*
Cyrtinops is	Boucot, 1957;1962; Pitrat, 1965;	
Eurekaspirifer pynnionnensis	Johnston, 1966; 1970; Jones eSmith, 1985	
Costispirifer	Amsden, 1951; Boucot, 1959; Boucot, 1973; Boucot *et al.*, 1986; Johnson, 1970; Merriam, 1973. Lesperance e Sheehan, 1988	*Costispirifer arenosus;C. (in* Boucot *et al.*, 1986)
Elita	Cooper e Dutro 1982, Stainbrook, 1948;Day, 1988	*Elita magister, E. diversa, E. inconsueta, E. lemoni*
Reticularia	Biernat, 1954; Farrel, 1992; Kindle, 1906;Muir-Wood, 1926; Paeckelmann, 1931; Taborda e Cisterna, 1997; Wilson, 1989	*Reticularia laevis, R. sp* (*in* Farrel, 1992), *R. imbricata*
Bojothyris	Pitrat, 1965;	
Xenomartinia	Havlicek, 1953;	
Elythina	Pitrat, 1965; Johnson, 1970;1975;1976; Campbell, 1961	*Elythina salarica; Elythina sp A e B* (*in* Johnson, 1970) *Phrycodythyris verecunda, P. booralensis*
Najadospirifer	Boucot, 1962; Jones, 1982; Perry *et al.* 1974; Pitrat, 1965;	*Najadospirifer sp.* (*in* Jones, 1982)
Martinia	Brunton, 1984; Carter, 1975; Cooper e Grant; 1976; Force, 1975; Reed, 1949	*Martinia sp. M. glabra, M. gulatata*
Martiniopsis	Campbell, 1959; Carter, 1967; Dickins, 1981; 1989; Grant, 1976; Paeckelmann, 1931; Pitrat, 1965; Waterhouse, 1965; 1968; 1971; 1978	*Martiniops inflata; M. latouchei; M. katayensis; M cthayensis; M. uralia; M. ungulata*

Tabela 2 (cont.): *Taxa* utilizados na análise, bem como seus equivalentes (vide texto para explicação)

Taxon	Referência	*Taxon* Equivalente
Ingelarella	Armstrong, 1970; Begg e Ballard, 1991; Campbel, 1959; 1960; Wright *et al.*, 1982	*Ingelarella plana, I. Ingelarella I. pelicanus, I. mantuanenmsis*
Notospirifer	Armstrong, 1969; Armstrong, 1970; Campbell, 1959; 1960; 1961;Clarke, 1987; Grunt, 1993; Harrigton, 1955; Hyden *et al.*, 1982;Waterhouse, 1967a,b; 1968; 1987, Wight *et al.*, 1982	*Notospirifer darwini, N. hillae, N. extensus, N. microstriatus;N minutus* *Tomiopsis notoplicatus; T. woodiwardi; T. rarus; T. pauciplicatus; T. globosus; T. bagoensis; T. hardmani*
Ambocoelia	Bolton, 1907; Cooper e Dutro 1982; De Keyser, 1977; Farrel, 1992; Feldmann, 1985; Fisher, 1951; George, 1931; Goldman e Mitchell, 1990; Johnson, 1970; Lenz, 1977; Lesperance e Sheehan, 1988; Levy e Nullo, 1972; Merriam, 1973; Nikiforova *et al.*, 1985	*Ambocoelia capillata, A. umbonata;A. pseudoumbonata* *A. urii, A.dorsiplicata.* *A. sp1, 2 e 3* (*in* Cooper e Dutro, 1982)
Tenellodermis microdermis	Havlicek, 1971	
Cingulodermis cinctus	Havlicek, 1971	

Tabela 2 (cont.): *Taxa* utilizados na análise, bem como seus equivalentes (vide texto para explicação)

Taxa *não disponíveis para análise, ou não consultados*

Muitos *taxa* não entraram nesta análise devido à impossibilidade de consulta ao material, ou devido à difícil disponibilidade na literatura. Este problema não é exclusivo do presente estudo. Quando realizada revisão de todo grupo Spiriferida, Carter *et al.* (1994) consideraram que muitos *taxa* descritos na região da China necessitavam de uma revisão. Lèsperance e Bizarro (1999) em sua análise filogenética não incluiram os *taxa* da China, devido a dificuldade na disponibilidade de espécimes para exame, e pela dificuldade na aquisição de periódicos, muitos dos quais de circulação restrita.

Caracteres morfológicos

Os caracteres foram incluídos seguindo alguns parâmetros: a) que a presença e/ou ausência do caráter seja real, e não artefato tafonômico; b) assumindo um nome único para cada um dos caracteres, pois em várias referências há diversos nomes para a mesma estrutura. Por exemplo, uma determinada estrutura cardinal é chamada de ctenoforídio (Boucot 1973; 1975) e em outras como “Processo Cardinal Estriado” (*e.g.* Waterhouse, 1968). Aqui se deu preferência ao primeiro nome, pois está sendo consagrado agora na terceira edição do *Treatise* (Kaesler *et al.*, 1997); e c) que haja distinção de estados de um caráter morfométrico de forma criteriosa,

utilizando análise de variância (ANOVA) para distinguir se há intervalos reais. Na próxima seção, dois caracteres consagrados em diferenciar *taxa* dentre os braquiópodes, principalmente a nível específico - número de plicas e relação largura/ comprimento da concha - demonstraram não ter uma clara definição de intervalos, sendo dúbios quanto a informação filogenética.

Caracteres morfométricos

A delimitação do caráter e a codificação dos eus respectivos estados são as principais metas de uma análise filogenética antes da análise numérica. Porém, alguns estudos envolvendo sistemática filogenética não dão a mesma atenção a esta parte essencial do processo, especialmente quando se tratavam de caracteres morfométricos (Thiele, 1993; veja também Poe e Wiens, 2000). Desta forma, um conhecimento inadequado da codificação de caracteres, levará necessariamente, a um resultado pouco acurado na análise. Um dos problemas na codificação é a interpretação de caracteres morfométricos apenas qualitativamente, em vez de ser quantitativamente e qualitativamente definidos (Thiele, 1993).

Porém, a retirada indiscriminada de caracteres morfométricos apriorísticamente pode tornar a análise menos acurada, uma vez que são retirados dados com informação filogenética potencial. Recentemente, diversos autores (*e.g.* Thiele, 1993; Kesner, 1994; Wiens, 1995; Poe e Wiens, 2000) criticaram a falta de objetividade na escolha de caracteres e/ou retirada de caracteres sem uma clara justificativa. Poe e Wiens (2000) diferenciam dois tipos de critérios para exclusão de caráter: critérios conceituais, envolvendo decisões subjetivas; e critérios operacionais, quando a decisão de exclusões de caracteres está baseada em critérios objetivos. Neste último caso, um caráter só é retirado se o seu uso na análise é “não informativo”, por exemplo, quando não há delimitações claras entre estados.

Dentro da Ordem Spiriferida, tradicionalmente, utilizam-se termos morfológicos consagrados no *Treatise on Invertebrate Paleontolgy, Part H* (Wiliams *et al.*, 1965), que serviram de base em muitos estudos de sistemática tradicional (*e.g.* Boucot e Johnson, 1968; Johnson, 1966; 1970; Boucot, 1973). Entre estes termos destacam-se o alongamento da concha e a quantidade de plicas presentes, dois caracteres morfométricos quantitativos, muito comuns em descrições sistemáticas de espiriferídeos, porém, sempre descritas qualitativamente. O alongamento da concha é definido pela razão comprimento sobre largura. Este caráter foi utilizado pelos autores Lespèrance e Bizarro (1999) como equidimensional e tranversal, sem definições sobre os estados. Possivelmente, equidimensional signifique comprimento igual à

largura, e tranversal signifique largura maior que comprimento. Já o número de plicas tem uma definição ligada à quantidade e espaçamento entre elas. Quando o espaçamento de plicas é menor e o número de plicas é grande, diz-se que uma concha é pauciplicada. Quando o espaçamento é menor e o número de plicas é grande, diz-se que a concha é multiplicada (Williams, 1965; Fonseca, 2001).

Com o objetivo de definir se estes dois caracteres quantitativos acima citados podem ter seus estados bem definidos e delimitados, uma análise de variância (ANOVA) foi realizada, utilizando o teste F para um alfa de 0,05 (Sokal e Rohlf, 1987). A preferência por este teste se deu principalmente pela sua facilidade de aplicação e consagração na literatura (*e.g.* Archie, 1985). O critério para separação entre os estados será a existência de intervalos morfométricos entre a medida das espécies.

O resultado obtido pode ser observado pelos gráficos da figura 11 e da figura 12. Nos dois gráficos observa-se a existência de uma diferença estatística entre as espécies, contudo, a utilização destes dois caracteres na presente análise é problemática. Apesar de haver diferença significativa entre os *taxa*, ainda há sobreposição de todos os dados e, dessa forma, não existem intervalos que possam justificar um corte arbitrário. Isto acaba ocasionando uma situação onde, ou se retira o caráter da análise, ou considera-se um estado para cada *taxon*, o que, obviamente, não traz informação para análise, resultando em um aumento no número de autapomorfias.

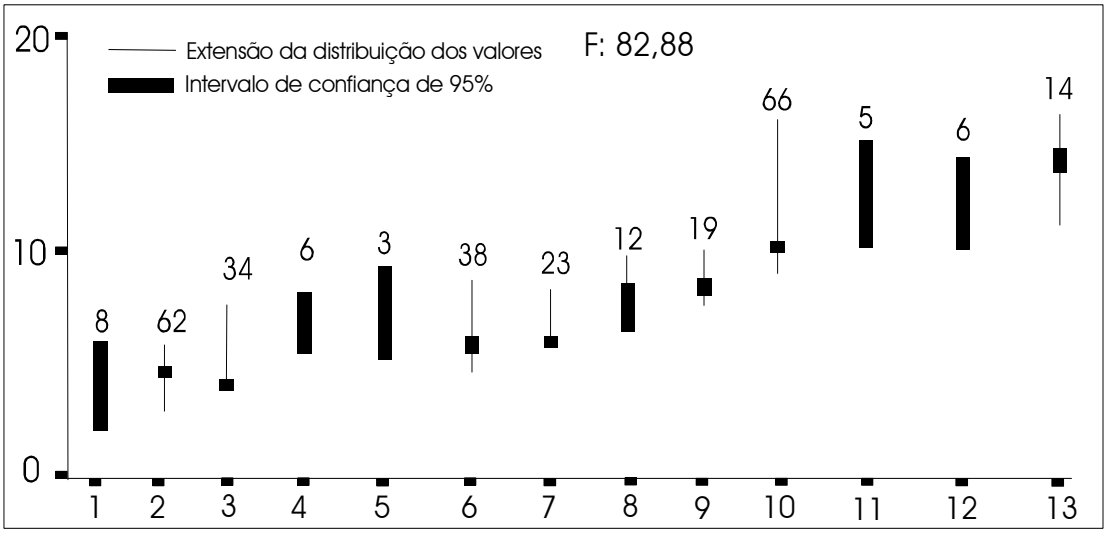


Figura 11: Gráfico da análise de variância do número de plicas das seguintes espécies. Eixo Y: número de plicas número acima das barras: número de indivíduos de cada espécie. 1=*Macropleura;* 2= *Patriaspirifer duodenarius;* 3= *Antispirifer harroldi;* 4= *Howellella cycloptera*; 5=*Janius shmidtii*; 6= *Australospirifer kayserianus* Bacia do Paraná; 7= Gênero novo e espécie nova; 8= *Nikiforaevna ferganensis*; 9=*Howellella tallenti;* 10= *Australospirifer hawkinsii* Andes Bolivianos; 11=*Parryspirifer scheii;* 12= *Costellispirifer perimelle*; 13= *Mucrospirifer pedroanus*

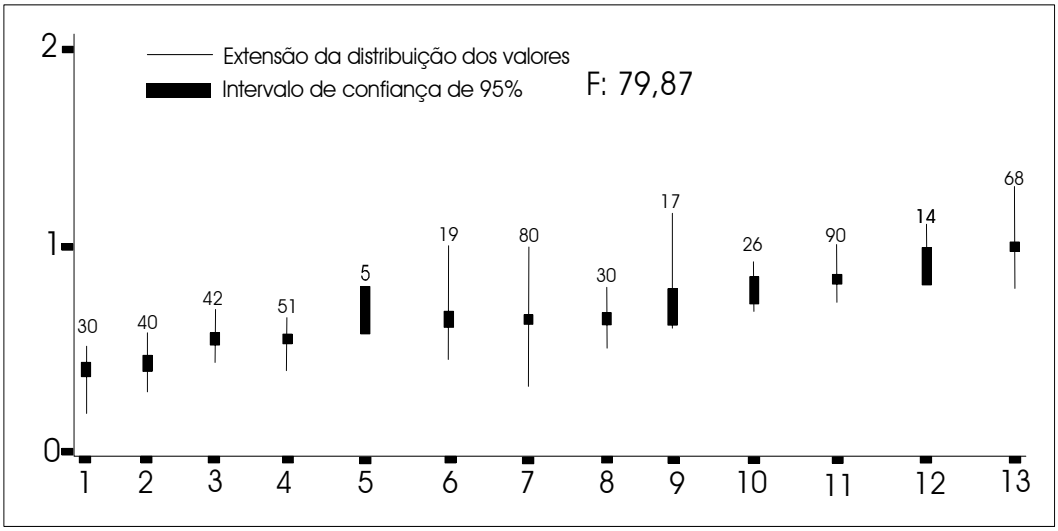


Figura 12: Gráfico da análise de variância do alongamento da concha. Eixo Y: Alongamento (comprimento/largura). Número acima das barras: Número de indivíduos de cada espécie; 1= *Patriaspiriefer cf. Patriaspirifer duodenarius;* 2= *Australospirifer kayserianus* Bacia do Paraná; 3=*Australospirifer hawkinsii* Andes Bolivianos; 4= *Patriaspirifer murchinsoni;* 5= *Howellella cycloptera*; 6= *Howellella tomheganensis*; 7= *Antispirifer harroldi;* 8= *Kozlowskiellina (Megakozlowskiellina) vaningeni*; 9= *Costellispirifer perimelle*; 10= *Eospirifer actuolineatus;* 11= *Howellella tallenti;* 12= *Howellella splendens;* 13= Gênero novo e espécie nova;

É possível retirar informação filogenética da análise?

O problema da escolha de caracteres quantitativos está baseado na premissa de que a delimitação dos estados não é arbitraria, mas sim correspondente à realidade. Desta forma, ao se delimitar estados como “baixo” e “alto”, fica implícito que todos os indivíduos que serão codificados como “baixo” não terão variação significativa entre si, e serão significativamente diferentes dos indivíduos pertencentes à classe “alto”. Porém, utilizar denominações qualitativas poderá encobrir a real distribuição de um caráter, caso este caráter, na verdade, seja morfométrico. De outro modo, um caráter morfométrico tratado como caráter quantitativo exibirá padrões de distribuição que poderão ser usados para codificação dos estados.

Outro problema usualmente encontrado em estudos que utilizam caracteres morfométricos é a sua delimitação arbitrária (Archie, 1985; Thiele, 1993), sem metodologia estatística. Análise estatística prévia faz-se necessário para verificação de padrões existentes na distribuição, gerando assim uma divisão adequada para codificação dos estados. Uma distribuição conjunta de dados morfométricos de varias espécies, que seja continua, sem disjunção (*i. e.* sobrepostas), dificilmente irá apresentar estados identificáveis para codificação e delimitação dos estados.

Muitos autores perceberam a importância de se tentar retirar informações filogenéticas de distribuições que sejam contínuas e sobrepostas. Duas posições podem ser adotadas com

relação aos caracteres morfométricos. Em uma, defendida por Pimentel e Riggins (1987), os caracteres morfométrcos devem ser retirados, pois não se aplica o conceito de homologia. De outro lado, Cranston e Humphries (1988) defenderam seu uso, desde que os caracteres morfométricos fossem submetidos a tratamento estatístico adequado.

Uma extensa literatura pode ser abordada para métodos estatísticos que tentam estabelecer estados de caracteres morfométricos com distribuição continua e sobreposta, ou seja, tentam transformar dados quantitativos em dados qualitativos. (*e. g.* Thorpe; 1984; Archie, 1985;.Thiele, 1993; Bookstein, 1994; David e Laurin, 1996; Rae, 1998; Zelditch *et al.*, 2000). Caso a distribuição seja contínua, porém disjunta (*i. e.* apresente intervalo) o modo mais rápido é utilizar os intervalos visíveis na distribuição como divisores de codificação (Mickevich e Johnson, 1976). Este método é bastante empregado na literatura, sendo a principal forma de extrair informação filogenética de distribuições contínuas, mas ainda disjuntas. (Archie, 1985).

Mas existe alguma forma estatística que realmente "retire" informação filogenética de uma distribuição continua e não disjunta? A idéia de extrair informação filogenética de dados contínuos vem do fato que, independente dos fatores ambientais que possam atuar, ou a plasticidade fenotípica que um caráter apresente, um caráter tem sempre uma origem biológica, justificando seu uso na análise (Rae 1998). Quando se faz um teste sobre as duas distribuições, por exemplo, usando análise de variância, na verdade, o que se testa é se conjuntos de dados são estatisticamente diferentes, ou fruto do acaso. Rae (1998) afirmou que se duas amostras são realmente diferentes, é porque ocorreu fenômenos biológicos (seleção natural) diferentes atuando sobre determinado caráter.

Uma forma alternativa de estabelecer estados em caracteres morfométricos seria a utilização de índices que considerem mais de duas variáveis, ou ainda análises multivariadas. Bookenstein (1994) críticou a utilização de caracteres morfométricos contínuos em análise multivariada. Para este autor, a principal critica de análise multivariada é se os caracteres definidos são ou não independentes. Porém, a grande parte de caracteres morfométricos são, de alguma forma, dependentes, portanto qualquer índice biométrico que se utilize será arbitrário. Dessa forma "a abordagem biométrica não é capaz de dizer com confidência que duas transformações são as mesmas" (Bookenstein 1994, pág. 212). Além do mais, qualquer tentativa de codificação de estados morfométricos que utilize análise multivariada está longe de ser testável como homologia, uma vez que um caráter, neste caso, representaria a mudança de uma forma geométrica dependente de outras formas, não havendo então relação de descendência

entre estados morfométricos. Esta opinião é compartilhada em parte por Swiderwski *et al.* (1998) e Zelditch *et al.* (2000) que reconheceram que a partir do momento que se considera um caráter morfométrico, não existe apenas uma medida unidimensional, mas uma série de medidas, que podem variar conjuntamente, sendo difícil de estabelecer um só caráter independente. Neste caso, os autores afirmaram que estas "variáveis não podem ser equivalentes ao caráter" (Zelditch *et al.*, 2000 pag. 80). Swiderwski *et al.* (1998, pág. 518) apresentam uma visão mais cética quanto aos métodos morfométricos, afirmando que "(...) similaridades são reconhecidas com base no compartilhamento de novidades (...) e métodos estatísticos podem descrever proximidades, mas não podem reconhecer similaridades". Ou seja, qualquer método que utilize técnicas estatísticas no reconhecimento de estados em caracteres morfométricos, incorrerá, de uma forma ou de outra, em arbitrariedades, sendo que a arbitrariedade é máximizada quando se usa o método de análise multivariada.

Desta forma, retirar informação filogenética de caracteres morfométricos é possível, porém, sempre haverá algum grau de arbitrariedade dependendo da escolha do método estatístico utilizado.

Estes caracteres são influenciados pelo meio (ou pelo substrato)?

A variabilidade que estes dois caracteres morfométricos (número de plicas e alongamento) apresentam, pode refletir a influência que o ambiente exerce sobre a forma da concha. Fürsich e Hurst (1974), estudando braquiópodes silurianos, perceberam que quatro caracteres são influenciados pela quantidade de energia do ambiente. Em paleoambientes de baixa energia, são comuns espécies com forâmen reduzido, com alas desenvolvidas, sulco mediano grande e número reduzido de plicas. Em espécies de paleoambientes com maior grau de energia do meio, são comuns espécies com pouco alongamento, e um maior número de plicas. Estes autores também encontraram uma relação positiva entre obesidade e tipo de sedimento entre os membros de Spiriferida. Quanto menor a granulometria do sedimento, maior a obesidade apresentada pelo individuo.

Schumann (1991) utilizou como referência a espécie recente *Terebratalia transversa* (Terebratulida), e demonstrou que o alongamento e o número de plicas apresentam uma extrema variação dentro da própria espécie. Segundo Schumann (1991), isto pode ter relação com a energia do meio: maior alongamento, ambientes mais calmos, menor alongamento, ambientes hidrodinamicamente estáveis. Estes dois estudos citados acima sugerem que estes dois tipos de

caracteres são de tal forma influenciados pelo ambiente, que poderiam mascarar a informação filogenética.

A utilização destes caracteres, ditos “influenciados pelo ambiente”, já apresentaram uma certa discussão sobre a sua inclusão, ou não, na análise (Bell, 1989; Sanderson e Donoghue, 1989; Emerson e Hastings, 1998; Källersjö, *et al.* 1999; Harris *et al.*, 2003). Tais caracteres são mais passiveis de evolução convergente e, desta forma, mais passíveis de se tornarem homoplasias que podem levar a evidências distorcidas das relações filogenéticas (Harris *et al.*, 2003), ou seja, considerar que determinados estados sejam homólogos, quando na verdade deveriam se apresentar como homoplasias, fenômeno este conhecido como atração dos ramos longos (“*long branch attraction”*). Particularmente, este fenômeno é potencialmente acentuado em fósseis que têm sua preservação controlada faciologicamente (Simões *et al.*, 2000). Retirar os caracteres que exibem tal padrão pode ser considerado arbitrário, uma vez que este procedimento constitui uma medida apriorística, atribuindo valor zero a possíveis “homoplasias” quando, na verdade, o termo homoplasia só pode ser confirmado após a análise. Marques e Gnaspini, (2001), admitiram que seria razoável retirar, ou dar pesos menores, a caracteres que exibem este tipo de suscetibilidade a evolução convergente. Porém, outros autores (*e.g.* Källersjö, *et al.* 1999), defenderam a permanência de tais caracteres na análise, pois quando se retiram caracteres potencialmente homoplásticos, as análises geralmente resultam em árvores menos resolvidas.

Dessa forma, justifica-se a retirada destes dois caracteres - número de plicas e alongamento da concha - por dois motivos: a ausência de intervalos, havendo sobreposição em todas dsitribuições; e a susceptibilidade destes caracteres a influencia do meio, aumentando a chance de serem geradas falsas homologias.

Outros caracteres não incluídos

Além de número de plicas e alongamento da concha terem sido retirados antes da análise, outros dois caracteres, processo julgal e curvatura da interárea pedicular foram igualmente retirados. A importância destes dois caracteres se dá pois são utilizados usualmente como possíveis caracteres diagnósticos para muitos *taxa* de braquiópodes (*e.g.* Pitrat, 1965; Boucot, 1975; Goldman e Mitchell, 1990).

Processo Julgal

O processo julgal é uma estrutura comum a muitos braquídios de braquiópodes. Refere-se a uma projeção que cresce ventromedialmente a partir da camada primária do inicio da espirália, e que não chegam a se coalescer (Williams *et al.*, 1965). Quando há coalescimento entre estas duas projeções, e também participação de material secundário, diz-se que estas duas estruturas tornaram-se uma estrutura denominada *jugum* (Figura 13, Williams *et al.* 1966). Os ambocoelíneos são os únicos *taxa* que não apresentam processo julgal entre o espiriferídeos (Goldman e Mitchell, 1990). Porém, como ressaltado por Boucot (comunicação pessoal, 2005), a ausência deste caráter pode ser, na verdade, um artefato tafonômico de coleta e preparo. Pelos motivos expostos acima, esse caráter foi desqualificado no presente estudo.

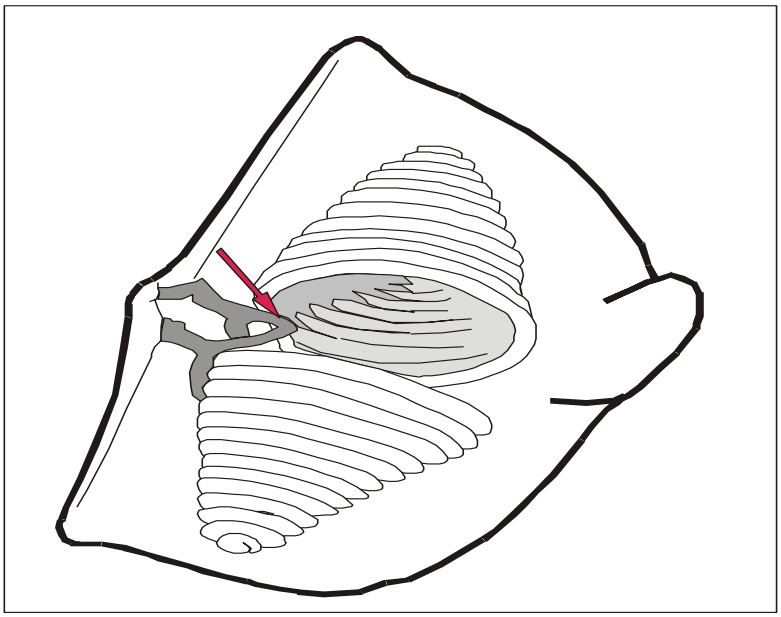


Figura 13: Posicionamento do processo julgal coalescido – seta vermelha (baseado em Williams *et al.* 1966).

Curvatura da interárea

Inicialmente determinado por Williams *et al.* (1965), uma concha é dita ortóclina quando a interárea de uma das valvas apresentam-se no mesmo plano da linha de comissura da concha, ou, como denotou Williams *et al.* (1965), a interárea se localizar a 90° de uma linha perpendicular imaginária à linha de comissura (Figura 14). Caso a angulação seja diferente de 90° , têm-se nomes distintos para este tipo (*e. g.* apsáclina, anaclina, entre outros).

A curvatura da interárea está relacionada ao modo de vida do espiriferídeo, relativo ao substrato que habitava (Fürsich e Hurst, 1974), sendo influenciado pelo ambiente, além de ser

influenciado pela presença e forma do pedículo, que sai da abertura localizada na interárea pedicular, restringindo o desenvolvimento da interárea e do bico. Um terceiro fator que também pode influenciar é o tipo de crescimento da concha, pois as inclinções da intrárea são dependentes das mudanças nas taxas de crescimento da concha Williams *et al.* (1965).

Devido ao forte componente ambiental e alométrico deste caráter, ele foi retirado *apriori* da análise.

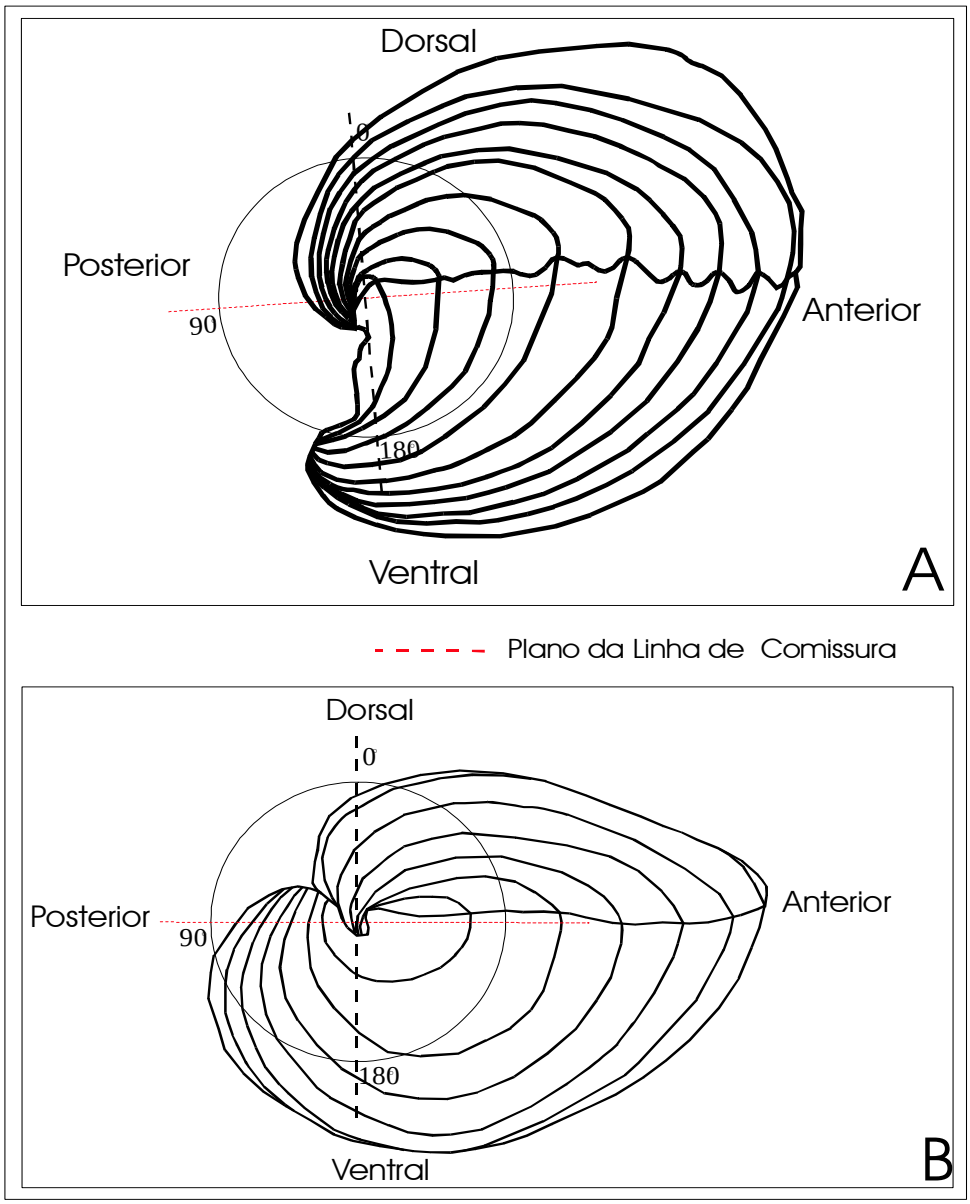


Figura 14: Exemplo de duas espécies de braquiópodes hipotéticos, onde em **A**, a interárea pedicular tem inclinação maior de 90° em relação ao plano de linha de comissura e em **B**, menor que 90°.

2.4 Lista de Caracteres

1- Concha mucronada

(0: ausente; : presente).

A concha é mucronada quando apresenta extremidades cardinais finas e angulosas, (Williams *et al.* 1965). A concha não é mucronada quando as extremidades cardinais apresentam-se ovaladas (Figura 15 A). O estado mucronado pode variar em tamanho e forma dentro de uma espécie. (Figura 15 B, C).

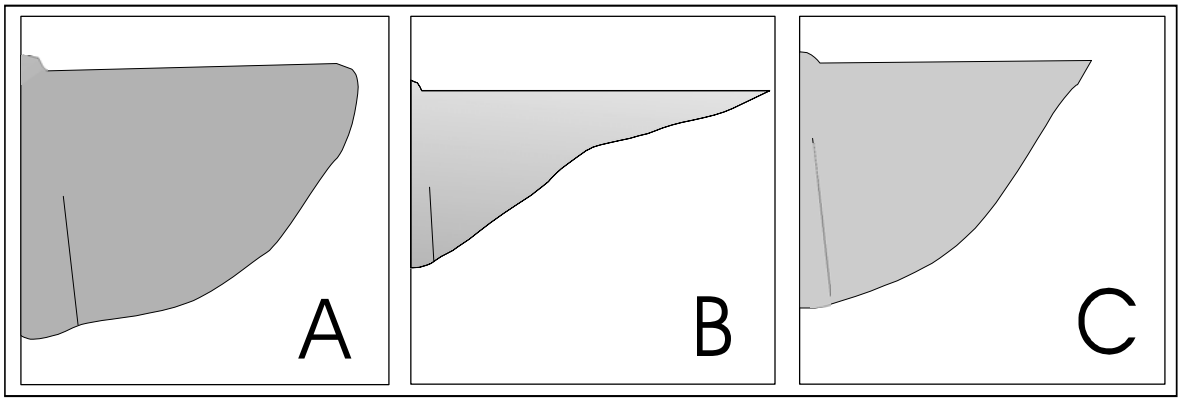


Figura 15: Demonstração dos tipos de extremidade da concha. A -Concha não mucronada. B- Concha mucronada com ala desenvolvida. C- Concha mucronada.

2- Desenvolvimento de ala

(0: não desenvolvida; 1: desenvolvida).

A ala corresponde aos prolongamentos laterais provenientes da linha cardinal em “forma de asa” (Williams *et al.* 1965). Embora muitos autores utilizem o caráter “mucronado” como sinônimo de “ala” (*e. g.* Rudwick, 1970), ambos podem ser considerados independentes pela natureza do prolongamento da “ala” ser muito maior que as extremidades (Figura 15 B). A presença ou ausência de ala pode estar associada a sua difícil preservação, devido à fragilidade da sua estrututra e desta forma, dificultar a visualização em moldes internos.

3- Presença de sulco/ dobra

(0: ausente; 1: presente).

Alguns *taxa* podem apresentar uma depressão na parte mediana da valva pedicular, no sentido antero-posterior, correspondendo à dobra na valva braquial. Para Rudwick (1970), esta estrutura é uma deflexão causada pela mudança na aceleração da taxa de crescimento desta região em relação ao resto da concha. Desse modo, o aumento na aceleração da taxa de crescimento produzirá, durante a ontogenia, um adulto com sulco “fundo”, e uma diminuição na aceleração, produzirá um sulco “raso”. Porém, a distinção entre sulco raso e fundo é, muitas vezes, indistinta, sendo difícil determinar sua real medida, seja pela forma de preservação, seja pelo tamanho reduzido da concha (Figura 16).

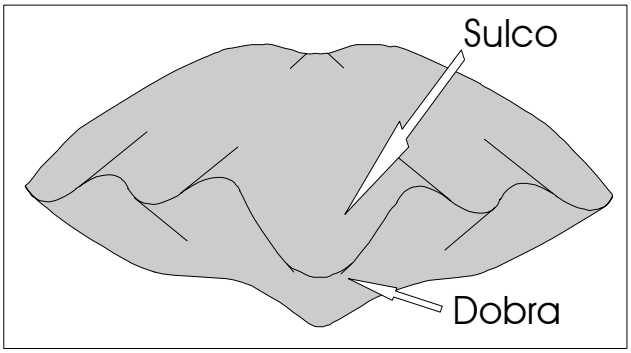


Figura 16: Posicionamento do sulco na concha

4- Formato de sulcos/dobras

(0: em forma de “U”; 1: em forma de “V”; 2: em forma de calha; 3: em forma de “V” com ângulo arredondado).

O sulco pode apresentar-se em diversas formas, podendo ter a extremidade angulosa (figura 17 A) ou não-angulosa. Quando não angulosa, o sulco pode ser em forma de calha (figura C), ou com a extremidade arredondada (figuras B e D). Esta última se subdivide em forma de "U" (figura 17 B), quando a largura do sulco é igual ao comprimento, e em forma de "V" com angulo arredondado (figura 17 D), quando a largura é menor que o comprimento. Este último caso é bem marcado em apenas uma espécie utilizada no presente estudo, *Brachyspirifer rousseaui* (Estampa 1 – Figura 6).

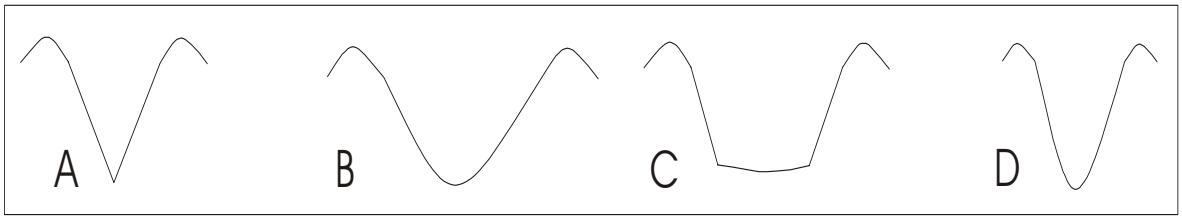


Figura 17: Tipos de sulco: A- Em forma de V; B- Em forma de U; C- Em forma de calha; D- Em forma de V, com ângulo do sulco arredondado.

5-Presença de plicas

(0: ausente; 1: presente; 2: plicas únicas aparecendo lateralmente ao sulco).

Plicas refere-se a série de ondulações no plano de comissura da concha. O estado 2 é representado pela ocorrência de apenas um par de ondulações de paralelas ao sulco, sendo um caráter diagnóstico de *Plicocyrtia petasus*. (Estampa 1, Figura 5).

6- Plicas medianas no sulco

(0: ausente; 1: presente; 2: bifurcando na parte anterior da dobra; 3: plica rasa).

As plicas podem estar presentes no sulco, podendo estar bifurcada (estado 2) ou não (estado 1). O estado 3 é definido por uma pequena ondulação presente no sulco, porém tão rasa que pode parecer estar ausente.

7- Plicações bifurcadas

(0: ausentes; 1: presentes).

As plicas podem ramificar-se durante o desenvolvimento em alguns *taxa*, como *Perryspirifer scheii* (Estampa 1 Figura 14). Um dos primeiros autores a identificar padrões de ramificação nas plicas foi Bancroft (1945) com alguns *taxa* da Ordem Strophomenida. Gunji (1989) aplicou modelos matemáticos em braquiópodes terebratulídeos do Neógeno, identificando três padrões que as bifurcações apresentariam ao longo da concha: 1) ramificações ocorreriam como vários eventos de acresções bilaterais (Figura 18 A); 2) as ramificações correriam como acresções bilaterais uma única vez ao longo da ontogenia (Figura 18 B); 3) as ramificações ocorreriam como acresções unilaterais, aproximando-se do modelo de Bancroft (1945 - Figura 18 C). Neste modelo é interessante reconhecer que há uma hierarquia ente as

bifurcações. Todos os *taxa* listados na presente análise, e que apresentarem plicas bifurcadas, aproximariam-se ao modelo de ramificações bilaterais que ocorrem uma única vez na ontogenia.

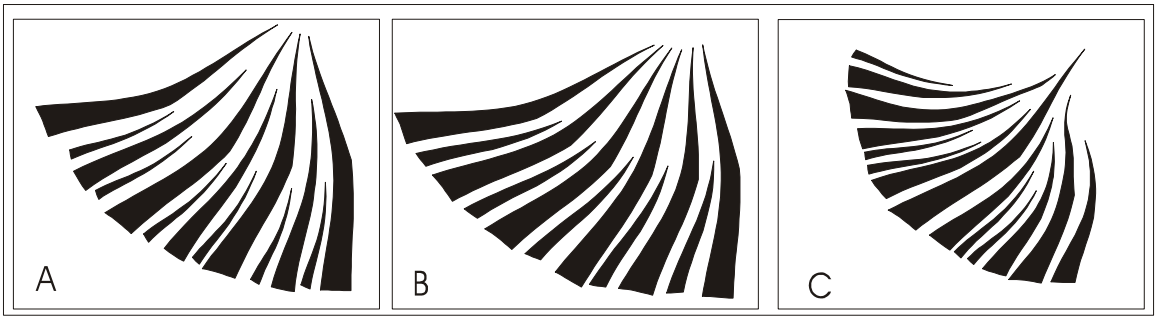


Figura 18: Padrões associados a disposição das ramificações das plicas baseados nos tipos descritos por Gunji (1989): A: vários eventos de acresções laterais; B: acresção bilateral; C: acresções unilaterais.

8 – Largura do sulco em relação as plicas

(0: Largura maior 1: mesmo tamanho).

O sulco pode apresentar largura maior que a largura das plicas (estado 0) ou o sulco pode apresentar a mesma largura das plicas (estado 1). Este caráter é condicionado pelo baixo número de plicas que estes *taxa* apresentam, uma vez que em um espécime com baixo número de plicas haveria espaço para desenvolvimento de plicas com largura tão grande quanto a largura do sulco. Apesar de ser um caráter morfométrico, o estado 0 é bem marcado em alguns *taxa*, como nas espécies pertencentes ao gênero *Howellella* de sedimentitos da América do Norte (Estampa 1, Figura 12).

9- Expressão das “costelas” na interárea

(0: normal; 1: proeminente).

A interárea por definição é a parte externa da área cardinal localizada posteriormente entre o umbo e a margem posterior da concha (Williams e Rowell, 1967). Segundo Williams e Rowell (1967) a presença de interárea está relacionada ao tipo de crescimento que a concha apresenta, no caso de espiriferídeos, crescimento mixoperiferal, ou seja, tanto a parte posterior quanto a parte anterior da concha crescem na direção anterior. A interárea pode apresentar padrão de escultura por costelação. Tal feição foi descrita primeiramente por Rogers e Pitrat (1987) em uma única espécie, mas estão presentes na interárea da maioria dos braquiópodes. Muito embora os autores não tenham discutido a origem das costelas na interárea, infere-se aqui

que estas ondulações são provenientes, provavelmente, do crescimento irregular da interárea, processo análogo ao aparecimento de lamelas de crescimento como representação de períodos de maior ou menor acréscimo de material carbonático à concha. Apesar desta feição ser comum a muitos braquiópodes, o estado 1 está presente em poucos *taxa*, como o *Tylothyris subvaricosa* onde este estado é caracterizado por um padrão de costelação muito bem marcado na interárea, apresentando-se ondulado em vista longitudinal (Estampa 1, Figura 7 e 8).

10- Lamelas de crescimento I

(0: inconspícua; 1: presente).

Lamelas de crescimento são linhas radiais resultantes da variação da taxa de crescimento da concha, processo análogo ao que ocorre nas linhas de crescimento em Mollusca (Rudwick, 1970). Basicamente, o processo está relacionado à períodos de menor taxa de crescimento, representados pelas linhas visíveis, e períodos de maior taxa de crescimento, representados pela ausência destas. Segundo Rudwick (1959), durante a fase normal de crescimento o vetor é principalmente horizontal e perpendicular à concha na direção anterior. Durante a fase de formação das linhas de crescimento, devido, provavelmente, ao estresse ambiental, a resultante do vetor de crescimento verticaliza-se, havendo retardo na adição de material secretado, ou mesmo a sua ausência. Williams e Rowell (1965) denominaram esta fase de “regressão”. Hiller (1988), por sua vez, denominou esta fase de retração.

Posteriormente, Williams (1971) reconheceu dois tipos diferentes de “regressão”, a primeira denominada regressão *sensu strictu*, que está relacionada à total falta de secreção, e confere à lamela a forma falhada vista ao microscópio. Gaspard (1990) determinou que a parada total de secreção ocorre quando a concha se fecha por muito tempo, por exemplo, durante mudanças ambientais, ou mesmo quando houver danos à margem do manto. O segundo tipo de formação de lamelas é denominada “reflexão”, que está somente relacionado à mudança de vetor de crescimento devido ao “recuo” do manto (Williams 1971). Tanto a regressão *sensu strictu* quanto a reflexão podem coexistir.

Hiller (1988) classificou em três tipos de linha de crescimento, conforme a origem e o período de formação. O primeiro tipo foi denominado de “inconspícua”, originada por flutuações diárias, envolvendo apenas o perióstraco, sendo reconhecidas apenas ao microscópio. Este tipo dificilmente é preservado no registro fóssil. O segundo tipo foi denominado “lamelas de crescimento devido a eventos cíclicos”, envolvendo o perióstraco e parte da camada

primária. O aparecimento deste tipo de linha de crescimento estaria envolvido a eventos cíclicos, por exemplo, alterações de salinidade, temperatura, pH entre outros. E por fim, o terceiro tipo, que Hiller (1988) não denominou especificamente, mas associou as linhas de crescimento à eventos "aleatórios", ou seja, mudanças imprevisíveis, em situações de *estresse* ambiental extremo, como mudanças climáticas de caráter global, mudança de fluxo de sedimentação, tempestades, entre outras, fato este comprovado em braquiópodes do Néogeno da Polônia por Tomasovych e Farkas (2005). Este tipo envolve as três camadas da concha (camadas secundária,primária e perióstraco), sendo esta forma preservadas em moldes internos (figua 19 B).

Porém, toda literatura discutida enfatiza que os fatores ambientais são os únicos a influenciar a morfologia das lamelas de crescimento, sendo que, levando em conta esta premissa, não seria um caráter recomendável para análise. Entretanto, ao analisar mais profundamente os grupos, nota-se que os delthyridídeos aqui descritos têm um tipo de lamela mais proeminente, aparecendo sempre como marcas no molde interno, possivelmente devido ao segundo ou terceiro tipo de lamela como descrito por Hiller (1988). Em contraposição, por exemplo, aos espécimes atribuídos à Cyrtioidea que, quando apresentam lamelas tênues, quase imperceptíveis, lembram o primeiro tipo de lamela de Hiller. Este fato pode ser evidência de que existe um componente genético na determinação deste caráter. Desta forma, aceitam-se as diferenças neste caráter como decisivo para determinar os estados, sendo o estado "ausente" equivalente às linhas de crescimento inconspícuas e "presente" aos outros dois tipos de lamelas de crescimento, como definido por Hiller (1988).

11- Lamela de crescimento II
(0: padrão não-franjado; 1: padrão franjado).

Além dos três tipos descritos por Hiller (1988), um quarto tipo, denominado padrão franjado (estado 1), foi citado em uma série de trabalhos (Alavarez *et al.* 1985; Brunton e Alvarez, 1989; Alvarez e Brunton, 1990; Alvarez e Brunton, 1991), apenas para *taxa* do grupo Athyrida. No modelo destes autores, as lamelas se formariam por ocasião da exposição temporária e rápida do epitélio das "zonas generativas" (*sensu* Williams, 1977), retomando seu crescimento normal posteriormente, tendo como resultado o padrão franjado. Possivelmente, isto aconteça quando a taxa de crescimento das células da zona generativa seja maior que a de

deposição de material carbonático da concha. Devido a este recuo entre as franjas pode aparecer uma zona de cisalhamento, representando o momento da exposição do epitélio (Alvarez e Brunton, 1990 - Figura – 19 A).

Diferentemente de Hiller, (1988), Alvarez e Brunton (1990; veja também Alvarez e Brunton, 1991) determinaram o padrão franjado como uma estrutura adaptativa, podendo ser relacionado, por exemplo, à proteção da concha.

Apesar desta estrutura não ter sido descrita com a mesma acuidade para espiriferídeos, considera-se aqui o padrão franjado dos Athyrida homólogo ao padrão franjado dos taxa *Koszlowskiellina*, *Tylothyris*, *Fimbrispirifer* e *Mucrospirifer*.

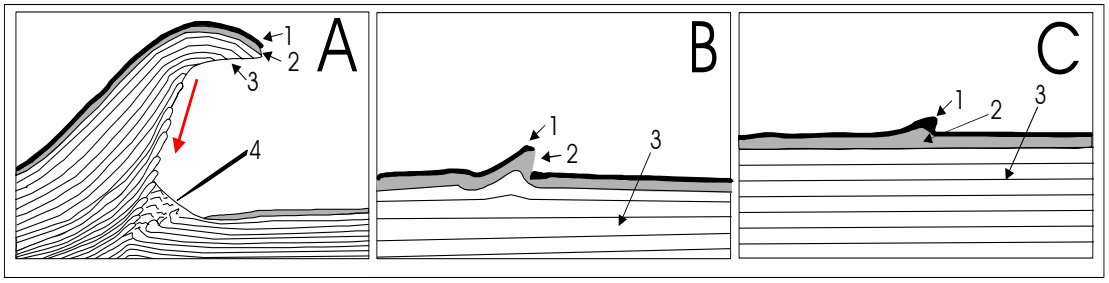


Figura 19: Esquema da gênese de lamelas Hiller (1988); Williams (1977); A-formação das lamelas segundo o "quarto" tipo (Alverez e Brunton 1990) com exposição de grande parte de material secundário da concha; B-lamela formando com exposição parcial da camada primária da concha; C- lamela formada apenas com exposição de perióstraco. 1- perióstraco; 2- camada primária , 3- camada secundária; 4- zona de cisalhamento.

12- Placa Crural

(0: ausente; 1: presente).

Este é um termo que se aplica à uma estrutura que é possivelmente homóloga a outras presentes em outras ordens de braquiópodes – em Pentamerida, por exemplo, esta estrutura é connhecida como placa braquial (Williams *et al.* 1965). Segundo a definição de Williams *et al.* (1965) para os Spiriferida, esta estrutura pode ser reconhecida como uma placa que se estende da base da valva braquial, próximo ao ctenoforídio, em direção medial (Figura 20).

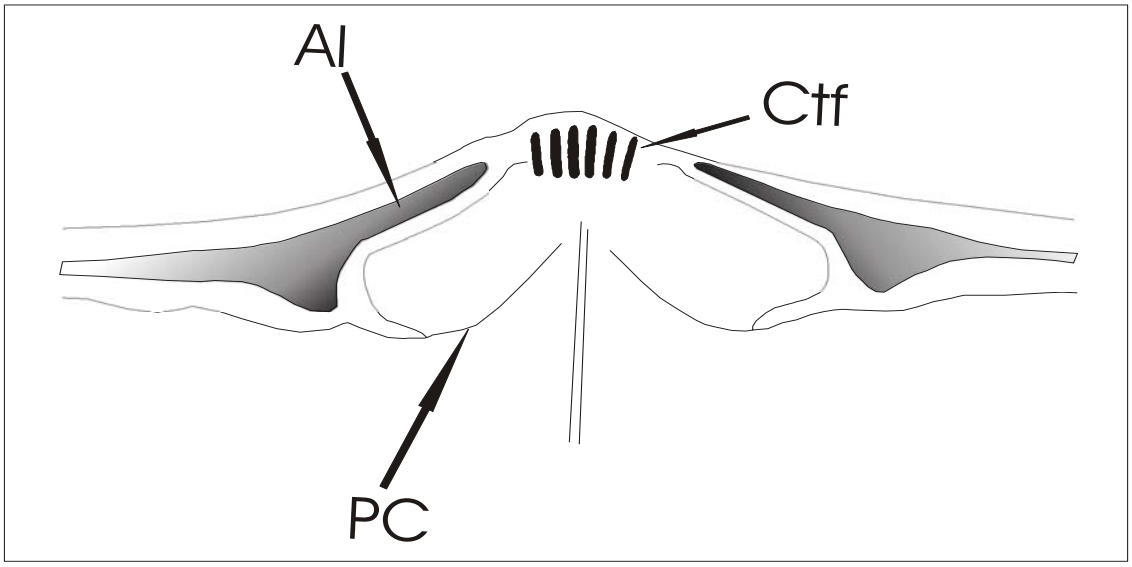


Figura 20: Esquema das estruturas encontradas na charneira. PC- Placa Crural; Al- alvéolo do dente; CTF- Ctenoforídio.

13- Cobertura deltirial

(0: ausente; 1: presente).

A cobertura deltirial é uma placa com forma triangular que fecha o deltíreo, formada pelo crescimento das placas deltidiais durante a ontogenia do espécime (Figura 21). O deltíreo é a abertura na valva pedicular por onde emerge o pedículo. Segundo Rudwick (1970), existem basicamente dois tipos de cobertura deltirial. Quando o pedículo está presente durante a ontogenia, as placas deltidiais podem fundir-se em uma cobertura única, atrofiando o forâmen, formando o deltídio. Caso não haja aparecimento do forâmen durante toda ontogenia, as placas se unem até a fusão, sem deixar vestígio de forâmen, quando então essa cobertura passa a ser denominada pseudodeltídio (Rudwick, 1970).

Devido à natureza da preservação desta feição, ou pela falta de informação na literatura, o reconhecimento do tipo de cobertura deltirial torna-se difícil, sendo assim, aqui será considerada apenas a presença ou não da cobertura deltirial.

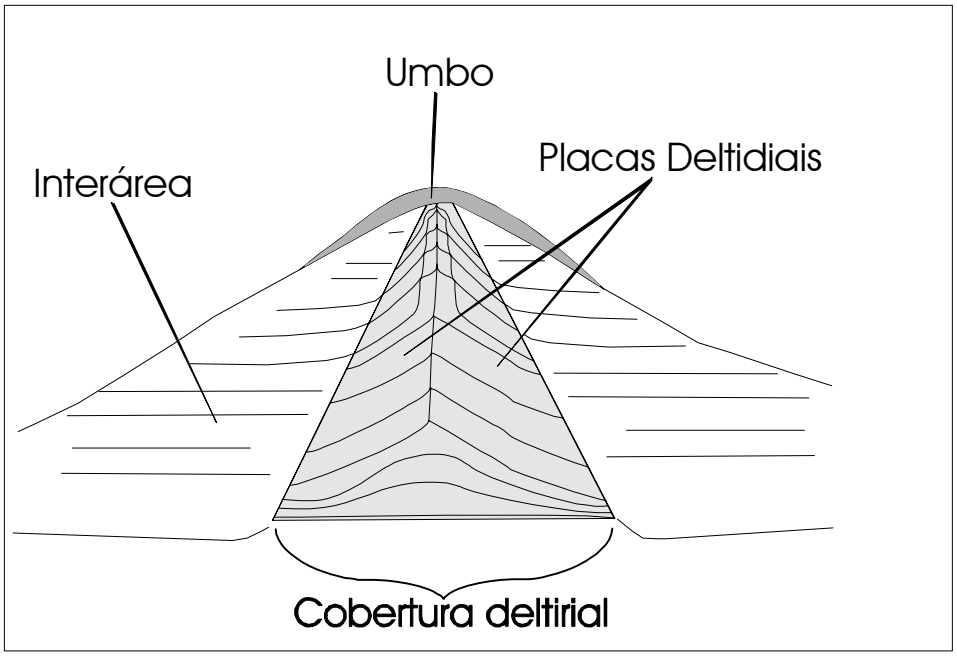


Figura 21: Esquema e disposição da cobertura deltidial, bem como das placas deltidiais junto a interárea.

14- Forâmen

(0: ausente; 1: presente).

O forâmen é o nome da abertura pela qual o pedículo emerge, estando sua existência condicionada ao aparecimento da cobertura deltirial (Rudwick, 1970). A cobertura deltirial que ficou em volta do forâmen é denominada colar (Figura 22). Desta forma, em espécimes de braquiópodes cuja cobertura deltirial não estiver presente, este caráter apresenta-se não aplicável.

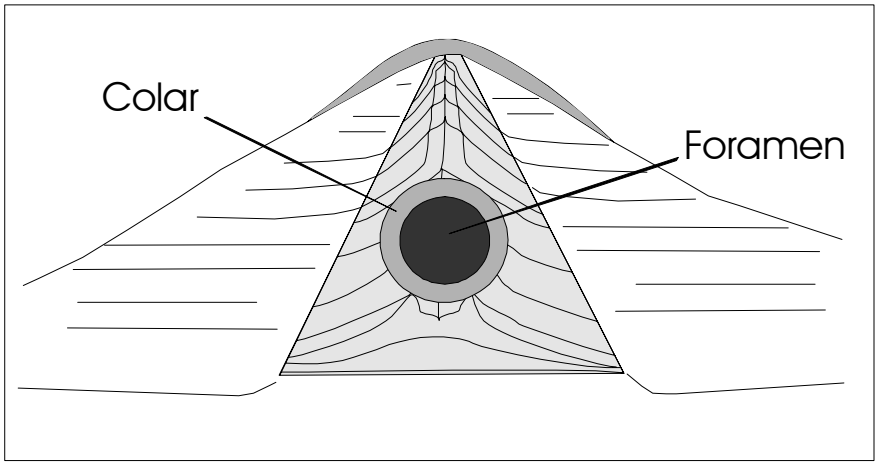


Figura 22: Forâmen desenvolvido, com apresença de colar na cobertura deltirial.

15- Processo cardinal

(0: ausência de qualquer tipo de processo cardinal; 1: presença de ctenoforídio no mesmo plano da interárea, como continuação da cardinália; 2 presença de ctenoforídio na cavidade nototirial; 3: presença de área cardinal bilobada).

O processo cardinal é uma estrutura presente na maioria dos braquiópodes, localizado comumente na cardinália, entre os alvéolos, se utilizado como apoio para fixação do músculo didutor na valva braquial. O termo ctenoforídio foi aplicado primeiramente para o processo cardinal em espiriferídeos por Boucot (1973) e, posteriormente, definido por Carter *et al.* (1994) como um processo cardinal estriado, em forma de pente. Em *Hysterolites,* devido a elevação da plataforma nototirial, o ctenoforídio é localizado no plano da interárea como continuação da cardinália (Estampa 1, Figura 9). Em *Ambocoelia* o processo cardinal é uma área cardinal bilobada, (Estampa 2, Figura 1), sendo assim definido os três estados deste caráter.

16- Desenvolvimento da placa crural

(0: não encostando na valva braquial; 1: encostando na valva braquial; 2: encostando na valva braquial, e desenvolvendo-se antero-posteriormente até a metade da concha).

A placa crural pode desenvolver-se normalmente (estado 0), ou desenvolver-se até o assoalho da valva braquial (estado 1, Estampa 1, Figura 11). Em *Ambocoelia* a placa crural desenvolve-se até metade da concha isolando o campo de inserção da musculatura na valva braquial, correspondendo ao estado 2 (Goldman e Mitchell, 1990).

17- Septo mediano ventral

(0: ausente; 1: presente; 2: grande, encostando na valva braquial).

Septo desenvolvido na valva pedicular, constituído de material secundário, dividindo o campo muscular longitudinalmente. O estado 2 é determinado quando o septo mediano pedicular desenvolve-se até o assoalho da valva braquial quando a concha encontra-se fechada (Estampa 1, Figura 10; Estampa 2, Figura 3).

18- Convexidade da Concha

(0: igual; 1: subigual – valva braquial maior; 2: subigual – valva pedicular maior).

Quando as valvas da concha apresentam a mesma altura, diz-se que a concha tem convexidade igual (Figura 23 A). Caso apresentem alturas diferentes, diz-se que a concha é subigual, podendo a valva pedicular (Figura 23 B) ou a valva braquial (figura 23 C) ser a maior. O aumento da valva pedicular está relacionado ao aumento concomitante da interárea pedicular, sendo possivelmente um caráter adaptativo para substratos lamosos (Rudwick, 1970; Fürsich e Hurst, 1974).

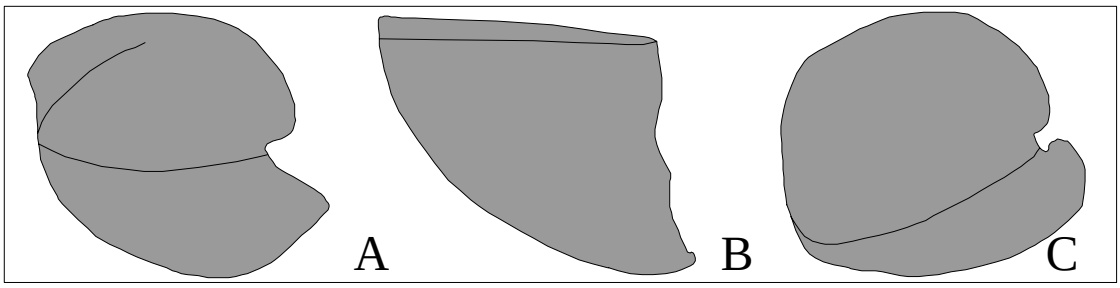


Figura 23: Convexidade das conchas. A- concha igual; B- concha subigual, com valva pedicular maior; C- concha subigual, com valva braquial maior.

19- Capilação I

(0: ausência 1: presença).

Existem basicamente dois tipos de micrornamentação: capilação e espinhos. Capilação e espinhos são citados na literatura como sinônimos da mesma estrutura (Caster, 1939), ou como estruturas com origens diferentes (Ivanova, 1967). Gourvennec (1989) foi o primeiro a reconhecer capilação e espinhos como caracteres distintos. Para este autor, capilas (*capillae*) são estruturas com origem na parte interna da concha, surgindo como pequenas ondulações, freqüentemente sub-radialmente arranjadas, e, posteriormente, divergindo a partir dos sulcos entre as plicas. Os espinhos, por sua vez, originam-se entre as lamelas de crescimento (Gourvennec, comunicação escrita, 2005).

20- Capilação II

(0: tipo “eospiriferídeo”; 1: tipo “delthyridídeo”).

Gourvennec (1989) notou que existem dois tipos de capilações possíveis entre os espiriferídeos basais. O primeiro seria o tipo “eospiriferídeo”, presente entre grande parte dos *taxa* do grupo Cyrtioidea, e caracterizado por pequenas ondulações, cobrindo toda concha no

sentido antero-posterior (Figura 24 A). O segundo tipo é o tipo “delthyridídeo”, predominante não só em Delthyridoidea, como também em outros *taxa* de espiriferídeos basais. Neste tipo as capilações aparecem mais estreitas, paralelas ao vetor de crescimento da concha, não recobrindo totalmente a concha, podendo apresentar pequenas projeções nas lamelas de crescimento, que não são homólogas aos espinhos (Figura 24 B).

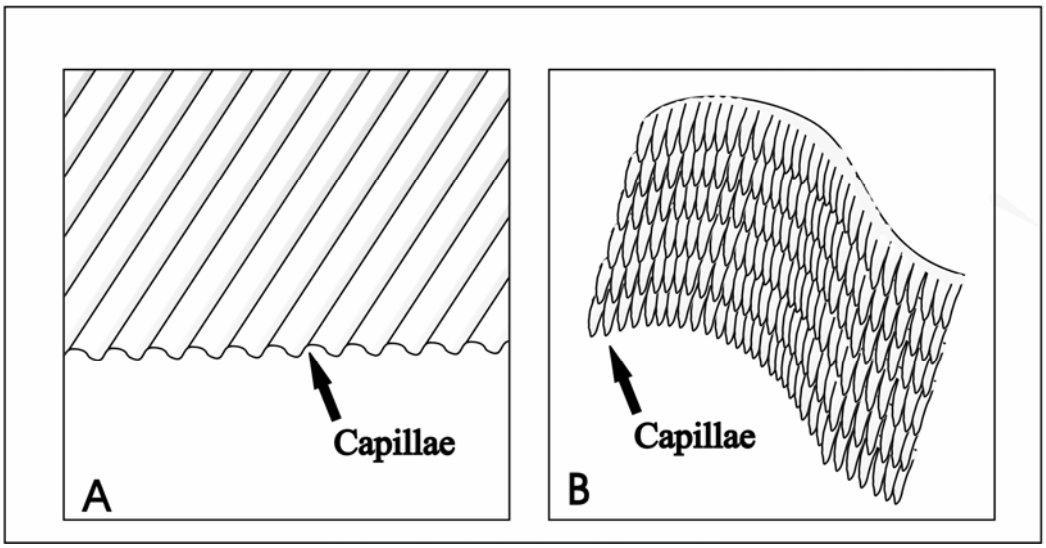


Figura 24: A- Capilação tipo “eospiriferídeo”; B- Capilação tipo “delthyridídeo” (baseado em Gourvennec, 1989).

21- Capilação III (sub-tipos da capilação tipo “delthyridídeo”)

(0: externa; 1: interna).

Gourvennec (1989) determinou que para cada tipo de capilação haveria dois sub-tipos, tanto para o tipo “eospiriferídeo”, quanto para o tipo “delthyridídeo”. Esta distinção que Gourvennec (1989) determinou, possibilitou uma ordenação prévia do carater “capilação” como pode ser observado na Figura 25.

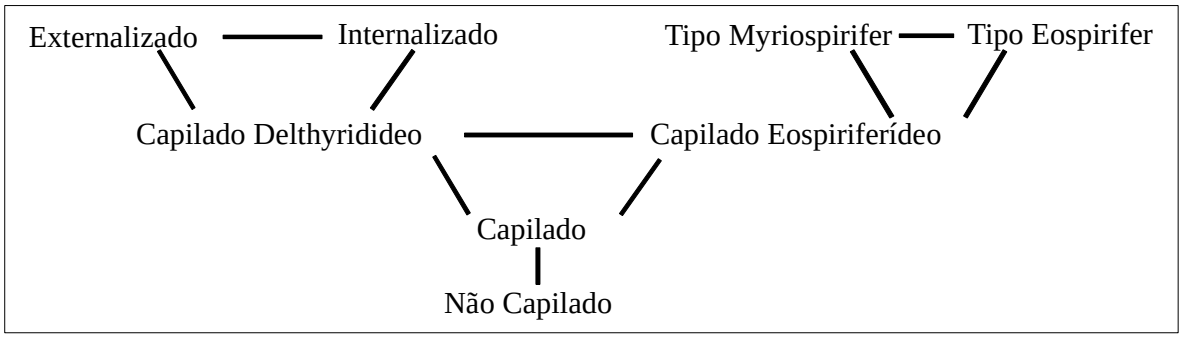


Figura 25: Ordenação do caráter “capilação”.

Dentro do tipo “delthyridídeo” a capilação apresenta-se externalizada (estado 1), quando pode ser visualizada na concha, ou internalizada (estado 2), quando esta estrutura é visualizada apenas na camada secundária da concha, sendo este último estado díficil de ser observada em espécimes que sofreram qualquer diagênese.

22- Capilação IV (sub-tipos da capilação tipo “eospiriferídeo”)
(0: sub-tipo *Eospirifer*; 1: sub-tipo *Myriospirifer*).

Dentro do tipo “eospiriferídeo”, Gourvennec (1989) indentificou mais dois sub-tipos de capilação. O primeiro (estado 0) foi descrito para o gênero *Eospirifer* e é encontrado em outros *taxa* dentro de Cyrtioidea, como *Cyrtia* e *Plicocyrtia*, caracterizando-se por ter capilas semicirculares em corte transversal, apresentando um sulco mais largo que as próprias capilas (Estampa 1 – Figura 5). Já o segundo tipo é encontrado apenas no gênero *Myriospirifer* (Gourvennec, 1989) e se caracteriza por apresentar-se trapezoidal em corte transversal, e com sulcos menores que as próprias capilas.(Estampa 2 – Figura 2)

23-Espinho
(0: ausente 1: presente tipo “delthyridideo”; 2: presente tipo “martinídeo”; 3- Presença de espinho tipo “*Ambocoelia”*).

O espinho tipo “delthyridídeo” foi descrito por Gouvernnec (1987) como estruturas originando-se necessariamente nas margens das lamelas de crescimento, apresentando um sulco antero-posterior denominado “canaleta”. Este autor concluiu que muitas formas descritas na literatura designadas como novas estruturas, são errôneas, quando na verdade

representamformas desgastadas do espinho (figura 26). Em *Eurekaspirifer*, *Mauispirifer* e nas Subfamílias mucrospiriferinae e koszlowkielinae (*sensu* Pitrat, 1965) os espinho podem estar ausentes, porém segundo Boucot (2003, comunicação escrita) esta ausência pode ser devido ao tipo de preservação. Rudwick (1970) sugeriu que esta estrutura pode estar associada a proteção do indivíduo contra possível predação. Para Williams (1977), os espinhos serviriam como proteção das estruturas sensoriais, denominadas "setas".

Apesar de não haver estudos a respeito da ornamentação de martiniídeos, considera-se o estado 2 como um estado à parte. Em grande parte dos martiniídeos, a presença de espinho é demonstrada por marcas deixadas na concha. Já o estado 3 teve a morfologia de seus espinhos estudada apenas em *Ambocoelia* por Balinski (1975). Neste caso, os espinhos deste gênero são caracterizados por serem pequenas elevações cilíndricas, conferindo o aspecto “papiloso” à superfície da concha (como definido em Carter *et al.*, 1994).

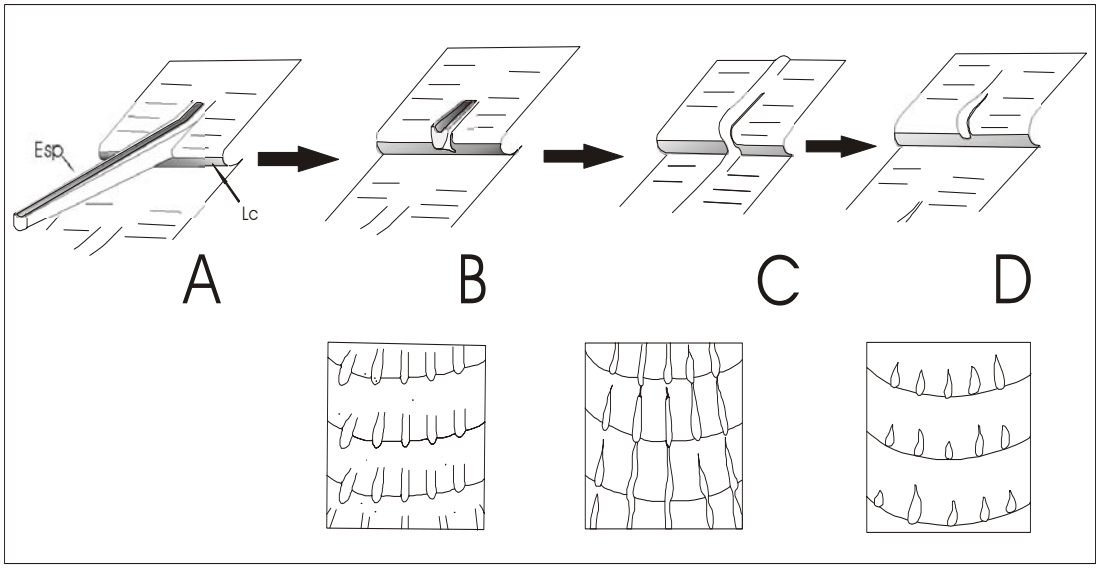


Figura 26: Espinho deltirídeo e sua possível morfologia devido a abrasão e/ ou outros processos tafonômicos. A a D seqüência temporal de abrasão de espinho e sua morfologia (adaptado de Gourvennec, 1987); Esp- Espinho; Lc- Lamela de crescimento.

24- Tipo de espinho “delthyridídeo”

(0: tipo padrão; 1: tipo *Elita*; 2: tipo *Paraspirifer*; 3: tipo *Ivanothyris*).

Dentro do tipo “delthyridídeo” de espinho, Gourvennec (1987) identificou quatro sub-tipos. O tipo aqui denominado como padrão apresenta a disposição radial e sinuosa, e foi descrito por Gourvennec (1987) como o tipo básico dos delthyridídeos. O gênero *Paraspirifer*

apresenta uma disposição radial onde a cada três espinho, aparece um quarto espinho maior (Figura 27 A). *Ivanotyris* apresenta grupos de três espinhos dispostos triangularmente, e lateralmente amparados por um único espinho maior (Figura 27 B). No gênero *Elita* o espinho desenvolve-se com duas “abas” laterais bem como pela presença de um sulco (ou “canaleta”) na parte ventral do espinho. (Figura 27 C e D).

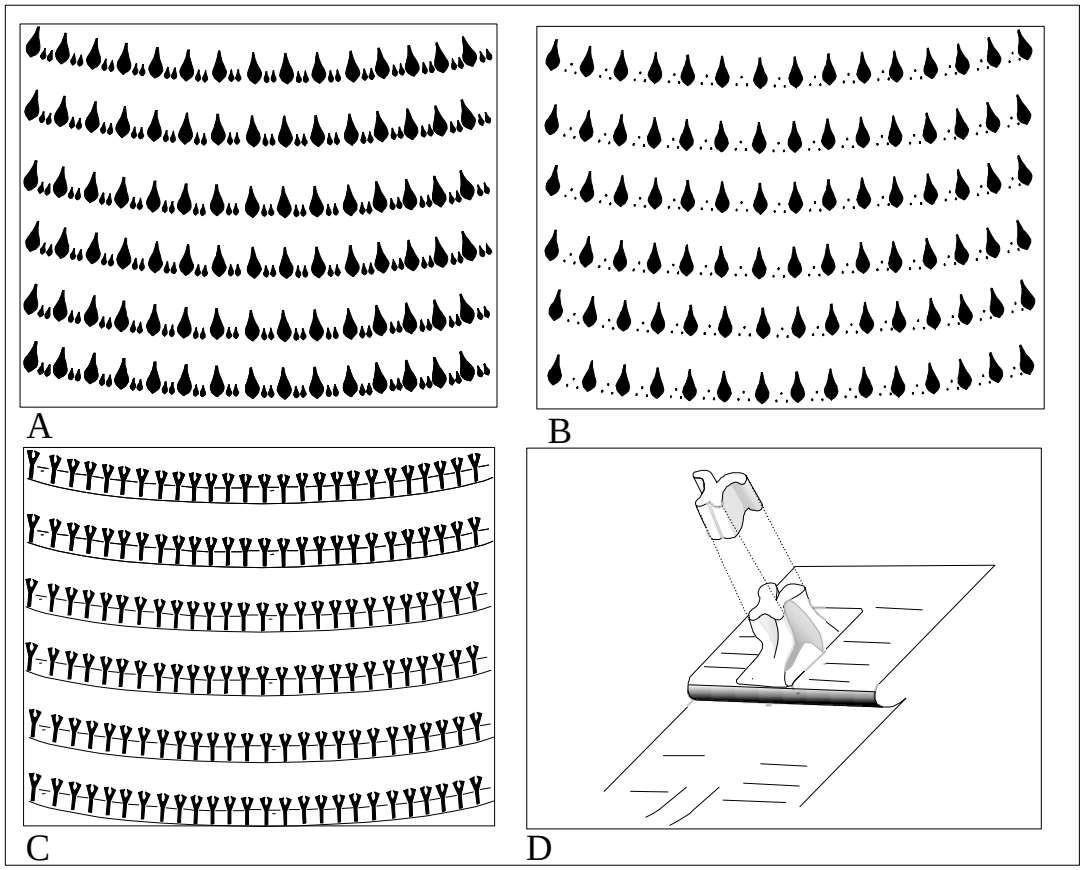


Figura 27: Três tipos de micrornamentação descrito por Gourvennec, 1987 A- Tipo *Paraspirifer;* B- Tipo *Ivanothyris*; C- Tipo *Elita*; D- Detalhe esquemático da base do espinho de *Elita*. (adaptado de Gourvennec, 1987).

25- Presença de “cavidades” e “elevações”

(0: ausente; 1: presente).

O primeiro reconhecimento e decsrição de "cavidades" e "elevações" foi feita por Waterhouse (1967a). Outros autores, no entanto, preferiram denominar estas"elevações" como "espinhos" (*e.g.* Armstrong, 1970; Archbold e Thomas, 1986). Entretanto, estes “espinhos” não

são homólogos aos espinhos anteriormente definidos, e afim de evitar confusão, preferiu-se adotar o termo proposto por Waterhouse (1967a). Waterhouse (1967a) definiu como "cavidades" pequenas depressões localizadas anteriormente à elevação, na parte interna da concha (figura 28 A). Segundo Carter *et al.* (1994) esta estrutura é mais visível se a camada fibrosa da concha estiver vísivel, quando a camada externa da concha tha sido esfoliada.

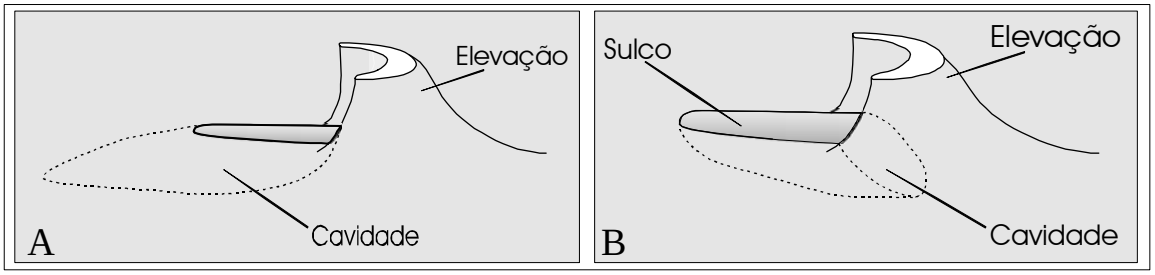


Figura 28: Detalhe esquemático da composição Sulco-Cavidade-Elevação. A- encontra em *Notospirifer* B- tipo *Ingellarella* (adaptado de Waterhouse, 1967).

26- Arranjo das "cavidades"

(0: tipo *Notospirifer*; 1: tipo *Ingelarella*).

Armstrong (1970) descreveu dois padrões da morfologia das "cavidades". O primeiro padrão é considerado tipicamente comum para muitos martiniídeos, tendo sido descrito inicialmente para *Notospirifer* e, segundo esse autor, as cavidades são mais largas, nunca atingindo a camada secundária da concha, com elevações circundando apenas a parte posterior do sulco. Já o segundo tipo descrito para *Ingelarella*, apresenta a cavidade mais estreita, adentrando até a camada secundária da concha. As elevações são maiores e envolvem toda lateral do sulco (figura 28 B).

27- Comissura flexionada

(0: ausente; 1: presente).

A linha de comissura, independente da presença de plicas, pode apresentar-se reta, seguindo o plano da linha da charneira. Quando a linha de comissura não está no mesmo plano da linha de charneira, esta é considerada flexionada. Este é um novo caráter, sendo descrito em Spiriferida pela primeira vez no presente estudo para o gênero e espécie novos aqui descritos e o

gênero *Paraspirifer* descrito para o Hemisfério Norte (Estampa 1, Figura 15; Estampa 2, Figura 13).

28- Espondílio
(0: ausente; 1: presente).

Estrutura elevada presente na valva braquial como uma plataforma, possivelmente formado pela elevação lateral das placas dentais, e sustentada pelo septo mediano pedicular. Esta estrura, provavelmente, serviria como suporte para a área muscular. Desta forma, haveria uma dimnuição no tamanho do músculo adutor, porém com ganho na efetividade deste músculo em relação ao gasto de energia (Rudwick, 1970) (Estampa 1, Figura 16).

29- Preenchimento secundário
(0: ausente; 1: prsente).

Este preenchimento secundário é encontrado lateralmente ao campo muscular, e ocupa o espaço entre as marcas genitais e a linha cardinal. Em moldes internos, este caráter é inferido pela presença de um campo muscular protuberante em relação à linha da charneira.

30- Espinhos e lamelas combinadas formando um retículo.
(0: ausente; 1: presente).

Esta é uma característica típica do grupo Martinioidea, como também de Reticularioidea, onde o conjunto das microornamentações localizado sobre as finas lamelas de crescimento reproduz aspecto reticulado.

31- Placa Dental
(0: ausente; presente: 1).

A placa dental, constituída de material secundário, desenvolve-se sob o dente, chegando até o fundo da valva pedicular, delimitando o campo muscular.

32- Retículos com disposição quincuncial

(0: ausente; 1: presente).

O estado 1 é observado apenas nos *taxa* pertencentes aos reticularídeos. Em martiniídeos, os “retículos” normalmente estão dispostos de modo a aparentar, entre um conjunto e outro, um formato de quadrículas, sendo pseudo-radialmente arranjados, enquanto a disposição dos espinhos nos raticularídeos aparenta uma forma de “zig-zag”, ou “quincuncialmente distribuídos” (figura 29 B).

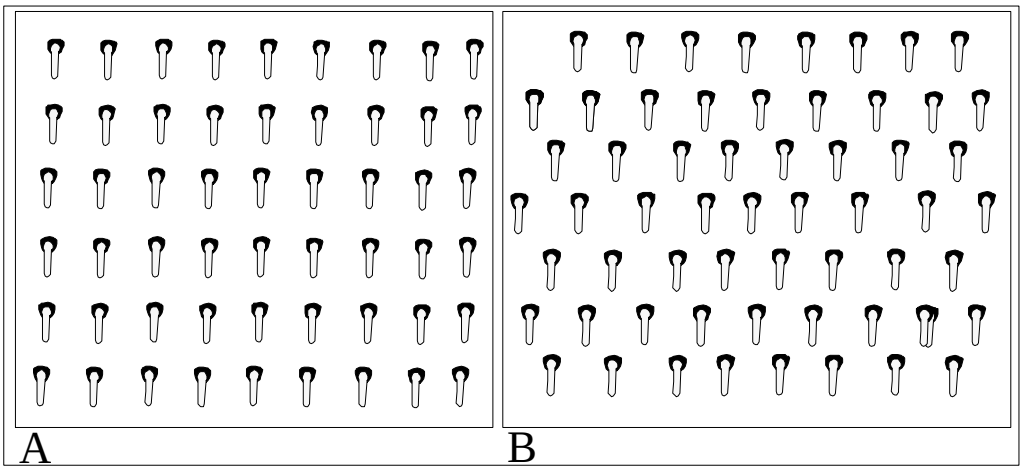


Figura 29: Esquema de distribuição de microornamentos. A- Normal; B- em zig-zag, ou quincuncialmente.

33- Concha estrófica ou anaestrófica

(0: anaestrófica; 1: estrófica).

A concha é considerada estrófica quando a interárea é reta e condizente com a linha de charneira (Figura 30 A). Por sua vez, a concha é anaestrófica quando a interárea não é reta, nem condizente com a linha de charneira (Figura 30 B). Este é um caráter bem reconhecido em braquiópodes, aparecendo como caráter distintivo de algumas ordens, tais como Terebratulida e Rhynconellida, sendo todas conchas anaestróficas (Holmer *et al.*, 1995).

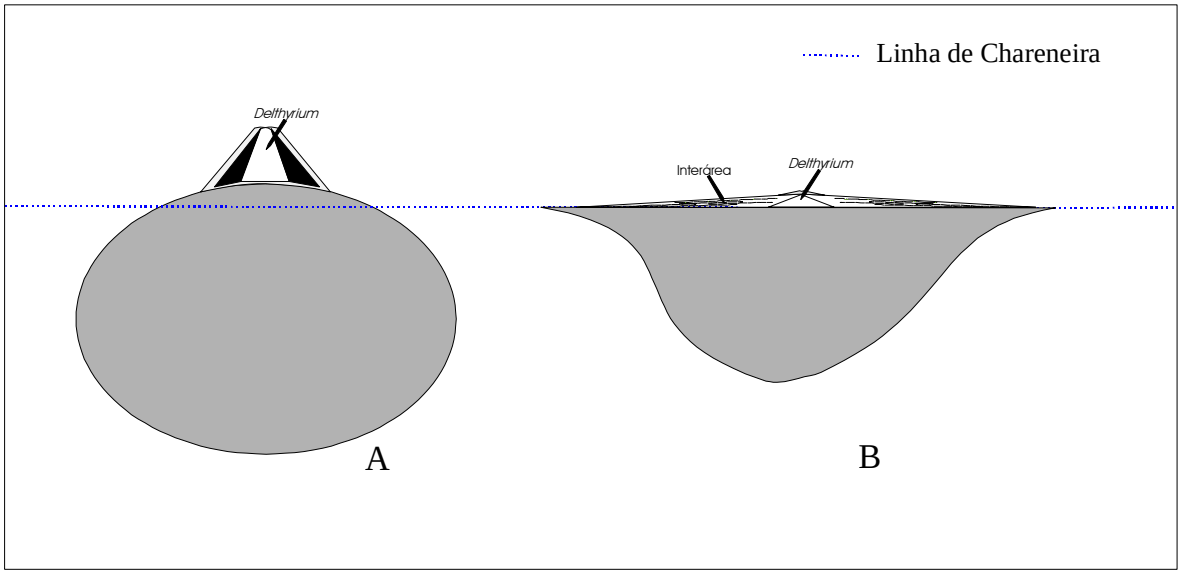


Figura 30: A: exemplo de concha anaestrófica; B exemplo de concha estrófica.

34-Campo muscular dorsal

(0: próximo ao miofragma, como nos espiriferídeos; 1: afastado do miofragama, como em *Ambocoelia*).

O campo muscular localiza-se na cavidade nototirial, abaixo da área cardinal, onde os músculos adutores e didutores fixam-se na valva pedicular, sendo dividido longitudinalmente pelo miofragma. Nos espiriferídeos o campo muscular apresenta-se triangular, sendo os campos referentes à musculatura adutora e didutora fundidos, tornando-as indistintas (figura 31 B). Porém, no *taxon Ambocoelia*, o campo muscular dorsal localiza-se mais abaixo da área cardinal, mais afastado do miofragma em comparação aos espiriferídeos, com o comprimento muito maior que a largura, estando distintos tanto o campo muscular adutor, quanto o didutor (figura 31 A). Segundo George (1931), o campo muscular adutor e didutor distitos, e relativamente afastados do miofragma, são característicos de Ambocoelidae (*sensu* Carter *et al.* 1994), apresentando ainda morfologia muito variável dentro desta família.

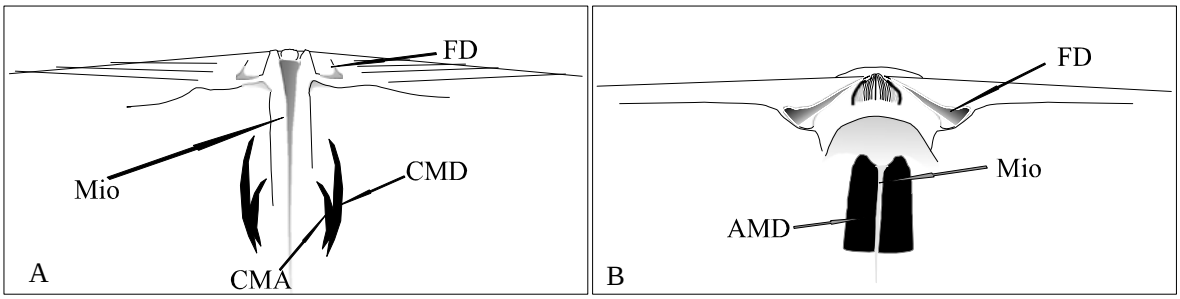


Figura 31. Esquema da disposição das marcas do campo muscular na valva braquial em *Ambocoelia* (A) e espiriferídeos em geral (B). FD: Fosseta dental; Mio: Miofragma; AMD: Marca do Campo Muscular Braquial (Modificado de George, 1931 e Tillman, 1964).

3- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

3.1 Descrição dos *Taxa*

Descriçao geral

Filo BRACHIOPODA Dumeril, 1806

Ordem ACROTRETIDA Kuhn, 1949
Superfamília DISCINACEA Gray, 1840
Família DISCINIDAE Gray, 1840
Gênero *Orbiculoidea* D'Orbigny, 1847
Espécie-tipo *Orbiculoidea forbesi* Davidson, 1848
Orbiculoidea sp.

Estampa 3, Figuras17 e 18

Material: Dois moldes internos.

Descrição: Valva circular, com ornamentação de *fila*; em torno de 3 *filum* por mm. Ornamentação radial ausente. Presença de um *filum* truncado, chamado *"drape"* (*sensu* Rowell, 1965). Não há sinal de crista. Diâmetro médio das valvas de 2,3 cm. Marcas musculares, ou do tubo do pedículo não são visíveis.

Discussão: O gênero *Orbiculoidea* é um *taxon* que persistiu praticamente por todo Paleozóico, perdurando até o Triássico. Cabe ressaltar que muitas espécies de *Orbiculoidea* tiveram suas diagnoses estabelecidas com base em poucos caracteres, ou então em caracteres tafonomicamente deformados. Para o Devoniano da Província Malvinocáfrica foram descritas oito espécies de *Orbiculoidea*: *O. crucites* Mendez-Alzola, 1938, *O. keideli* Mendez-Alzola, 1938, *O. baldisi* (Mendez-Alzola, 1938), *O. falklandesis* Rowell, 1965, *O. bodenberi* Clarke, 1913, *O, excêntrica* Lange, 1946, *O. collis* Clarke, 1913 e *O. baini* (Sharpe, 1856). As três

primeiras espécies foram descritas para o Devoniano de San Juan, Argentina, por Mendez-Alzola e Sprechmann (1971). Para sedimentitos devonianos nas Ilhas Falkland, Bacia do Paraná e África do Sul, foram descritos *O. falklandesis, O. bodenberi, O, excentrica, O. collis* e *O. baini* (Clarke, 1913). *O. baini* apresenta o ápice centralizado, sendo a única espécie devoniana da Província Malvinocáfrica a apresentar ornamentação composta também por estrias radiais. *O. collis* e *O. bodenberi*. *O. bodenberi* e *O. collis*, também apresentam o ápice centralizado diferindo apenas no tamanho, onde *O. bodenberi* é maior que *O. collis* (Clarke, 1913). *O. excêntrica* e *O. falklandesis* apresentam os ápices mais excêntricos de todas as espécies malvinocáfricas, sendo *O. falklandesis* possui o ápice mais excêntrico (Rowell, 1965). Porém, Boucot *et al.*, (2001) sugeriram que, na verdade, estas distinções morfológicas dentro do genêro *Orbiculoidea* são devidas à grande variabilidade que este *taxon* apresenta. Para estes autores, todas as espécies pertencentes ao gênero *Orbiculoidea* da Província Malvinocáfrica seriam, na verdade, uma espécie só. Como o presente material aqui descrito apresenta condições de preservação muito deficiente, a determinação da espécie é deixada em aberto.

Ordem TEREBRATULIDA, Waagen, 1883
Subordem CENTRONELIDINA Stehli, 1965
Família MUTATIONELLIDAE Cloud, 1942
Subfamília MUTATIONELLINAE Cloud, 1942
Gênero *Derbyina* Clarke, 1913
Espécie-tipo: *Notothyris* ? *smithii*, Derby, 1890
Derbyina smithii (Derby, 1890)
Estampa 3, Figuras 3-6; Estampa 3, Figuras 14-16.

Matrial: 32 espécimes

Descrição: Concha anaestrófica, biconvexa, com relação comprimento/largura, em média, de 0,92. Número de plicas em torno de 16, arredondadas, com interespaços de mesma largura. Bico relativamente encurvado. Nenhuma estrutura associada ao forâmen foi preservada. Braquídio centroneliforme, estendendo-se até antes da metade da valva braquidial, e sua largura ocupando cerca de 30% da largura total da concha. Processo crural presente, próximo à

cardinália. Ramo ascendente presente, e terminando na parte tranversal-anterior, voltado para trás, na mesma altura do processo crural.

Discussão: Para o Devoniano da Província Malvinocáfrica, três gêneros de mutationelídeos foram descritos, sendo *Derbyina*, *Paranaia* e *Chapadella*, (Derby, 1888; Clarke, 1913; Martins, 1943; Isaacson, 1977b, Quadros, 1981; Melo, 1988). Derby (1888) foi o primeiro autor a diagnosticar a ocorrência de mutationelídeos para estratos devonianos do Brasil, depois diagnosticado por Clarke (1913) como *Derbyina*, no estado de Mato Grosso. Posteriormente, Clarke (1913) reconheceu outro genêro, o qual denominou de *"Brasilia"*. Porém, Cloud (1942 *in* Martins, 1943) destacou que o gênero *"Brasilia"* era homônimo júnior, denominando este gênero de *Paranaia*. A principal diferença entre estes dois gêneros, segundo Martins (1942), está na *crura*, que em *Paranaia* é mais curta, e na forma do *"loop"* do braquídio, que em *Paranaia* Cloud, 1942 apresenta-se com a parte mais anterior voltado externamente, enquanto em *Derbyina* a parte anterior do *loop* é voltado internamente. Isaacson (1977b), no entanto, preferiu afirmar que esta diferença, possivelmente, seja intraespecifica, sinonimizando *Derbyina* e *Paranaia*. Já *Chapadella* descrita por Quadros (1981) apresenta o braquídio mais acentuado entre os três genêros. Porém, a conclusão da autora baseou-se em um único braquídio, visualizados através de Raio-X, e em estado deficiente de preservação (Quadros 1981; Estampa 1 Figura 2 e 3). O gênero *Derbyina*, por sua vez, apresenta duas espécies, *D. smithii* e *D. jamesiana* Esta última foi descrita por Clarke (1913) para os estratos devonianos da Bacia do Paraná como *D. whitiorum*, sinonimizada posteriormente como *D. jamesiana* por Isaacson (1977b). Segundo Isaacson (1977b), a principal diferença entre elas é que *D. smithii* apresenta uma concha menor (cerca de 1,5 cm de largura em média) e um menor número de plicas (em média 16), enquanto *D. jamesiana* apresenta em média 3,6 cm de largura e em torno de 20 plicas. Pelas características do braquídio acima discutidas, número de plicas e tamanho da concha, o material aqui estudado é atribuído a *Derbyina smithii*.

Subordem TEREBRATELLIDINA Muir-Wood, 1955

Superfamília CRYPTONELACEA Thomson, 1926

Família CRYPTONELLIDAE Thomson, 1926

Gênero *Cryptonella* Hall, 1861

Espécie-tipo: *Terebratula rectinirostra* Hall 1860

Cryptonella baini (Sharpe, 1846)

Estampa 4; Figuras 1-13

Material: Vinte espécimes com valvas articuladas fechadas e 1 espécime mostrando o braquídio.

Descrição: Concha biconvexa, lisa, sem sulco ou dobra, de contorno subeliptico, ovalado, relação comprimento sobre largura variando de 1 nas formas mais jovens até 1.45 em formas mais senis. Linha de comissura rectimerginada. Obesidade (relação comprimento/altura) também aumenta em formas mais senis, variando de 1.96 (mais achatada) em espécimes jovens até 1.46 (mais obesa) em formas senis.

Valva Pedicular: Campo muscular didutor presente, suavemente marcado, estendendo-se até metade da concha. Largura da marca muscular ocupando 1/3 da largura total da valva. Forâmen mesothiridídeo. Bico encurvado, em média, 110° em relação ao plano de comissura.

Valva Braquial: Placa cardinal inicialmente unida, na parte posterior, tornando-se separada na parte mediana e livre da valva em direção à parte anterior (estampa 4; figura 10 - 13). O encontro destas placas forma um ângulo acima de 120° Placas crurais não podem ser observadas, porém, é possível a visualização dos alvéolos. Miofragama braquial estendendo-se até o meio da concha, separando o campo muscular. Relação comprimento/ largura do campo muscular variando de 1.29 a 1.38.

Discussão: Reed (1904) foi o primeiro a descrever esta espécie para a Província Malvonocáfrica, em estratos devonianos da África do Sul. Para a América do Sul, Clarke (1913), descreveu esta espécie, encontrada comumente nos arenitos dos membros Tibagi e Jaguariaíva na Formação Ponta Grossa, do Estado do Paraná, como sendo um terebratulida do gênero *Cryptonella,* porém atribuído com duvidas, principalmente pela falta de braquídio. Este autor ainda sugere que possivelmente o *taxon* em questão poderia ter afinidades com *Oriskania*. O caráter que Clarke (1913) utilizou para sua diagnose, o que distingue *Oriskania* de *Cryptonella,* foi denominado de “forte e elevado processo cardinal (presente em *Oriskania*) que falta nas conchas do Paraná” (Clarke, 1913: pág. 209). De qualquer forma, a observaçao do braquídio seria essencial para Clarke (1913) posicionar corretamente seu espécime. Boucot *et al.* (1963) descreveram outra espécie para estratos devonianos da Nova Zelândia, *C. rhenana,* porém, os espéciems atribuídos a este gênero estão mal preservados. Isaacson (1977b) diagnosticou a ocorrência de uma outra espécie de *Cryptonella* para a Província Malvinocáfrica, *C. planirostra*, diferindo de *C. baini* por apresentar, em relação a esta, um ângulo da placa

cardinal mais fechado, uma lamela dental mais encurvada, e uma concha mais angulosa. Devido às características das lamelas dentais menos encurvadas, placas cardinais pouco angulosas, e uma concha mais ovalada, além do braquídio cryptoneliforme identificado, os espécimes aqui estudados são designados como *Cryptonella baini*.

Ordem SPIRIFERIDA Waagen, 1883
Superfamília SPIRIFERACEA King, 1846
Família DELTHYRIDIDAE Waagen, 1883
Gen. nov. et sp. nov.
Estampa 2, Figuras 4-16

Material: Quarenta moldes internos de valvas articuladas fechadas.
Diagnose: Concha apresentando linha de comissura flexionada, com a valva braquial maior que a valva pedicular.
Descrição: Concha com dimensões relativamente grandes, biconvexa, com a valva braquial maior que a valva pedicular. Concha obesa, com relação altura/comprimento variando de 0,65 a 0,93. Linha de charneira estrófica. Largura máxima abaixo da linha da charneira. Interárea pedicular ortóclina. Interárea braquial catáclina. Linha de comissura flexionada. Lamelas de crescimento nítidas, principalmente na valva braquial, irregularmente dispostas ao longo do comprimento da concha, com aumento progressivo de linhas em direção a parte posterior, atingindo um grande número nas proximidades da linha de comissura.

Exterior pedicular: Sulco raso, apresentando forma de “U”. Número de plicas variando de 6 à 10, com igual altura dos interespaços. Ângulo aberto e interespaços com menor profundidade que os interespaços da valva braquial.

Exterior braquial: Dobra apresentando forma de “U”, mais alta que as plicações laterais originando-se na região umbonal e alargando-se em direção a porção anterior da concha. Plicações angulosas, pouco númerosas, sendo em número de 12 à 16 no total. As três primeiras plicas, partindo de cada lado da dobra, apresentam ondulações assimétricas, seguida pelo restante das plicas. As plicas iniciam-se curtas na região posterior e alargam-se na direção anterior, sendo na parte braquial evidente inclinações das plicas para as laterais. Interespaços com tamanho igual ao das plicas.

Interior pedicular: Placas dentais presentes, delimitando em até 2/3 o campo muscular. Campo do músculo didutor alongado, onde a relação Comprimento/Largura varia de 1.72cm a 2.01cm, ocupando entre 36% a 57% do comprimento total, estendendo-se desde o umbo até a parte mediana da concha. A largura do campo muscular ocupa entre 20% e 23% da largura total da concha. Presença de um miofragma curto, iniciando-se como uma pequena calosidade ondulada no umbo, desaparecendo à um terço do campo muscular.

Interior braquial: ctenoporidium presente na cavidade nototirial. Fossetas dentais estreitas e compridas. Placa crural ausente. Braquídio presente, porém mal preservado. Não há marcas musculares visíveis na valva braquial.

Discussão: Dentro da Província Malvinocáfrica, o primeiro estudo taxonômico com espiriferídeos foi o de Morris e Sharpe (1846), para sedimentitos devonianos das Ilhas Falklands. Estes autores reconheceram três espécies atribuídas ao gênero *Spirifer*: *Spirifer hawkinsii, S. antacticus* e *S. orbgnii*. Posteriormente, outras espécies com afinidades às espécies descrita por Morris e Sharpe (1846), foram identificadas em rochas devonianas no Estado do Mato Grosso, como *S. vogeli, S. chuquisaca* e *S. ulrichii*, no Altiplano Boliviano (Von Ammon, 1898 *in* Clarke, 1913), e no Estado do Paraná *Spirifer antarcticus, S. iheringi, S. contrarius, S. lauro-sodreanus, "S". orbgnii* e *S. hawkins* (Clarke, 1913). É interessante notar que, em todos estes estudos, as descrições foram baseadas, principalmente, no número de plicas, e por caracteres morfométricos, como altura, largura, e forma da concha.

Caster (1939), em sua revisão taxonômica de braquiópodes devonianos da Província Malvinocáfrica, incluiu todas as espécies de espiriferídeos, exceção feita para *"Spirifer" orbgnii* e "*S*". *vogeli*, no gênero *Australospirifer*, que teria como característica principal a ornamentação "fimbriada, radiada e lamelosa" (Caster, 1939; pág. 235). Porém, a característica "fimbriada" (relativa a microornamentação) não pode ser observada nos tipos de Clarke (1913). Carvalho (1976), igualmente, não encontrou tais ornamentações em indivíduos coletados no flanco leste da Bacia do Paraná. Boucot *et al.* (1965) discutiram que a ornamentação, descrita por Caster (1939), encontra-se deformada, sugerindo que todas as espécies de *Australospirifer* sejam, na verdade, uma espécie única. Isaacson (1977b) chegou à conclusão semelhante, onde este autor discutiu a validade das espécies *"Spirifer" orbgnii, Australospirifer hawkinsii, A. antarcticus*, e *A. iheringi*. Ainda segundo este autor, características como o número de plicações, profundidade do campo muscular, e convexidades das valvas são muito variáveis, não sendo fatores

determinantes para diagnosticar espécies ou mesmo gêneros, recomendando a sinonímia destes *taxa*.

Apresenta-se aqui um gênero novo e espécie nova descritos para a Província Malvinocáfrica, localizados no norte da Bacia do Paraná, com relações filogenéticas próximas ao gênero *Australospirifer*. A primeira menção a espiriferídeos para a região do norte da Bacia do Paraná e adjacências foi feita por Derby (1878), onde foi mencionado apenas "espiriferídeos localizados em estratos devonianos" no estado do Mato Grosso. Posteriormente, em outros estudos realizados para estas regiões, foram citadas, igualmente, as presenças de espiriferídeos, porém sem a descrição dos respectivos espécimes (Oliveira e Mühlmann; Andrade e Camarço, 1980; Quadros, 1981; Boucot *et al.*, 2001). Marques *et al.*, (2003) também identificaram estes espécimes no gênero *Australospirifer*, porém diferente das espécies do Estado do Paraná. Neste novo *taxon* aqui descrito, apesar da ausência de microornamentação, é possível reconhecer dois caracteres distintivos em relação aos espiriferídeos pertencentes ao gênero *Australospirifer* da Província Malvinocáfrica. Primeiro, a obesidade da nova espécie distintamente superior as demais espécies, e, segundo, a presença de um caráter diagnóstico, que é a linha de comissura flexionada. Este caráter também é encontrado no gênero *Paraspirifer*, do Devoniano da Europa e América do Norte. A análise cladística, apresentada nesta dissertação, demonstra que este *taxon* novo apresenta-se como grupo-irmão de *Australospirifer*. Além do mais, o novo *taxon* é sustentado por autapomorfias, enquanto *Australospirifer* não apresenta autapomorfias, tornando-se um *taxon* parafilético, ou *metataxon* (*sensu* Smith, 1994*)*. Desta forma, justifica-se a criação de um novo gênero e uma nova espécie de espiriferídeo para o Devoniano da Bacia do Paraná, retirando assim a proposta de Marques *et al.* (2003) de que esta espécie seja atribuída ao gênero *Australospirifer*.

Ordem ORTHOTETIDA Waagen, 1884

Gênero e espécie indeterminadas.

Estampa 4, Figura 16

Material: Um espécime representado por um molde interno de valva braquial.

Descrição: Valva braquial parcialmente preservada, com largura maior que o comprimento, localizado abaixo da linha da charneira. Apesar das costelas preservarem-se de forma deficiente, percebe-se próximo às bordas o caráter parvicostelado, onde as costelas menos proeminentes

correspondem às costelas secundárias, e as mais proeminentes às costelas primárias. Interespaços arredondados. O número de costelas no total é de 116. Presença aparente de um miofragama, que aparece como uma fraca reentrância no molde interno (Estampa 4, figura 16). Este miofragama divide um campo muscular fracamente marcado.

Discussão: Apesar dos poucos elementos morfológicos preservados, este espécime exibe praticamente os mesmos caracteres da espécie descrita por Isaacson (1977a) como *"Schuchertella"* sp. Para este autor, a posição desta espécie no gênero *Schuchertella* é baseado em dois caracteres: presença de costelas númerosas e interespaços com formato em "V".O espécime descrito no presente estudo apresenta interespaços arredondados. Boucot *et al.* (2001), baseado em uma única valva braquial, descreveu um espécime semelhante a este aqui do Devoniano da Bacia dos Parecis. No entanto, estes autores tiveram um cuidado maior em confirmar o gênero *Schuchertella*, decidindo que a inclusão desta espécie ao respectivo gênero é questionável, considerando como máxima certeza sua inclusão na Ordem Orthotetida, sem diagnosticar um *taxon* novo. Na descrição do espécime aqui tratado, devido à escassez de elementos diagnósticos preservados, preferiu-se seguir a recomendação de Boucot *et al.* (2001), não admitindo um gênero ou espécie, mas apenas a identificação até a o nível de ordem.

.

Filo MOLLUSCA

Classe BIVALVIA

Ordem PTERIOIDA Beurlen, 1844

Gênero *Ptychopteria* Hall, 1883

Espécie-tipo do gênero: *Ptychopteria (Ptychopteria) eugenia* Hall, 1884

Subgênero *Ptychopteria (Actinopteria)* Hall, 1884

Espécie-tipo do subgênero: *Avicula decussata* Hall, 1843

Ptychopteria (Actinopteria) langei ? Petri, 1967

Estampa 5, Figuras 1 e 2.

Material: Um molde interno com valvas articuladas.

Descrição: Valva alongada, com altura maior que comprimento. Linhas de crescimento não visíveis. Devido à má preservação da aurícula da concha, a linha de charneira é de difícil

distinção, tornando impossível a mensuração do ângulo de obliqüidade. Costelas radiais em torno de 32.

Discussão: *Actinopteria* é um gênero descrito por Hall (1884, *in* Petri, 1967) para estratos devonianos da América do Norte e que, posteriormente, foi considerado por Cox *et al.*, (1969) como subgênero de *Ptychopteria*, sem, no entanto, justificar esta decisão. Durante o século XIX e principio do XX este gênero foi considerado exclusivo da fauna "boreal", o que levou Clarke (1913) a considerar este *taxon* ausente na Província Malvinocáfrica, e que só estando presente apenas em formações bolivianas no final do Devoniano (Ulrich, 1892). Porém, a descoberta deste *taxon* em outros estratos devonianos na Nova Zelândia (Flemming, 1957), Altiplano Boliviano (Branisa, 1965), e na Bacia do Paraná, (Petri, 1967), não corroboraram esta hipótese. A presente espécie é muito similar com a *P. (A.) eschwegei* Clarke, 1913 e *P. (A.) langei* do flanco oriental da bacia do Paraná. Devido ao estado de preservação, a atribuição deste único espécime à espécie *P. (A.) langei* é feita com ressalvas.

P. (Actinopteria) n. sp.

Estampa 5, Figuras 3 e 4

Material: um molde interno de uma valva esquerda

Descrição: Conchas obesas, com altura maior que comprimento. Ângulo de obliqüidade de 47 °. Auricula mal preservada, sendo que apenas parte inicial desta é vizível. Linhas de crescimento não visíveis. Dezoito costelas radiais regularmente espaçadas.

Discussão: A nova espécie é similar aos três espécimes descritos por Petri (1967), bem como as espécies do Altiplano Boliviano (Sanchez *et al.* 1995) e da Nova Zelândia (Flemming, 1957), apresentando como única diferença a obesidade maior. Em relação a obesidade, são similares a *P. (Actinopteria) pumila* (*in* Sanchez *et al.* , 1965), porém, esta espécie apresenta conchas muito pequenas, com altura máxima de 0,29 cm. No entanto, o fato dos espécimes apresentarem diferenças em sua obesidade como um artefato preservacional faz sua designação taxonômica dúbia. Duas diferenças entre a espécie nova e todas as outras espécies atribuídas a este subgênero devem ser notadas: Primeiro, é o número de costelas. Enquanto as outras espécies apresentam mais de 30 costelas, a espécie aqui tratada não apresenta mais que dezoito. Segundo o tamanho da concha, tanto em comprimento, como em altura, é maior que nas outras espécies designadas neste subgênero.

Ordem SOLEMYOIDA Dall, 1889

Gênero *Solemya* Lamarck, 1818

Espécie-tipo do gênero: *Tellina togata* Poli, 1795

Subgênero *Solemya (Janeia)* King, 1850

Espécie-tipo do subgênero: *Solemya primaeva* Philips, 1836

? *Solemya (Janeia)* sp.

Estampa 5; Figuras 6-11

Material: Quatro moldes internos de conchas articuladas, uma fechada, e outra semi-aberta, e outro molde interno da valva direita.

Descrição: Concha alongada, com comprimento, em média, 1,72 vezes maior que altura, ovalada, equivalve. Comprimento anterior maior que o comprimento posterior, ocupando, em média, 85% do comprimento total da concha. Umbo opistógiro, localizado na parte posterior da concha no mesmo nível da charneira. Ângulo umbonal, em média, de 112°. Linhas de crescimento visíveis. Marcas musculares não preservadas.

Discussão: O gênero *Janeia* foi descrito por King, (1840 *in* Cox. *et al.*1969), como cosmopolita, aparecendo desde o Devoniano até o Permiano. Beushausen (1895) foi o primeiro autor a apontar uma possível afinidade entre *Janeia* e o gênero *Solemya*. Este autor ainda apontou um caráter diagnóstico para *Janeia*, que apresentaria uma concha desigual. Cox *et al.* (1969) consideraram que o caráter diagnóstico de *Janeia* é a presença de uma crista originada na porção anterior do condróforo, sendo os demais caracteres idênticos a *Solemya*. Posteriormente, todas as outras diagnoses para *Solemya (Janeia)*, ou *Janeia*, encontradas na literatura, são dúbias (Morsch, 1986), sendo clara indicação que todo subgênero precisa de uma revisão sistemática. Outros problemas taxonômicos foram comentados por Morsch (1986) a respeito deste gênero como, por exemplo, o fato da espécie *Solemya (Janeia) brasiliensis* descrita por Clarke (1913) para o flanco oriental da bacia não ter costelas radiais presentes na espécie-tipo, o que dificulta a posição taxonômica correta dos solemióides paranaenses, bem como do *taxon* aqui descrito. Devido à posição taxonômica dúbia deste grupo, e a ausência de caracteres diagnósticos preservados, os espécimes aqui são designados aqui no gênero *Solemya (Janeia)* com ressalvas.

Ordem MODIOMORPHOIDA Newell, 1969

Gênero *Modiomorpha* Hall e Whittfield, 1869

Espécie-tipo: *Pterina concentrica* Conrad, 1838

Modiomorpha ? *scaphula* Clarke, 1913

Estampa 5, Figura 5

Material: Um molde interno de valva esquerda

Descrição: Concha ovalada, com a maior convexidade abaixo do umbo. Umbo prosógiro, acima da linha de charneira, localizado, aparentemente, na porção média da cocha. Marcas musculares, bem como a charneira e dentição, não preservadas. Margem posterior arredondada. Linhas de crescimento em toda extensão da concha.

Discussão: Inicialmente *Modiomorpha* foi um *taxon* descrito para estratos devonianos norte-americanos (Hall *in* Williams e Breger, 1916). Porém, Clarke (1913) identificou a existência de espécimes pertencentes a este *taxon* como *Modiomorpha austronotica* em sedimentitos do flanco oriental da Bacia do Paraná. Como ressaltado por Williams e Breger, (1916), Newell (1957) e Morsch, (1984), este gênero apresenta diagnose conflitante, principalmente quanto ao número de dentes e a posição do ligamento.

Morsch (1986), em uma revisão sistemática, não observou a presença de caracteres diagnósticos de *Modiomorpha*, como sulco pré-umbonal e ou *sinus* mediano ventral nos tipos de Clarke (1913). Desta forma, Morsch (1986) atribuiu como duvidosa a ocorrência de *Modiomorpha* em camadas devonianas na Bacia do Paraná. Outro caráter diagnóstico de *Modiomorpha* é a sua forma “modiolóide”, ou seja, uma expansão postero-ventral da concha, que a espécie do flanco oriental não apresenta, e na espécie aqui estudada é impossível de se observar devido a preservação deficiente.

Devido à escassez de caracteres diagnósticos, a colocação deste espécime em *Modiomorpha* é feita com restrições. Devido a forma semicircular, percebida pelas linhas de crescimento, este espécime é atribuído à *Modiomorpha ? scaphula* Clarke, 1913. Nos mesmos estratos, difere dos outros modiomorfídeos pela presença de uma concha mais ovalada, enquanto *Modiomorpha* ? *erebus* (Clarke, 1913) é sub-ovalada e *Modiomorpha* ? *austronotica* é mais alongada.

INCERTAE SEDIS

Classe TENTACULITOIDEA Ljaschenko, 1957

Famulia TENTACULITIDAE Walcott, 1886

Gênero *Tentaculites* Schlotheim, 1820

Espécie-tipo: *Tentaculites saclaris* Schlotheim, 1820

Tentaculites sp

Estampa 6, Figuras 1 e 2; 4-9

Material: Seis espécimes preservados como moldes internos, sendo alguns com a parede externa preservada.

Descrição: Concha coniforme, com anéis discóides arredondados. Em alguns espécimes podem ser encontrados dois conjuntos de anéis, um com anéis mais espessos (macroanéis), e outro conjunto de anéis menos espessos (microanéis), distribuídos de forma heterolongitudinal. Parede interna se apresentando como molde interno liso. Apesar de não preservado em nenhum espécime, o ângulo do ápice, possivelmente, se apresenta bem agudo, o que é deduzido a partir da forma cônica das conchas.

Discussão: Tentaculitídeos são organismos caracterizados por apresentarem uma concha carbonática cônica, com relações filogenéticas ainda problemáticas, sendo até o momento um *taxon incertae sedis* dentro do Filo Mollusca (Clarkson, 1994; Boardman *et al.*, 1987). A primeira ocorrência do gênero *Tentaculites* para a Província Malvimocáfrica foi *Tentaculites crotalinus,* descrita por Salter (1858 *in* Clarke, 1913) em sedimentitos na África do Sul. Para a Bacia do Paraná, Clarke (1913), diagnosticou *T. crotalinus* e descreveu a espécie *T. jaculus*. Posteriormente, Ciguel (1989) reconheceu quatro gêneros e várias espécies novas para a Bacia do Paraná, Devoniano Paraguaio e Altiplano Boliviano. Porém, Azevedo-Soares (1999; 2000), em uma revisão sistemática, reconheceu que muitas feições morfológicas descritas por Ciguel (1989) seriam artefatos tafonômicos, e recolocou todas as ocorrências de tentaculitídeos da América do Sul em duas espécies, *T. jaculus* e *T. crotalinus*. Segundo esta autora (Azevedo, 2003, comunicação pessoal), a presença de tantas espécies não seria condizente com uma diversidade baixa para uma região caracterizada por um clima frio durante o Devoniano, pelo menos antes do Frasniano. A principal diferença entre *T. jaculus* e *T. crotalinus* é que enquanto a primeira apresenta uma anelação irregular, com intecalação de macroanéis e microanéis, a

segunda espécie apresenta apenas microanéis, e anelação mais regular. Devido às condições de preservação, e os possíveis efeitos tafonômicos que podem alterar a taxonomia material estudado, preferiu-se apenas diagnosticar o gênero, deixando a espécie em aberto.

Filo ARTHROPODA Siebold e Stannius, 1845
Classe TRILOBITA Walch 1771
Ordem PHACOPIDA Salter, 1864
Família CALMONIIDAE Delo, 1935
Calmonia Clarke, 1913
Espécie-tipo: *Calmonia signifer* Clarke, 1913
Calmonia subseciva Clarke, 1913.
Estampa 6, Figura 3

Material: Um molde interno de pigídio.
Descrição: Pigídio com largura 1,3 vezes maior que o comprimento, com margens arredondadas. Presença de 8 (oito) anéis axiais, separados por sulcos anelares largos sendo os três últimos fortemente fusionados. Nos lobos laterais há a presença de cinco sulcos pleurais profundos e cinco sulcos interpleurais mais rasos. Sulcos axiais presentes, convergindo posteriormente para formar a crista pós-axial (Estampa 6; figura 3). O sulco axial no último segmento pigidial é anguloso. Borda do pigídio presente, com largura de 1/10 da largura total do pigídio. Espinhos ou lapelas ausentes.
Discussão: Na Província Malvinocáfrica, os trilobitas são relativamente comuns apesar de menos diversos que em outras províncias faunísticas (Richter e Richter, 1942). A maioria destes *taxa* teve suas relações filogenéticas e posições taxonômicas discutidas durante o século XX, principalmente com relação à Família Calmoniidae (Wolfart, 1968; Baldis e Longobucco, 1977; Eldredge e Ormiston, 1979; Eldredge e Branisa, 1980; Lieberman *et al.* 1991; Lieberman, 1993; Carvalho *et al.*, 1997) e em especial os gêneros *Metacryphaeus*, *Calmonia* e *Acaste*. Nestas revisões, muitos *taxa* novos foram criados, enquanto outros foram recolocados como combinações novas – por exemplo, as espécies atribuídas a *Cryphaeus* por Clarke, (1913) foram postas no gênero *Metacryphaeus*.

As características do pigídio, tal como a forma dos sulcos axiais, sulcos interpleurais e pleurais, são típicos da Família Calmoniidae. O grupo denominado *Metacryphaeus* (*sensu*

Eldredge e Branisa, 1980) encontrado desde estratos da Bolívia até estratos da Argentina e Brasil apresenta espinhos, ou lapelas na borda marginal do pigídio (Carvalho *et al.*, 1994 *in* Carvalho *et al.*, 1997), e envolve as seguintes espécies: *M. australis*, *M. caffer, M. allardyceae, M. rotundatum* e *M. meloi*. *M. tuberculatus*, outra espécie encontrada no Altiplano Boliviano, apresenta também uma crista pós-axial (Kozlowski, 1923). O gênero *Acaste* apresenta pigídios semelhantes, com a borda marginal mais espessa entre os três gêneros malvinocáfricos, bem como sulcos pleurais bem marcados e sulcos interpleurais mais rasos (Shergold, 1966). Em outras espécies pertencentes ao gênero *Acaste*, pode haver sobreposição dos anéis (Shergold, 1966). O gênero *Calmonia* apresenta, em sua grande maioria, pigídios com bordas marginais possuindo lapelas, exceção a espécie *Calmonia subseciva* descrita por Clarke (1913) para o flanco leste da Bacia do Paraná, e mais recentemente na Bacia do Parecis (Carvalho *et al.* 1987). Além disso, *C. subcessiva* apresenta oito segmentos no pigídio, o mesmo número para o pigídio do espécime coletado. Desta forma, é assumido no presente estudo que o único pigídio aqui encontrado pertença a *Calmonia subseciva* Clarke, 1913.

Para o flanco norte da Bacia do Paraná, Andrade e Camarço (1977) já haviam apontado a existência de trilobitas para a região de Goiás sem, contudo, descreverem o material coletado. Carvalho *et al.* (1987) foram os primeiros a descrever trilobitas para esta área da bacia, mostrando estes afinidades aos trilobitas do flanco oriental. Para afloramentos no estado de Mato Grosso, na Bacia dos Parecis, foi descrito *Metacryphaeus* aff *M. australis*, *Calmonia subseciva* e *Burmeisteria* sp, e para o norte da Bacia do Paraná, Goiás *Metacryphaeus* aff *M. australis*. No presente estudo é identificada a primeira ocorrência de *Calmonia subseciva* para o norte da Bacia do Paraná.

Filo ECHINODERMATA

Classe CRINOIDEA Miller, 1821

Gênero e espécie indeterminados

Estampa 16, Figuras10 e 11

Material: Quinze fragmentos de coluna desarticulados.

Descrição: O material é composto basicamente por ossículos desarticulados, sendo todos encontrados espalhados caoticamente pela matriz. Todos os ossículos apresentam estriações na parede externa. Cada ossículo apresenta, em média, 0,5 cm de espessura. A ligação entre eles é

estriada, tipo simplexial. Faceta interna da auréola em forma pentagonal, ocupando quase a metade da área total da superfície do ossículo. Lúmen estelado, ocupando, em média, a décima parte da área total da superfície do ossículo.

Discussão: A grande parte das descrições de crinóides baseia-se no cálice, relegando a um papel secundário a morfologia associada à coluna. Isto se deve principalmente devido à natureza variável de alguns caracteres, como por exemplo, a forma e diâmetro dos ossículos, do alvéolo e do lúmen (*e. g.* Le Menn, 1987). A forma dos ossículos, em muitas espécies, está relacionada à proximidade do cálice. No caso do gênero *Phrycronus*, por exemplo, na região mais próxima do cálice (proxystele), os ossículos apresentam-se arredondados e, na parte medial (mesostele), apresentam-se elípticos (Donovan e Pawnson, 1994). A morfologia do alvéolo também muda com a proximidade do cálice, bem como o tipo de ligação entre os ossículos (Donovan, 1984). Como a morfologia da coluna é mais dependente da idade e localização dos ossículos, que da taxonomia, a identificação dos espécimes aqui descritos é dificultada. Um segundo fator é que grande parte dos ossículos está desarticulada, provavelmente por terem sofrido transporte intenso, dificultando a descrição da coluna completa. Devido ao anteriormente exposto, a identificação dos crinóides é comprometida, preferido-se deixar apenas até o nível de classe.

4- RESULTADOS E DISCUSSÃO DA ANÁLISE FILOGENÉTICA

4.1 Resultados da análise e cladograma da hipótese de estudo

A análise foi realizada por algoritmo heurístico, com colapso de ramos que não apresentam máxima sustentação (dito “ramo com valor 0”) e 10 replicações por procura. O resultado foi um conjunto de 3157 “árvores” (diagramas não enraizados) igualmente parcimoniosas, com 104 passos; Índice de Consistência Geral (CI), excluindo todos caracteres não informativos, igual a 0,40; Índice de Retenção Geral (RI) igual a 0,70 e Índice de Retenção Rescalonado Geral (RC) igual a 0,30. A árvore de consenso semiestrito, após o enraizamento, apresentou baixa resolução, com dez clados apresentando Índice de Suporte de Bremer (IS) igual a 1, onze clados apresentando IS igual a 2, e um único clado apresenta um IS igual a 3, (figura 32). A robustez calculada pelo PSI desta topologia é igual a 0,81.

O método da “pesagem sucessiva”, não resultou em um subconjunto de árvores mais parcimoniosas esperado, ao contrário, obteve como resultado uma nova árvore de consenso de menor resolução que a original. Este efeito era esperado, uma vez que, devido à grande quantidade de caracteres com baixo índice de retenção (ver tabela 3), existe uma alta probabilidade da análise, dada à repesagem pelo índice de retenção**,** ser diferente do cladograma de consenso original (Kitching *et al.*, 1998). É interessante notar que, mesmo com uma baixa resolução, ainda existe uma boa robustez, como indicada pelo alto valor do PSI.

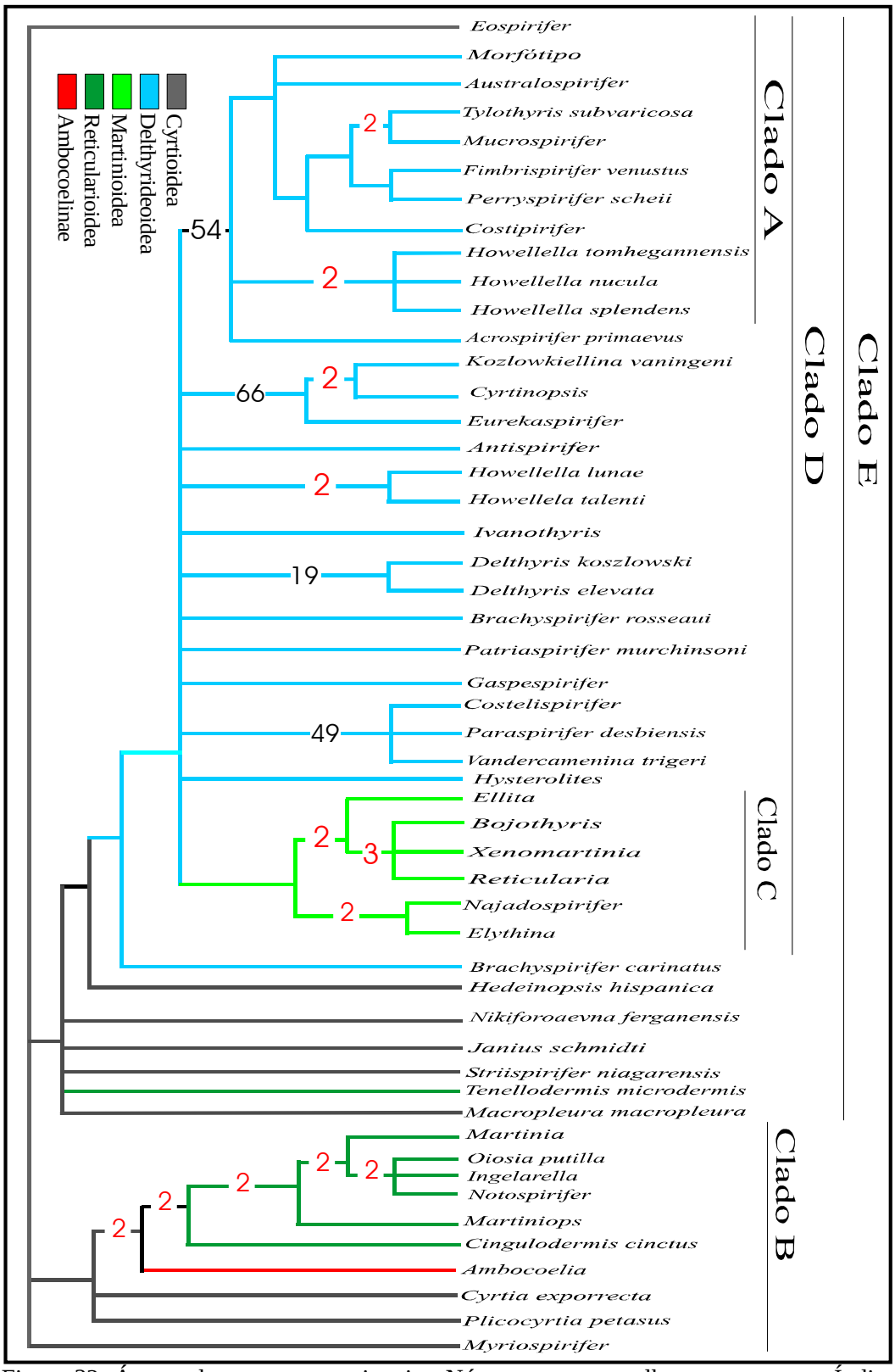


Figura 32: Árvore de consenso semiestrito. Números em vermelho representam o Índice de Bremer. Números em preto representam porcentagem dos clados resultantes

4.2 Concordância Estratigráfica e Acuidade da Análise

Apenas dois estudos filogenéticos foram realizados anteriormente envolvendo espiriferídeos basais, sendo o de Lèsperance e Bizarro (1999), com abordagem restrita para *taxa* terminais envolvendo Subfamílias de Delthyrideoidea. (Figura 8), e Marques e Anelli (2005), com grande parte dos *taxa* terminais compostos por gêneros e espécies (Figura 33).

Comparando ao cladograma semiestrito do presente estudo, Marques e Anelli (2005) apresentaram um cladograma semiestrito com menor número de *taxa* (45), de resolução mais baixa, com mais de 100.000 árvores igualmente parcimoniosas. No estudo de Marques e Anelli (2005) apenas um clado não está em conflito com o cladograma semiestrito do presente estudo, que é o clado (Gênero novo e espécie nova, *Australospirifer*, (*Costispirifer*, ((*Mucrospirifer*, *Tylothyris subvaricosa*), (*Fimbrispirifer venustus*, *Perryspirifer scheii*)))). Contudo, Marques e Anelli (2005) apresentaram problemas na delimitação dos estados dos caracteres relacionados à micrornamentação, sendo estes caracteres reformulados na presente análise.

Lèsperance e Bizarro (1999) apresentaram um único cladograma resultante, de topologia bem resolvida, com CI=0,667 e RI=0,737. Porém, apesar da boa resolução obtida por Lèsperance e Bizarro (1999), a análise filogenética realizada por estes autores possui quatro vieses que diminuem a acuidade da análise e que podem ter mascarado a real filogenia do grupo Delthyrideoidea.

Antes de tudo, é importante ter a noção de que existem três qualidades que podem ser observadas em uma análise filogenética, que são: resolução, robustez e acuidade (veja uma revisão destes termos em Kim, 1998). Os dois primeiros termos dizem respeito ao resultado, ou seja, a análise em si, sem considerar outras informações que não estejam presentes na análise. Acuidade está relacionada à capacidade de uma análise captar a filogenia “real” (Hillis, 1998; Kim, 1998; Wiens, 1998a, 1998b), sendo este um parâmetro observado apenas em simulações. Como as mudanças em valores de acuidade vão interferir necessariamente nos valores de robustez e resolução, estes são parâmetros subordinados à acuidade.

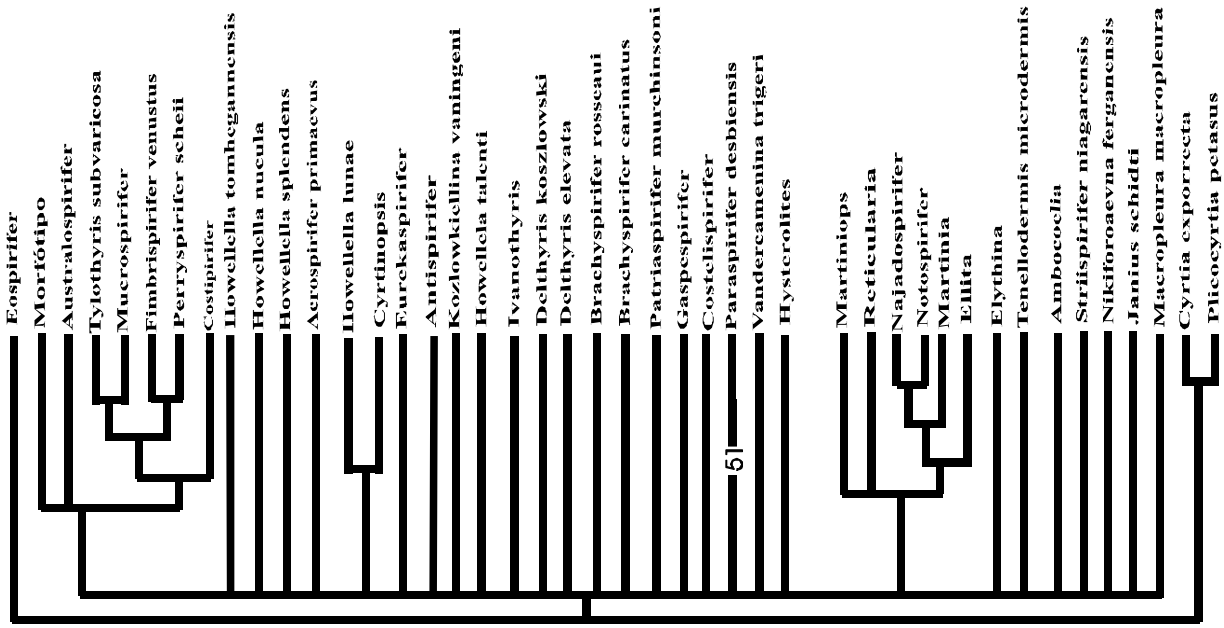


Figura 33: Cladograma semiestrito obtido por Marques e Anelli (2005).

Vieses da acuidade relacionados à análise prévia de Lespèrance e Bizarro (1999)

O primeiro viés está relacionado ao nível hierárquico dos *taxa* utilizados na análise, ou seja, os ranques que devem ser utilizados, e se são mais inclusivos ou menos inclusivos. Lespèrance e Bizarro (1999) escolheram utilizar como *taxa* terminais Subfamílias, considerando-as *a priori* como um *taxon* monofilético. Muitos autores (*e. g.* Farris, 1979; 1995; Farris *et al.* 1995; Kluge, 1997, 1999) recomendaram que para uma maior acuidade da análise cladística o maior número de informações apriorísticas deve ser eliminado, pois o excesso de informações deste tipo se comporta como pressupostos *ad hoc* e, dessa forma, contradizem a lei da parcimônia. Por outro lado, Wiens (1998 a, veja também Wiens, 2000) apresentou simulações que apresentam uma acuidade razoável onde *taxa* supraespecíficos podem ser usados com codificação adequada. Contudo, é importante ressaltar que o trabalho de Wiens (1998) partiu do presuposto que as relações filogenéticas dos grupos supraespecíficos são, no mínimo, conhecidas internamente de maneira razoável, o que é falso no caso de espiriferídeos basais.

O segundo viés é a utilização de *metataxa*, ou seja, grupos que não são sustentados por sinapomorfias. Smith (1994) recomendou que a análise que utiliza como *taxon* terminal o nível categórico acima de espécie, e que se comporta como um *metataxon*, deve incluir *taxa* de nível categórico menos inclusivo, eliminando este *metataxon* da classificação. No caso do estudo de Lespèrance e Bizarro (1999), sete de nove subfamílias incluídas na análise não apresentaram

sinapomorfias, sendo uma destas, Gaspespiriferinae, uma Subfamília nova erigida antes da análise.

O terceiro viés é a utilização de caracteres morfométricos cujos estados foram definidos arbitrariamente. Ao se codificar e delimitar estados nominalmente, com termos apenas qualitativos, pode-se mascarar caracteres que, na verdade, são contínuos. Neste contexto, a utilização por Lespèrance e Bizarro (1999, pág. 1076) do caráter "Forma da Concha" - que é constituído por dois estados, transverso e equidimensional - torna-se indevida. Como visto anteriormente, a delimitação entre equidimensional e transverso é de difícil estabelecimento, na verdade, sendo parte de uma definição subjetiva, o que torna a codificação deste caráter impossível.

O quarto e último viés identificado é o número total de informação que a matriz de um cladograma apresenta. Neste caso, entende-se como "informação" o número de caracteres, e seus estados possíveis, mais o número de *taxa*. Uma série de simulações, seja com dados morfológicos, seja moleculares, demonstraram que existe uma relação positiva entre quantidade de "informação" na matriz e a acuidade (Kim, 1996; 1998; Graybeal, 1998; Hillis 1998; Poe, 1998; Wiens 1998a, Ranalla et al, 1998; Wagner, 2000; Pollock *et al.* 2002; Hillis *et al.* 2003). Porém, a grande discussão é se a adição novos caracteres ou adição de novos *taxa* levaria a uma melhor acuidade, sendo que, em grande parte destes estudos, a principal fonte de informação seria proveniente do número de caracteres na análise (*e. g.* Hillis 1998; Wiens 1998, a; 1998b; 2000). Nestes modelos, para se obter a acuidade máxima, sob qualquer parâmetro, são necessários ao menos 100 caracteres na matriz (Wiens 1998a, 1998b, 2000). Por outro lado, outros autores dizem que é mais adequada a introdução de mais *taxa* para que a acuidade aumente (*e. g.* Graybeal, 1998; Poe, 1998; Ranalla et al, 1998; Hillis *et al.*, 2003). Neste caso, os autores demonstraram o consenso de que os *taxa* exibiram a informação "temporal" necessária a matriz. Graybeal (1998) e Hillis *et al.* (1998), por exemplo, afirmaram que um maior número de *taxa* na análise aumentaria a acuidade principalmente pela possibilidade de quebra dos "ramos longos". Wagner (2000) observou que este princípio só é válido se os *taxa* forem amostrados em períodos geológicos diferentes. De qualquer forma, ainda não há um consenso entre os autores para saber qual a melhor maneira de se identificar se são os caracteres, os *taxa*, ou ambos, que interferem mais na acuidade da análise filogenética (veja uma discussão em Nylander, 2001).

A presente análise sugere uma baixa acuidade na filogenia resultante devido ao baixo número de caracteres utilizados, muito abaixo do número mínimo de caracteres sugerido por

Wiens (1998a;b; 2000). Porém, a acuidade deste estudo é maior que aquela apresentada no estudo de Lespérance e Bizarro (1999). Como não houve a possibilidade de introdução de mais caracteres, considerou-se essencial a adição de um número maior de *taxa*, como proposto por Graybeal (1998) para aumentar a acuidade da filogenia resultante.

Evolução dos caracters e o excesso de homoplasias

Devido a uma parcela de caracteres ser possivelmente determinada pelo ambiente, é de se esperar que exista muita reversão ou convergência, ou quando aparecem apenas uma vez no cladograma, são autapomórficos, indicando a ausência de informação, e dessa forma explicando o valor relativamente baixo do CI= 0,4.

A maioria dos caracteres tem seu índice de consistência baixo justificado, em parte, por serem "mais adaptativos", ou seja, seriam mais influenciados pelo meio do que pela história fiologenética, enquanto os únicos caracteres que apresentam informação e exibem índice de consistência e retenção igual a 1 estão diretamente relacionados à micrornamentação - caracteres de 19 à 26 (tabela 3) - ter um valor "menos adaptativo" na evolução de espiriferídeos. Entre os caracteres possivelmente "adaptativos", dois já foram reconhecidos na literatura. O primeiro é o caráter "2" (presença de ala), que é comumente associado ao modo de vida dos espécimes ao substrato (Rudwick, 1970), apresentando índice de retenção igual a 0. O outro é o caráter 1 ("Concha mucronada") também referido na literatura como possivelmente determinado pelo substrato (Fürsich e Hurst, 1974).

É importante ressaltar que o termo "adaptativo" aqui utilizadao está fora de seu contexto original. Em um contexto puramente selecionista, todos os caracteres podem ser considerados resultados de adaptação (*e.g.* Mayr, 1982). Já em outro contexto, os caracteres são adaptativos quando apresentam um aumento no valor adaptativo de uma população e possam ser fixados pela seleção natural, enquanto os caracteres "não adaptativos" são aqueles que são também fixados por outros agentes que não necessariamente a seleção natural (*e.g.* histórico filognético, seleção neutra etc, - Seilacher, 1970, Gould e Vrba, 1982). Em sistemática filogenética o termo adaptativo e adaptação apresentam também conotações diferentes. Coddington (1988) usou premissas de que o estado apomórfico de qualquer caráter indica por si só adaptação (contra este argumento veja Pinna e Salles, 1990). Em outros estudos diz-se que os caracteres mais gerais, ou seja, aqueles que aparecem mais cedo na filogenia, são os mais adaptativos (uma das características da escola taxonômica evolutiva). Porém, mais recentemente o termo "adaptativo"

surgiu em decorrência de caracteres mais susceptíveis a convergências e paralelismo (ditas homoplasias) destituído de seu significado inicial apenas evolutivo (veja Marques e Gnaspinni, 2001). Em outro sentido, Brooks e McLennan (1991) referiram-se ao mesmo significado, porém chamando de “caracteres ecologicamente determinados”. Sendo assim, o termo “adaptativo” aqui utilizado refer-se ao último exemplo, sendo determinados principalmente pelo hábito de vida da espécie.

Desta forma, os caracteres “menos adptativos” tiveram a importante função de determinar as sinapomorfias dos principais grupos, tendo um peso maior nas resoluções filogenéticas entre as subordens. A presença de espinhos tipo delthyridídeo sustenta basicamente todos “Delthyridoidea”. Apesar de que Reticularioidea nunca ter sido definido como possuindo espinhos "delthyridideos", a análise resultante torna presente este estado nesse grupo. Este fato se deve pela falta de preservação de toda estrutura de espinhos em Reticularioidea, sendo a sua presença identificada apenas por “marcas” deixadas na superficie da concha (Cooper e Dutro, 1982). Desta forma, pelo cladograma aqui assumido como hipótese de estudo, Reticularioidea pode apresentar espinho tipo delthyridídeo e, dentro deste grupo, a trama de espinhos e lamelas assume uma forma diferente, dita “em forma de retículo”, sendo sinapomorfia de Reticularioidea (caráter 30). Já o espinho “tipo martinídeo” aparece como sinapomorfia de Martinioidea, e não é homólogo ao espinho “tipo delthyridídeo”, marcando assim o aparecimento de dois tipos diferentes de espinhos durante a evolução dos espiriferídeos basais.

CARACTERES	*m*	*s*	*g*	ci	ri	rc
1 Concha mucronada	1	3	4	0.333	0.333	0.111
2 Ala desenvolvida*	1	1	1	1	0	0
3 Presença de sulco/dobra	1	3	5	0.333	0.500	0.167
4 Tipos de dobras	3	9	16	0.333	0.538	0.179
5 Presença de plicas	3	6	14	0.500	0.727	0.364
6 Plicas medianas no sulco	3	8	16	0.375		0.231
7 Plicações bifurcadas	1	2	3	0.500	0.500	0.250
8 Tamanho do sulco em relação as plicas	1	2	4	0.333	0.500	0.167
9 “Costelas” aparecendo na interárea*	1	1	1	1	0	0
10 Lamelas de crescimento I*	1	3	10	0.333	0.778	0.259
11 Lamela de crescimento II	1	2	4	0.500	0.667	0.333
12 Placa crural*	1	5	15	0.200	0.714	0.143
13 Cobertura deltirial	1	5	10	0.200	0.556	0.111
14 Forâmen	1	2	4	0.500	0.667	0.333
15 Presença e posição do ctenoforídio*	4	7	20	0.571	0.813	0.464
16 Desenvolvimento da placa crural*	2	4	4	0.500	0	0
17 Septo mediano ventral	2	5	10	0.400	0.625	0.250
18 Convexidade da concha	2	8	10	0.250	0.250	0.063
19 Capilação I*	1	2	8	0.500	0.857	0.429
20 Capilação II*	1	1	9	1	1	1
21 Capilação III*	1	1	6	1	1	1
22 Capilação IV*	1	1	1	1	0	0
23 Presença de espinho*	2	2	16	1	1	1
24 Tipo de espinho*	3	3	3	1	0	0
25 Presença de “cavidades”	1	1	5	1	1	1
26 Arranjo das “cavidades”	1	1	1	1	0	0
27 Comissura flexionada	1	2	2	0.500	0	0
28 Espondílio	1	2	2	0.500	0	0
29 Preenchimento secundário	1	2	5	0.500	0.750	0.375
30 Espinhos e lamelas formando um reticulo.	1	2	11	0.500	0.900	0.450
31 Placa dental	1	3	3	0.333	0	0
32 Retículos com disposição quincuncial*	1	1	6	1	1	1
33 Concha estrófica ou anaestrófica	1	3	13	0.333	0.834	0.278
34 Campo muscular braquial*	1	1	1	1	0	0

Tabela 3: índices de retenção (ri), consistência (**ci**) e retenção rescalonado **(rc)** para cada caráter retirado de uma árvore escolhida aleatoriamente; **g** máximo número de passos que o caráter pode exibir; **m** mínimo número de passos que o caráter pode exibir; **s** o número passos que o caráter exibe no cladograma.; *= caracteres que não apresentam ambigüidade no consenso.

Concordância estratigráfica: a filogenia resultante é incompleta devido ao registro ou a análise?

Dois conjuntos de dados, a filogenia inferida a partir do cladograma semiestrito na presente análise e o registro temporal, podem ser comparados verificando as incongruências entre estes dois conjuntos de dados, utilizando para isso o índice MSM e GER. Comparando visualmente, e também com os valores relativamente baixos de MSM de 0,35, e GER de 0,25 nota-se uma certa incongruência entre a filogenia e a estratigrafia. (figura 34).

Muitos autores têm discutido quais seriam os parâmetros que poderiam alterar o registro, modificando a sua consistência e o que determinaria o aparecimento de intervalos estratigráficos nas filogenias. Uma parte destes autores é representada por Wagner (2000a – veja também Wagner 2000b; Wagner 2000c; Wagner e Sidor, 2000). Este autor discutiu os vieses que alterariam a análise e que por sua vez alterariam os valores finais destes índices. Estes estudos posicionam-se em um contexto de como a acuidade da análise cladística estaria enviesando de forma significativa o resultado final. Porém, estes estudos partem de premissas sobre taxa de evolução de caracteres, admitidas como *adhoc*, e não possíveis de serem testadas. Porém, é óbvio que uma baixa acuidade na filogenia terá como efeito resultados distorcidos.

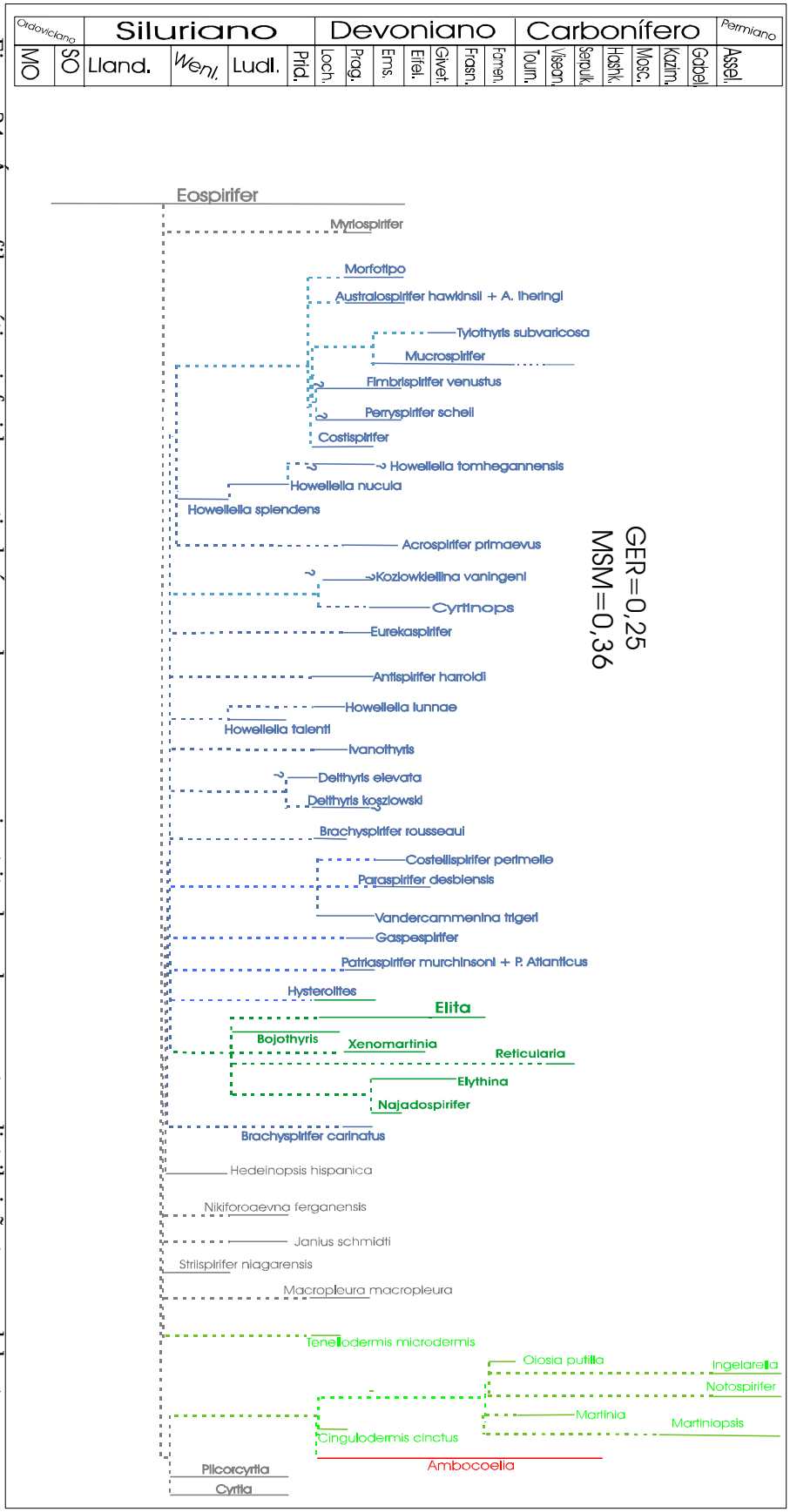


Figura 34: Árvore filogenética, inferida a partir da árvore de consenso semi-estrito, levando em conta a distribuição temporal dos *taxa*.

Outros estudos (Benton, 1995; Benton e Hitchin, 1997; Benton *et al.*, 1999; Benton *et al.*, 2000) referiram-se a outros parâmetros, não envolvidos somente com a qualidade da filogenia. Benton *et al.* (1999) enumeram cinco variáveis que podem afetar a congruência entre o cladograma e o registro estratigráfico, independente do índice usado: 1- qualidade do cladograma; 2- qualidade do registro fóssil; 3- qualidade da estratigrafia; 4- resolução da categoria taxonômica; 5- densidade amostral.

No primeiro caso, a qualidade do cladograma não é só relativa a acuidade em relação a uma taxa evolutiva (como denotado acima), mas também sobre a construção de cladogramas espúrios, ou análises que geram número elevado de cladogramas igualmente parcimoniosos, ou cladogramas com baixos índices de suporte. Cladograma espúrio, para Benton *et al.* (1999), seria aquele gerado pela análise deficiente, sendo um artefato que poderia gerar falsos valores de congruência.

O segundo viés, a qualidade do registro fóssil, afeta fortemente os valores de congruência estratigráfica, sendo que quanto maior a probabilidade do fóssil ser preservado, maior será, obviamente, o valor de congruência. Além desta variável tafonômica, Benton *et al.* (1999) identificaram outra variável tafonômica relacionada à qualidade do registro: o esforço de pesquisa e coleta. Quanto mais um grupo recebe atenção de pesquisas, maior será o número de registros e achados de novos *taxa*.

O terceiro viés se refere à duração e foco da estratigrafia. Se a duração do registro for muito longa, há uma probabilidade maior dos valores serem baixos. Porém, se a resolução for menor, ou seja, se não forem usadas camadas ou conjunto de camadas, mas períodos, os valores serão em média maiores.

O quarto viés refere-se a qual categoria taxonômica a análise utilizou como *taxon* terminal. Quanto mais inclusiva a categoria (ex: Subordem, Ordem etc .) maior será a congruência entre o registro e o cladograma.

Já a densidade amostral, ou seja, o número de *taxa* utilizados na análise, afeta não somente o cladograma, como também a adaptação do cladograma ao registro. Quanto mais *taxa* se utiliza, maior será a acuidade dos valores de congruência do cladograma ao registro. Não só o número de *taxa* utilizados, como também a forma como se codifica o caráter para categorias taxonômicas mais inclusivas afeta os valores de congruência. Neste caso, dependendo qual

método de codificação empregado, irá aumentar ou diminuir os valores de congruência para um mesmo cladograma. Benton *et al.* (1999) sugerem que o melhor método é a inclusão do maior número de *taxa* possíveis, o que torna mais realistas os valores de índices como MSM e GER.

Desta forma, os valores relativamente baixos do MSM e GER podem se referir a fatores extrínsecos (variáveis que alteram a distribuição e confiabilidade dos fósseis como exposto acima) ou a fatores intrínsecos a filogenia, e neste caso é necessário separar a causa. No caso da presente análise, alguns fatores extrínsecos podem ser citados. A presença da duração longa de muitos *taxa* não é um viés relacionado à uma menor resolução do registro utilizado (períodos), mas sim a real longa distribuição temporal que muitos *taxa* de braquiópodes apresentam, sendo este um dos principais fatores que determinaram, por exemplo, a clássica divisão faunística do Siluro-Devoniano (Boucot, 1975; Clarkson, 1993). Porém, há de se notar que em alguns estudos ainda existe uma dificuldade em se estabelecer idades relativas corretas, como o *taxon "Howellella" tomheganensis* (*in* Boucot, 1973), onde a maior precisão de sua localidade-tipo é Formação Tomhegan, "Baixo Devoniano". Este fenômeno é comum em outras coleções e estudos antigos, onde a nomeação da formação-tipo ou localidade-tipo foi feita antes de revisões estratigráficas subseqüentes. Esta variável associada ao fato que os braquiópodes realmente tem uma longa duração faz com que, teoricamente, aumente a distribuição temporal, e diminua o número de linhagens-fantasmas.

Os esforços de pesquisa e coleta podem influenciar os resultados de alguma maneira, seja como uma variável positiva, seja como viés. Braquiópodes do paleozóico devido à presença de concha calcária, ter uma importante função de reconhecimento paleobiogeográfico, paleoecólogico (*e.g.* Ziegler, 1965; Boucot, 1975), e como exemplo de estudo tafonômico (*e. g.* Holland, 1995; Holland 2000) seria de se esperar que tivessem um registro completo suficiente, pelo menos em termo de número de *taxa* descritos. Isto seria demonstrado pelo esforço de procura para braquiópodes comportando-se como uma variável positiva devido ao grande número de estudos taxonômicos deste grupo, presente na literatura desde o século XIX (Hall, 1856; Clarke, 1913; Muir-Wood, 1925; Paeckelmann, 1930; Biernat, 1956 para citar alguns estudos iniciais comprometidos a descrever a fauna de determinados afloramentos).

Porém, como denota Ager (1988), o efeito positivo na amostragem de *taxa* fósseis do esforço de pesquisa e coleta só seria verdadeirose fosse comum a todos afloramentos no mundo, eem toda as épocas. Este autor ainda chamou atenção para o fato que este fenômeno é presente especialmente em braquiópodes, pois grande parte do esforço de pesquisa teve historicamente

concentrado em regiões como a do Mar Báltico, Europa Central, Inglaterra e América do Norte, tendo como resultado um padrão de distribuição preferencialmente no Hemisfério Norte. Este tipo de distorção foi chamado de “interesse preferencial do paleontólogo” por Sheehan (1977) onde, nestes casos, a realidade da diversidade é extremamente tendenciosa. Por outro lado, a baixa diversidade observada para *taxa* delthyridideos no Hemisfério Sul talvez não seja um viés, mas resultado do paleoclima, relativamente mais frio no Siluro-Devoniano. Ou ainda, pode ser especulado o fato que havia mais mares epicontinentais no Hemisfério Norte (Boucot e Gray, 1983; Livermore *et al.*, 1985). Porém, para todos estes cenários, é inegável que o esforço de pesquisa tenha sido distribuído preferencialmente pelos estratígrafos e paleontólogos em regiões do Hemisfério Norte.

Desta forma, levando em conta apenas os fatores intrínsecos, observa-se que na presente análise, mesmo para um número alto de árvores igualmente parcimoniosas, não houve uma influência negativa do baixo índice de suporte na congruência entre o cladograma e o registro geológico. A presença de muitos intervalos estratigráficos da análise é atribuída a fatores extrínsecos, principalmente àqueles relacionados à qualidade do registro, como o esforço de coleta e pesquisa. Admite-se, desta forma, que os intervalos estratigráficos presentes na análise possam representar *taxa* não descobertos.

4.3 Filogenia e classificação de Delthyridoidea e grupos afins

Filogenia inferida

Apesar da baixa resolução e do baixo suporte apresentado pela árvore filogenética, pode-ser distinguido alguns grupos monofiléticos apenas para efeitos práticos na presente dissertação. Estes foram denominados aqui como clados A, B ,C, D e E.

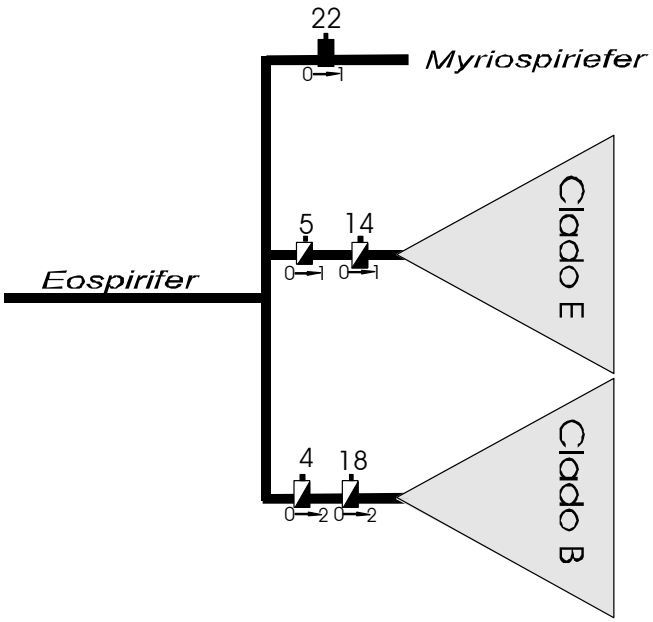


Figura 35: Figura reduzida mostrando a relação entre o espiriferídeos mais basais e os clados “E” e “B”. Retângulos pretos indicam sinapomorfias ou autapomorfias. Retângulos pretos e brancos são homoplasias convergentes.

Clado (E, B, Myriospirifer)

Observando o cladograma reduzido (figura 35) nota-se que, considerando *Eospirifer* como grupo externo, existe uma tricotomia, onde *Myriospirifer* aparece juntamente com os clados aqui considerados como “clado B” e “clado E” , sendo o primeiro sustentado por duas apomorfias (estado 2 dos caracteres 4 e 18) e o segundo clado igualmente sustentado por duas apomorfias (estado 1 para os caracteres 5 e 14 – figura 36). O clado E, o mais inclusivo destes, inclui o clado D, mais *taxa* que correspondem a um grupo parafilético, composto por *taxa* de eospiriferídeos. O clado D, por sua vez, é sustentado por três apomorfias, sendo estas duas referentes à micrornamentação (caracteres 20 e 23). O clado D é composto por uma grande politomia, incluindo todos os *taxa* representantes de Delthyridoidea (excluindo *Brachyspirifer carinatus*). Internamente a este grupo ainda se reconhece mais dois grupos, os clados A e C.

Clado E

O “Clado E” (figura 36) é composto por *taxa* que são basais ao clado D, que incluem Delthyridoidea e Cyrtioidea, composto em grande parte por *taxa* tradicionalmente considerados como eospiriferídeos tais como *Janius schmidti* e *Nikiforovaena ferganensis*. Um *taxon, Brachyspirifer carinatus*, aparece como grupo irmão do clado D, porém, esse resultado deve ser observado com ressalvas. Sendo grupo irmão de todo “Clado D”, este *taxon* é interpretado como

grupo irmão de todos os demais “Delthyridoidea” e Reticularioidea. Porém, ao analisar a distribuição de caracteres deste *taxa*, percebe-se que os dois caracteres que sustentam o “Clado D” (caracteres 10 e 23) não são preservados em *B. carinatus*, provocando uma otimização ambígua. A otimização de dados perdidos no PAUP se dá de tal forma que, entre todas posições possíveis que um *taxon* pode assumir no cladograma, será estabelecido aquele em que a resolução global será a mais parcimoniosa. Porém, como possui poucos caracteres informativos, além de ser ter uma otimização ambígua, infere-se que a posição filogenética deste *taxon* é enviesada e duvidosa.

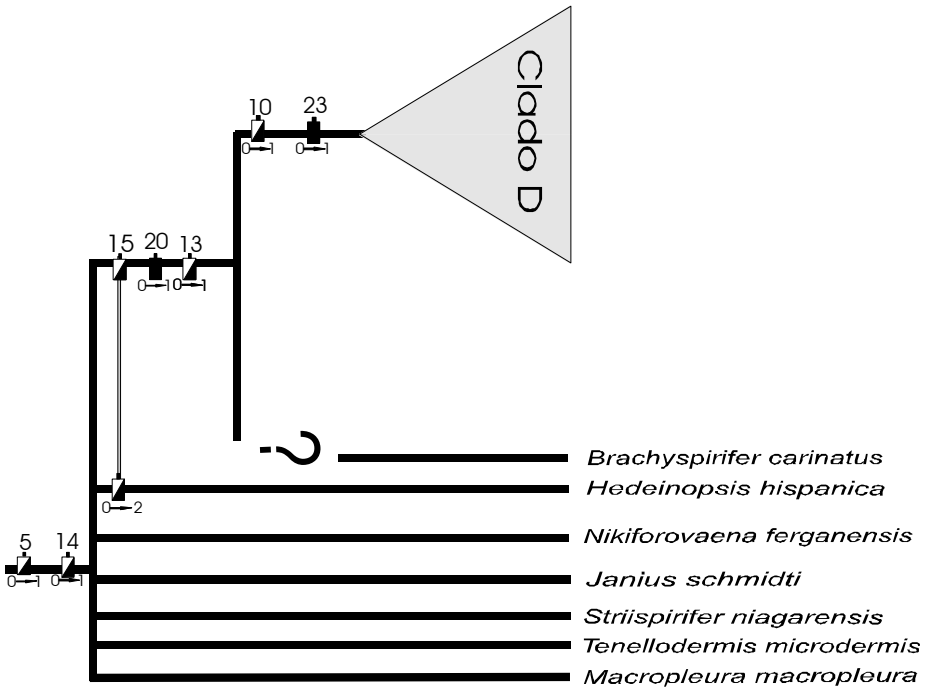


Figura 36: Cladograma do Clado “E”. Legenda igual da figura 35.

Clado D

O Clado D (figura 37), incluindo o Clado A e o Clado C, apresenta um cenário evolutivo problemático, devido, principalmente, a topologia do cladograma semiestrito. Devido ao consenso de muitas árvores igualmente parcimoniosas, pode ser interpretado que exista muitos cenários evolutivos possíveis. Porém, em uma análise mais cuidadosa, pode ser visto que, para todas as árvores possíveis, alguns *taxa – Brachyspirifer rousseaiu, Patriaspirifer murchinsoni, Gaspespirifer gaspensis,* e *Hysterolites* - formam uma politomia que não é devido à incongruência taxonômica, mas sim pela falta de dados para corroborar alguma hipótese filogenética. Este tipo de politomia já foi motivo de discussão na literatura sobre seu possível

significado. Para Maddison (1989) este tipo de politomia pode ser subdividido em dois outros tipos: a que representa a real falta de dados que sustente algum clado interno, ou a que represente uma cladogenese simultânea (*soft politomies* e *hard politomies*, respectivamente). Como destacado por Coddington e Scharff (1996), as denominadas "*hard politomies*" são muito mais improváveis (a não ser que se considere cladogenese simultânea um evento comum na natureza), e por isto devem ser descartadas as interpretações que sustentam tais hipóteses, levando em conta apenas interpretações provenientes de *"soft politomies"*.

Neste clado pode ser observado que alguns *taxa* não são sustentados por autapomorfias, constituindo assim em *metataxa*, que são: *Patriaspirifer murchinsoni*, *Brachyspirifer rosseaoui* e *Antispirifer*. O fato de dois *taxa* como *B. carinatus* e *B. rosseui* apresentarem resultados tão díspares, e estarem no mesmo gênero, pode ser explicado pelo fato que muitos *taxa* foram atribuídos a este gênero com descrições baseadas em apenas um caráter diagnóstico. O mesmo acontece para outros *taxa*, como por exemplo *Mucrospirifer*, que apresenta também caracteres diagnósticos variados segundo diferentes autores (*e.g.* Fonseca, 2001). Este fato, revelado na análise filogenética, indica que estes gêneros devem passar por revisão taxonômica, objetivo este fora do escopo do presente estudo.

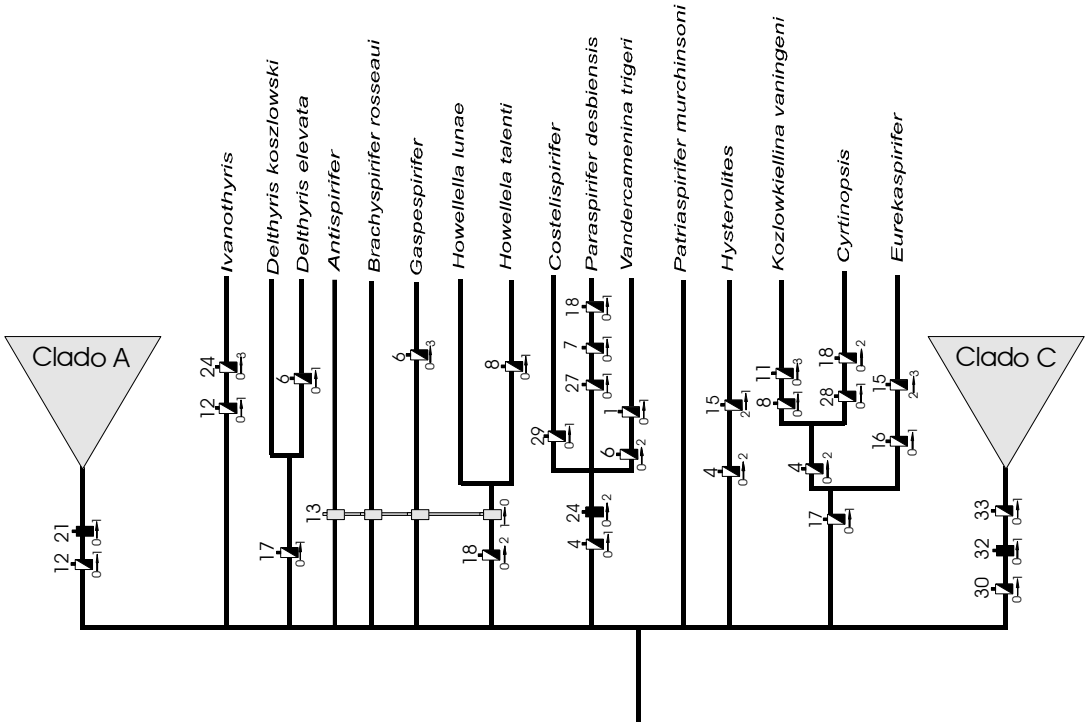


Figura 37: Cladograma D. Retângulos cinzas indicam reversão. Legenda como na figura 35.

Neste clado, além dos clados “A” e “C”, são reconhecidos seis outros clados. O primeiro destes, ((*Kozlowskiellina vaningeni, Cyrtinopsis), Eurekaspirifer pynnionnensis*) apresenta o mesmo problema que os clados anteriores com respeito à adaptabilidade do cladograma ao registro estratigráfico. A espécie *E. pynnionnensis*, que aparece como mais basal, aparece temporalmente posterior aos demais *taxa* deste clado. *E. pynnionnensis*, e *K. vaningeni* são *taxa* da Província Apalachiana, e *Cyrtinops* aparece na Província Renano-Boêmia, porém, ocorrendo no mesmo tempo, dificultando a formulação de hipótese sobre a origem deste grupo e seu relacionamento com algum evento orogenético. É plausível estabelecer, ao menos, uma origem inicialmente apalachiana para este clado, posteriormente ocorrendo o aparecimento de *Cyrtinopsis* na Província Renano-Boêmia, e possivelmente de *taxa* associados, não presentes nesta análise, como por exemplo *Plycocyrtia*, A*raspirifer* e *Boucotinskia*. Filogeneticamente, a proximidade entre *Cyrtinopsis* e *Kozlowskiellina* foi sugerida inicialmente por Boucot (1957). Krans (1971), baseado principalmente na ornamentação e morfologia geral de ambos os *taxa*, sugeriu igualmente que *Cyrtinops* e *Kozlowskiellina* poderiam ter um ancestral em comum. Mesmo com estas relações previamente sugeridas, estes dois *taxa* eram alocados ainda em Subfamílias separadas. Posteriormente, Carter *et al.* (1994) sinonimizou Cyrtinopsinae e Kozlowskiellinae reforçando a idéia de proximidade filogenética entre estes dois *taxa*. Desta forma, no presente estudo, é corroborada a proximidade filogenética destes dois *taxa*, tendo como sinapomorfia a ambos os grupos o “sulco em forma de calha”. Interessante que Krans (1971) considerou como decisivo para estes dois *taxa* estarem juntos o fato de apresentarem septo mediano, linhas de crescimento, e morfologia geral da parte externa da concha, sendo que na presente análise estes dois últimos caracteres se apresentam extremamente variáveis, aparecendo não só nestes como em vários outros *taxa*. Já a presença de septo mediano é sinapomorfia deste grupo mais *E. pynnionnensis*.

Os dois *taxa* pertencentes ao gênero *Delthyris*, *D. kozlowski* e a espécie-tipo do gênero *D. elevata*, aprecem como grupo monofilético. Porém, não há heterobatimia entre estes, pois apenas *D. elevata* apresenta uma autapomorfia (estado 1 do caráter 6), e Desta forma, *D. kozlowski* é considereado um *metataxon*. Assim a história evolutiva destes dois *taxa* fica comprometida, podendo apresentar dois cenários possíveis: 1) *D. elevata* estaria presente na província Renano-Boêmia no Siluriano inferior, e migraria para a região Província Apalachiana no Devoniano, originando *D. kozlowski*, onde o caráter 6 sofreria uma reversão. Porém, este cenário implica um passo a mais, não representado pelo cladograma, constituindo uma

interpretação menos parcimoniosa; 2) *D. kozlowski* – ou uma linhagem ancestral - estaria presente em estratos norte-americanos já no Siluriano e, posteriormente, uma linhagem divergente, representada por *D. elevata*, apareceria nos estratos europeus, o que implica no não aparecimento de *D. kozlowski* como um efeito do acaso em não ter sido coletado.

O cladograma semiestrito revela ainda que o gênero *Howellella* é polifilético. Não é surpreendente este fato, pois grande parte das espécies atribuídas a este gênero, ou foram pobremente descritas, ou designadas com dúvidas (*e. g. Howellella tomhegannensis in* Boucot, 1973). Além disso a diagnose do gênero é problemática, sendo muito simplista, como afirmado no *Treatise* Mesmo depois da revisão das espécies européias de *Howellella* realizada por Gourvennec (1987), não houve acréscimo de novos caracteres que, no presente estudo, fossem utilizados como apomorfias deste gênero. Este autor ainda apresentou a descrição de um *taxon* utilizado nesta análise, *H. lunae*, que difere de outras espécies como *H. cortazari* e *H. mercuri* apenas pela morfometria. O cladograma ainda demonstra que os *taxa* utilizados na análise atribuídos a *Howellella* formam dois grupos monofiléticos. Um primeiro dentro do Clado A (figura 38), formado por (*H. tomhegannensis*, *H. nucula*, *H. splendens*) e fora do Clado A, formados por (*H. talenti* e *H. lunae*).

Sobre a evolução deste gênero, Gouvennec (1987) apontou *Howellella* como ancestral direto de *Hysterolites*, modelo este não sustentado pela presente análise, onde em nenhuma de suas topologias mais parcimoniosas apresentam qualquer *taxa* de *Howellella* associado com *Hysterolites*. Além disso, foram reconhecidos dois subgêneros relacionados às formas européias: *Howellella (Hysterohowellella)* Carls, 1985 e *H. (Iberohowellella)* Carls, Meyn e Vesperman 1993. Porém, sua validade é discutível. O subgênero *H. (Iberohowellella)* foi descrito como filogenéticamente próximo a *Vandercammenina* (Carl *et al.* 1993), mas sua descrição morfológica não apresenta diferenças com demais *taxa* de *Howellella*. O outro subgênero, *H. (Hysterohowellella)* foi criado por Carls (1985) para acomodar formas aparentadas a *Hysterolites*, tais como *H. mercurii*, *H. lunae* entre outros, porém, não é possível atribuir proximidade filogenética a outros *taxa* de *Howellella*, nem ao gênero *Hysterolites*. O clado (*H. tomhegannensis*, *H. nucula*, *H. splendens*) apresenta uma situação muito mais complexa, pois, em primeiro lugar, estas espécies não apresentam autapomorfias, podendo se comportar como um *taxon* somente. Em segundo lugar, apesar de *H. tomhegannensis* e *H. splendens* aparecerem em estratos norte-americanos, a espécie intermediária utilizada na presente análise, *H. nucula*, aparece em estratos silurianos da Austrália, localizada

paleogeograficamente no sul. Este fato força um período de dispersão deste clado durante o Wenlockiano para o Lludlowiano. Este episódio pode ser reforçado para a ocorrência de alguns espécimes atribuídos a *H. nucula* em estratos norte-americanos (Farrel, 1992). Porém, este espécime não se encontra em bom estado de conservação. Já o outro clado, (*H. lunae, H. talenti*) é composto por um *taxon*, *H. lunae*, que aparece no domínio renano-bohêmio em estratos australianos (*H. talenti*). A complicação deste cenário advém do fato de que *H. lunae* não apresenta autapomorfias, comportando-se assim como *metataxon.* Também sua distribuição ocorre, posteriormente, a de *H. talenti*, que seria mais derivado, obrigando a supor um cenário onde formas de *H. lunae* estariam já presentes no Siluriano da Austrália, onde um evento de especiação daria origem a *H talent*i, e, posteriormente, no Devoniano, *H. lunae* migraria para o Norte. Este é um cenário de difícil sustentação, pois esperaria encontrar espécimes de *H. lunae* no Siluriano da Austrália, fato não ocorrido. Outro cenário – como, por exemplo, *H. talenti* ter surgido primeiro – exigiria uma explicação filogenética com maior número de passos que o presente cladograma. Desta forma, fica difícil exibir um padrão paleobiogeográfico uniforme quanto a distribuição deste gênero, o que invalida a tentativa de separar as formas renano-bohêmias e australianas das formas apalachianas como grupos distintos e monofiléticos.

Outro ponto interessante de se notar na presente dissertação é a posição de *Eurekaspirifer*. Johnson (1966) descreveu este gênero para estratos devonianos do grupo Hamilton nos Estados Unidos sem fazer comentários sobre sua evolução. Este autor classificou *Eurekaspirifer* junto aos delthyridídeos. Na revisão de Carter *et al.* (1994), este *taxon* foi classificado dentro de Cyrtioidea, em uma Subfamília própria, Eurekaspiriferinae. Lésperance e Bizarro (1999) o relocaram junto aos delthyridideos. Parte desta confusão se deu, em parte, pela aparente falta de espinhos deste *taxon*. Porém, não está claro a ausência ou não preservação de espinhos (como foi sugerido por Johnson, 1970). Além do mais, Johnson (1966) identificou o padrão de capilação deste *taxa* como muito próximo de alguns delthyridídeos. Desta forma, foi adotada nesta dissertação a presença de espinho como "dados perdidos", corroborando as primeiras considerações deste *taxon* como membro da Ordem Delthyridoidea.

O clado A (figura 38) é formado por (*Acrospirifer*, (*Howellella tomhegannensis*, *H. nucula*, *H. splendens*), (Gênero novo e espécie nova, *Australospirifer*, (*Costispirifer*, ((*Mucrospirifer*, *Tylothyris subvaricosa*), (*Fimbrispirifer venustus*, *Perryspirifer scheii*))))). Este grupo é sustentado por uma reversão do caráter 18, representando a perda do septo mediano. O *taxon* mais basal deste clado é *A. primaevus*, encontrado na Alemanha. Outros dois

clados podem ser reconhecidos, um formado por espécies do gênero *Howelllla*, e outro representado por (Gênero novo e espécie nova, *Australospirifer*, (*Costispirifer*, ((*Mucrospirifer*, *Tylothyris subvaricosa*), (*Fimbrispirifer venustus*, *Perryspirifer scheii*)))) sendo sustentado por uma sinapomorfia, a presença de preenchimento secundário (caráter 29). Nota-se que neste grupo aparecem os dois *taxa* de espiriferídeos do Devoniano Malvinocáfrico, como *Australospirifer* e o *taxon* descrito no presente estudo separado de um outro clado que apresenta elementos das faunas boreais, *taxa* estes de mesma extensão temporal, exceção a *Mucrospirifer*,que tem uma extensão muito mais longa e *T. subvaricosa*, que aparece somente no final do Devoniano. Pode ser estipulado, desta forma, um cenário evolutivo para o clado A, apresentando uma origem mais antiga a partir de *A. primaevus*. Este *taxon* não apresenta apomorfias e pode ser tratado como um *metataxon*. Esta irradiação aconteceu entre o término do Pridoliano e o começo do Lochkovniano.

Australospirifer também não apresenta apomorfias que indiquem este gênero como monofilético, apresentando-se como um *metataxon*. Neste sentido, segundo esta filogenia, *Australospirifer* daria origem ao Gênero novo e espécie encontrado na Sub-bacia de Três Lagoas, e aos outros clados, (*H. tomhegannensis*, *H. nucula*, *H. splendens*) e (*Costispirifer*, ((*Mucrospirifer*, *T. subvaricosa*), (*F. venustus*, *P. scheii*))) do Hemisfério Norte. Portanto é estipulada, pela primeira vez, uma origem boreal para vários *taxa* do Domínio Apalachiano e Renano-Bohêmio (*sensu* Boucot, 1975). O grupo (*F. venustus*, *P. scheii*), e considerando *Elymospirifer* como grupo irmão de *P. scheii*, pois não apresenta diferenças em relação aos caracteres aqui descritos, aparecem em afloramentos do norte do Canadá na região que paleogeograficamente corresponde à região mais ao norte de toda distribuição de espiriferídeos aqui tratados, (Jones e Boucot, 1983). É interessante notar que estes dois gêneros aqui tratados são endêmicos desta região, dentro da Formação Bird Fiord (Canadá), que, desta forma, estava isolada durante o baixo e o médio Devoniano. Pela figura 34 é sugerida uma origem no final do Siluriano para este clado, seguido de dispersão para todo globo. No entanto, a localização exata, ou se esse processo transcorreu por dispersão, ou vicariância, ou se ambos ocorreram, é de difícil decisão, necessitando de mais dados para que tais hipóteses sejamtestadas.

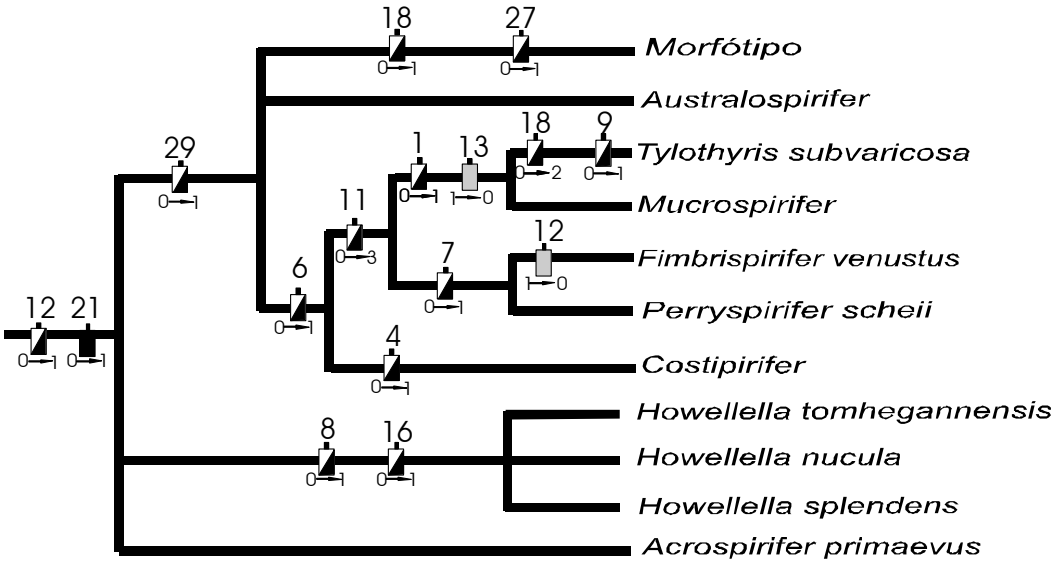


Figura 38: Cladograma A. Legenda como na figura 35.

Existem algumas implicações nestes resultados, principalmente quanto à origem de Delthyridoidea. Gourvennec (2000) comentou que os dois *taxa* mais antigos no regsitro - *Delthyris* e *Howellela* – deveriam ser os mais plesiomórficos para os dois principais grupos de Delthyridoidea basais. Como os dois surgiram praticamente no mesmo período (Llandoveriano), é difícil estabelecer qual seria realmente o mais basal. O mesmo problema aparece na presente filogenia, pois, exceção a posição de *B. carinatus*, o gênero *Delthyris* e os *taxa* referidos a *Howellella* são também derivados. Na presente análise, *H. lunnae* é o representante mais antigo de delthyridídeos, porém também é derivado, e por este motivo é um dos *taxa* responsáveis pela baixa congruência estratigráfica. Além do mais, *Delthyris* e *Howellella* seriam os primeiros *taxa* de dois principais ramos filogenéticos basais em Delthyridoidea, sendo o primeiro representando os *taxa* com septo mediano pedicular, e *Howellella* os *taxa* com morfologia *"Howellella-like"* (*sensu* Gourvennec, 2000). Esta divisão foi concebida quando da divisão de destes grupos em duas Subfamílias, respectivamente Delthyridinae e Howellellinae, (Carter *et al.* 1994), hipótese esta não confirmada pelo cladograma semiestrito no presente estudo.

Clado B e clado C

Já os grupo monofiléticos "Clado C" (figura 39) e "Clado B" (Figura 40) estão relacionados com a evolução dos *taxa* aqui representados por Martinioidea e Reticularioidea, respectivamente. Estes dois grupos foram muito pouco discutidos na literatura. Porém, levando

em consideração a proposta de classificação de Carter *et al.* (1994), algumas observações podem ser feitas. A principal é que, segundo Carter *et al.* (1994). Delthiyrideoidea está agrupado com Reticularioidea na Subordem Delthyridina. Observando a figura 33, nota-se que Reticularioidea, além de monofilético, apresenta-se dentro de Delthyridoidea, concordando, em parte, com Carter, *et al.* (1994), onde, pelo menos Delthyridina, teria uma origem monofilética, porém tornando inviável a classificação de Delthyridoidea como um grupo natural.

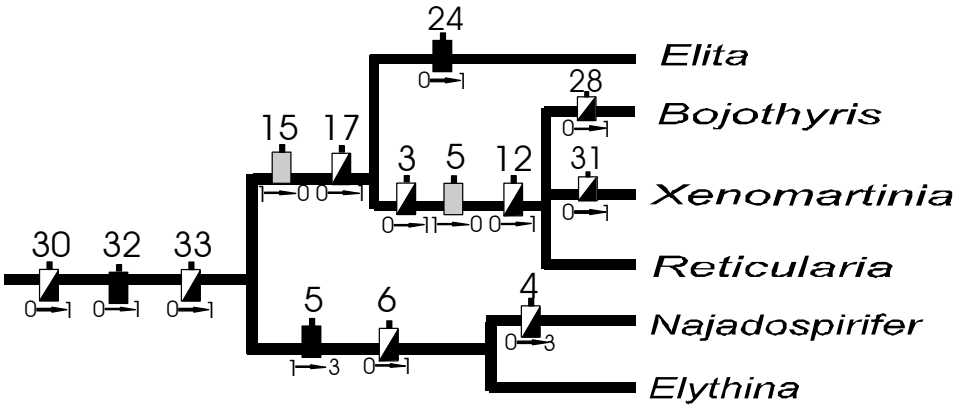


Figura 39: Cladograma C demonstrando as relações filogenéticas de Reicularioidea. Legenda como na figura 35.

Com resepito aos *taxa* de Reticularioidea, devido aos poucos estudos de natureza filognética, não existem hipóteses de filogenia disponíveis na literatura. Alguns *taxa* já foram propostos como basais, tais como *Eoreticualariopsis* ou *Proreticularia* (Havlicek, 1957 *in* Gourvennec 2000). Atualmente, o mais antigo seria o *taxon Eohowellella*, porém, a natureza de sua preservação, e poucos estudos feitos sobre este *taxon* (Gourvennec, 2000), dificultam levantar alguma hipótese de sua ancestralidade. Este fator, mais a representação pequena de *taxa*, mais o fato de que estes apresentaram uma distribuição cosmopolita durante o Carbonífero e Permiano, torna muito precipitado propor modelos de evolução para Reticularioidea, ou mesmo paleobiogeográficos. Porém, um dado interessante foi observado. Dois *taxa* incluídos neste grupo¸ *Elythina* e *Najadospirifer*, considerados por Carter et al, (1994) como membros de Martinioidea, aparecem como grupo irmão de (*Elita*,(*Bojothyris, Xenomartinia, Reticularia*)), dentro de Reticularioidea. Apesar desta discrepância com os resultados de Carter *et al.*, (1994), o clado C esta de acordo com o modelo de classificação do *Treatise* onde estes são incluídos na família Reticulariidae. Este fato se dá pela micrornamentação deste grupo, que é dita idêntica a

dos Delthyridoidea com respeito a morfologia do espinho e observado em *Elythina* e *Najadospirifer* (Gourvennec, 2005, comunicação pessoal). Desta forma, incluindo estes últimos *taxa*, é possível estabelecer o monofiletismo de Reticularioidea.

Analisando o clado B, temos outro ponto interessante que é a relação entre Martinioidea e seus possíveis ancestrais. Havlicek (1971) e Carter *et al.* (1994) propuseram que os dois *taxa* aqui representados, *Tenellodermis microdermis* e *Cingulodermis cinctus*, seriam martniídeos basais e possíveis ancestrais de todos martiniídeos, ou ainda, possíveis ancestrais de ambocoliídeos (Carter et al, 1994). Como se verifica na figura 40, *Cingulodermis* confirma-se como um possível ancestral de todos martiniídeos e *Ambocoelia*. Já *Tenellodermis* aparece junto a uma politomia basal de representantes dos espiriferídeos no clado E.

A posição filogenética de *Ambocoelia*, bem como dos *taxa* tradicionalmente referidos à Ambocoelioidea, sempre tiveram uma diagnose confusa. Em grande parte das espécies de *Ambocoelia* poucos realmente estão bem definidos, ou apresentam estrutura que esteja relacionada à diagnose deste grupo – que, segundo Carter *et al.* (1994), é caracterizado pela falta de um sulco e um processo cardinal simples, não estriado. Além do mais, Savage (1969) notou em uma espécie de ambocoeliídeo, *A. praecox*, extrema variabilidade, seja morfometricamente, seja com caracteres merísticos. Por exemplo, há indivíduos com ou sem plica, com ou sem sulco, indicando a dificuldade de se estabelecer um caráter diagnóstico preciso para as espécies dentro de *Ambocoelia*. O primeiro estudo sobre a posição filogenética de ambocoelídeos foi realizado por George (1931), que colocou esse grupo junto aos cyrtiídeos, sendo esta a classificação aceita por autores posteriores (Savage, 1969; Levy e Nullo, 1972; Carter *et al.*, 1994), inclusive na segunda edição do *Treatise* (Pitrat, 1965). Ivanovna (1972), defende outro ponto de vista, e baseado na morfologia dos "espinhos", os ambocoelíideos deveriam ter uma relação próxima à Delthyridoidea, posição esta defendida em estudos mais modernos (Johnston e Trojan, 1982; Goldman e Mitchell, 1990). Porém, a interpretação desses espinhos como homólogos ao tipo "delthyridídeo" é falso (Balinski, 1975). O restante dos *taxa* relacionados à Ambocoelioidea apresentam alguns problemas quanto à real presença de espinhos, que não aparecem em todos os *taxa*, sendo incerto se é um caráter restrito a alguns *taxa*, ou se é fruto de problemas de preservação.

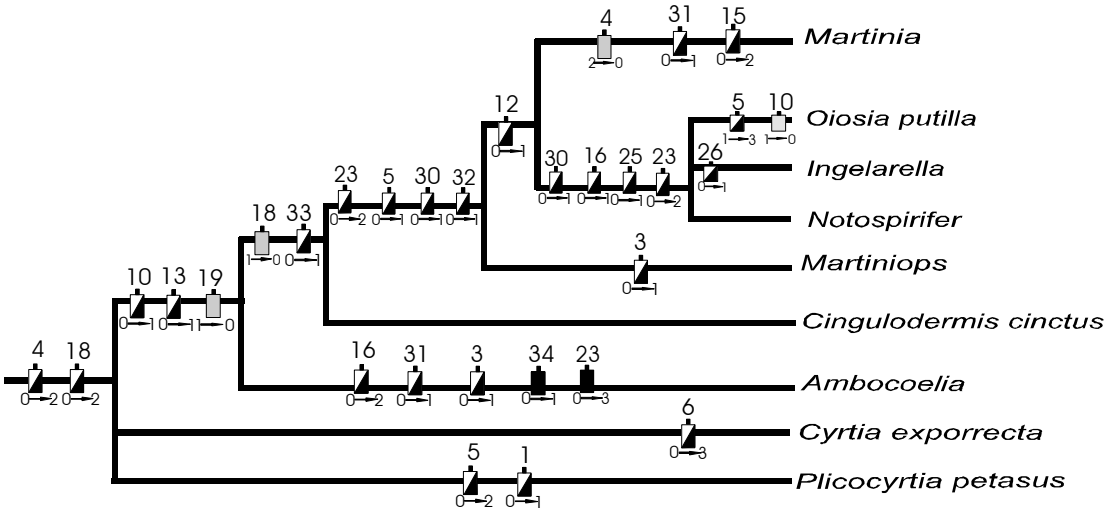


Figura 40: Cladograma B demonstrando a relação filogenética entre os Martinioidea e possíveis ancestrais. Legenda como na figura 35.

A importância da micrornamentação também se faz presente nos *taxa* internos de Martinioidea, onde o arranjo e tipos de cavidades são importantes para a determinação de sua filogenia e classificação. Neste caso, a presença de cavidades (estado 1 do caráter 25) sustenta um clado (*Oiosia, Ingelarella, Notospirifer*), congruente com a classificação proposta por Carter *et al.* (1994) que incluiu estes *taxa* na Família Ingellarellidae. Igualmente o arranjo de cavidades (caráter 26) também é importante, pois aqui o estado 1 é autapomorfia de *Ingelarella,* equivalente também a *Tomiopsis*, que na classificação de Carter *et al.* (1994), estão incluídos a Subfamília Ingelarellinae.

Posição filogenética dos eoespiriferídeos e cyrtiídeos

Os *taxa* tradicionalmente conhecidos como eospiriferídeos, como estabelecido por Boucot (1963) e, posteriormente, recolocado como um grupo mais inclusivo, Superfamília Cyrtioidea (Carter *et al.*, 1994), apresenta-se aqui como polifilético. Analisando a hipótese de Boucot (1963) sobre evolução dos "eospiriferídeos" (família dentro de Cyrtioidea – Figura 6), são reconhecidos três eventos de "especiação" que deram origem a todos os *taxa* pertencentes à Cyrtioidea, sendo dois no Llandoveriano, e outro no Wenlockiano. A exceção do *taxon Havlicekia*, que não fez parte da análise, a hipótese de Boucot (1963) não é sustentada pelo cladograma semiestrito. Este autor considerou que *Macropleura, Nikiforaevna* e *Janius* compartilham um ancestral comum, hipótese esta que, pela análise do consenso semiestrito não é definida. O único padrão presente no modelo de Boucot (1963), que é a presença de *Plicocyrtia* como grupo-irmão de *Cyrtia*, é validada na presente análise, indicando também um

possível monofiletismo para a Subfamília Cyrtiinae, validado com subseqüente revisão de *Dongbeiispirifer*, gênero apontado por Carter *et al.* (1994) como pertencente a esta Subfamília. Ainda no estudo de Boucot (1963), Cyrtiinae teria uma origem comum com Eospiriferinae, cujo *taxon* mais basal seria *Eospirifer*, hipótese esta não possível de ser testada, uma vez que a posição de *Eospirifer* como mais basal no cladograma é uma premissa *ad hoc*. A principal diferença no presente estudo e no de Boucot (1963) é a indicação de Cyrtioidea como grupo polifilético, e observando a figura 32 é possível reconhecer mais dois grupos parafiléticos: 1) um grupo de *taxa* (*Janius, Macropleura, Striispirifer, Nikiforovaena, Tenellodermis* e *Hedeinopsis*) como possíveis *taxa* basais de todos delthyridídeos; 2) um grupo formado por *Cyrtia, Plicocyrtia* e *Myriospirifer* como possíveis *taxa* basais dos martiniídeos. Este resultado também discorda com a hipótese evolutiva de Ivanova (1972). No modelo desta autora, os cyrtiídeos (ou eospiriferídeos *sensu* Boucot, 1963) dariam origem aos delthyridídeos, e posteriormente, aos martiniídeos e ambocoelídeos (figura 7), modelo que em nenhum momento é corroborado na presente análise.

Apesar de haver uma subrepresentação de *taxa* de reticulariídeos, martniídeos e eospiriferídeos, bem como a relativa baixa resolução do cladograma semiestrito, pode ser inferida a filogenia em nível de superfamília. Neste caso, Cyrtioidea daria origem a Martinioidea e Delthyridoidea. Delthyridoidea que por sua vez, é um grupo parafilético que deu origem a Reticularioidea (figura 41).

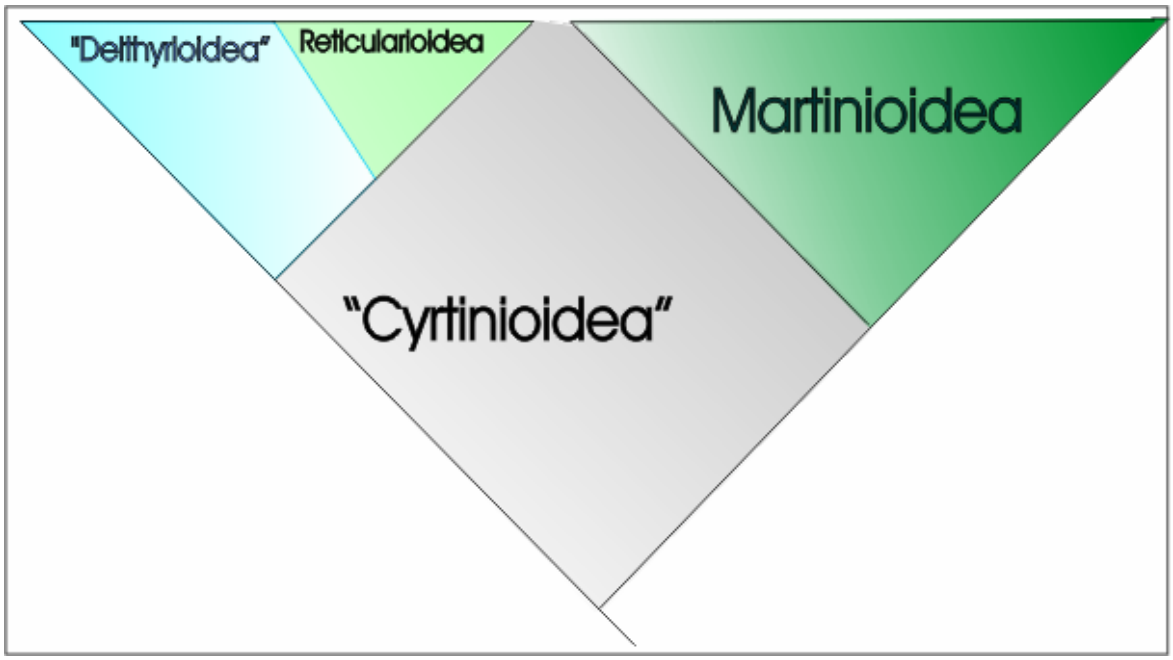


Figura 41: Aspecto geral da filogenia de espiriferídeos basais.

Comparação com estudos prévios

As diferenças observadas entre os estudos de Boucot (1963) e Ivanova (1972), e a presente dissertação, não deveriam surpreender quanto a suposição de sua filogenia. Primeiro pelo fato que nas filogenias apresentadas pelos autores não há necessariamente uma metodologia reconhecível de análise, ou que tenha sido definida objetivamente. Além do mais, os estudos destes dois últimos autores se inserem em um contexto diferente quando foram apresentados, ligados em parte à escola da "taxonomia evolutiva". Porém, em paleontologia, grande parte destes estudos realizados nos três primeiros quartos do século XX, além da escola taxonômica onde se estabeleceriam, teriam como "metodologia" para filogenias o paradigma cronóclina-morfóclina. Dessa forma, além do reconhecimento subjetivo de semelhanças da taxonomia tradicional para uma classificação, a filogenia seria baseada principalmente na ordem de aparecimento temporal, ou seja, a ordem estratigráfica. Panchen (1992) reconheceu este padrão de construção de filogenias para várias escolas de taxonomia dos séculos XIX e XX, podendo ser identificados em outros estudos a respeito de filogenia e paleontologia, incluindo os estudos clássicos de Simpson (*e. g.* 1961) sobre mamíferos, dentre outros. Porém, mesmo após o desenvolvimento da sistemática filogenética, muitos estudos ainda apresentariam este tipo de "procedimento" embutidos em seus métodos, tais como a estratofenética (Gingerich, 1979; 1990) e a estratocladística (Fox *et al.*, 1999). A diferença básica entre estes métodos e a sistemática filogenética tradicional é que este última escola tem como premissa que haja independência entre dados morfológicos e temporais, considerando-se que a ordem temporal (estratigráfica) deve ser independente da análise.

A validade das famílias e Subfamílias revisadas por Carter *et al.* (1994) para Delthyridoidea fica comprometida na presente análise pelo excesso de politomias no cladograma, revelando varias hipóteses filogenéticas concorrentes. Contudo, é possível observar que, a partir dos clados resolvidos no cladograma semiestrito, muitas famílias aparecem como polifiléticas na classificação de Carter *et al.* (1994). Um exemplo pode ser visto na familia Hysterolidae, que apresentam duas sub-familias, Hysterolitinae e Fimbrispiriferinae. Os *taxa* que compõe este grupo, segundo Carter *et al.* (1994), aparecem na análise como polifiléticos, onde *Australospirifer* e *Costellispirifer* aparecem separados de *Paraspirifer, Patriaspirifer, Hysterolites* e *Antispirifer*, e da mesma forma acontece com as demais famílias. Porém, duas exceções são verificadas: *Kozlowskiellina* agrupado junto com *Cyrtinopsis* no cladograma,

validando a família Cyrtinopsidae e a Subfamília Cyrtinopsinae. A outra exceção é a posição de *Tylothyris* e *Mucrospirifer*. Para Carter *et al.* (1994) estes dois *taxa* aparecem juntos na mesma família, Mucrospiriferidae, porém, em sub-famílias diferentes – Tylothyridinae e Mucrospiriferinae, respectivamente. Esta posição taxonômica também é corroborada pelo cladograma, pelo menos em nível de família.

A falta de consenso entre o cladograma aqui apresentado e a taxonomia proposta por Carter *et al.* (1994) já era esperado, devido a dois quesitos básicos: 1) a falta de objetividade quanto às definições dos caracteres indicativos de cada grupo 2) a escola taxonômica a qual os autores se basearam para realizar a classificação.

Quanto ao primeiro item, o problema da objetividade das definições das diagnoses já havia sido discutido por Anelli (1999), tomando como exemplo a filogenia de espiriferídeos carboníferos, onde o mesmo problema foi encontrado para a classificação de Carter *et al.* (1994). Por exemplo, a diagnose de Carter *et al.* (1994) para a família Acrospiriferidae descreve que esta família apresenta larguras que "são médias a largas (...) e placas crurais estando presentes, ou ausentes" (pág. 351). Estes problemas aumentam a dubiedade das diagnoses, pondo em dúvida a validade de muitos grupos, antes mesmo dos resultados da análise cladística.

O segundo item está relacionado à escola taxonômica que os autores adotaram em ralação à classificação de todos os espiriferídeos. Como os próprios autores afirmaram, houve a escolha pela escola taxonômica tradicional, que contém uma série de problemas, principalmente quanto à definição de certos grupos taxonômicos que realmente reflitam a evolução de todos os componentes do grupo, uma vez que não existe uma metodologia bem determinada para elaborar tal classificação. Não pretende enumerar aqui todos os problemas e vieses relacionados à escola taxonômica clássica, já discutidos em uma extensa literatura (*e. g.* Wiley, 1981; Amorim, 1997). Mas é digna de nota que um dos problemas relacionados nesta escola taxonômica é a pesagem *ad hoc* de caracteres. Este fato é bem exemplificado por Pitrat (1965) e Carter *et al.* (1994). Neste último estudo, por exemplo, os autores determinaram que forma de crescimento tem mais ênfase como caráter diagnóstico em subordens ou Subfamílias, enquanto a micrormanentação teria mais ênfase na determinação de famílias

Sobre o monofiletismos dos grupos e sua classificação

Apesar da identificação de grupos monofiléticos, preferiu-se aqui, não só descartar qualquer tipo de classificação linneana supraespecífica para a os clados aqui admitidos, como

qualquer tipo de classificação linneana que possa surgir dentro da chamada Ordem Spiriferida. A despeito do surgimento da sistemática filogenética, que entende a classificação como uma entidade que deva refletir a evolução, muitos problemas emergem da tentativa de aliar a classificação fixista linneana com os resultados advindos de análises filogenéticas, sempre passíveis de mudança conforme novos dados são incorporados. Este não é um problema novo, e a muito vem sendo considerado por autores seguidores da sistemática filogenética (Hennig, 1969; Farris, 1976; Gauthier *et al.* 1988; Queiroz e Gauthier, 1990, 1992, 1994). Farris (1976) foi um dos primeiros autores a ter uma posição bastante cética quanto à validade da classificação linneana, chegando a afirmar que tal classificação deveria ser abandonada. Porém, o objetivo aqui não é discutir a validade de outros métodos de classificação, como por exemplo o "*PhyloCode*" (Queiroz e Gauthier, 1992, 1994). Este método centra sua crítica ao modelo linneano pelo constante acréscimo de nomes novos de categorias, cada vez que um grupo novo surge. Dentro da paleontologia, a idéia de uma classificação imutável e fixista também perde força, exigindo algum método que atrele a contínua adição de informação filogenética proveniente dos fósseis à classificação, sem a necessidade da adição de "ranques" (Brochu e Sumrall, 2001). Grande parte destes problemas advém igualmente do fato da determinação de que seria "natural" em uma categoria. Para Gishelin (1974), as categorias ditas como supraespecíficas, são construções puramente artificiais. Um grupo pode ser natural segundo critérios biológicos, porém a categoria ou hierarquia à que ele pertence não.

Apesar da reconhecida facilidade e operacionalidade que a hierarquia lineana proporcionou à sistemática (Wiley, 1981), grande parte dos estudos acima citados corroboram que não há uma necessidade de categorização de um grupo natural, pelo menos em relação às hierarquias. Dessa forma, não se propõe renomear os grupos tratados na presente dissertação, mas sim reconhecer apenas os monofiletismos que, segundo Gauthier *et al.* (1988), é suficiente para reconhecer a estrutura hierárquica do grupo.

Uma outra ressalva procede da filogenia resultante. A condição de monofiletismo determinada para os grupos não pode ser considerada em definitivo, uma vez que se assume no presente estudo apenas os *taxa* historicamente classificados em Delthyridoidea e espiriferídeos basais, excluindo todos os outros *taxa* de Spiriferida. A cautela em se assumir o monofiletismo para determinados grupos aqui, esta relacionado a três fatores. O primeiro fator é a classificação tradicional de Delthyridoidea e sua relação com outros grupos, que assume como diagnose (*in* Carter *et al.*, 1994) "biconvexo, e a presença de sulco e dobra". Entretanto, estes caracteres

estão presentes na grande maioria dos *taxa* da Ordem Spiriferida, inclusive em Martinioidea e Cyrtioidea. Ou seja, não há outros estudos de sistemática filogenética para outros grupos, sendo suas relações predeterminadas por uma sistemática mais subjetiva. O segundo fator se refere à relação da estabilidade do cladograma semiestrito. Devido ao baixo índice de robustez (Índice de Bremer) que a maioria dos clados obtiveram, a adição de novos dados, seja de *taxa* novos, ou mesmo de caracteres, poderá provocar uma mudança na topologia resultante. O terceiro fator é com relação ao próprio conceito de monofiletismo, que independe da informação temporal. Considerar um grupo monofilético significa que todos os *taxa* internos a este grupo têm uma origem comum. Se, por exemplo, com adição de outros *taxa* de outras superfamílias e de outro período, poderá mudar com a hipótese de monofiletismo de alguns grupos aqui discutidos. Este preceito vem do fato de que, um grupo pode se apresentar como monofilético em um determinado tempo da história geológica, e se transformar em parafilético posteriormente. Mesmo uma espécie, que é "monofilética" pode dar origem a um grupo maior e esta espécie ser considerada parafilética. Estes dois fatores levam a crer, que em uma filogenia mais abrangente de todo o grupo Spiriferida, os clados identificados aqui podem até se comportar como um *metataxa* ou *stemgroup* em estudos posteriores.

5- CONCLUSÕES

Foram identificados e descritos de afloramentos de rochas devonianas da borda norte da Bacia do Paraná, bem como de possíveis novos *taxa*:, sendo um braquiópode espiriferídeo, e um bivalve pteriomorfo. Foram discutidos a a escolha de caracteres, análise cladistica e consequente filogenia de espiriferídeos basais. Discutiu-se a acuidade, resolução e robustez de análise cladística realizada por Lespèrance e Bizarro (1999). Assim sendo, enumeram-se as seguintes conclusões deste estudo:

Taxonomia:

1- A fauna descrita é constituída por braquiópodes pertencentes às ordens Acrotretida, Terebratulida, Spiriferida e Orthothetida, bem como por bivalves modiomorfóides e pteriomorfos, tentaculitídeos, crinóides e um Trilobita.

2- Dentre os braquiópodes identificados têm-se os terebratulídeos *Derbyina Smithi* e Crypto*nella baini*; o acrotretídeo *Orbiculoidea* sp., um orthothetídeo não identificado e um novo gênero e espécie de espiriferídeo. Dentre os bivalves estão *Ptychopteria (Actinopteria) langei* ?, *P. (A.)* sp. nov., *Solemya (Janeia)* sp., e *Modiomorpha* ? *scaphula*. Outros *taxa* incluem o tentaculitídeo *Tentaculites* sp, e o trilobita *Calmonia signifer*.

3- O novo *taxon* de espiriferídeo descrito neste estudo é um novo gênero de delthiridídeo presente na Província Malvinocáfrica. Uma característica típica deste *taxon* novo é a comissura flexionada, encontrada anteriormente apenas no gênero *Paraspirifer*, filogenéticamente distante.

Análise cladística:

1- No presente estudo foi efetuada uma análise cladística utilizando Delthyridoidea e outros grupos ditos espiriferídeos basais como *Ambocoelia*, Reticularioidea, Martinioidea e Cyrtioidea. Nesta análise foram encontradas em torno de 1200 árvores igualmente parcimoniosas, com baixa resolução, porém, uma relativa robustez apontada pelo índice geral de robustez, PSI.

2- Foi realizada uma análise de congruência entre o cladograma resultante e a distribuição estratigráfica dos *taxa* utilizados, o que demonstrou uma baixa congruência. Esta baixa congruência pode ser devida, em parte, aos fatores extrínsecos à análise, tal como o esforço de coleta e pesquisa realizada preferencialmente em estratos do Hemisfério Norte.

3- O gênero e espécie novos de espiriferídeo aqui descrito é filogeneticamente próximo a *Australospirifer*. Porém, este último *taxon* não é sustentado por sinapomorfia, sendo

considerado um *metataxon*, o que reforça o caráter de gênero novo e espécie nova do novo *taxon* de espiriferídeo.

4- A análise revelou que, sendo *Australospirifer* um *metataxon*, é possível que os *taxa* do Hemisfério Norte, reconhecidos como membros das faunas Apalachianas (tais como *Tylothyris, Mucrospirifer, Perryspirifer, Fimbrispirifer* e *Elymosirifer*) e Renano-Bohêmias. (*e.g. Costelispirifer*) tenham suas origens no Hemisfério Sul, durante o Siluriano.

5- Alguns representantes do gênero *Howellella* encontram-se em dois grupos distintos, revelando que este gênero é polifilético, sugerindo que muitos *taxa* atribuídos a *Howellella* devam passar por uma revisão taxonômica.

6- Apesar de *Brachyspirifer carinatus* aparecer como *taxa* mais basal de Delthyridoidea, isto pode ser devido a um artefato da análise durante otimização de dados perdidos que durante a busca realizada pelo algoritmo heurístico.

7- Não é corroborado o monofiletismo de Delthyridoidea. Reticularioidea é confirmado como monofilético, surgindo dentre os Delthyridoidea. A filogenia resultante sustenta a hipótese de classificação de Carter *et al.*; (1994), que aponta Reticularioidea e Delthyridoidea como pertencentes ao mesmo grupo, denominado Subordem Delthyridina.

8- Os *taxa Tenellodermis microdermis* e *Cingulodermis cinctus* que já haviam sido propostos como relacionados aos martiniídeos basais em uma mesma familia (Carter *et al.*, 1994), aparecem em ramos diferentes na análise, estando *T. microermis* reunido com outros eospiriferídeos e *C. cinctus* como único martniídeo basal.

9- Os *taxa* aqui relacionados a Cyrtioidea (ou eospiriferídeos *sensu* Boucot, 1963) apresentam-se parafiléticos, sendo possível que um grande grupo basal tenha dado origem aos demais espiriferídeos.

10- Apesar de grande parte dos caracteres apresentar um baixo índice de consistência e de retenção, os que se apresentam informativos são caracteres relacionados a micrornamentação, sugerindo assim o grande valor taxonômico apresentado por estudos anteriores como o de Gourvennec (1987; 1990).

11- A filogenia prévia de Lespèrance e Bizarro (1999) apresentou três problemas principais que diminuiram a acuidade da análise realizadas por estes autores. O primeiro é a quantidade de informação filogenética no estudo, o número de caracteres e *taxa*. O segundo é a utilização inadequada de caracteres morfométricos, sem prévia definição de sua codificação. O terceiro está relacionado ao nível hieráquico usado.

12- A falta de congruência com estudos filogenéticos prévios não deve causar surpresa, pois além destes estudos inserirem-se em outro paradigma, como a escola taxonômica tradicional, geralmente estavam baseados em metodologias subjetivas, ou então, em esquemas onde a ordem temporal de aparição dos *taxa* no registro estratigráfico é assumida aprioristicamente na evolução.

ANEXOS

ANEXO 1 – Lista de medidas das espécies utilizadas neste estudo (em cm)

Lista de Abreviaturas e Razões utilizadas:

Distância oblíqua: distância do meio do umbo até o ponto mais ventral nos bivalves pteróides.
Ângulo oblíquo: ângulo formado pela linha da charneira com a linha da distância obliqua.
A/C: a razão entre altura e comprimento.
C/DO: a razão entre o comprimento e a distância obliqua.
Tamanho: a altura dos braquiópodes
Obesidade: a razão entre a largura e o tamanho em braquiópodes, ou largura e comprimento em bivalves.
Campo muscular: a razão entre o comprimento e a largura do campo muscular ventral em braquiópodes
DNPM: Deparatamento Nacional de Produção Mineral
CPRM:
MNRJ: Museu Nacional
GP1E: Coleção científica do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo
GP1T: Coleção científica-tipo do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo
UA University of Alberta
GSC: Gelogical Service of Canada
MCZ: Museum of Comparative Zoology – University of Harvard
USNM: National Museum of United States
Cat,Num,: N'mero do catálogo da coleção científica do Museu Tchernichev, St. Petersburg
GPI Upssala: Divisão paleontológica do Museu de Uppsala

Orthotetida não identificado

Espécime	Largura	Comprimento
GP/1E	2,89	2,4 (?)

Ptychopteria (Actinopteria) langei ?

	Altura	Comprimento	Distancia obliqua (DO)	A/C	C/DO	Ângulo obliquo
GP1E 3929	2.49	2.5	2.8	1	0.90	?

Ptychopteria (Actinopteria) n. sp.

	Altura	Comprimento	Distancia obliqua (DO)	A/C	C/DO	Ângulo obliquo
GP1E 5456	5,8	4,12	4,6	1,41	0,91	47°

Solemya (Janeia) sp.

Espécime	Altura	Comprimento	Comprimento anterior	A/C	CA/C	Obesidade
GP1E 3929	3,0	4,9	4,32	0,61	0.88	1.5
GP1E 5573	2,8	5,62	4,77	0,49	0,85	?
GP1E 5545	3,0	4,2	4,0			
GP1E 3930	3,4	5.22	4,38	0.65	0.84	1,8

Cryptonella baini

Caracteres / N° de registro	Comprimento	Largura	Tamanho	Comprimento,/largura	Obesidade
GPE 3933	2,48	1,7	1,2	1,45	1,41
GPE 3973	2,3	2,1	1,1	1,09	1,9
GPE 3934	3,24	2,7	?	1,2	?
GPE 3970	1	0,9	0,46	1	1,96
GPE 3937	2,2	1,9	0,97	1,15	1,95
GPE 5939	?	2,4	?	?	?
GPE 5574	1.2	1,1	0,37	1,9	2,7
GPE 5504	3,0 (?)	2,64	?	1,13	?
GPE 5510	2,2	1,95	0,9	1,12	2,1
GPE 5526	2,75	2,10	?	1,31	?
GPE 5514	2,68	2,45	1,15	1,09	2.1
GPE 5513	2,4 (?)	2,0	1,1	1,2	1,8
GPE 5506	2,93	2,21	1,1 (?)	1,35	2
GPE 5524	1,82	1,64	0,73	1,11	2,24
GPE 5530	1,25	1,3	0,55	0,96	2,36
GPE 5541	2,85	2,41	0,86	1,18	2,8
GPE 5503	?	1,7	?	?	?
GPE 5498	3,05	2,49	1,23	1,22	2,02
GPE 5500	2,25	1,81	1,05	1,24	1,72
GPE 5502	?	2,1	1,1	?	1,9
GPE 5499	1,52	1,35	0,6	1,12	2,25

Gênero novo e espécie nova

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
GP1E 3976	1,95	4,85	4,8?	0,99	0,14	8	3,26	0,67
GP1E 4294	1,82	5,45	5,64	1,03	0,20	8	3,62	0,66
GP1E 4296	2,01	4,31	4,61	1,07	018	8	?	0,93
GP1E 3982	?	VD	4,75?	?		7	?	?
GP1E 3985	1,77	3,98	5,23	1,31	0,22	6	2,85	?
GP1E 3979	?	VD	?	?	?	6	?	?
GP1E 3986	?	VD	4,14?	?	?	7	?	?
GP1E 4300	1,86	4,5	5,3	1,17	0,21	8	?	?
GP1E 3975	1,9	5,22	4,28	0,82	?	6	3,9	0,74
GP1E 4293	?	-VD	5,3?	?	?	7	?	
GP1E 4297	1,81	4,98	4,66	0,93	?	8	3,81	0,76
GP1E 4301	1,94	3,96	4,85	1,22	?	6	3,42	0,86
GP1E 4299	1,91	5,3	5,69	0,93	?	6	?	?
GP1E 3989	2,01	3,66	4,9	0,74	?	8	?	?
GP1E 3988	1,9	?	?	?	?	6	?	?
GP1E 4295	2,0	3,89	4,83	0,80	?	6	3,14	0,80
GP1E 3977	2,03	4,44	5,06	0,87	?	6	3,62	0,81
GP1E 4291	1,71	?	4,4?		?	6	?	?
GP1E 3978	1,89	4,34	5,09	0,85	0,25	8	3,28	0,75
GP1E 4298	?	2,8	5	0,56	?	6	?	?
GP1E 5476	1,79	?	?	?	?	6	?	?
GP1E 5524	?	6,2?	5,05	0,81	?	7	3,7	0,73
GP1E 5489	1,81	5,75	4,62	0,80	?	6	3,81	0,66
GP1E 5476	?	4,87	4,61	1,05	0,15	8	3,1	0,67

GP1E 5493	1,92?	4,75	4,47	1,06	?			

Australospirifer Iheringi

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
GP/1T122a	1,01	4,14	9,18	0,45	?	7	?	?
GP/1T1174	?	4,2(?)	8,7	0,48	?	7	?	?
GP/1T1176a	1,04	4,9	6,9	0,70	?	5	?	?
GP/1T1169a	0,98	3,18	5,5	0,57	?	6	?	?
GP/1T1173a	1	2,96	7,26	0,37	?	6	?	?
GP/1T1171a	1,1	2,3(?)	6,2	0,37	?	6	?	?
GP/1T1172	0,98	1,5	3,18	0,47	?	5	?	?
GP/1T1175	0,96	?	?	?	?	6	?	?
GP/1T1176	1,11	3,80	6,4	0,59	?	6	?	?
GP/1T1167a	?	2,01	3,9	0,51	?	9	?	?
GP/1e 4923	?	3,12	5,9	0,53	?	?	?	?
Bg 3568	1,08	3,5	6,7	0,51	?	?	?	?
Bg 3570	1,16	1,95	6,18	0,32	?	?	?	?

Australospirifer Iheringi ?

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
MNRJ 2790	1,10	3,5	8,7	0,40	?	5	1,25	?
MNRJ 2669	0,91	?	?	?	?	?	?	?
MNRJ 2793	0,91	?	?	?	?	?	?	?
MNRJ 2792	1,08	?	?	?	?	8	?	?
MNRJ 2792b	?	?	?	?	?	7	?	?
MNRJ 2666	?	3,6	6,5	?	?	6	?	?
MNRJ 2799	1,14	4,0	7,3	?	?	?	?	?
MNRJ 2805	1,06	3,62	5,84	?	?	6	1,36	?
MNRJ 2803	1,06	?	?	?	?	6	?	?
MNRJ 2801	?	4,12	7,66	0,53	?	7	1,24	?
MNRJ 2801b	1,16	5,48	8,7	0,63	?	6	?	?
MNRJ 2801c	1,13	?	?	?	?	?	3,16	?
DNPM 436	0,87	4,8	8	?	?	7	1,2	?
MNRJ 4378	0,93	?	?	?	?	6	1,01	?
MNRJ 4381	1,09	3,4	7,42	0,43	0,30	7	1,00	?

Australospirifer hawkinsii

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
USNM 209142	1,1	4,02	8,22	0,49	?	8	2,1	0,52
USNM 209139	0,96	3,81	6,73	0,56	?	6	?	?
USNM 209144	?	3,65	6,12	0,59	?	7	?	?
USNM 209146	1,01	?	?	?	?	6?	?	?
USNM 209141	1,01	3,1	6,7	0,46	?	9	?	?

Australospirifer sp, (DNPM)

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
DNPM 290	?	3,63	7,86	0,46	?	8	?	?
DNPM 292	?	3,86	7,42	0,52	?	7	?	?
DNPM 291	?	4,42	8,04	0,55	?	6	?	?
DNPM 289	?	4,48	7,12	0,62	?	6	?	?
DNPM 294	?	2,39	4,98	0,48	?	7	?	?
DNPM 304 *	1,04	3,55	8,20	0,43	0,21	6	?	?
DNPM 308	?	3,63	7,36	0,49	?	9	?	?
DNPM 305	?	1,33	3,53	0,37	?	6	?	?
DNPM 306	?	3,16	8,13	0,38	?	7	?	?
DNPM 302	0,97	3,31	7,45	0,44	?	7	?	?
DNPM 313	?	2,36	5,62	0,42	?	7	?	?
DNPM 312	?	1,31	2,35	0,40	?	7	?	?
DNPM 314	?	1,61	3,26	0,49	?	5	?	?

Patriaspirifer murchinsoni

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
USNM 157181	?	2,21	3,49	0,63	0,83	8	2,02	0,91
USNM 157178	?	2,12	4,5	0,47	?	6	?	?
USNM 157180	?	2,08	2,96		1,19	6	1,82	?
GSC 117469	?	2,64	3,89	0,67	?		?	?

Patriaspirifer duodenarius (=*Acrospirifer duodenaria*)

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
GP1T1183	1,66	1,19	2,64	2,21	?	8	?	?
GP1T1184	1,79	1,64	3,12	1,9	?	7	?	?
MN 3471-I	?	?	2,83	?	?	7	?	?

Howellella talenti

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
USNM158079	?	0,316	0,35	0,904	?	2	26	?
USNM158080	?	0,36	0,416	0,88	?	2	30	?
USNM158081	?	0,35	0,41	?	0,41	?	?	?
USNM158082	?	?	0,372	?	?	?	?	?

Howellella cycloptera

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
USNM 147526	?	2,29	3,62	0,63	?	6	?	?
USNM 147527	?	?	?	?	?		?	?
USNM 147528	?	2,1	2,84	0,74	?	6	?	?
USNM 147529	?	2,4	3,72	0,64	?	8	?	?
USNM 147530	?	2,0	2,86	0,70	?	6	?	?

USNM 147531	?	2,8	3,6	0,77	?	8	?	?

Eospirifer radiatus

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
USNM84363	?	2,25	3,21	0,70	0,47	0	1,94	0,862
USNM125257	?	?	?	?	?	?	?	?
USNM125255b	2,21	2,64	2,89	?	?	0	2,1	0,57

Macropleura macropleura

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
MCZ 9259	?	4,94	7,1	0,69	0,422	4	4,16	0,84
USNM 137738	?	4,0	6,48	0,617	0,41	4	3,48	?
MCZ 9259	?	4,94	7,1	0,69	0,422	4	4,16	0,84

Striispirifer niagarensis

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
USNM 3900	?	1,4	1,85	0,75	0,36	14	1,35	?
USNM 3901	?	3,01	4,25	0,70	0,39	15	?	?

Nikiforavaena ferganensis

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
Cat,Num, 1841/5047	?	1,72	2,5	0,68	0,55	10	1,84	1,07

Janius schmidtii

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
USNM 126053	?	2,9	3,45	0,84	?	4/4	2,44	0,84
USNM 126057	?	2,15	2,88	0,74	0,68	4/5	1,75	0,813
USNM 137732	?	?	2,61	?	?	3/3	0,925	??

Cyrtia exporrecta

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
USNM 53505	?	0,776	0,99	0,78	0,472	0	0,94	1,21
GPI Upssala, 199	?	0,993	0,95	?	0,62	0	1,36	1,37

Plicocyirtia petasus

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
MCZ 9428	1,6	3,71	3,75	0,98	?	2	2,68	0,72

MCZ 9248	?	3,7	3,91	0,92	?	2	2,18	0,58

Costellispirifer briseboisi

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
GSC117482	?	1,48	2,64	0,56	?	11	?	?
GSC117483	?	1,78	3,03	0,587	?	12	?	?
GSC117484	1,57	2,5	3,15	0,79	?	13	?	?
GSC117485	?	2,6	3,86	0,67	?	11	?	?
GSC117486	1,41	2,8	3,77	0,74	?	14	?	?
GSC117487	1,45	?	3,8	?	?	16	?	?

Perryspirifer scheii

Caracteres / N° de registro	Campo Muscular	Comprimento	Largura	Comprimento/largura	Prof,sulco/ Largura sulco	Plicas	Tamanho	Obesidade
UA 3928	?	3,03	4,89	0,61	0,98	15/?	2,79	0,92
UA 3929	?	2,71	3,85	0,70	1,08	12/7	2,6	0,96
UA 3995	?	2,55	3,32	0,76	0,91	11/7	1,88	0,88
UA 3996	1,8	2,66	3,50	0,76	0,99	11/9	2,21	0,83
UA 3996	?	2,50	3,61	0,69	1,07	11/7	2,26	0,90
UA 3928	?	3,03	4,89	0,61	0,98	15/?	2,79	0,92

ANEXO 2 – Matriz de caracteres

Taxa \ Caracteres	0000000001 1234567890	1111111112 1234567890	2222222223 1234567890	3333 1234
Genero e espécie novos	00001000?1	01??2?01??	?-??0-1010	0-00
Australospirifer	00001000?1	01??2?00??	?-100-0010	0-00
Antispirifer	0?001000 01	00??2??011	0-100-0000	0-00
Kozlowskiellina vaningeni	0002100101	3001201011	0-100-00?0	0-00
Tylothyris venustus	1000110011	3?01???211	?-100-00?0	0-00
Howellella tomhegannensis	0000100101	0?????0?1	1-100-00?0	0-00
Howellella nucula	0000100101	011?2100?1	1-100?0000	0-00
Howellella splendens	0000100101	0???2??0?1	1-100-00?0	0-00
Howellella talenti	0000100101	0001200 2?1	?-100-0000	0-00
Howellella lunae	0000100001	00??20?2?1	?-100-00?0	0-00
Brachyspirifer rousseaui	0?001000?1	00??2000??	?-100-0000	0-00
Brachyspirifer carinatus	00031000 0?	001-200011	0-?-0-0000	0?00
Eospirifer	0000000-00	-0000000 10	-00-0-0000	0-00
Myriospirifer	0000000-00	-0000000 10	-10-0-0000	0-00
Macropleura macropleura	0000100000	-0??00?010	-00-0-00?0	0-00
Striispirifer niagarensis	0000100000	-00100?210	-?0-0-00?0	0-00
Nikiforavaena ferganensis	0002110000	-00120?010	-00-0-00?0	0-00
Janius schmidtii	0000110000	-0??00?010	-?0-0-0000	0-00
Cyrtia exporrecta	000203--00	-0000002 10	-00-0-00?0	0-00
Hedinopsis hispanica	0000100000	-0102000 10	-00-0-0000	0-00
Plicocyrtia petasus	100220--00	-0??00?210	--0-0-00?0	0-00
Costelispirifer perimele	00011000?1	00??2000?1	0-??0-0010	0-00
Gaspespirifer gaspensis	??001300?1	00??2000??	?-??0-0000	0-00
Paraspirifer desbiensis	0001101001	00??200111	0-120-1000	0-00
Patriaspirifer murchinsoni	0000100001	001?2000?1	0-??0-0000	0-00
Acrospirifer primaevus	00001000?1	01??2-0011	1-100-0000	0-00
Vandercammenina trigeri	1001120001	00??2000??	?-??0-00?0	0-00
Fimbrispirifer venustus	0000111001	30??200011	?-100-00?0	0-00
Perryspirifer scheii	??001110 01	?11?2-00?1	?-??0-00?0	0-00
Ivanothyris	000?100001	?11?2-2011	?-130-0000	0-00
Delthyris koszlowski	0000100001	001-202011	0-100-0000	0-00
Delthyris elevata	0000110001	001-202011	0-100-00?0	0-00
Hysterolytes	0002100001	001?100011	?-100-0000	0-00
Mucrospirifer	11001[1/3]0001	3[0/1]??2-0011	1-100-0010	0-00
Cyrtinopsis	0002100001	00??201211	?-100-0100	0-00
Eurekaspirifer pinyonnensis	0000100001	00??311011	?-??0-0000	0-00
Costispirifer	0001110001	01??2-0011	1-??0-0010	0-00
Elita	0?001000 01	00??0-101-	?-110-0001	0110
Reticularia	001-00--01	011-0-101-	?-100-0001	0110
Bojothyris	001-00--01	011-0-1011	?-1?0-0101	0110
Xenomartinia	001-00--01	011-0-1011	?-??0-0001	1110
Elythina	0000310001	00??2-001-	?-2-1-0001	0110
Najadospirifer	0002310001	0????0001-	?-2-?-0001	011?
Martinia	000000--01	011?2-000-	--2-1-0001	1-10
Martiniopsis	001-00--01	00??01000-	--2-1-0001	0010
Ingelarella	00021 10-0?	01??0-000-	--2?110001	0010
Notospirifer	0002110001	01??0-000-	--2-100001	0010
Oiosia putilla	0002310000	010?0-000-	--2-100001	0010
Ambocoelia	001-0---01	001?42020?	--3-0-0000	1-01
Tenellodermis microdermis	0000100?0?	?1010-000-	--0-0-0000	001?
Cingulodermis cinctus	000200-?01	001?00-00-	--0-0-0000	001?

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLAN, R. S. Palaeozoic and Mesozoic Brachiopod Faunas in New Zealand, with an Index to the Genera and Species. *Transactions of the Royal Society of New Zealand*, v. 75, n. 1, p. 1- 22, 1945.

ALLAN, R. S. The Origin of the Lower Devonian Fauna of Reefton, New Zealand; with Notes on Devonian Brachiopoda. *Transactions of the Royal Society of New Zealand,* v. 72, n. 2, p**.** 144 –147, 1942.

ALVAREZ, F.; BRUNTON, C. H. C. Shell growth and structure of some athyrids, or how to grow fat on regressions. In: INTERNATIONAL BRACHIOPOD CONGRESS, 2., 1990, Dunedin. *Brachiopods Through Time: proceedings.*…Rotterdam: Balkema, 1991. p.155-158.

ALVAREZ, F.; BRUNTON, C. H. C. The Shell Structure, Growth and Functional Morphology of some Lower Devonian Athyrids from Northwest Spain. *Lethaia*, v. 23, n. 2, p. 117-131, 1990.

ALVAREZ, F.; CURRY, G. B.; BRIME, C. Contribucion al Estudio Comparativo de la Estructura y el Crecimiento de la Concha de Braquiopodos Actuales y Fosiles. (Comparative Study of the Structure and Growth of Modern and Fossil Brachiopod Shells.). *Trabajos de Geologia*, n. 15, p. 211-217, 1985.

AMORIM, D. S. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética.* 2. ed. Ribeirão Preto: Holos, 1997. 276 p.

ANDERSON, M. A; LONG, J. A.; GESS, R. W.; HILLER, N. An unusual new fossil shark (Pisces. Chondrichthyes) from the Late Devonian of South Africa. *Records of the Western Australian Museum. Supplement,* n. 57, p.151-156, 1999.

ANDRADE, S. M.; CAMARÇO, P. E. N. Estratigrafia dos sedimentos devonianos do flanco nordeste da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31., 1980, Camboriú. *Anais...* Camboriú: SBG, 1980. v. 5, p. 2132-2144.

ANELLI, L. E. *Invertebrados Neocarboníferos das formações Piauí (Bacia do Parnaíba) e Itaituba (Bacia do Amazonas)*: *Taxonomia, Análise cladística das subfamílias Oriocrassetellinae (Crassatelacea, Bivalvia) e Neospiriferinae (Spiriferoidea, Brachiopoda).* 184 p. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.

AMSDEN, T. W. Articulate Brachiopods of the St. Clair Limestone (Silurian), Arkansas, and the Clarita Formation (Silurian), Oklahoma. *Journal of Paleontology*, v. 42, n. 3, p.1-117, 1968.

AMSDEN, T. W. Brachiopods of the Henryhouse Formation (Silurian) of Oklahoma. *Journal of Paleontology*, v. 25, n. 1, p. 69-96, 1951.

ARMSTRONG, J. D. Micro Ornaments of the Spiriferid Brachiopods *Notospirifer, Ingelarella,* and *Subansiria. Lethaia,* v. 3, n. 3, p**.** 287-300, 1970.

ARCHBOLD, N. W.; THOMAS, G. A. *Neospirifer* and *Trigonotreta* (Spiriferida, Brachiopoda) from the Permian of Western Australia. *Alcheringa*, v. 10, n. 2, p.125-161, 1986.

ARCHIE, J. W. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis. *Systematic Zoology,* v. 34, n. 3, p. 326-345, 1985.

ASSINE, M. L. *Aspectos da estratigrafia das seqüências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil*. 1996. 207 p. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996.

ASSINE, M. L.; SOARES, P. C.; MILANI; E. J. Arquitetura estratigráfica, trato deposicionais e paleogeografia da Bacia do Paraná no neo-ordoviciano/ eo-siluriano da seqüência Ordovicio-Siluriana na porção Norte da bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências,* v. 2, n. 1, p. 51-60, 1998.

AZEVEDO-SOARES, H. L. C. *Classe Tentaculita na Formação Ponta Grossa: uma proposta de sistematização*. 1999. 118 p. Dissertação (Mestrado) - Faculdade de Geologia, Universidade Estadual do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1999.

AZEVEDO-SOARES, H. L. C. Tentaculita's class in Ponta Grossa Formation (Parana Basin, Brazil); a systematic revision proposal. In: INTERNATIONAL GEOLOGICAL CONGRESS, 31., 2000, Rio de Janeiro. *Abstracts…* Rio de Janeiro: CPRM, 2000. 1 Cd-Rom.

BALDIS, B. A.; LONGOBUCCO, M. Un trilobite del Devonico inferior de la Puna. A Lower Devonian trilobite from the Puna. *Ameghiniana,* v. 14, n. 2, p. 170-174, 1977.

BALINSKI, A. Secondary Changes in Micro Ornamentation of some Devonian Ambocoeliid Brachiopods. *Palaeontology,* v. 18, n. 1, p**.** 179-189, 4 Pls., 1975.

BANCROFT, B.B. The Brachiopod Zonal Indices of the Stages Costonian to Onnian in Britain. *Journal of Paleontology,* v. 19, n. 3, p.181 252, 1945.

BASSETT, M.G.; COCKS, L. R. M. A Review of Silurian Brachiopods from Gotland. *Fossils and Strata,* n. 3, p.1-56, 1974.

BEGG, J. G.; BALLARD, H. R. An Early Permian Fauna from the Mantle Volcanics Formation, Skippers Range, Northwest Otago. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics,* v. 34, n. 2, p**.**145 155, 1991.

BELL, G. A comparative method. *American Naturalist,* v. 133, p. 553-571, 1989.

BENTON, M. J. Diversification and extinction in the history of life. *Science,* v. 269, n. 5224, p. 617- 619, 1995 .

BENTON, M. J. Palaeontological data and identifying mass extinctions. *Trends in Ecology and Evolution,* v. 9, n. 5, p. 181-185, 1994.

BENTON, M. J.; WILLS, M. A.; HITCHIN, R. Quality of the fossil record through time. *Nature,* v. 403, n. 6769, p. 534 -537, 2000.

BENTON, M. J.; HITCHIN, R.; WILLS, M. A. Assessing congruence between cladistic and stratigraphic data. *Systematic Biology,* v. 483, p. 581- 596, 1999.

BENTON, M.J. *The Fossil record 2*. London, New York: Chapman & Hall, 1993. 845 p.

BENTON, M. J.; WALKER, A.D. The use of flexible synthetic rubbers for casts of complex fossils from natural moulds. *Geological Magazine,* v. 118, n. 5, p. 551 –556, 1981.

BERGAMASCHI, S. *Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da Sub-Bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil.* 1999. 167 p. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.

BEUSHAUSEN, L. Die Lamellibranchiaten des Rheinischen Devon mit Ausschluss der Aviculiden. *Koenigliche Preussiche geologische Landesanstalt, Abhandlungen (Berlin),* v.17, p.1-514, 1895.

BIERNAT, G. Ramienionogi z Eiflu Grzegorzowic. *Acta Geologica Polonica,* v. 4, n. 4, p. 435-534, 1954.

BOARDMAN R.S.; CHEETHAM A.H.; ROWELL A.J. *Fossil Invertebrates*. London: Blackwell Scientific, 1987. 713 p.

BOLTON, H. On a Marine Fauna in the Basement Beds of the Bristol Coalfield. *Quarterly Journal of the Geological Society of London,* v. 63, n. 252, p. 445- 469, Pl.30, 1907.

BOOKSTEIN, F. L. Can biometrical shape be a homologous character? In: *Homology:* the hierarchical basis of comparative biology. San Diego: Academic Press. 1994.

BOUCOT, A. J. Devonian Biogeography: An Update. *Memoir-Canadian Society of Petroleum Geologists,* v. 14, n. 3, 1988. Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System, 1988a.

BOUCOT, A. J. Southern African Phanerozoic marine invertebratesp. Biogeography, palaeoecology, climatology and comments on adjacent regions. *Journal of African Earth Sciences,* v. 28, n. 1, p. 129-14, 1988b.

BOUCOT, A. J. Cladistics: Is it really different from classical taxonomy? In: *PHYLOGENETIC MODELS CONFERENCE,* 1977, Lawrence. Phylogenetic analysis and Paleontology: proceedings of a symposium entitled 'Phylogenetic Models'. New York; Guildford: Columbia University Press, 1979. p. 200-210.

BOUCOT, A. J. *Evolution and Extinction Rate Controls.* New York: Elsevier, 1975. 426 p.

BOUCOT, A. J. Early Paleozoic Brachiopods of the Moose River Synclinorium, Maine. *Geological Survey Professional Paper,* v. 784, p. 1- 81, 1973.

BOUCOT, A.J.; JOHNSON, J.G.; TALENT, J.A. Early Devonian brachiopod zoogeography. Geological Society of America Special Papers. v. 119, p. 1-106, 1969.

BOUCOT, A. J. The Eospiriferidae. *Palaeontology,* v. 5, n. 4, p**.** 682- 711, 1963.

BOUCOT, A. J. Observations Regarding some Silurian and Devonian Spiriferoid Genera. *Senckenbergiana Lethaea*, v. 43, n. 5, p.411 - 432, 1962.

BOUCOT, A. J. Brachiopods of the Lower Devonian Rocks at Highland Mills. *Journal of Paleontology,* v. 33, n. 5, p. 727- 769, 1959.

BOUCOT, A. J.; ROWELL, A. J.; RACHEBOEUF, P. R.; MELO, J. H. G.; SIQUEIRA, L. P. Position of the Malvinokaffric Realm's northern boundary (Early Devonian) based on newly discovered brachiopods from the Parecis Basin (Brazil). *Journal of the Czech Geological Society,* v. 46, n. 3, p. 155- 16, 2001.

BOUCOT, A. J; BAHLBURG, H.; BREITKREUZ, C.; ISAACSON, P. E.; NIEMEYER, H.; URZUA, F. Devonian brachiopods from northern Chile. *Journal of Paleontology,* v. 69, n. 2, p. 257-263, 1995.

BOUCOT, A. J.; ELDREDGE, N.; GRAY, J.; POJETA JR., J.; THERON, J. N. Devonian Invertebrates from the Bokkeveld Group Below the Karoo Succession near Sutherland. *Annals of the Geological Survey of South Africa,* v. 20, p.119-128, 1986.

BOUCOT, A. J.; GRAY, J. A Paleozoic Pangaea. *Science,* v. 222, n. 4624, p. 571-581, 1983.

BOUCOT, A. J.; JOHSON, J.G.; DOUMANI, G.A..; in: DOUMANI, G.A..; BOARDMAN, R.S.; ROWELL, A.J.; BOUCOT, A.J.; JOHSON, J.G.; MCALLESTER, A.L.; SAUL, D.M.; FISHER, D.W.; MILES, R.S. *Lower Devonian Fauna of the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica.* Washington, DC: American Geophysical Union, 1965. p. 255-261. (Antarctic Research Series)

BOUCOT, A. J.; JOHNSON, J. G. Additional Occurrences of Eospiriferid Brachiopods. *Journal of Paleontology* , v. 383, p. 605-606, 1964.

BOUCOT, A. J.; CARTER, K.E.; IVES, D. Relationships of a new lower Devonian terebratuloid (Brachiopoda) from Antarctica. *Bulletins of American Paleontology,* v. 46, n. 207, p. 81-123, 1963.

BREMER, K. Branch support and tree stability. *Cladistics,* v. 10, n. 3, p. 295-304, 1994.

BREMER, K. Combinable component consensus. *Cladistics,* v. 6, n. 4, p. 369 372, 1990.

BROOKS, D. R.; MCLENNAN, D. A. *Phylogeny, ecology, and behaviorp*: a research program in comparative biology . Chicago :University of Chicago Press, 1991. 434 p.

BROCHU, C. A.; SUMRALL, C. D. Phylogenetic nomenclature and paleontology. *Journal of Paleontology,* v. 75, n. 4, p. 754-757, 2001.

BRUNTON, C. H. C.; ALVAREZ, F. The Relationship between major lamellae and epithelial regressions in some articulate brachiopods. *Lethaia,* v. 223, p. 247-250, 1989.

BRUNTON, C. H. C. Silicified Brachiopods from the Visean of County Fermanagh, Ireland; (III), Rhynchonellids, Spiriferids and Terebratulids. *Bulletin of the British Museum. Natural History. Geology Series*, v. 38, n. 2, p. 27-130, 1984.

CAMPBELL, K. S. W. New Species of the Permian Spiriferoids Ingelarella and Notospirifer from Queensland and their Stratigraphic Implications. *Palaeontographica, Abt .A*, v. 117, p. 159-190, 1961.

CAMPBELL, K. S. W. The Brachiopod Genera Ingelarella and Notospirifer in the Permian of Queensland. *Journal of Paleontology*, v.34, n. 6, p.1106-1123, 1960.

CAMPBELL, K. S. W. The *Martiniopsis* Like Spiriferids of the Queensland Permian. *Palaeontology*, v. 14, p. 333-350; 1959.

CARTER, J. L.; JOHNSON, J. G.; GOURVENNEC, R.; HOU, H. F. A Revised Classification of the Spiriferid Brachiopods. *Annals of Carnegie Museum*, v. 63, n. 4, p.327-374, 1994.

CARTER, J. L. Lower Carboniferous Brachiopods from Axel Heiberg and Melville Islands, Canadian Arctic Archipelago. *Bulletins of American Paleontology*, v. 67, n. 287, p. 71-97, 1975.

CARLS, P. Howellella (Hysterohowellella) knetschi (Brachiopoda, Spiriferacea) aus dem Tiefen Unter Gedinnium Keltiberiens. *Senckenbergiana Lethaea*, v. 65, n. 4-6, p. 297-326, 1985.

CARLS, P. Zur einstufung des Devon der oestlichen Guadarrama (Spanien). *Senckenbergiana Lethaea*, v. 5, n. 1, p. 67-79, 1969.

CARLS, P.; MEYN, H. ; VESPERMANN, J. Lebensraum, Entstehung und Nachfahren von *Howellella (Iberohowellella) hollmanni* n. sg., n. sp. (Spiriferacea; Lochkovium, Unter Devon). *Senckenbergiana Lethaea*, v. 73, n. 2, p. 227-267, 1993.

CARLSON, S. J. Phylogenetic relationships among extant brachiopods. *Cladistics*, v. 11, n. 2, p. 131-197, 1995.

CARLSON, S. J. Investigating brachiopod phylogeny and classification. Response to Popov et al. 1993. *Lethaia*, v. 26, n. 4, p. 383-384, 1994.

CARVALHO, M. G. P.; EDGECOMBE, G. D.; LIEBERMAN, B. S. Devonian calmoniid trilobites from the Parnaiba Basin, Piaui State, Brazil. *American Museum Novitates*, v. 3192, p. 1-11, 1997.

CARVALHO, M. G. P.; MELO, J. H.G.; QUADROS, L. P. Trilobitas devonianos do flanco noroeste da Bacia do Paraná. In: *CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA*, 10., 1987, Rio de Janeiro. Anais... Rio de Janeiro: SBP, 1987. v. 2, p. 545-565.

CARVALHO, R. G. Espiriferideos da Bacia do Paraná. *Anais Academia Brasileira de Ciências*, v. 48, n. 3, p. 453-461, 1976.

CASTER, K. E. A Devonian Fauna from Colombia. *Bulletins of American Paleontology*, v. 24, n. 83, p.1-218, 1939.

CLARKE, J. M. Fosseis Devonianos do Paraná. *Monografia - Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, v. 1, p.1-353, 1913.

CLARKE, M. J. Late Permian (Late Lymingtonian = ?Kazanian) Brachiopods from Tasmania. *Alcheringa*, v. 113, p. 261-289, 1987.

CLARKSON, E. N. K. *Invertebrate Palaeontology and Evolution.* London; Boston: G. Allen & Unwin, 1979.

CIGUEL, J. H. G. *Bioestratigrafia dos tentaculitóidea no flanco oriental da bacia do Paraná e sua ocorrência na América do Sul (ordoviciano devoniano*). 2 v. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1989.

CISTERNA G. A.; TABORDA A. C. *Reticularia* M'coy and *Leiorhynchus* Hall (Brachiopoda) in the Pituil Formation, Upper Carboniferous, San Juan Province. *Ameghiniana*, v. 34, n. 1, p. 107-112, 1997.

CODDINGTON, J. A.; SCHARFF, N. Problems with "soft" polytomies. *Cladistics*, v. 122, p. 139-145, 1996.

CODDINGTON, J. A.. Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics*, v. 41, p. 3-22, 1988.

COPPER, P. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian Famennian mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 213, p. 165-207, 1977.

COPPER, P.; GOURVENNEC, R. Evolution of the spire-bearing brachiopods. In: INTERNATIONAL BRACHIOPOD CONGRESS, 3., 1996, Sudbury. *Proceedings…* [Sudbury]: Balkema, 1996. p. 81-88.

COOPER, G. A. New Species of Brachiopods from the Devonian of Illinois and Missouri. *Journal of Paleontology*, v. 19**,** n. 5, p. 479 489, 1945.

COOPER, G. A.; DUTRO JR., J. T. Devonian Brachiopods of New Mexico. *Bulletins of American Paleontology*, v. 82, n. 315, p.1-215, 1982.

COLLINS, M. J.; MUYZER, G.; WESTBROEK, P.; CURRY, G. B.; SANDBERG, P. A.; XU, S.; QUINN, R.; MACKINNON, D. I.. Preservation of Fossil Biopolymeric Structures- Conclusive Immunological Evidence. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, v. *55*, n. 8, p. 2253-2258, 1991.

COX L. R.; NEWELL, N. D.; BRANSON, C. C.; CASEY, R. C.; CHAVAN, A.; COOGAN, A. H.; DESCHASEAUX, C.; FLEMMING, C. A.; HERTLEIN, F. H. L. G.; KEEN, M.; LA ROQUE, A.; MCALESTER, A. L.; PERKINS, B. F.; PURI, H. S.; SMITH, L. A.; SOOT-RYEN, T.; STENZEL, H. B.; TURNER, R. D.; WEIR, J. Systematic Descriptions. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Boulder, Colo.: Geological Society of America, 1969. Part N., Mollusca 6, v. 1-2, p.225-939.

CRANSTON, P. S.; HUMPHRIES, C. J. Cladistics and computers. A chironomid conundrum.

Cladistics, v. 41, p. 72-92, 1988.

DAEMON, R. F.; QUADROS, L. P.; SILVA, L. C. Devonian palynology and biostratigraphy of the Paraná Basin. *In.*Bigarella, J.J. ed. Problemas in Brazilian Devonian Geology. *Boletim Paranense de Geociências*, v. 21, p. 99-113, 1967.

DAVID, B.; LAURIN, B. Morphometrics and cladistics. Measuring phylogeny in the sea urchin *Echinocardium. Evolution,* v. 50, n.1, p**.** 348-359, 1996.

DAY, J. E. The Brachiopod Succession of the Late Givetian Frasnian of Iowa. *Memoir Canadian Society of Petroleum Geologists,* v. 14, n. 3, p. 303-325, 1988. Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System, 1988.

DE JONG, R. Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. *Zeitschrift für zoologische systematic und evolutionsforschung.* V. 18, n. 1, p. 1-23, 1980.

DE KEYSER, T. L. Late Devonian (Frasnian) Brachiopod Community Patterns in Western Canada and Iowa. *Journal of Paleontology*, v. 511, p.181-196, 1977.

DERBY, O. A. Nota sobre a Geologia e Paleontologia de Matto Grosso. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, v. 9, p.59-88, 1895.

DERBY, O. A. Letter to W. Waagen. *Neus Jahrbuch für Mineralogie,* v. 28, p. 172-177, 1888.

DERBY, O. A. Geologia da região diamantífera da Província do Paraná. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro,* v. 3, p. 89-98, 1878.

DINIZ, M. N. Interpretação ambiental da formação Ponta Grossa na parte central da Bacia do Paraná. um estudo de subsuperfície. 1985. 148 p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1985.

DICKINS, J. M. Youngest Permian Marine Macrofossil Fauna from the Bowen and Sydney Basins, Eastern Australia. Bureau of Mineral Resources. *BMR Journal of Australian Geology and Geophysics*, v. 11, n. 1, p. 63-79, 1989.

DICKINS, J. M. A Permian Invertebrate Fauna from the Warwick Area, Queensland. Bureau of Mineral Resources (BMR) *Bulletin of Australian Geology and Geophysics*, v. 209, p.24 43, 1981.

DINO, R.; RODRIGUES, M. A. C. Palinomorfos eodevonianos da Formacao Furnas, Bacia do Parana. *Anais da Academia Brasileira de Ciências,* v. 67, n. 1, p. 107-116, 1995.

DONOVAN, S. K.; PAWNSON, D. L. Skeletal morphology and palaeontological significance of the stem of extant *Phrynocrinus nudus* A. H. Clark (Echinodermatap. Crinoidea). *Journal of Paleontology*, v. 68, n. 6, p. 1336-1343, 1994.

DONOVAN, S. T. Stem morphology of the Recent crinoid *Chladocrinus (Neocrinus) decorus. Palaeontology*, v. 27, n. 4, p. 825-841, 1984.

DOYLE, J. A.; DONOGHUE, M. J. The importance of fossils in elucidating seed plant phylogeny and macroevolution. *Review of Palaeobotany and Palynology,* v. 50, n. 1, p. 63-95, 1987.

DROT, J. Un nouveau gisement Saharien a Amphigenia (Brachiopode Terebratulida Devonien). Implications Paleogeographiques. (A New Saharian occurrence of Amphigenia (Brachiopod, Devonian Terebratulidae) Paleogeographic Implications.). *Geobios,* v. 194, p.511-516, 1986.

EDGECOMBE, G. D. Trilobite phylogeny and the Cambrian Ordovician "event"; cladistic reappraisal. In: NOVACEK, M. J.; WHEELER, Q. D. (Eds.). *Extinction and phylogeny.* New York: Columbia University Press, 1992. p. 144-177.

ELDREDGE, N.; ORMISTON. A. Biogeography of Silurian and Devonian trilobites of the Malvinokaffric Realm. In: BIOLOGY COLLOQUIUM, 37., 1976, Oregon State University. *Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment:* proceedings. Corvallis: Oregon State University Press, c1979. p. 147-167.

EMERSON, S.B.; HASTINGS, P.A. Morphological correlations in evolution: consequences for phylogenetic analysis. *Quarterly Review of Biology*, v. 73, n. 2, p. 141-162, 1998.

FARRELL, J. R. The Garra Formation (Early Devonianp. Late Lochkovian) between Cumnock and Larras Lee, New South Wales, Australia. Stratigraphic and Structural Setting, Faunas and Community Sequence. *Palaeontographica Abt. A,* v. 222, n. 1-3, p.1-41, 1992.

FARRIS, J. S. Conjectures and refutations. *Cladistics*, v. 11, n. 1, p.105-118, 1995.

FARRIS, J. S. On the naturalness of phylogenetic classification. *Systematic Zoology*, v. 28, n. 2, p. 200-214, 1979.

FARRIS, J. S. Phylogenetic classification of fossils with recent species. *Systematic Zoology*, v. 25, n. 2, p. 271-282, 1976.

FARRIS, J. S.; KALLERSJO, M.; ALBERT, V. A.; ALLARD, M.; ANDERBERG, A.; BOWDITCH, B.; BULT, C.; CARPENTER, J. M.; CROWE, T. M.; DE LAET, J.; FITZHUGH, K.; FROST, D.; GOLOBOFF, P.; HUMPHRIES, C.J.; JONDELIUS, U.; JUDD, D.; KARIS, P. O.; LIPSCOMB, D.; LUCKOW, M.; MINDELL, D.; MUONA, J.; NIXON, K.; PRESCH, W.; SEBERG, O.; SIDDALL, M.E.; STRUWE, L.; TEHLER, A.; WENZEL, J.; WHEELER, Q.; WHEELER, W. Explanation. *Cladistics,* v. 11, n. 2, p. 211 218, 1995.

FELDMAN, H. R. Brachiopods of the Onondaga Limestone in Central and Southeastern New York. *Bulletin of American Museum of Natural History,* v. 179, n. 3, p. 289-377, 1985.

FISHER, D. W. Marcasite Fauna in the Ludlowville Formation of Western New York. *Journal of Paleontology,* v. 25, n. 3, p. 365 371, 1951.

FLEMMING, C. A. Lower Devonian Pelecypoda from Reefton, New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zeland, v.* 85, n. 1, p. 135-140, 1957.

FONSECA, V. M. M. *Brachiopoda (Strophomenoidea, Chonetoidea e Delthyridoidea) do Devoniano Médio das bacias do Amazonas e Parnaíba.* 2001. 166 p. Tese (Doutorado) - Instituto

de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2001.

FORCE, L. M. Stratigraphy and Paleoecology of the Productus Creek Group, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, v. 18, n. 3, p. 373- 399, 1975.

FOREY, P. Neontological analysis versus Paleontological stories. In: JOYSEY, K, A.; FRIDAY, A .E. (eds.) *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. London; New York: Academic Press, 1982. p. 119-157. (Systematics Association special volume, 0309-2593, 21).

FORTEY, R. A. Taxonomy, phylogeny, and biostratigraphy; Analysis of taxonomy and phylogeny; overview. In: BRIGGS, D. E. G.; CROWTHER, P. R. (eds). *Palaeobiology*: a synthesis. Oxford: Blackwell, 1990. p. 425-430.

FORTEY, R. A.; WHITTINGTON, H. B. The Trilobita as a natural group. *Historical Biology*, v. 2, p**.** 125-138, 1989.

FORTEY, R. A.; CHATTERTON, B. D. E. Classification of the trilobite Suborder Asaphina. *Palaeontology*, v. 31, n. 1, p. 165-222, 1988.

FOX D. L.; FISHER D.C.; LEIGHTON L.R. Reconstructing phylogeny with and without temporal data. *Science*, v. 284, n. 5412, p. 1816-1819, 1999.

FÚLFARO, V. J.; SAAD, A. R.; SANTOS, M. V.; VIANNA, R. B. Compartimentação e evolução tectônica da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 12, n. 4, p. 590-611, 1982.

FURSICH, F. T.; HURST, J. M. Environmental factors determining the distribution of brachiopods. *Palaeontology*, v. 17, n. 3, p. 507-524, 1974.

GARRATT, M. J. Silurian and Devonian Biostratigraphy of the Melbourne Trough, Victoria. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, v. 95, n. 1-2, p.77-98, 1983.

GASPARD, D. Diagenetic Modifications of Shell Microstructure in the Terebratulida (Brachiopoda, Articulata). In: CARTER, J. G. (Ed.) *Skeletal Biomineralizationp:* Patterns, Processes and Evolutionary Trends. New York: Van Nostrand Reinhold, c1990. v. 2.

GAUTHIER, J.; KLUGE, A. G.; ROWE, T. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, v. 4, n. 2, p. 105-209, 1988.

GEORGE, T. N. *Ambocoelia* Hall and certain similar british Spiriferidae. *Geological Society of London Quarterly Journal*, v. 87, n. 1, p. 30-61, 1931.

GERRIENNE P.; BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E.; RODRIGUES, M. A. C.; STEEMANS, P. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 116 , n. 1, p. 19-38, 2001.

GHILARDI, R. P.; SIMÕES, M. G. Bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar; um estudo de casos do paleozóico superior da bacia do Paraná, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia*, v. 23, n. 51, p. 3-20, 2000.

GINGERICH, P. D. Stratophenetics. In: BRIGGS, D. E. G.; CROWTHER, P. R. (eds.). *Palaeobiology:* a Synthesis. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1990. p. 437-442.

GINGERICH, P. D. The stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology. In: PHYLOGENETIC MODELS CONFERENCE, 1977, Lawrence. *Phylogenetic analysis and Paleontology:* proceedings of a symposium entitled 'Phylogenetic Models'. New York; Guildford: Columbia University Press, 1979. p. 41-77.

GODEFROID, J. *Spirifer trisectus* Kayser, 1883 =*Ivanothyris trisecta* (Kayser, 1883) dans le Couvinien de Jemelle (Belgique, Bord Sud du Bassin de Dinant). *Annales de la Société Geologique de Belgique,* v. 91, n. 4, p. 475-489, 1968.

GOLDMAN, D.; MITCHELL, C. E. Morphology, Systematics, and Evolution of Middle Devonian Ambocoeliidae (Brachiopoda), Western New York. *Journal of Paleontology,* v. 64, n. 1, p. 79-99, 1990.

GOULD, S. J.; VRBA, E. S. Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology,* v. 8, n. 1, p. 4-15, 1982.

GOURVENNEC, R. The evolution, radiation and biogeography of early spiriferid brachiopods. *Records of the Western Australian Museum. Supplement,* v. 58, p. 335-347, 2000.

GOURVENNEC, R. Origin of the Microornament in some Spiriferid Brachiopods. In: INTERNATIONAL BRACHIOPOD CONGRESS, 2., 1990, Dunedin. *Brachiopods Through Time: proceedings.* Rotterdam: Balkema, 1991, p.141-145.

GOURVENNEC, R. Un genre nouveau de Cyrtiacea (Brachiopoda) du Silurien superieur d'Espagne. *Geobios* , v. 23, n. 2, p. 141-147, 1990.

GOURVENNEC, R.. Radial Microornament in Spiriferid Brachiopods and Paleogeographical Implications. *Lethaia* , v. 22, n. 4, p.405-411, 1989.

GOURVENNEC, R. Nouvelle definition de *Spirifer rousseaui* Rouault, 1846 et description de *Acrospirifer? rouaulti* n.sp.(Spiriferacea, Brachiopoda) du Devonien inferieur du MassifArmoricain (France). *Hercynica* , v. 22, p.149-166, 1988.

GOURVENNEC, R Le genre *Howellella* (Brachiopoda, Spiriferida) en Europe de l'Ouest au Siluro Devonien. *Geobios,* v. 18, n. 2, p. 143-170, 1985.

GOURVENNEC, R.; MELOU, M. Decouverte d'un cas d'ornementation epineuse chez les Orthida (Brachiopoda). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, série 2-Sciences de la terre et des planètes,* v. 311, n.10, p.1273-1277, 1990.

GRAHN, Y.; PEREIRA, E.; BERGAMASCHI, S. Silurian and Lower Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Parana Basin in Brazil and Paraguay. *Palynology,* v. 24, p. 147 176, 2000.

GRANT, R. E. Permian Brachiopods from Southern Thailand. *Journal of Paleontology,* v. 50, n. 3, p.1-269, 1976.

GRAYBEAL, A. Is it better to add taxa or characters to a difficult phylogenetic problem?. *Systematic Biology,* v. 47, n. 1, p. 9-17, 1998.

GRUNT, T. A. Novye spiriferidy (Brachiopoda) iz nizhnei permi Yugo Vostochnogo Pamira. (New Spiriferid Brachiopods from Lower Permian of Southeastern Pamir.). *Paleontologicheskii Zhurnal,* v**.** 4, p. 125- 130, 1993.

GRUNT, T. A. Shell Microstructure in Brachiopods, Order Athyridida. *Paleontologicheskii Zhurnal,* v. 4, p. 21-35, 1982.

GUNJI, Y. Branching Growth of Ribbing Patterns and the Significance of Concealed Signals. *Journal of Theoretical Biology,* v. 139, n. 2, p. 251 270, 1989.

HALL, J. Preliminary notice of the lamellibranchiate shells of the Upper Heldeberg, Hamilton and Chemung Groups. *Annual Report of the Regents. New York State Museum*. P215-406, 1884.

HARRINGTON, H. J. Devonian of South America. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE DEVONIAN SYSTEM, 1., 1967, Calgary. *Proceedings…*[Calgary: s.n.], 1967. p. 651-671. 1967.

HARRINGTON, H. J. The Permian *Eurydesma* Fauna of Eastern Argentina. *Journal of Paleontology*, v. 29, n. 1, p. 112 –128, 1955.

HARRIS, S. R.; WILKINSON, M.; MARQUES, A. C. Countering concerted homoplasy. *Cladistics,* v. 19, n. 2, p. 128-130. 2003.

Hauser, D. L.; W. Presch. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. *Cladistics,* v. 7, n. 3, p. 243–265. 1991.

HAVLICEK, V. New Eospiriferinae (Brachiopoda). *Sbornik Geologickych Ved*., v**.** 23, p. 7-48, 1980.

HAVLICEK, V. O nekolika novych ramenonozcich ceskeho a moravskeho stredniho Devonu. Ustredni Ustav Geologicky, *Vestnik,* v.28, p. 4-9, 1953.

HAVLICEK, V.; Non Costate and Weakly Costate Spiriferidina (Brachiopoda) in the Silurian and Lower Devonian of Bohemia. *Sbornik Geologickych Ved. Paleontologie,* v. 14, p. 7-34, 1971.

HECKEL P. H.; WITZKE, B. J. Devonian world palaeogeography determined from distribution of carbonates and related lithic palaeoclimatic indicators. *Special Papers in Palaeontology,* v. 23, p. 99-123, 1979.

HELMBRECHT, W.; WEDEKIND, R. Versuch einer biostratigraphischen Gliederung der Siegener Schichten auf Grund von Rensselaerien und Spiriferen. *Glueckauf, Berg und Huettenmaennische Zeitschrift* , v. 59, p. 949-953, 1923.

HENNIG, W. *Phylogenetics Systematics.* Urbana: University of Illinois Press, c1999

HERRERA, Z. A. The First Notanopliid Brachiopod from the South American Devonian Sequence. *Geobios*, v. 28, n. 3, p**.** 337-342, 1995.

HILLIS, D. N. Taxonomic sampling, phylogenetic accuracy, and investigator bias. *Systematic Biology*, v. 47, n. 1, p. 3-8, 1998.

HILLIS, D. M.; POLLOCK, D. D.; MCGUIRE, J. A.; ZWICKL, D. J. Is sparse taxon sampling a problem for phylogenetic inference? *Systematic Biology,* v. 52, n. 1, p. 124- 126, 2003.

HILLER, N. The development of growth lines on articulate brachiopods. *Lethaia,* v. 21, n. 2, p. 177-188, 1988.

HITCHIN, R.; BENTON, M Congruence between parsimony and stratigraphy; comparisons of three indices. *Paleobiology,* v. 23, n. 1, p. 20-32, 1997.

HOLLAND, S. The quality of the fossil record; a sequence stratigraphic perspective. *Paleobiology. Supplement,* v. 26, n. 4, p. 148-168, 2000.

HOLLAND, S. Confidence limits on fossil ranges that account for facies changes. *Paleobiology,* v. 27 , n. 4, p. 602 -630, 1995.

HOLMER , L. E.; POPOV, L. E.; BASSETT, M. G.; LAURIE, J. Phylogenetic analysis and ordinal classification of the Brachiopoda. *Palaeontology,* v. 38, n. 4, p. 713-741, 1995.

HYDEN, G.; BEGG, J. G.; CAMPBELL, H. J. ; CAMPBELL, J. D. Permian Fossils from the Countess Formation, Mossburn, Southland. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics,* v. 251, p. 101-108, 1982.

HUELSENBECK, J. P.; RANNALA, B. Maximum likelihood estimation of phylogeny using stratigraphic data. *Paleobiology,* v. 23, n. 2, p. 174 180, 1997.

HUELSENBECK, J. P. Comparing the stratigraphic record to estimates of phylogeny. *Paleobiology,* v. 20, n. 4, p. 470-483, 1994.

ISAACSON, P. E. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian Famennian Mass Extinction. Comments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* v. 24 n. 4, p.359-362, 1978.

ISAACSON, P. E. Devonian Stratigraphy and Brachiopod Paleontology of Bolivia, Part A. Orthida and Strophomenida. *Palaeontographica, Abt. A* , v. 155, 5-6, p.133-192, 1977a.

ISAACSON, P. E. Devonian Stratigraphy and Brachiopod Paleontology of Bolivia, Part B. Spiriferida and Terebratulida. *Palaeontographica, Abt. A,* v. 156, n. 4-6, p.168-217, 1977b.

ISAACSON, P. E.; SABLOCK, P. E. Devonian Palaeogeography and Palaeobiogeography of the Central Andes. *Memoir. Geological Society of London,* n. 12, p. 431-435, 1990. Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography, 1988a.

ISAACSON, P. E.; SABLOCK, P. E. Devonian System in Bolivia, Peru and Northern Chile. *Memoir. Canadian Society of Petroleum Geologists,* v. 14, n. 1, p.719-728, 1988. Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System, 1988b.

ISAACSON, P. E.; PERRY, D. G. Biogeography and Morphological Conservatism of *Tropidoleptus* (Brachiopoda, Orthida) during the Devonian. *Journal of Paleontology,* v. 51, n. 6, p.1108-1122, 1977.

IVANOVA, E. A. Origin and Scope of the Order Spiriferida. *Paleontologicheskii Zhurnal, v.* 4, p. 71-85, 1967.

IVANOVA, Y. A. Main Features of Spiriferid Evolution (Brachiopoda). *Paleontologicheskii Zhurnal.* v. 6, n. 3p. 28-42, 1972.

JAECKS, G. S.; CARLSON, S. How phylogenetic inference can shape our view of heterochronyp. Examples from thecideide brachiopods. *Paleobiology,* v. 27, n. 2, p. 205-225, 2001.

JOHNSON, J.G. Late Early Devonian Brachiopods from the Disappointment Bay Formation, Lowther Island, Arctic Canada. *Journal of Paleontology,* v. 49, n. 6, p. 947-978, 1975.

JOHNSON, J.G. Great Basin Lower Devonian Brachiopoda. *Memoir of the Geological Society of America,* v. 12, n. 1 p.1-421, 1970.

JOHNSON, J. G. Middle Devonian Brachiopods from the Roberts Mountains, Central Nevada. *Palaeontology,* v. 9, n. 1, p.152 181, 1966.

JOHNSON, J. G. Brachiopod Faunas of the Nevada Formation (Devonian) in Central Nevada. *Journal of Paleontology* , v.36, n. 1, p.165-169, 1962.

JOHNSON, J. G.; TROJAN, W. R. The Tecnocyrtina Brachiopod Fauna (?Upper Devonian) of Central Nevada. *Geologica et Palaeontologica,* v. 16, p.119-150, 1982.

KAESLER, R L. Brachiopoda Revised. In: MOORE, R. C.; TEICHERT, C. (Eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Boulder, Colo.; Lawrence, Kan.: Geological Society of America: The University of Kansas, 1997. Part H, Brachiopoda, v 1.

KÄLLERSJÖ, M.; ALBERT, V. A.; FARRIS, J. S. Homoplasy increases phylogenetic structure. *Cladistics,* v. 15, n. 1, p. 9-93, 1999.

KALLERSJO, M.; FARRIS, J. S.; KLUGE, A.G.; BULT, C. Skewness and permutation. *Cladistics,* v. 8, n. 3, p. 275-287, 1992.

KESNER, M. H. The impact of morphological variants on a cladistic hypothesis with an example from a myological data set. *Systematic Biology,* v. 43, n. 1, p. 41-57, 1994.

KINDLE, E. M. Notes on the Range and Distribution of *Reticularia laevis. Journal of Geology,* v.

14, n. 3, p.188 193, 1906.

KIM, J. Large Scale Phylogenies and Measuring the Performance of Phylogenetic Estimators. S*ystematic Biology*, v. 47, n. 1, p. 43-60, 1998.

KIM, J. General inconsistency conditions for maximum parsimony. Efects of branch length and increasing number of taxa. S*ystematic Biology*, v. 45, n. 3, p. 363-374, 1996.

KITCHING, I. J.; FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J; WILLIAMS, D. M. *Cladistics:* The Theory and Practice of Parsimony Analysis. 2 ed. Oxford: Oxford University Press, 1998. 228 p. (Oxford science publications. Systematics Association publication, 11).

KLUGE, A. The science of phylogenetic systematics. Explanation, prediction, and test. *Cladistics*, v. 15, n. 4, p. 429-436, 1999.

KLUGE, A. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics*, v. 13, n. 1, p. 81-96, 1997.

KRANS, T. F. The Relation between the genera *Cyrtinopsis* Scupin, 1896 and *Kozlowskiellina* Boucot, 1957. *Leidse Geologische Mededelingen*, v. 47, n. 1, p**.** 99-113, 1971.

LANGE, F. W. Bioestratigraphic subdivision and correlation of the Devonian in the Parana Basin. *Boletim Paranense de Geociências*, v. 21, p. 63-98, 1967.

LANGE, F. W.; PETRI, S. The Devonian of the Parana Basin. *Boletim Paranense de Geociências*, v. 21, p. 5-55, 1967.

LATZ, S. Unterdevonische Brachiopoden aus dem Hellen Crinoidenschutt und Riffkalk der Seewarte (Zentrale Karnische Alpen/Kaernten/Oesterreich). *Palaeontographica, Abt. A,* v. 220, n. 4, p. 141-201, 1992.

LEE, M. S. Measuring Support for Phylogenies. The Proportional Support Index. *Cladistics*, v. 15, n. 2, p. 173-176, 1999.

LEIGHTON, L. R.; MAPLES, C. G. Evaluating internal versus external characters; phylogenetic analyses of the Echinoconchidae, Buxtoniinae, and Juresaniinae (phylum Brachiopoda). *Journal of Paleontology*, v. 76, n. 4, p. 659-671, 2002.

LE MENN, J. Modalités de croissance et tendances evolutives dês pédoncules de Crinoïodes. *Geobios*, v. 20, n. 6, p**.** 811-831, 1987.

LEME, J. M. *Revisão sistemática dos conulatae collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná, Brasil:* implicações paleobiogeográficas e comentários sobre as relações filogenéticas entre os conulatae. 2002. 100 p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.

LENZ, A. C. Upper Silurian and Lower Devonian Brachiopods of Royal Creek, Yukon, Canada. Part 2p. Spiriferidap. Atrypacea, Dayiacea, Athyridacea, Spiriferacea. *Palaeontographica, Abt. A,*

v. 159, n. 5-6, p.111-138, Pls. 23-32, 1977.

LESPERANCE, P. J.; BIZZARRO, M. Systematics of some Lower and Middle Devonian spiriferid brachiopods from Gaspe with a revision of the superfamily Delthyridoidea. *Journal of Paleontology*, v. 73, n. 6, p. 1056-1077, 1999.

LESPERANCE, P. J.; SHEEHAN, P. M. Faunal Assemblages of the Upper Gaspe Limestones, Early Devonian of Eastern Gaspe, Quebec. *Canadian Journal of Earth Sciences*, v. 25, n. 9, p.1432-1449, 1988.

LEVY, R.; NULLO, F. E. Spiriferídeos devonicos de Argentina; 1, Ambocoelia y Kozlowskiellina. *Ameghiniana,* v. 91, p. 45-58, 1972.

LIEBERMAN, B. S. Systematics and biogeography of the "*Metacryphaeus* Group" Calmoniidae (Trilobita, Devonian) with comments on adaptive radiations and the geological history of the Malvinokaffric realm. *Journal of Paleontology,* v. 67, n. 4, p. 549-570, 1993.

LIEBERMAN, B. S.; EDGECOMBE G. D.; ELDREDGE N. Systematics and biogeography of the "*Malvinella* Group," Calmoniidae (Trilobita, Devonian). *Journal of Paleontology,* v. 65, n. 5, p**.** 824-843, 1991.

LOBOZIAK, S.; MELO, J. H. G.; STEEMANS, P.; BARRILARI, I. M. R. Miospore evidence pre-Emsian and Latest famennian sedimentation in the Devonian of the Parana Basin, south Brazil. *Anais da Academia de Ciências,* v. 67, n. 3, p. 391-392, 1995.

MAACK, R. Breves notícias sobre a geologia dos estados do Paraná e Santa Catarina. *Arquivos de Biologia e Tecnologia (IBPT),* v. 2, p. 63-154, 1947.

MADDISON, W.P. Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics,* v. 5, n. 4, p. 365–377, 1989.

MARQUES, A. C.; GNASPINI, P. The problem of characters susceptible to parallel evolution in phylogenetic reconstructions. Suggestion of a practical method and its application to cave animals. *Cladistics,* v. 17, n. 4, p. 371-381, 2001.

MARQUES, R.C.; ANELLI, L.E. Análise filogenética preliminar de Delthyridoidea Philips, 1841 (Spiriferida: Brachiopoda). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 19, 2005. *Resumos...* Aracaju. 2005.

MARQUES, R. C.; ANELLI, L.E.; WARREN, L.V. O gênero *Australospirifer* (Spiriferida: Brachiopoda), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, na região de Amorinópolis (GO). *Paleontologia em Destaque.* v. 18, n.44, p. 36-37, 2003.

MARTINS, E. A. Nota sobre *Paranaia margarida* (Derby, 1895). *Mineração e Metalurgia,* v. 7, n. 40, p**.** 194, 1943.

MARSHALL, C.; SCHULTZE, H. P. Relative importance of molecular, neotological and paleontological data in understanding the biology of the vertebrate invasion of land. *Journal of*

Molecular Evolution, v. 35, n. 2, p. 93-101, 1992.

MAYR, E. *The growth of biological thought:* diversity, evolution, and inheritance. Cambridge, Mass.: Belknap Press, 1982.

McGREGOR, D.C. Spores in Devonian stratigraphical correlation. *Special Papers in Palaeontology.* v. 23, p. 163-184, 1979.

MELO, J. H. G. The Malvinokaffric realm in the Devonian of Brazil. *Memoir of the Canadian Society of Petroleum Geologists,* v. 14, n. 3, p. 669-703, 1988. Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System.

MELO, J. H. G. The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil: present state of knowledge. *Anais da Academia Brasileira de Ciências,* v. 58, n. 1, p. 170, 1986.

MELLO, L. H. C. *Análise cladísticas dos Bouchardinae Allan, 1940 (Brachiopoda, Terebratellidae) implicações sistemáticas e paleozoogeográficas.* 2004. 181 p. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

MENDEZ-ALZOLA, R.; SPRECHMANN, P. Algunas Orbiculoideas Devonicas de la Precordillera de San Juan, Rep. Argentina. *Revista de la Asociación Geologica Argentina,* v. 26, p. 517-525, 1971.

MERRIAM, C. W. Paleontology and Stratigraphy of the Rabbit Hill Limestone and Lone Mountain Dolomite of Central Nevada. *Geological Survey Professional Paper,* v. 808, p. 1-50, 1973.

MICKEVICH, M. F.; JOHNSON, M. S. Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution. *Sistematic Zoology,* v. 25 n. 2, p. 260-270, 1976.

MILANI, E. J. *Evolução Tectono-Estratigráfica da bacia do Paraná e seu Relacionamento com a Geodinâmica fanerozóica do Gondwana Sul-Ocidental.* 1997. 2 v. Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1997.

MONKS, N.; OWEN, E. Phylogeny of *Orbirhynchia* Pettitt, 1954 (Brachiopodap. Rhynchonellida). *Palaeontology,* v. 43, n. 5, p. 871-880, 2000.

MORSCH, S. M. Bivalves (Mollusca) na Formação Ponta Grossa (Bacia do Paraná-Devoniano). Revisão Sistemática. *Anais da Academia Brasileira de Ciências,* v. 58, n. 3, p. 403-431, 1986.

MUIR WOOD, H. M. Appendix Description of a New Species of Spirifer and One of Reticularia from the Lower Carboniferous near Clitheroe in Parkinson, D. The Faunal Succession in the Carboniferous Limestone and Bowland Shales at Clitheroe and Pendle Hill. *Quarterly journal of the Geological Society of London,* v. 82, p. 241-244, 1926.

MUSSA D.; BORGHI, L.; BERGAMASCHI, S.; SCHUBERT, G.; PEREIRA, E.; RODRIGUES, M. A. C. Estudo preliminar da tafoflora da Formação Furnas, Bacia do Paraná, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências,* v. 68, n. 1, p**.** 65-89, 1996.

NELSON, G.; PLATNICK, N. I. *Systematics and Biogeography*: *Cladistics and Vicariance.* New

York: Columbia University Press, 1981.

NEWELL, N. D. Notes on certain primitive heterodont pelecypods. *American Museum Novitates,* v. 1857 p. 1-13, 1957.

NIKIFOROVA, O. I.; MODZALEVSKAJA, T. L.; BASSETT, M. G. Review of the Upper Silurian and Lower Devonian Articulate Brachiopods of Podolia. *Special Papers in Palaeontology,* v. 34, p. 1-66, 1985.

NIXON, K. C.; WHEELER, Q. D. Extinction and the origin of species. In: NOVACEK, M. J.; WHEELER, Q. D. (Eds.). *Extinction and phylogeny.* New York: Columbia University Press, 1992. p. 119-143.

NORELL, M.A.; WHEELER, W. Missing entry replacement data analysis: a replacement aproach to dealing with missing data in paleontological and total data sets. *Journal of Vertebrate Paleontology,* v. 3, n. 2, p. 275-283, 2003.

NORELL, M. A. The effect of phylogeny on temporal diversity and evolutionary tempo. In: NOVACEK, M. J.; WHEELER, Q. D. (Eds.). *Extinction and phylogeny.* New York: Columbia University Press, 1992. p. 89-118.

NORELL, M. A.; NOVACEK, M. J. The fossil record and evolution comparing cladistic and paleontologic evidence for vertebrate history. *Science,* v. 255, p. 1690-1693, 1992.

NORRIS, A. W.; UYENO, T. T.; SARTENAER, P.; TELFORD, P. G. Brachiopod and Conodont Faunas from the Uppermost Williams Islands Formation and lower Long Rapids Formation (Middle and Upper Devonian). Moose River Basin, Northern Ontario. *Bulletin Geological Survey of Canada,* v. 43, n. 4, p**.** 132, 1992.

NORTHFLEET, A.A.; MEDEIROS, R.A.; MUHLMANN, H.. Reavaliação dos dados geológicos da Bacia do Paraná. *Boletim Técnico da Petrobrás,* v. 12, p**.** 291-346, 1969.

NYLANDER, J. A. A. Taxon Sampling in Phylogenetics Analysis. Problems and Strategies Reviewed. *Introductory Essay Review,* n. 1, p. 28, 2001.

OLIVEIRA, E. P. O terreno devoniano do sul do Brasil. *Anais da Escola de Minas de Ouro Preto,* n. 14, p. 31-44, 1912.

OLIVEIRA, M. A. M.; MÜHLMANN, H. Observations on the geology of Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. *Boletim Paranaense de Geociências,* v. 21, p. 57-61, 1967.

PAECKELMANN, W. Versuch einer zusammenfassenden Systematik der Spiriferidae King. *Neues Jahrbuch fuer Mineralogie, Geologie und Palaeontologie, Abt.* B, v. 67, p**.** 1-64, 1931.

PANCHEN, A. L. *Classification, evolution and the nature of biology.* Cambridge: Cambridge University Press, 1992.

PATTERSON, C. The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. In: NATO

ADVANCED STUDY INSTITUTE ON MAJOR PATTERNS IN VERTEBRATE EVOLUTION, 1976. *Major Patterns in Vertebrates Evolution:* [lectures]. New York: Plenum Press, 1977. p. 579-643. (Nato advanced study institutes series. Series A, Life sciences, 14).

PATTERSON, C. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 12p**,** 195-223, 1981.

PERRY, D. G. A New Fossil Occurrence from the Vendom Fiord Formation (Type Area), Ellesmere Island. *Canadian Journal of Earth Sciences*, v. 15, n. 10, p. 1675 - 1679, 1978.

PERRY, D. G.; KLAPPER, G.; LENZ, A. C. Age of the Ogilvie Formation (Devonian), Northern Yukon Based Primarily on the Occurrence of Brachiopods and Conodonts. *Canadian Journal of Earth Sciences*, v. 11, n. 8, p.1055-1097, 1974.

PEREIRA, E. *Evolução tectono-sedimentar do Intervalo Ordoviciano-Devoniano da Bacia do Paraná com ênfase na Sub-Bacia de Alto Garças.* 2000. 276 p. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.

PEREIRA, E. Estratigrafia da Formação Vila Maria (Llandoveriano) na Sub-Bacia do Alto Garças, Bacia do Paraná no estado de mato Grosso. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 70, n. 3, p. 501-525, 1998.

PEREIRA, E. *Análise estratigráfica do Paleozóico Médio da sub-Bacia do Alto Garças, no Sudoeste de Goiás, Bacia do Paraná.* 1992. 172 p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1992.

PEREIRA, E.; BERGAMASCHI, S. Estudo da evolução tectono-sedimentar das seqüências ordoviciana, siluriana e devoniana nas Sub-Bacias de Apucarana e de Alto Garças, Bacia do Paraná, Gondwana Ocidental. In: SIMPÓSIO SUL-AMERICANO DO SILURO-DEVONIANO, 1. 1996, Ponta Grossa. *Anais*... Ponta Grossa: Planeta, 1996. p. 219-238.

PETRI, S. Sobre a ocorrência de lamelibrânquios pterióides no devoniano do Paraná. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia,* v. 16, n. 2, p. 13 -22, 1967.

PETRI, S. Contribuição ao estudo do Devoniano Paranaense. *Boletim [da] Divisão de Fomento da Produção Mineral, Departamento Nacional da Produção Mineral*, n. 129, p. 1-125, 1948.

PETRI, S.; FÚLFARO, V. J. *Geologia do Brasil*. São Paulo: Edusp, 1983.

PIMENTEL, R. A.; RIGGINS, R. The nature of cladistic data. *Cladistics*, v. 3, n. 3, p. 201-209, 1987.

PINNA, M. C. C.; SALLES, L. O. Cladistic tests of adaptational hypotheses: a reply to Coddington. *Cladistics*, v. 6, n. 4, p. 373-377, 1990.

PITRAT, C. W. Suborder Spiriferidina. In: MOORE, R.C. *Treatise on Invertebrate Paleontology:* Brachiopoda. New York: Geological Society of America, 1965. p. 667-728.

POE, S.; WIENS, J. J. Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. In: WIENS, J. J. (Ed.). *Phylogenetic analysis of morphological data*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 2000. p 20-36.

POL, D.; NORELL, M. A.; SIDALL, M. E. Measures of stratigraphic fit to phylogeny and their sensitivity to tree size, tree shape, and scale. *Cladistics*, v. 20, n. 1, p**.** 64-75, 2004.

POL, D.; NORELL, M. A. Comments on the Manhattan stratigraphic measure. *Cladistics*, v. 17, n. 3, p. 285-289, 2001.

POLLOCK, D. D.; ZWICKL, D. J.; MCGUIRE, J. A.; HILLIS, D.M. Increased taxon sampling is advantageous for phylogenetic inference. *Systematic Biology*, v. 51, n. 4, p**.** 664-671, 2002.

POPOV, L. I.; HOLMER, L. E.; BASSETT, M. G.. Radiation of the earliest calcareous brachiopods. In: INTERNATIONAL BRACHIOPOD CONGRESS, 3. 1995, Sudbury. *Proceedings…* [Sudbury]: Balkema, 1996. p. 209-213.

QUADROS, R. Braquiópodes devonianos do afloramento Tope de Fita, Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 53, n. 4, p. 767-784, 1981.

QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Towards a phylogeneic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology and Evolution.* v. 9, p. 27-32, 1994.

QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics.* v. 23, p. 449-480, 1992.

QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Phylogeny as a central principle in taxonomy; phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoology*, v. 39, n. 4, p. 307-322, 1990.

RACHEBOEUF P. R.; GOURVENNEC, R.; DEYNOUX, M.; BRICE, D. The Devonian of the Hodh area (Islamic Republic of Mauritania): Paleontology and stratigraphy. *Journal of Paleontology*, v. 78, n. 1, p. 98-110, 2004.

RAE, T. C. The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. *Cladistics*, v. 14, n. 3, p. 221-228, 1998.

RAMOS, A. N. Aspectos páleo-estruturais da Bacia do Paraná e sua influência na sedimentação. *Boletim Técnico da Petrobrás*, v.13, p. 85-93, 1970.

RANNALA, B.; HUELSENBECK, J. P.; YANG, Z.; NIELSEN, R. Taxon sampling and the accuracy of large phylogenies. *Systematic Biology*, v. 47, n. 4, 702-710, 1998.

RAUP, D. Taxonomic Diversity during the Phanerozoic. *Science*, v. 177, n. 4054, p**.** 1065-1071, 1972.

REED, F. R. C. Notes on some carboniferous spiriferids from Fife. *Annals and Magazine of Natural History. Série 12*, v. 1 n. 7, 449-487, 1949.

REED, F. R. C. Mollusca from the Bokkeveld Beds. *Annals of Southern African Museum,* v. 4, p**.** 239-272, 1904.

RICHTER, R..; RICHTER, E. Die Trilobiten der Weismeschichten am Hoen Venn, mit Benerkungen über die malvinocaffrische Provinz. *Seckenbergiana,* v. 25, n. 2, p. 156-179, 1942.

ROGERS, F. S.; PITRAT, C. W. *Tylothyris* (Brachiopoda) from the Traverse Group (Devonian) of Michigan. (Abstr.). *Abstracts with Programs. Geological Society of America,* v. 17, n. 5, p**.** 323, 1985.

RONG, J.; ZHAN, R. Brachidia of Late Ordovician and Silurian eospiriferines (Brachiopoda) and the origin of the spiriferides. *Palaeontology,* v. 39, n. 4, p. 941-977, 1996.

RONG, J.; ZHAN, B. R.; HAN, N. R. The oldest known *Eospirifer* (Brachiopoda) in the Changwu Formation (Late Ordovician) of western Zhejiang, East China, with a review of the earliest spiriferoids. *Journal of Paleontology,* v. 68, n. 4, p. 763-776, 1994.

ROWELL, A. J. The monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia,* v. 15, n. 4, p. 299-307, 1982.

ROWELL, A. J. The origin of the brachiopods. *Studies in Geology,* n. 5, p**.** 97-109, 1981.

ROWELL, A. J. Inarticulata. In: DOUMANI, G.A..; BOARDMAN, R.S.; ROWELL, A.J.; BOUCOT, A.J.; JOHSON, J.G.; MCALLESTER, A.L.; SAUL, D.M.; FISHER, D.W.; MILES, R.S. *Lower Devonian Fauna of the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica.* Washington, DC: American Geophysical Union, 1965. p. 251-255. (Antarctic Research Series)

RUDWICK, M. J. S. *Living and fossil brachiopods.* London: Hutchinson, 1970. 199 p.

RUDWICK, M. J. S. The growth and form of brachiopod shells. *Geological Magazine,* v. 96, n. 1, p. 1-24, 1959.

RUTA, M. First record of a paranacystid mitrate from the Bokkeveld Group of South Africa. *Palaeontologia Africana,* v. 34, p. 15-25, 1997.

SAITO, M.; ENDO, K. Molecular phylogeny and morphological evolution of laqueoid brachiopods. *Paleontological Research,* v. 52, p. 87-100, 2001.

SANCHEZ, T. M.; WAISFELD, B. G.; TORO, B. A. Silurian and Devonian molluscan bivalves from Precordillera region, western Argentina. *Journal of Paleontology,* v. 69, n. 5, p. 869-886, 1995.

SANDERSON, M. J.; DONOGHUE, M. J. Patterns of variation. *Evolution,* v. 43, n. 8, p. 1781-1795, 1989

SANKOFF, D.; CEDERGREN, R. J.. A test for nucleotide sequence homology. *Journal of Molecular Biology,* v. 77, n. 1, p. 169 -174, 1983.

SANKOFF, D.; CEDERGREN, R. J.; LAPALME, G. *Journal of Molecular Evolution,* v. 72, n. 1, p. 133-49, 1976.

SAVAGE, N. M. New Spiriferid Brachiopods from the Lower Devonian of New South Wales. *Palaeontology*, v. 123, p. 472-487, 1969.

SCHNEIDER, R. L.; MÜHLMANN, H.; TOMASSI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F.; NOGUEIRA, A. A. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28., 1974, Porto Alegre. *Anais...* Porto Alegre: [S.n.], 1974. p. 141-65.

SCHMITT, R. S.; TROUW, R. A. J., VAN SCHMUS, W. R. Reconhecimento de uma Orogenia Cambro-Ordoviciana no Bloco Cabo Frio-SE da Faixa Ribeira - evidências estruturais e dados geocronológicos. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO SUDESTE, 6., São Pedro. *Boletim de Resumos...* São Pedro: SBG/UNESP, 1999.

SCHUMANN, D. Hydrodynamic Influences in Brachiopod Shell Morphology of *Terebratalia transversa* (Sowerby) from the San Juan Islands, USA. In: MACKINNON, D. I.; LEE, D. E.; CAMPBELL, J. D. (Eds.). *Brachiopods Through Time.* Rotterdam: Balkema, 1991. p. 265-271.

SEILACHER, A. Arbeitskonzept zur Konstruktions Morphologie. *Lethaia*, v. 34, p. 393- 396, 1970.

SHEEHAN, P. M. Species Diversity in the Phanerozoic. A Reflection of Labor by Systematists? *Paleobiology*, v. 3, n. 3, p. 325-328, 1977.

SHERGOLD, J. H. A revision of *Acaste downingiae* (Murchison) and related trilobites. *Palaeontology*, v. 9, n. 2, p. 183-207, 1966.

SIDDALL, M. E. Stratigraphic fit to phylogenies a proposed solution. *Cladistics*, v. 14, n. 2, p. 201 208, 1998.

SIDDALL, M. E. Stratigraphic consistency and the shape of things. *Systematic Biology,* v. 45, n. 1, p. 111-115, 1996.

SIMÕES, M. G.; MARQUES, A. C.; MELLO, L. H. C.; GHILARDI, R. P. *Revista Española de Paleontologia*, v. 15, n. 2, p. 153-164, 2000.

SIMPSON, G. G. *Principles of animal taxonomy.* New York: Columbia University Press, 1961. p. 247.

SMITH, A. B. *Systematics and the fossil record - documennting evolutionary patterns.* Oxford: Blackwell publications, 1994. 233p

SMITH, A. B. *Echinoid Paleobiology.* London: Allen & Unwin, 1984.

SMITH, A. B.; LAFAY, B.; CHRISTEN, R. Comparative variation of morphological and molecular evolution through geologic time 28S ribosomal RNA versus morphology in echinoids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences,* v. 338, p. 365-382,

1992.

SMITH, A. B.; PATTERSON, C. The influence of taxonomic method on the perception of patterns of evolution. *Evolutionary Biology,* v. 23, p. 127-216, 1988.

SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. *Introduction to Biostatics*., New York: Freeman, 1987.

SOLLE, G. *Hysterolites hystericus* (Schlotheim) (Brachiopoda; Unterdevon), die Einstufung der oberen Graptolithen Schiefer in Thueringen und die stratigraphische Stellung der Zone des Monograptus hercynicus. *Geologisches Jahrbuch,* v. 81, p.171-220, 1963.

STAINBROOK, M. A. Age and Correlation of the Devonian Sly Gap Beds near Alamogordo, New Mexico. *American Journal of Science*, v. 246, n. 12, p. 765 –790, 1948.

SWIDERWSKI D. L.; ZELDITCH, M. L; FINK, W. L. Why morphometrics is not special coding quantitative data for phylogenetic analysis. *Systematic Biology,* v. 47, n. 3, p. 508-519, 1998.

THIELE, K. The holy grail of the perfect character the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics,* v. 9, n. 3, p. 275-304, 1993.

THORPE, R. S. Coding morphometric characters for constructing distance Wagner networks. *Evolution,* v. 38, n. 2, p. 244-255, 1984.

TOMASOVYCH, A.; FARKAS, J. Cathodoluminescence of Late Triassic terebratulid brachiopods; implications for growth patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* v. 216, n. 3, p. 215 233, 2005.

ULRICH, A. Bëitrage zur Geologie und Palaeontologie von Südamerika (G. Steinmann) p. 1.Palaeozoiche Vesterneirungen aus Bolivien.. *Neues Jarbuch für Mineralogie,* v. 7, p. 1-116, 1892.

VILLIER, L.; NERAUDEAU, D.; CLAVEL, B.; NEUMANN, C.; DAVID, B. Phylogeny of early cretaceous spatangoids (Echinodermata: Echinoidea) and taxonomic implications. *Palaeontology,* v. 47, n. 2, p. 265-292, 2004.

WAGNER, P. J. The quality of the fossil record and the accuracy of phylogenetic inferences about sampling and diversity. *Systematic Biology,* v. 49, n. 1, p. 65-86, 2000a.

WAGNER, P. J. Exhaustion of morphologic character states among fossil taxa. *Evolution,* v. 54, n. 2, p. 365-386, 2000b.

WAGNER, P. J. Phylogenetic analyses and the fossil recordp. tests and inferences, hypotheses and models. *Paleobiology. Supplement,* v. 26, n. 4, p. 341-371, 2000c.

WAGNER, P. J. Stratigraphic tests of cladistic hypotheses. *Paleobiology,* v. 21, n. 2, p. 153 -178, 1995.

WAGNER, P. J.; SIDOR, C. A. Age rank/clade rank metricsp. Sampling, taxonomy, and the meaning of "stratigraphic consistency". *Systematic Biology*, v. 49, n. 3, p. 463 479, 2000.

WARREN, L.V. *Evolução sedimentar da Formação Rio do Rasto na região centro-sul do Estado de Santa Catarina.* 174 p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

WATERHOUSE, J. B. Late Palaeozoic Brachiopoda (Athyrida, Spiriferida and Terebratulida) from the Southeast Bowen Basin, East Australia. *Palaeontographica, Abt. A,* v. 196, p.1-56, 1987.

WATERHOUSE, J. B. The Brachiopod Genus Tomiopsis Benedictova from the Permian of Canada. *Journal of Paleontology,* v. 45, n. 1, p. 68-80, 1971.

WATERHOUSE, J. B. The Classification and Descriptions of Permian Spiriferida (Brachiopoda) from New Zealand. *Palaeontographica, Abt. A,* v. 129, n. 1, p. 1-94, 1968.

WATERHOUSE, J. B. The Ornament of the Permian Brachiopod Notospirifer Harrington 1955. *Journal of Geological Society of Australia,* v. 14, n. 2, p. 273 280, 1967a.

WATERHOUSE, J. B. Upper Permian (Tatarian) Brachiopods from New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics,* v. 10, n. 1, p. 74-118, 1967b.

WATERHOUSE, J. B. The Permian Spiriferoid Genus *Ambikella* Sahni and Srivastava 1956 and its Relationship to *Ingelarella* Campbell 1959 and Martiniopsis Waagen 1883. *Transactions of the Royal Society of New Zealand,* v. 31**,** n. 2, p.159-170, 1965.

WIENS, J. J. Coding morphological variation within species and higher taxa for phylogenetic analysis. In: WIENS, J. J. (Ed.). *Phylogenetic analysis of morphological data.* Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 2000. p. 115-145.

WIENS, J. J. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology,* v. 44, n. 4, p. 482-500, 1995.

WIENS, J. J. The accuracy of methods of coding and sampling higher level taxa for phylogenetic analysis a simulation study. *Systematic Biology,* v. 47, n. 3, p. 397-413, 1998a.

WIENS, J. J. Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy. *Systematic Biology,* v. 47, n. 4, p. 625-640, 1998b.

WILEY, E. O. *Phylogenetics:* The Theory anda Practice of Phylogenetics Systematics. New York: Wiley, 1981.

WILKINSON, M. Missing entries and multiple trees: instability, relationship and support in parsimony analysis *Journal of Vertebrate Paleontology,* v. 3, n. 2, p. 311-323, 2003.

WILKINSON, M.; BENTON, M. J. Missing data and rhynchosaur phylogeny. *Historical Biology,* v. 10, n. 2, p. 137-150, 1995.

WILLIAMS, A. Differentiation and Growth of the Brachiopod Mantle. *American Zoologist,* v. 17, n. 1, p.107-120, 1977.

WILLIAMS, A.; ROWELL, A. J. Evolution and Phylogeny. In: MOORE, R. C. *Treatise on Invertebrate Paleontology.* New York: Geological Society of America, 1965. Part H, p.164-199.

WILLIAMS, A. et al. Brachiopoda. In: MOORE, R. C. *Treatise on invertebrate Paleontology*. New York: Geological Society of America, 1965. Part H, v. 1-2.

WILLIAMS, H. S.; BREGER, C. L. The Fauna of the Chapman Sandstone of Maine, including descriptions of some related species from the Moose River Sandstone. *Geological Survey Professional Paper,* v. 89, p. 1-347, 1916.

WILLS, M. A. Congruence between phylogeny and stratigraphyp. Randomization tests and the gap excess ratio. *Systematic Biology,* v. 48, n. 3, p. 559-580, 1999.

WILSON, R. B. A Study of the Dinantian Marine Macrofossils of Central Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh-Earth Sciences,* v. 80, n. 2, p.91-126, 1989.

WOLFART, R. Die trilobiten aus dem devon Boliviens und ihre Bedeutung für stratigraphie und tiergeographie. *Geologie Jarhbuch,* v. 74, p. 5-201, 1968.

WRIGHT, A. D. Brachiopod Radiation. In: HOUSE, M. R. (Ed.). *The Origin of Major Invertebrate Groups.* London; New York: Published for the Systematics Association by Academic Press, 1979. p. 235 -252. (Special volume. Systematics Association, 12).

WRIGHT, A. J.; POWIS, G. D. ; CARR, P. F. Zeolitised Permian Fossils from the Southern Sydney Basin, New South Wales, Australia. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie, Monatshefte,* v. 6, p.367-374, 1982.

ZALÁN, P. V.; WOLFF, S.; CONCEIÇÃO, J. C. J.; VIEIRA, I. S.; ASTOLFI, M. A. M.; APPI, V. T.; ZANOTTO, O. A. A divisão tripartite do siluriano da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências,* v. 17, n. 3, p. 242-252, 1987.

ZARAGÜETA-BAGILS, R.; LELIÈVRE H.; TASSY, P. Temporal paralogy, cladograms, and the quality of the fossil record. *Geodiversitas,* v. 26, n. 3**,** p. 381-389, 2004.

ZELDITCH, M. L.; SWIDERSKI, D. L.; FINK, W. L. Discovery of phylogenetic characters in morphometric data. In: WIENS, J. J. (Ed.). *Phylogenetic analysis of morphological data.* Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, c2000. p. 37-83.

ZHAN, R.; RONG, J; JIN, J.; COCKS, L. R. M. Late Ordovician brachiopod communities of Southeast China. *Canadian Journal of Earth Sciences,* v. 39, n. 4, p. 445-468, 2002.

ZIEGLER, A. M. Silurian Marine Communities and Their Environmental Significance. *Nature,* v. 207, n. 4994, p. 270-272, 1965.

ZWICKL, D. J.; HILLIS, D. M. Increased taxon sampling greatly reduces phylogenetic error. *Systematic Biology,* v. 51, n. 4, p. 588-598, 2002.

ESTAMPA 1

1 *Eospirifer radiatus* (Sowerby, 1825) USNM 84363; Eksta, Groelândia (Llandoveriano); 1- Detalhe mostrando as placas deltiriais delimitando o deltíreo, bem como as costelas presentes (X 3,5)

2 e 4 *Cyrtia exporrecta* (Wahlenberg, 1821) USNM 5305; Vysbi, Groelândia (Wenlockiano); 2- vista da valva braquial (X 3); 3- vista posterior (X 3); 4- vista anterior (X 3), demonstrando o forâmen na cobertura deltirial (X 3).

5- *Plicocyrtia petasus* (Barrande, 1848) MCZ 9428; Camada, Liten, Lodenice (Wenlock), Rep. Tcheca; 10- vista do molde intermo da valva braquial (X 2,3).

6- *Brachyspirifer rousseaui* (Rouaoult, 1846), LPB 16011, Formação Bois-Roux (Lochkovniano), Ville de Bois-Roux, França. 6- vista anterior (X 1,05)

7 e 8- *Tylothyris subvaricosa* (Hall & Whitfield, 1942) USNM 40063; Grupo Traverse, Formação Portter Farm (Givetiano), condado de Presque Isle, Michigan; 7 vista posterior (X 3); 8 vista da valva pedicular (X 3).

9- *Hysterolites sp.* A (*in* Johnson, 1970) USNM 157197; Formação McColley Canyon (Zona *Eurekaspirifer pinyonensis* - Emsiano) Cortez Range, nas proximidades de Pine Creek, Nevada; vista do interior da valva braquial, demonstrando a placa crural (seta branca) (X 5).

10- *Delthyris kozlowski* Amsden 1951 USNM 115333; 10 vista do interior da valva pedicular, demonstrando o septo mediano ventral (seta branca - X 3)

11 *Eurekaspirifer pinyonensis* (Meek, 1870) USNM 146527; Formação McColley Canyon (Zona *Eurekaspirifer pinyonensis* - Emsiano), Sulphur Spring, nas imediações de Garden Valley, Nevada; Interior da valva braquial, demonstrando a parte inferior da placa crural encostando até (X 1,7).

12- *Howellella splendens* (Thomas, 1926) USNM 158084, Formação Saint Clair, condado de Battesville, Arkansas (Wenlockiano); vista da valva pedicular (X 4,5).

13- *Elymospirifer kwangsiensis* Wang, 1974 UA 3925, parte superior do Membro Shizou, Formação Yujiang, distrito de Liujing, Província de Guangxi, China; vista da valva pedicular (X 1).

14- *Perryspirifer scheii* (Meyer, 1913) UA 3928; Formação Eids (baixo Devoniano?) Fiorde baumann, Ilhas Ellesmere, Região ártica do Canadá; vista da valva braquial (X 1).

15 *Paraspirifer acuminatus* (Cooper, 1945) ULD 2813 (holótipo) Folhelho Grand Tower, (Devoniano médio), Condado de Jackson, Illinois; vista lateral (X 0,8).

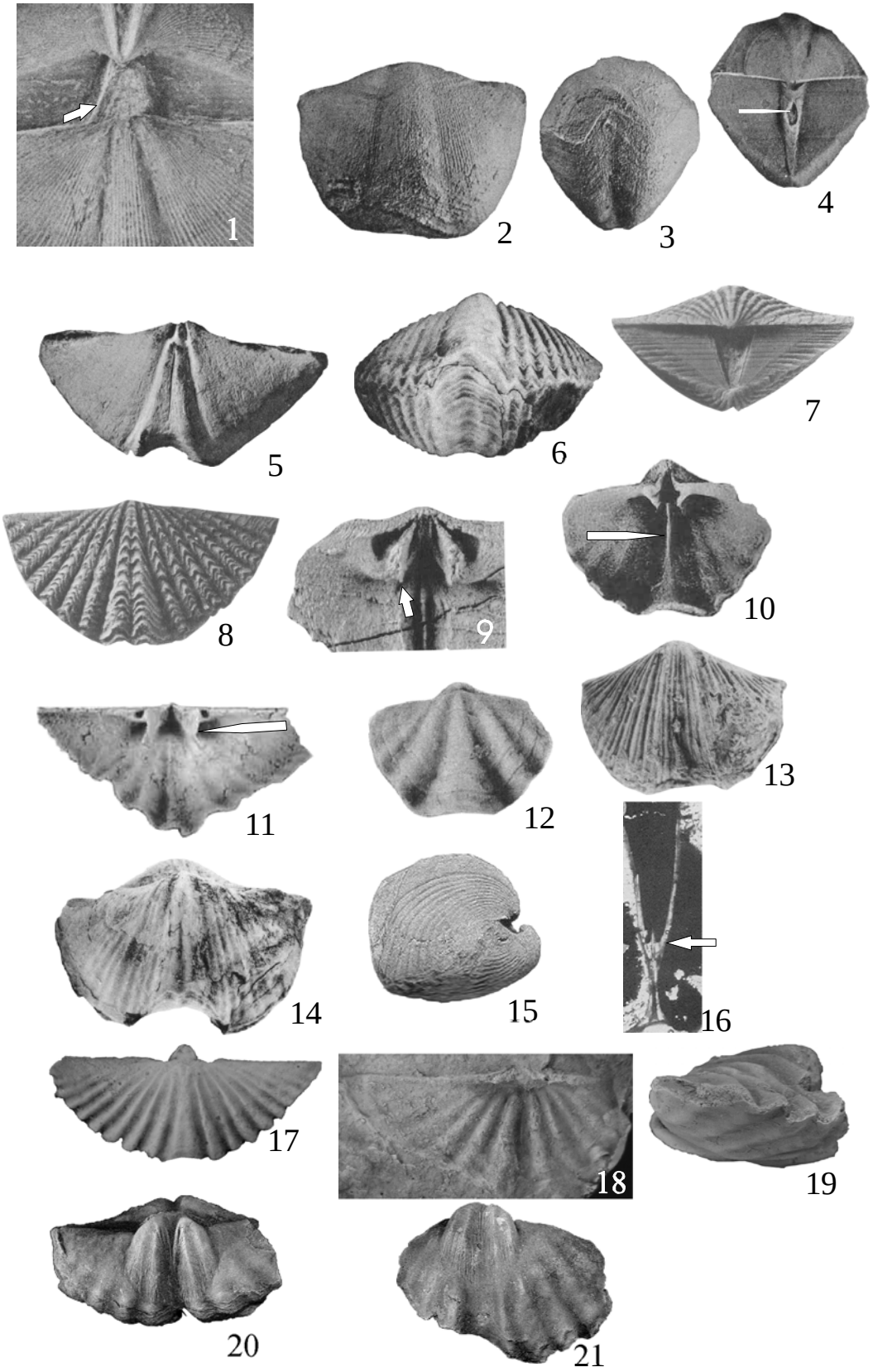
16 *Cyrtinopsis undosus* (Schnur, 1853); Eifel, Alemanha (Eifeliano) detalhe de um desgaste seriado, demonstrando o espondílio (seta branca - X 3,8).

17 e 18- *Australospirifer falklandicus* GP1E 3040; Membro Tibagi, Formação Ponta Grossa (Eifeliano); São Domingos, Estado do Paraná; 17- vista do molde interno da valva braquial (X 1); 18- vista do contra-molde de látex do molde interno, demonstrando a ausência da placa crural (seta branca – X 1).

19 e 20- *Australospirifer iheringi* (Kayser, 1900) GP1T 1171; Membro Tibagi, Formação Ponta Grossa (Eifeliano), sem descrição do local de coleta. 19- vista lateral (X 0,85); 20- vista do molde interno da valva pedicular (X 0,85).

21- *Australospirifer iheringi* (Kayser, 1900) GP1T 1230; Membro Tibagi, Formação Ponta Grossa (Eifeliano), sem descrição do local de coleta (X 0,85).

ESTAMPA 1



ESTAMPA 2

1- *Ambocoelia umbonata* (Conrad, 1842) MSE 26487; folhelho Window, Formação Rueth Creek (Givetiano). Proximidades de Rueth Creek, entre Hamburg e Buffalo, Michigan. vista posterior, com detalhe da área deltidial demonstrando parte do processo cardinal (X 1,5).

2- *Myriospirifer myriofila* Havlicek, 1978 IGR 4116; Formação Saint Cenére, Sablé-sur-Santhé, França .Detalhe da capilação como microestrutura (X 4,2).

3- *Kozlowzkiella baldisi* Levy & Nullo, 1972 USNM 108040 (holótipo); Formação Haragan, Oklahoma. vista interna concha, demonstrando o septo mediano ventral (seta preta – X 3).

4-6 Gênero e espécie novos GP1E 3931; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eo-mesodevoniano), Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 4- vista do molde interno da valva braquial (X 0,9); 5- vista do molde interno da valva pedicular (X 0,9); 6- vista lateral (X 0,9)

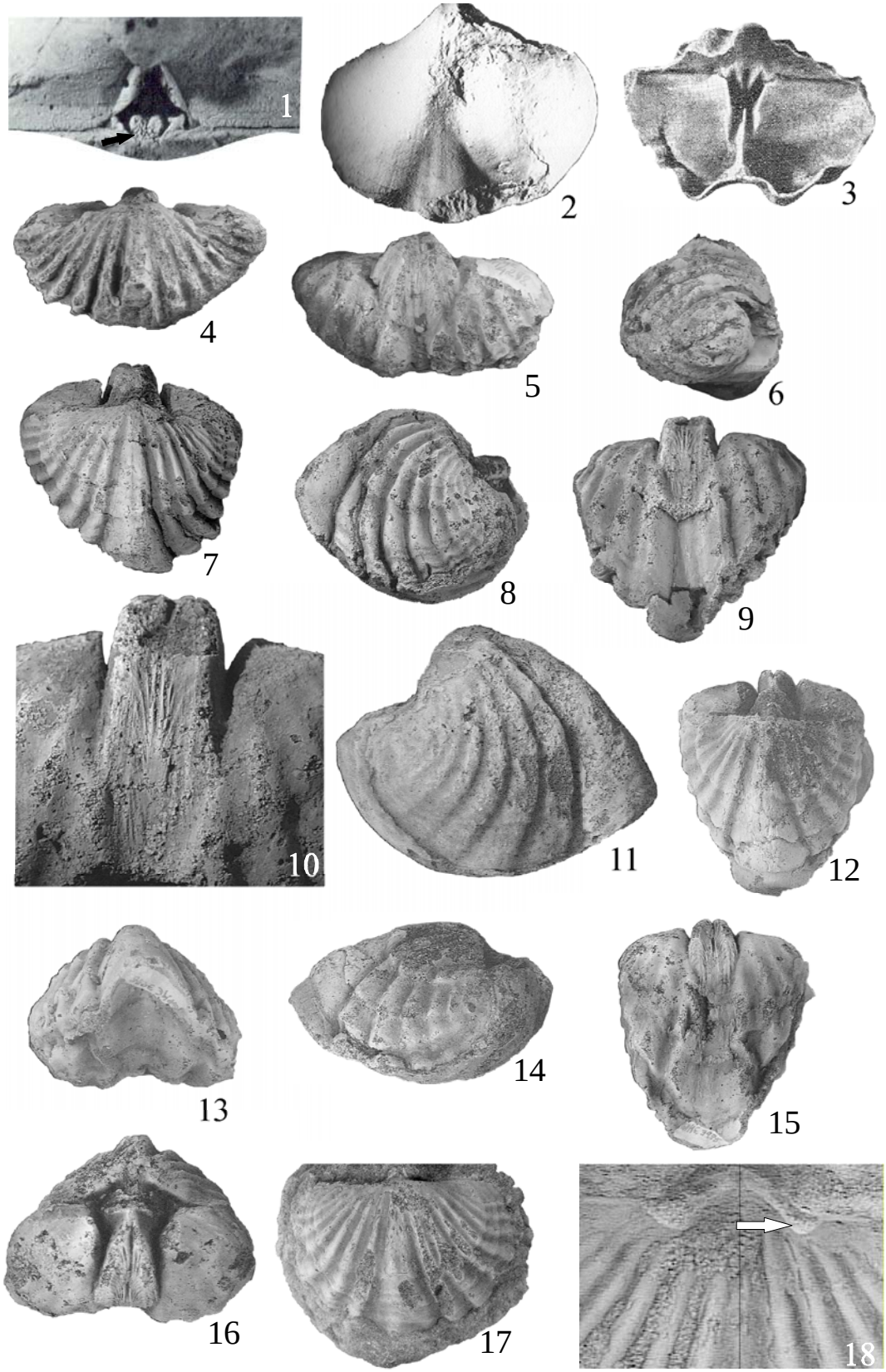
7-10 Gênero e espécie novos GP1E 4296; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eo-mesodevoniano), Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 7- . vista do molde interno da valva braquial (X 1); 8- vista lateral (X 1); 9- vista do molde interno da valva pedicular (X 1); 10- detalhe do molde do campo muscular na valva pedicular (X 2,1).

11- Gênero e espécie novos GP1E 3890; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eo-mesodevoniano), Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. vista lateral (x 0,67.

12-16 Gênero e espécie novos GP1E 3975; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eo-mesodevoniano), Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 12- vista do molde interno da valva braquial (X 0,7); 13- vista anterior (X 0,7); 14- vista lateral (X 0,7); 15- vista do molde interno da valva pedicular (X 0,7); 16- vista posterior (X 0,7).

17 e 18- Gênero e espécie novos GP1E 3982; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eo-mesodevoniano), Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 17- vista anterior (X 0,7); 18- vista do molde interno da valva braquial, demonstrando o miofragma (seta branca – X 0,7).

ESTAMPA 2



ESTAMPA 3

1 – *Australospirifer kayserianus* (Clarke, 1913) DNPM 311; Membro Tibagi, Formação Ponta Grossa (Eifeliano) Cercanias de Tibagi, Estado do Paraná; Vista do molde interno da valva braquial (X 1).

2 –*Australospirifer kayserianus* (Clarke, 1913) DNPM 307; Membro Tibagi, Formação Ponta Grossa (Eifeliano) Cercanias de Tibagi, Estado do Paraná; Vista do molde interno da valva braquial (X 1).

3 – *Australospirifer iheringi* (Kayser, 1900) DNPM 296 (holótipo); Membro Tibagi, Formação Ponta Grossa (Eifeliano) Cercanias de Tibagi, Estado do Paraná; Vista do molde interno da valva braquial, demonstrando o miofragma dorsal (seta branca - X 0,8).

4 – *Australospirifer kayserianus* (Clarke, 1913) DNPM 304 (holótipo); Membro Tibagi, Formação Ponta Grossa (Eifeliano) Cercanias de Tibagi, Estado do Paraná; Vista do molde interno da valva pedicular(X 0,8).

5 *Derbyina smithii* (Derby, 1890) GP1E 5532; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.Molde interno da valva braquidial.

6 *Derbyina smithii* (Derby, 1890) GP1E 5533; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.Contra-molde interno da valva braquidial, demonstrando o miofragma dorsal (seta branca – X 4,7)

7 e 8 *Derbyina smithii* (Derby, 1890) GP1E 5534; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.7- Molde interno da valva braquidial (X 4,7); 8- detalhe do molde da área cardinal, demonstrando o molde das placas crurais (seta branca X 10,7).

9 *Derbyina smithii* (Derby, 1890) GP1E 5535; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.Contra-molde interno da valva pedicular(X 4,8).

10 *Derbyina smithii* (Derby, 1890) GP1E 5536; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.Contra-molde interno da valva pedicular (X 4,7).

11 *Derbyina smithii* (Derby, 1890) GP1E 5537; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.Contra-molde interno da valva pedicular (X 4,7).

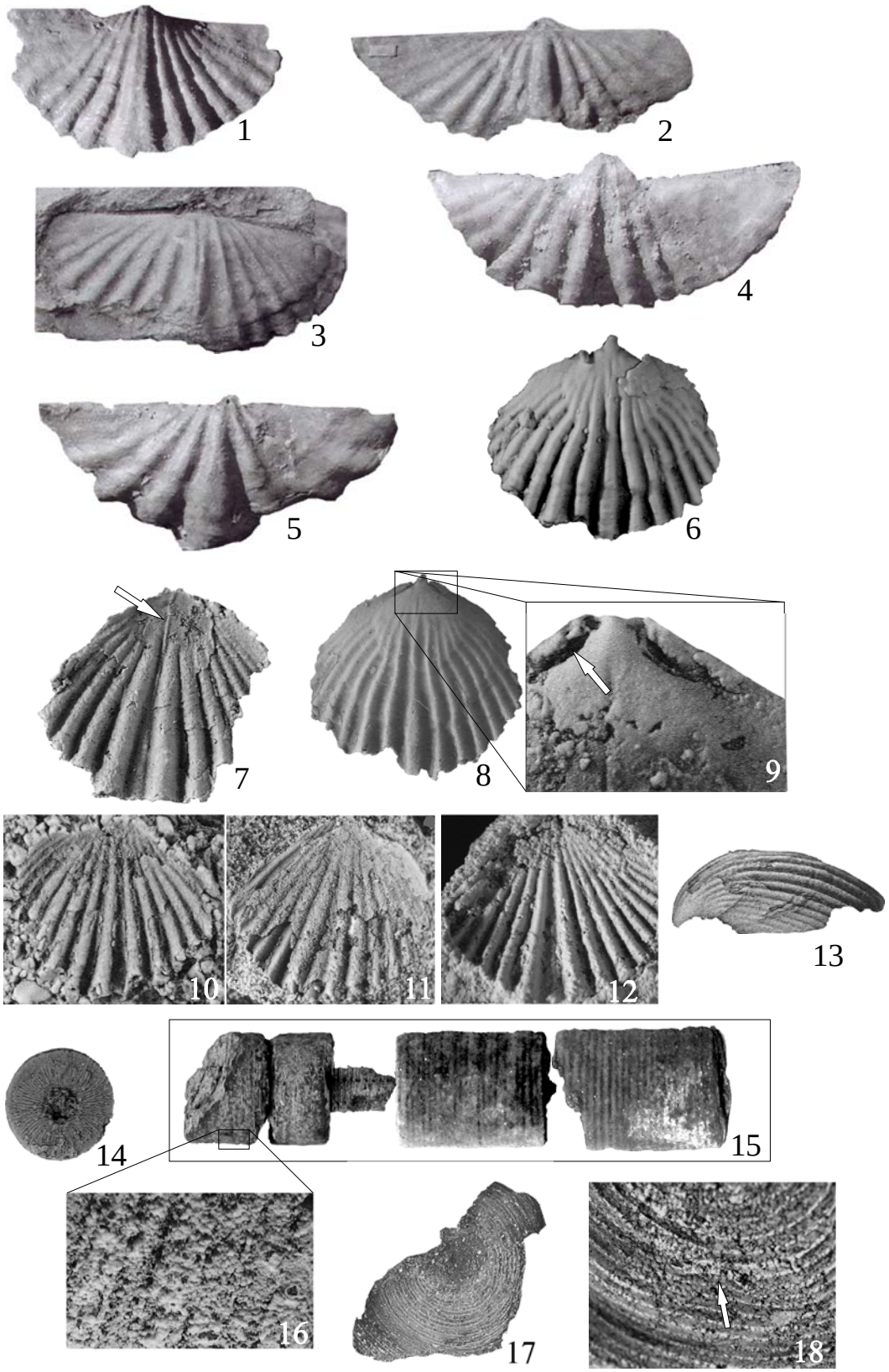
12 *Derbyina smithii* (Derby, 1890) GP1E 5538 Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda “Sonho Meu”, Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.Contra-molde interno da valva pedicular (X 4,7).

13 *Derbyina smithii* (Derby, 1890) GP1E 5539 Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda “Sonho Meu”, Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.Vista lateral de um molde interno de valva pedicular (X 4,7).

14 -16 Gênero e espécie não determinados de Crinoidea. GP/1E 5541 Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda “Sonho Meu”, Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 14- Corte transversal demonstrando o lúmen de uma coluna, e a estriação tipo simplexial. (X 2,4). 15- Visão lateral da coluna, demonstrando o aspecto desarticulado dos ossículos. (X 2.4); 16- Detalhe dos anéis articulados (X 6,4).

17 e 18 *Orbiculoidea* sp. GP/1E 5536; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda “Sonho Meu”, Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.13- Vista dorsal (X 1,7). 14- Detalhe da valva dorsal demonstrando uma marca de *“drape”* (X 3).

ESTAMPA 3



ESTAMPA 4

1-3 *Cryptonella baini* (Sharpe, 1846). GPE1E 5574; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina; 1- vista anterior (X 3.2); 2- vista lateral; 3- vista da valva braquial, demonstrando parte da concha preservada, e abertura do forâmen (seta preta - X 10).

4-6 *Cryptonella baini* (Sharpe, 1846). GPE1E 3936; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina; 4- vista lateral (X 1,7); 5- vista da valva braquial (X 1,7); 6- vista do molde interno da valva braquial (X 1,7).

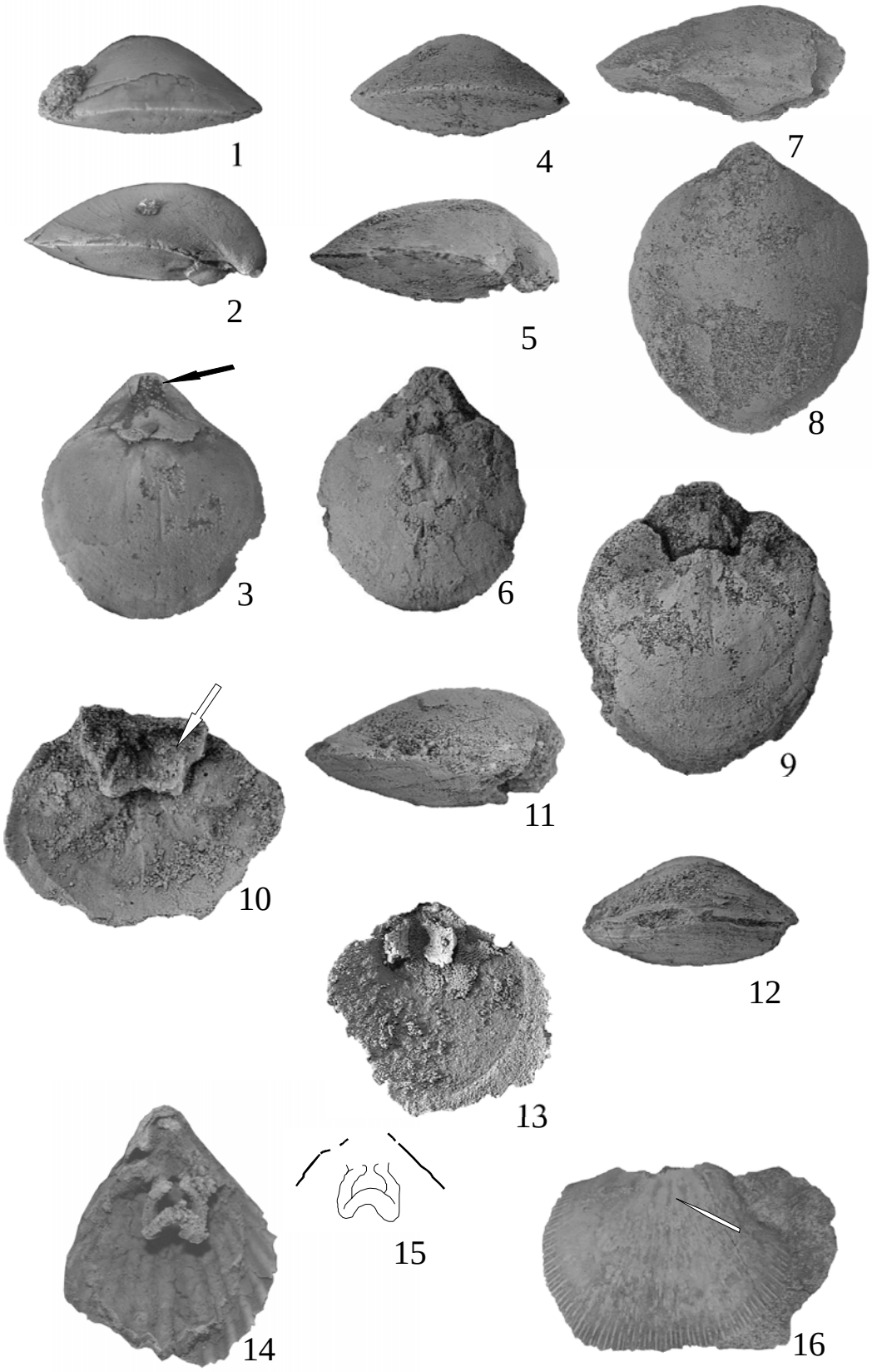
7-10 *Cryptonella baini* (Sharpe, 1846). GPE1E 3933; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 7- visão braquial do molde interno (X 1,6); 8- visão pedicular do molde interno (X 1,6); 9- visão braquial do molde interno (X 1,6); 10- contra-molde de látex, demonstrando a placa cardinal (seta branca – X 1,6).

11-13 *Cryptonella baini* (Sharpe, 1846). GPE1E 3438; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina; 11- vista lateral (X 1,7); 12- vista anterior do molde interno (X 1,7); 13- contra-molde de látex, demonstrando as placas dentais (X 1,7).

14-15 *Derbyina smithii* (Derby, 1890) GPE1E 5556; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina; (X 2,4)

16- Orthotetida não identificado. GPE1E 5495; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina; Molde interno dorsal, demonstrando miofragma dorsal (seta branca – X 0,9).

ESTAMPA 4



ESTAMPA 5

1-2 *Ptychopteria (Actinopteria) langei* ? Petri, 1967 GP1E 3931; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 1- molde interno da valva direita. 2- esquema, demonstrando ornamentações e parte preservada da aurícula (X 1).

3-4 *Ptychopteria (Actinopteria) sp. nov.* GP1E 5456; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 3- 1- molde interno da valva direita. 4- esquema, demonstrando ornamentações e parte preservada da aurícula (X 0,73)

5 *Modiomorpha ? scaphula* Clarke, 1913 GP1E 5455; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. Molde interno da valva esquerda (X 0,5).

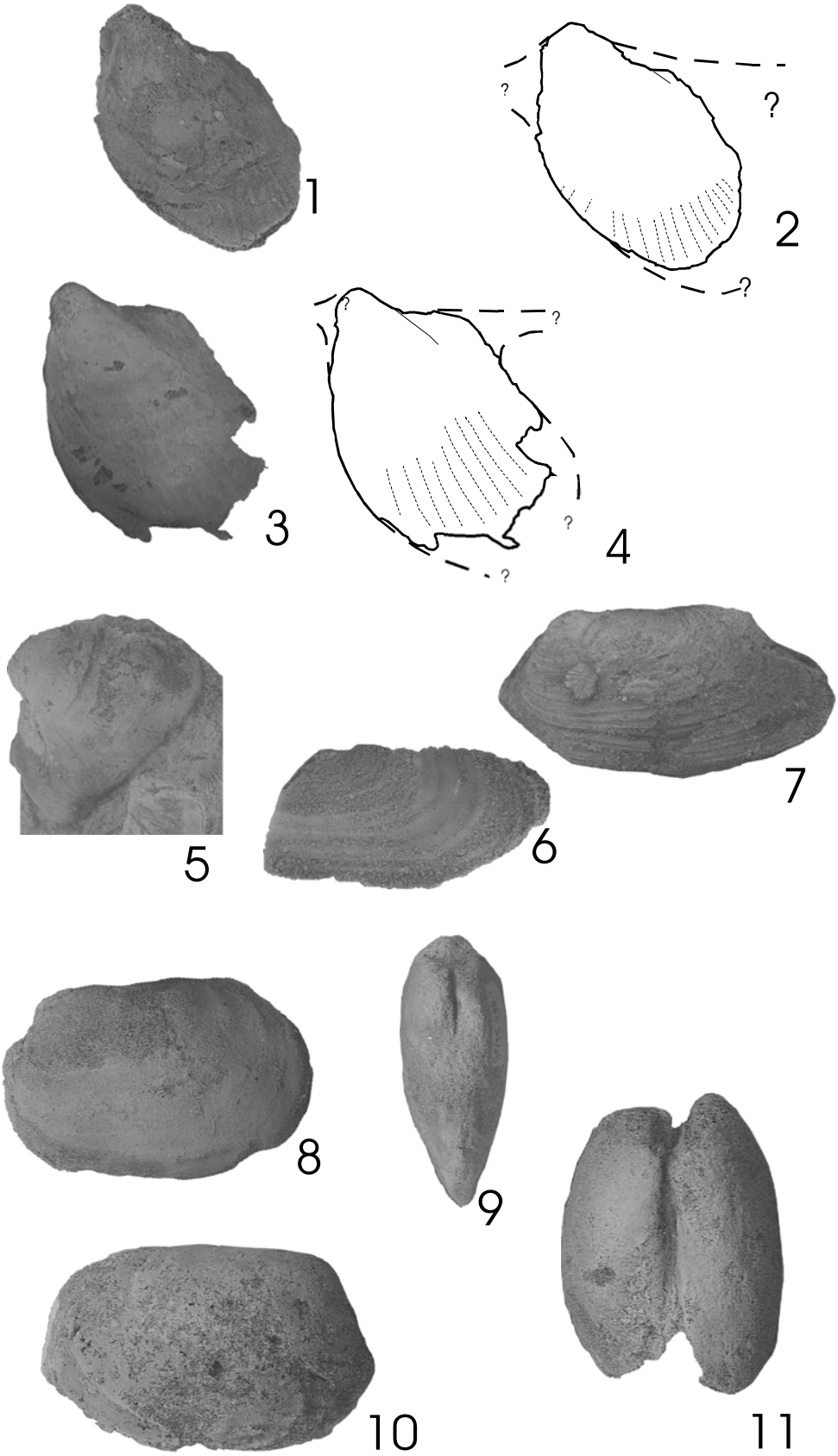
6 *Solemya (Janeia)* sp. GPE1E 5573; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. Molde interno da valva direita (X 1).

7 *Solemya (Janeia)* sp. GP1E 5545; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. Molde interno da valva direita (X 1,9).

8-9 *Solemya (Janeia)* sp. GP1E 3929; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 8- molde interno da valva direita (X 0,7); 9- vista dorsal do molde interno (X 0,7)

10-11 *Solemya (Janeia)* sp. GP1E 3980; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina.10- molde interno da valva esquerda (X 0,7); 11- vista dorsal do molde interno, demonstrando concha parcialmente aberta (X 0,7).

ESTAMPA 5



ESTAMPA 6

1-2 *Tentaculites* sp? GPE1E 5529; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 1- molde interno de concha (X 8) 2- detalhe do molde interno do exoesqueleto, evidenciando parede interna ondulada (seta preta - X 26).

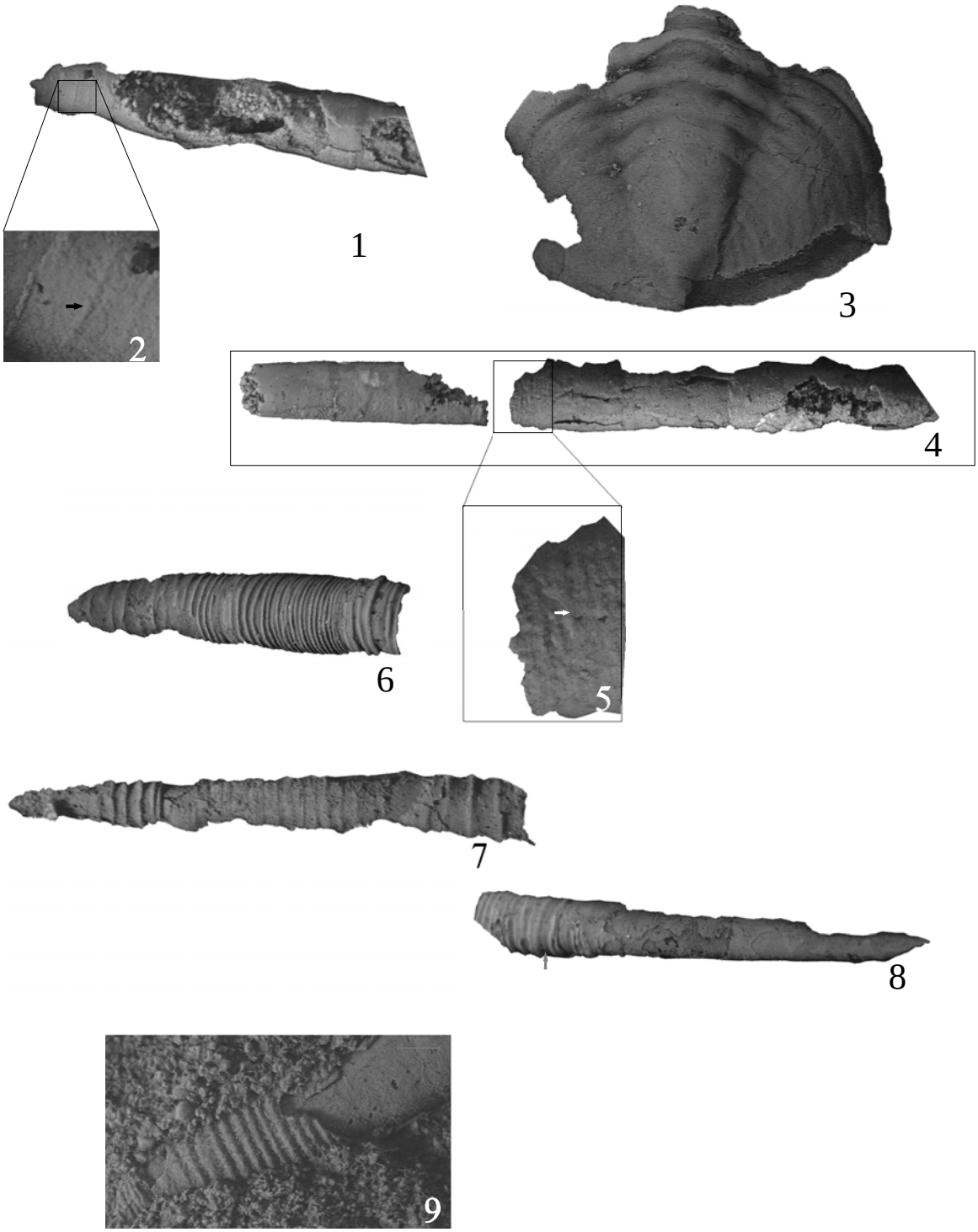
3 - *Calmonia subseciva* Clarke, 1913 GPE1E; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. molde externo de pigídio, demonstrando a crista pós axial (seta branca – X 10)

4-5 *Tentaculites* sp? GPE1E 5526a; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. 4- molde interno de concha (X 8); 5- detalhe do molde interno do exoesqueleto, evidenciando parede interna ondulada (seta branca - X 26).

6- *Tentaculites* sp? GPE1E 5526b; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. Molde interno, com parte preservada da concha, demonstrando a presença de anéis (seta preta – X 8)

7- *Tentaculites* sp? GPE1E 5496a; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. Parte da concha preservada, demonstrando a anulações irregulares (X 8).

8- *Tentaculites* sp? GPE1E 5496b; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. Parte da concha preservada, demonstrando macroanéis (seta branca) e microanéis (seta preta - X 8)

9- *Tentaculites* sp? GPE1E 5496c; Membro Médio, Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) Fazenda "Sonho Meu", Rodovia GO 224 KM 45, entre Iporá e Palestina. Parte da concha preservada, e molde interno liso (X 8).

ESTAMPA 6