UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**INVERTEBRADOS NEOCARBONÍFEROS DAS
FORMAÇÕES PIAUÍ (BACIA DO PARNAÍBA) E
ITAITUBA (BACIA DO AMAZONAS): TAXONOMIA;
ANÁLISE CLADÍSTICA DAS SUBFAMÍLIAS
ORIOCRASSATELLINAE (CRASSATELLACEA,
BIVALVIA) E NEOSPIRIFERINAE
(SPIRIFEROIDEA, BRACHIOPODA).**

Luiz Eduardo Anelli

Orientador: Prof. Dr. Antonio Carlos Rocha-Campos

TESE DE DOUTORAMENTO

Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar

SÃO PAULO
1999

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**INVERTEBRADOS NEOCARBONÍFEROS DAS FORMAÇÕES
PIAUÍ (BACIA DO PARNAÍBA) E ITAITUBA (BACIA DO
AMAZONAS): TAXONOMIA; ANÁLISE CLADÍSTICA DAS
SUBFAMÍLIAS ORIOCRASSATELLINAE (CRASSATELLACEA,
BIVALVIA) E NEOSPIRIFERINAE (SPIRIFEROIDEA,
BRACHIOPODA)**

LUIZ EDUARDO ANELLI

Orientador: Prof. Dr. Antonio Carlos Rocha-Campos

TESE DE DOUTORAMENTO

COMISSÃO JULGADORA

Nome

Assinatura

Presidente: Prof. Dr. Antonio Carlos Rocha-Campos

Examinadores: Prof. Dr. Antônio Carlos Marques

Prof. Dr. Nelson Bernardi

Prof. Dr. Sergio Antônio Vanin

Prof. Dr. Setembrino Petri

AC Rocha-Campos
AC Marques
Nelson Bernardi
Sergio Antônio Vanin
Setembrino Petri

SÃO PAULO
1999

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

INVERTEBRADOS NEOCARBONÍFEROS DAS FORMAÇÕES
PIAUÍ (BACIA DO PARNAÍBA) E ITAITUBA (BACIA DO
AMAZONAS): TAXONOMIA; ANÁLISE CLADÍSTICA DAS
SUBFAMÍLIAS ORIOCRASSATELLINAE (CRASSATELLACEA,
BIVALVIA) E NEOSPIRIFERINAE (SPIRIFEROIDEA,
BRACHIOPODA)

Luiz Eduardo Anelli

Orientador: Prof. Dr. Antonio Carlos Rocha-Campos

TESE DE DOUTORAMENTO

Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar

São Paulo
1999

SUMÁRIO

	Pág.
Resumo.....	i
Abstract.....	iii
Agradecimentos.....	v
1. Introdução.....	1
1.1. Taxonomia.....	2
Abordagem taxonômica clássica.....	4
Abordagem taxonômica cladística.....	5
Análise cladística do gênero <i>Oriocrassatella</i> (Crassatellacea, Bivalvia).....	6
Análise cladística dos Productidina (Brachiopoda).....	7
Análise cladística da subfamília Neospiriferinae (Spiriferoidea, Brachiopoda)...	7
1.2. Objetivos.....	8
1.3. Aspectos geológicos das formações Piauí e Itaituba.....	8
Bacia do Parnaíba e a Formação Piauí.....	8
Carbonatos da Formação Piauí.....	9
A fauna marinha da Formação Piauí.....	9
Bacia do Amazonas e a Formação Itaituba.....	10
A fauna marinha da Formação Itaituba.....	15
Correlação.....	18
1.4. Material e métodos.....	19
Coleções para comparação.....	19
Problemas na preparação e análise morfológica dos invertebrados.....	20
Abreviaturas relativas ao material analisado.....	21
2. Sistemática paleontológica	23
Classe Bivalvia Linné, 1758.....	23
<i>Pteronites</i> sp. n.?.....	24
<i>Septimyalina lanei</i> Mendes.....	26
cf. <i>Edmondia</i> sp.....	28
cf. <i>Allorisma</i> sp.	29
Classe Gastropoda Cuvier, 1797.....	30
<i>Bellerophon</i> (<i>Pharkidonotus</i>) <i>amazonicus</i> (Mendes)	30
<i>Bellerophon</i> (<i>Pharkidonotus</i>) sp. n.	32
<i>Euphemites</i> sp.	33
<i>Straparolus</i> (<i>Euomphalus</i>) <i>batistai</i> Mendes.....	34
<i>Euconospira</i> cf. <i>brasiliensis</i> Mendes, 1966.....	36
<i>Stegocoelia</i> (<i>Goniasma</i>) <i>lasallensis</i> (Worthen)	38
? <i>Girtyspira</i> sp.	39
<i>Strobeus</i> sp.	40
<i>Orthonema</i> sp.	42
Classe Cephalopoda Cuvier, 1797.....	42
<i>Orthoceras</i> sp.....	43
Classe Inarticulata Huxley, 1869.....	43

<i>Orbiculoidea prietana</i> Chronic	44
Classe Articulata Huxley, 1869.....	45
Schuchertellidae, Gen. e sp. ind.....	45
Classe Trilobita Walch.....	46
<i>Palladin plummeri</i> (Kegel, 1951) n. comb.	47
Classe Stenolaemata Borg, 1926.....	49
? Phylloporidinae Gen. e sp. indet.	49
3. Análise cladística da subfamília Oriocrassatellinae.....	51
3.1. Introdução.....	51
Os heterodontes e os crassateláceos.....	51
3.2. Análise Cladística.....	56
Material e métodos.....	57
Métodos filogenéticos	57
Táxons.....	58
Homologia da dentição em Crassatellacea.....	60
A notação de Bernard e Munier-Chalmas.....	60
Charneiras dos tipos lucinóide e cirenóide.....	62
Crassatellidae e Astartidae como exemplo de convergência evolutiva.....	62
Homologia da charneira dos táxons basais de Crassatellacea à charneira lucinóide.....	64
Homologia lucinóide da dentição dos Astartidae.....	67
Homologia lucinóide da charneira de <i>Oriocrassatella</i> e crassatelídeos pós-paleozóicos.....	70
3.3. Objetivos.....	71
3.4. Identificação e discussão dos caracteres.....	72
Caracteres relacionados às feições externas e formato da concha	74
Caracteres relacionados à charneira.....	79
Caracteres relacionados às cicatrizes de partes moles.....	91
3.5. Hipóteses filogenéticas e discussão.....	92
A análise numérica não-ponderada.....	92
Casos de espécies monofiléticas e parafileticas.....	93
Paleobiogeografia de Oriocrassatellinae.....	96
Distribuição cronológica.....	96
A análise numérica ponderada.....	97
4. Braquiópodes productídeos: filogenia e sistemática	106
4.1. Introdução.....	106
Productídeos das formações Piauí e Itaituba.....	107
4.2. Objetivos.....	108
4.3. A análise de Brunton <i>et al.</i> (1995).....	109
4.4. Análise cladística.....	111
Atribuição taxonômica <i>a priori</i>	111
Grupos basais aos productidíneos.....	112
Lista de caracteres segundo Brunton <i>et al.</i> (1995).....	112
Resultados preliminares da análise cladística.....	120
4.4. Sistemática.....	122
Classe Articulata Huxley, 1869.....	122
<i>Eomarginifera</i> sp.	123

cf. <i>Marginifera</i> sp.	124
cf. <i>Brasilioproductus</i> sp.	125
<i>Buxtonia peruviana</i> (d'Orbigny, 1842)	128
<i>Linoproductus</i> sp.	130
5. Braquiópodes spiriferídeos: filogenia e sistemática.....	132
5.1. Introdução.....	132
5.2. Neospiriferinae e Trigonotretidae.....	134
Gênero <i>Neospirifer</i> Fredericks, 1924 no Carbonífero do Brasil.....	136
5.3. Análise cladística.....	136
Material e métodos e táxons selecionados.....	136
Métodos filogenéticos.....	136
Objetivos	137
Lista de caracteres.....	139
Características morfológicas gerais.....	143
Características externas da valva pedicular.....	146
Características internas da valva dorsal.....	149
5.4. Resultados e discussão.....	151
Problemas na filogenia dos spiriferídeos.....	152
5.5. Sistemática.....	156
Ordem Spiriferida Waagen, 1883.....	156
cf. <i>Crurithyris</i> sp.....	156
<i>Neospirifer dresseri</i> Mendes.....	158
<i>Neospirifer</i> sp. n. 1.....	161
<i>Neospirifer</i> sp. n. 2.....	163
<i>Neospirifer</i> sp. n. 3.....	164
Gen. e sp. indet.....	165
6. Conclusões.....	168
6.1. Sistemática e correlação.....	168
6.2. Análise cladística.....	169
7. Bibliografia.....	171
Estampas 1-24	

Resumo

A presente tese trata dos resultados de estudo de sistemática paleontológica da fauna de invertebrados da Formação Piauí (Neocarbonífero, Bacia do Parnaíba). Adicionalmente, duas espécies de braquiópodes e uma espécie de bivalve da Formação Itaituba (Neocarbonífero, Bacia do Amazonas) foram descritas.

A fauna de invertebrados marinhos da Formação Piauí é a segunda mais diversificada e abundante do Neopaleozóico do país. Incluindo os bivalves anteriormente tratados (Anelli, 1994, Dissertação de Mestrado), 51 espécies são atualmente reconhecidas na formação. Dentre os moluscos, o grupo mais abundante é o dos bivalves, com 30 espécies (58%), seguido dos gastrópodes, com 9 espécies (17%) e 1 cefalópode (2%). Os braquiópodes, segundo grupo em abundância, compreendem 9 espécies (17%), atribuídos as ordens Acrotretida (1 espécie), Strophomenida (1 espécie), Productida (5 espécies) e Spiriferida (2 espécies). Trilobites (1 espécie) e briozoário (1 espécie) ocorrem subsidiariamente na fauna.

Dentre as 25 espécies da Formação Piauí aqui tratadas, 3 espécies, *Bellerophon* (*Pharkidonotus*) sp. n. (gastrópode), *Pteronites* sp. n. (bivalve) e uma nova combinação, *Palladin plummeri* n. comb. (trilobites), são novas para a ciência. Foram ainda identificadas 2 novas espécies de braquiópodes, *Neospirifer* sp. n. 1, *Neospirifer* sp. n. 2, e um molusco bivalve, cf. *Edmondia* sp., na Formação Itaituba.

A distribuição geológica das espécies reconhecidas indica uma idade pensilvaniana para a Formação Piauí, concordantemente, com a cronologia paleontológica conhecida da formação (Andares Atokano, Morrowano, podendo atingir a base do Desmoinesiano), estabelecida com base em conodontes. Aproximadamente a mesma idade é indicada por conodontes e fusulinídeos para a Formação Itaituba, Bacia do Amazonas.

A composição das faunas das formações Piauí e Itaituba mostra fortes similaridades taxonômicas, confirmando sua contemporaneidade, bem como a provável ligação geográfica entre as duas bacias no Pensilvaniano médio. Faunas do Meio-Oeste americano, incluindo as da Formação Amsden (Wyoming), e da sequência desmoinesiana do sudeste do Missouri, EUA, mostram também fortes afinidades paleontológicas com as assembléias estudadas. Faunas sul-americanas de idade pensilvaniana correlacionáveis em menor grau, incluem as da Formação Cerro Prieto (Montanhas Amotape, Peru), Seção La Jagua e Formação Palmarito, Venezuela.

Além da abordagem taxonômica tradicional utilizada na análise das assembléias estudadas, o presente estudo inclui ensaios de análise cladística de alguns grupos representados por espécimes bem preservados e mais abundantes. Estes incluem táxons da subfamília Oriocrassatellinae (Mollusca, Bivalvia) e dos Productida e Spiriferoidea (Brachiopoda). Os resultados obtidos permitiram visualizar alguns dos problemas taxonômicos atualmente existentes relativos à sistemática desses táxons.

A análise cladística não ponderada da subfamília Oriocrassatellinae Boyd & Newell, 1968, mostra as relações de parentesco entre 16 espécies do gênero *Oriocrassatella*, bem como a existência de dois grupos monofiléticos, consistentes com as reconstruções paleogeográficas do final do Paleozóico. De acordo com esta análise, parte dos táxons da superfamília Crassatellacea são inconsistentes com a sistemática tradicional do grupo. A análise ponderada, por sua vez, embora não demonstre uma forte tendência de agrupamento de formas laurásicas e gondwânicas, é largamente coincidente com as propostas de agrupamentos de famílias e subfamílias da superfamília Crassatellacea mostrados nos esquemas de classificação disponíveis. A análise cladística auxiliou ainda na identificação de espécies monofiléticas e parafiléticas, no âmbito da superfamília.

Uma análise cladística preliminar dos braquiópodes productídeos, baseada em lista de caracteres da literatura, foi executada com o fim de testar o tratamento sistemático atual de espécimes da Formação Itaituba e as hipóteses de atribuição taxonômica do material da Formação Piauí aqui descrito. A sistemática conhecida dos productídeos da Formação Itaituba só é em parte corroborada pelos resultados da análise cladística e carecem de revisão. Espécimes da Formação Piauí, embora preservados apenas como moldes, exibem caracteres úteis na identificação das superfamílias.

A análise cladística da subfamília Neospiriferinae indica esse táxon como não monofilético. Resultados preliminares da análise cladística de grande parte dos táxons atribuídos à superfamília Spiriferoidea mostra a família Trigonotretidae, bem como as subfamílias Neospiriferinae e Trigonotretinae, como agrupamentos parafiléticos. Toda a coleção da Formação Itaituba atribuída por Mendes (1966) a *Neospirifer dresseri* parece agrupar três espécies distintas.

Abstract

The present thesis covers the systematic paleontology of the invertebrate fauna from the Piauí Formation (Late Carboniferous, Parnaíba Basin). Additionally, two brachiopods and one bivalve species, from the Itaituba Formation (Late Carboniferous, Amazon Basin) are also described.

The invertebrate marine assemblage from the Piauí Formation is the second most diversified and abundant in the Brazilian Neopaleozoic. With the inclusion of the bivalves studied by Anelli (1994, Master Dissertation), 51 species are recognized. Among the molluscans, the bivalves are the best represented group, including 30 species (58%), followed by nine species of gastropods (17%), and one of cephalopods (2%). The brachiopods, the second best group represented, include nine species (17%), attributed to the acrotretids (1 species), strophomenids (1 species), productids (5 species) and spiriferids (2 species). One species of trilobite and one of the bryozoa are also described in the Piauí assemblage.

Among the 25 species from the Piauí Formation treated here, three species, *Bellerophon* (*Pharkidonotus*) sp. n. (gastropod), *Pteronites* sp. n. (bivalve) and the combination, *Palladin plummeri* n. comb. (trilobite), are new to science. Two new species of brachiopods, *Neospirifer* sp. n. 1, *Neospirifer* sp. n. 2 and a new bivalve, cf. *Edmondia* sp., are identified in the Itaituba Formation.

The geological distribution of the recognized species indicates a Pennsylvanian age for the Piauí assemblage, corroborating the age determination based on conodonts (Atokan-Morrowan, including the lower part of the Desmoinesian) for the Piauí Formation and on conodonts and fusulinids for the Itaituba Formation.

The faunas from the Piauí and Itaituba Formations show close taxonomic similarity, supporting the contemporaneity and probable geographic link between the two basins in the Middle Pennsylvanian. Other faunas showing close taxonomic similarities with the Brazilian ones are those from the American Mid-Continent, including faunas from the Amsden Formation, from Wyoming, and the Desmoinesian sequence of southeast Missouri. South American Pennsylvanian faunas showing affinities to the Piauí Formation include those of the Cerro Prieto Formation (Amotape Mountains, Peru) and the La Jagua Series and Palmarito Formation, Venezuela.

In addition to the traditional taxonomic approach, this study also includes the cladistic analysis of some well-represented groups. Taxons analyzed include the subfamily

Oriocrassatellinae (Bivalvia, Crassatellacea) and the Productidina and Spiriferoidea (Brachiopoda). Results of the analysis led to the recognition of problems related to the systematics of these groups.

The unweighted analysis of the subfamily Oriocrassatellinae Boyd & Newell (1968) revealed the phylogenetic relationships of 16 species of the genus *Oriocrassatella* and identified two monophyletic groups, thus corroborating the paleogeographical reconstructions during the late Paleozoic. According to this analysis, part of the taxons of the superfamily Crassatellacea are not in agreement with the traditionally accepted systematics of the group. The weighted analysis, although not corroborating the paleogeographical groups, is consistent with the groupings of families and subfamilies of the Crassatellacea as traditionally understood. The cladistic analysis also helped in the identification of monophyletic and paraphyletic species.

A preliminary analysis of the productids based on a list of characters presented in the literature was carried out to test the systematics of species from the Itaituba Formation as well as the preliminary systematics of the material from the Piauí Formation. The systematics previously proposed for the Itaituba productids only partially agrees with results of the cladistic analysis and needs revision. Specimens from the Piauí Formation, although preserved as moulds, show sufficient characters for grouping species into superfamilies.

Cladistic analysis indicates that the subfamily Neospiriferinae is paraphyletic. Preliminary results for most of the taxons of the superfamily Spiriferoidea show the Trigonotretidae, as well as Neospiriferinae and Trigonotretinae, as paraphyletic groups. All specimens from the Itaituba Formation assigned by Mendes (1966) to *Neospirifer dresseri* may be polyspecific, as indicated in the cladograms.

Agradecimentos

Inicialmente, agradeço ao Prof. Dr. Antonio Carlos Rocha-Campos pela orientação, confiança e estímulo no desenvolvimento e composição desta tese, bem como pelo treinamento profissional.

Deixo também registrados meus agradecimentos às inúmeras pessoas que colaboraram para que o presente trabalho se concretizasse: os Drs. M. G. Simões, A. C. Marques, F.P. Lima Filho e ao aluno de graduação do curso de Geologia, IG-USP, Maurício P. Lucio, pelas discussões, sugestões e auxílio nos trabalhos de campo e laboratório; aos Drs. T.R. Faichild e P.R. dos Santos pela colaboração sincera e constante estímulo.

Sou grato ao Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do IG-USP e aos Drs. A.M. Coimbra e C. Riccomini, chefes do departamento durante o período 1994-1999, pelo empenho total que demonstraram.

Registro também o meu reconhecimento às inúmeras pessoas que cooperaram de modos distintos, as quais terei prazer em agradecer pessoalmente.

Agradeço ainda, de maneira especial, aos meus familiares e à minha grande paixão, minha esposa Silmar, pela compreensão e paciência, assim como pelo constante estímulo.

O presente trabalho contou com o auxílio de uma bolsa de estudos pelo período de 2 anos e auxílio para trabalho de campo de sete dias (Projeto N° 500694/92) do Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq).

1. INTRODUÇÃO

Embora a geologia e estratigrafia da Bacia do Parnaíba já se encontrassem delineadas desde a década de 50, muito pouco progresso ocorreu posteriormente no conhecimento científico dessa importante área sedimentar, em comparação com o das outras duas grandes sinéclises intracratônicas paleozóicas do Brasil: Amazonas (agora subdividida em bacias do Amazonas, Solimões e Acre) e Paraná. Em grande parte, isso parece ter decorrido do grande insucesso dos esforços exploratórios ligados à busca de recursos minerais sedimentares, porventura, existentes na área. Até hoje, o número de poços perfurados pela Petrobrás na Bacia do Parnaíba é menor, proporcionalmente a sua enorme área, de aproximadamente 600.000 km², do que no caso das outras áreas acima mencionadas.

A evolução do conhecimento paleontológico obedeceu, obviamente, o mesmo padrão. Enquanto as bacias do Amazonas (l.s.) e Paraná já dispunham, até a década de 60, de monografias publicadas sobre as suas mais importantes faunas e floras (e.g.: Clarke, 1908, 1913; White, 1908; Katzer, 1903; Mendes, 1952; Mendes, 1956a, 1956b, 1957, 1959, 1966; Rocha-Campos, 1969 etc.), o mesmo tratamento não se estendeu às da Bacia do Parnaíba. Essa deficiência da pesquisa paleontológica brasileira envolveu, dentre outras, a fauna carbonífera da Bacia do Parnaíba, cuja ocorrência foi pioneiramente dada a conhecer por Duarte (1936). Este e os trabalhos posteriores de Kegel (1951, 1952) e Kegel & Costa (1951) revelaram, entretanto, consistirem as faunas das formações Poti e Piauí, particularmente, esta última, de uma assembléia diversificada, contendo um grande número de espécies representativas de pelo menos cinco filos de invertebrados. Breves estudos abordando microfósseis prosseguiram com Dequech (1949, *apud* Kegel, 1951) e Müller (1962, *apud* Mesner & Wooldridge, 1964) e Campanha & Rocha-Campos (1979). Posteriormente, Assis (1979, Dissertação de Mestrado, UFRJ) reconheceu 16 espécies de bivalves do calcário Mocambo.

O projeto de dissertação de mestrado iniciado por mim em 1990 (Anelli, 1994) constituiu a primeira fase de um novo esforço em encarar, de forma abrangente, a questão da paleontologia carbonífera da Bacia do Parnaíba. A dissertação versou a taxonomia dos bivalves, grupos de invertebrados mais abundante e diversificado na fauna da Formação Piauí, além de aspectos da tafonomia. Os resultados obtidos na análise serviram para a interpretação dos ambientes sedimentares dos carbonatos fossilíferos, a paleoecologia dos bivalves, além de sua correlação com faunas contemporâneas da Bacia do Amazonas (Mendes, 1966) e de outras ocorrências do Norte da América do Sul e Meio Oeste dos Estados Unidos. Naquele

estudo redescrevi (Anelli, 1994) espécies identificadas por Assis (*op. cit.*), reconheci táxons até aquela época não identificados e descrevi 2 novas espécies de bivalves (compondo 22 táxons no total), incluindo material proveniente de duas outras facies carbonáticas (Meruóca e Contendas) descritas por Lima Filho (1991). Finalmente, Anelli *et al.* (1998) abordaram aspectos da morfologia funcional de espécimes de *Wilkingia terminalis* (Hall) preservados em posição de vida.

O tratamento taxonômico clássico por mim adotado (Anelli, 1994), se de um lado revelou-se adequado para os propósitos da dissertação, ou seja, de finalmente identificar e descrever os táxons bivalves presentes da fauna, deixou também claro as inconsistências sistemáticas dos grupos envolvidos devidas, em grande parte, a falta de embasamento taxonômico adequado dos esquemas sistemáticos disponíveis na literatura (*e.g.*, Cox *et al.*, 1969; Morris *et al.* 1991).

Na presente tese, além de completar a descrição da fauna, realizei um esforço de aplicação de uma nova abordagem no estudo de invertebrados marinhos das faunas neocarboníferas das bacias do Parnaíba e Amazonas. Dessa forma, alguns táxons (Oriocrassatellinae, Bivalvia; Neospiriferinae e Productida, Brachiopoda) com representantes nas faunas das duas bacias, foram selecionados para análise cladística. Esta resultou em novas propostas de agrupamentos filogenéticos para cada grupo examinado, bem como no aperfeiçoamento das descrições taxonômicas, no entendimento das afinidades morfológicas de ocorrências contemporâneas e, no caso dos Oriocrassatellinae, no de sua paleobiogeografia.

O tratamento taxonômico tradicional foi complementar no tratamento utilizado para os outros grupos de invertebrados das fauna das formações Piauí e Itaituba.

1.1. TAXONOMIA

Muito esforço tem sido empregado por taxonomistas de invertebrados fósseis na proposição de agrupamentos hierárquicos (Filo, Classe, Ordem etc.) que, no valor maior e mais nobre de expressão, demonstrem um significado histórico evolutivo para o grupo em estudo. Contudo, é comum que resultados de estudos taxonômicos tradicionais resultem em agrupamentos listando táxons em sequência alfabética, com base em agrupamentos geográficos ou mesmo aleatórios (*e.g.*, Mendes, 1956a, 1959; Assis, 1979; Anelli, 1994), de modo que as relações filogenéticas entre os elementos estudados, que deveriam estar expressas na classificação obtida, não são demonstradas (Amorim, 1997).

Assim, todo esforço despendido em estudos envolvendo grande número de táxons, como é o caso dos volumes do *Treatise of Invertebrate Paleontology*, especialmente aqueles referentes aos moluscos bivalves e braquiópodes, embora reconhecidamente úteis, e de consulta obrigatória para qualquer estudo taxonômico, não se fundamentaram em metodologias consistentes e carecem de revisões. O Dr. Normam D. Newell, antes mesmo da publicação dos volumes referentes aos bivalves, declarou que o conhecimento ali representado estaria já desatualizado.

A partir da década de 90, começaram a surgir trabalhos na literatura apresentando hipóteses filogenéticas para moluscos bivalves com base em análise cladística (Bieler & Mikkelsen, 1992, para gêneros atribuídos à família Galeomatidae Gray, 1840), Schneider (1992, 1995, para subfamílias de Cardiidae Lamarck, 1809), Newell & Boyd (1995, para bivalves pectinóides), Simões *et al.* (1997, para gêneros atribuídos à família Megadesmidae Vokes, 1967), bem como para classes e ordens de braquiópodes (Carlson, 1991; Popov *et al.*, 1993; Holmer *et al.*, 1995), e, mais recentemente, para famílias e subfamílias atribuídas a ordem Productidina (Brunton *et al.* 1995). A partir de então, novas classificações baseadas em hipóteses filogenéticas resultantes de análises cladísticas começaram a surgir tanto para bivalves (Schneider, 1995; Simões *et al.*, 1997), como para braquiópodes (Brunton *et al.*, 1995).

Ao menos no caso dos braquiópodes, as hipóteses filogenéticas baseadas em análises cladísticas iniciaram-se por encomenda por ocasião do início do processo de revisão dos volumes do *Treatise*. São os casos dos trabalhos de Carlson (1991, 1993), Popov *et al.* (1993), Holmer *et al.*, (1995) e de Brunton *et al.* (1995). Eu acredito que esses resultados, incluindo as novas classificações filogenéticas para bivalves acima referidas, constituam o verdadeiro e tão desejado início do processo de revisão dos volumes do *Treatise* para estes dois importantes grupos de invertebrados.

Outro trabalho realizado sob encomenda do grupo de revisão do *Treatise*, referente aos braquiópodes, trata da taxonomia de táxons atribuídos à superfamília Spiriferoidea King, 1846 (Carter *et al.*, 1994). Porém, estes autores não utilizaram metodologia consistente para a reunião dos táxons nas inúmeras famílias e subfamílias ali descritas. Assim sendo, as hipóteses de agrupamentos ali apresentadas não representam nada mais que uma ampliação de trabalhos anteriores de taxonomia tradicional, não apoiada em teoria ou metodologia modernas.

As faunas marinhas neopaleozóicas das formações Piauí e Itaituba reúnem um grande número de invertebrados (ver tabelas 1.1. e 1.2.) representados principalmente por bivalves (Formação Piauí) e braquiópodes (Formação Itaituba).

Embora os invertebrados destas duas formações tenham sido tema de estudos taxonômicos, todos os braquiópodes, gastrópodes, alguns bivalves e briozoários presentes na Formação Piauí permaneciam não descritos. Por sua vez, o material da Formação Itaituba de acordo com resultados obtidos nessa tese, carece de revisão.

Tendo em vista o avanço do conhecimento morfológico dos braquiópodes e a disponibilidade da metodologia cladística (Hennig, 1966), o presente trabalho traz a descrição dos invertebrados ainda não descritos em ambas formações, bem como propõe hipóteses filogenéticas de alguns grupos estudados, embora nenhuma hipótese de classificação filogenética seja oferecida.

Abordagem taxonômica clássica

Como vimos, táxons da fauna marinha da Formação Piauí foram abordados taxonomicamente, seguindo a tradição dos estudos paleontológicos. São descritos de maneira detalhada, comparados com espécies de outras localidades, formações e bacias sedimentares de mesma idade. Sempre que possível, o material é ilustrado em estampas. Uma vez descritos, e tendo suas afinidades morfológicas discutidas, os táxons foram agrupados segundo as classificações disponíveis.

O material da Formação Piauí foi por mim confrontado com fósseis morfológicamente próximos, descritos de formações cronoestratigraficamente correlacionáveis, a saber: Formação Itaituba (Pensilvaniano médio), Bacia do Amazonas; grupos Tarma e Copacabana (respectivamente Pensilvaniano e Permiano inferior), Peru; Formação Amsdem (Mississippiano e Pensilvaniano), Wyoming, EUA; Série Desmoinesiana (Pensilvaniano médio) Missouri, EUA; Formação Magdalena (Pensilvaniano, Morrovaniano) das montanhas Ueco, Texas, EUA, etc.

Segue, abaixo, a lista de espécies redescritas e novas espécies descritas neste trabalho.

Mollusca

Bivalvia

Septimyalina laney Mendes, 1966

Edmondia sp.

Allorisma sp.

Pteronites sp. n.

Gastropoda

Procedência

Formação Piauí, calcários Mocambo e Esperança

Formação Itaituba,

Formação Piauí, Calcário Mocambo

Formação Piauí, calcários Mocambo e Esperança

<i>Bellerophon (Pharkidonotus) amazonicus</i> Mendes, 1966	Formação Piauí, calcários Mocambo e Meruóca
<i>Bellerophon (Pharkidonotus)</i> sp. n.	Formação Piauí, calcário Mocambo
<i>Euphemites</i> sp.	Formação Piauí, calcário Meruóca
<i>Straparolus (Euomphalus) batistai</i> Mendes, 1966	Formação Piauí, calcário Mocambo
<i>Euconospira</i> cf. <i>brasiliensis</i> Mendes, 1966	Formação Piauí, calcários Mocambo e Esperança
<i>Stegocoelia (Goniasma) lasallensis</i> (Worthen)	Formação Piauí, calcário Mocambo
? <i>Girtyspira</i> sp.	Formação Piauí, calcário Mocambo
<i>Strobeus</i> sp.	Formação Piauí, calcário Mocambo
<i>Orthonema</i> sp.	Formação Piauí, calcário Mocambo
Cephalopoda	
<i>Orthoceras</i> sp.	Formação Piauí, calcário Mocambo
Brachiopoda	
Acroretídeo	
<i>Orbiculoidea prietana</i> Chronic, 1949	Formação Piauí calcário Esperança
Schuchertellidae	
Gen. e sp. indet.	Formação Piauí, calcários Mocambo, Meruóca e Contendas
Productida	
<i>Eomarginifera</i> sp.	Formação Piauí, calcário Meruóca
cf. <i>Marginifera</i> sp.,	Formação Piauí, calcário Esperança
cf. <i>Brasilioproductus</i> sp.	Formação Piauí, calcários Mocambo e Meruóca
<i>Buxtonia peruviana</i> (d'Orbigny).	Formação Piauí, calcário Esperança
<i>Linoproductus</i> sp.	Formação Piauí, calcários Esperança e Meruóca
Spiriferida	
<i>Neospirifer dresseri</i> Mendes, 1966	Formação Itaituba
<i>Neospirifer</i> sp. n. 1	Formação Itaituba
<i>Neospirifer</i> sp. n. 2	Formação Itaituba
<i>Neospirifer</i> sp. n. 3	Formação Piauí
Gen. e sp. indet.	Formação Itaituba
cf. <i>Crurithyris</i> sp.	Formação Piauí, calcário Esperança
Trilobitomorpha	
<i>Palladin plummeri</i> n. comb.	Formação Piauí, calcário Meruóca
Briozoa	
? <i>Phylloporidinae</i>	Formação Piauí, calcários Esperança, Meruóca, Contendas

Todos os espiriferídeos, aqui nomeados *N. dresseri*, *N. sp. n. 1* e *N. sp. n. 2*, provenientes da Formação Itaituba, foram atribuídas por Mendes (1956a) a *Neospirifer dresseri*. O levantamento dos dados referentes à matriz construída para análise cladística dos táxons atribuídos à subfamília Neospiriferinae, bem como os cladogramas obtidos, sugerem a segregação da série em espécies distintas.

Abordagem taxonômica cladística

A necessidade do uso de uma abordagem, envolvendo a análise de parcimônia, surgiu devido aos resultados insatisfatórios das discussões e conseqüentes atribuições às classificações hierárquicas das espécies de pelecípodes descritas em trabalhos anteriores tratando dos invertebrados das formações Piauí (Assis, 1979, Anelli, 1994) e Itaituba Mendes (1956a, 1956b, 1957, 1959, 1966).

Um dos problemas sérios que ocorrem nos arranjos taxonômicos propostos pelos paleontólogos que se dedicam à taxonomia tradicional, especialmente no caso dos invertebrados paleozóicos, é, primeiramente, a falta de consenso nas descrições de táxons relacionados (por exemplo, as espécies atribuídas ao gênero *Oriocrassatella*, ver também discussão referente ao caráter 27 na análise referente a Neospiriferinae, pág. 147). Além disso, as discussões não levam em conta, e nem é isso possível sem uma abordagem cladística, a possibilidade da comparação de caracteres homoplásticos. Nesses estudos, inúmeros caracteres, embora visíveis nas ilustrações, não foram citados nas suas descrições originais.

Em outros casos (*e.g.*, espécies atribuídas por Mendes, 1956a ao gênero *Neospirifer*, e espécies descritas por Cooper & Grant, 1976), alguns autores utilizaram um número de caracteres muito reduzido, em relação aos que constam de outras descrições dos mesmos táxons. De fato, em muitas ocasiões, não é possível saber se o caráter não foi descrito por não estar preservado, não ter sido reconhecido, ou, simplesmente, não estar presente na morfologia do animal.

A construção de uma matriz de dados baseada em lista de caracteres mostrou-se o modo mais eficiente e objetivo de indexar as informações referentes às feições morfológicas de todos os táxons estudados. Dessa forma, é possível trabalhar com um maior volume de dados referentes a caracteres, bem como com um maior número de táxons. Este método é seguramente mais prático, ainda que não se tenha em vista a análise de parcimônia.

Com a análise realizada e os caracteres otimizados, foi possível reconhecer de que forma os caracteres evoluíram ao longo da árvore filogenética e, desse modo, executar de maneira mais segura a sua comparação. Na maioria dos casos dos estudos clássicos, a comparação dos caracteres morfolologicamente semelhantes nunca levam em conta a história do caráter, incorrendo, portanto, no risco de comparar caracteres homoplásticos, agrupando espécies simplesmente por mostrarem aparência similar.

A Tabela 1.1. apresenta, sublinhadas, as espécies que tiveram seus caracteres incluídos na análise cladística realizada para cada grupo.

Análise cladística do gênero Oriocrassatella (Crassatellacea, Bivalvia)

O gênero *Oriocrassatella* Boyd & Newell (1968) acomoda pelecípodes paleozóicos cosmopolitas dotados de uma charneira heterodonte contendo diversos caracteres (dentes cardinais, laterais, resilífero, septo etc.). Táxons atribuíveis a Crassatellacea (*Cypricardella*,

Astartidae) são também comuns em sedimentos paleozóicos, inclusive na fauna da Formação Piauí, de modo que táxons úteis na análise como grupos externos são também acessíveis.

Dessa forma, conseguiu-se criar condições para a análise cladística de um grupo, como entendido atualmente por taxonomistas clássicos, monofilético (Oriocrassatellinae, Boyd & Newell, 1968), distribuído em praticamente todos os continentes durante o final do Paleozóico.

Foi também realizada uma análise mais abrangente, envolvendo táxons representativos das subfamílias agrupadas em Crassatellacea. A lista dos 56 caracteres, matrizes de dados, cladogramas e discussão dos resultados são apresentados na seção “**3. Análise cladística da subfamília Oriocrassatellinae**”.

Análise cladística dos Productida (Brachiopoda)

Dentre os grupos abordados nesta tese, Productida é o único a apresentar uma hipótese filogenética prévia baseada em um estudo cladístico. Brunton *et al.* (1995) propuseram, com base na análise de 34 caracteres, uma hipótese filogenética para famílias e subfamílias incluídas nos Productida.

O material das formações Piauí e Itaituba referentes aos braquiópodes productídeos são abundantes. Treze espécies foram descritas por Mendes (1959) dos carbonatos da Formação Itaituba e cinco espécies são reconhecidas, neste trabalho, nos carbonatos da Formação Piauí. Desse modo, parte do material brasileiro tem seus caracteres inseridos na matriz de Brunton *et al.* (1995), com o propósito de esclarecer suas afinidades taxonômicas. A discussão dos caracteres de Brunton *et al.* (1995), matrizes, cladogramas e discussão dos resultados são apresentados na seção “**4. Braquiópodes productídeos: filogenia e sistemática**”.

Análise cladística da subfamília Neospiriferinae (Spiriferoidea, Brachiopoda)

Os mesmos princípios utilizados na análise de *Oriocrassatella* foram também implementados no levantamento dos caracteres, construção da matriz e análise cladística de espécies atribuídas a subfamília Neospiriferinae.

Este táxon está representado na Formação Piauí por espécimes preservados como moldes internos, externos, ou silicificados como no caso da Formação Itaituba. Dezesete espécies silicificadas, apresentando a totalidade do número de caracteres utilizados na análise cladística neste trabalho, foram descritas por Cooper e Grant (1976) de sedimentos permianos do Texas, EUA. O material norte-americano tornou-se uma grande fonte de informações para

o desenvolvimento desta análise. Trinta e quatro espécies formam o grupo interno desta análise (Neospiriferinae) e onze espécies são utilizadas como grupo externo.

Uma limitação refere-se ao fato de que caracteres normalmente utilizados nas descrições morfológicas nos trabalhos tratando da taxonomia de braquiópodes nunca foram definidos objetivamente (*e.g.*, bico fortemente encurvado, ou costelação proeminente), dificultando comparações. Desse modo, 12 caracteres (0, 1, 4, 9, 10, 16, 23, 24, 25, 30, 31, 32) dentre um total de 36, foram definidos de maneira objetiva em dois ou mais estados. Ao final, a análise envolve 45 táxons, e 36 caracteres com 92 estados distintos. Os resultados desta análise estão incluídos na seção “**5. Análise cladística da subfamília Neospiriferinae**”.

1.2. OBJETIVOS

Os objetivos desta tese incluem:

- a. A descrição taxonômica de invertebrados marinhos neocarboníferos das formações Piauí (Bacia do Parnaíba) e Itaituba (Bacia do Amazonas);
- b. A análise cladística da subfamília Oriocrassatellinae, bem como uma hipótese preliminar do relacionamento filogenético entre representantes da superfamília Crassatellacea;
- c. Testar, por meio de análise cladística, as atribuições taxonômicas de Mendes (1959) referentes aos braquiópodes productídeos da Formação Itaituba, bem como as afinidades taxonômicas dos productídeos da Formação Piauí;
- d. A análise cladística da subfamília Neospiriferinae (Brachiopoda, Spiriferoidea), incluindo análise do gênero *Neospirifer* a partir de espécies descritas na América do Sul, Austrália e Estados Unidos; bem como a revisão da espécie *Neospirifer dresseri* Mendes, 1956.

1.3. ASPECTOS GEOLÓGICOS DAS FORMAÇÕES PIAUÍ E ITAITUBA

Bacia do Parnaíba e a Formação Piauí

A Bacia do Parnaíba localiza-se na região nordeste ocidental do Brasil ocupando uma área de aproximadamente 600.000 km² (fig. 1.1.).

A sedimentação neopaleozóica iniciou-se no Pensilvaniano médio com o Grupo Balsas, inaugurando a deposição da sequência transgressiva-regressiva carbonífera-triássica, que inclui as Formações Piauí, Pedra de Fogo, Motuca e Sambaíba, esta última já de idade triássica.

Sedimentos do Carbonífero superior atribuídos à Formação Piauí afloram em extensas áreas nas bordas leste, sul, e em uma pequena área na borda oeste da bacia próxima à cidade de Araguaatins (fig. 1.1.). Trata-se de sedimentos depositados sob clima árido, primeiramente em ambiente continental com facies eólica, lacustre, fluvial, deltáica e, posteriormente, e em direção ao centro da bacia, facies marinhas rasas, evaporíticas, de folhelhos, carbonatos e anidritas (Lima Filho, 1991; Góes & Feijó, 1994).

Carbonatos da Formação Piauí

O material fóssil estudado nesta tese referente à Formação Piauí é proveniente de quatro facies carbonáticas marinhas (calcários Mocambo, Esperança, Meruóca e Contendas), aflorantes na borda leste da Bacia do Parnaíba, na região do Município de José de Freitas, Piauí.

Lima Filho (1991, 1999) descreveu e interpretou os ambientes deposicionais de seis facies carbonáticas aflorantes na região do Município de José de Freitas. De modo geral, trata-se de carbonatos associados a ambientes marinhos costeiros rasos, apresentando estruturas indicativas de retrabalhamento por ondas de maré e tempestades. A fauna de invertebrados, apresentando predomínio de formas filtradoras (bivalves, briozoários) no calcário Mocambo, bem como aspectos tafonômicos, tais como o alto grau de retrabalhamento dos bioclastos, corroboram esta interpretação. O predomínio dos braquiópodes articulados e inarticulados nos calcários Esperança e Meruóca (neste último, os inarticulados não foram identificados), apresentando baixo grau de retrabalhamento, deve indicar um ambiente mais restrito, ou pouco mais profundo.

A idade destas rochas só foi abordada de maneira extensiva com os estudos de Campanha & Rocha-Campos (1979), que indicaram, com base nos conodontes e foraminíferos, idade Pensilvaniano médio superior (Morrowano-Atokano, podendo atingir a base do Desmoinesiano), para carbonatos aflorantes na borda leste da bacia (fig. 1.4.).

O aspecto geral dos afloramentos, bem como a descrição sucinta dos perfis de cada ocorrência estudada, é apresentada nas figuras 1.2. –1.3.

A Fauna marinha da Formação Piauí

Conforme já visto, o estudo paleontológico da fauna marinha presente nas facies carbonáticas da Formação Piauí iniciou-se com Duarte (1936), que identificou braquiópodes e pelecípodes, dentre os invertebrados presentes. Estudos posteriores de Kegel (1951, 1952) e

Kegel & Costa (1951) descreveram de maneira mais completa espécies de pelecípodes e trilobites. Breves estudos abordando microfósseis prosseguiram com Dequech (1949, *apud* Kegel, 1951) e Müller (1962, *apud* Mesner & Wooldridge, 1964) e Campanha & Rocha-Campos (1979), que resultaram na atribuição da idade dos carbonatos.

Posteriormente, Assis (1979, Dissertação de Mestrado, UFRJ, inédita) reconheceu 16 espécies de pelecípodes do calcárida Fazenda Mocambo. Anelli (1994) revisou as espécies descritas por Assis (*op. cit.*) e descreveu novas espécies de pelecípodes, incluindo material proveniente de duas outras facies carbonáticas (Meruóca e Contendas) descritas por Lima Filho (1991). Anelli *et al.* (1998) abordaram aspectos da morfologia funcional de espécimes de *Wilkingia terminalis* (Hall) preservados em posição de vida.

A Tabela 1.1. apresenta a lista dos invertebrados presentes nas quatro facies carbonáticas estudadas da Formação Piauí.

Bacia do Amazonas e a Formação Itaituba

A Bacia do Amazonas ocupa uma área de aproximadamente 500.000 km² na região norte do Brasil (fig. 1.5.). As formações Monte Alegre, Itaituba, Nova Olinda e Andirá constituem a seqüência neopaleozóica de rochas do Grupo Tapajós. Trata-se de sucessões de ambientes deposicionais flúvio-lacustres e eólicos, depositados, como no caso da seqüência neopaleozóica da Bacia do Parnaíba, sob clima árido, com intercalações de facies carbonáticas de ambiente marinho raso, fossilíferas, que constituem a Formação Itaituba.

Os sedimentos carboníferos da Formação Itaituba afloram em duas extensas faixas de sentido leste-oeste, ao norte e ao sul do rio Amazonas, desde um pouco a leste das longitudes de Santarém e a oeste de Manaus (fig. 1.5.). Apresentam facies calcárias, dolomíticas e evaporíticas, intercaladas com sedimentos clásticos. Sedimentos neopaleozóicos correlacionáveis ao Grupo Tapajós são conhecidos em subsuperfície na Bacia do Solimões (Silva, 1996; Becker, 1997). Trata-se da seqüência permocarbonífera do Grupo Tefé, com sedimentos clásticos, carbonáticos e evaporitos marinhos das formações Juruá, Carauari e Fonte Boa.

Figura 1.1. Mapa geológico da Bacia do Parnaíba mostrando as áreas de afloramento dos sedimentos do Carbonífero superior e sua relação com rochas de outras idades, e áreas de afloramento das facies carbonáticas na região de José de Freitas (detalhe).

Legenda

Fósseis

- gastrópode
- cefalópode
- bivalve em posição de vida
- bivalve reorientado
- briozoário
- icnofóssil
- trilobite desarticulado
- braquiópode espiriferídeo
- braquiópode productáceo em posição de vida
- braquiópode productáceo reorientado
- braquiópode inarticulado

Litologia e estruturas

- calcário dolomítico
- argilito
- siltito
- arenito
- estratificação plano-paralela
- estratificação cruzada de baixo ângulo
- estratificação ondulada (wavy)
- estrutura "flaser"
- gretas de contração

Contatos

B Brusco

T Transicional

Obs.: Os fósseis estão em ordem decrescente de abundância.

Figura 1.2. Seção colunar do afloramento da Fazenda Mocambo, Formação Piauí próximo a José de Freitas, PI.

Figura 1.3. Seções colunares dos afloramentos das fazendas Esperança (A); Meruóca (B); e Contendas (C), Formação Piauí, próximo a José de Freitas, PI. Legendas iguais às da fig. 1.2.

Tabela 1.1. Lista dos táxons presentes nas facies carbonáticas da Formação Piauí. Moc., Mocambo; Esp., Esperança; Mer., Meruóca; Com., Contendas; espécies sublinhadas, incluídos em análise cladística*, indica nome inválido.

Táxon	Moc.	Esp.	Mer.	Com.	Fm. Itaituba		Referência
					Gênero	Espécie	
Bivalves							
<i>Palaeonucula levatiformis</i>	X						Anelli (1994)
<i>Phestia bellistriata</i>	X						Assis (1979), Anelli (1994)
<i>Pteronites</i> sp. n. ?	X	?X			X		Anelli (1994), neste trabalho
<i>Leptodesma</i> sp.	X						Assis (1979), Anelli (1994)
<i>Pteria</i> sp.	X				X		Assis (1979)
? <i>Pteria</i> sp.	X						Anelli (1994)
<i>Aviculopecten trichotomus</i>	X				X		Kegel & Costa (1951), Assis (1979), Anelli (1994)
<i>Septimyalina lanei</i>	X	X			X	X	
<i>Schizodus alpinus</i>	X				X		Assis (1979), Anelli (1994)
<i>Schizodus mocamboensis</i> *	X						Anelli (1994)
<i>Schizodus</i> sp.	X				X		Anelli (1994)
<i>Permophorus subcostatus</i>	X						Assis (1979), Anelli (1994)
<i>Oriocrassatella piauiensis</i> *							Anelli (1994)
<i>Astartella subquadrata</i>	X				X		Assis (1979), Anelli (1994)
<i>Sanguinolites</i> sp.	X				X		Assis (1979), Anelli (1994)
<i>Myonia</i> sp.	X						Anelli (1994)
<i>Allorisma</i> sp.	X						
<i>Wilkingia terminalis</i>	X				X		Assis (1979), Anelli (1994)
<i>Cypricardella</i> cf. <i>C. subelliptica</i>	X						Assis (1979)
<i>Streblopteria</i> sp.	X						Assis (1979)
<i>Edmondia corpulenta</i>	X				X		Assis (1979)
<i>Rimmyjimina brasiliensis</i>	X						Assis (1979)
? <i>Septimyalina</i> sp.	X						Assis (1979)
Gen et sp. indet. 1	X						Anelli (1994)
Gen et sp. indet. 2	X						Anelli (1994)
Gen et sp. indet. 3	X						Anelli (1994)
Gen et sp. indet. 4	X			X			Anelli (1994)
Gen et sp. indet. 5			X				Anelli (1994)
Gen et sp. indet. 6			X				Anelli (1994)
Gen et sp. indet. 7			X				Anelli (1994)
Gastrópodes							
<i>Bellerophon</i> (<i>Pharkidonotus</i>) <i>amazonicus</i>	X		X		X	X	Neste trabalho
<i>Bellerophon</i> (<i>Pharkidonotus</i>) sp. n.	X				X	X	Neste trabalho
<i>Euphemites</i> sp.			X		X	X	Neste trabalho
<i>Straparolus</i> (<i>Euomphalus</i>) <i>batistai</i>	X				X	X	Neste trabalho
<i>Euconospira</i> cf. <i>brasiliensis</i>	X	X			X	X	Neste trabalho
<i>Stegocoelia</i> (<i>Goniasma</i>) <i>lasallensis</i>	X						Neste trabalho
? <i>Girtyspira</i> sp.	X						Neste trabalho
<i>Strobeus</i> sp.	X						Neste trabalho
<i>Orthonema</i> sp.	X				X		Neste trabalho
Braquiópodes							
<i>Orbiculoidea prietana</i>		X					Neste trabalho
<i>Schuchertellidae</i> indet.	X		X	X	X		Neste trabalho
<i>Eomarginifera</i> sp.			X				Neste trabalho
cf. <i>Marginifera</i> sp.		X			X		Neste trabalho
cf. <i>Brasilioproductus</i> sp.	X		X		X		Neste trabalho
<i>Buxtonia peruviana</i>		X					Neste trabalho
<i>Linoproductus</i> sp.		X	X		X		Neste trabalho
cf. <i>Crurithyris</i> sp.		X			X		Neste trabalho
<i>Neospirifer</i> sp. n. 3		X	X		X		Neste trabalho
Cefalópodes							
<i>Orthoceras</i> sp.	X				?X		Neste trabalho
Trilobites							
<i>Palladin plummeri</i> n. comb.	X				X		Kegel (1951), neste trabalho
Briozoário							

? Phylloporidinae			X	X	?X		Neste trabalho
-------------------	--	--	---	---	----	--	----------------

Lemos (1992a, b) estudou os conodontes presentes em sedimentos provenientes das formações Monte Alegre, Itaituba e Nova Olinda, atribuindo idade Pensilvaniano (Morrowano-Atokano) para amostras provenientes da área de afloramentos de sedimentos carboníferos. Recentemente, Becker (1997) avaliou os zoneamentos propostos por Altiner & Savini (1991, *in* Becker, 1997) e Silva (1996), com base nos foraminíferos fusulinídeos, para a seqüência pensilvaniana da Bacia do Amazonas. Um quadro apresentando uma síntese das idades apresentadas por estes autores é apresentada na figura 1.4.

A Fauna marinha da Formação Itaituba

Os invertebrados da Formação Itaituba começaram a ser descritos no final do século passado com os trabalhos de Derby (1874, 1894), Katzer (1903), Reed (1933), Dresser (1954). Coube, contudo, a Mendes (1956a, b, 1957, 1958a, b, 1959, 1961, 1966, 1967, 1972) a revisão completa da fauna que se tornaram referência obrigatória sobre a paleontologia carbonífera da Bacia do Amazonas. Pinto, 1977, completou a descrição dos invertebrados descrevendo 6 espécies de cnidários rugosos dos carbonatos (tabela 1.2.). Trata-se de uma fauna silicificada, de excelente preservação, composta por inúmeros grupos de invertebrados (ver tabela 1.2). Mendes abordou ainda aspectos da distribuição estratigráfica da fauna (Mendes 1958b, 1967). Mais recentemente, Fonseca (1990, *in* Silva, 1996) revisou a taxonomia dos os braquiópodes Strophomenida propondo 5 novas combinações. Tendo em vista não ter sido possível examinar diretamente toda a coleção examinada por essa autora, limitei-me, no momento, a registrar as mudanças sistemáticas propostas por ela, conforme consta na Tabela 1.2.

Figura 1.4. Estratigrafia e idades das formações Piauí e Itaituba (baseado em Campanha & Rocha-Campos, 1979; Góes & Feijó, 1994; Lemos, 1992a, b; Becker, C.R., 1997; Silva, 1996)

Figura 1.5. Mapa geológico da Bacia do Amazonas mostrando faixas de afloramentos carboníferos e de carbonatos fossilíferos ao longo da seção-tipo do rio Tapajós (detalhe, modificado de Mendes, 1956a).

Tabela 1.2. Lista dos táxons presentes nos carbonatos da Formação Itaituba, incluindo gêneros e espécies reconhecidas na Formação Piauí.

Táxons	Referência	Fm. Piauí		Referência
		Gênero	Espécies	
Braquiópodes				
<i>Phricodothyris mourai</i>	Mendes, 1956a			
<i>Spirifer oliveirai</i>	Mendes, 1956a			
<i>Neospirifer dresseri</i>	Mendes, 1956a	X		Neste trabalho
<i>Crurithyris granularis</i>	Mendes, 1956a	X		Neste trabalho
<i>Punctospirifer leinzi</i>	Mendes, 1956a			
<i>Kiangsiella halliana</i>	Mendes, 1956b	X		Neste trabalho
<i>Derbyoides tapajoensis</i>	Mendes, 1956b			
<i>Streptorhynchus correanus</i>	Mendes, 1956b			
<i>Rhipidomella penniana</i>	Mendes, 1956b			
<i>Orthotichia morganiana</i>	Mendes, 1956b			
<i>Rhynchonella pipira</i>	Mendes, 1957			
<i>Cleidothyridina casteri</i>	Mendes, 1957			
<i>Composita reedi</i>	Mendes, 1957			
<i>Hustedia amarali</i>	Mendes, 1957			
<i>Hartina</i> ? <i>coutinhoana</i> – <i>Petria</i> n. comb.	Mendes, 1957			(n. comb., in Fonseca, 1990)
<i>Dielasma</i> ? <i>itaitubense</i>	Mendes, 1957			
<i>Lissochonetes amazonicus</i> - <i>Eolissochonetes</i> n. comb.	Mendes, 1959			(n. comb., in Fonseca, 1990)
<i>Buxtonioides amazonicus</i>	Mendes, 1959	X		Neste trabalho
<i>Brasilioproductus chandlessi</i>	Mendes, 1959	X		Neste trabalho
<i>Brasilioproductus chronici</i>	Mendes, 1959	X		Neste trabalho
<i>Linoproductus derbyi</i>	Mendes, 1959			
<i>Duarteia batesiana</i>	Mendes, 1959			
<i>Avonia rhomeana</i>	Mendes, 1959			
<i>Marginifera oddonei</i> – <i>Eomarginifera</i> n. comb.	Mendes, 1959	?X		(n. comb., in Fonseca, 1990)
<i>Kozlowskia petrii</i>	Mendes, 1959			
<i>Echinoconchus katzeri</i> – <i>Echinaria</i> n. comb.	Mendes, 1959			(n. comb., in Fonseca, 1990)
<i>Juresania amazonensis</i>	Mendes, 1959			
<i>Krotovia wallaciana</i> – <i>Scoloconcha</i> ? n. comb.	Mendes, 1959			(n. comb., in Fonseca, 1990)
<i>Heteralosia cornelliana</i>	Mendes, 1959			
Bivalves				
<i>Solenomya</i> ? sp.	Mendes, 1966			
<i>Sanguinolites</i> ? <i>chronici</i>	Mendes, 1966	X		Anelli, 1994; Assis, 1979
<i>Parallelodon hartii</i>	Mendes, 1966			
<i>Katzeria splendida</i>	Mendes, 1966			
<i>Avicullopinna</i> sp.	Mendes, 1966			
<i>Conocardium</i> sp.	Mendes, 1966			
<i>Pteria duartei</i>	Mendes, 1966	X		Anelli, 1994; Assis, 1979
<i>Myalina amazonica</i>	Mendes, 1966			
<i>Septimyalina lanei</i>	Mendes, 1966	X	X	Assis, 1979, Neste trabalho
<i>Schizodus amazonicus</i>	Mendes, 1966	X		Anelli, 1994; Assis, 1979
<i>Aviculopectinidae</i> gen. et. sp. ind.	Mendes, 1966	X		Anelli, 1994; Assis, 1979
<i>Aviculopecten camposi</i>	Mendes, 1966	X		Anelli, 1994; Assis, 1979
cf. <i>Edmondia</i> sp.				
<i>Wilkingia</i> ? sp.	Mendes, 1966	X		Anelli, 1994; Assis, 1979
<i>Streblochondria</i> sp.	Mendes, 1966			
<i>Lima</i> ? sp.	Mendes, 1966			
<i>Modiola</i> ? sp.	Mendes, 1966			
<i>Pleurophorus brasiliensis</i>	Mendes, 1966			
<i>Astartella langei</i>	Mendes, 1966	X		Anelli, 1994; Assis, 1979
Gastrópodes				
<i>Euphemites</i> sp.	Mendes, 1966	X		Neste trabalho
<i>Pharkidonotus amazonicus</i>	Mendes, 1966	X		Neste trabalho
<i>Euomphalus batistai</i>	Mendes, 1966	X	X	Neste trabalho
<i>Euconospira brasiliensis</i>	Mendes, 1966		X	Neste trabalho
<i>Itaitubia carinata</i>	Mendes, 1966			
<i>Worthenia</i> ? sp.	Mendes, 1966			
<i>Yunnanina</i> ? sp.	Mendes, 1966			

Naticopsinae gen. et. sp. indet.	Mendes, 1966			
<i>Pseudozygopleura</i> ? sp.	Mendes, 1966			
<i>Stephanozyga</i> ? sp.	Mendes, 1966			
<i>Orthonema</i> sp.	Mendes, 1966	X		
<i>Ianthinopsis</i> ? sp.	Mendes, 1966			
<i>Donaldina</i> ? sp.	Mendes, 1966			
Scaphopoda				
<i>Plagioglypta</i> sp.	Mendes, 1966			
Cefalópoda				
Orthocerida	Mendes, 1966	X		Neste trabalho
Corais				
<i>Sterostylus mendesi</i>	Pinto, 1977			
<i>Stereostylus leinzi</i>	Pinto, 1977			
<i>Amplexisaphrentis petrii</i>	Pinto, 1977			
<i>Dibunophyloides duncanae</i>	Pinto, 1977			
<i>Dibunophyloides geiseli</i>	Pinto, 1977			
<i>Multithecopora milanoi</i>	Pinto, 1977			
Trilobites				
<i>Phillipsia (Ameura) duartei</i>	Kegel (1951)	X		

Correlação

A correlação entre as faunas pensilvanianas do norte da América do Sul, inclusive as aqui tratadas, e do Meio-Oeste americano é limitada pelas incertezas inerentes às atribuições taxonômicas de nível específico, por tratar-se de material fóssil nem sempre apresentando a qualidade de preservação desejável. De fato, é pequeno o número de espécies comuns identificadas nas diferentes assembléias (tabela 1.3.). Embora a correlação ao nível de gênero não seja a ideal por tratar-se de entidades taxonômicas de maior aptitude, uma correlação tentativa das faunas sul e norte americanas é apresentada na tabela 1.3.

Outra limitação possível é a qualidade das amostras disponíveis. Pode-se argumentar, no entanto, que as formações geológicas acima referidas vêm sendo estudadas há muito tempo, de modo que o conhecimento da sua composição é, provavelmente, satisfatória.

A fauna da Formação Piauí apresenta composição similar a de outras faunas pensilvanianas do norte da América do Sul e Meio-Oeste americano (tabela 1.3). Dos gêneros presentes na Formação Piauí, 61% estão representados na Formação Itaituba, sendo esta a que apresenta maior afinidade genérica e específica na composição da fauna. 43% dos gêneros presentes na Formação Piauí é congenerica àqueles presentes na sequência Mississippiana-Pensilvaniana da Formação Amsden (Gordon *et al.* 1969; Gordon, 1975; Gordon & Pojeta, 1975). Outra fauna norte americana mostrando similaridade na composição faunística é a descrita por Hoare (1961) da sequência desmoinesiana do Missouri, EUA sendo 41% dos táxons da Formação Piauí congenericos.

Faunas pensilvanianas do norte da América do Sul apresentando composição similar a da Formação Piauí, porém menos expressivas, incluem as descritas da Formação Caño Indio

(Benedetto, 1980a), Formação Cerro Prieto (Newell *et al.* 1953), Seção La Jagua (Royo & Gomes, 1945, Stibane & Forero, 1969, *in* Rocha-Campos & Archangelski, 1985), Formação Palmarito (Benedetto & Odreman, 1977; Odreman & Wagner, 1979). Outras faunas pensilvanianas do norte da América do Sul com poucas similaridades na composição incluem as da Formação Rio Palmar (Benedetto, 1980a, c) Formação Mucuchachi (Benedetto, 1980b) e do Grupo Tarma (Newell *et al.* 1953).

1.4. MATERIAL E MÉTODOS

Coleções para comparação

As faunas de invertebrados marinhos estudadas apresentam fortes afinidades com diversas assembléias do Carbonífero superior do Norte da América do Sul e da América do Norte, que ocorrem, muitas vezes, silicificadas (*e.g.*, faunas da Formação Itaituba, Bacia do Amazonas e dos grupos Tarma e Copacabana, Peru). Um fator importante e de grande ajuda no estudo da taxonomia dos invertebrados da Formação Piauí são as coleções-tipo e de referência destas faunas pertencentes ao Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do IG/USP.

Parte da coleção-tipo dos braquiópodes silicificados da Formação Itaituba (Pensilvaniano superior) estudados por Mendes (1956a, b; 1957, 1959, 1966 em parte), encontra-se depositada nesta instituição, o que facilitou a análise direta das feições morfológicas dos táxons. Todo o material de braquiópodes da Formação Piauí pôde ser comparado diretamente com a coleção original estudada por Mendes. Outros grupos da Formação Itaituba, representados na coleção e ainda não descritos, incluem braquiópodes, gastrópodes e briozoários, grupos estes também presentes na Formação Piauí.

Uma coleção de referência muito importante, também disponível no Departamento, é a referente à fauna silicificada dos grupos Tarma (Carbonífero superior) e Copacabana (Permiano inferior) do Peru Newell *et al.* (1953), coletada por A.C. Rocha-Campos em 1969. O material é de excelente preservação e tem possibilitado a oportunidade de estudos comparativos, como no caso dos braquiópodes.

Tabela 1.3. Lista de gêneros (•) e espécies (sp.) de faunas pensilvanianas da América do Sul e do meio-oeste americano, comuns aos da Formação Piauí.

Táxons	Fm. Piauí	Fm. Itaituba	Fm. Amsden	Série Pensilvaniana Missouri	Fm. Cerro Prieto	Fm. Caño Indio	Seção La Jagua	Grupo Tanna	Fm. Palmarito	Fm. Rio Palmar	Fm. Mucuchachi
Bivalves											
<i>Palaeonucula</i>	•										
<i>Phestia</i>	•		•	•	•						
<i>Pteranites</i>	•	•	•			•					
<i>Leptodesma</i>	•		•								
<i>Pteria</i>	•	•		•							
<i>Streptopteria</i>	•				•						
<i>Aviculopecten</i>	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•
<i>Septimyalina</i>	•	sp.	•		sp.		sp.		sp.		sp.
<i>Rimnyxia</i>	•										
<i>Schizodus</i>	•	sp.	•	•		•					
<i>Permophorus</i>	•		•		•	sp.					
<i>Oriocrassatella</i>	•										
<i>Astartella</i>	•	•	•	•	•	•					
<i>Edmondia</i>	•	•	•	•	•						
<i>Sanguinolites</i>	•	•	•		•	•					
<i>Myonia</i>	•										
<i>Allorisma</i>	•					•					
<i>Wilkingia</i>	•	•	•	•	•	•					
<i>Cypricardella</i>	•		•								
Gastropodes											
<i>Bellerophon</i>	•	sp.		•							
<i>Euphemites</i>	•			•				•	•		
<i>Straparolus (Euomphalus)</i>	•	sp.		•				•			
<i>Euconospira</i>	•	•	•								
<i>Stegocoelia (Goniasma)</i>	•			•							
<i>?Girtyspira</i>	•										
<i>Strobilus</i>	•										
<i>Orthonema</i>	•	•		•							
Braquiópodes											
<i>Orbiculoides</i>	•		•	•							
<i>Eomarginifera</i>	•										
<i>cf. Marginifera</i>	•	•									
<i>cf. Brasilioproductus</i>	•	•									
<i>Buxtonia</i>	•				•			sp.			
<i>Linoproductus</i>	•	•	•	•	•		•		•	•	•
<i>cf. Crurithyris</i>	•	•		•		•	•	•		•	
<i>Neospirifer</i>	•	•	•	•		•	•	•	•	•	
Cefalópode											
<i>Orthoceras</i>	•	•									
Trilobites											
<i>Palladin</i>	•	•	•				•				
Briozoário											
<i>?Phylloporidinae</i>	•	•									

Finalmente, outra coleção do DPE, recentemente organizada, contendo 7.000 espécimes fósseis de diferentes idades e de muitas regiões do mundo, inclui inúmeras formas carboníferas e permianas comparáveis às da Formação Piauí. Alguns desses espécimes são utilizados neste estudo e estão ilustrados nas estampas para fins de comparação.

Problemas na preparação e análise morfológica dos invertebrados

A taxonomia dos invertebrados da Formação Piauí apresenta dificuldades na sua preparação mecânica, por tratar-se de material preservado em carbonatos extremamente duros, consumindo muito tempo na extração de um único espécime. Na maioria dos casos o material mineralizado original foi dissolvido, estando os fósseis representados apenas por moldes internos e externos. Dessa forma, nem sempre todos os caracteres presentes nas partes duras, tais como ornamentação, características internas relativas às inserções musculares e da estrutura da charneira, são observáveis. Estas dificuldades ocorrem, de modo especial, nos espécimes de braquiópodes, presentes em abundância nas facies Meruóca e Esperança.

Outro fator de complicação na análise da morfologia dos fósseis refere-se aos processos tafonômicos ocorridos antes do soterramento final. Formas escavadoras rasas (principalmente pelecípodes) e da epifauna (braquiópodes e gastrópodes), abundantemente representados, ocorrem em todos os carbonatos apresentando certo grau de retrabalhamento, com estruturas desgastadas ou corroídas. No caso dos pelecípodes, em que as valvas apresentam imagem especular uma da outra (com exceção da charneira) e gastrópodes, de concha univalve, o problema do retrabalhamento limita-se apenas à fragmentação e ao desgaste das conchas. Entre os braquiópodes, raramente preservados com as duas valvas, a desarticulação trouxe problemas mais sérios. Em alguns casos, apenas uma das valvas ou apenas uma das faces (interna ou externa) está preservada. É também difícil estabelecer com segurança a relação entre valvas braquiais e pediculares para a mesma espécie.

A metodologia empregada nas análises cladísticas serão citadas nas respectivas seções.

Abreviaturas relativas ao material analisado.

- AMNH American Museum of Natural History, New York, EUA.
- DGP Departamento de Geologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- DNPM Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil.
- DPE Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- DPE/Bi Coleção Didática de Moluscos Bivalves, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- DPE/Br Coleção Didática de Braquiópodes, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- DPE/Ga Coleção Didática Moluscos Gastrópodes, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- DZ Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Brasil.
- GP/1C Coleção Comparativa do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

- GP/1E Coleção de Entrada do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- GP/1T Coleção Tipo do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- IG-USP Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- LES Numeração provisória do material proveniente do calcário da Fazenda Esperança, Município de José de Freitas, Piauí, coletado em trabalho de campo realizado em agosto de 1995; material depositado no DPE.
- LMO Numeração provisória do material proveniente do calcário da Fazenda Mocambo, Município de José de Freitas, Piauí, coletado em trabalho de campo realizado em agosto de 1995; material depositado no DPE.
- MZSP Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- NMV National Museum of Vitoria, Victoria, Austrália.
- UI University of Indiana, Indiana, EUA.

2. PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Os nomes utilizados para as espécies novas na sistemática referente aos bivalves na minha Dissertação de Mestrado (Anelli, 1994) são invalidados pelo Artigo 9º do ICZN (*International Commission on Zoological Nomenclature*, 1985). Embora a atitude mais correta fosse a atribuição da solução “sp. n. 1” etc., naquele trabalho, a fim de não poluir a literatura informal com nomes inválidos, foram atribuídos nomes aos novos táxons lá erigidos (tabela 1.1.). Nesta tese, porém, são nomes provisórios (sp. n. 1 etc.) para os novos táxons erigidos.

São descritos nesta seção invertebrados pertencentes a grupos não incluídos nas análises cladísticas desenvolvidas nas seções posteriores (crassateláceos, productídeos e espiriferídeos). Estes incluem quatro espécies de moluscos bivalves, nove gastrópodes, um braquiópode inarticulado, um articulado, um trilobite e um briozoário.

Os conceitos de alongamento e obesidade presentes nas descrições dos moluscos bivalves estão de acordo com Stanley (1970).

Filo Mollusca

Classe Bivalvia Linné, 1758

Subclasse Pteriomorpha Beurlen, 1944

Ordem Mytiloida Férussac, 1822

Superfamília Pinnacea Leach, 1819

Família Pinnidae Leach, 1819

Gênero *Pteronites* M'Coy, 1844

Espécie-Tipo: *Solen pinnaeformis* Geinitz, 1848

Discussão: foram descritos de sedimentos neopaleozóicos da América do Sul e Estados Unidos, pinídeos apresentando margens dorsal e ventral retas: *Aviculopinna* sp. (Pensilvaniano do Peru, Newell *et al.* 1953), *A.* sp. (Permiano dos Estados Unidos, Winters, 1963), *A.* sp. (Pensilvaniano da Bacia do Amazonas, Brasil, Mendes, 1966) e *Pteronites* sp. (Pensilvaniano da Bacia do Parnaíba, Brasil, Anelli, 1994). A designação *Aviculopinna* Meek, 1864 é considerada sinônimo júnior de *Pteronites* (Cox *et al.*, 1969). Este último caracteriza-se pela posição do umbo a uma curta distância da extremidade anterior e pela ausência de uma carena mediana. Esta última feição, bem como a presença de costelas radiais, está presente na diagnose do gênero *Pinna* Linné, 1758. Material adicional, moldes internos

completos, não deformados, provenientes da Formação Piauí (calcários Mocambo e Contendas), estão disponíveis e permitem complementar a descrição de *Pteronites* sp. em Anelli (1994). O material aqui redescrito é atribuído ao gênero *Pteronites* devido a ausência da carena mediana. A presença de uma elevação tênue próxima à extremidade anterior da concha, associado à uma carena umbonal fraca no exemplar LES/4, possivelmente reflete a posição do umbo. Este último caráter, no entanto, precisa ser confirmado por meio de material adicional.

Pteronites sp. n. ?

Est. 1 , Figs. 1-4

Diagnose: concha grande, ornamentada por rugosidades concêntricas.

Sinonímia: *Pteronites* sp. Anelli, p. 28, 1994.

Material-tipo: holótipo LES/4; parátipo LMO 118.

Estrato-tipo: Formação Piauí, Neocarbonífero.

Localidade-tipo: calcário esperança, Fazenda Esperança.

Material: dois moldes internos completos, com valvas conjugadas e oito moldes internos fragmentados.

Descrição: concha grande, de até 14,8 cm de comprimento, equivalve, muito alongada, comprimida; uma carena pouco nítida, associada à uma fraca saliência da margem dorsal próxima à extremidade anterior pode indicar a posição do umbo. Margens dorsal e ventral retas; extremidade anterior aguda formando ângulo de 28° no espécime LES/4 e de 13° no espécime LMO/118; extremidade posterior não preservada integralmente em todos os espécimes; ornamentação constituída por rugas uniformemente espaçadas, de largura irregular variando de 1 a 2 mm. Feições internas não preservadas.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Altura	Alongamento	Obesidade
LES/4	12,3	1	5,3	2,3	5,3
LMO/118	14,8	2,7	4,5	3,3	1,6

Ocorrência: calcários Mocambo e Esperança.

Discussão: é notável a variação na obesidade apresentada pelos dois exemplares aqui descritos LES/4 (calcário Esperança) LMO/118 (calcário Mocambo), bem como a variação no ângulo da extremidade anterior. De fato, o exemplar LES/4 presente no calcário Esperança apresenta variações morfológicas que podem agrupá-lo ao gênero *Pinna*. Por exemplo, este espécime é relativamente mais alto na região posterior, apresenta sinais fracos junto à margem anterior que podem indicar a presença de costelas radiais, estas duas características são diagnósticas do gênero *Pinna*. Por outro lado, o material do calcário Mocambo apresenta maior obesidade. Não é descartada, portanto, a hipótese de tratarem-se de espécies distintas. No momento o material é provisoriamente alocado em *Pteronites*, até que material adicional revele características morfológicas internas.

A espécie da Formação Piauí é muito semelhante a *Aviculopinna* descrita por Newell *et al.* (1953) do Pensilvaniano do Peru. Contudo, difere daquela por ser espécie de maior tamanho, e pelo padrão de ornamentação constituído por rugosidades enquanto a espécie peruana apresenta-se ornamentada apenas por linhas de crescimento.

Outras espécies atribuídas a *Aviculopinna*, na América do Sul, incluem *Aviculopinna* sp. (Mendes, 1966) e *Aviculopinna americana* Meek, descrita por Duarte (1938), ambas da Formação Itaituba. Trata-se, contudo, de material muito mal preservado o que impede uma comparação mais pormenorizada. No entanto, os espécimes da Formação Piauí diferem de todos os espécimes acima citados pelo grande tamanho.

Ordem Pterioda Newell, 1965

Subordem Pteriina Newell, 1965

Superfamília Ambonychiacea Miller, 1877

Família Myalinidae Frech, 1891

Gênero *Septimyalina* Newell, 1942

Espécie-tipo: *Myalina perattenuata* Meek & Hayden, 1858

Discussão: dentre os caracteres indicados por Cox *et al.* (1969:N291) como diagnósticos do gênero *Septimyalina* está a cavidade umbonal coberta anterodorsalmente pela plataforma da charneira. Skelton (1985) acrescenta como caráter diagnóstico de *Septimyalina* a presença de bicos fracos, prosógiros, e margem ventral arredondada, encurvada para baixo. Estas mesmas características, levou a atribuição do material da Formação Piauí ao gênero *Septimyalina*.

Septimyalina lanei Mendes

Est. 2, Figs. 1-10

Sinonímia: *Septimyalina lanei*, Mendes (1966), p. 40**Material:** treze moldes internos de valva esquerda e um de valva direita.

Descrição: concha prosóclina apresentando umbos proeminentes; linha de charneira reta, formando ângulo aberto (120° – 140°) com a margem posterior, esta levemente convexa; área ligamentar dorsal estriada; margem ventral arredondada, margem anterior levemente convexa abaixo da altura média e, acima desta, levemente convexa. Ornamentação constituída por lamelas concêntricas imbricadas, fracamente marcadas, regularmente espaçadas, linhas de crescimento bem marcadas. Septo umbonal visível no espécime (LMO/99b, est. 2, figs. 5, 6). Outras feições internas desconhecidas.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Altura
LMO/153	5,3	6,0
LMO/99A	5,3	5,2
LMO/122	3,9	(4,1)
LMO/4	3,4	3,2
LES/42	4,2	4,8
LES/49	3,8	4,2
LMO/101C*	2,5	3,8

Obs.: (), dimensão estimada; *, valva direita

Ocorrência: calcários Mocambo e Esperança.

Discussão: formas sul-americanas atribuídas a *Septimyalina* ocorrem nos carbonatos da Formação Itaituba (Mendes, 1966), e em sedimentos pensilvanianos do Peru (Newell *et al.*, 1953). A espécie peruana é claramente distinta do material aqui descrito pela forma geral, com margem dorsal prolongada até a extremidade posterior da concha. Mendes (1966) erigiu *S. lanei*, distinta de *S. perattenuata* (Pensilvaniano da América do Norte) por ser mais oblíqua e por não possuir lamelas crenuladas imbricadas. De fato, a crenulação das lamelas é bem evidente na espécie norte-americana mas ausente também nos espécimes da Formação Piauí. As espécies das formações Piauí e Itaituba assemelham-se por serem mais oblíquas

que *S. perattenuata* (Meek & Hayden) e pelo caráter côncavo-convexo da margem anterior. Dessa forma, os espécimes da Formação Piauí são atribuídas a *S. lanei* Mendes, 1966.

Subclasse Anomalodesmata Dall, 1889

Superfamília Pholadomyacea Fleming, 1828

Família Edmondiidae King, 1850

Discussão: Runnegar & Newell (1974) revisaram a classificação da família Edmondiidae e redescreveram a morfologia de espécies atribuídas a este táxon. A presença de um sulco na charneira de cada valva, normalmente apresentando cicatrizes, interpretadas por aqueles autores como inserções de músculos suspensores, agrupa as espécies atribuídas aos gêneros *Edmondia* de Koninck, 1842, *Scaldia* De Ryckholdt, 1852, *Cardiomorpha* De Koninck, 1852 e *Allorisma* King, 1844. Embora este caráter não seja visível no material da Formação Itaituba, este é atribuído provisoriamente à família Edmondiidae com base na semelhança com o padrão de ornamentação e forma geral.

Gênero *Edmondia* de Koninck, 1842

Espécie –tipo: *Isocardia unioniformis* Phillips, 1836

Discussão: em sua maioria, os caracteres utilizados como diagnósticos do elenco de gêneros que compõem Edmondiidae, referem-se a feições internas da charneira e cicatrizes musculares (Runnegar & Newell, 1974). Uma feição importante de *Edmondia* é a presença de uma crista projetada sobre a linha de charneira de ambas as valvas, onde ocorrem cicatrizes dos músculos que sustentam as vísceras. A ornamentação pode variar de ausente a lamelas que podem ou não apresentar estriações radiais.

Espécies atribuídas ao gênero *Scaldia* apresentam forma circular e dentes bem desenvolvidos em cada uma das valvas.

Cardiomorpha, ?*C.* sp. (Girty, 1903, 1910), ?*C. inflata* (Gordon *et al.*, 1969) têm formas bem características, todas apresentando certa redução na altura da região anterior, possivelmente relacionada a um hábito de semi-infauna bissada, segundo Stanley (1972).

Runnegar & Newell (1974) diagnosticaram *Allorisma* como uma concha alongada, apresentando ornamentação externa constituída de rugosidades grosseiras, com charneira e musculatura semelhantes às de *Edmondia*, porém, com um suporte (*buttress*) proeminente atrás da área de inserção da musculatura pedial anterior.

Infelizmente, nenhuma das características internas citadas acima foi verificada no material da Formação Itaituba. Os espécimes são semelhantes na forma e ornamentação a espécimes silicificados atribuídos a *Edmondia*, proveniente do Permiano do Texas e Novo México, ilustrados por Runnegar & Newell (1974, Fig. 2), do Carbonífero de Ohio (Morningstar, 1922, Est. 10, Fig. 7) , e do Permiano do Perú (Newell, *et al.* 1953, Est. 33, Fig. 3a, b) sendo portanto provisoriamente atribuídas a este gênero.

cf. *Edmondia* sp.

Est. 3, Fig. 1

Material: duas valvas esquerdas silicificadas.

Descrição: concha variando no comprimento entre 2,4 – 3,2 cm; moderadamente alongadas, infladas; umbos salientes sobre a linha de charneira, com bicos prosógiros; cristas umbonais ausentes; margens anterior, ventral e posterior levemente convexas; margens dorsal e ventral paralelas; ornamentação constituída por cristas concêntricas bem marcadas, com espaçamento crescente a partir do umbo na direção posterior, apresentando linhas de crescimento bem marcadas entre as cristas; lúnula e escudo aparentemente ausentes. Características internas da charneira e musculatura não visíveis.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Altura	Alongamento	Obesidade
GP/IE 2562 ^a	2,4	(1,4)	1,9	1,41	(1,35)
GP/IE 2562b	(3,2)	(1,6)	2,7	(1,23)	(1,6)

Ocorrência: Formação Itaituba.

Discussão: Duarte (1938) ilustrou espécimes de *Edmondia* provenientes de argilitos carboníferos próximos ao rio Jatapú. Embora as ilustrações sejam insatisfatórias para comparação, é possível notar que aqueles espécimes apresentam redução na altura da região

anterior, como discutido anteriormente para *Cardiomorpha*, sendo portanto distinta, na sua forma, dos espécimes aqui descritos.

Os espécimes da Formação Itaituba assemelham-se, na forma geral e padrão de ornamentação, aos descritos do Permiano do Peru por Newell *et al.* (1953), podendo tratar-se de táxons coespecíficos. Feições externas desses bivalves assemelham-se as de *E. aspinwallensis* Meek, redescritas de carbonatos da Formação Conemaugh, Pensilvaniano de Ohio por Morningstar, 1922.

Gênero *Allorisma* King, 1844

Espécie –tipo: *Sanguinolaria sulcata* Phillips, 1836

Discussão: dos caracteres indicados por Runnegar & Newell (1974) como diagnósticos do gênero *Allorisma*, somente o padrão de ornamentação, formado de rugosidades concêntricas, bem marcadas, estão presentes no material da Formação Piauí. Dessa forma, os dois únicos espécimes disponíveis são atribuídos tentativamente a este gênero.

cf. *Allorisma* sp.

Est. 3 , Figs. 2 – 4

Material: dois moldes compostos.

Descrição: concha variando entre 2,8 – 4,5 cm, moderadamente alongada, fortemente inflada; umbo pouco proeminente, posicionado junto à margem anterior, levemente acima da linha de charneira, com bico prosógiro, apresentando uma carena posterior fracamente marcada; margens dorsal e ventral, respectivamente, levemente côncava e levemente convexa, paralelas; extremidade posterior e anterior arredondadas. Lúnula e escudo, embora não perfeitamente visíveis, fracamente marcadas. Ornamentação formada por rugosidades concêntricas, bem marcadas, de largura irregular e regularmente espaçadas. Características internas da charneira e musculatura não visíveis.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Altura	Alongamento	Obesidade
DNPM 223	2,8	1,7	2,1	1,25	1,23
LMO/96	(4,5)	(2,4)	3,0	(1,5)	(1,25)

Ocorrência: calcário Mocambo.

Discussão: Newell *et al.* (1953) redescreveram *Allorisma barringtoni* Thomas do Pensilvaniano do Peru. Embora, do meu ponto de vista, nem todos os espécimes ilustrados por aqueles autores (Est. 32, figs. 1-7) devam ser atribuídos ao gênero *Allorisma*, é grande a semelhança do material da Formação Piauí, com alguns espécimes lá representados (Est. 32, Figs. 4, e 5a, b). Os espécimes peruanos lembram o material aqui descritos pelo padrão de ornamentação e forma geral. O padrão de ornamentação do material peruano é, contudo, mais regular, apresentando espaços côncavos entre cada ruga. É porém, difícil a atribuição específica do material aqui descrito sem o conhecimento das feições internas. Espécimes atribuídos a *Allorisma* foram descritos de sedimentos do Permiano da Bacia do Paraná, Brasil (Rocha-Campos, 1969; est. 3, figs. 6, 7, 8), diferindo, contudo, pela ornamentação constituída por rugosidades mais espessas, irregularmente espaçadas. *A. inflectoventris* (Harrington) do Permiano da Argentina é espécie mais alongada, com umbo posicionado próximo ao comprimento médio da concha (est. 3, fig. 5).

Classe Gastropoda Cuvier, 1797

Ordem Archaeogastropoda Thiele, 1925

Subordem Bellerophontina Ulrich & Scofield, 1879

Família Bellerophontidae M'Coy, 1851

Subfamília Bellerophontinae M'Coy, 1851

Gênero *Bellerophon* de Montfort, 1808

Espécie-tipo: *Bellerophon vasulites* de Montfort, 1808

Bellerophon (Pharkidonotus) amazonicus (Mendes)

Est. 9, Figs. 1-7

Sinonímia: *Pharkidonotus amazonicus* Mendes, 1966:17-18, est. 1; figs 3-4.

Material: cinquenta e um espécimes, moldes internos e externos.

Descrição: concha com enrolamento planispiral, globosa, de perfil semi-ovalado, variando no comprimento entre 1,4 – 3 cm. Abertura ampla, de formato semi circular, apresentando margem posterior côncava e margem anterior convexa. Margens laterais da abertura espessadas, fechando parcialmente o umbílico em alguns espécimes. A margem anterior é

arqueada, apresentando um sinus profundo na largura média. Selenizona ampla, fracamente elevada na região anterior. Superfície da concha coberta por numerosas linhas de crescimento bem marcadas, que se originam no umbílico, encurvadas fracamente, e mais fortemente junto à selenizona. Rugas colabrais muito fracas são visíveis em alguns espécimes. Inductura parietal não visível.

Dimensões (cm):

Espécime	Altura	Largura	Comprimento
DNPM 188	2,4	2,7	3,0
LMO/17A	2,0	2,4	2,0
MO A s/n	1,6	(2,0)	2,1
DNPM s/n 7A	1,5	1,7	2,0
DNMP 290 ^o	2,1	2,7	3,1
DNPM 110	-	1,4	1,4
LMO/5 ^o	2,0	3,0	3,0
DNPM 131 ^o	1,3	1,8	1,8

Obs: (^o)molde interno.

Ocorrência: calcários Mocambo e Meruóca.

Discussão: Batten (1995:6-7) discutiu a dificuldade de se caracterizar morfologicamente espécies de belerofontídeos como entidades taxonômicas válidas. A ausência de feições diagnósticas no grande número de espécies descritas, de diferentes regiões e idades, dificulta a comparação morfológica e o entendimento das relações de afinidades, na maioria dos casos. O material da Formação Piauí não foge a esta regra, porém caracteriza-se, principalmente, pelo padrão de ornamentação consistindo apenas de linhas de crescimento e selenizona mais elevada na porção anterior da concha. *Bellerophon* (*Bellerophon*) *crassus* Meek & Worthen, redescrito por Batten (1995:195, Fig. 1) de sedimentos morrowanos da Formação Magdalena, Texas, difere do material da Formação Piauí pelo tamanho reduzido. *Bellerophon* sp.1, descrito por Newell *et al.* (1953:129, Est. 27, Figs. 7a, b, c) difere do material da Formação Piauí por ser criptonfalosa (umbílico não visível) e mais fortemente achatada dorso-ventralmente. Mendes (1966:17-18, Est. 1, Fig. 3 e 4) descreveu *Pharkidonotus amazonicus* de sedimentos carboníferos da Formação Itaituba. Os espécimes foram descritos como anonfalosos, mas a julgar pela ornamentação colabral, elevação modesta da selenizona e pelo fato de a ausência do umbílico poder ser um artefato da tafonomia, é possível que os exemplares da Formação Piauí sejam coespecíficos ao material da Formação Itaituba. Infelizmente, o holótipo 7-1005 indicado por Mendes (1966) como depositado na Coleção do

Departamento de Geologia e Paleontologia não foi encontrado, impossibilitando uma comparação direta com o material da Formação Piauí.

Um espécime de *Bellerophon* sp. (est. 12, figs. 1-3) do Carbonífero (sem procedência) utilizado para comparação, difere do material da Formação Piauí por apresentar perfil circular, linha de selenizona mais estreita e ornamentação constituída por rugas finas fracamente marcadas.

Bellerophon (Pharkidonotus) sp. n.

Est. 9, Fig. 8-10

Diagnose: ampla superfície achatada entre a fileira de nódulos ao longo de todo o perímetro da concha e área da selenizona fortemente elevada na região anterior.

Material-tipo: holótipo GP/1E/1795.

Estrato-tipo: Formação Piauí, Neocarbonífero.

Localidade-tipo: calcário Mocambo, Município de José de Freitas, PI.

Material: um espécime, molde externo.

Descrição: concha de enrolamento planispiral, comprimida dorso-ventralmente, anônfa. Selenizona ampla sobre uma carena fortemente elevada na região anterior da concha. Ornamentação na região anterior, constituída por linhas de crescimento finas; região posterior ornamentada por rugas colabrais regularmente espaçadas. Na porção posterior, a superfície dorsal mediana é achatada, limitada lateralmente por duas fileiras de nódulos, formados pela interseção da ornamentação colabral e cristas que delimitam a selenizona. Inductura parietal não visível.

Dimensões:

Espécime	Altura	Largura	Comprimento
GP/1E 1795	(1,2)	(1,8)	1,7

Ocorrência: calcário Mocambo.

Discussão: embora um único exemplar, molde externo, tenha sido identificado no calcário Mocambo, as feições apresentadas apresentam-se suficientes para a proposição de uma nova espécie. *Euphemites nodocarinatus* (Hall), registrado por Hoare (1961) no Desmoinesiano do

Missouri, apresenta área da selenizona mais estreita e nódulos menos espaçados que a espécie da Formação Piauí.

Família Sinuitidae Dall em Zittel-Eastman, 1913

Subfamília Euphemitinae Knight, 1956

Euphemites Waarthin, 1930

Espécie-tipo: *Bellerophon urii* Fleming, 1828

Discussão: o gênero *Euphemites* é reconhecido pela presença de cordas espirais ornamentando a concha, e por uma selenizona ampla. Este gênero difere de *Retispira* Knight, 1945 da Formação Magdalena, Texas (Batten, 1995) pela ausência do padrão reticulado da ornamentação.

Euphemites sp.

Est. 13, Figs. 1 e 2

Material: um espécime, molde interno, com restos de concha preservados sobre a superfície do molde.

Descrição: concha com enrolamento planispiral, fortemente involuta. Selenizona ampla, fracamente elevada na superfície dorsal da concha, posicionada entre duas cristas bem marcadas. Ornamentação constituída por cordas espirais finas, presentes apenas sobre a superfície posterior da concha. Abertura fortemente côncavo-convexa. Características do umbílico e inductura parietal não visíveis.

Dimensões (cm):

Espécime	A	L	C
GP/IE 1868	1,6	(1,8)	2,1

Ocorrência: Formação Piauí, calcário Meruóca.

Discussão: um único exemplar, reconhecido no calcário Meruóca, apresenta resto de concha mostrando a ornamentação constituída por cordas espirais. O material identificado por Newell *et al.* (1953:133, Est. 27, figs. 3 a e b) no Grupo Tarma, Peru, (Pensilvaniano médio) não apresenta selenizona visível na superfície da concha silicificada. No espécime da Formação Piauí, a selenizona não é visível onde resto de concha está preservado, mas está presente

como uma cicatriz, próxima à abertura onde a concha foi parcialmente removida. É possível que a selenizona seja visível, como a impressão, apenas no molde interno. O espécime identificado por Mendes (1966:16 e 17, Est. 1, fig. 2) é muito semelhante aos espécimes da Formação Piauí, tanto na proeminência das cordas espirais, como nas dimensões e pode tratar-se de táxon coespecífico. Contudo, o material está ilustrado de maneira insatisfatória.

Subordem Euomphalacea de Koninck, 1881

Família Euomphalidae de Koninck, 1881

Straparolus de Monfort, 1810

Espécie tipo: *S. dionysii*, de Monfort, 1810: 74.

Straparolus (*Euomphalus*) J. Sowerby, 1814

Espécie tipo: *Straparolus pentangulus* J. Sowerby, 1814

Discussão: embora morfologicamente próximos a *S. Amphiscapha* Knight, 1942, os espécimes da Formação Piauí foram atribuídos a *Straparolus* (*Euomphalus*) pela presença de forte concavidade na face inferior e a ausência da forte carena na face superior das voltas, feições presentes no primeiro gênero.

Straparolus (*Euomphalus*) *batistai* Mendes

Est. 10, Figs. 1-11

Material: dezoito espécimes, moldes internos e externos, com raros restos de concha recristalizados preservados.

Descrição: concha discóide, com espira levemente elevada, amplamente faneronfalosa, de seção transversal subquadrada em todas as voltas. Face superior da concha carenada, levemente convexa; face inferior fortemente côncava. Face superior das voltas iniciais achatada, tornando-se levemente convexa nas voltas mais novas; face inferior das voltas carenada, fracamente côncava. Face lateral externa das voltas levemente convexa. Limites entre as superfícies superior, lateral e inferior separadas por carenas fracas e lisas. As voltas tocam-se ao longo de toda a ontogenia da concha; a sutura nas superfícies superior e inferior são profundas e distintas. O quarto final da última volta desloca-se distintamente pelo eixo de

enrolamento na direção ventral. *Nucleus* não visível. Linhas de crescimento bem marcadas, com padrão sigmoidal nas superfícies superior e inferior. Zonas de espessamento das linhas de crescimento ausentes. Características da abertura não visíveis.

Dimensões (cm):

Espécime	Altura	Largura
s/n	0,9	2,3
DNPM 267	-	2,6
MO/5	-	2,9
DNPM s/n7B	(0,8)	1,7
DNPM s/n7C	(1,0)	1,8
DNPM 077	(1,4)	-
GP/IE 1703a ^d	0,7	1,7

Ocorrência: calcário mocambo.

Discussão: Duarte (1938) identificou *Euomphalus sulcifer* Girty e *E. luxus* White em rocha carbonífera aflorante na área do Rio Jatapu, Amazonas. Contudo, as descrições são pobres e a qualidade das figuras insuficientes para comparação.

Mendes (1966:19) descreveu espécimes de *Euomphalus batistai* coletados por Derby no século passado e identificados apenas como provenientes de área próxima à cidade de Itaituba, PA, provavelmente correspondentes à Formação Itaituba (Pensilvaniano). A descrição dos espécimes, incluindo as dimensões, são perfeitamente compatíveis com o material da Formação Piauí, devendo tratar-se de mesma espécie.

Apesar de suas grandes dimensões, o exemplar a que Mendes (1966:19) se referiu como proveniente da localidade de Bom Jardim, depositado nas coleções do IG/USP, mostra a mesma morfologia de *Straparolus (Euomphalus) batistai* (est. 10, fig. 12).

Euomphalus browni Thomas, do Pensilvaniano Médio, Grupo Tarma, Peru, redescrito por Newell *et al.* (1953) difere do material da Formação Piauí por possuir as superfícies inferior e superior côncavas, e pelo maior diâmetro relativo da região terminal da última volta.

Straparollus (Euomphalus) muricatus registrado por Batten (1995) de sedimentos morrowanos da Formação Magdalena, Permiano do Texas, difere da espécie da Formação Piauí pela concavidade da superfície superior de cada volta e pelas dimensões muito reduzidas.

Subordem Pleurotomariina Cox & Knight, 1960

Superfamília Pleurotomariacea Swainson, 1840

Família Eotomariidae Wenz, 1938

Subfamília Eotomariinae Wenz, 1938

Tribo Ptychomphalides Wenz, 1938

Gênero *Euconospira* Ulrich in Ulrich e Scofield, 1879

Espécie tipo: *Pleurotomaria turbiniformis* Meek & Worthen, 1861

Discussão: o material disponível é escasso, incluindo dois exemplares: um molde interno fragmentado (LMO/158), não apresentando a última volta e abertura, e um molde externo (LES/21), deformado, com apenas uma das voltas preservadas, apresentando as linhas de crescimento. A diagnose de Peel (1985:104) para o gênero *Euconospira* Ulrich, 1879, inclui como feições diagnósticas a presença de “fortes carenas” na região inferior de cada volta, uma feição possivelmente presente nos espécimes da Formação Piauí, porém pouco visível. Os espécimes da Formação Piauí são atribuídos a este gênero por apresentarem forma geral, características do umbílico, posição da selenizona e ausência de nódulos como ornamentação e linhas de crescimento características de *Euconospira*, como ilustrado por Knigh *et al.* (1960:1203, figs. 118, 10) e Pell (1985:105; Fig. 6.6.14).

Euconospira cf. *brasiliensis* Mendes, 1966

Est. 11, Figs. 9-14

Material: três espécimes, moldes internos, fragmentados

Descrição: concha troquiforme, com até 5 revoluções nos exemplares examinados, última volta levemente expandida. Faces de cada revolução achatadas, diminuindo em inclinação nas voltas mais jovens, conferindo o formato ligeiramente convexo ao perfil lateral da concha. *Nucleus* não visível. Ângulo apical em torno de 70°. Suturas distintas, não encobertas pela volta posterior. Área de localização da selenizona estreita, no limite entre as faces superior e inferior de cada revolução. Carenas não visíveis. Face inferior da última volta levemente convexa. Umbílico estreito. Linhas de crescimento, visíveis no exemplar LES/21, muito finas, prosóclinas. Abertura não visível.

Dimensões (cm):

Espécime	Altura	Diâmetro	Ângulo apical
LMO/158	(2,4)	(2,8)	70°

Ocorrência: calcários Mocambo e Esperança.

Discussão: Mendes (1966:20-21, Est. 1, fig. 7) descreveu *Euconospira brasiliensis* de calcário da Formação Itaituba. Embora este material não esteja disponível para análise e a ilustração do espécime não seja de boa qualidade, feições descritas tais como o ângulo apical em torno de 70°, selenizona estreita, e dimensões, sugerem coespecificidade com o material da Formação Piauí.

Omphalotrochus obtusispira (Schumard, 1859), do Grupo Copacabana, Permiano do Peru (Newell *et al.* 1953), apresenta duas carenas que delimitam uma superfície lateral e inferior na face superior da concha, características estas ausentes no material das formações Piauí e Itaituba. Além disso, essa espécie é amplamente faneronfalosa.

Euconospira disjuncta, descrita por Yochelson (1962:30, Est. 5, figs. 36, 39, 41-42; *apud* Gordon *et al.* 1969) de sedimentos mississipianos de Arkansas e Oklahoma apresenta selenizona estreita, umbílico estreito e linhas de crescimento semelhantes ao material da Formação Piauí e Itaituba. Contudo, a presença de uma superfície inferior na face superior da concha é uma característica muito marcante que a distingue de *E. brasiliensis* Mendes, 1966.

Duas espécies do Carbonífero superior do Texas, EUA, *Trepospira depressa* (Conrad) (est. 12, figs. 8-10), e *Worthemia tabulata* (Conrad) (est. 12, fig. 6 e 7), distinguem-se do material da Formação Piauí, dentre outras características, pelo forte achatamento apical-abapical na primeira espécie, e pela separação das faces inferior e superior de cada volta por uma carena muito proeminente. Nos dois casos a ornamentação por nódulos é bastante evidente.

Os espécimes da Formação Piauí são tentativamente atribuídos a *Euconospira brasiliensis* Mendes, 1966.

?Archaeogastropoda

Subordem Murchisoniinae Cox & Knight, 1960

Superfamília Murchisoniacea Koken, 1896

Família Murchisonidae Koken, 1896

Goniasma Tomlin, 1930

Espécie tipo: *Murchisonia lasallensis* Worthen, 1890

Discussão: o gênero *Goniasma* Tomlin, 1930 é comumente encontrado em sedimentos do Pensilvaniano médio das Américas e Europa. Caracteriza-se pela face superior, de cada volta, lisa e pelo par de carenas e selenizona situados inteiramente na face inferior, sendo a carena mais superior coincidente com a borda inferior da selenizona. Batten (1995:20) propôs

Goniasma como subgênero de *Stegocoelia* por possuir selenizona inteiramente colocada na face inferior de cada revolução, tendo o limite superior sobre a dobra periférica.

Stegocoelia (Goniasma) lasallensis (Worthen)

Est. 11, Figs. 1-7

Espécie-tipo: *Murchisonia (Stegocoelia) compacta* Donald, 1889

Material : seis espécimes, moldes externos e internos.

Descrição: Concha cônica, turritelada. Espécimes maiores apresentando até 10 revoluções. Ângulo apical variando entre 20° – 27° . Faces superior e inferior de cada volta, retas ou muito fracamente côncavas, separadas por forte dobra periférica de ângulo em torno de 135° no comprimento médio, situada na altura mediana de cada volta. Sutura rasa. Largura de cada revolução igual a duas vezes a altura. Face superior lisa; face inferior apresentando selenizona e três carenas, sendo a mais inferior fraca, posicionada sobre a sutura ou imediatamente acima. Umbílico anônfalo. Selenizona levemente côncava, ocupando aproximadamente um quinto do comprimento de uma revolução, com margem superior coincidente com a dobra periférica da revolução e margem inferior sobre carena superior. Espaçamento entre as carenas pouco maior que a largura da selenizona. Uma terceira carena está presente na última volta. Feições da abertura, tais como a dobra da selenizona e lábios, não preservados. Linhas de crescimento não preservadas.

Dimensões (cm):

Espécime	Altura	Diâmetro	Ângulo apical
GP/1E 4058	1,5	0,5	20°
DNPM 270	1,2	0,5	23°
GP/1E 1583	1,7	0,6	21°
GP/1E 4039D	0,8	0,3	27°

Ocorrência: calcário Mocambo e siltito arroxeadado da Formação Piauí, de proveniência incerta.

Discussão: Newell *et al* (1953:135-136, Est. 28, fig. 5) atribuíram duvidosamente espécimes silicificados, fragmentários, provenientes do Grupo Copacabana, Peru, ao gênero *Goniasma*. As descrições não incluem a presença de carenas na face inferior de cada revolução, além daquela que marca o limite inferior da selenizona. Uma carena na face superior, junto à sutura, parece estar presente no exemplar ilustrado.

Hoare (1961:162, Est. 22, figs 19-20) descreveu *Goniasma lasallensis* do Desmoinesiano do sudeste do Estado do Missouri. O material da Formação Piauí deve ser coespecífico de *Goniasma lasallensis*, variando apenas por possuir uma terceira costela na última volta.

Stegocoelia (*Goniasma*) *lasallensis* identificada por Batten (1995) da Formação Madalegna (Morrowano), Texas, difere do material da Formação Piauí pela selenizona mais larga e pela forte concavidade da face superior das revoluções. O próprio autor questiona a sua atribuição do material do Texas à espécie *S. (Goniasma) lasallensis*.

Donaldina? Knight, 1933, sp. descrita por Mendes (1966, Est. 1, Fig. 11), da Formação Itaituba, difere do material da Formação Piauí pelo ângulo apical pronunciado (em torno de 40°, est. 12, figs. 4 e 5), e pela concavidade mais marcada e uniforme dos flancos laterais de cada volta.

Subclasse Opisthobranchia Milne Edwards, 1848

Ordem Cephalaspidea Fischer, 1883

Superfamília Acteoninacea D'orbigny, 1842

Família Acteoninidae Pchelincev, 1960

Girtyspira Knight, 1936

Espécie tipo: *Bulimella canaliculata* Hall, 1856

Discussão: ver discussão em Kolmann & Yochelson (1976) e Erwin (1988a).

? *Girtyspira* sp.

Est. 13, Fig. 3

Material: um único exemplar, molde interno.

Descrição: concha pequena, fusiforme, turritelada. Ângulo apical em torno de 20°. Largura de cada revolução pouco maior que o comprimento, conferindo uma forma subquadrada a cada volta. Face lateral de cada revolução levemente convexa. Dobra periférica não visível no molde interno. Sutura estreita e profunda. Feições da abertura, umbílico e ornamentação não visíveis.

Dimensões (cm):

Espécime	Altura	Diâmetro	Ângulo apical
----------	--------	----------	---------------

LMO/143	(1,1)	0,4	20°
---------	-------	-----	-----

Ocorrência: calcário Mocambo.

Discussão: o exemplar é tentativamente atribuído ao gênero *Gyrtispira* Knigt, 1936, presente em sedimentos do Carbonífero e Permiano da América do Norte e Europa. Por tratar-se de um único exemplar, molde interno, algumas das feições diagnósticas, como por exemplo as presentes na abertura, não estão acessíveis no exemplar, dificultando a comparação morfológica com outros grupos. Batten (1995:35, fig. 50) descreveu *Girtyspira minuta* (Stevens, 1858), de sedimentos morrowanos da Formação Magdalena (Morrowano), Texas. *G. minuta* distingue-se do material da Formação Piauí apenas por possuir a última volta um pouco mais inflada. Um outro gênero, *Meekospira*, também presente na Formação Magdalena (Batten, 1995), assemelha-se ao material aqui descrito. Trata-se, contudo, de uma forma mais fortemente turrítelada. *Gyrtispira* parece estar ausente Paleozóico superior do Peru (Newell *et al.* 1953) e Formação Itaituba (Mendes, 1966).

Ordem Caenogastropoda Cox, 1959

Superfamília Subulitacea Lindström, 1884

Família Subulitidae Lindström, 1884

Subfamília Soleniscinae Wenz, 1938

Gênero *Strobeus* de Koninck, 1881

Espécie-tipo: *Strobeus ventricosus* de Koninck, 1881:26, por designação subsequente de Cossmann, 1909:102. = *Ianthinopsis* Meek & Worthen, 1866; *Sphaeorodonta* Keyes, 1889.

Discussão: Erwin (1988b) revisou o gênero *Strobeus*. Dentre as feições mais características do gênero estão a presença de uma dobra columelar e a última volta inflada. Embora a abertura não esteja preservada para o reconhecimento de uma dobra columelar, o material da Formação Piauí é tentativamente atribuído a este gênero pelas características da última volta e forma geral.

Strobeus sp.

Est. 11, Fig. 8

Material: um molde interno fragmentado.

Descrição: concha pequena, fusiforme, apresentando até 4 revoluções. Ângulo apical em torno de 45°. Largura de cada revolução aproximadamente duas vezes a altura. Volta do corpo levemente expandida. Dobra periférica e carenas ausentes. Faces laterais das revoluções levemente convexas. Sutura profunda e estreita. Feições da última revolução, abertura, umbílico e ornamentação não visíveis.

Dimensões (cm):

Espécime	Altura	Diâmetro	Ângulo apical
LMO/13	1,3	0,8	45°

Ocorrência: calcário Mocambo.

Discussão: por tratar-se apenas de molde interno, diversas feições diagnósticas não estão visíveis. Assim, não há elementos suficientes para uma identificação ao nível específico. Newell *et al.* (1953:116, Est. 29, Fig. 12) descreveram *Strobeus regularis* (Cox) do Grupo Copacabana (Permiano inferior), Peru. Mendes (1966:26, Est. 1, Fig. 9) atribuiu duvidosamente um espécime da Formação Itaituba ao gênero *Ianthinopsis* Meek & Worthen. *S. primigenius* (Conrad) e *S. poromus* Kues, descritos por Battem (1995:34, Fig. 48 e 49) de sedimentos da Formação Magdalena (Morrowano), Texas, são espécies mais infladas apresentando ângulos apicais mais pronunciados que as espécies sul-americanas. É possível, e dependendo da análise de material melhor preservado, que os espécimes sul-americanos sejam coespecíficos.

Subclasse Prosobranchia Milne-Edwards, 1848

Ordem Mesogastropoda Thiele 1925

Superfamília Loxonematacea Koken, 1889

Família Turritellidae Woodward, 1851

Orthonema Meek e Worthen, 1851

Espécie-tipo: *Eunema? salteri* Meek & Worthen, 1861

Discussão: a atribuição do material da Formação Piauí ao gênero *Orthonema* deve-se à presença de uma carena imediatamente abaixo da dobra da sutura, de acordo com a diagnose oferecida por Erwin (1988b:567).

Orthonema sp.

Est. 13, Figs. 4 - 6

Material: um molde externo fragmentado.

Descrição: concha alongada, cônica. Espécimes, fragmentados, apresentando até 5 revoluções; 7 a 8 devem estar presentes em espécimes completos. Largura de cada revolução duas vezes o comprimento. Ângulo apical em torno de 23°. Sutura ampla e profunda. Duas carenas muito fracas podem estar presentes imediatamente acima e abaixo da sutura, definindo um perfil lateral achatado ou levemente convexo para cada volta. Ornamentação constituída apenas por linhas de crescimento muito fracas e finas. Feições da abertura e umbílico não visíveis.

Dimensões (cm):

Espécime	Altura	Diâmetro	Ângulo apical
LMO/151	2,0	0,8	30°
DNPM s/n 7	2,5	1,3	45°

Ocorrência: calcário Mocambo.

Discussão: a preservação do material é insuficiente para uma comparação a nível específico. Este gênero foi reconhecido com dúvidas por Newell *et al* (1953:148, Est. 29, fig.13) em sedimentos do Grupo Copacabana, Peru. Esta espécie e *O. salteri* Meek & Worthen identificado por Batten (1995:29, Fig. 40a e 4b) no Pensilvaniano do Texas, distinguem-se do material da Formação Piauí por possuírem a carena sob a sutura mais fortemente marcada, além de um ângulo apical mais fechado. *Orthonema* parece estar ausente na Formação Itaituba.

Classe Cephalopoda Cuvier, 1797

Subclasse Nautiloidea Agassiz, 1847

Ordem Orthocerida Kuhn, 1940

Superfamília Orthoceratacea M'Coy, 1844

Família Orthoceratidae M'Coy, 1844

Gênero *Orthoceras* Bruguière, 1789**Espécie-tipo:** *Orthoceratites regularis* Schlotheim, 1820

Orthoceras sp.

Est. 13, Figs. 7 - 12

Material: oito moldes internos incompletos.

Descrição: concha de ângulo apical entre 6° – 7° ; circular em seção transversal. Expansão das câmaras regular. Septo simples, igualmente espaçados, levemente convexo dorsalmente, apresentando linha de sutura retilínea, não elaborada. Em torno de duas (nos espécimes menores) a quatro (nos espécimes maiores) câmaras ocupam espaço equivalente ao diâmetro da concha. Um dos fragmentos mais bem preservados (LMO 90b; est. 13, fig. 9) contendo 13 câmaras apresenta 5,5 cm de comprimento e 2,2 cm na extremidade adoral. O sifúnculo está localizado excentricamente, a uma distância do centro do fragmocone pouco menor que a metade do raio; na câmara o sifúnculo é expandido adoralmente. O molde interno é liso. Um exemplar, LMO 101a, molde externo com restos de concha, não mostra linhas de crescimento.

Dimensões (cm):

Espécime	No. Câmaras	Comprimento	Maior diâmetro
UFCE 5	11	2,4	0,5
LMO/90a	13	2,1	0,4
LMO/90b	13	5,5	2,2
DNPM/269	6	3,1	2,0
DNPM/136	5	2,2	2,3
LMO/101a	-	4,5	0,9

Ocorrência: calcário Mocambo.

Discussão: a taxonomia do cefalópode aqui descrito está de acordo com a oferecida por Sweet (1964) no volume do *Treatise of Invertebrate Paleontology* referente aos cefalópodes.

Mendes (1966) referiu-se a presença de *Orthoceras* na Formação Itaituba, sem, no entanto, descrever ou apresentar ilustração fotográfica. Hoare (1961) identificou como *Pseudorthoceras* nautilóides do Pensilvaniano do Missouri, EUA. Esse material é, no entanto, mal preservado, não oferecendo condições para comparação.

Filo Brachiopoda Duméril, 1806

Classe Inarticulata Huxley, 1869

Ordem Acrotretida Kuhn, 1949

Subordem Acrotretidina Kuhn, 1949

Superfamília Discinacea Gray, 1840

Família Discinidae Gray, 1840

Subfamília Orbiculoideinae Schuchert & Le Vene, 1929

Gênero *Orbiculoidea* d'Orbigny, 1847

Espécie-tipo: *Orbicula forbesi* Davidson, 1848.

Discussão: de acordo com Rowell (1965) e Cocks (1985), o gênero *Orbiculoidea* acomoda braquiópodes inarticulados de perfil semicircular; valva pedicular sub-cônica à côncava, apresentando uma abertura pedicular triangular, estreita e alongada, fechada nas formas senis; e valva braquial gentilmente cônica, com ápice submarginal. Estas características apoiam com segurança a atribuição do material da Formação Piauí a este gênero.

Orbiculoidea prietana Chronic

Est. 14, figs. 1-7

Sinonímia:

Orbiculoidea meekana Thomas: 402; Est. 24, figs. 11, 12, 1930

Orbiculoidea prietana Newell *et al.* :51, Est. 5, figs. 1a-4b, 1953.

Material: quinze moldes internos, valvas pediculares e braquiais.

Descrição: concha de tamanho médio, biconvexa, circular, com altura equivalente a um terço do diâmetro. Valva braquial cônica, com bico elevado, situado a aproximadamente um terço do diâmetro da margem posterior; perfil, a partir da margem anterior ao ápice, levemente convexo, perfil, do ápice à margem posterior, levemente côncavo. Valva pedicular levemente convexa na região do ápice, achatada na periferia; cicatriz da abertura pedicular relativamente ampla, losangular, estendendo-se do ápice até dois terços da distância até a margem posterior, ápice levemente deslocado do centro na direção posterior.

Ornamentação na valva pedicular bem marcada, constituída por cristas concêntricas, finas, aparentes nas duas faces da valva. Valva pedicular ornamentada por linhas finas, fracamente marcadas.

Dimensões (cm):

Espécime	Valva	Comprimento	Largura	Altura
GP/IE 1579 B	dorsal	1,0	0,9	(0,3)
GP/IE 1885	dorsal	1,2	1,2	0,5
GP/IE 1843	dorsal	1,3	1,0	0,3
GP/IE 1843	ventral	1,2	1,1	-
GP/IE 1613 a	ventral	1,0	1,0	-

GP/IE 1567	ventral	1,7	(1,6)	-
------------	---------	-----	-------	---

Ocorrência: calcário Esperança.

Discussão: a diagnose das diferentes espécies incluídas em *Orbiculoidea*, identificadas em praticamente todos os continentes (Ordoviciano-Permiano) não são suficientemente claras e consistente para atribuições específicas seguras. O material da Formação Piauí, no entanto, é semelhante na forma geral a *O. prietana*, descrita por Newell *et al.* (1953) do Pensilvaniano do Peru.

Classe Articulata Huxley, 1869

Ordem Strophomenida Opik, 1934

Subordem Strophomenidina Opik, 1934

Superfamília Davidsoniacea King, 1850

Família Schuchertellidae Williams, 1953

Discussão: Cinco gêneros apresentando morfologia muito semelhante, *Kiangsiella* Grabau & Chao, 1927, *Derbyoides* Dumbor & Condra, 1932, *Derbyia* Waagen, 1884, *Tapajotia* Dresser, 1954, e *Orthotetes* Fischer de Waldheim, 1829, são comuns em sedimentos neocarboníferos das bacias do norte da América do Sul e meio-oeste da América do Norte. O material da Formação Piauí difere de *Kiangsiella* pela presença, neste último gênero, de plicas radiais bem marcadas na região anterior da valva pedicular. De acordo com Mendes (1956b), *Derbyoides* difere de *Derbyia* pela ausência de extensões posteriores das placas crurais circunscrevendo as impressões musculares e ausência das placas crurais. *Tapajotia* é, na opinião de alguns autores (Mendes, 1956b; Cooper & Grant, 1974) sinônimo de *Derbyoides*.

Devido a má preservação do material da Formação Piauí, e a falta de consenso entre vários autores (Mendes, 1956b, Muir-Wood & Williams, 1965; Henry & Gordon, 1973) com respeito aos agrupamentos de espécies de schuchertellídeos, os espécimes aqui descrito são provisoriamente atribuídos a família Schuchertellidae Williams, 1953.

Schuchertellidae

Gen. e sp. ind.

Est. 24, figs. 8-10

Material: Três moldes internos de valva pedicular e um molde interno de valva braquial.

Descrição: Linha de charneira menor que a largura máxima da concha. Valva pedicular fortemente convexa, levemente côncava nos lobos laterais, apresentando região umbonal levemente deprimida; bico e características da interárea não visíveis. Valva braquial fracamente convexa. Valvas ornamentadas por costelas radiais finas que se multiplicam por intercalação, apresentando faixas concêntricas regularmente espaçadas na região anterior. Plicação anterior ausente. Interior da valva pedicular com dois dentes curtos, divergentes; septo mediano curto e fraco, não alcançando o pseudodeltírio; marcas musculares amplas, flabeliformes; chilídio não visível. Interior da valva braquial não preservado.

Dimensões (cm):

Espécime	Valva	Comprimento	Largura	Altura
DNPM 270	pedicularr	(3,8)	(5,1)	(3,0)
LMO/117	pedicularr	(3,1)	(4,5)	(1,2)

Ocorrência: calcários Mocambo, Meruóca, Contendas.

Discussão: Mendes descreveu *Kiangsiella halliana* da Formação Itaituba. Esta espécie difere do material da Formação Piauí por possuir as plicas radiais características do gênero e pelo tamanho reduzido. *Derbyoides tapajoensis* Mendes (Derby) redescrito por Mendes (1956b), considerando a convexidade fraca da valva braquial e o padrão de ornamentação radial e concêntrica, é a espécie que mais assemelha-se ao material aqui descrito. No entanto, não é possível a atribuição da espécie da Formação Piauí ao gênero *Derbyoides* devido às características do septo na valva pedicular. Outra espécie similar, *Derbyia buchi* (d'Orbigny), foi identificada por Newell *et al.* (1953) do Permiano inferior do Grupo Copagabana. Difere, no entanto, do material aqui descrito pela convexidade mais fraca da valva pedicular.

Filo Arthropoda

Classe Trilobita Walch

Ordem Ptychopariida Swinnerton, 1915

Subordem Illaenina Jaanusson, 1959

Superfamília Proetacea Salter, 1864

Família Phillipsiidae Oehlert, 1886

Gênero *Palladin* Weller, 1936

Espécie-tipo: *Griffithides morrowensis* Mather, 1915.

Discussão: Weller (1936a:704) emendou a diagnose de *Phillipsia* Portlock incluindo os seguintes elementos: glabela não expandida anteriormente, borda do cranídio estreita e achatada e borda do pigídio estreita, sendo que a segmentação dos lobos pleurais estende-se até muito próximo à margem posterior da glabela. A espécie-tipo de *Phillipsia*, *P. gemmulifera* (Phillips) apresenta ainda lobos laterais no cranídio. O gênero *Ameura*, erigido por Weller (1936:713), tem por espécie-tipo *Phillipsia* (*Griffithides*) *sangamonensis* Meek & Worthen, 1865, que possui uma borda cranidial achatada, lobos laterais no cranídio, e um pigídio anguloso na extremidade posterior, características que estão ausentes no material da Formação Piauí estudado aqui estudado e aquele estudado por Kegel (1951).

Kegel (1951) descreveu *Phillipsia* (*Ameura*) *plummeri* Kegel do calcário Mocambo, Formação Piauí, e *P. (Ameura) duartei* de várias localidades do Carbonífero do Amazonas. Kegel (1951) não justificou sua atribuição das duas espécies descritas àquele gênero. Contudo, a presença de lobos laterais no cranídio em *P. (A.) plummeri* e a presença de ornamentação linear de tubérculos nos lobos pleurais (não ilustrados por Kegel, 1951), podem justificar a sua atribuição. Harrington *et al.* (1959) incluiu na diagnose de *Phillipsia* um pigídio sem uma borda claramente demarcada, diferindo do material ilustrado por Kegel (1951).

Os espécimes da Formação Piauí são atribuídos aqui no gênero *Palladin* por possuírem somente os lobos basais no cranídio e bordas cranidial e pigidial amplas e bem definidas.

O gênero *Kaskia* Weller, 1936, morfologicamente muito próximo de *Palladin*, difere deste pela presença de lobos laterais no cranídio, pigídio relativamente grande, e bordas cranidial e pigidial estreitas.

Outras referências tratando de questões referentes a família Phillipsiidae estão em Thomas (1971) e Thomas & Fortey (1985).

Palladin plummeri (Kegel, 1951) n. comb.

Est. 24, Figs. 1-3

Sinonímia: *Phillipsia* (*Ameura*) *plummeri* Kegel, 1951:16-22; Est. 1, figs. 1,2.

Material: um cranídio e três pigídios, moldes internos.

Descrição: cranídio convexo em toda superfície, pouco mais elevado posteriormente, desprovido de tubérculos; uma leve constrição no seu comprimento médio confere uma aparência expandida para as bordas anterior e posterior; lobos glabulares basais proeminentes,

oblíquos em relação ao eixo axial do cranídio. Um terceiro lobo, muito fraco, está presente entre os lobos basais na extremidade posterior do cranídio. Lobos glabellares laterais ausentes. Borda anterior do cranídio estreita, levemente convexa, separada da glabella por um sulco raso. Anel occipital não tuberculado, fortemente convexo, arqueado posteriormente. Pigídio em forma de escudo, maior em largura que no comprimento. Borda ampla, levemente convexa. Lobos pleurais convexos, fracamente destacados da borda; lobo axial abruptamente destacado sobre os lobos pleurais. Na margem anterior, os lobos pleurais são iguais na largura ao lobo axial. A borda nesta extremidade equivale a 1/3 da largura de um dos lobos. Os segmentos são definidos por sulcos angulares e mais profundos quanto mais próximos da extremidade anterior, tornando-se rasos posteriormente: em torno de 10 pleurais e 15 axiais. Segmento articular axial anterior não visível. Segmentos pleurais simples. Granulação nos segmentos pleurais e axial ausente. Feições do céfalo e tórax não preservadas.

Dimensões (cm):

Espécime	parte do corpo	C	A	L
DNPM s/n 25A	cranídio	0,9	0,3	0,5
DNPM (194)	pigídio	0,7	0,3*	1,2*
LMO/101	pigídio	0,6	0,3*	0,8
DNPM s/n 25B	pigídio	0,3*	0,2*	0,5*

Ocorrência: calcário Mocambo.

Discussão: Duarte (1938, 5-6, est.1 fig. 10 e est. 3, fig. 15) descreveu *Anisopyge antiqua* Girty de argilitos da Formação Itaituba, próximos ao Rio Jatapú, Bacia do Amazonas. Trata-se de um pigídio que não é suficientemente bem ilustrado para comparação direta com o material da Formação Piauí. Na minha opinião, foi arriscada a atribuição do material do Rio Jatapú ao gênero *Anisopyge* Girty pela análise de apenas dois pigídeos. Diversas características diagnósticas do gênero referem-se ao cranídio, não analisado por Duarte (1938). Além disso, é diagnóstico de *Anisopyge* um lobo axial pigidial com numerosos somitos (Harrington *et al.*, 1968:O402, Harrington, 1968), feição não presente no material do Rio Jatapú.

O pigídio de *Griffithides tapajoensis*, ilustrado por Katzer (1903:151, est. 4, figs. 8a-c) procedente de rochas carboníferas (provavelmente calcários da Formação Itaituba) do baixo Amazonas, é mais agudo na extremidade posterior em relação ao de *Palladin* sp. da Formação Piauí, o número de segmentos pleurais é maior (entre 10 -12) e possuem, cada um, na margem interna, um tubérculo bem evidente.

Gordon *et al.* (1969:35, est. 5, figs. 1-23) descreveu *Palladin mucronatus* (Girty) do Folhelho Fayetteville, Mississipiano do Arkansas, Estados Unidos. O material difere da espécie da Formação Piauí por possuir cranídio e segmentos do pigídio ornamentados por grânulos, e segmentos do pigídio subdivididos por um sulco raso. A expansão anterior pronunciada do cranídio, observada no material do Arkansas e ausente no material da Formação Piauí, deve refletir variações ontogenéticas entre aqueles espécimes (Gordon *et al.*, 1969:37).

Filo Bryozoa Ehrenberg, 1831

Classe Stenolaemata Borg, 1926

Ordem Cryptostomata Vine, 1883

Família Phylloporidinae Ulrich 1890

Discussão: o material da Formação Piauí apresenta-se sob forma de moldes externos, com material original e/ou preenchido por calcita recristalizada, sendo difícil a observação de zoécios, bem como a tomada de dimensões. No conceito da taxonomia atual para Cryptostomata (Blake, 1983) os caracteres utilizados para agrupar as três famílias basais dentro daquela ordem, a saber, Arthrostylidae, Phylloporinidae, Rhinidictyidae e Stictoporellidae, incluem na morfologia e arranjo dos zoécios, caracteres inacessíveis no material da Formação Piauí. Contudo, pelas características que definiam táxons da antiga família Fenestellidae King, 1850 (Bassler, 1953), tais como zoários reticulados com interespaços circulares ou elípticos, agrupados em Phylloporidinae, o material aqui descrito é tentativamente alocado nesta família.

? Phylloporidinae

Gen. e sp. indet.

Est. 24, Fig. 4 - 7

Material: oito moldes externos fragmentados

Descrição: zoário uniformemente fenestrado, apresentando sete fenestras circulares e 7 ramos em 5 milímetros. Alguns espécimes apresentando 4 fenestras mais altas que largas e 6 ramos em 5 milímetros. Características dos ramos e zoécios não visíveis.

Ocorrência: calcários Mocambo, Meruóca e Contendas.

Discussão: é possível que a variação nas características acima descritas (fenestras circulares, est. 24, figs. 4, 6,7; e fenestras mais altas que largas, est. 24 fig. 5) impliquem tratar-se de espécies distintas.

Newell *et al.* (1953) descreveram 18 espécies de briozoários de sedimentos neopaleozóicos do Perú. É notável nas espécies peruanas *Fenestellina huascatayana* Chronic e *F. picchuensis* Chronic as variações no formato das fenestras como descritos acima para as espécies da Formação Piauí. O exame de material adicional melhor preservado, os poderá indicar tratar-se de material coespecífico.

3. ANÁLISE CLADÍSTICA DA SUBFAMÍLIA ORIOCRASSATELLINAE

3.1. INTRODUÇÃO

Pelecípodes atribuídos à superfamília Crassatellacea estão presentes no registro geológico a partir do Devoniano inferior, ocorrendo, desde então, em sedimentos de todas as idades, em praticamente todos os continentes. A superfamília inclui em torno de oitenta gêneros, sendo sessenta e cinco fósseis e quinze viventes.

Mesmo tratando-se de pelecípodes do Paleozóico médio (Devoniano), diversas características morfológicas, relacionadas principalmente à charneira, já se mostravam bastante diversificadas, com a dentição e sistema ligamentar bastante elaborados. A partir de então, estas feições desenvolveram-se nos descendentes do final do Paleozóico, estando também representadas em formas viventes.

Embora excelentes estudos tratando da evolução de táxons relacionados à esta superfamília tenham sido realizados (*e.g.*, Boyd & Newell, 1968; Morris, 1978), não há, na literatura, trabalhos baseados em análise de parcimônia apresentando hipóteses de relacionamento filogenético entre os representantes de Crassatellacea.

A identificação de crassateláceos nos sedimentos da Formação Piauí, a possibilidade de análise de espécimes de outras localidades paleozóicas da América do Sul e Austrália, bem como o levantamento de dados relativos ao material não acessível, no *Treatise on Invertebrate Paleontology* referente aos moluscos, trouxe a oportunidade da construção de matriz para a análise de parcimônia e formulação de hipóteses de relacionamento filogenético entre membros da superfamília Crassatellacea.

Neste trabalho apresento uma hipótese de relação de parentesco entre dezesseis espécies do Paleozóico superior atribuídas ao gênero *Oriocrassatella* Etheridge Jr., 1907, de diversas regiões do mundo, bem como entre representantes das diferentes subfamílias agrupadas em Crassatellacea.

Os heterodontes e os crassateláceos

A aceitação de *Babinka* Barrande, 1881 (Ordoviciano Inferior) como o primeiro representante da subclasse Heterodonta Neumayr, 1884 é ainda controvertida na opinião de Cope (1996). Dentre os caracteres de partes duras que agrupam representantes desta subclasse destacam-se: a presença de lúnula e escudo; ligamento opistodético, podendo ou não apresentar um resilífero internamente; presença geral de dentes cardinais centrais, subumbonais, e laterais anteriores e posteriores distintos (Cox *et al.*, 1969; Neumayr, 1883,

apud Parker, 1982). Cope (*op. cit.*) apresentou a última classificação disponível da classe Bivalvia, preservando, como proposto por Newell (1965), as subclasses Palaeoheterodonta e Heterodonta.

Membros atribuídos à subclasse Palaeoheterodonta Newell, 1965, de acordo com Cox *et al.* (1969), devem incluir, dentre outros caracteres, dentição cardinal disposta de maneira radial a partir da região umbonal, não apresentando uma área edentelosa entre o umbo e a dentição lateral. A presença destes caracteres, como indicado por Cope (1996), excluem pteriomorfos e trigonióides dos heterodontes.

Pojeta (1987) reuniu na subclasse Heteroconchia os pelecípodes atribuídos à subclasse Heterodonta e membros da subclasse Paleoheterodonta Newell, 1965. No entanto, Pojeta (1978), baseado no padrão de distribuição geológica das diferentes classes, e Healy (1996), com base em estudos da morfologia do esperma, e fazendo menção a estudos de análise cladística, sugeriram uma possível origem polifilética para os pelecípodes heterodontes.

No entendimento atual, três ordens compõem os heterodontes (Cox *et al.*, 1969): Veneroida Adams & Adams, 1856, reunindo táxons com musculatura isomiária, dentição cardinal e lateral definida, estando os laterais posteriores situados inteiramente atrás da área do ligamento (*e.g.*, Lucinacea, Crassatellacea); Myoida Stoliczka, 1870, com formas escavadoras de sífões desenvolvidos, número de dentes reduzido ou mesmo edentelosas (*e.g.*, Myacea, Pholadacea); e Hippuritoida Newell, 1965, agrupando heterodontes aberrantes, os rudistas.

Dentre os veneróides mais antigos, encontram-se gêneros do Devoniano superior, *Eodon*, um astartídeo e *Cypricardella*, (Morris, 1978; Nevesskaya, 1972) ambos atribuídos à superfamília Crassatellacea. A superfamília Crassatellacea Férussac, 1822, deve incluir heterodontes com os seguintes caracteres diagnósticos, dentre outros visíveis nas partes duras: charneira lucinóide com dente 3b mediano e dente 5b comumente presentes na valva direita; dente lateral PI ausente, exceto nas famílias Cardiniidae (*Cardinia hybrida* (Sowerby), est. 8, figs. 6 e 7) e Myophoricardiidae (*Myophoriopsis lineata* von Münster, 1841; Cox *et al.*, 1969). Ligamento externo ou interno, linha palial íntegra ou levemente sinuosa e cicatrizes pediais bem marcadas são também caracteres evidentes e diagnósticos desta superfamília.

Keen (1971) apresentou diagnose sucinta para superfamília a Crassatellacea que abrangeria veneróides com dois dentes cardinais em cada valva e dentes laterais finos e alongados.

A taxonomia simplificada da classe Bivalvia, com detalhamento até subfamília para a superfamília Crassatellacea, de acordo com Cox *et al.* (1969:227-859) é a seguinte:

- Classe Bivalvia Linnaeus, 1758
 - Subclasse Palaeotaxodonta Korobkov, 1954
 - Subclasse Cryptodonta Neumayr, 1884
 - Subclasse Pteriomorpha Beurlen, 1944
 - Subclasse Palaeoheterodonta Newell, 1965
 - Subclasse Heterodonta Neumayr, 1884
 - Ordem Veneroida H. Adams & A. Adams, 1856
 - Superfamília Babinkacea Horný, 1960
 - Superfamília Lucinacea Fleming, 1828
 - Superfamília Chamacea Lamarck, 1809
 - Superfamília Leptonacea Gray, 1847
 - Superfamília Chlamydoconchacea Dall, 1884
 - Superfamília Cyamiacea Philippi, 1845
 - Superfamília Carditacea Fleming, 1820
 - Superfamília Cardiidae Lamarck, 1809
 - Superfamília Crassatellacea Férussac, 1822
 - Família Astartidae d'Orbigny, 1844
 - Subfamília Astartinae d'Orbigny, 1844
 - Subfamília Eriphyllinae Chavan, 1952
 - Subfamília Opinae Chavan, 1952
 - Família Crassatellidae Férussac, 1822
 - Subfamília Crassatellinae Férussac, 1822
 - Subfamília Scambulinae Chavan, 1952
 - Família Cardiniidae Zittel, 1881
 - Família Myophoricardiidae Chavan, *apud* Vokes, 1967
 - Família Hippopodiidae Cox, 1969
 - Superfamília Tridacnacea Lamarck, 1819
 - Superfamília Mactracea Lamarck, 1819
 - Superfamília Solenacea Lamarck 1809
 - Superfamília Tellinacea de Blainville, 1814
 - Superfamília Dreissenacea Gray in Turton, 1840
 - Superfamília Gaimardiacea Hedley, 1916
 - Superfamília Arcticacea Newton, 1891
 - Superfamília Glossacea Gray, 1847
 - Superfamília Corbiculacea Gray, 1847
 - Superfamília Veneracea Rafinesque, 1815
 - Ordem Myoida Stoliczka, 1870
 - Ordem Hippuritoida Newell, 1965
 - Subclasse Anomalodesmata Dall, 1889

O arranjo taxonômico acima não incorpora aos Crassatellacea os táxons erigidos por Boyd & Newell (1968). Nesse trabalho, os autores propuseram duas novas subfamílias, a fim de agrupar gêneros paleozóicos e pós-paleozóicos das famílias Astartidae (Astartellinae e Astartinae) e Crassatellidae (Oriocrassatellinae e Crassatellinae).

Beurlen (1954, ver também Runnegar & Newell, 1971) propôs a subfamília Pinzonellinae para agrupar os astartídeos *Pinzonella illusa* Reed, 1932 e *P. neotropica* (Reed, 1928), presentes no Permiano da Bacia do Paraná. O elenco abaixo inclui estas três novas subfamílias, incorporadas na classificação de Cox *et al.* (1969), estando as espécies incluídas na análise cladística da subfamília Oriocrassatellinae, discutida adiante, marcadas com (*).

- Superfamília Crassatellacea Férussac, 1822
- Família Astartidae d'Orbigny, 1844
- Subfamília Astartellinae Boyd & Newell, 1968 (paleozóicas)
- **Astartella auri* Boyd & Newell, 1968 (est. 5, figs. 14-16)
- **Astartella subquadrata* Lee & Girty, 1909 (*sensu* Anelli, 1994); (est. 5, figs. 10-13)
- Subfamília Astartinae d'Orbigny, 1844 (pós-paleozóicas)
- **Astarte fusca* Poli (est. 6, figs. 12-13)
- **Astarte borealis* Schumacher, 1817 (est. 6, figs. 9-11)
- **Astarte castanea* Say, 1822 (est. 6, figs. 4-6)
- Subfamília Opinae Chavan, 1952
- **Opis (Trigonopsis) praessimilis* Cossmann (est. 6, figs. 7-8)
- Subfamília Eriphyllinae Chavan, 1952
- **Crassatellopsis hauchecornei* Beushausen, 1895 (est. 5, figs 5 e 6)
- Subfamília Pinzonellinae Beurlen, 1954
- **Pinzonella illusa* Reed, 1932
- **Pinzonella neotropica* (Reed, 1928)
- Família Crassatellidae Férussac, 1822
- Subfamília Oriocrassatellinae Boyd & Newell, 1968, (paleozóicos)
- **Cypricardella subelliptica* Hall, 1858 (est. 5, figs. 1-3)
- **Oriocrassatella stokesi* Etheridge Jr., 1907 (est. 4, fig. 7)
- **O. lapidaria* Reed, 1932
- O. brenensis* Reed, 1932
- **O. intermedia* Reed, 1932
- O. plana* (Golowinski, 1868) (*sensu* Newell, 1955)
- **O. stokesi* Etheridge Jr., 1907 (*sensu* Dickins, 1956)
- **O. plana* (Golowinski) (*sensu* Newell, 1958) (est. 4, figs. 9-11)
- **O. stokesi* Etheridge Jr., 1907 (*sensu* Newell, 1958) (est. 4, fig. 8)
- **O. queenslandica* Dickins, 1961
- **O. sp sensu* Dickins, 1963
- O. compressa* Maxwell, 1964
- **O. elongata* Boyd & Newell, 1968 (est. 4, figs. 5 e 6)
- **O. itajaiensis* Rocha-Campos, 1970
- *cf. *O. sp sensu* Manceñido, 1976
- **O. sanjuanina* Gonzales, 1976
- **O. plana sensu* Boyd & Newell, 1977
- **O. sp sensu* Dickins e Skwarko, 1981
- **O. sanjuanina sensu* Gonzales, 1982
- O. ? sp sensu* Sanchez, 1984
- **O. elongata sensu* Sanchez, 1984 (est. 4, fig. 12)
- O. sp sensu* Gonzales, 1992
- **O. piauiensis* Anelli, 1994 (est. 4, figs. 1-4)
- Subfamília Crassatellinae Boyd & Newell, 1968, (pós-Paleozóicos)
- **Crassatellites protectus* Conrad (est. 7, figs. 4-6)
- **Eucrassatella (Hybolophus) speciosa* (A. Adams, 1852) (est. 7, figs. 1-3)
- **Eucrassatella decipiens* (Reeve, 1842)
- Subfamília Scambulinae Chavan, 1952
- **Crassinella minor* Lea (est. 7, figs 9 –10; Harry, 1966; Lyons, 1989))
- **C. parva* (est. 7, figs 11 e 12)
- C. maldonadensis* MZ 15814 (est. 7, figs. 7 e 8)
- Família Cardiniidae Zittel, 1881
- **Cardinia hybrida* (Sowerby) (est. 8, figs 6 e 7)
- Família Myophoricardiidae Chavan *in* Vokes, 1967
- **Myophoriopsis lineata* von Münster, 1841
- Família Hippopodiidae Cox (1969)
- **Hippopodium ponderosum* J. Sowerby, 1919

Boss (1982, in Parker, 1982, *Synopsis and Classification of Living Organisms*) e Abbott (1974, *American Seashells*), Abbot & Dance (1986, *Compendium of Seashells*), apresentaram classificações preservando as famílias Astartidae e Crassatellidae como membros dos Crassatellacea.

Uma classificação dos moluscos vivos proposta posteriormente por Abbot & Boss (1989) agrupa membros das famílias Crassatellidae e Astartidae em superfamílias distintas:

Superfamília Crassatelloidea
 Família Crassatellidae
Superfamília Astartoidea
 Família Astartidae
 Família Cardiniidae

Uma classificação segregando astartídeos e crassatélídeos vivos foi apresentada também por Korobkov (1954, *apud* Boyd & Newell, 1968), com base em características da charneira relacionadas à dentição cardinal.

Morris (1978) revisou as afinidades dos táxons atribuídos à superfamília Crassatellacea. Segundo este autor, características da dentição, resilífero, ninfa e forma geral da concha, indicam que os crassatélídeos pós-paleozóicos (Crassatellinae) apresentam relacionamento filogenético mais próximo aos astartídeos (*Trigonoastarte*, Opinae) do que com crassatélídeos paleozóicos (Oriocrassatellinae). Este entendimento deveria levar a incorporação da subfamília Crassatellinae na família Astartidae.

Também de acordo com Morris (*op. cit.*), a família Ptychomyidae Keen (Arcticacea), com base em *Ptychomya* Agassiz, 1842, deve ter seu *status* reduzido à subfamília, mais intimamente relacionada a Scambulinae. *Hippopodium* (Família Hippopodiidae) não possui dentição heterodonte e possivelmente esteja relacionado a membros da subclasse Anomalodesmata ou Myoconchinae Newell, 1957 (*Myoconcha* J. de C. Sowerby, 1824). Morris (*op. cit.*) preservou os membros de Astartellinae e outros astartídeos na superfamília Crassatellacea. Contudo, Morris (*op. cit.*) não baseou sua proposta em metodologia convincente metodologia convincente, como por exemplo estudos de ontogenia para suas propostas. Neste trabalho, e até que surjam hipóteses filogenéticas mais robustas envolvendo estudos de ontogenia, Crassatellinae, bem como o gênero *Hippopodium*, permanecerão como membros da família Crassatellidae.

Características observadas em formas vivas, como a ausência do centríolo proximal em *Eucrassatella* Iredale, 1924 (Crassatellidae, Crassatelloidea) e *Cardia* (Carditidae, Carditoidea) justificam a inclusão destas duas superfamílias em um grupo monofilético. Por

outro lado, Morton (1996), em sua árvore evolutiva dos Bivalvia, baseada em seus amplos estudos evolutivos não cladísticos, designou Galeomatoidea como grupo irmão de Crassateloidea, sendo Carditoidea um grupo filogeneticamente muito distante. Possivelmente aquele autor inclui membros da família Astartidae, embora não representados em sua árvore, na superfamília Crassatelloidea.

Um esquema semelhante, agrupando astartídeos na superfamília Crassatellacea (Heteroconchia), foi oferecido por Skelton (1985). Aquele autor indicou como caracteres diagnósticos da superfamília a charneira lucinóide, com ocorrência de alguns gêneros com dentição reduzida; ligamento opistodético externo suportado por ninfa, parcial ou totalmente interno, acomodado em um resilífero sob os bicos; musculatura isomiária; linha palial íntegra, raramente sinupaliada.

Dessa forma, no presente trabalho, a superfamília Crassatellacea, como entendida por Cox *et al.* (1969), deixando de lado os problemas relativos à exclusão de táxons atribuídos a Hippopodiidae e inclusão dos membros de Ptychomyidae, é interpretada como um grupo de possível origem monofilética.

3.2. ANÁLISE CLADÍSTICA

Estudos filogenéticos envolvendo a metodologia cladista não são comuns para pelecípodes, de modo que não existem hipóteses de relacionamento filogenético baseadas em análise de parcimônia, ou até mesmo em uma abordagem tradicional para membros da superfamília Crassatellacea.

Bieler & Mikkelsen (1992) apresentaram resultados preliminares da análise de parcimônia para os gêneros viventes da família Galeomatidae Gray, 1840, considerado por Morton (1996) como grupo-irmão dos crassateláceos. A hipótese de proximidade filogenética com Crassatellacea pode ser devido a presença de um resilífero na charneira nestes dois grupos, além de características anatômicas não referidas por Morton (*op. cit.*).

Bieler & Mikkelsen (1992) ressaltaram a necessidade de se obter dados para a construção de matrizes a partir da análise direta de espécimes (*versus* literatura), devido à forte ambigüidade das descrições oferecidas pelos diversos autores, e a limitação visual nas espécies representadas por desenhos ou fotografias. Esses problemas foram os mesmos que encontrei no levantamento dos dados para alguns dos crassateláceos fósseis, especialmente os paleozóicos. Outra dificuldade encontrada por Bieler & Mikkelsen (1992), foi a codificação de caracteres relativos à dentição cardinal e lateral, e características gerais da charneira (ninha,

ligamento, etc) nos Galeomatidae. O padrão de redução presente em alguns grupos dos Galeomatidae dificulta a proposição de homologia primária, comprometendo o rigor da análise. Os autores, no entanto, ressaltaram o caráter preliminar da análise e não extraíram uma nova classificação baseada nas árvores obtidas. Os representantes da superfamília Crassatellacea, no entanto, apresentam grande possibilidade de estudos de morfologia comparada por apresentarem a estrutura da charneira bastante elaborada já no Paleozóico Médio (Devoniano), em relação aos galeomatídeos, bem como a outros grupos como, por exemplo, pteriídeos e paleotaxodontes.

Heaney (1995, e comunicação pessoal, 1995) apresentou resultados de análise de parcimônia de diversas famílias de pelecípodes pensilvanianos (Paleozóico Superior), provenientes do Buckhorn Asphalt, Oklahoma, chamando a atenção para a possibilidade de construção de matrizes de caracteres para grupos de pelecípodes fósseis, incluindo, além dos diversos caracteres intrínsecos às partes duras, aqueles impressos na concha relativos às partes moles. Aquele autor ressaltou que a classificação obtida a partir dos cladogramas aproximaram-se da taxonomia baseada em abordagens tradicionais nos grupos estudados.

Schneider (1992, 1995) propôs uma hipótese filogenética baseada em análise de parcimônia, envolvendo grupos fósseis e viventes atribuídos às diversas subfamílias de Cardiidae Lamarck, 1809. Dentre os problemas enfrentados pelo autor estão a falta de um número maior de caracteres e de caracteres sinapomórficos para as espécies, o que provavelmente resultou em um grande número de árvores igualmente parcimoniosas (5300). Outras referências a análises filogenéticas de pelecípodes baseadas em características morfológicas da concha e/ou de partes moles, envolvendo a metodologia cladística, estão em Waller (1995, 1998), McRoberts & Newell (1995), Newell & Boyd (1995), Cragg (1996), Simões *et al.* (1997), e com base em atributos moleculares em Schneider & Foighil (1998), Giribet & Wheeler (1998), Cooley (1998) e Hammer & Steiner (1998).

Material e métodos

Métodos filogenéticos

Táxons considerados na literatura como basais dentro da superfamília Crassatellacea (Cox *et al.*, 1969:227-859) foram utilizados como grupos externos para enraizamento e conseqüente polarização dos caracteres (Watrous & Wheeler, 1981).

A análise da matriz de dados (tabela 3.3.) deste estudo foi executada com auxílio do programa Hennig86, versão 1.5 (Farris, 1988) e Tree-Gardner 2.2 (Ramos, 1997). A

distribuição dos caracteres foram estudadas com o auxílio do programa CLADOS versão 1.2 (Nixon, 1992). O algoritmo exato “implicit enumeration (ie)” não foi utilizado devido ao grande número de táxons (36) e caracteres não aplicáveis (-), tornando o tempo da análise demasiadamente longo (superior a 15 dias) em computador Pentium 266 MHz, 32Mb RAM. A utilização da combinação dos algoritmos mh* e bb* (Platinick, 1989) apresentou resultados aceitáveis em relação ao tempo de análise.

Táxons

Grupo interno. Foram selecionadas dezesseis espécies do gênero *Oriocrassatella* (Oriocrassatellinae) descritas na literatura disponível (tabela 3.1.), nas quais no mínimo 50% das feições descritas na lista de caracteres, incluindo aquelas referentes à charneira puderam ser analisados.

Em torno de quarenta ocorrências de *Oriocrassatella* estão descritas na literatura sobre o Gondwana e regiões periféricas, além de outras na Laurásia (ver referências em Archbold *et al.* 1996: 65). Destas, vinte e três espécies puderam ser analisadas por meio da literatura disponível (tabela 3.1.). *O. plana* Newell, 1955, e ?*O. sp.* Sanchez, 1984, estão insuficientemente preservadas e não exibem nenhum dos caracteres relacionados à charneira, cruciais na resolução das afinidades do grupo interno. No total, mais de 50% dos caracteres não puderam ser observados nesses táxons que foram, portanto, excluídos da análise. As informações para *O. compressa* Maxwell, 1964 estão disponíveis, embora de maneira bastante escassa, em Boyd & Newell (1968). Neste caso, 70% dos caracteres, incluindo feições da charneira, não estão disponíveis). Foram também excluídas da análise, devido ao pequeno número de informações, *O. brenensis* (provavelmente um astartídeo) e *O. sp.* Gonzalez, 1992. Uma reconstrução tentativa da morfologia da concha, incluindo a área da charneira, sugere que *O. intermedia* Reed, 1932 pode estar relacionada ao gênero *Astartella*.

Foram analisadas réplicas em látex de formas do Permiano da Austrália e Argentina (*O. stokesi* Newell, 1958; *O. stokesi* Dickins, 1963; *O. sanjuanina* Gonzalez, 1976) e material original do Brasil, Permiano (*O. itajaiensis*) e Carbonífero (*O. piauiensis* Anelli, 1994).

Dentre os espécimes tipos analisados estão as de *Oriocrassatella itajaiensis* DGP 7-1091, 7-1092, 7-1093 e *O. sanjuanina* Gonzales, 1976 (réplicas em látex).

Grupo externo. Foram incluídos no grupo externo, sempre que possível, as espécies-tipo das subfamílias Astartinae (agrupando formas pós-paleozóicas), Astartellinae (agrupando formas paleozóicas), Opinae, Eriphylinae, Scambulinae, Pinzonellinae, Crassatellinae (pós-

Paleozóicos), e das famílias Cardiniidae, Myophoricardiidae, Hippopodiidae, além da espécie *Cypricardella subelliptica*, totalizando 15 táxons.

Tabela 3.1 .Táxons analisados para seleção dos grupos interno e externo. Espécies marcadas com asterisco não foram incluídas na análise.

Táxon	Referência	Idade	Procedência
Grupo externo			
<i>C. subelliptica</i>	Boyd & Newell (1968:19); Cox <i>et al.</i> (1969: N575)	Mississipiano	EUA
<i>M. lineata</i>	Cox <i>et al.</i> (1969: N582)		
<i>H. ponderosum</i> *	Cox <i>et al.</i> (1969: N583)	Jurássico Sup.	Inglaterra (SE)
<i>C. hibrida</i>	Cox <i>et al.</i> (1969: N578)	Jurássico inferior	Inglaterra
<i>C. minor</i>	Col. DPE (S/N)	Eoceno	EUA
<i>C. parva</i>	Col. DPE (2817)	Recente	Brasil (SE)
<i>C. hauchecornei</i>	Cox <i>et al.</i> (1969: N570)	Devoniano	Alemanha
<i>A. subquadrata</i>	Anelli (1994: 49)	Pensilvaniano	Brasil (N)
<i>A. communie</i>	Col. DPE (572)	Jurássico	Europa (L)
<i>A. cueri</i>	Boyd & Newell (1968:45)	Kunguriano	EUA
<i>A. borealis</i>	Col. MZ (11482)	Recente	Groenlândia
<i>A. castanea</i>	Boyd & Newell (1968:16)	Recente	EUA
<i>A. fusca</i>	Col. DPE (663) 3/1011	Plioceno	Itália
<i>P. neotropica</i>	Col. DGE	Permiano	Brasil
<i>E. decipiens</i>	Col MZ (11507)	Recente	Austrália
<i>C. gibbesii</i>	Col. DPE (265)	Plioceno	EUA
<i>C. protectus</i>	Col. DPE 2729	Eoceno	EUA
<i>H. speciosus</i>	Boyd & Newell (1968:8)	Recente	Golfo do México
Grupo interno			
<i>O. lapidaria</i>	Reed (1932:57)	Sakmariano	Índia
<i>O. brenensis</i> *	Reed (1932:57)	Sakmariano	Índia
<i>O. intermedia</i> *	Reed (1932:57)	Sakmariano	Índia
<i>O. compressa</i> *	Boyd & Newell (1968:29)	Sakm./Pensil.	Austrália (L)
<i>O. compressa</i> *	Boyd & Newell (1968:29)	Mississipiano	Austrália (L)
<i>O. plana</i> *	Newell (1955)	Kazaniano	Groenlândia
<i>O. plana</i>	Newell (1958)	Kazaniano	Russia
<i>O. plana</i>	Boyd & Newell (1977)	Permiano	Spitsbergen
<i>O. stokesi</i>	Etheridge Jr. (1907); Dickins (1963); Archbold <i>et al.</i> (1996)	Kunguriano	Austrália (O)
<i>O. stokesi</i>	Dickins (1956)	Artins./Kung.	Austrália (O)
<i>O. stokesi</i>	Newell (1958)	Permiano	Austrália (O)
<i>O. queenslandica</i>	Dickins (1961)	Sakm./Artins.	Austrália (L)
<i>O. sp</i>	Dickins (1963)	Artinskiano	Austrália L)
<i>O. elongata</i>	Ciriacks (1963); Boyd & Newell (1968)	Kunguriano	EUA
<i>O. itajaiensis</i>	Rocha-Campos (1970); Archbold <i>et al.</i> (1996)	Baigendshiniano	Brasil
cf <i>O. sp</i>	Manceñido <i>et al.</i> (1976a,b)	Sakmariano/ Artinskiano	Argentina
<i>O. sanjuanina</i>	Gonzalez (1976)	Sakmariano/ Artinskiano	Argentina
<i>O. sp</i>	Dickins e Skwarko (1981)	Baigendshiniano	Indonésia
<i>O. sanjuanina</i>	Gonzalez (1982)	Sakmariano/ Artinskiano	Argentina
<i>O. sp</i> *	Gonzalez (1992)	Stefaniano inferior	Argentina
<i>O. elongata</i>	Sanchez (1984)	Guadalupiano	Venezuela
<i>O. ? sp</i> *	Sanchez (1984)	Westfaliano	Venezuela
<i>O. piauiensis</i>	Anelli (1994)	Morrowano/ Atokano	Brasil

Homologia da dentição em Crassatellacea

A notação de Bernard e Munier-Chalmas

Boyd & Newell (1968:6, 7) chamaram a atenção para os possíveis problemas da metodologia de Bernard e Munier-Chalmas criada para codificar a homologia da dentição dos pelecípodes heterodontes. Bernard e Munier-Chalmas (Bernard, 1895, 1896a, 1896b, 1897, 1898, *apud* Boyd & Newell, 1968), através de estudos ontogenéticos em espécimes vivos e fósseis (Cox *et al.*, 1969:N54, Fig. 48), descreveram a origem dos dentes cardinais anteriores a partir das lamelas laterais anteriores. De acordo com Boyd e Newell (*op. cit.*), Bernard e Munier-Chalmas não tiveram sucesso na correlação dos dentes laterais anteriores e posteriores, sendo vaga a designação da homologia com respeito a dentição lateral posterior.

A relação de homologia deve complicar-se nos estudos de grupos fósseis, onde a série de transformação ontogenética é, na maioria dos casos, inacessível. Outros casos, relacionados à problemas ontogenéticos e de metodologia, que podem dificultar o estudo comparado das feições da charneira, foram brevemente discutidos em Boyd & Newell (*op. cit.*).

Um quadro ilustrando os resultados dos estudos de Bernard (*op. cit.*, *apud* Cox *et al.*, 1969:N54, Fig. 48) mostra o desenvolvimento ontogenético de duas espécies fósseis provenientes do Mioceno da França, representando os tipos de charneiras cirenóide [*Gouldia deshayesiana* (Basterot), Veneracea] e lucinóide [*Loripes neglecta* (DeFrance), Lucinacea]. Baseados nestes estudos, Bernard e Munier-Chalmas propuseram uma notação para os dentes presentes na charneira dos pelecípodes heterodontes. Os dentes laterais (lamelas) são designados por algarismos romanos (I, II etc.), sendo os números ímpares atribuídos aos dentes da valva direita, e os pares à valva esquerda. Dentes laterais posteriores PI, PII etc. Dentes laterais anteriores AI, AII etc. Do mesmo modo, para os dentes cardinais, são atribuídos algarismos arábicos (1, 2 etc.) que podem, ainda, subdividirem-se recebendo uma letra do alfabeto (2a, 2b).

Boyd & Newell (1968:7, 8) propuseram uma notação simplificada para exprimir graficamente a dentição em casos onde a homologia é bem conhecida. Trata-se da atribuição direta do algarismo “1” para os dentes ou estruturas potencialmente articulantes, e “0” para alvéolos, sendo a distinção para dentes cardinais e laterais feita pela intercalação de uma barra “/”. Se o dente apresentar-se fracamente desenvolvido, é representado parenteticamente. Outra proposta de Boyd & Newell (1968:7) é que a valva direita seja posicionada de maneira invertida sobre a valva esquerda, de modo que as extremidades posteriores das duas valvas estejam voltadas para o lado esquerdo (ver figuras nas estampas 4 – 8).

Esta notação simplificada, embora eficiente e objetiva, é impraticável em uma análise de morfologia comparada, apoiada de maneira estrita na homologia entre os caracteres, pois implica em descomprometimento com a homologia de caracteres nos estudos evolutivos. De acordo com aqueles autores “*For the use of poorly understood groups, our proposed method has the merit of being free from implications of uncertain homologies by the avoidance of specification of homologues during preliminary studies*”. O mesmo pensamento pode ser notado nas palavras de Morris (1978:270) em que o autor deixa de lado a homologia entre os caracteres como solução para os casos onde a origem das estruturas não é conhecida. No meu entendimento, entretanto, o reconhecimento da homologia nos estudos evolutivos baseados em morfologia comparada não pode ser negociado nem mesmo quando os grupos estudados forem pouco conhecidos. Desse modo, nesse trabalho, é utilizada a notação de Bernard e Munier-Chalmas referida acima, na qual, ainda que de maneira experimental, a relação de homologia entre as características morfológicas da charneira é interpretada.

Um aspecto do esquema de Boyd & Newell (1968), a representação parentética de dentes fracamente desenvolvidos, é, não obstante, útil para a representação dos estados de expressão (forte ou fraca) do caráter, podendo ser adicionada à notação de Bernard e Munier-Chalmas. Segundo este esquema modificado, a notação adotada para a dentição de *Oriocrassatella piauiensis* Anelli 1994, na qual dentes laterais não estão presentes e a dentição cardinal não apresenta dentes fracamente desenvolvidos será a seguinte:

Oriocrassatella piauiensis(Anelli, 1994:54-55); est. 4, figs. 2 e 3

Posterior VD /lnsr - 3b - 3a/

Anterior VE /lnsr 4b - 2 - /

Obs.: l, ligamento elástico; n, ninfa; s, septo; r, resilífero; -, alvéolo ou área potencialmente articulante.

No caso de *Oriocrassatella elongata* Boyd & Newell (1968), que possui todos os dentes laterais, sendo alguns fracamente desenvolvidos, a fórmula seria:

Oriocrassatella elongata (Boyd & Newell, 1968:17 e 28); est. 4, figs. 5 - 6

VD PIII - (PI)/lnsr - 3b - 3a / AIII

VE PIV - PII /lnsr 4b) - 2 - / (AII) - AIV

Charneiras dos tipos lucinóide e cirenóide

O conceito de charneira dos tipos lucinóide e cirenóide, para pelecípodes heterodontes, deriva dos estudos de Bernard (*op. cit.*, *apud* Boyd & Newell, 1968).

Na charneira do tipo lucinóide estão presentes, normalmente, dois dentes cardinais (3a e 3b) na valva direita, e dois dentes cardinais (2 e 4b) na valva esquerda. Este tipo de dentição está presente nos representantes paleozóicos de Crassatellidae (*e.g.*: *Oriocrassatella*), cuja notação seria:

VD	/	3b	-	3a/
VE	/ * 4b	-	2	- /

Obs.: *, dente cardinal mais posterior na valva esquerda.

A dentição do tipo cirenóide (est. 8, figs. 4 e 5), por sua vez, tem dentes cardinais de origem distinta (2b e 1), apresentando um dente cardinal a mais em cada uma das valvas (2b, na valva esquerda, e 1, na valva direita) derivados do dente 2 (Cox *et al.*, 1969), estando o dente mais posterior situado na valva esquerda. A notação seria:

VD	/	3b	-	1	-	3a/
VE	/ * 4b	-	2a	-	2b	- /

O fato de os representantes pós-paleozóicos das famílias Crassatellidae (Crassatellinae, *e.g.* *Crassatellites protectus*, est. 7, fig. 4) e Astartidae (Astartinae, *e.g.* *Astarte castanea*, est. 6, fig. 4) apresentarem um dente a mais na valva direita (5b) sugere uma estrutura cirenóide para esta valva, devido a presença deste terceiro dente posicionado mais posteriormente (Boyd e Newell, 1968). O dente 5b, no entanto, tem origem distinta do dente cirenóide mais posterior (3b), a partir da margem posterior do resilífero, não representando estilos homólogos distintos de dentição e sim um exemplo de convergência evolutiva.

Crassatellidae e Astartidae como exemplos de convergência evolutiva

Boyd & Newell (1968:10-18) chamaram a atenção para o fato de que representantes pós-paleozóicos das famílias Crassatellidae e Astartidae apresentam aspecto cirenóide da charneira devido a aquisição independente de um novo dente (5b) na valva direita, o que

levou diversos autores (Davies, 1935 e Korobkov, 1954, *apud* Boyd & Newell, 1968) à hipóteses de segregação das famílias em ordens distintas.

Boyd & Newell (1968) preservaram as famílias Astartidae e Crassatellidae como membros de Crassatellacea interpretando que a condição cirenóide da dentição dos táxons pós-paleozóicos da duas famílias como resultante de convergência.

Baseados nesta interpretação estes autores propuseram duas novas subfamílias para acomodar representantes paleozóicos com aspecto lucinóide da charneira: Oriocrassatellinae (crassatelídeos paleozóicos) e Astartellinae (astartídeos paleozóicos), e as subfamílias Crassatellinae (crassatelídeos pós-paleozóicos) e Astartinae (astartídeos pós-paleozóicos) para acomodar táxons onde um terceiro dente (5b, em Crassatellinae, e 3a em Astartinae) está presente na valva direita, assumindo um aspecto cirenóide. A classificação resultante é a seguinte:

- Superfamília Crassatellacea Férussac, 1822
 - Família Astartidae d'Orbigny, 1844
 - Subfamília Astartellinae Boyd & Newell, 1968 (paleozóicos)
 - Subfamília Astartinae d'Orbigny, 1844 (pós-paleozóicos)
 - Família Crassatellidae Férussac, 1822
 - Subfamília Oriocrassatellinae Boyd & Newell, 1968 (paleozóicos)
 - Subfamília Crassatellinae Férussac, 1822 (pós-paleozóicos)

Por outro lado, os mesmos autores chamaram a atenção ao fato de que, devido à aquisição do terceiro dente na valva direita, os membros das subfamílias Crassatellinae (crassatelídeos pós-paleozóicos) e Astartinae (astartídeos pós-paleozóicos) “lembram uns aos outros entre si, mais fortemente que os representantes paleozóicos das duas famílias”.

Boyd & Newell (1968) não descartam, entretanto, uma possível origem difilética para os Astartidae e Crassatellidae no Paleozóico, o que colocaria em dúvida a integridade da superfamília Crassatellacea (ver quadro abaixo). Como apontado por Morris (1978, ver discussão abaixo), membros de Crassatellinae são filogeneticamente mais próximos dos Astartidae do que dos representantes paleozóicos (*Oriocrassatella*) de Crassatellidae.

Se a hipótese de origem difilética estiver correta, os gêneros *Cypricardella* e *Crassatellopsis*, não representariam possíveis grupos basais comuns às famílias Crassatellidae e Astartidae, como proposto por Boyd & Newell (1968), e a homologia da dentição entre as duas famílias estaria comprometida.

De fato, a classificação de Abbott & Boss (1989) para pelecípodos viventes agrupa membros da Superfamília Crassatellacea Férussac, 1822, em superfamílias distintas:

Superfamília Crassatelloidea
 Família Crassatellidae
 Superfamília Astartoidea
 Família Astartidae
 Família Cardiniidae

No entanto, até que estudos da ontogenia da concha desta superfamília venham esclarecer a homologia da charneira crassatelídeos e astartídeos permanecerão reunidos na superfamília Crassatellacea.

Homologia da charneira dos táxons basais de Crassatellacea à charneira lucinóide

Formas atribuídas à Superfamília Crassatellacea estão presentes no registro geológico a partir do Devoniano inferior (Astartidae) da Europa, América do Norte e Índia (Cox *et al.*, 1969:N575, Figs. E75, 1a-b) e Morris (1978).

Boyd & Newell (1968:22) chamaram a atenção para a semelhança entre *Cypricardella* e *Astartella*, destacando a possibilidade destes dois gêneros e *Astarte* representarem estágios de uma filogenia independente dos crassatelídeos por meio da aquisição progressiva de dentes cardinais (Haffer, 1959:185, Fig. 25). No entanto, estes autores não consideraram a presença

de um resilífero anterior à ninfa em *Cypricardella subelliptica*, como apontado por Cox (1969:N575), como uma característica diagnóstica de Crassatellidae, aproximando este gênero de crassatelídeos paleozóicos (Oriocrassatellinae).

A notação lucinóide para as dentições de *Cypricardella*, *Astartella* e *Oriocrassatella* é a seguinte:

Cypricardella subelliptica Hall, 1858, (Cox, 1969:N575)

VD PIII - /nr - 3b - / AI - AIII

VE PIV - PII/nr 4b - 2 / AII

Astartella aueri Boyd & Newell, 1968

VD PIII - /n (5b) - 3b - /AI - AIII

VE PIV - PII /n - 4b - (2) / - AII - AIV*

Oriocrassatella elongata Boyd & Newell, 1968

VD PIII - (PI) /lnsr - 3b 3a/ AIII

VE PIV - PII /lnsr (4b) - 2 - / (AII) - AIV

Obs.: r, resilífero.

A presença de um resilífero em *Cypricardella baudeti* Chavan, do Carbonífero da Bélgica, é indicada também por Chavan (1952, *apud* Cox *et al.*, 1969). *Cypricardella lamellosa* (Goldfuss) ilustrada por Haffer (1959: est. 12, Figs. 11 e 12), por outro lado, não apresenta resilífero, devendo tratar-se de um táxon possivelmente relacionado aos Astartidae.

No entanto, parece haver consenso entre os diversos autores quanto a homologia dos dentes cardinais e laterais das duas valvas em *Cypricardella*, como representado acima (ver Haffer, 1959: 171-175; Chavan, 1952 *apud* Cox *et al.*, 1969:N575-576).

Crassatellopsis (Cox *et al.*, 1969:N570, Fig. E70a-c; est. 5, figs. 5 e 6), do Devoniano da Alemanha, é apontado por Boyd & Newell (1968:23) como outro possível grupo basal dos crassateláceos. A presença de um ligamento interno alojado em um resilífero, como destacado por Cox *et al.* (*op. cit.*) e Haffer (1959:167-168), aproxima este grupo dos crassatelídeos. Da mesma maneira, como em *Cypricardella*, um resilífero está presente em *Crassatellopsis*, indicando relacionamento filogenético com Crassatellacea.

De acordo com o entendimento de Haffer (*op. cit.*) a notação para a charneira é:

Crassatellopsis Beushausen, 1895; est. 5, figs. 5 e 6

VD PII/r - 3b - 3a /
VE /r (4b*) - 2 - / (AII)

*O dente cardinal 4b pode ser facilmente inferido da ilustração de Haffer (1959:168, Fig. 16) porém, não foi identificado pelo autor. Um terceiro dente cardinal (5b), na valva direita, pode estar presente, pela análise visual da ilustração de Cox et al. (1969:N571, Fig. E70, 1b), no entanto, não será considerado aqui.

Como discutido acima, Boyd & Newell (1968: 21 e 22) e também Haffer (1959:184, Fig. 25) relacionaram os astartídeos a *Cypricardella*.

Chavan (1952, *apud* Boyd & Newell, 1968:22) reconheceu a área anterior aos dentes 3b (valva direita) e 4b (valva esquerda) em *Cypricardella subelliptica* e *C. baudeti* (*apud* Cox et al., *op. cit.*) como equivalente ao resilífero, agrupando o gênero aos crassatelídeos. De fato, Cox et al. (*op. cit.*) inclui o gênero *Cypricardella* na família Crassatellidae, na qual um dos caracteres diagnósticos é a presença de um resilífero.

A relação filogenética entre crassatelídeos pós-paleozóicos (Crassatellinae) e astartídeos está implícita em Morris (1978) que discutiu os prováveis gêneros basais de Crassatellacea, bem como as afinidades entre os diversos gêneros e famílias, sugerindo que a migração das estruturas ligamentares dos astartídeos para a região interna da charneira deu origem aos táxons atribuídos aos Crassatellidae. Morris (1978) chamou a atenção para o fato de que a inserção e alargamento progressivo da área ligamentar, na região cardinal de representantes de astartídeos (Opinae), após o Jurássico superior, aproxima este grupo dos crassatelídeos pós-paleozóicos, tornando seu aparecimento independente de *Oriocrassatella* da seguinte maneira:.

De acordo com Morris (*op. cit.*), o gênero *Eodon* Hall, 1877 (astartídeo) é o mais antigo representante dos veneróides (Devoniano), apresentando uma redução do número de dentes cardinais em relação aos grupos mais basais de dentição actinodonte. O aparecimento de uma ninfa bem definida é também considerada importante para essa atribuição.

Homologia lucinóide da dentição dos Astartidae

Pela semelhança com *Arctica* Schumacher, 1817 (Arcticacea) e *Chione* Megerle von Mühlfeld, 1811, Nicol (1955:156) interpretou uma dentição do tipo cirenóide para os astartídeos. Outros autores também adotaram a charneira do tipo cirenóide para astartídeos (Schmidt, 1935, Moret, 1940, *apud* Nicol, *op. cit.*). Neste caso, de acordo com os estudos de Bernard (*op. cit.*), para dentição do tipo cirenóide, o dente pivotal da valva direita tem origem no dente lateral AI e deve ser considerado como o dente 1. A notação cirenóide para a dentição da charneira de *Astarte* (pós-Paleozóico), de acordo com Nicol (1955:158) é a seguinte:

Astarte sulcata (da Costa), Nicol (1955:157, Figs. 1 e 4)

VD PIII* - /n 3b - 1 - 3a /AI* - AIII*
VE PIV* - PII*/n - 2b - 2a - / - AII* - AIV*

Obs.: AI, dente lateral; 1, dente cardinal

O dente 3a da valva direita de *Astarte* não está representado no esquema de acima mas é sugerido por Boyd & Newell (1968:14), tendo em vista a presença de um alvéolo correspondente no esquema da valva esquerda. Os dentes laterais (marcados com asterisco abaixo), foram inferidos a partir de Nicol (1955:157, Figs. 1 e 4), segundo a proposta de Bernard em Cox *et al.* (*op. cit.*).

Para o gênero Paleozóico *Astartella*, de acordo com notação cirenóide proposta por Nicol (1955:158), a notação será:

Astartella concentrica (Conrad), Nicol (1955:157, Figs. 2 e 3)

VD PIII - /n 3b - 1 - / AI - AIII
VE PIV - PII /n - 2b - 2a/ - AII - AIV*

Boyd & Newell (1968) não interpretaram de maneira conclusiva o tipo de dentição dos astartídeos, adotando a notação simplificada para este gênero.

No entanto, outros autores (Douvillé, 1912, Davies, 1935; *apud* Nicol *op. cit.*), consideraram a charneira para astartídeos como do tipo lucinóide onde o dente pivotal da valva direita 3b tem origem a partir do dente lateral AIII.

A interpretação da dentição do tipo lucinóide para *Astartella* será:

Astartella aueri Boyd & Newell (1968); est. 5, figs. 14 e 15

VD PIII - /n (5b) - 3b - / AI - AIII
VE IV - PII/n - 4b - 2) / - AII - AIV

Obs.: 3b, dente “pivotante”; AIII, dente lateral.

Nicol (1955:157) considerou o dente cardinal central em *Astartella concentrica* e *Astarte sulcata* como o dente cirenóide 1 e não 3b. O dente cardinal central 1 está presente em dentição tipo cirenóide (Cox, 1969:N54, Fig.1d) considerada rara ou ausente antes do Mesozóico McAlester (1965). Desse modo, o dente cardinal central dos Astartellinae, Astartinae e *Cypricardella* é considerado, neste trabalho, homólogo de 3a da dentição tipo lucinóide.

Anelli (1994: 50) interpretou de maneira equivocada como (5b) o dente pivotante da valva direita em *Astartella subquadrata* do Carbonífero superior da Formação Piauí. Neste táxon, o dente pivotante da valva direita deve ser o dente 3b, estando o 5b presente como o dente cardinal mais posterior na valva direita. A notação revisada de *A. subquadrata* Girty, (Anelli, 1994) deve ser, portanto:

A. subquadrata Lee e Girty (1909), Anelli (1994); est. 5, figs. 9-13

VD PIII - /n (5b) - 3b - / AI - AIII
VE PIV - PII /n - 4b - (2) / - AII

e para astartídeos pós-paleozóicos, de acordo com a interpretação de Boyd & Newell (1968: 17),

Astarte castanea (Boyd e Newell, 1968); est. 6, figs. 4 e 5

VD PIII - (PI) /n 5b - 3b - (3a) / AI - AIII
VE PIV - PII - /n 4b - 2a - / - (AII) - AIV

Nos esquemas de Bernard para a charneira cirenóide, e em diversos astartídeos paleozóicos (*Astartella subquadrata* Girty, Chronic, 1952; *A. subquadrata* Girty, Winters, 1963; *A. subquadrata* Girty, Anelli, 1994; *A. nasuta* Girty, Newell *et al.*, 1953; *A.? cavernata* Chronic, Newell, *et al.*, 1953; *A. aueri* Boyd & Newell, 1968) o dente cardinal central da valva direita (3b), apresenta-se ligado ao dente lateral anterior ventral (AI) devido ao relacionamento ontogenético destas estruturas. Nesse caso, a estrutura interpretada como dente cardinal 3b deveria ser considerada como dente 1, pois, de acordo com os esquemas de Bernard (Cox *et al.*, 1969), este dente cardinal mantém contato durante todo o seu desenvolvimento ontogenético com o dente lateral AI. Este fato sugere uma homologia da dentição cardinal mais próxima à interpretação de Nicol (1952) de dentição cirenóide para os astartídeos paleozóicos.

Por outro lado, nas ilustrações de Bernard da charneira lucinóide e de alguns astartídeos pós-paleozóicos examinados (*Astarte communie*, Jurássico; est. 6, figs. 1 e 2; *A. obrupta*, e *A. cuneiformis*, ambas do Mioceno) e recentes (*Astarte borealis*; est. 6, figs. 9 e 10; *A. castanea*, est. 6, figs. 4 e 5), o dente cardinal central da valva direita (3b) não está em contato com o dente lateral anterior ventral (AI), provavelmente como uma característica secundária.

Lucinóide	Cirenóide
VD 5b - 3b - 3a	VD 3b - 1 - 3a
VE 4b - 2 -	VE 2a - 2b -

Até o momento, neste trabalho, e seguindo o consenso dos vários autores citados, a charneira de Astartidae é considerada do tipo lucinóide.

Em concordância com outros pesquisadores, Boyd & Newell (1968:25-27) chamaram a atenção ao fato de que o dente lateral anterior dorsal em Astartinae (pós-paleozóicos) por eles examinados (16 formas recentes, 13 terciárias e uma pleistocênica), pode não ser homólogo ao dente lateral na posição equivalente dos Astartellinae (paleozóicos), tratando-se, na

verdade, da margem dorsal que migrou ventralmente e assumiu uma função articulatória, sendo, inclusive, recebida em um alvéolo entre os dentes laterais da valva direita.

Uma espécie recente de Astartinae (*Astarte borealis*, est. 6, figs. 10) e formas do Terciário (*A. obrupta*, *A. fusca*) analisadas, mostram claramente não haver vínculo entre a estrutura chamada de “dente” lateral anterior (margem articulatória) e o dente cardinal 2, como nas formas paleozóicas, podendo, realmente, tratar-se da margem dorsal anterior da concha, agora funcionando como um dente lateral.

Um estágio intermediário, em que o contato entre a margem dorsal anterior e o dente cardinal 2 é pouco evidente, pode ser observado em um exemplar do Mesozóico (Jurássico), *Astarte communie* (ver est. 6, fig. 2). Este exemplar sugere o surgimento da margem articulatória em Astartinae (não homóloga ao dente AIV) como entendido por Boyd & Newell (*op. cit.*), através do surgimento de uma crista anterior ao dente cardinal 2, fortemente destacada em *A. castanea* (est. 6, fig. 5). Desse modo, a crista articulatória anterior dorsal não deve ser considerada homóloga ao dente AIV ligado ao dente cardinal 2, presente em alguns astartelíneos paleozóicos (*A. aueri* Boyd & Newell, 1968; est. 5, fig. 15). No entanto, este caráter é ainda pouco conhecido do ponto de vista ontogenético e não será utilizado na análise.

Homologia lucinóide da charneira de Oriocrassatella e crassatelídeos pós-paleozóicos

Boyd & Newell (1968:28) erigiram a subfamília Oriocrassatellinae para acomodar crassatelídeos extintos, nos quais lúnula e escudo estão ausentes, fortes ninfas septadas ocorrem entre o resilífero e o ligamento externo (opistodético), possuindo apenas dois dentes cardinais em cada valva, sendo o mais posterior na valva esquerda, e com a valva esquerda sobrepondo-se anteriormente a valva direita.

Boyd & Newell (1968:17) optaram pela possibilidade mais parcimoniosa na escolha da homologia entre a dentição cardinal da valva esquerda dos crassatelídeos paleozóicos e pós-paleozóicos, interpretando o surgimento do terceiro dente (5b) na valva direita, como uma novidade nos crassatelídeos pós-paleozóicos e preservando a homologia dos dentes cardinais de crassateláceos paleozóicos e pós-paleozóicos. A notação para *O. elongata*, de acordo com a sugestão de Boyd & Newell (1968) é, portanto:

Oriocrassatella elongata (Boyd & Newell, 1968:17 e 28); est. 4, figs. 4 e 6

VD PIII - (PI) /lnsr - 3b - 3a/ AIII
 VE PIV - PII /lnsr (4b) - 2 - /AII) - AIV

e, para crassatelídeos pós-paleozóicos:

Crassatellites protexus Conrad; est. 7, figs. 5 e 6

VD PIII - (PI) /lnr 5b - 3b - 3a/ AIII
 VE PIV - PII - /lnr 4b - 2 - /AII) - AIV

Darragh (1965a, b) atribuiu a mesma notação para crassatelídeos terciários e recentes (*Eucrassatella* e *Spissatella*), nos quais considerou o dente 5b, igualmente, como a novidade para a valva direita dos crassatelídeos pós-paleozóicos.

3.3. OBJETIVOS

A análise cladística apresentada a seguir tem por objetivo testar a hipótese de monofiletismo adotada para a subfamília Oriocrassatellinae, verificar a consistência das espécies atribuídas à esta subfamília e analisar brevemente aspectos da sua distribuição paleogeográfica e cronológica no Paleozóico superior com base nos cladogramas resultantes. Considerações preliminares a respeito do monofiletismo das famílias e subfamílias de Crassatellacea são realizadas.

3.4. IDENTIFICAÇÃO E DISCUSSÃO DOS CARACTERES

Todos os caracteres utilizados na análise estão relacionados às partes duras das conchas, mesmo embora algumas espécies do grupo externo tenham representantes viventes. Treze caracteres estão relacionados às feições externas e forma geral da concha. Trinta e seis estão relacionados às feições da charneira, incluindo características da área ligamentar, ninfa, dentição cardinal e lateral. Três caracteres estão relacionados às cicatrizes dos músculos adutores, pediais e do manto. No total, tratam-se de 52 caracteres apresentando 144 estados distintos de expressão. Os caracteres listados abaixo, bem como a atribuição de seus estados para cada táxon são sumarizados no final da seção na “lista concisa dos caracteres” e na Tabela 3. O comprimento (L), índice de consistência (CI) e índice de retenção (RI) de cada caráter refere-se à análise não ponderada.

Caracteres relacionados às feições externas e formato da concha

0. Ornamentação (L=11, CI=27, RI=42)

(0 - lamelas; 1 - cristas ou costelas concêntricas; 2 - exclusivamente na região umbonal; 3 - ausente)

De acordo com Cox (1969) os diferentes padrões de ornamentação de concha são um registro das interrupções ou mudanças das taxas de secreção durante o crescimento, podendo refletir, juntamente com a forma geral da concha, as características ambientais do meio ocupado (Kauffman, 1969, Stanley, 1970). Os elementos principais podem ser reunidos em dois grupos principais: cristas ou costelas (est.5, fig. 11) e lamelas (est. 4, fig. 4).

Não há consenso na literatura quanto à designação dos tipos de ornamentação presentes em Crassatellacea, especialmente nas descrições para o gênero *Oriocrassatella*. Dois estados principais podem ser reconhecidos quando o caráter está presente nas 16 espécies de *Oriocrassatella* incluídas na análise e nos membros do grupo externo: cristas ou costelas concêntricas, que são elevações abruptas na superfície da concha, de dimensões inferiores aos espaços intercostais (est. 5, fig. 11); e lamelas, que são elevações menos pronunciadas, mais largas que os espaços interlamelares; ambas não refletidas na parte interior da concha (est. 4, fig. 4).

A ornamentação em *Oriocrassatella* e nos demais táxons do grupo externo foram agrupadas em três estados: lamelas; cristas ou costelas; ornamentação exclusivamente na região umbonal; e ausente

Embora alguns autores considerem a presença de linhas de crescimento como um ornamento da concha, neste trabalho, o estado “ausente” para ornamentação externa, não necessariamente significa ausência de expressão das linhas de crescimento. Esta medida foi tomada uma vez que, por problemas de preservação, linhas de crescimento podem ser facilmente mascaradas, especialmente tratando-se de moldes ou conchas substituídas por sílica.

Boyd & Newell (1968:24) chamaram a atenção para o fato de que este caráter está ausente nos crassatélideos paleozóicos, mas presente em muitos grupos pós-paleozóicos (ver est. 7, fig. 4). O estado 1 é sinapomorfia reunindo todos os táxons, exceto *Cypricardella subelliptica*.

1. Obesidade (L=14, CI=28, RI=50)

(0- menor que 1.29; 1- entre 1.30 – 1.49; 2- entre 1.50 – 1.69; 3- entre 1.70 – 1.99; 4- maior que 2,0).

Obesidade é definida como a relação altura/largura.

A tabela 2 apresenta as dimensões utilizadas para delimitar os estados dos caracteres de 1 - 5.

Os espécimes maiores (senis) de cada táxon tiveram preferência para a tomada de dados, a fim de evitar variações relacionadas à ontogenia.

Os estados de 0 – 4 do caráter 1 foram codificados de acordo com a proposta de Stanley (1970:116) e correspondem respectivamente a conchas fortemente infladas (0), infladas (1), moderadamente infladas (2), comprimidas, (3) muito comprimidas e (4) fortemente comprimidas.

O caráter é considerado aditivo pela série de contiguidade.

Sinapomorfia para o nó 1.

2. Ângulo dorsal (L=13, CI=23, RI=66)

(0- 88° – 102° ; 1- 103° – 117° ; 2- 118° – 131° ; 3- 132° – 145°)

Este caráter refere-se ao ângulo formado entre as linhas que tangenciam os limites anterior e posterior dorsais e o limite superior do umbo (ver est. 7, fig. 4).

O caráter é considerado aditivo pela série de contiguidade.

3. Alongamento anterior (L=11, CI=18, RI=55)

(0- 0,11 – 0,26; 1- 0,27 – 0,42; 2- 0,43 – 0,58)

O alongamento anterior é conhecido pela relação Comprimento Anterior/Comprimento total da concha (Stanley, 1970:116).

O caráter é considerado aditivo pela série de contiguidade.

O estado zero aparece como uma reversão em *O. elongata* Sanchez (terminal 31), e novamente no grupo externo (nó 61) reunindo Cardiniidae, Hippopodiidae e Pinzonellinae.

4. Alongamento (L=15, CI=26, RI=67)

(0- abaixo de 1.19; 1- 1.20 – 1.39; 2 – 1.40 – 1.59; 3- 1.60 – 1.79; 4- acima de 1.80)

O alongamento é conhecido pela relação comprimento/altura.

Os estados de 0 – 3 foram codificados de acordo com Stanley (1970:116) significando, respectivamente, concha *equant* (equivalente), moderadamente alongada, alongada e muito alongada. O estado 4 foi adicionado para conchas com relação de alongamento superior a 1.80, como é o caso de *O. elongata sensu* Sanchez, 1984 e *O. elongata* Boyd & Newell, 1968.

O caráter é considerado aditivo pela série de contiguidade.

5. Relação Comprimento/Altura posterior (L=14, CI=21, RI=52)

(0- 1,50 – 1,81; 1- 1,82 – 2,13; 2- 2,14 – 2,45; 3- 2,46 – 2,77)

Este caráter está de acordo com a definição de Boyd & Newell (1977:56).

O estado “0” ocorre como convergência em cf. *O. sp* Manceñido e táxons filogeneticamente distantes no grupo externo (nó 49) podendo tratar-se de um caráter diagnóstico para aquela espécie. O estado 3 pode ser considerado diagnóstico de *O. elongata* ocorrendo como convergência somente em táxons do grupo externo (terminais 34, 35, 42).

O caráter é considerado aditivo pela série de contiguidade.

6. Lúnula (L=9, CI=22, RI=46)

(0- ausente; 1- fracamente marcada; 2- fortemente marcada)

Lúnula é uma depressão na região dorsal da concha (est. 5, fig. 16) situada imediatamente anterior ao bico, que incrementa a capacidade de escavação em bivalves que apresentam região anterior arredondada e acunhamento posterior, típicos de formas que escavam por meio do movimento de rotação (*rocking motion*, Stanley, 1975).

Boyd & Newell (1968) indicaram este caráter como ausente em Oriocrassatellinae. Contudo, especialmente em algumas formas descritas após 1968, e mesmo na espécie-tipo *O. stokesi* Etheridge Jr., 1907, lúnula e escudo estão presentes.

Dickins (1956:33; Est. 6, Figs. 11 e 13) afirma que, para *O. stokesi*, “No lunule or scutcheon is sharply marked off from the rest of the external surface”. Assim, é difícil avaliar o estado do caráter a partir da sua descrição. Neste caso, contudo, a presença tanto da lúnula como do escudo estão claramente visíveis nas estampas.

Lúnula forte corresponde a de *Astartella aueri* Boyd & Newell, 1968 (est. 5, fig. 16) e fraca como mostrada em *Astarte borealis* (est. 6, fig. 11).

7. Truncamento da margem posterior (L=11, CI=18, RI=47)

(0- truncada; 1-subtruncada; 2- arredondada)

O caráter arredondado ocorre quando não houver ângulos dorsal e ventral delimitando a margem posterior da concha, conferindo um aspecto arredondado à esta margem. Para ângulos até 130° a margem é considerada truncada, e acima de 130° subtruncada.

O truncamento da margem posterior da concha dos pelecípodes (margem respiratória em formas escavadoras rasas) está relacionado à posição assumida pelo organismo durante a alimentação, para o favorecimento do fluxo das correntes inalante e exalante (Stanley 1970:92, Kondo, 1990:34, Figs. 4 e 12).

Em *Astartella fusca*, as formas jovens apresentam truncamento mais evidente que os espécimes senis. Em *Cypricardella subelliptica* (grupo externo), o truncamento é muito forte. Neste caso, a ordenação pela ontogenia a partir de um dos táxons do grupo externo, *Astarte fusca*, concorda com a ordenação pelo grupo considerado mais basal representado por *Cypricardella subelliptica*. É, portanto, considerado aditivo pela ontogenia

8. Margem dorsal anterior (L=7, CI=28, RI=66)

(0- côncava; 1- reta; 2- convexa)

Os caracteres 8 e 9 foram extraídos de Boyd & Newell (1968:31) descritos para *Oriocrassatella elongata*. Segundo estes autores, as formas “juvenis” apresentam margem dorsal retilínea, e, posteriormente, côncavas nas formas senis, atribuindo um significado ontogenético ao caráter.

9. Margem dorsal posterior (L=6, CI=33, RI=42)

(0- côncava; 1- reta; 2- convexa)

O estado 0 é autapomorfia de *O. elongata* Boyd & Newell, 1968. O estado 2 é sinapomorfia reunindo todos os táxons, exceto o *C. subelliptica*. O estado 1 ocorre convergentemente em *C. subelliptica*, *O. elongata* Sanchez, *O. stokesi* Etheridge e *O. sanjuanina* Gonzalez, 1982.

10. Sobreposição na porção anterior (L=4, CI=50, RI=89)

(0- VD sobre VE; 1- VE sobre VD; 2- ausente)

A sobreposição das valvas está condicionada ao arranjo e morfologia das margens dorsal anterior e posterior e à dentição lateral em Crassatellacea. A sobreposição da valva esquerda sobre a direita na porção posterior é vista claramente em *O. elongata* Boyd & Newell (1968:13, Figs. 5A e D; est. 4, figs. 5 e 6) uma vez que a concha esteja fechada. O desenvolvimento e justaposição das margens dorsais das conchas dos pelecípodes, no entanto, podem encobrir o efeito de sobreposição.

A presença dos dentes PIV e AIV, na valva direita, configura a sobreposição das margens posterior e anterior da valva esquerda, respectivamente, desde que o dente AV (VD, ausente na diagnose do gênero *Oriocrassatella*), não esteja presente na porção anterior da valva direita, encobrindo a sobreposição.

Em Oriocrassatellinae (exceto *O. piauiensis*, est. 4, fig. 3), os dentes laterais anterior AIV e posterior PIV da valva esquerda sobrepõem as respectivas margens da valva direita. Em Crassatellinae a sobreposição é invertida na margem anterior, onde a valva direita encobre a valva esquerda, devido à presença do dente anterior AV na valva direita (e.g., *Eucrassatella* (*Hybolophus*) *speciosa*, est. 7, figs. 1 e 2).

O estado 1 é sinapomorfia de Oriocrassatellinae.

11. Sobreposição na porção posterior (L=4, CI=25, RI=40)

(0- VE sobre VD; 1- ausente)

12. Posição dos umbos (L=5, CI=40, RI=50)

(0- anterior; 1- mediana; 2- posterior)

Este caráter é considerado aditivo pela série de contiguidade.

O estado 2 é autapomorfia de *Crassinella minor*.

13. Crenulação da margem ventral (L=4, CI=25, RI=62)

(0- ausente; 1- presente)

Darragh (1965a) chamou a atenção para a presença ou não do caráter em crassatelídeos terciários. Para os astartídeos, Boyd & Newell (1968) notaram que a margem ventral da maioria das espécies terciárias e metade das espécies holocênicas apresentam crenulações. *Astartella fusca* juvenis (menores) não apresentam margem ventral crenulada nos espécimes examinados, indicando algum sentido de variação ontogenética para estes estados.

Caracteres relacionados à charneira

14. Ligamento (L=2, CI=100, RI=100)

(0- interno e externo; 1- externo; 2- interno)

Boyd & Newell (1968:24) observaram a variação ontogenética neste caráter em crassatelídeos vivos. De acordo com estes autores, formas jovens apresentam ligamento externo e interno, com posterior expansão do ligamento na direção interna da concha nas formas senis.

Boyd & Newell (1968:32-33, Fig. 13E) descreveram uma ninfa vestigial em *O. elongata*. A diagnose dos Oriocrassatellinae, entretanto, atribui ligamento do tipo parivincular (externo) para a subfamília, indicando uma ninfa funcional. Do mesmo modo, porém de maneira intuitiva, pois a sequência ontogenética não está acessível, Dickins (1961:127) descreveu a migração do ligamento no sentido externo para o interior da concha, e a presença de uma ninfa em *O. queenslandica*.

Desse modo, o estado “0” é atribuído a espécies de *Oriocrassatella* onde a ninfa, situada sobre o septo, está visível.

Os Astartidae apresentam somente ligamento externo, tendo em vista a ausência total de áreas disponíveis na charneira para alojamento de um ligamento interno.

Ligamento exclusivamente interno (estado 2) e externo (estado 1) agrupam Crassatellidae e Astartidae, diferentemente do entendido pela taxonomia tradicional corrente, em um grupo monofilético (nó 32). Porém, o monofiletismo destas famílias corrobora a hipótese de Morris (1978; ver discussão na pág. 66).

15. Sulco ligamentar interno (L=7, CI=28, RI=75)

(0- ausente; 1- pequeno; 2- amplo)

A presença de um sulco ligamentar posterior ao resilífero em *Cypricardella subelliptica* não está descrita na literatura examinada. A descrição sucinta apresentada por Cox *et al.* (1969:N583) também não indica a presença de uma área ligamentar. É provável, portanto, que este caráter esteja ausente nesse táxon.

A ausência de um septo entre a área do resilífero e do sulco ligamentar não necessariamente exclui a presença de um sulco para alojar o ligamento, o qual ocorre nos crassatelídeos pós-paleozóicos, como indicado por Boyd & Newell (1968:24), inserido em uma área deprimida, imediatamente posterior ao resilífero (*e.g.*, *Eucrassatella (Hybolophus) speciosa*, est. 7, figs.1 e 2, indicado por “1”).

A ilustração de Haffer (1959:168, Fig. 16) de *Crassatellopsis hauchecornei* (est. 5, figs. 5 e 6), não apresenta área deprimida posterior ao resilífero, indicando que o caráter deve estar ausente neste taxon.

A área do ligamento é visivelmente distinta nas diferentes espécies. *O. stokesi* Newell, 1958, apresenta uma ampla área ligamentar, já *O. elongata* Boyd & Newell, 1968 tem uma área ligamentar pequena. Contudo, nenhum autor discutiu as variações deste caráter que, na maioria dos casos, pode ser inferido da análise das ilustrações.

Gonzalez (1982:369) notou a presença do sulco ligamentar e septo em *O. sanjuanina*, da Formação Agua del Jaguel, Permiano inferior da Argentina, mas não descreveu suas proporções.

É considerada área pequena aquela que for menor que a ocupada pelo septo e ampla aquela que ocupar uma área maior que a do septo.

16. Septo (L=8, CI=37, RI=82)

(0- ausente; 1- vestigial; 2- fracamente desenvolvido; 3- desenvolvido; 4- fortemente desenvolvido)

O septo que separa o resilífero da área do ligamento está ausente no grupo externo. Boyd & Newell (1968) chamaram a atenção para o fato de o septo poder ser apenas pouco nítido em crassatelídeos pós-paleozóicos.

Os estados 1 – 4 foram definidos com base na largura do septo em relação ao resilífero. O estado 1 corresponde a um septo de espessura menor ou igual a 1/3 do comprimento do

resilífero, 2 igual a 1/2 do comprimento do resilífero, e 3 espessura próxima ou igual ao comprimento do resilífero. O estado 4 corresponde a um septo mais espesso que o comprimento do resilífero.

O estado 2 é sinapomorfia de Myophoricardiidae + Cardiniidae + Hippopodiidae + Pinzonellinae (nó 59).

17. Inclinação do septo (L=3, CI=33, RI=33)

(0- menor ou igual a 35 graus; 1- maior que 35 graus)

Ver ângulo (“ α ”) na estampa 4, figura 2.

18. Contiguidade do septo com o dente lateral (L=5, CI=20, RI=0)

(0- ausente; 1- presente)

Ver exemplo em *O. stokesi* (est. 4, fig. 8).

19. Parede delimitando o sulco ligamentar anteriormente (L=4, CI=50, RI=66)

(0- ausente; 1- não proeminente; 2 - proeminente)

Alguns táxons dos Crassatellidae, independente da presença ou ausência do septo, podem apresentar na valva esquerda uma pequena crista (*O. elongata*, est. 4 fig. 6,) separando a área do sulco ligamentar e o alvéolo para recepção do dente PIII da valva direita.

O estado 1 é sinapomorfia de *O. stokesi sensu* Newell, 1958 + *O. stokesi sensu* Dickins, 1956 + *O. itajaiensis*.

20. “Cover deck” no resilífero (L=3, CI=33, RI=33)

(0- ausente; 1- presente)

Uma pequena plataforma sobre a área do resilífero (e.g., *Crassinella maldonadensis*, est. 7 fig. 7) é visível em alguns exemplares descritos na literatura. Apenas Boyd & Newell (1968) reconheceram e descreveram este caráter em *O. elongata*. A feição é visível também em *O. stokesi* (Newell, 1958) e alguns crassatelineos recentes. Existe a possibilidade de o caráter estar ausente em alguns táxons por problemas de preservação. A remoção da plataforma, contudo, pode estar evidente pela presença de uma fratura próxima à margem dorsal do resilífero. É possível, nos exemplares de boa preservação, inferir a presença ou não desta estrutura pela marca da fratura.

21. Resilífero e a sua área ocupada em relação a área ocupada pelos dentes 4b e 2 na valva direita e 3b e 3a na valva esquerda (L=10, CI=30, RI=63)

(0- ausente; 1- reduzido; 2- equivalente; 3- ampla)

O resilífero apresenta uma área relativa ao espaço ocupado pelos dentes 4b e 2 distinta nas diferentes espécies de *Oriocrassatella*. Quando da não preservação da valva esquerda, a área do resilífero pode ser comparada à ocupada pelo dente 3b, até a margem posterior do dente 3a, na valva direita. A área do resilífero é considerada reduzida quando for menor que a área ocupada pelos dentes 4b e 2, na valva direita, e/ou 3b e 3a, na valva esquerda, como definido acima. Será equivalente quando ocupar espaço semelhante e ampla quando o resilífero exceder o espaço ocupado pelos dentes.

Um caráter que pode ser explorado futuramente relaciona-se à área ocupada pelo ligamento orgânico que pode variar dentro dos crassatelídeos (Darragh, 1965a:95), sendo possível inferir-la a partir da cicatriz deixada pelo crescimento desta estrutura. É possível a observação desta cicatriz em alguns exemplares do grupo interno (e.g., est. 4, figs. 5, 8).

22. Expressão da dentição lateral da valva esquerda (L=11, CI=18, RI=25)

(0- fraca; 1- forte; 2- ausente)

A dentição lateral é variável em todo o universo da análise. É considerada forte quando apresentar as lamelas laterais variando pouco em espessura relativamente aos dentes cardinais proximais. Lamelas fracas, apresentam grande variação na espessura relativa aos dentes cardinais, normalmente menor que 1/3 da largura do dente cardinal 2.

Dentes laterais, como descrito na subfamília Cardiniidae (Cox *et al.*, 1969:578) podem crescer distalmente em proeminência, duplicarem-se, e terem posição inteiramente posterior à ninfa. A variação do caráter poderia ser: 0-inteiramente posterior a ninfa; 1-algum grau de sobreposição). Estes estados, no entanto, não variam no grupo interno e, no momento, não serão incluídos na análise.

23. Dente cardinal 5b (VD) (L=6, CI=50, RI=70)

(0- ausente; 1- inclinado posteriormente; 2- vertical; 3- inclinado anteriormente)

Este dente está presente em crassatelídeos pós-paleozóicos como o terceiro dente, o que confere à charneira da valva direita o aspecto cirenóide (conchas providas com 3 dentes

cardinais na charneira de cada valva). Boyd & Newell (1968) destacaram a possibilidade de o dente 5b, presente nos crassatelídeos pós-paleozóicos, corresponder a margem anterior do resilífero, anulando a sua homologia com o dente 5b dos astartídeos. Nos astartídeos paleozóicos, embora o dente 5b esteja presente, a ausência do dente 3a mantém o número de dois dentes na charneira.

O dente 5b foi considerado como “ausente” em *Cypricardella subelliptica*, por Boyd & Newell (1968:9, Fig. 7a) e presente em *Astartella aueri* Boyd & Newell (1968:26, Fig. 10b) sendo referida na diagnose de Astartellinae, que inclui todos os astartídeos paleozóicos. Contudo, é notável a semelhança entre as estruturas em ambos os táxons, chamada de ninfa em *C. subelliptica* e, ninfa e dente 5b conjugados em *A. aueri*. Embora tenha sido considerada presente, esta feição não é totalmente clara em *A. subquadrata* redescrita em Anelli (1994).

O dente cardinal 5b é fundido ao 4b em *Eucrassatella decipiens* (est. 8, fig.2), sendo uma autapomorfia da espécie dentro do universo estudado.

O estado 2 é autapomorfia de *Crassinella parva* e o estado 3 sinapomorfia de *Eucrassatella* (*Hybolophus*) *speciosa* + *Eucrassatella decipiens* + *Crassatellites decipiens*.

24. Forma do dente cardinal 3b (VD) (L=9, CI=22, RI 22)

(0- fortemente virguliforme; 1- fracamente virguliforme; 2- reto)

A presença deste dente é considerada por Cox *et al.* (1969:562) como diagnóstica da superfamília Crassatellacea. O estado “fortemente virguliforme” está presente quando a flexão do dente for inferior a 90 graus. Acima desse valor é considerado “fracamente virguliforme”. O caráter é considerado aditivo pela série de contiguidade.

25. Inclinação do dente cardinal 3b (VD) (L=11, CI=18, RI=66)

(0- inclinado posteriormente; 1- vertical; 2- inclinado anteriormente)

Boyd & Newell (1968:24) chamaram a atenção para o fato de os dentes 3b e 4b serem inclinados anteriormente nos crassatelídeos miocênicos e recentes, enquanto que em espécies pré-miocênicas um ou ambos podem estar inclinados posteriormente. Um terceiro estado, onde o dente apresenta-se na posição vertical, pode ser notado nos táxons estudados nesta análise (dente 3b em *O. elongata* Boyd & Newell (1968; est. 4, fig. 5). É considerado aditivo pela contiguidade.

26. Expressão do dente 3b (VD) (L=5, CI=20, RI=71)

(0- forte; 1- fraca)

Os estados de caráter forte ou fraco para o dente 3b (VD) estão relacionados às dimensões dos dentes 5b e 3a (VD), 2 e 4b (VE). Sendo ele maior ou igual a todos é considerado forte, e fraco, se um dos outros for maior.

Entre os Oriocrassatellinae, mesmo nas espécies onde não é possível a observação, o estado fraco foi considerado como presente, uma vez que o caráter é importante para definir o relacionamento entre os táxons do grupo externo.

27. Dente cardinal 3a (VD) (L=3, CI=33, RI=66)

(0- ausente; 1- presente)

A presença do dente 3a é sinapomorfia para o nó 1.

28. Expressão do dente cardinal 3a (VD) (L=7, CI=14, RI=45)

(0- fraca; 1- forte)

A variação do dente cardinal 3a (VD) é claramente visível em Oriocrassatellinae. Sua dimensão pode ser facilmente inferida a partir do alvéolo presente na valva esquerda quando da não preservação da valva direita. Sua expressão será extraída da relação da sua área com a área do dente cardinal 2 (VE), ou entre os alvéolos destes na valva esquerda. Área do dente cardinal 3a equivalente ou maior que a metade do dente cardinal 2 será considerada forte.

Dickins (1956:36) referiu-se à inclinação do dente 3a, mas este caráter parece não variar dentro de Oriocrassatellinae. É variável, contudo, em táxons do grupo externo.

29. Dente lateral anterior AIII (VD) (L=3, CI=33, RI=60)

(0- presente; 1- ausente)

O dente lateral anterior direito, localizado mais ventralmente em Crassatellidae, é interpretado por Boyd & Newell (1968:17, de acordo com a notação de Bernard) como sendo o dente AIII. Nos Astartidae, Davies (1935:156 *apud* Boyd & Newell, 1968:14), e Nicol (1955:157), *Astartella concentrica* (Astartellinae) e *Astarte sulcata* (Astartinae), interpretaram como dente AI. Esta última notação é seguida, neste trabalho, para os astartídeos.

De acordo com Cox (1969:N54, Fig. 48, 1c), o dente AIII origina-se juntamente com o dente cardinal 3a, estando situado junto à margem dorsal anterior da charneira. Por outro lado,

o dente AI tem origem comum ao dente 1 (N54, Fig. 48, 1d) localizando-se na margem ventral da charneira. Em *O. elongata* Boyd & Newell (1968, Fig. 5d), o dente lateral anterior da valva direita, está em contato com o dente cardinal 3a, sendo, portanto, o dente lateral anterior AIII. Alguns autores (e.g., Newell, 1958) chamaram este dente de AI em espécies de *Oriocrassatella*, por ocorrer mais internamente, dando lugar à margem dorsal anterior da concha, que atua “falsamente” como um dente AIII. Boyd & Newell (1968, Fig. 5A) mostraram o dente lateral anterior AIII, em *O. elongata*, ora em contato com o dente 3a (3a, como interpretado para os crassatélideos), ora não contatando (Fig. 3b) podendo sugerir outra origem. Essa possibilidade, entretanto, não é indicativa de uma origem comum ao dente cardinal central proeminente como nos astartídeos (3b), não presente em *Oriocrassatella*.

O estado do dente AIII foi inferido em *O. stokesi* (Newell, 1958), *O. itajaiensis* e cf. *O. sp.* (Manceñido *et al.*, 1976), como presente, a partir do alvéolo na valva direita.

O. elongata (Sanchez, 1984) apresenta charneira com um dente lateral anterior e dois laterais posteriores. O espécime LPB 9816 (Sanchez, 1984, Est. 8, Fig. 14), uma valva direita, mostra, aparentemente, dentição lateral preservada.

A presença de AIII foi inferida a partir de um sulco entre os dentes AII e AIV em cf. *O. sp.* (Manceñido *et al.*, 1976a, Est.6, Fig. 6).

30. Dente lateral anterior AI (VD) (L=4, CI=25, RI=57)

(0- presente; 1- ausente)

Em *Cypricardella subelliptica*, foi considerado como AI o dente lateral anterior situado mais ventralmente.

Newell (1958), comparando valvas esquerdas de *O. plana* (Golowkinsky) com espécies recentes do gênero *Crassatellites*, interpretou como AI o dente lateral anterior situado mais ventral da valva direita, interpretado a partir do sulco presente na valva esquerda. De acordo com Cox *et al.* (1969:N54, Fig. 48, 2d), o dente lateral anterior mais ventral deve ser o AIII, na dentição tipo cirenóide ou lucinóide, como entendido também por Davies (1935:156, *apud* Boyd & Newell, 1968:14 e Nicol, 1955:157), e por Boyd & Newell (1968). Portanto, este dente é considerado neste trabalho como “ausente” em Oriocrassatellinae.

31. Dente lateral anterior AV (VD) (L=2, CI=50, RI=83)

(0- ausente; 1 presente)

Boyd & Newell (1968) apresentaram na diagnose de Oriocrassatellinae apenas um dente lateral anterior na valva direita (AIII). De fato, o dente lateral anterior mais ventral em Oriocrassatellinae está em contato com o dente cardinal 3a, estando AV ausente no gênero *Oriocrassatella*.

A crista dorsal anterior da valva direita dos crassatelídeos pós-paleozóicos é considerado como o dente AV (ver *C. protextus*, est. 7, fig. 5).

A presença do dente lateral anterior AV aparece como sinapomorfia do nó 32 agrupando crassatelídeos e astartídeos. Porém, reverte novamente para o estado “ausente” nos astartídeos.

32. Dente lateral posterior PI (VD) (L=10, CI=20, RI=20)

(0- ausente; 1- fraco; 2- forte)

Não é possível inferir a presença do dente lateral PI (VD) a partir do exame dos alvéolos da margem posterior da valva esquerda em Oriocrassatellinae quando a valva direita não está acessível.

A presença de um dente lateral PI é duvidosa em *Crassatellites protextus*, sendo considerado ausente para esta espécie. Em *C. protextus* (est. 7, fig. 5) ocorre apenas uma plataforma, não apresentando uma crista contínua com a área do resilífero. A feição é diferente em *Eucrassatella (Hybolophus) speciosa* onde o caráter é considerado presente. Nesta espécie, há uma saliência nítida na margem ventral posterior (est. 7, fig. 1).

Estados de expressão como definidos no caráter 28.

33. Posterior lateral PIII (VD) (L=4, CI=25, RI=0)

(0- presente; 1- ausente)

Astarte borealis apresenta uma reversão para o caráter estando o dente PIII ausente.

34. Dente cardinal 4b (VE) (L=7, CI=57, RI=78)

(0- ausente; 1- vestigial; 2- fraco 3- forte; 4- muito forte)

Boyd & Newell (1968) assumiram como homólogos os dentes 4b e 2 em Oriocrassatellinae e Crassatellinae.

O caráter é variável em todo o universo da análise. É impossível inferir a sua ocorrência quando da não preservação da valva esquerda, pela ausência de uma parede posterior delimitando um alvéolo particular para esse dente nesta valva.

O estado vestigial está presente em *O. elongata* Boyd & Newell, 1968, onde apenas uma elevação delgada aparece delimitando anteriormente o resilífero (est. 4, fig. 6). O estado fraco, no qual o dente apresenta espessura próxima ou equivalente a 1/3 da espessura do dente 2, ocorre na maioria das espécies do grupo interno. O caráter é interpretado como forte quando apresentar espessura próxima ou equivalente ao dente 2 e muito forte quando for mais espesso que o dente 2.

O estado 2 é sinapomorfia de Oriocrassatellinae; 0, autapomorfia de *O. stokesi sensu* Dickins, 1956; 1, autapomorfia de *O. elongata sensu* Boyd & Newell, 1968.

35. Caráter bífido do dente cardinal posterior 4b (VE) (L=3, CI=33, RI=0)

(0- ausente; 1- presente)

O dente cardinal 4b é bífido em *Astartella fusca* (est. 6, fig. 13), *Astarte borealis* (est. 6, fig. 10), *Crassatellopsis hauchecornei* (est. 5, fig. 6) e *Opis (Trigonopsis) praessimilis* (est. 6, fig. 8),

36. Inclinação do dente cardinal 4b (VE) (L=7, CI=28, RI=72)

(0-posteriormente; 1- vertical; 2- anteriormente)

Os estados 0 e 2 deste caráter foram reconhecidos por Boyd & Newell (1968:24) em crassatelídeos miocênicos e recentes (inclinado anteriormente) e pré-miocênicos (inclinado posteriormente). O caráter é variável dentro do universo do grupo interno. Em espécimes onde a valva esquerda não é conhecida é possível interpretar a presença desse caráter a partir da inclinação da área, correspondente ao alvéolo na valva direita.

Algumas espécies (e.g., *O. plana*, Newell, 1958; e *O. sanjuanina*, Gonzalez, 1976), contudo, apresentam o dente posicionado verticalmente. A inclinação do dente cardinal 4b na direção posterior ocorre no grupo externo e como uma reversão nos nós 25, agrupando quatro espécies de *Oriocrassatella*, e 39 reunindo Scambulinae, Astartidae, Myophoricardiidae, Cardiniidae, Hippopodiidae e Pinzonellinae.

É considerado aditivo pela contiguidade.

37. Dente cardinal 2 (VD) (L=1, CI=100, RI= 100)

(0- presente; 1- ausente)

Este dente está presente em todo o universo da análise, exceto em *Pinzonella illusa* Reed, 1932.

O estado 1 é autapomorfia de *Pinzonella neotropica*.

38. Expressão do dente cardinal 2 relativa aos dentes 4b (VE) e 3b (VD) (L=2, CI=50, RI=93)

(0- fraca; 1- forte)

O caráter forte ou fraco do dente 2 relaciona-se aos dentes 4b (VE) e 3b (VD). Sempre que um destes dois dentes for mais espesso que o dente 2, este será considerado fraco.

Um representante da subfamília Scambulinae (Crassatellidae), *Crassinella maldonadensis*, apresenta sérios problemas de homologia com respeito à dentição (ver est. 7, figs. 7 e 8), e no momento não será incluído na análise.

39. Expressão do dente cardinal 2 relativa ao resilífero (L=5, CI=20, RI=20)

(0- fraca; 1- forte)

A expressão do dente cardinal 2 é considerada fraca quando sua área for inferior a 2/3 da área do resilífero.

Um outro caráter pode estar presente neste dente. Trata-se da inclinação do eixo de maior comprimento. Em *Crassatellites gibbesi* (est. 8, fig. 5), por exemplo, ele é fortemente inclinado na direção anterior.

40. Arqueamento do dente cardinal 2 (VE) (L=13, CI=23, RI=33)

(0- posteriormente 1- não arqueado; 2- moderadamente arqueado; 3- fortemente arqueado)

Este caráter é definido pelo arqueamento da margem posterior do dente cardinal 2. Um falso aspecto arqueado, entretanto, pode ser conferido à margem anterior, pelo maior desenvolvimento de um dos lobos do dente, quando este for bífido, inspirando cuidado na atribuição dos estados. Não há um conceito numérico para os estado 2 e 3, sendo que as atribuições na matriz (tabela 3.3.) estão baseadas em minha interpretação pessoal. É considerado aditivo pela contiguidade.

O estado 2 é sinapomorfia do nó 1.

41. Dente cardinal 2 destacado do dente lateral anterior AII (VE) (L=3, CI=33, RI=50)

(0- fundido; 1- não fundido)

O estado 1 é sinapomorfia do nó 1.

42. Dente cardinal 2 bifido (VE) (L=2, CI=50, RI=66)

(0- ausente; 1- presente)

Boyd & Newell (1968:16, 30) atribuíram o caráter bifido deste dente cardinal como diagnóstico do gênero *Oriocrassatella* (ver est. 4, fig. 6). Este caráter não está visível em muitas espécies, mas está claramente ausente em *O. piauiensis* (ver est. 4, fig. 3).

43. Dente lateral anterior AII, estendendo-se ou não até a cicatriz muscular do retrator anterior (VE) (L=11, CI=18, RI=35)

(0- ausente 1- presente, não estendendo-se até o retrator anterior; 2- presente, estendendo-se até o retrator anterior)

44. Dente lateral anterior AIV (VE) (L=5, CI=20, RI=50)

(0- ausente; 1 presente)

O dente lateral anterior AIV ocorre mais dorsalmente na região anterior da valva esquerda de Oriocrassatellinae relacionando-se com o dente cardinal 4b. Em determinados astartídeos (*Astartella subquadrata* Anelli, 1994; est. 5, fig. 10) e *Cypricardella subelliptica* (est. 5, fig. 2) o caráter está ausente, pois a margem mais dorsal dá claramente origem ao dente cardinal 2.

No caso de *Astartella aueri*, é difícil discernir a dentição, pois ambos os dentes laterais anteriores da valva esquerda, AII e AIV, parecem dar origem ao dente cardinal 2 (est. 5, fig. 15). Até o momento, é considerado como AIV o dente situado mais dorsalmente nesta espécie.

45. Dente lateral posterior PII (VE) (L=5, CI=20, RI=20)

(0- presente; 1- ausente)

46. Extremidade distal do dente lateral posterior PII (VE) em relação à musculatura adutora (L=8, CI=25, RI=0)

(0- alcançando a margem anterior; 1- ultrapassando; 2- não alcançando a margem anterior)

47. Dente lateral posterior PIV (VE) (L=5, CI=20, RI=0)

(0- presente; 1- ausente)

Normalmente, a margem posterior dorsal de todos os táxons estudados é equivalente ao dente posterior PIV. Foi, contudo, considerado ausente em algumas espécies.

Manceñido *et al.* (1976:95), por outro lado, consideraram PIV como um espessamento da margem posterior da concha em cf. *Oriocrassatella* sp.

48. Sulcos e estrias nos dentes cardinais (L=7, CI=14, RI=33)

(0- ausente; 1 presente)

Este caráter varia nos grupos externos. Apenas o dente cardinal 2 é estriado na margem posterior em *Astartella aueri*, *Astarte fusca* e *Crassinella minor*. Em *Eucrassatella* (*Hybolophus*) *speciosa* e *Crassatellites protectus*, os dentes 3b, 3a e 2 têm as margens internas e externas estriadas.

Este caráter é considerado ausente em Oriocrassatellinae, embora a informação não esteja disponível em algumas espécies.

49. Ninfa (L=1, CI=100, RI=100)

(0- presente; 1- ausente)

Este caráter é de difícil observação, situando-se sobre o septo em Oriocrassatellinae. Está, contudo, visível em 6 dos 16 táxons do grupo interno. Boyd & Newell (1968) propuseram-no como um dos caracteres diagnósticos da subfamília. Neste trabalho o caráter é considerado como presente em Oriocrassatellinae. Nenhum outro autor, além de Boyd & Newell (1968) e Anelli (1994) descreveu a ninfa em representantes de Oriocrassatellinae.

A perda da ninfa está associada à migração total do ligamento para o interior da concha [estado 14 (2)]. É sinapomorfia de Crassatellinae.

Caracteres relacionados às cicatrizes de partes moles**50. Musculatura adutora (L=1, CI=100, RI=100)**

(0- subigual; 1- anisomiária)

Musculatura anisomiária é sinapomorfia de Hippopodiidae.

51. Fusão do músculo retrator pedial anterior ao músculo adutor (L=5, CI=40, RI=25)

(0- ausente; 1- parcial; 2- total)

Pode haver um terceiro estado: “encostado”, como em *E. decipiens*. O caráter é considerado aditivo pela sua contiguidade

O estado 1 é autapomorfia de *Hippopodium ponderosum* (Hippopodiidae).

Tabela 3.2. Dimensões utilizadas para delimitar os estados dos caracteres de 1 – 5 (C, comprimento total; CA, comprimento anterior; L, largura; AP, altura posterior; C/A, alongamento; AA, alongamento anterior; A/L, obesidade; AU, ângulo umbonal; C/HP, relação comprimento/altura posterior.

Táxon	(C)	(CA)	(L)	(A)	AP	(C/A)	AA	(A/L)	AU	C/HP	Espécimes
Grupo externo											
<i>C. subelliptica</i> Boyd & Newell, 1868	0,7	0,4	?	0,5		1,4	0,57	?	123		Boyd e Newell (1968; figs 7A, B)
<i>M. lineata</i>	1,4	0,5	?	1,2	0,7	1,17	0,36	?	100	2	Cox <i>et al.</i> (1969, fig. E81, 1a-c)
<i>H. ponderosum</i>	4,4	0,3	3,8	4	?	1,05	0,07	1,0	90	?	Cox <i>et al.</i> (1969, fig. E82, 1c-e)
<i>C. híbrida</i>	6,0	1,2	?	4,1	3,4	1,46	0,2	?	115	1,76	Cox <i>et al.</i> (1969, fig. E78, 2c-b)
<i>C. minor</i>	0,15	0,08	?	0,15	0,06	1,0	0,53	?	93	2,6	DPE/Bi 575
<i>C. parva</i>	5,2	2,2	2,2	3,6	2,3	1,44	0,42	1,63	105	2,26	DPE/Bi 491
<i>C. hauchecornei</i>	2,2	1,1	?	2,4	?	0,92	0,5	?	95	?	Cox <i>et al.</i> (1969, fig. E70, 1a-b)
<i>A. subquadrata</i> (Anelli 1994)	1,3 1,06 0,75 0,75 0,71 0,7	0,4	0,6 0,5 0,4 0,36 0,26 0,30	1,1 0,9 1,1 1,1 1,0 1,12	0,8	1,18 1,17 1,36 1,36 1,42 1,35	0,31 1,4 1,5 1,9 1,9	1,8 1,8 1,4 1,5 1,9 1,9	105	1,65	DNPM 163 DNPM 167 DNPM 277 ^a DNPM 182 Sem número de coleção
<i>A. communie</i>	0,9	0,3	0,6	0,9	0,6	1	0,33	1,5	100	1,5	DPE/Bi 572
<i>Opis (T.) praessimilis</i>	0,87	0,5	?	1,1	0,57	0,79	0,57	?	93	1,52	Cox <i>et al.</i> (1969, fig. E71, 3a-c)
<i>A. aucti</i>	1,56 1,52 1,43	0,44	?	0,98 0,8 1,33	1,5 1,42 1,33	?	1,04 1,07 1,07	0,28 1,55 1,66	100, 96	2,25	Boyd e Newell (1968, fig. 28; tabelas 4 e 5)
<i>*A. borealis</i>	3,5 3,1	1,1 1,0	1,2 1,0	2,6 2,3	1,5 1,4	1,35 1,35	0,31 0,32	2,17 2,3	120 120	2,33 2,21	MZSP 11482a, b
<i>A. castanea</i>	2,3	0,9	1,9	2,3	?	1	0,39	1,21	88	1,95	Boyd e Newell (1968, fig. 6A, B)
<i>A. fusca</i>	2,0 2,0 2,1 1,6	0,8 0,7 0,75 0,45	1,0 0,9 1,0 0,8	1,8 1,75 1,9 1,4	1,3 1,2 1,9 1,0	1,11 1,14 1,10 1,14	0,4 0,35 0,36 0,38	1,8 1,94 1,9 1,4	112 115 105 105	1,54 1,67 1,10 1,6	DPE/Bi 3/1011
<i>P. neotropica</i>	1,8 1,8 1,8 1,6 1,7	0,2 0,3 0,3 0,4 0,55	1,2 1,0 1,0 0,6 0,8	1,3 1,4 1,5 1,0 1,1	0,8 0,9 0,9 0,4 0,55	1,38 1,28 1,2 1,6 1,54	0,11 0,16 0,16 0,25 0,32	1,08 1,4 1,5 1,6 1,37	90 100 105 118 110	2,25 2 2 4 3,1	7/7VII-2, não deformado 7/6VII-6 7/6VII-6 7/4VII-4, não deformado USNM 165756, Runnecgar & Newell, 1971:48, fig. C, não deformado
<i>P. illusa</i>	1,9 1,6 1,8 1,7	0,3 0,15 0,45 0,25	1,0 1,0 1,0 1,0	1,6 1,4 1,4 1,4	1,1 0,95 1,0 1,0	1,18 1,14 1,28 1,21	0,21 0,09 0,25 0,14	1,6 1,4 1,4 1,4	95 105 100 105	1,9 1,68 1,80 1,70	GP/IT 13, GP/IT 15, 7/970, 7/971
<i>E. decipiens</i>	6,9	2,2	3,3	5,3	3,4	1,30	0,32	1,61	120	2,02	MZSP No. 11507
<i>C. gibbesii</i>	5,8	2,1	2,4	4,1	2,4	1,41	0,36	1,70	118	2,41	DPE/Bi 465
<i>C. protentus</i>	4,1 3,1 3,0 3,3	1,6 1,2 1,2 1,3	1,8 1,4 1,2 1,4	2,2 1,7 1,5 1,9	1,5 1,1 1,1 1,2	1,86 1,82 2,0 1,73	0,39 0,39 0,40 0,39	1,22 1,21 1,25 1,35	135 140 140 128	2,73 2,8 2,73 2,75	DPE/Bi 2729d, 2729a, 2729b, 2729c
<i>Eucrassatella (H.) speciosa</i>	3,7	1,7	?	2,6	?	1,42	0,46	?	120	2,5	Boyd e Newell (1968, fig. 28A-C)
Grupo interno											
<i>O. lapidaria</i>	4,6	1,36*	?	2,8	2,24	1,64	0,29	?	130	2,05	Reed (1932, K-24870)
<i>O. plana</i> Newell (1958)	3	1	?	1,7	1,35	1,76	0,33	?	130	2,00	Newell (1958, L 5182, fig. 1)
<i>O. plana</i> Boyd & Newell (1977)	4,0	1,3	?	2,1	ok	1,90	0,32	?	137	2,15 2,32	Boyd & Newell (1977, fig. 1B, G, I e pág. 56)
<i>O. stokesi</i> Etheridge Jr. (1907)	6,7*	2,2	?	4,7*	3,5*	1,42*	0,33*	?	135	1,91*	Dickins (1961, Est. 18, figs. 11-15)
<i>O. stokesi</i> Dickins (1956)	5,9 5,8 5,0	2,3 2,5 2,1	1,9 2,0 1,8	4,2 4,0 3,8	?	1,4 1,45 1,31	0,38 0,43 0,42	2,2 2,0 2,1	135 131 124	?	Dickins (1956, figs. 11-13, Hipotipo C, Hipotipo A, Hipotipo B)
<i>O. stokesi</i> Newell (1958)	3,9	1,6	?	?	?	?	0,41	?	135	?	Newell (1958, No. 28740, fig. 2)

<i>O. queenslandica</i> Dickins (1961)	6,5	2,2	1,6*	3,8	2,7	1,72	0,36	2,28	130	2,4	Dickins (1963, Est. 16, figs 1-4. 8. e pág. 127)
<i>O. sp</i> Dickins (1963)	2,4	1,1	0,6	1,7	ok	1,41	0,46	2,8	125	2,19	Dickins (1963, Est. 18, figs 1-5 e pág. 103)
<i>O. elongata</i> Boyd & Newell (1968)	6,3 6,6 5,8	1,6	2,3 2,6 2,4	3,1 3,5 3,0	Ok	2,03 1,88 1,93	0,25	1,34,1 ,35, 1,25	133, 129, 136	2,62 2,69	Boyd e Newell (1968, figs 3, 11,; tabela 2)
<i>O. itajaiensis</i> Rocha-Campos (1970)	6,4	2,5	1,0	3,8	2,7	1,68	0,39	3,8 – 2,5	142	2,3	Rocha-Campos (1970, holótipo DGP 7-1091)
cf <i>O. sp</i> Manceñido <i>et al.</i> (1976a, b)	1,2	0,4	0,5	0,8*	ok	1,5*	0,33	1,6	135	1,57*	Manceñido <i>et al.</i> (1976 b, fig. 1-3) C/HP extraído do esquema
<i>O. sanjuanina</i> Gonzalez (1976)	3,9	1,5	?	2,7	?	1,44	0,38	?	135	?	Gonzalez (1976, fig. 1)
<i>O. sp</i> Dickins & Skwarco (1981)	5,5	1,6	?	3,0	2,3	1,83	0,29	?	135	2,39	Dickins & Skwarco (1981, IMC, 203, 204, Est.6, fig.s 1-3)
<i>O. sanjuanina</i> Gonzalez (1982)	4,8	1,7	?	2,8	2,2	1,71	0,35	?	135	2,18	Gonzalez (1982, pág. 369)
<i>O. elongata</i> Sanchez (1984)	2,1	0,32	?	0,72	0,6	2,9	0,15	?	145	3,5	Sanchez (1984, Est. 8 fig. 14)
<i>O. piauiensis</i> Anelli (1994)	2,5 2,3 2,0	0,9 0,9 0,9	0,7 0,8 0,6	1,7 1,55 1,49	1,25 1,25 1,15	1,47 1,48 1,34	0,36 0,39 0,45	2,42 1,94 2,48	135 130 131	2 1,84 1,73	DNPM 219a DNPM 271 DNPM 220 a

Tabela 3.3. Matriz de caracteres usada na análise filogenética. Pontos de interrogação (“?”), informação não disponível; hífen (“-”), caráter não aplicável.

Taxons	01234	56789	11111	11111	22222	22222	33333	33333	44444	44444	55
	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01
<i>Cypricardella subelliptica</i>	02222	??011	00000	00---	03000	000-0	00?03	00000	10020	00000	?0
<i>Hippodinium ponderosum</i>	00000	?02?2	21001	00---	-0002	000-1	10??3	?000-	0?000	??100	1?
<i>Myophotiopsis lineata</i>	0?020	12111	21001	00---	-0001	01110	00104	0000-	10001	1?100	??
<i>Cardinia hybrida</i>	0?102	02202	21001	00---	-0102	010-0	10204	0000-	10020	02000	00
<i>Crassinella minor</i>	1?020	32222	00202	10---	01002	21100	11003	00011	21001	00010	00
<i>Crassinella parva</i>	12122	21012	00102	10--0	03121	20100	11003	00000	21001	00000	00
<i>Crassatellopsis hauchecornei</i>	3?020	??222	21102	00---	01211	00101	11013	10001	3?000	1?10?	02
<i>Astartella subquadrata</i>	13111	02001	00011	00---	-0112	000-0	00004	0000-	20001	00000	00
<i>Astartella averi</i>	12110	22001	00011	00---	-0011	010-0	00104	0000-	21021	01010	00
<i>Astarte communie</i>	12010	02002	00011	00---	-0102	00100	00003	0000-	31020	01010	02
<i>Astarte borealis</i>	34211	21202	00111	00---	-0111	10110	00213	1000-	31001	01000	00
<i>Astarte castanea</i>	10020	12202	001-1	00---	-0112	00100	00204	0000-	31021	00010	00
<i>Astarte fusca</i>	13120	02001	00111	00---	-0112	00100	00003	1000-	21001	00010	00
<i>Opis (Trigonopsis) praessimilis</i>	1?020	01002	20011	00---	-0002	01100	10203	0000-	00020	01010	??
<i>Pinzonella illusa</i>	31001	02002	20001	00---	-001?	100-1	10004	0000-	--000	00000	01
<i>Pinzonella neotropica</i>	01101	-1122	21001	0?---	-021?	200-1	10014	001--	--00	1?100	01
<i>Crassatellites decipiens</i>	22211	12112	00112	20--0	13032	20100	11003	02000	11021	00001	00
<i>Eucrassatella (Hybolophus) speciosa</i>	0?222	3?112	00002	20--0	02032	20110	11103	02000	21011	00011	00
<i>Crassatellites gibbesi</i>	13212	22112	00012	20--0	11032	20100	11003	02000	1?001	00011	00
<i>Crassatellites protectus</i>	20324	31112	00012	20--0	02011	20110	11003	01000	21001	00011	00
<i>Oriocrassatella lapidaria</i>	1?223	10112	1?000	110??	?1?0?	01?0?	10?0?	?0?0?	??221	?0?0?	??
<i>O. plana</i> Newell, 1958	3?213	1?112	10000	12002	01001	21110	10?02	01011	31021	00000	??
<i>O. plana</i> Boyd & Newell, 1977	1?314	20112	10000	12012	02002	21100	10002	01010	21?21	00000	??
<i>O. stokesi</i> Etheridge, 1907	0?312	11?01	10000	22000	02?02	21110	1020?	02010	??2?1	??200	00
<i>O. estokesi</i> Dickins,	04222	?11??	10000	?3101	03101	21100	10000	?0?11	111?1	?0?00	00
<i>O. stokesi</i> Newell, 1958	??32?	??112	10000	22111	1300?	21110	10?02	02010	21121	00000	00
<i>O. queenslandica</i>	14223	?2012	10000	13012	?0?01	21110	10102	01010	11?21	00000	??
<i>O. sp</i> Dickins,	14222	?20??	1?000	1200?	?3?0?	211??	10???	0101?	??2?1	??000	??
<i>O. elongata</i> Boyd & Newell, 1968	31314	30100	10000	11112	12002	11110	10101	00011	31121	01000	00
<i>O. itajaiensis</i>	?4323	?2112	1?000	230?1	0310?	21110	10002	02010	31111	02?00	01
cf <i>O. sp</i> Manceñido <i>et al.</i> (1976)	??312	01012	10000	110?2	0110?	?11?0	10?02	?0?0?	?1?11	02000	??
<i>O. sanjuanina</i> Gonzalez, 1976	??322	??00-	1?000	1201?	03?02	111?1	10002	01010	?0?01	??000	??
<i>O. sp</i> Dickins & Skawarko, 1982	??314	?21??	1?000	1200?	02102	2111?	101??	?0?0?	?1?21	1?000	??
<i>O. sanjuanina</i> Gonzalez, 1982	??323	201?1	10000	11???	??0?0	?11??	10???	?0?0?	??2?1	1?000	??
<i>O. elongata</i> Sanchez, 1984	?3?04	31101	1?000	23100	01002	11110	10102	00010	210?1	?0?00	??
<i>O. piauiensis</i>	04222	10022	21000	12000	01202	21101	10012	02011	2?000	1?100	01

3.5. HIPÓTESES FILOGENÉTICAS E DISCUSSÃO

Durante a fase de levantamento dos dados para a construção da matriz de caracteres (tabela 3.3.) maior tempo foi dispensado na codificação de estados relativos aos caracteres intrínsecos às espécies do grupo interno (Oriocrassatellinae), visando uma melhor resolução de sua filogenia. Alguns caracteres, variáveis apenas dentro de espécies do grupo externo não foram extensamente explorados neste trabalho. Devido ao fato de apresentar menor número de politomias e agrupamentos mais satisfatórios, o cladograma da análise não-ponderada é o escolhido como hipótese de trabalho para discussão dos objetivos desta análise, embora o entendimento das relações entre membros do grupo externo não sejam as mais satisfatórias.

Por outro lado, os resultados da análise ponderada, embora apresentando menor resolução entre membros do grupo interno, bem como um maior número de espécies homônimas, mostra uma maior congruência entre os agrupamentos do grupo externo e aqueles mostrados pela taxonomia tradicional (Cox *et al.*, 1969), e serão brevemente discutidos.

A análise numérica não-ponderada

A análise numérica não-ponderada (mhennig*;bb*) resultou em 6 cladogramas (L=334; CI=27; RI=58, fig 1, A, B-C), cujo o consenso estrito (L=336; CI=27; RI=58) apresentou pequenos problemas de resolução nos grupos interno e externo (fig 1, B, C).

Grupo Interno. Táxons atribuídos à Oriocrassatellinae (nó 2) formam um grupo monofilético sustentado por 3 sinapomorfias exclusivas [caráter 10 (1), valva esquerda sobrepondo-se à valva direita na porção anterior; 16 (1-3), indicando a presença do septo entre o resilífero e o sulco ligamentar; caráter 34 (2), dente cardinal 4b fraco e 3 sinapomorfias homoplásticas (ver tabela 3.4., nó 2). O caráter 38 (1), expressão “forte” do dente cardinal 2 em relação aos dentes 4b e 3b, ocorre como sinapomorfia homoplástica agrupando os membros de Oriocrassatellinae e *Crassinella minor*.

Boyd & Newell (1968:28) incluíram entre os Oriocrassatellinae crassatelídeos espécies sem lúnula e escudo; com ninfas septadas (pescionadas entre o resilífero e o ligamento externo), possuindo apenas dois dentes cardinais em cada valva, o mais posterior na valva esquerda, e valva esquerda sobreposta à direita, na região anterior.

Lúnula está presente em 4 espécies do grupo interno: *O. stokesi* Etheridge, 1907; *O. stokesi* Dickins, 1956; cf. *O. sp* Manceñido *et al*, 1976; e *O. elongata* Sanchez, 1984, contrariando a diagnose oferecida por Boyd & Newell (1968). Estes autores designaram a presença de “ninfas fortes, septadas”, como diagnóstico de Oriocrassatellinae. Embora este caráter tenha sido reconhecido, através da bibliografia, em 6 espécies do grupo interno, Boyd & Newell

(*op. cit.*) descreveram-na apenas como vestigial na espécie norte-americana e Anelli (1994; ver est. 4, fig. 1) indica a sua presença em espécies atribuídas a *Oriocrassatella*. É, portanto, curiosa a inclusão desta feição como diagnóstica de Oriocrassatellinae por parte dos autores.

A presença de apenas dois dentes cardinais em cada valva, com o mais posterior na valva esquerda, é observada também nos crassatelídeos *A. communie* (Astartinae, est. 6, figs. 1-2), *O. (Trigonopsis) praessimilis* (Opinae, est. 6, figs. 7-8) e *Crassinella minor* (est. 7, figs 9-10).

Desse modo, apenas a sobreposição da valva esquerda sobre a direita, na porção anterior [10 (1)] considerada diagnóstica de Oriocrassatellinae por Boyd & Newell (*op cit.*), corrobora os caracteres indicados como sinapomorfias exclusivas na análise não ponderada.

Casos espécies monofiléticas e parafiléticas

Oriocrassatella elongata descrita por Sanchez, 1984 do Permiano da Venezuela forma um grupo monofilético (nó 29) com *O. elongata* Boyd & Newell, 1968, do Wyoming, EUA. Além da sugestão do agrupamento devido a paleogeografia (fig. 3.4.), ambas apresentam distribuição temporal próximas ao limite do Permiano inferior e superior (fig. 3, A), fortalecendo a hipótese de agrupamento também devido à proximidade temporal. Dentre as características morfológicas externas que distinguem estas duas ocorrências destacam-se o maior alongamento, a ausência de lúnula e a margem dorsal côncava da espécie norte-americana, características estas que podem estar relacionadas a mudanças do tipo de substrato e conseqüentes ajustes da morfologia relativos à velocidade de escavação (ver discussão do caráter 6). Diferem também em características da charneira, sendo que a espécie norte-americana apresenta dentes 4b e 2 mais fortemente desenvolvidos, o que pode indicar necessidade de maior coesão entre as valvas. No entanto, estas diferenças podem ser atribuídas a variações intra-específica, preservando os espécimes das duas localidades como um agrupamento monofilético.

Oriocrassatella stokesi Etheridge, 1907 (terminal 9), a espécie-tipo de *Oriocrassatella*, aparece filogeneticamente distante de *O. stokesi*, Dickins, 1956 (terminal 13), e *O. stokesi*, Newell, 1958, (terminal 14). O material-tipo estudado por Etheridge (1907) difere dos outros espécimes atribuídos à *O. stokesi* pelo alongamento anterior reduzido [3 (1)], ausência da parede anterior delimitando o sulco ligamentar [19 (0)], e por possuir área do resilífero equivalente à área ocupada pelos dentes 4b e 2 [21 (2)], enquanto que nos outros espécimes esta área é reduzida [21 (1)]. O material ilustrado por Newell (1958) atribuído a *O. stokesi* difere do material descrito por Dickins (1956) por apresentar ângulo dorsal mais aberto [2 (3)], sulco ligamentar interno amplo [15 (2)], e septo desenvolvido [15 (2)], sendo este último

caráter fortemente desenvolvido na outra espécie (Dickins, 1956). A ausência do dente 4b [34 (0)] é uma autapomorfia de *O. stokesi* Dickins, 1956 (terminal 13), enquanto que no material ilustrado por Newell (1958), o dente embora presente, é fracamente desenvolvido [34 (2)]. Desse modo, os resultados da análise não ponderada mostram tratar-se de espécies distintas, sendo *O. stokesi* um agrupamento parafilético. *O. stokesi* Etheridge, 1907, deve permanecer como espécie válida e as outras duas ocorrências re combinadas em espécies distintas.

Outro caso envolvendo agrupamento parafilético refere-se a espécimes do Permiano inferior da Argentina atribuídos à *O. sanjuanina* (fig. 3.1. terminais 8 e 28). A espécie descrita por Gonzalez (1976) difere de *O. sanjuanina* Gonzalez (1982), pelo menor alongamento, truncamento mais forte da margem anterior e por possuir septo mais fortemente desenvolvido.

A lista de caracteres e seus estados sustentado cada nó e terminais da análise numérica não ponderada de Oriocrassatellinae é apresentada na tabela 3.4.

Superfamília Crassatellacea

- Astartidae (subfamílias)**
- Astartellinae (paleozóicos)
 - Astartinae (pós-paleozóicos)
 - Eriphyllinae
 - Pinzonellinae
 - Opinae

- Crassatellidae (subfamílias)**
- Crassatellinae (pós-paleozóicos)
 - Scambulinae (pós-paleozóicos)
 - Oriocrassatellinae (paleozóicos)
 - Laurásia
 - Gondwana

- Outras famílias de Crassatellacea**
- Myophoricardiidae
 - Cardiniidae
 - Hippopodiidae

Figura. 3.1. Análise numérica não-ponderada A, consenso estrito (L=336; CI=27; RI=58); B e C, relações entre os táxons mostrados na análise não consenso. Os caracteres que sustentam cada nó e os terminais estão explicados na tabela 3.4.

Paleobiogeografia de Oriocrassatellinae

Archbold *et al.* (1996) discutiram brevemente, com base na distribuição temporal e espacial conhecida, a história geológica do gênero *Oriocrassatella*, indicando sua origem no Gondwana, durante o Carbonífero, e grande diversificação e migração para a Laurásia, no Permiano. Contudo, a única espécie gondwânica, de idade carbonífera, incluída na análise não ponderada é *Oriocrassatella piauienses*, e aparece como a forma mais apical do grupo (fig. 3.4.), não corroborando a idéia de Archbold *et al.* (1996).

Todas as espécies descritas dos continentes que formaram a antiga Laurásia estão reunidas em um grupo monofilético (nó 21, ver figs. 1 e 4), enquanto que 66% (8 em 12) das espécies descritas do Gondwana em outro grupo monofilético (nó 3, ver figs. 1 e 4). *O. lapidaria* e cf. *O. sp* Manceñido, 1976, ambas espécies gondwânicas, aparecem como terminais isolados destes dois agrupamentos. Tentativamente, é possível considerar *O. elongata* Sanchez, 1984, do Permiano da Venezuela, como de forte afinidade laurásica devido a sua proximidade geográfica, a coespecificidade e a proximidade cronológica da espécie norte-americana (figs. 3.3. e 3.4.). O fato de *O. sanjuanina* Gonzalez, 1982, do Permiano da Argentina, estar reunida às espécies laurásicas pode dever-se ao grande número de caracteres não acessíveis (47%) na matriz.

Os agrupamentos gondwânico e laurásico são sustentados por caracteres exclusivos dentro dos Oriocrassatellinae. Formas da Laurásia são fortemente comprimidas [1 (4), homoplástico em apenas um terminal do grupo externo, *Astarte borealis*], enquanto que formas do Gondwana são moderadamente infladas [1 (1), homoplástico apenas em táxons do grupo externo]. Formas da Laurásia possuem maior frequência de espécies com área do resilífero ampla [21 (3)], enquanto que este estado está totalmente ausente no agrupamento do Gondwana, no qual os estados [21 (1, área reduzida)] e [21 (2), área equivalente] são de ocorrência gemneralizada.

Distribuição cronológica

Embora algumas espécies de *Oriocrassatella* apresentem problemas de falta de resolução das idades, interpretadas como distribuídas por um longo período de tempo (*e.g.*, *O. plana*, Boyd & Newell, 1977; *O. sp.*, Dickins & Skwarko, 1981; *O. stokesi*, Dickins, 1958) a figura 3A mostra não serem evidentes agrupamentos baseados na distribuição temporal. Apenas as espécies atribuídas a *O. elongata* da América do Norte e América do Sul mostram coerência cronológica, estando as espécies mais apicais e as mais novas em idade (Kunguriano – Guadalupiano; fig. 3.3. A) dentro do agrupamento laurásico dos Oriocrassatellinae.

Grupo Externo. A presença do ligamento externo ou interno [caráter 14 (1) e (2)], exclusivamente, e a presença do dente lateral anterior AV [31 (1)] reúnem membros dos Crassatellinae (nó, 33, crassatélideos pós-paleozóicos) e Astartidae (e o grupo formado por Myophoricardiidae, + Cardiniidae, + Hippopodiidae) como um grupo monofilético (nó 32, fig. 3.1), aproximando-se da sugestão de Morris (1978), de que os crassatélideos pós-paleozóicos teriam derivado dos astartídeos (Astartellinae), a partir da expansão de um espaço, na área cardinal da charneira, para acomodar um resilífero. Neste caso, Oriocrassatellinae seria uma linhagem extinta no final do Paleozóico. Contudo, os membros de Astartidae (nó 39), incluindo *Crassatelopsis*, como entendido tradicionalmente, e todos os grupos Paleozóicos, aparecem no cladograma como formas mais derivadas.

Membros da subfamília Crassatellinae (nó 3) são sustentados por 3 sinapomorfias exclusivas: caráter 0 (0, ornamentação externa exclusivamente na região umbonal), 23 (3, dente cardinal 5b inclinado anteriormente) e 49 (1, ninfa ausente), além de duas sinapomorfias homoplásticas (ver nó 33, tabela 3.4.). Astartellinae (nó 52) e Pinzonellinae (nó 65) aparecem também como grupos monofiléticos sustentados por reversões e sinapomorfias homoplásticas.

Representantes de Astartinae, Scambulinae e Crassatellidae não se sustentam como agrupamentos, como proposto nas classificações disponíveis de Crassatellacea.

A análise numérica ponderada

A análise ponderada embora tendo apresentado maior número de politomias no grupo interno, resultou em uma maior congruência entre os agrupamentos de membros do grupo externo e a classificação tradicional, produzindo 30 cladogramas (mhennig*;bb*, L=340; CI=54; RI=85, fig 2) e o consenso estrito (L=346; CI=53; RI=84).

Grupo Interno. Oriocrassatellinae é sustentada pelas sinapomorfias exclusivas dos caracteres 10 (1, valva esquerda sobrepondo valva direita na porção anterior), 16 (1, septo presente entre o ligamento e o resilífero), 34 (?) e 6 sinapomorfias homoplásticas (ver tabela 3.5., nó 3).

Outros caracteres reúnem membros de Oriocrassatellinae, mas aparecem como homoplasias em táxons do grupo externo: a presença do ligamento interno e externamente [14 (0)], (presente também em *Cypricardella*); a expressão forte do dente cardinal 3b [26 (1)] (presente em *Crassinella minor*, Opinae, Cardiniidae, Myophoricardiidae e *Astartella aueri*); a expressão forte do dente cardinal 2, em relação aos dentes 4b e 3b [38 (1, presente também em *Crassinella minor*)].

Os mesmos problemas de agrupamentos parafiléticos já notados na análise não-ponderada permanecem com adição, neste cladograma, de parafiletismo das formas atribuídas à *O. elongata*.

O problema de resolução entre os terminais 28, 29 e 30 e nó 5 pode ser devido ao fato de que 47% dos caracteres de *O. sanjuanina* Gonzalez, 1982, são codificados como dúvidas (?) dada a má preservação do material.

Agrupamentos reunindo espécies de *Oriocrassatella* do Gondwana ou Laurásia são menos evidentes que na análise não-ponderada (ver fig. 3.3. B).

Grupo Externo. A família Crassatellidae, envolvendo crassatelídeos paleozóicos (*Oriocrassatellinae*) e pós-paleozóicos (*Crassatellinae*) forma um grupo monofilético sustentado por sinapomorfias homoplásticas [nó 2, 5 (2), 7 (1), 15 (1), 28 (1), 30 (1)]. O caráter 30 (1, perda do dente lateral anterior AI) ocorre homoplasticamente em Opinae, Cardiniidae e Pinzonellinae.

Um agrupamento interessante é a reunião de representantes de *Crassatellinae* e de *Scambulinae* como subfamílias irmãs (nó 31), coincidindo com o entendimento da taxonomia corrente. Aquele nó é sustentado por 2 sinapomorfias exclusivas [14 (2, ligamento interno exclusivamente), e 31 (1, dente lateral AV presente)], uma reversão [24 (1)], e 4 sinapomorfias homoplásticas (ver nó 31 na tabela 3.5.).

A subfamília *Crassatellinae* (nó 32) é sustentada como um grupo monofilético pela presença de uma sinapomorfia [49 (1, ninfa ausente)] e 4 sinapomorfias homoplásticas.

Scambulinae (nó 39) é sustentada apenas por sinapomorfias homoplásticas e uma reversão do estado 2 (1).

Crassatellopsis hauchecornei (Eryphelinae - Astartidae) aparece como membro de *Crassatellidae* (*Scambulinae*) por apresentar características, tais como, a presença do dente lateral AI [30 (1), sinapomorfia homoplástica de *Crassatellidae*], o ligamento exclusivamente interno [14 (2) sinapomorfia de *Crassatellinae* + membros e *Scambulinae* e *C. hauchecornei*], a presença do dente lateral AV [31 (1), sinapomorfia de *crassatellinae* + *Crassinella minor* + *C. hauchecornei*]. *Crassatellopsis* apresenta resilífero, presente em apenas em membros de *Crassatellidae* e *Cypricardella* (G.E.). Assim sendo é recomendável a inclusão de *C. hauchecornei* em *Scambulinae* (*Crassatellinae*).

Superfamília Crassatellacea

Astartidae (subfamílias)

- Astartellinae (paleozóicos)
- Astartinae (pós-paleozóicos)
- Eriphylinae
- Pinzonellinae
- Opinae

Crassatellidae (subfamílias)

- Crassatellinae (pós-paleozóicos)
- Scambulinae (pós-paleozóicos)
- Oriocrassatellinae (paleozóicos)
- Laurásia
- Gondwana

Outras famílias de Crassatellacea

- Myophoricardiidae
- Cardiniidae
- Hippopodiidae

Figura 3.2. Cladograma de consenso estrito resultante da análise numérica ponderada (L=340; CI=54; RI=85).

Runnegar & Newell (1971:45-46) chamaram a atenção para a semelhança entre os pinzonelíneos e astartídeos paleozóicos (Astartellinae). Os autores propuseram a hipótese de que o gênero *Pinzonella* tenha derivado de *Astartella* pela redução da dentição lateral e

desenvolvimento dos dentes cardinais deste gênero. Os resultados, tanto da análise não ponderada (fig. 3.1.) como da análise ponderada (fig. 3.2.) mostram que o gênero *Pinzonella*, em quaisquer dos casos, aparece como um grupo filogeneticamente próximo aos astartídeos paleozóicos. Um possível remanejamento pode ser atribuir *status* de família para Pinzonellinae (sustentada por sinapomorfias homoplásticas, ver nó 49 na tabela 3.5.) e Opinae (nó 55), agrupando Astartinae (Astartídeos pós-paleozóicos, ver listas de sinapomorfias homoplásticas para nó 63, tabela 3.5.) e Astartellinae (nó 59, tabela 3.5.) na família Astartidae, em Crassatellacea.

T2724

Figura 3.4. Distribuição das espécies de *Oriocrassatella* sobre a paleogeografia do Permiano inferior (modificado de Scotese & Mckerrow, 1990). Círculos negros representam espécies isoladas dos agrupamentos

Tabela 3.4. Lista dos caracteres sustentando nós e terminais baseada na análise de consenso estrito não ponderada (G.E., grupo externo; ✓, sinapomorfias ou autapomorfias; ↷, reversões homoplásticas; ↔ reversões não homoplásticas.

G.E.: 21 (3), 43 (2)	Nó 23: 2 (3), 4 (4), 5 (2)↷, 21 (2), 24 (2)	Terminal 44: 0 (3), 8 (2), 10 (2), 11 (1), 22 (2), 29 (1), 33 (1), 35 (1), 44 (0), 45 (1), 47 (1), 51 (2)
Nó 1: 0 (1)✓, 9 (2)✓, 15 (1), 24 (1), 25 (2), 27 (1)✓, 30 (1), 36 (1), 40 (2), 41 (1)✓, 44 (1)	Terminal 24: 18 (1), 28 (0)	Nó 45: 8 (0), 13 (1), 14 (1)✓, 21 (0)✓, 30 (0), 31 (0)↷
Nó 2: 10 (1)✓, 16 (1), 19 (2), 26 (1), 34 (2)✓, 38 (1)	Nó 25: 0 (3), 8 (0), 9 (1), 32 (1), 36 (0)↷	Terminal 46: 0 (3), 1 (4), 2 (2)↷, 3 (1)↷, 4 (1), 25 (1), 28 (1)↷, 32 (2), 33 (1), 35 (1), 46 (1)
Nó 3: 1 (4), 16 (2)	Nó 26: 45 (1)	Nó 47: 5 (1)↷, 5 (2), 24 (2), 48 (1)
Nó 4: 0 (0), 2 (3), 19 (1), 36 (2)	Terminal 27: 22 (1)	Terminal 48: 1 (0)↷, 32 (2), 34 (4), 43 (2)
Nó 5: 5 (1)↷, 8 (0), 19 (0), 22 (1), 24 (2), 43 (0)	Terminal 28: 3 (2), 4 (3)↷, 16 (1)↷	Nó 49: 5 (0)↷, 7 (0)↷, 12 (0)↷, 40 (2)↷
Nó 6: 6 (0), 22 (2), 28 (0), 28 (1)	Nó 29: 5 (3), 17 (1), 25 (1)↷, 46 (1)	Nó 50: 2 (1)↷, 9 (1)
Terminal 7: 2 (2)↷, 8 (2), 10 (2), 11 (1), 21 (1), 33 (1), 39 (1), 44 (0), 45 (1), 47 (1), 51 (1)	Terminal 30: 9 (0)✓, 16 (1)↷, 18 (1), 20 (1), 34 (1)✓, 39 (1), 40 (3), 42 (1)	Terminal 51: 1 (3), 12 (1), 35 (1)
Terminal 8: 18 (1), 21 (3), 25 (1)↷, 36 (1)↷	Terminal 31: 3 (0)↷, 6 (1)↷, 15 (2), 16 (3), 19 (0), 21 (1)↷	Nó 52: 3 (1)↷, 27 (0), 34 (4)
Terminal 9: 3 (1)↷, 9 (1), 15 (2), 32 (2)	Nó 32: 14 (2)✓, 23 (1), 31 (1)✓, 43 (0)	Terminal 53: 1 (3), 4 (1), 41 (0), 48 (0)↷
Nó 10: 7 (1), 15 (2), 19 (1)✓, 21 (3), 42 (1)	Nó 33: 7 (1), 15 (2), 23 (3)✓, 48 (1), 49 (1)✓	Terminal 54: 5 (2)↷, 22 (0)↷, 24 (1)↷, 26 (1), 32 (1), 43 (2), 46 (1)
Nó 11: 16 (3), 22 (1)	Terminal 34: 0 (0), 5 (3), 23 (3), 24 (2), 32 (1), 36 (2), 43 (1)	Nó 55: 23 (0), 43 (2)↷, 44 (0), 46 (1)
Terminal 12: 40 (3), 46 (2), 51 (1)	Terminal 35: 0 (2), 1 (0)↷, 2 (3), 4 (4), 5 (3), 13 (1), 23 (1)	Terminal 56: 3 (1)↷, 4 (3), 51 (2)
Terminal 13: 2 (2)↷, 15 (1)↷, 17 (1), 28 (0), 34 (0)✓, 39 (1), 40 (1)↷	Nó 36: 3 (1)↷, 6 (2), 13 (1), 20 (1), 23 (3), 24 (2), 28 (0), 36 (2), 40 (1)↷	Nó 57: 1 (1)↷, 10 (2), 22 (0)↷, 26 (1), 32 (1), 40 (1)↷, 41 (0)
Terminal 14: 17 (1), 18 (1), 20 (1), 43 (2)	Terminal 37: 0 (2), 4 (1)↷, 5 (1)↷, 12 (1), 21 (3), 43 (2)↷, 48 (0)↷	Terminal 58: 6 (1)↷, 30 (1)↷, 32 (2), 40 (0)↷
Terminal 15: 21 (3)	Terminal 38: 1 (3), 21 (1)	Nó 59: 0 (0), 7 (1), 11 (1), 13 (0)↷, 34 (4), 43 (0)↷, 48 (0)
Terminal 16: 4 (3), 16 (3), 18 (1), 32 (1), 40 (1)↷, 43 (2)	Nó 39: 2 (1)↷, 12 (1), 28 (0), 36 (0)↷	Terminal 60: 5 (1)↷, 8 (1)↷, 9 (1), 24 (1)↷, 28 (1)↷, 44 (1)↷, 45 (1), 47 (1)
Nó 17: 1 (1)↷, 3 (1)↷, 5 (1)↷, 21 (1)	Terminal 40: 21 (3), 22 (1), 23 (2)✓	Nó 61: 3 (0)↷, 27 (0), 30 (1)
Terminal 18: 2 (3), 5 (0)↷, 22 (1), 46 (2)	Nó 41: 2 (0)↷, 4 (0)↷, 7 (2), 21 (1), 39 (1)	
Nó 19: 4 (3), 6 (0), 7 (1), 43 (2)	Terminal 42: 5 (3), 6 (2), 8 (2), 12 (2)✓, 23 (0), 24 (2), 26 (1), 38 (1), 48 (1)	
Terminal 20: 3 (2), 25 (0)↷, 48 (1)	Nó 43: 15 (0), 22 (1), 25 (0)↷, 40 (3)↷	
Nó 21: 16 (2)		
Terminal 22: 0 (3), 39 (1), 40 (3)		

Terminal 62: 2 (1)[↔], 4 (2)[↔], 7 (2)[↔], 22 (1)[↔], 32 (2), 43 (2), 46 (2)
Nó 63: 6 (1), 26 (0)[↔], 29 (1), 32 (0), 40 (0)[↔], 46 (0), 47 (1), 51 (1)

Terminal 64: 1 (0)[↔], 6 (0), 7 (2)[↔], 34 (3)[↔], 50 (1)[✓]
Nó 65: 4 (1), 23 (1)[↔], 25 (1)

Terminal 66: 0 (3), 6 (2), 7 (0)[↔], 11 (0)[↔], 47 (0)
Terminal 67: 2 (1)[↔], 6 (1)[↔], 8 (2)[↔], 22 (2), 25 (2)[↔], 33 (1), 37 (1)[✓], 45 (1)

Tabela 3.5. Lista de caracteres sustentando nós e terminais baseada no cladograma de consenso estrito ponderado (G.E., grupo externo; ✓, sinapomorfias ou autapomorfias; ↔, reversões homoplásticas; ↔ reversões não homoplásticas)

G.E.: 21 (3)
Nó 1: 0 (1)[✓], 9 (2)[✓], 14 (1), 24 (2), 27 (1), 40 (2)[✓], 41 (1)[✓], 44 (1), 48 (1)
Nó 2: 5 (2), 7 (1), 15 (1), 28 (1), 30 (1)
Nó 3: 4 (3), 6 (0), 10 (1)[✓], 14 (0), 16 (1)[✓], 19 (2), 26 (1), 34 (2)[✓], 38 (1)
Nó 4: 2 (3), 3 (1)[↔], 9 (1), 25 (1), 46 (1), 48 (0)
Nó 5: 16 (2)[✓], 19 (0)[↔], 46 (0)
Nó 6: 1 (4), 9 (2), 25 (2), 36 (1)
Nó 7: 3 (2)[↔], 4 (2)[↔], 7 (0)[↔], 21 (2), 32 (0)[↔], 43 (0)
Nó 8: 0 (0), 5 (1)[↔], 22 (1), 36 (2)
Nó 9: 6 (1), 15 (2), 43 (1)
Nó 10: 5 (2)[↔], 7 (1)[↔], 8 (1)[↔], 19 (1)[✓], 21 (3), 24 (1)[↔], 42 (1)
Nó 11: 16 (3)
Terminal 12: 4 (3)[↔], 40 (3), 46 (2), 51 (1)
Terminal 13: 2 (2)[↔], 15 (1)[↔], 17 (1), 28 (0), 34 (0)[✓], 39 (1), 40 (1)[↔]
Terminal 14: 17 (1), 18 (1), 20 (1), 22 (0), 43 (2)
Terminal 15: 3 (1)[↔], 8 (0), 9 (1), 32 (2)

Terminal 16: 2 (2)[↔], 8 (2), 10 (2), 11 (1), 21 (1)[↔], 22 (2), 28 (0), 29 (1), 33 (1), 39 (1), 44 (0), 45 (1), 47 (1), 51 (1)
Terminal 17: 8 (0), 18 (1), 21 (3), 25 (1)[↔], 29 (1)
Terminal 18: 2 (2), 21 (3)
Nó 19: 8 (1)[↔], 19 (2)
Nó 20: 4 (4), 21 (2)
Terminal 21: 22 (1), 45 (1)
Terminal 22: 18 (1), 28 (0), 32 (0)[↔]
Nó 23: 2 (2)[↔], 24 (1)[↔]
Terminal 24: 3 (2)[↔], 7 (0)[↔], 16 (3), 18 (1), 40 (1)[↔]
Terminal 25: 0 (3), 5 (1)[↔], 39 (1), 40 (3)
Terminal 26: 0 (3), 3 (0)[↔], 4 (4), 5 (3), 6 (1), 8 (0), 15 (2), 16 (3), 17 (1)
Terminal 27: 3 (2)[↔], 45 (1)
Terminal 28: 4 (2)[↔], 5 (0)[↔], 6 (1), 7 (0)[↔], 9 (2), 22 (1), 43 (1), 46 (2)
Terminal 29: 0 (3), 1 (1)[↔], 4 (4), 5 (3), 8 (0), 9 (0)[✓], 17 (1), 18 (1), 20 (1), 21 (2), 34 (1)[✓], 39 (1), 40 (3), 42 (1)
Terminal 30: 5 (1)[↔]

Nó 31: 14 (2)[✓], 23 (1), 24 (1)[↔], 25 (2), 31 (1)[✓], 32 (0), 43 (0)
Nó 32: 5 (3), 15 (2), 21 (2), 36 (1), 49 (1)[✓]
Nó 33: 23 (3)[✓], 24 (2), 36 (2), 43 (1)
Nó 34: 3 (1)[↔], 5 (2)[↔], 6 (2), 13 (1), 20 (1), 28 (0), 40 (1)[↔]
Terminal 35: 1 (3), 21 (1), 43 (0)
Terminal 36: 0 (2), 4 (1)[↔], 5 (1)[↔], 12 (1), 21 (3), 43 (2)[↔], 48 (0)
Terminal 37: 0 (0), 32 (1)
Terminal 38: 0 (2), 1 (0)[↔], 2 (3), 4 (4), 13 (1)
Nó 39: 2 (1)[↔], 12 (1), 28 (0), 48 (0)
Nó 40: 2 (0)[↔], 4 (0)[↔], 5 (3), 7 (2), 8 (2), 39 (1)
Terminal 41: 0 (3), 10 (2), 11 (1), 15 (0)[↔], 22 (2), 25 (0)[↔], 29 (1), 33 (1), 35 (1), 40 (3), 44 (0), 45 (1), 47 (1), 51 (2)
Terminal 42: 6 (2), 12 (2)[✓], 23 (0), 24 (2), 26 (1), 38 (1), 48 (1)
Terminal 43: 7 (0)[↔], 21 (3), 22 (1), 23 (2)[✓]
Nó 44: 2 (1)[↔], 3 (1), 4 (0)[↔], 6 (2), 8 (0), 13 (1), 14 (1)[✓], 21 (0)[✓]
Nó 45: 2 (0)[↔], 5 (0)[↔], 44 (0), 46 (1)

- Nó 46:** 1 (1)[↺], 6 (1), 10 (2), 30 (1), 40 (0)[↔], 41 (0) (1), 28 (1), 32 (2), 33 (1), 40 (3), 46 (1), 48 (0).
- Nó 47:** 0 (0), 3 (0)[↺], 7 (1), 11 (1), 13 (0), 27 (0), 43 (0), 48 (0)
- Nó 48:** 6 (2), 26 (1), 28 (1), 34 (4), 40 (1)
- Nó 49:** 4 (1), 23 (1), 25 (1), 26 (0), 29 (1), 32 (0), 46 (0), 51 (1)
- Terminal 50:** 2 (1)[↺], 6 (1), 8 (2), 22 (2), 25 (2), 33 (1), 37 (1)[✓], 45 (1), 47 (1)
- Terminal 51:** 0 (3), 7 (0)[↺], 11 (0)[↺]
- Terminal 52:** 2 (1)[↺], 4 (2)[↺], 7 (2), 22 (1), 32 (2), 43 (2)[↺], 46 (2)
- Terminal 53:** 3 (2)[↺], 5 (1)[↺], 8 (1), 9 (1), 24 (1)[↺], 27 (1)[↺], 30 (0), 44 (1), 45 (1), 47 (1)
- Terminal 54:** 1 (0)[↺], 6 (0), 7 (2), 29 (1), 47 (1), 50 (1)[✓]
- Terminal 55:** 3 (2)[↺], 26 (1), 32 (2)
- Terminal 56:** 22 (1), 32 (0), 40 (3), 51 (2)
- Nó 57:** 22 (1), 23 (1)
- Nó 58:** 34 (4)
- Nó 59:** 9 (1), 27 (0)
- Terminal 60:** 5 (2), 22 (0), 24 (1)[↺], 26 (1), 46 (1)
- Terminal 61:** 1 (3), 4 (1), 5 (0), 32 (0), 41 (0), 43 (0), 48 (0)
- Terminal 62:** 1 (0)[↺], 2 (0), 3 (2)[↺], 7 (2), 12 (1), 32 (2), 40 (3)
- Nó 63:** 1 (3), 12 (1), 35 (1), 43 (0)
- Terminal 64:** 3 (2)[↺], 5 (0)[↺], 9 (1), 32 (0)
- Terminal 65:** 0 (3), 1 (4), 2 (2), 4 (1), 5 (2), 6 (1), 7 (2), 24 (1)[↺], 25

4. BRAQUIÓPODES PRODUCTÍDEOS: FILOGENIA E SISTEMÁTICA

4.1. INTRODUÇÃO

A classificação de braquiópodes productídeos tem sido tema de inúmeros trabalhos (*e.g.*, Muir-Wood & Cooper (1960); Muir-Wood & Williams (1965); Williams & Rowell (1965a); Brunton *et al.* (1995); Brunton & Lazarev (1997). Outras discussões tratando de grupos taxonômicos atribuídos aos productídeos estão em Brunton (1966), Lazarev (1985, 1986, 1987, 1989, 1990), Grant (1993), Jin Yugan *et al.* (1998),

Muir-Wood & Cooper (1960) chamaram a atenção para o fato de que as classificações prévias não se baseavam em características internas dos productídeos, devido à dificuldade na preparação das conchas fósseis e observação das feições. Tais classificações foram realizadas com base nas feições externas, as quais de maneira bastante característica para este grupo, apresentam grande incidência de homeomorfia, resultando na inclusão de um grande número de espécies em um único gênero (*e.g.*, *Productus*).

O grande avanço no entendimento das relações de parentesco entre os diversos productídeos resultou do trabalho monográfico de Muir-Wood & Cooper (*op. cit.*), no qual um grande número de espécimes (envolvendo espécies distribuídas em 167 gêneros) foi submetido a tratamento mecânico e com ácido, expondo as feições internas das valvas, mais importantes para a diagnose das famílias, gêneros e espécies. Nesse trabalho, os autores erigiram uma nova superfamília, nove famílias, trinta e uma subfamílias e 65 novos gêneros, distribuídos dentro da Subordem Productoidea Maillieux, 1940.

Muir-Wood & Williams (1965) praticamente reeditaram o trabalho de Muir-Wood & Cooper (1960), com o acréscimo de apenas doze novos gêneros na Subordem Productidina Waagen, 1883.

Brunton *et al.* (1995) apresentou a primeira proposta de classificação de membros dos Productida baseada em análise cladística, abaixo resumida:

Ordem Productida

Subordem Productidina Waagen, 1883

Superfamília Productioidea Gray, 1840

Família Productellidae Schuchert, 1929

Subfamília Productellinae Schuchert, 1929

Subfamília Productininae Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Productinini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Paramarginiferini Lazarev, 1986

Tribo Chonetillini Likharev, 1960

Subfamília Overtoniinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Avoniini Sarycheva, 1960

Tribo Overtoniini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Krotoviini Brunton *et al.*, 1995

Tribo Costispiriferini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Institiferini Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Marginiferinae Stehli, 1954

Nova Tribo ainda não descrita Brunton *et al.*, 1995

Tribo Paucispinerini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Marginiferini Stehli, 1954

Tribo Incisini Grant, 1976

Subfamília Plicatiferinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Rugaurini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Semicostellini Nalivkin, 1979

Tribo Plicatiferini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Levipustulini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Levitusiini Lazarev, 1985

Tribo Yakovleviini Waterhouse, 1975

Família Productidae Gray, 1840

Subfamília Leioproductinae Muir-Wood & Cooper, 1960

1960

Tribo Leioproductinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Semiproductinae McKellar, 1970

Tribo Horridonini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Tyloplectini Termier & Termier, 1970

Subfamília Dictioclostinae Stehli, 1954

Subfamília Productinae Gray, 1840

Tribo Productini Gray, 1840

Tribo Spyridiophorini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Kozlowskiiini Brunton *et al.*, 1995

Tribo Retariini Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Buxtoniinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Tolmatchoffiini Sarycheva, 1963

Tribo Buxtoniini Muir-Wood & Cooper, 1960

Superfamília Echinoconchoidea Stehli, 1954

Família Sentosiidae McKellar, 1970

Subfamília Caucasiproductinae Lazarev, 1987

Subfamília Sentosiinae McKellar, 1970

Tribo Sentosiini McKellar, 1970

Tribo Bragasiini Nalivkin, 1979

Família Echinoconchidae Stehli, 1954

Subfamília Pustulinae Waterhouse, 1981

Subfamília Echinoconchinae Stehli, 1954

Tribo Echinoconchini Stehli, 1954

Tribo Karavankiniini Ramovs, 1969

Tribo Calliprotoniini Lazarev, 1985

Subfamília Juresaniinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Juresaniini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Waagenoconchini Muir-Wood & Cooper, 1960

Superfamília Linoproductoidea Stehli, 1954

Família Monticuliferidae Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Eoproductellinae Lazarev, 1987

Subfamília Auriculispinae Waterhouse, 1986

Subfamília Schrenkiellinae Lazarev, 1986

Subfamília Compressoproductinae Jing & Hu, 1978

Subfamília Devonoproductinae Muir-Wood & Cooper, 1960

1960

Subfamília Gigantoproductinae Muir-Wood & Cooper, 1960

1960

Tribo Semiplanini Sarycheva, 1960

Tribo Gigantoproductini Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Striatiferinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Striatiferini Muir-Wood & Cooper, 1960

Tribo Proboscideellini Muir-Wood & Cooper, 1960

Família Linoproductidae Stehli, 1954

Subfamília Linoproductinae Stehli, 1954

Subfamília Grandaurispinae Lazarev, 1986

Subfamília Siphonosiinae Lazarev, 1986

Subfamília Anidanthinae Waterhouse, 1968

Subordem Strophalosiidina Waagen, 1883

Superfamília Strophalosioidea Schuchert, 1913

Família Strophalosiidae Schuchert, 1913

Subfamília Strophalosiinae Schuchert, 1913

Subfamília Dasyalosinae Brunton, 1966

Família Chonopectidae Muir-Wood & Cooper, 1960

Família Araksalosiidae Lazarev, 1989

Subfamília Araksalosiinae Lazarev, 1989

Subfamília Donalosinae Lazarev, 1989

Subfamília Rhytalosinae Lazarev, 1989

Subfamília Quadratiinae Lazarev, 1989

Superfamília Aulostegioidea Muir-Wood & Cooper, 1960

Família Aulostegidae Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Aulosteginae Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Chonosteginae Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Institellinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Agelesiinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Rhamnariinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Echinosteginae Muir-Wood & Cooper, 1960

Família Cooperinidae Pajaud, 1968

Subfamília Cooperininae Pajaud, 1968

Subfamília Epiceliinae Grant, 1972

Família Scacchinellidae Likharev, 1928

Subfamília Scacchinellinae Likharev, 1928

Subfamília Tschernyschewiinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Superfamília Richthofenioidea Waagen, 1885

Família Richthofeniidae Waagen, 1885

Família Hercosiidae Cooper & Grant, 1975

Família Cyclacanthariidae Cooper & Grant, 1975

Subfamília Cyclacanthariinae Cooper & Grant, 1975

Subfamília Teguliferinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Subfamília Zalveriinae Brunton, no prelo

Superfamília Lyttonioidea Waagen, 1883

Família Poikilosakidae Williams, 1953

Família Lyttonidae Waagen, 1883

Subfamília Lyttoninae Waagen, 1883

Subfamília Rigbyellinae Grant (in Brunton *et al.*, 1995)

Subfamília Permianellinae He & Zhu, 1979

Productídeos das formações Piauí e Itaituba

São reconhecidos nos carbonatos da Formação Piauí 5 espécies de braquiópodes productídeos. Deve-se a Mendes (1959) a descrição dos productídeos, além de outros braquiópodes silicificados da Formação Itaituba. Esse autor identificou onze gêneros, sendo

três novos (*) para a Família Dictioclostinae e seis novas espécies, classificados por ele da seguinte maneira:

Superfamília Productacea Maillieux, 1941	Gênero Marginifera Waagen, 1884
Família Dictioclostidae Stehli, 1954	<i>Marginifera oddonei</i> Mendes, 1959
Subfamília Dictioclostinae Stehli, 1954	Gênero <i>Koslowkia</i> Frederickis, 1933
* Gênero <i>Buxtonioides</i> Mendes, 1959	<i>Koslowkia petri</i> Mendes, 1959
<i>Buxtonioides amazonicus</i> (Katzer)	
* Gênero <i>Brasilioproductus</i> Mendes, 1954	Família Echinoconchidae Stehli, 1954
<i>Brasilioproductus chandlessi</i> (Derby)	Gênero <i>Echinoconchus</i> Weller, 1914
<i>Brasilioproductus chronici</i> Mendes, 1959	<i>Echinoconchus katzeri</i> Mendes, 1959
Subfamília Linoproductinae Stehli, 1954	Gênero <i>Juresania</i> Fredericks, 1928
Gênero <i>Linoproductus</i> Chao, 1927	<i>Juresania amazonensis</i> Mendes, 1959
<i>Linoproductus derbyi</i> Mendes, 1959	Gênero <i>Krotovia</i> Fredericks, 1928
Gênero <i>Duarteia</i> Mendes, 1959	<i>Krotovia wallaciana</i> (Derby)
* <i>Duarteia batesiana</i> Mendes, 1959	
<i>Avonia rhomeana</i> (Derby)	Família Strophalosiidae Schuchert, 1913
Subfamília Marginiferinae Stehli, 1954	Gênero <i>Heteralosia</i> King, 1938
	<i>Heteralosia cornelliana</i> (Derby)

Os productídeos da Formação Itaituba foram incluídos nesse estudo por tratar-se de material silicificado de excelente preservação, para reconhecimento dos caracteres listados por Brunton *et al.* (1995), comparação e discussão na seção sobre a sistemática do material da Formação Piauí.

A classificação de Mendes (1959), obviamente, não levava em conta os trabalhos de Muir-Wood & Cooper (1960) que tratou extensivamente sobre a morfologia dos productídeos, o volume do *Treatise* referente aos braquiópodes e, finalmente o trabalho de Brunton *et al.* (1995), que ofereceram uma nova proposta de classificação para este grupo. Desse modo, e constatado adiante, parte do material da Formação Itaituba referente aos braquiópodes productídeos, carecem de revisão.

4.2. OBJETIVOS

A análise cladística realizada tem por objetivo testar a classificação de Mendes (1959) para os productídeos da Formação Itaituba, e propor uma atribuição taxonômica preliminar para os productídeos da Formação Piauí, com base na análise dos caracteres visíveis nos espécimes das duas formações. Os caracteres foram inseridos na matriz de dados de Brunton *et al.* (1995) e executados no programa Hennig86. Por tratar-se de uma análise preliminar para a nova versão do *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Brunton *et al.* (1995), não incluíram definições dos caracteres, o que muitas vezes dificultou o preenchimento da matriz para os braquiópodes das formações Piauí e Itaituba. Parte dos conceitos e métodos utilizados por Brunton *et al.* (1995) encontram-se em Lazarev (1990, em russo) e não puderam ser analisados.

Dessa forma, os caracteres abaixo listados, bem como os seus respectivos estados, foram em sua maioria, uma transcrição literal daqueles propostos por Brunton *et al.* (1995), com a inclusão de breves comentários baseados principalmente nos trabalhos de Muir-Wood & Cooper (1960), Willians & Rowell (1965a); Brunton & Lazarev (1997) e comunicações escritas de C.H.C. Brunton.

4.3. A ANÁLISE DE BRUNTON *ET AL.* (1995)

Brunton *et al.* (1995) construíram uma matriz de dados composta por 34 caracteres de igual peso, apresentando 89 estados. Oito caracteres foram ordenados obtendo uma única árvore (não-consenso, fig. 4.1.) de 103 passos. Representantes de plectambonitídeos (Plectambonitacea, Strophomenida *sensu* Muir-Wood & Willians, 1965) e chonetídeos (Chonetidina, Chonetacea) foram usados como grupos externos. O cladograma obtido apresenta a ordem Productida como um grupo monofilético, a subordem Strophalosiidina como parafilético, e a subordem Productidina subdividida em três grupos monofiléticos reunindo três superfamílias distintas: Echinoconchoidea, Linoproductoidea e Productoidea. Embora Productellinae tenha sido incluído nos Productoidea, o cladograma apresenta este táxon como grupo irmão de Productidina.

Figura 4.1. Cladograma composto das famílias e subfamílias de Productida, construído a partir de 34 caracteres (PAUP 3, não consenso, modificado de Brunton *et al.*, 1995). Notar Productidina como um grupo monofilético e Strophalosiidina como um grupo parafilético.

Figura 4.2. Cladograma composto das famílias e subfamílias de Productida, construído a partir de 34 caracteres (Hennig 86, mhennig*mb*, comprimento 324, I.C. 77, I.R. 84, consenso estrito e pesagem sucessiva, de acordo com a matriz de Brunton *et al.*, 1995). Notar Productidina como um grupo monofilético e Strophalosiidina como um grupo parafilético.

A mesma matriz foi processada através do programa Hennig 86 (mhennig*mb*), consenso estrito, com mesma pesagem e caracteres aditivos, segundo a codificação de Brunton *et al.* (1995).

Normalmente, matrizes processadas pelo programa PAUP 3, como no caso da análise de Brunton *et al.* (1995; fig 1), e Hennig 86, nesse trabalho, devem apresentar resultados semelhantes (Ferrarezzi & Marques, 1997). De fato, o cladograma da figura 4.2. apresenta agrupamentos semelhantes ao do cladograma da matriz executada no programa PAUP 3.

O cladograma da fig. 4.2. mostra a ordem Productida, a subordem Productidina (Productoidea, Echinoconchoidea, Linoproductoidea) e a superfamília Echinoconchoidea como grupos monofiléticos. Productellinae aparece como grupo irmão basal para Productida, corroborando os resultados de Brunton *et al.* (1995).

Algumas incongruências, no entanto, podem ser observadas. Membros atribuídos aos Strophalosiidina aparecem como um agrupamento mais definido, apenas com problema de resolução para os Chonopectidae e Linoproductoidea, todos tidos como parafiléticos.

4.4. ANÁLISE CLADÍSTICA

Atribuição taxonômica *a priori*

Como nem todos os caracteres descritos por Brunton *et al.* (1995) são visíveis, nem mesmo no material silicificado da Formação Itaituba, e ainda em menor número no material da Formação Piauí, por tratar-se de moldes internos ou externos, a codificação de alguns caracteres foram estimados *a priori*, a fim de não comprometer a resolução do cladograma.

Assim, todos os caracteres codificados como presentes exclusivamente no grupo externo e codificados como ausentes no grupo interno da análise original, foram também codificados como ausentes, mesmo quando não visíveis, nos novos táxons inseridos. Isso significa que todos os táxons provenientes das formações Piauí e Itaituba incluídos na análise foram considerados *a priori* representantes do grupo interno (Productida). O mesmo conceito foi usado na codificação dos caracteres dos membros das subordens Strophalosiidina e Productidina. O gênero *Brasilioproductus* da Formação Itaituba foi considerado, *a priori*, um productóide, tendo todos os caracteres abaixo do nó da superfamília Productoidea, mesmo quando não visíveis no material utilizado, adicionados de acordo com a matriz de Brunton *et al.* (*op. cit.*) para esta superfamília.

De acordo com Mendes (1956), os Productida presentes na Formação Itaituba representam os seguintes grupos incluídos na análise de Brunton *et al.* (1995):

Superfamília Productoidea

- Buxtonioides*
- Brasilioproductus*
- Marginifera*
- Kosłowskia*

Superfamília Linoproductoidea

- Linoproductus*
- Duarteia*
- Avonia*

Superfamília Echinoconchoidea

- Echinoconchus*
- Juresania*
- Krotovia*

Superfamília Strophalosiidina
Heteralosia

Grupos basais dos productídeos

A relação filogenética entre productídeos e os Chonetida foi indicada por Johnson (1976), com base na presença de anderídeo em *Chatertonina* do Devoniano inferior, um caráter compartilhado entre estes táxons.

Com o descobrimento de estrofalosiáceos (*Ralia*, productídeo) apresentando anderídeo (caráter 11, lista de caracteres), no Devoniano inferior da Mongólia, Lazarev (1987) apontou também a origem dos productídeos a partir da subordem Chonetidina Muir-Wood, 1955. Esta autora propôs a ordem Productida para acomodar as subordens Productidina e Oldhaminidina Williams, 1953, conforme aparece no *Treatise on Invertebrate Paleontology* referente aos braquiópodes. Com base nas características do lofóforo e outros caracteres não exclusivos, tais como, a forma e estrutura da concha, e a ausência de um pedículo funcional nos estágios avançados da ontogenia, Lazarev (1987) propôs a Subclasse Concavoconvexa para incluir as ordens Strophomenida, Chonetida e Productida, indicando uma história evolutiva comum para os representantes destas ordens. Desse modo, justifica-se a utilização de chonetídeos como grupo externo por Brunton *et al.* (1995).

Lista de caracteres segundo Brunton *et al.* (1995)

0. Costelação fina

(0 – presente ; 1 – ausente)

De acordo com Muir-Wood & Cooper (1960:14), a feição costela, é definida como “linhas radiais entre 15 - 25 contidas em 10 mm”. (Costelação = *ribbing*, no trabalho de Brunton *et al.*, 1995).

1. Costae

(0 – costado ; 1 – não costado / liso)

De acordo com Muir-Wood & Cooper (1960:14), a feição *costae* é definida como cristas radiais com número inferior à 15 em um espaço de 10 mm.

2. Aquisição de costae

(0 – ausente ; 1 – anteriormente ; 2 – completamente)

Um terceiro estado ocorre nas espécies de *Brasilioproductus* descritas por Mendes (1959), onde apenas a região anterior das valvas apresentam-se lisas.

3. Espinhos

(0 – nenhum ; 1 – apenas na charneira ; 2 – em toda a concha ; 3 – perdidos)

O estado “perdidos” corresponde, a gêneros estratigraficamente tardios que não possuem espinhos (comunicação escrita, Brunton, 1998), constituindo-se em reversão para o estado “0”.

O estado “nenhum” (*none*) foi codificado por Brunton *et al.* (1995) para os caracteres 3 e 4, possivelmente, como um artifício, a fim de preservar informação referente ao caráter, uma vez que ambos caracteres incluem um estado “perdido”. Este tipo de codificação deve basear-se em uma história cronológica do caráter que é previamente conhecida.

4. Distribuição de espinhos

(0 – nenhum ; 1 – apenas na valva ventral ; 2 – em ambas as valvas ; 3 – perdidos)

5. Tipos de espinhos

(0 – ausente ; 1 – finos ; 2 – predominantemente grossos ; 3 – poucos, simétricos ; 4 – de preensão)

Brunton *et al.* (1995) não definiram o estado 2 e 3 do caráter 5. Neste trabalho, a simetria entre os espinhos é identificada de acordo com o plano de simetria da concha dos braquiópodes. Havendo imagem especular, entre um e outro lado da concha, os espinhos serão considerados simétricos.

O estado “finos” corresponde a espinhos comumente longos, curvos e estreitos. O estado “predominantemente grossos” corresponde a espinhos relativamente pequenos e retos. “Pouco simétricos” são espinhos que ocorrem simetricamente na valva ventral, em pares dispersos, mais raramente com um espinho central adicionado; de preensão (*attachment*) são espinhos usados em formas que viviam cimentadas no substrato (comunicação escrita, Brunton, 1998).

O exemplar 6614 (Formação Itaituba) atribuído neste trabalho ao gênero *Brasilioproductus* apresenta o que é entendido como o estado 3. Espinhos amplamente espaçados (entre 10 a 13 vezes o diâmetro da base de um espinho). Uma simetria grosseira pode ser observada de um e outro lado do plano de simetria da concha.

Espinhos finos podem ser vistos nos flancos laterais da valva ventral de *Buxtonioides amazonicus* (exemplar GP/1T 481, Formação Itaituba).

6. Faixas de espinhos

(0 – ausente ; 1 – faixas ausente ; 2 – com faixas ; 3 – faixas apenas anteriormente)

7. Interáreas

(0 – presentes ; 1 – ausentes)

8. Dentes presentes também após o Fameniano (final do Devoniano)

(0 – não ; 1 – sim)

9. Profundidade do corpo (fig. 4.3.)

(0 – raso ; 1 – moderado ; 2 – profundo)

A fig.-texto 2A de Brunton *et al.* (1995:920) ilustra o conceito de profundidade da cavidade do corpo. De acordo com aqueles autores, a medida deste caráter corresponde razão entre o máximo comprimento do disco dorsal e a máxima profundidade do corpo (maior dimensão entre os discos dorsal e o disco ventral). As conchas com razão menor que 3 são consideradas profundas.

Brunton *et al.* (1995, pág. 923) não definiram os estados 0 e 1 para este caráter, sendo a sua atribuição baseada em conceito pessoal.

Figura 4.3. Seção estilizada de um productídeo adulto, com cavidade do corpo e caudas, mostrando a terminologia utilizada. R, raio da curvatura; G, ponto de geniculação; A, posição de apoio do disco dorsal adulto no interior da valva braquial; B, margens da cauda adulta; G-A, pró-cauda; A-B, cauda total (modificado de Brunton *et al.*, 1997).

10. Anderidia

(0 – presente ; 1 – ausente)

A estrutura chamada anderidia está ilustrada no trabalho de Brunton *et al.* (1995:922 fig-texto B e D)

11. Lamelas dorsais

(0 – ausentes ; 1 – presentes)

Como indicado por Brunton *et al.* (1995:919), a lamela dorsal ocorre em *Overtonia* (Muir-Wood & Cooper, 1960, Est. 46, figs. 10 – 20), tratando-se de lamelas concêntricas cobrindo a valva dorsal.

12. Caudas (*trail*)

(0 – ausentes ; 1 – presentes ; 2 – presente, apresentando calha ou franja)

A cauda (*trail*), como definido na figura 3, entre A e B.

O caráter cauda, de acordo com Brunton *et al.* (1995), apresenta os estados 0 – ausente ; 1 – longas ; 2 – com estruturas bordejantes. Os autores não definiram uma relação para a atribuição do estado 1. Nesta análise, leva-se em conta apenas a presença ou ausência do caráter, dada a ausência de critério para a atribuição de estados relativos ao comprimento da cauda.

O estado 2 deste caráter (estruturas bordejantes, do tipo calha ou franja), definido por Brunton *et al.* (1995, e comunicação escrita, Brunton, 1998) está ilustrado em Muir-Wood & Cooper (1960:28 fig. A1-3 e Est. 98 fig.1), ocorrendo na extremidade da cauda.

13. Rugae

(0 – ausentes ; 1 – presentes ; 2 – fortes)

Como indicado por Brunton *et al.* (1995:923), rugae está presente em *Overtonia* (Muir-Wood & Cooper, 1960, Est. 46, figs. 10 – 20), tratando-se de lamelas concêntricas cobrindo a valva ventral.

14. Reticulação posterior

(0 – ausente ; 1 – presente)

A reticulação posterior, de acordo com Brunton *et al.* (1995:923), é o efeito produzido pela sobreposição da ornamentação radial e a ornamentação concêntrica.

15. Processo cardinal

(0 – direcionado póstero-ventralmente ; 1 – direcionado póstero-dorsalmente)

O processo cardinal não é visível em *Brasilioproductus* Mendes, 1959. Contudo, o estado 1 é aceito para este gênero por ser um caráter sinapomórfico dos Productidinae.

16. Cicatrix

(0 – ausente ; 1 – presente)

Cicatrix foi definido por Muir-Wood & Cooper (1960:5 Est. 23 fig. 6) como um achatamento do umbo na valva pedicular, correspondendo a área de cimentação da valva pedicular a um objeto.

17. Inchamento da base dos espinhos

(0 – ausente ; 1 – presente)

Este caráter foi definido por Muir-Wood & Cooper (1960:6) como montículos, envolvendo a ocorrência de pequenos nódulos arredondados ou áreas entumecidas da concha, normalmente o ponto de origem de espinhos.

Há dúvidas à respeito da ocorrência deste caráter no espécime atribuído a *Juresania* (espécime Col. DPE 21013).

18. Espinhos bidirecionais

(0 – não ; 1 – sim)

Brunton *et al.* (1995:924) definiram “espinhos bidirecionais” como aqueles que na mesma área crescem em direções opostas.

19. Largura do corpo

(0 – pequena < 20mm ; 1 – média/grande ; 2 – gigante >101mm)

20. Espinhos na charneira ventral

(0 – presentes ; 1 – ausentes)

21. Cristas laterais

(0 – ausentes ; 1 – presentes)

Cristas laterais foram definidas por Muir-Wood & Cooper (1960:6, Est. 74, fig. 6) como espessamentos ou cristas na valva braquial estendendo-se lateralmente a partir do processo cardinal ao longo da margem posterior. Brunton & Lazarev (1997:384), entretanto, propuseram a designação “crista lateral” para o elemento que diverge da linha de charneira e tem a sua origem no processo cardinal.

Em alguns gêneros, como por exemplo *Brasilioproductus* da Formação Itaituba, as cristas laterais estão em continuidade com os *ear baffles*, que são estruturas espessadas da valva braquial, que na concepção de Brunton & Lazarev (1997:384) fazem parte das estruturas marginais, separando a cavidade do corpo das cavidades periféricas (cauda e asas).

22. Cristas cardinais

(0 – ausentes ; 1 – presentes)

Cristas cardinais, como definido por Brunton & Lazarev (1997:384), são cristas que se estendem a partir da base do processo cardinal ao longo da charneira, comumente auxiliando a articulação. Esta estrutura difere das cristas laterais por se desenvolver sobre a linha de charneira, não divergindo para a direção anterior da concha.

23. Estruturas marginais

(0 – ausentes ; 1 – presentes)

Cristas comumente espessadas, internas, marginais à região da cavidade do corpo (fig. 4.3.), separando o *corpus* da cauda (comunicação escrita, Brunton, 1998). Este espessamento pode ser observado no material silicificado da Formação Itaituba (*Linoproductus* est. 19, fig. 3 e *Brasilioproductus* est. 16, fig. 3). Este caracter foi discutido juntamente com o caracter 22.

24. Alveolus

(0 – ausente ; 1 – presente)

Alveolus foi definido por Muir-Wood & Cooper (1960:4, Est. 33, fig. 15) como uma cavidade localizada na face ventral interna da haste do processo cardinal, ou imediatamente anterior a ela.

25. Estrutura da concha

(0 – fibrosa ; 1 – misturada ; 2 – laminar)

26. Processo cardinal

(0 – não bilobado ; 1 – fracamente bilobado ; 2 – fortemente bilobado)

Brunton (1966:181; 1998, comunicação escrita) considerou que todas as variações morfológicas apresentadas pelo processo cardinal (trífido e quadrífido), nos productídeos, derivam do estado básico bilobado.

Mendes (1959:43) erigiu o gênero *Buxtonioides* (Dictioclostinae), tendo como um dos caracteres diagnósticos a trilobação do processo cardinal. De acordo com Brunton (1966) o processo cardinal em *Buxtonioides* deve ser considerado bilobado, porém apresentando a condição trifida, não informativa nesta análise.

Permanece ainda indefinida a distinção entre os estados 1 e 2 deste caráter, de modo que as atribuições foram baseadas em conceito pessoal.

27. Plataformas dorsais

(0 – ausentes ; 1 – presentes)

Brunton *et al.* (1995) não definiram “plataformas dorsais”. Este caráter não está definido em nenhum dos trabalhos clássicos sobre morfologia de Productidae (Muir-Wood & Cooper, 1960 e Williams & Rowell, 1965b). Neste trabalho, entende-se que as plataformas dorsais são áreas elevadas anteriores ao processo cardinal ocorrendo de cada lado do septo, como ilustradas por Muir-Wood & Cooper (1960, fig. tex. 6A), e chamadas de plataforma posterior.

O caráter ocorre na maioria dos plectambonitáceos, tratando-se de estruturas elevadas devido ao espessamento da concha, provavelmente associadas ao braquídio e aos campos musculares (comunicação escrita, Brunton, 1998).

28. Cristas braquiais

(0 – ausentes ; 1 – presentes ; 2 – fracas)

Cristas braquiais, segundo Muir-Wood & Cooper (1960:4, Est. 7, fig. 16), são cristas originadas entre as marcas anteriores e posteriores dos músculos adutores, estendendo-se lateralmente ou anterolateralmente, e terminando em um *loop* (laço).

29. Áreas das cristas braquiais

(0 – confinadas posteriormente ; 1 – espalhadas mais anteriormente)

São as áreas delimitadas pelas cristas braquiais.

30. Septo mediano dorsal

(0 – ausente ; 1 – variável ; 2 – forte)

31. Septo mediano ventral

(0 – ausente ; 1 – variável ; 2 – forte)

32. Placas dentais

(0 – comumente presentes ; 1 – ausentes)

33. Perfil

(0 – côncavo-convexo ; 1 – cônico ; 2 – achatado)

Resultados preliminares da análise cladística

O cladograma da figura 4.4. apresenta resultados da análise da matriz de dados (tabela 4.1.) referentes a trinta e quatro caracteres, para a análise dos productídeos das formações Piauí (2 táxons) e 10 táxons Itaituba (10 táxons), e um exemplar do Permiano da Bolívia, adicionados à lista de táxons de Brunton *et al.* (1995).

Figura 4.4. Cladograma apresentando as relações entre os taxons da Ordem Productida (*sensu* Brunton *et al.*, 1995) e os productídeos do Paleozóico superior do Brasil e da América do Sul (Hennig 86, Tree Gardener 2.2, mhennig*mb*, comprimento 322, I.C. 71, I.R. 86, consenso estrito e pesagem sucessiva). Matriz de caracteres tabela 4.1.

De modo geral, a sistemática adotada por Mendes (1959) corroboram com os agrupamentos obtidos por Brunton *et al.* (1995). Contudo, carecem de revisão as afinidades de *Juresania amazonensis* Mendes, 1959; *Linoproductus derby* Mendes, 1959; *Duarte*

batesiana Mendes, 1959; *Marginifera oddonei* Mendes, 1959; e *Koslowskia petri* Mendes, 1959, as famílias e subfamílias propostas por Brunton *et al.* (1995).

Espécimes identificados na Formação Piauí, tais como *Brasilioproductus* sp., podem ser atribuídos à família productidae e *Linoproductus* sp. mostra caracteres suficientes para apenas provisoriamente ser incluídos entre os Linoproductoidea.

Tabela 4.1. Matriz de caracteres dos Productida (de acordo com Brunton *et al.*, 1995) e espécies de productídeos das formações Piauí e Itaituba.

Táxons	12345	67891	11111	11112	22222	22223	3333
	0	12345	67890	12345	67890	1234	
Plectambonitídeos	10200	00010	00000	00--0	10?01	0010-	1000
Chonetídeos	01011	11010	00000	00000	00101	11010	2210
Chonopectidae	11021	11010	10010	00000	00001	21021	1010
Aracsalsosiidae	11022	11010	10000	01000	00101	21011	1010
Strophalosiidae	11022	21011	10200	01010	00100	21011	2010
<i>Heteralosia cornelliana</i>	11022	21012	11110	01010	?1??1	21010	2010
Aulostegidae	11122	41001	10210	01001	10111	22010	1010
Richthofeniidae	11022	41002	10200	01001	10001	21020	1011
Lyttoniidae	11034	00100	10000	01001	10000	21111	0012
Scacchinellidae	11022	41002	10000	01001	?0100	22110	0211
Productellinae	11121	11100	10100	10000	11001	21010	2010
Plicatiferinae	11021	31102	10120	10001	11010	21010	2010
Productidae	10221	31102	11121	10001	01010	22110	2010
<i>Buxtonioides amazonicus</i>	10223	11102	10111	10001	11111	22?10	2010
<i>Buxtonia peruviana</i>	1022?	11102	1?111	??001	?????	2??10	2?10
<i>Brasilioproductus chandlesi</i>	10223	31102	11111	10001	01000	22?10	2210
<i>Brasilioproductus chronici</i>	10223	31102	11111	10001	01000	22?10	2210
<i>Brasilioproductus</i> sp	1022?	3110?	1?111	10001	01000	2??10	2210
Marginiferinae	10222	31102	11111	10000	11010	21010	2010
<i>Marginifer oddonei</i>	10221	?1102	11111	10001	11010	21010	2010
<i>Koslowskia petrii</i>	10221	31102	11101	10000	01?10	22?10	2010
Monticuliferidae	01021	11100	10110	10101	00000	21010	2010
Linoproductidae	01021	11102	10110	10001	01010	21010	2010
<i>Linoproductus derby</i>	01021	11102	10110	10001	00010	22110	2010
<i>Linoproductus</i> sp	01021	11102	11110	10001	?????	2??10	2010
<i>Avonia rhomeana</i>	0022?	1110?	11111	10000	0????	22?10	2010
<i>Duarteia batesiana</i>	01221	31102	11110	10001	11?1?	2??10	2010
Sentosiinae	11023	13100	10110	10001	01000	21010	2010
Pustulinae	11023	13102	10110	10101	00100	21010	2010
Echinoconchinae	11023	12102	10120	10001	00110	22110	2010
<i>Echinoconchus katzeri</i>	11023	12102	10120	10001	1????	2??10	2010
Juresaniinae	11023	13102	10110	10101	01111	22010	2010
<i>Juresanea amazonensis</i>	11023	12102	11110	10?01	?????	2??10	2010
<i>Krotovia</i>	11023	21100	1111?	1?100	?1???	21?10	2010

4.4. SISTEMÁTICA

O material descrito abaixo é referente aos productidíneos da Formação Piauí. Dentre estes, *Linoproductus* sp., *Brasilioproductus* sp. e *Buxtonia peruviana* (d'Orbigny, 1842) tiveram seus caracteres analisados na matriz referente a análise cladísticas dos productídeos. Desse modo, far-se-a referência, no caso destes três táxons, da justificativa da atribuição ao grupo taxonômico, com base nos resultados obtidos no cladograma da figura 4.4. São incluídos para estas três espécies, sempre que possível, a descrição dos caracteres visíveis, de acordo com a lista de caracteres de Brunton *et al.* (1995) mencionada anteriormente.

Classe Articulata Huxley, 1869

Ordem Productida Sarycheva & Sokolskaya, 1959

Subordem Productidina Waagen, 1883

Superfamília Productoidea Gray, 1840

Família Productelidae Schuchert, 1929

Discussão: dentre os elementos apontados por Brunton *et al.* (1995) como diagnósticos da família Productelidae, visíveis no material das formações Piauí e Itaituba, destacam-se: concha de tamanho pequeno, valva dorsal levemente côncava, espinhos presentes apenas na valva ventral e ausentes na região da charneirae cavidade do corpo profunda.

Subfamília Marginiferinae Stehli, 1954

Discussão: Brunton *et al.* (1995) apontou, como diagnóstico da subfamília Marginiferinae, costelação fina predominante sobre a ornamentação concêntrica, feição visível na região posterior dos espécimes das formações Piauí e Itaituba; e geniculação iniciando-se no início da pró-cauda (fig. 4.3.).

Tribo Marginiferini Stehli, 1954

Discussão: costelação fraca e cavidade do corpo profunda estão entre os caracteres presentes neste material, apontados por Brunton *et al.* (1995) como diagnósticos da tribo Marginiferini.

Gênero *Eomarginifera* Muir-Wood 1930

Espécie-tipo: *Productus longispinus* J. Sowerby, 1814

Discussão: caracteres diagnósticos de *Eomarginifera* incluem: concha pequena, subquadrada, com caudas curvas e curtas, em contato ou separadas pelo espessamento lamelar da valva braquial, representando sucessivas “quebras” ao longo da cauda; costelada, com rugosidade posterior, seis espinhos simétricos na valva pedicular, ausentes na valva braquial. Valva braquial com cristas marginais achatadas e crenuladas externamente.

Eomarginifera sp.

(Não ilustrado.)

Material: um molde interno de valva pedicular, fragmentário.

Descrição: maior largura anterior à linha de charneira; região umbonal fortemente achatada, com bico levemente projetado à frente da linha cardinal; aurículas distintas; profundidade do corpo não acessível; costelação na valva ventral iniciando-se no bico; região umbonal marcada com lamelas concêntricas de crescimento; a superfície posterior da valva ventral é marcada por cavidades regularmente espaçadas (1-2 mm) provavelmente associadas a inserções de espinhos. Valva dorsal e feições internas de ambas as valvas não preservadas.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Espessura
DNPM 072	(1,7)	2,2	(1,0)

Obs.: () dimensão estimada.

Ocorrência: calcário Meruóca.

Discussão: *Eomarginifera* sp. assemelha-se à *Duarteia batesiana* (Derby), descrita por Mendes (1959:59) da Formação Itaituba, pela largura do corpo, convexidade da valva ventral e forte achatamento da região umbonal. Se as cavidades presentes na valva ventral corresponderem a inserções de espinhos, estes são mais numerosos na espécie da Formação Piauí. *Duarteia*, erigido por Mendes (1959), no entanto, carece de uma revisão. Os exemplares da Formação Itaituba apresentam a linha de seis espinhos que é considerada por Muir-Wood & Cooper (1960) como diagnóstica de *Eomarginifera*.

Gênero *Marginifera* Waagen, 1884

Espécie-tipo: *Marginifera typica* Waagen, 1884

Discussão: Mendes (1959) atribuiu ao gênero *Marginifera* espécimes da Formação Itaituba. Caracteres diagnósticos de *Marginifera* apontados por Muir-Wood & Cooper (1960),

presentes nos espécimes da Formação Itaituba, incluem: concha pequena, de comprimento maior que a largura; sulco mediano presente em uma cauda curta; umbo encurvado, projetando-se além da linha de charneira; espinhos distribuídos de maneira aleatória, presentes também nos flancos. Valva braquial moderadamente côncava, apresentando uma dobra na cauda.

Contrariamente à diagnose de Muir-Wood & Cooper (1960), a ornamentação da valva pedicular nos fósseis da Formação Itaituba está presente e é bem definida na região da cauda, umbo e aurículas. A rugosidade é proeminente em todo o disco visceral da valva pedicular.

O material da Formação Piauí apresenta caracteres semelhantes aos do material da Formação Itaituba, incluindo bico encurvado e sulco bem marcado na valva pedicular.

Portanto, ainda há dúvidas se o material da Formação Itaituba pertence realmente ao gênero *Marginifera*, sendo necessária uma revisão mais detalhada dos espécimes estudados por Mendes (1959). O material da Formação Piauí é atribuído, de maneira tentativa, a esse gênero.

cf. *Marginifera* sp.

(Não ilustrado.)

Material: dois moldes internos de valva pedicular

Descrição: maior largura da concha é anterior à linha de charneira; aurículas distintas. Valva ventral apresentando umbo saliente e bico encurvado, projetando-se posteriormente à linha de charneira; costelação moderadamente grossa, em torno de 13 costelas por centímetro no comprimento médio da valva ventral, dicotomizadas na região anterior. Na região umbonal estão presentes lamelas concêntricas de crescimento, pouco proeminentes, não imprimindo um aspecto reticulado quando sobrepostas às costelas. Inserções de espinhos fracamente marcadas estão dispersas por toda a valva ventral. Valva dorsal e feições internas das duas valvas não preservadas.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Espessura
GP/IE 1723	(1,7)	2,3	(1,2)
GP/IE 1758	(1,5)	1,9	(0,9)

Ocorrência: calcário Esperança.

Discussão: Mendes (1959:63) descreveu *Marginifera oddonei* da Formação Itaituba, semelhantes aos espécimes da Formação Piauí pela costelação forte, dicotomizada na região anterior; pelo volume da região umbonal e proeminência do bico. O material da Formação Piauí difere, contudo, por possuir rugas concêntricas pouco proeminentes, o que pode ser devido a problemas de preservação.

Marginifera capassi (d'Orbigny) descrita por Newell *et al.* (1953) do Grupo Copacabana (Permiano) do Peru, difere do material das formações Piauí e Itaituba por possuir região umbonal mais volumosa e um sulco na valva pedicular mais proeminente. O material da Formação Itaituba possui ornamentação proeminente na valva braquial, caráter este ausente na espécie do Peru.

Família Productidae Gray, 1840

Discussão: Brunton *et al.* (1995) definiram membros da família Productidae como productídeos que podem apresentar cavidade do corpo profunda, raramente rasa ou moderadamente profunda, neste último caso apresentando também cavidade do corpo ventral inflada; fileira de espinhos próximo à charneira, e dentes apenas nos gêneros mais antigos.

Subfamília Dyticoclostinae Stehli, 1954

(*sensu* Brunton *et al.*, 1995: 928)

Discussão: a análise cladística do material da Formação Itaituba, atribuído por Mendes (1959) a *Brasilioproductus*, corrobora a sua atribuição por Mendes (1959) à família Productidae (fig. 4.4.). Mendes (1959) erigiu o gênero *Brasilioproductus* para acomodar productídeos apresentando espinescência da valva dorsal, com duas séries lineares de espinhos na região cardinal e outros espinhos esparsos. Nos espécimes da Formação Piauí, não estão disponíveis moldes da parte externa de valvas dorsais, não sendo possível a observação do caráter diagnóstico. O padrão reticulado da região posterior presente neste gênero assemelha o material da Formação Piauí a *Brasilioproductus* da Formação Itaituba. Deste modo, o material é atribuído, de maneira tentativa, ao gênero *Brasilioproductus* Mendes, 1959.

cf. *Brasilioproductus* sp.

Est. 15, figs. 1-8, Est. 16, fig. 1

Espécie tipo: *Productus chandlessi* Derby, 1874

Material: doze moldes internos de valva pedicular, um molde interno de valva braquial.

Descrição: maior largura da concha na linha de charneira; aurículas amplas, levemente convexas; flancos convergindo para a área cardinal; umbo fortemente encurvado; estruturas marginais ausentes ou não visíveis na valva ventral; cauda curta; ornamentação da valva pedicular constituída por *costae* em todos os estágios de crescimento, igualmente proeminente nos flancos; rugas proeminentes sobre as aurículas, mais fracamente desenvolvidas na região posterior da concha, controlando a expressão da reticulação nestas duas regiões; espinhos escassos, grossos, agrupados em número de três ou quatro na região da aurícula. Um exemplar (MO-1) apresenta cicatrizes de inserções dos espinhos formando uma faixa no comprimento médio da concha. É possível que não haja espinhos na região da linha de charneira. Feições externas da valva braquial não acessíveis.

Interior da valva pedicular apresentando uma estrutura composta por dois septos alongados que se originam no bico e estendem-se aproximadamente até o comprimento médio da cavidade do corpo. Cicatrizes musculares da valva pedicular não visíveis.

Interior da valva braquial apresentando processo cardinal apenas parcialmente preservado no espécime DNPM 003 (est. 15 fig. 8). *Lofidium* não identificado. Septo mediano maior que a metade do comprimento do disco visceral; cristas laterais estendendo-se ao longo da margem da charneira; cicatrizes dos músculos adutores bilobadas, feições dendríticas da musculatura possivelmente mascaradas neste tipo de preservação; cristas braquiais possivelmente não preservadas.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Espessura
DNPM 011	2,3	3,5	1,3
DNPM 019	1,9	2,4	1,2
DNPM 032	-	1,8	1,4
DNPM 039	(2,4)	2,4	1,8
DNPM 043	2,4	3,2	1,3
DNPM 059	-	(1,8)	-
DNPM 102	2,3	2,7	1,7
DNPM 126	-	(2,4)	-
GP/IE 1688	2,6	(3,6)	1,6
GP/IE 1731	(1,9)	2,5	1,3
GP/IE 1650	1,9	3,6	1,4
MO1	?	(2,2)	?

Ocorrência: calcários Mocambo e Meruóca.

Discussão: o material da Formação Piauí difere de *B. chadlessi* Mendes, da Formação Itaituba, pelos flancos laterais da valva pedicular convergindo na direção da área cardinal, septos medianos da valva pedicular mais estreitos e mais alongados, e pela ornamentação constituída por costas mais largas e proeminentes.

B. chronici Mendes (est. 16, figs. 2-4, 6-8) da Formação Itaituba inclui formas de dimensões menores, que apresentam grande número de espinhos sobre a valva pedicular. Nesta espécie é evidente na região da charneira da valva pedicular uma fileira de aproximadamente cinco espinhos. Esta feição parece estar ausente no material da Formação Piauí.

cf. Subfamília Buxtoniinae Muir-Wood & Cooper, 1960

Discussão: dentre os caracteres atribuídos por Brunton *et al.* (1995) como diagnósticos da subfamília Buxtoniinae, visíveis no material da Formação Piauí, estão a cavidade do corpo profunda, costelação na cauda e no corpo e espinescência densa.

cf. Tribo Buxtoniini Muir-Wood & Cooper, 1960

Discussão: dentre os caracteres indicados por Brunton *et al.* (1995) diagnósticos desta tribo, como, observáveis no material da Formação Piauí, estão a presença de rugas distribuídas de maneira irregular, podendo predominar sobre as costelas; e espinhos com bases inchadas distribuídos de maneira uniforme na valva pedicular.

Gênero *Buxtonia* Thomas 1914

Espécie-tipo: *Productus scabriculus*, Martin, 1809

Discussão: o gênero *Buxtonia* Thomas, 1914, emend. Muir-Wood, 1928, acomoda productídeos apresentando, com valva pedicular grande, ornamentada com nódulos distribuídos de maneira irregular e costas bifurcadas suportando numerosas bases de espinhos. Mendes (1959) erigiu o gênero *Buxtonioides* (est. 17, figs. 5-6) para distinguir espécimes da Formação Itaituba do gênero *Buxtonia* (est. 17, figs. 7-9). Os caracteres diagnósticos citados por aquele autor incluem a presença de um processo cardinal trilobado apresentando uma depressão ovalada na face reversa e um septo simples. Os caracteres da valva braquial diagnósticos do gênero *Buxtonioides* não são visíveis na coleção estudada por Mendes (1959). Além disso, o processo cardinal trilobado é tido por Muir-Wood & Cooper (1960) como

presente no gênero *Buxtonia*. Desse modo, apenas a presença de um septo simples não justificaria o gênero *Buxtonioides*. O material da Formação Piauí é atribuído ao gênero *Buxtonia*, de maneira tentativa, até que características internas da valva braquial sejam conhecidos. Até o momento, e com os espécimes disponíveis, não parece haver justificativa para manter o gênero *Buxtonioides*.

Buxtonia peruviana (d'Orbigny, 1842)

Est. 17, figs.1-4

Sinonímia:

Productus peruvianus D'Orbigny, Est 4, Fig. 4., 1842.

Buxtonia peruviana (D'Orbigny), Newell *et al.*, Est. 8, figs. 1-5b, 1953.

Material: sete moldes internos de valva pedicular

Descrição: concha grande, medianamente sulcada, com maior largura ao longo da linha de charneira; flancos com declive negativo convergindo na direção da área cardinal. Asas não preservadas; umbo fortemente encurvado, estreitando gradualmente e projetando-se à frente da charneira. Ornamentação da valva pedicular consistindo de costelas de largura uniforme, não bifurcadas, em toda a extensão da concha. Espinhos numerosos, não organizados em linhas, prostrados sobre as costas; rugas presentes nas aurículas e base dos flancos. Características da valva braquial e interior de ambas as valvas não acessíveis. Um espécime (LES/5) apresenta flancos com declive positivo, divergindo em relação à área cardinal; região umbonal não encurvada, achatada, não se projetando além da linha de charneira; linhas de espinhos sobre as costelas ocorrem na região da cavidade do corpo, tornando-se desorganizados sobre a cauda; asas bem desenvolvidas, apresentando cicatrizes de espinhos de bases arredondadas, indicando posição ereta de alguns espinhos nesta região.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Espessura
LES/5	5,7	9,5	(3,3)
LES/64	(4,9)	(5,3)	2,9
LES/48	5,1	6,2	-
LES/43	5,3	(6,6)	2,5
LOC2E	4,5	(5,0)	-

Ocorrência: calcário Esperança.

Discussão: *Buxtonioides amazonicus* da Formação Itaituba descrito por Mendes (1959), difere do material da Formação Piauí por ter uma forma mais alongada e de menor altura. Contudo, a não preservação de feições internas e externas da valva braquial no material da Formação Piauí não justifica afirmar tratar-se de espécies distintas. Newell *et al.* (1953) redescreveram *Buxtonia peruviana* do Grupo Tarma (Pensilvaniano), Peru. O material da Formação Piauí apresenta forte semelhança a este material no que diz respeito aos caracteres da valva pedicular, incluindo a base alongada dos espinhos sobre a *costae*, aurículas pouco desenvolvidas, e nas dimensões. O material da Formação Piauí é tentativamente atribuído à espécie *B. peruviana* (d'Orbigny, 1842).

Superfamília Linoproductoidea Stehli, 1954

Discussão: apenas moldes de valvas pediculares estão disponíveis no material da Formação Piauí. Dentre os caracteres apontados por Brunton *et al.* (1995), estão presentes: cauda longa e simples; costelação fina e regular sobre toda a concha, levemente sinuosa; espinhos espessos e simétricos. Características da área da charneira e da valva dorsal não visíveis.

cf. Família Linoproductidae Stehli, 1954

Discussão: o cladograma obtido (fig. 4) corrobora a atribuição dos espécimes das formações Piauí e Itaituba a esta família. Duas famílias agrupam todos os representantes de Linoproductoidea: a) Monticuliferidae tem como caráter diagnóstico a presença de ornamentação constituída de montículos (pústulas) e costelas interrompidas (Muir-Wood & Cooper, 1960); estes caracteres estão ausentes no material da Formação Piauí e da Formação Itaituba; b) Linoproductidae, de acordo com Brunton *et al.* (1995), apresenta cavidade do corpo profunda, caudas distintas e os espinhos ausentes na valva dorsal. Por tratar-se de moldes internos de valvas pediculares, nenhum destes puderam ser observados no material da Formação Piauí, atribuídos tentativamente aos Linoproductidae.

Devido a não preservação de feições da valva dorsal e estruturas marginais não visíveis, é, no momento, impossível atribuir o material da Formação Piauí a uma das subfamílias propostas por Brunton *et al.* (1995). O material da Formação Itaituba apresenta elementos diagnósticos da subfamília Anidanthinae Waterhouse, 1968, como indicado por Brunton *et al.* (1995), e carece de uma revisão.

Gênero *Linoproductus* Chao, 1927

Espécie-tipo: *Productus cora* d'Orbigni 1842

Discussão: as características diagnósticas para *Linoproductus*, de acordo com Chao (1927, *in*, Muir-Wood & Cooper, 1960: 296) presentes no material da Formação Piauí são: valva pedicular fortemente convexa; e forte geniculação, formando uma cauda longa.

Muir-Wood & Cooper (1960) acrescentaram na diagnose do gênero as seguintes características, que são visíveis no material da Formação Piauí: aurículas amplas, trigonais e convexas; umbo encurvado, ultrapassando os limites da linha de charneira; flancos com declive positivo; costelas bifurcando-se anteriormente à inserção dos espinhos; rugas presentes nas aurículas; espinhos sub-erectos em linhas de baixo ângulo em relação à linha de charneira.

Linoproductus sp.

Est. 18, figs. 1-10; Est. 19 figs. 1,2

Material: dez moldes internos de valva pedicular, estando cinco fragmentados.

Descrição: valva pedicular apresentando cauda curva e longa, maior largura junto a linha de charneira, ornamentação da valva perpendicular constituída por costela finas e sinuosas.

Valva braquial não acessível. Características internas de ambas as valvas não acessíveis.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Espessura
ME 29	3,4	(4,9)	1,8
DNPM 005	2,1	(3,4)	1,6
DNPM 016	1,9	(3,2)	(1,5)
DPE S/Nº	1,4	(2,4)	(0,9)

Ocorrência: calcários Esperança e Meruóca.

Discussão: Mendes (1959) descreveu *Linoproductus derbyi* da Formação Itaituba. No material-tipo disponível, duas espécies distintas parecem ter sido agrupadas por Mendes (1959) em uma única espécie. Os exemplares nº 473 e 472, atribuídos por Mendes (1959) a *L. derbyi*, diferem entre si pelo forte encurvamento do bico no espécime nº 472, além de maior proeminência do umbo, maior comprimento da cauda e aurículas menos desenvolvidas. O material da Formação Piauí está mais relacionado a este último espécime, podendo tratar-se

de táxons coespecíficos. Contudo, é necessário o exame de valvas braquiais no material da Formação Piauí, até o momento não disponíveis, para uma atribuição específica mais segura.

5. BRAQUIÓPODES ESPIRIFERÍDEOS: FILOGENIA E SISTEMÁTICA

5.1. INTRODUÇÃO

Diversos autores (Ivanova, 1960 *in* Carter, 1974; Boucot *et al.*, 1965; Waterhouse, 1968; Ivanova, 1972; Carter, 1974; Archbold & Thomas 1984 e Carter *et al.* 1994) propuseram esquemas de classificação para os Spiriferidae King, 1846.

O grande número de esquemas têm surgido devido às dificuldades na escolha das feições a serem utilizadas para os agrupamentos dos diferentes níveis taxonômicos, famílias, subfamílias e gêneros, problemas de homologia entre as feições comparadas e o grande número de novos táxons atribuídos à Spiriferida descritos nos últimos anos.

Ivanova (1960, *in* Carter, 1974) propôs a seguinte classificação para agrupar espiriferídeos.

Família Spiriferidae King, 1846

Subfamília Spiriferinae King, 1846

Subfamília Brachythyridinae Frederiks, 1924

Carter (1974) discutiu a sistemática proposta por Ivanova (*op cit.*), baseada em caracteres da macro e microornamentação, especialmente da valva pedicular, e características da área cardinal. Este autor considerou determinadas características utilizadas por Ivanova (1960, *in* Carter, 1974), como, por exemplo, a natureza denticulada da linha de charneira, como não homólogas nos grupos estudados e, portanto, não comparáveis. Ainda, segundo aquele autor, as feições da área cardinal são muito conservativas para que sejam úteis na taxonomia de famílias e subfamílias.

Waterhouse (1968) apresentou nova classificação para a Família Spiriferidae, com a proposição de três novas subfamílias (*):

Família Spiriferidae King, 1846

Subfamília Spiriferinae King, 1846

*Subfamília Neospiriferinae Waterhouse, 1968

Subfamília Brachythyridinae Frederiks, 1924

*Subfamília Spiriferelinae Waterhouse, 1968

*Subfamília Choristitidinae Waterhouse, 1968

A subfamília Neospiriferinae tem por espécie-tipo *Spirifer fasciger* Keyserling, 1846 e como caracteres diagnósticos, na concepção de Waterhouse (1968), a fasciculação das plicas, placas deltírias fechando o deltírio no estágio senil de desenvolvimento, placas dentais

suportadas por adminícula, presença de miofragma em algumas conchas, presença de alvéolos e processo cardinal, placas crurais, espirália lateral; e septo mediano dorsal baixo.

Carter (1974) propôs outro esquema de classificação para a Família Spiriferidae, com a inclusão de duas novas subfamílias (*), o rearranjo das subfamílias Brachythyridae e Spiriferelinae, e uma diagnose emendada para os Neospiriferinae. Estes seriam espiriferídeos transversos, raramente alongados e de concha espessa, com fasciculação das plicas variando entre forte a fraca nos flancos laterais; plica e sulco com numerosas plicas de padrão bifurcado; valva pedicular com calo apical ou placa deltoidal e adminícula dental curta e divergente; *tabellae* ausente na parte interior dorsal; microornamentação variável, mais comumente capilada, lamelosa, ou ambas.

A classificação de Spiriferidae, de acordo com Carter (1974) é a seguinte:

Família Spiriferidae

*Subfamília Strophopleurinae Carter, 1974.

*Subfamília Prospirinae Carter, 1974.

Subfamília Spiriferinae Spiriferinae King, 1846

Subfamília Choristitidinae Waterhouse, 1968

Subfamília Neospiriferinae Waterhouse, 1968

Cooper & Grant (1976) propuseram uma diagnose sucinta para Neospiriferinae e propuseram novos gêneros do Permiano do oeste do Texas para esta subfamília, que incluiria espiriferáceos transversos, multicostados a fasciculados, com lamelas concêntricas finas. Este conceito agrupa espiriferídeos não fasciculados em Neospiriferinae, contrariando diagnoses anteriores.

Archbold & Thomas (1984) emendaram a diagnose da subfamília Neospiriferinae, abrangendo espiriferídeos transversos ou raramente alongados, com flancos laterais fracos a fortemente fasciculados, fastigium e sulco presentes, interior da valva ventral com placa deltoidal distinta ou obsoleta, microornamentação capilada ou lamelosa, plicação média a fina, subigual a igual em tamanho.

Carter *et al.* (1994) propuseram o mais novo esquema de classificação dos Spiriferidae incluindo Neospiriferinae e Trigonotretinae na Família Trigonotretidae que têm como caracteres diagnósticos: concha comumente fortemente transversa no estágio senil, sulco e dobra bem desenvolvidos; linha de charneira com denticulação bem desenvolvida, superfície total da concha costelada, muitas vezes plicada, e lobos laterais comumente fasciculados.

Esses autores apresentaram os seguintes caracteres como diagnósticos de Neospiriferinae: fasciculação fraca a forte; plicação média a fina, aproximadamente uniforme em tamanho

anteriormente; micro-ornamentação fracamente capilosa, muitas vezes lamelosa ou imbricada; placa deltirial presente na parte interna da valva ventral. E para a subfamília Trigonotretinae: concha transversa, muitas vezes espessa; sulco e dobra moderadamente desenvolvidos; lobos laterais variando entre fraco e fortemente plicados; fasciculação variável; costelação fina variando de fina a grossa, muitas vezes formando costelas desiguais anteriormente; micro-ornamentação capilada e variavelmente cancelada; valva ventral apresentando adminícula ventral, obscurecido por calo deltirial, espesso, apical, comumente bulboso.

5.2. NEOSPIRIFERINAE E TRIGONOTRETIDAE

É consenso entre os autores a origem do gênero *Neospirifer* a partir de *stocks* normalmente atribuídos ao gênero *Spirifer*. Ivanova (1972) indicou a origem do gênero *Neospirifer* através da elaboração da micro e macroornamentação a partir de táxons comumente atribuídos a *Spirifer* a partir do Carbonífero médio e superior. Ainda segundo aquela autora, formas atribuídas a *Trigonotreta* relacionam-se com Neospiriferinae pela retenção da placa deltirial no estágio juvenil e pelas marcas genitais na parte posterior da concha. Contudo, características derivadas como a maior elaboração da micro e macroornamentação, e a transformação do aparato apical da valva pedicular deram origem no início do Permiano ao elenco atribuído à subfamília Trigonotretinae.

Archbold & Thomas (1984) chamaram a atenção para o fato de que o padrão de costelação e de fasciculação presente em *Neospirifer* pode representar um aspecto derivado do encontrado em representantes do gênero *Spirifer* (e.g., *Spirifer striatus*). Archbold & Thomas (1984) restringiram a atribuição ao gênero *Trigonotreta* a espiriferídeos em que o padrão de costelas fasciculadas não aparecem refletidas internamente. Segundo aqueles autores, *Aperispirifer* (com costelação refletida internamente) pode representar o grupo intermediário entre Neospiriferinae e Trigonotretinae.

É consenso, nos esquemas de classificações atuais (Archbold & Thomas, 1985; Carter *et al.*, 1994), bem como no entendimento de Archbold & Thomas (1984), o agrupamento de espiriferídeos apresentando padrão fasciculado de costelas em pelo menos dois táxons dentro da família Trigonotretidae: Neospiriferinae e Trigonotretinae.

A tabela 5.1. apresenta um sumário dos gêneros incluídos pelos diversos autores nas subfamílias Neospiriferinae e Trigonotretinae.

O esquema de classificação proposto por Carter *et al.* (1995), incluindo as espécies representativas das subfamílias de Spiriferoidea utilizados na análise (*), é o seguinte (ver também tabela 5.2.):

Superfamília Spiriferoidea King, 1846

Família Spiriferidae King, 1846

Subfamília Spiriferinae King, 1846*

Spirifer striatus (Martin, 1809)

Subfamília Prospirinae Carter, 1974*

Paralellora marionensis Carter, 1974

Subfamília Sergospiriferinae Carter, 1994

Subfamília Purdonellinae Poletaev, 1986

Família Choristitidae Waterhouse, 1968

Subfamília Angiospiriferinae Legrand-Blain, 1985

Subfamília Choristitinae Waterhouse, 1968*

Choristites mosquensis Waterhouse, 1968

Subfamília Tangshanellinae Carter, 1994*

Tangshanella kaipingensis Carter, 1994

Família Imbreviidae Carter, 1992*

Imbrevia imbrex (Hall)

Família Trigonotretidae Schuchert, 1893

Subfamília Neospiriferinae Waterhouse, 1968*

Carthorium coristum Cooper & Grant, 1976

Carthorium retusum Cooper & Grant, 1976

Costatospirifer gracilis Archbold & Thomas, 1985

Crassispirifer pinguis Archbold & Thomas, 1985

Crassispirifer rosalinus (Hosking, 1931)

Cratospirifer nuraensis Archbold & Thomas, 1985

Fusispirifer carnavorensis Archbold & Thomas, 1987

Fusispirifer wandageensis Archbold & Thomas, 1987

Gibbospirifer ettrainsis Bamber & Waterhouse, 1971

Gypospirifer condor (d'Orbigny, 1842)

Gypospirifer infraplicus (R.E. King, 1931)

Imbrevia imbrex

Imperiospira campbelli Archbold & Thomas, 1987

Imperiospira dickinsi Archbold & Thomas, 1987

Imperiospira franzjosefi Archbold & Thomas, 1987

Lepidospirifer angulatus Cooper & Grant, 1969

L. demissus Cooper & Grant, 1976

Neospirifer amphigyus Cooper & Grant, 1976

N. apothescelus Cooper & Grant, 1976

N. bakeri bakeri Cooper & Grant, 1976

N. bakeri columbatus Cooper & Grant, 1976

N. dresseri (N. sp1) Mendes, 1956a

N. dresseri (N. sp2) Mendes, 1956a

N. dresseri (N. sp3) Mendes, 1956a

N. formosus Cooper & Grant, 1976

N. huecoensis Cooper & Grant, 1976

N. mansuetus Cooper & Grant, 1976

N. dresseri (N. sp4) Neste trabalho

N. neali Cooper & Grant, 1976

N. notialis Cooper & Grant, 1976

N. placidus Cooper & Grant, 1976

N. thescelus Cooper & Grant, 1976

Pondospirifer magnificus

Septospirifer tatondukensis

Subfamília Trigonotretinae Schuchert, 1893*

Trigonotreta dikinsi Archbold & Thomas, 1986

Trigonotreta neoaustralis Archbold & Thomas, 1986
Trigonotreta stokesi Koenig, 1825
Aperispirifer lethamensis, Waterhouse, 1968
Sulcipleura transversa, Waterhouse, 1968
Família Spiriferellidae Waterhouse, 1968

Superfamília Brachythyrioidea Fredericks, 1924
Família Brachythyrididae Fredericks, 1924*
Meristorigma arctica Carter, 1974

O gênero *Neospirifer* Fredericks, 1924 no Carbonífero do Brasil

O gênero *Neospirifer* Fredericks, 1924 (Spiriferidae, Neospiriferinae) foi descrito de sedimentos do Carbonífero superior e Permiano de praticamente todos os continentes.

Mendes (1956a) descreveu espécimes silicificados de *Neospirifer dresseri* de sedimentos carbonáticos do Carbonífero superior (Pensilvaniano médio), Formação Itaituba, Bacia do Amazonas. Recentemente, espécimes possivelmente relacionados a este gênero foram coletados de sedimentos carbonáticos de mesma idade da parte superior da Formação Piauí (Pensilvaniano médio), Bacia do Parnaíba.

Lucio & Anelli (1997) revisaram a morfologia de *Neospirifer dresseri* da Formação Itaituba e discutiram a afinidade genérica dos espécimes descritos por Mendes (1956a), e em continuidade com a análise cladística neste estudo, verificou-se haver a possibilidade de que toda a coleção estudada por Mendes pode agrupar espécies distintas.

5.3. ANÁLISE CLADÍSTICA

Embora muitas classificações tenham sido propostas para táxons atribuídos à superfamília Spiriferoidea, não há na literatura uma hipótese de parentesco baseados na metodologia cladística para estes táxons.

Material e métodos e táxons selecionados

Métodos filogenéticos

A fim de propor uma hipótese de relacionamento filogenético entre membros da subfamília Neospiriferinae, foi executada uma análise cladística com o uso do programa Hennig 86 Farris (1988) e Tree Gardener 2.2.

O algoritmo exato “implicit enumeration (ie)” não foi utilizado devido ao grande número de táxons (46), tornando o tempo da análise demasiadamente longo em equipamento Pentium 266 MHz, 32Mb RAM. A utilização da combinação dos algoritmos mh* e bb* (Platinick, 1989), apresentou resultados aceitáveis em relação ao tempo de análise. Todos os caracteres foram considerados de igual peso.

Desse modo, uma matriz (tabela 5.3.) composta por 46 táxons; 35 caracteres com 95 estados foi processada de modo a testar o monofiletismo da subfamília Neospiriferinae. Quarenta e cinco táxons atribuídos á diversas famílias e subfamílias de Spiriferoidea (Carter *et al.*, 1994) são incluídos como grupo interno (tabela 5.2.). *Meristorigma arctica* (Brachythyrioidea), considerada por Ivanova (1970) como provável táxon-irmão dos espiriferídeos é utilizada como grupo externo para enraizamento e conseqüente polarização dos caracteres. Comentários sobre o monofiletismo de Spiriferoidea, Spiriferidae, Choristitidae e Trigonotretidae são feitos.

A lista de caracteres a seguir mostra o CI, índice de consistência; RI, índice de retenção; e L, comprimento de cada caráter resultante da análise numérica não-ponderada.

5.4. OBJETIVOS

O objetivo desta análise é testar o monofiletismo da subfamília Neospiriferinae, bem como considerações sobre o monofiletismo da família Trigonotretidae, e a relação entre as diversas famílias incluídas na superfamília Spiriferoidea, como base nos caracteres diagnósticos dos táxons indicados, principalmente aqueles encontrados identificados por Carter *et al.* (1994).

Waterhouse (1968b) Neospiriferinae	Carter (1974) Neospiriferinae	Cooper & Grant (1976) Neospiriferinae	Archbold & Thomas (1984) Neospiriferinae	Archbold & Thomas (1985) Neospiriferinae	Archbold & Thomas (1985) Trigonotretinae	Carter <i>et al.</i> (1994) eospiriferinae	Carter <i>et al.</i> (1994) Trigonotretinae
<i>Neospirifer</i>	<i>Neospirifer</i>	<i>Neospirifer</i>	<i>Neospirifer</i>	<i>Neospirifer</i>		<i>Neospirifer</i>	
		<i>Carthorium</i>	<i>Carthorium</i>	<i>Carthorium</i>		<i>Carthorium</i>	
		<i>Gypospirifer</i>	<i>Gypospirifer</i>	<i>Gypospirifer</i>		<i>Gypospirifer</i>	
	<i>Lepidospirifer</i>	<i>Lepidospirifer</i>	<i>Lepidospirifer</i>	<i>Lepidospirifer</i>		<i>Lepidospirifer</i>	
		<i>Spiriferinaella</i>					
<i>Aperispirifer</i>	<i>Aperispirifer</i>				<i>Aperispirifer</i>		<i>Aperispirifer</i>
				<i>Costatospirifer</i>		<i>Costatospirifer</i>	
				<i>Crassispirifer</i>		<i>Crassispirifer</i>	
				<i>Cratispirifer</i>		<i>Cratispirifer</i>	
<i>Fusispirifer</i>	<i>Fusispirifer</i>		<i>Fusispirifer</i>	<i>Fusispirifer</i>		<i>Fusispirifer</i>	
	<i>Gibbospirifer</i>		<i>Gibbospirifer</i>	<i>Gibbospirifer</i>		<i>Gibbospirifer</i>	
<i>Grantonia</i>	<i>Grantonia</i>						
			<i>Kaninospirifer</i>	<i>Kaninospirifer</i>		<i>Kaninospirifer</i>	
			<i>Pondospirifer</i>	<i>Pondospirifer</i>		<i>Pondospirifer</i>	
	<i>Septospirifer</i>		<i>Septospirifer</i>	<i>Septospirifer</i>			
						<i>etaneospirifer</i>	
						<i>Blasispirifer</i>	
						<i>Imperiospira</i>	
						<i>Tibetospirifer</i>	
			<i>Sullaella</i>	<i>Sullaella</i>			
<i>Trigonotreta</i>	<i>Trigonotreta</i>				<i>Trigonotreta</i>		<i>Trigonotreta</i>
					<i>Brachythyrinella</i>		<i>rachythyrinella</i>
							<i>?Sulciplica</i>

Tabela 5.1. Evolução da taxonomia dos Neospiriferinae e Trigonotretinae.

Tabela 5.2. Lista detaxons incluídos na análise, idades e referências bibliográficas. (*) membros de Trigonotretidae.

Táxon	Idade	Referência
<i>Meristorigma arctica</i>	Permiano-Carbonífero	Carter (1974) p. 690.
<i>Tangshanella kaipiensis</i>	Carbonífero	Tretease H711.
<i>Choristites mosquensis</i>	Carbonífero	Tretease H707.
<i>Imbrexia imbrex</i>	Carbonífero	Carter (1974) p. 687.
<i>Aperispirifer lethamensis</i>	Permiano	Waterhouse (1968), p.38.
<i>Sulciplica transversa</i>	Permiano	Waterhouse (1968), p. 27 .
<i>Trigonotreta dikinsi</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1986), p. 156.
<i>Trigonotreta neoaustralis</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1986), p. 152.
<i>Trigonotreta stokesi</i> Koenig, 1825	Permiano	Clarke (1979), p. 199.
<i>Spirifer striatus</i> Martin, 1809	Carbonífero	Archbold & Thomas (1984), figs. 3 e 4.
<i>Spirifer verneuilli</i>		GP/IC 133.
<i>Purdonella nikitini</i>	Permiano	Tretease H709.
<i>Parallelora marionensis</i>	Devoniano	Carter (1974) p. 680.
<i>Anthracospirifer birdspringensis</i>	Carbonífero	Tretease H704.
* <i>Carthorium coristum</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2193 pl. 613, 614.
* <i>Carthorium retusum</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2200 pl. 618.
* <i>Costatospirifer gracilis</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1985), p. 278.
* <i>Crassispirifer pinguis</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1985), p. 288.
* <i>Crassispirifer rosalinus</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1985), p. 285.
* <i>Cratospirifer nuraensis</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1985), p. 280.
* <i>Fusispirifer carnarensis</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1987) p. 18.
* <i>Fusispirifer wandageensis</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1987) p. 188.
* <i>Gibbospirifer ettrainsis</i>	Permiano	Bamber & Waterhouse (1971), p. 221.
* <i>Gypospirifer condor</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2211, pl. 592.
* <i>Gypospirifer infraplicus</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2212, pl. 601.
* <i>Imperiospira campbelli</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1993), p. 323.
* <i>Imperiospira dickinsi</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1993), p. 319.
* <i>Imperiospira franzjosefi</i>	Permiano	Archbold & Thomas (1993), p. 317.
* <i>Lepidospirifer angulatus</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2204, pl 622.
* <i>L. demissus</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2206, pl 623.
* <i>N. amphigyus</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2175 pl. 592, 593, 594.
* <i>N. apothescelus</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2176 pl. 595.
* <i>N. bakeri bakeri</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2178 pl 597.
* <i>N. bakeri columbarius</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2180 pl. 598, 599, 600.
* <i>N. dresseri</i>	Carbonífero	Mendes (1956a) e neste trabalho.
* <i>N. sp. n. 1</i>	Carbonífero	Mendes (1956a) e neste trabalho.
* <i>N. sp. n. 2</i>	Carbonífero	Mendes (1956a) e neste trabalho.
* <i>N. sp. n. 3</i>	Carbonífero	Neste trabalho.
* <i>N. formulosus</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2182 pl 602.
* <i>N. huecoensis</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2183 pl. 624.
* <i>N. mansuetus</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2184 pl 605.
* <i>N. neali</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2185 pl. 605, 606.
* <i>N. notialis</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2186 pl. 607, 608.

* <i>N. placidus</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2188 pl. 609.
* <i>N. thescelus</i>	Permiano	Cooper & Grant (1976), p. 2189 pl. 609, 610, 611, 612
* <i>Pondospirifer magnificus</i>	Permiano	Waterhouse (1978), p. 93.
* <i>Septospirifer tatondukensis</i>	Permiano	Bamber & Waterhouse (1971), p. 222.

Obs.: Os gêneros erigidos por Gatinaud (1949), bem como sua metodologia para descrição de braquiópodes não são suficientemente compreensíveis ou bem ilustrados para serem incluídos na análise.

Lista de caracteres

Características morfológicas gerais

0. Largura máxima (I.C. = 25 ; R.I. = 35 ; L = 12)

(0 – menor que 40 mm ; 1 - 41 a 80 mm; 2 – 81 a 120 mm; 3 - >120 mm)

Adotou-se como largura máxima alcançada as maiores dimensões encontradas nas formas senis descritas para cada espécie (fig. 5.1.). É considerado aditivo com base na contiguidade.

Figura 5.1. Dimensões básicas de Spiriferidae (A, vista dorsal, B, vista lateral).

1. Tamanho da concha (relação largura/comprimento) (I.C. = 14 ; R.I. = 45 ; L. = 14)

[0 – pequena (campo 0); 1 – média (campo 1); 2 – grande (campo 2)]

Na literatura em geral, as descrições apresentam os estados: concha grande, média ou pequena. Contudo, não há uma definição de quais os parâmetros que definem estes estados.

No gráfico de dispersão da Largura (X) e comprimento (Y), o estado “0” refere-se ao campo definido abaixo da linha que passa pelos pontos 50,40 e 25,80; o estado “1” refere-se ao campo definido pelas linhas que passam pelos pontos 50,40 e 25,80 e 75,80 – 50,120; o estado “2” refere-se ao campo definido acima da linha que passa pelos pontos 75,80 – 50,120. Os campos 0, 1 e 2, determinados no gráfico de dispersão (fig. 5.2.), definem os estados

considerados concha pequena, média e grande, respectivamente. É considerado aditivo com base na contiguidade.

Figura 5.2. Delimitação dos campos utilizados na codificação do caráter “tamanho da concha”.

2. Maior largura da concha (I.C. = 33 ; R.I. = 77 ; L. = 3)

(0 - na linha da charneira; 1 - anterior a linha de charneira)

3. Asa (I.C. = 25 ; R.I. = 33 ; L. = 8)

(0 - ausente; 1 - fraca ; 2 - forte)

A presença de asa tem valor ontogenético, surgindo nas formas senis de algumas espécies (ver *N. formulosus* Cooper & Grant, 1976, Est. 602 figs. 1 a 14; *N. thecelus* Cooper & Grant, 1976, Est. 610 figs. 1 a 37). É considerado aditivo com base na sua contiguidade.

4. Relação eixo de charneira e ponto de apoio da valva dorsal (I.C. = 40 ; R.I. = 62 ; L. = 5 ;)

(0 - <1,5 ; 1 – 1,5 a 3,25 ; 2 – 3,26 a 5 ; 3 - >5)

O conceito de concha mucronada é definido por Williams & Rowell (1965b) como: “(cardinal margin) cardinal extremities extending into sharp points”. Esta definição pode sobrepor-se à presença de asas, conferindo a extremidade da charneira uma aparência aguda.

O aspecto mucronado pode estar relacionado à necessidade da concha adquirir maior volume interno para acomodar as estruturas braquidiais expandidas com o objetivo de ampliar a capacidade de filtração. O espaço interno pode ser ampliado também pela expansão anterior da concha. Este fato, contudo, comprometeria o esforço da musculatura didutora na abertura da concha. Por outro lado, a expansão lateral, além de ampliar o volume interno da concha,

aumenta também o apoio da valva sobre a linha de charneira, não sobrecarregando a musculatura didutora.

Desse modo, este caráter é definido pela relação comprimento da linha de charneira, (excluindo a asa quando presente) / comprimento da valva dorsal a partir da linha de charneira.

A relação foi extraída, para cada táxon, de todos os maiores espécimes disponíveis. Como pode haver variação na relação, dentro de uma mesma espécie, adotou-se um desvio padrão de 0,2 extraído da variação dentro de espécies representativas (*Neospirifer bakeri columbarius* e *Neospirifer mansuetus*). É considerado aditivo com base na contiguidade.

5. Comissura emarginada (I.C. = 33 ; R.I. = 50 ; L. = 3)

(0 - presente ; 1 - ausente)

Williams & Rowell (1965b) definiram comissura emarginada como sendo a deflexão posterior na parte média da comissura anterior. Este caráter está presente em *Carthorium retusum* Cooper & Grant (1976, Est. 617 figs. 23 a 26) e nas espécies atribuídas ao gênero *Imperiospira* Archbold & Thomas, 1993.

6. Plicas na margem anterior da dobra (I.C. = 12 ; R.I. = 36 ; L. = 8)

(0 – presente ; 1 - ausente)

Diversas feições relacionadas a costelas e plicas estão presentes no universo de táxons estudados (Trigonotretidae).

Segundo a definição de Williams & Rowell (1965b:H150), plicas são ondulações na comissura da concha. Este tipo de feição é produzida quando as cristas da superfície externa estão refletidas na superfície interna. De acordo com a definição de Williams & Rowell (1965b:H144), costelas são definidas como cristas radiais sobre a superfície externa da concha. Segundo esta definição, a feição não se reflete na superfície interna e, portanto, não ocorrendo plicas na comissura da concha. Williams & Rowell (1965b: H145) definiram o termo *fascicostelado* como uma ornamentação constituída por costelas agrupadas em fascículos.

Os termos costelas e plicas são usados pelos diversos autores de maneira arbitrária. De acordo com as definições acima, a maioria dos táxons incluídos em Trigonotretidae possui conchas plicadas e não costeladas.

Neste trabalho, o conceito de costelas refere-se ao padrão de cristas presentes apenas na superfície externa. O termo plica será usado para cristas refletidas na superfície interna, enquanto fasciculação refere-se ao agrupamento de cristas (fig. 5.5.).

A comissura plicada está relacionada ao caráter de concha fasciculada (ver *Neospirifer amphigijs* Cooper & Grant, 1976, Est. 594, figs. 3 e 10). Em *Neospirifer plicatus* Archbold & Thomas, 1986, há três pares de plicas nos flancos laterais, incluindo o par de plicas que delimita o sulco. As plicas a que os autores se referiram são os fascículos que resultam nas ondulações da comissura conferindo a esta a aparência plicada. Para comissura não plicada, ver *N. bakeri columbarius* Cooper & Grant (1976, Est. 598, figs. 21 e 26).

7. Plicas na margem anterior dos flancos (I.C. = 11 ; R.I. = 55 ; L. = 9)

(0 – presente ; 1 - ausente)

Ver discussão do caráter 6.

8. Tipo de dobra (I.C. = 16 ; R.I. = 28 ; L. = 6)

(0 – em forma de U ; 1 – em forma de V)

Ver figura 5.3. para exemplo de dobra em forma de “U”.

9. Dobra (I.C. = 27 ; R.I. = 61 ; L. = 11)

(0 – fraca, < 0.45; 1 – media, 0.45 a 0.55; 2 – forte, > 0.55; 3 – muito forte, ~1)

Os valores correspondem à relação altura da dobra/espessura da concha de espécimes considerados senis (fig. 5.3.). O estado 3 ocorre quando a dobra corresponde à espessura total da concha em vista anterior.

A ontogenia das várias espécies indica que a direção de variação do caráter é de dobra fraca para forte, significando pouco notável ou muito notável, de acordo com Cooper & Grant (1976: 2173). É considerado aditivo com base na ontogenia.

Figura 5.3. Vista anterior. A, espessura da concha; D, altura da dobra.

10. Altura do fastigium (I.C. = 30 ; R.I. = 73 ; L. = 10)

(0 – baixo ; 1 – médio ; 2 – alto ; 3 – muito alto)

Neste trabalho, este caráter é definido pela relação: altura da dobra/comprimento do fastigium (figs. 1 e 2). Os estados correspondem a: 0 – ≤ 0.39 ; 1 – 0.40 a 0.50 ; 2 – 0.50 a 0.90 ; 3 – ~ 1). É considerado aditivo com base na contiguidade.

11. Fastigium delimitado por espaços intercostais (I.C. = 50 ; R.I. = 0 ; L. = 2)

(0 – ausente; 1 - presente)

Este caráter foi extraído da diagnose da subfamília Prospirinae Carter, 1994. É considerado aditivo com base na contiguidade.

12. Plica mediana do sulco (I.C. = 25 ; R.I. = 57 ; L. = 8)

(0 - ausente; 1 – não bifurcada; 2 - bifurcada)

Este caráter é indicado por Carter *et al.*(1994) como diagnóstico de Bachythyrididae.

13. Plicas (cristas) delimitando o sulco (I.C. = 15 ; R.I. = 57 ; L. = 13)

(0 - ausente ; 1 – apenas na região posterior ; 2 – em toda a extensão do sulco)

Este caráter é definido por duas cristas que se destacam definindo lateralmente o sulco (ver Cooper & Grant, 1976:2175; *N. amphigyus*, Est. 593, fig. 1). É considerado aditivo com base na contiguidade.

14. Profundidade do sulco (I.C. = 16 ; R.I. = 54 ; L. = 6)

(0 - raso; 1 - profundo)

Este caráter é definido pela relação altura da dobra / comprimento do sulco.

15. Padrão das cristas (I.C. = 16 ; R.I. = 28 ; L. = 6 ; peso = 0)

(0 – equidimensionais ; 1 – não equidimensionais)

Este conceito de equidimensionalidade das cristas está de acordo com Archbold & Thomas (1985). Cristas equidimensionais são homogêneas na sua espessura e altura durante a ontogenia da concha (ver *Costatinspirifer gracilis* Archbold & Thomas, 1985, fig. 7). Cristas não equidimensionais podem variar em espessura e altura (ver *Carthorium retusum* em Cooper & Grant, 1976, Est. 618, fig 18).

16. Plicação (I.C. = 50 ; R.I. = 0 ; L. = 2)

(0 - forte; 1 – média ; 2 – fraca)

Este caráter é definido como o número de plicas presentes em um centímetro, contadas a partir de 2 cm do umbo ou na parte média do comprimento, quando este não atingir 2 centímetros. A plicação é forte quando menos que 3 plicas estiverem presentes, média quando de 4 a 17 e fraca para mais de 17 plicas. É considerado aditivo com base na contiguidade.

17. Bifurcação das plicas nos flancos (I.C. = 33 ; R.I. = 0 ; L. = 3)

(0 - presente; 1 - ausente)

18. Plica mediana do fastigium (I.C. = 28 ; R.I. = 58 ; L. = 7)

(0 - ausente; 1 – presente com bifurcação mediana ; 2 – presente com bifurcação lateral)

A subdivisão mediana de uma plica resulta no padrão bifurcado comum (fig. 5.4. A), com duas plicas resultantes. A subdivisão lateral resulta em um padrão trifurcado das plicas (fig. 5.4. B).

Figura 5.4. A, bifurcação mediana; B, bifurcação lateral.

19. Fasciculação das plicas ou costelas (I.C. = 14 ; R.I. = 50 ; L. = 14)

(0 - ausente; 1 – visível apenas precocemente na ontogenia ; 2 – visível em toda a concha)

O padrão fasciculado das plicas ou costelas (fig. 5.5.) foi definido por Williams & Rowell (1965b:H145, fig. 81) como correspondente a feixes de plicas agrupadas em um fascículo.

Licharew (1942 *apud* Archbold & Thomas, 1985) observou que o padrão fasciculado das plicas pode ter originado independentemente em diferentes grupos de Spiriferidae, corroborando o baixo índice de consistência (14) e o alto número de passos (14) deste caráter.

Espécimes de *G. condor* examinados mostram que, durante a ontogenia, os fascículos aparecem cedo, e tornam-se fracos anteriormente durante o crescimento da concha. O caráter é, contudo, variável nesta espécie, sendo que um dos espécimes não mostra fasciculação nem mesmo precocemente na ontogenia. O valor ontogenético deste caráter é evidente em *N. notialis* (Cooper & Grant, 1976, Est. 607 figs. 1-14) que possui fasciculação forte nas formas jovens e fraca nos adultos.

Figura 5.5. Terminologia básica para aspectos da plicação modificado de Williams & Rowell, 1965a).

20. Plica mediana do fascículo proeminente (I.C. = 16 ; R.I. = 44 ; L. = 6)

(0 - presente; 1 - ausente)

Archbold & Thomas (1986), descreveram este caráter para *Trigonotreta neoaustralis*: “plicas medianas dos fascículos permanecem, invariavelmente, mais proeminentes que as plicas laterais” (ver fig. 5.5.).

21. Lamelas de crescimento concentradas na margem anterior (I.C. = 12 ; R.I. = 41 ; L. = 8)

(0 - presente; 1 - ausente)

22. Efeito tegulado (I.C. = 28 ; R.I. = 61 ; L. = 7)

(0 - ausente; 1 – não proeminente ; 2 - proeminente)

O efeito tegulado é definido em Cooper & Grant (1976:2206, Est. 622 figs. 7 a 10) para *Lepidospirifer demissus* pela presença de “lâminas elevadas, sobrepostas sobre as cristas das plicas” (*roof-tile-like*). Este caráter também recebe o nome de efeito escamado (*scaly effect*), não sendo observadas nas formas representadas apenas como moldes internos.

Archbold & Thomas (1985) destacam a possibilidade de o surgimento do efeito tegulado ser devido à convergência nos vários grupos de Spiriferidae. É, portanto, pouco informativo, como mostrado também pelo baixo índice de consistência.

Este caráter é definido como proeminente quando a margem posterior das escamas estiver afastada da crista da plica (e.g., *Lepidospirifer demissus* Cooper & Grant (1976, Est. 602, fig. 8).

Efeito tegulado não proeminente é autapomorfia de *Carthorium coristum* Cooper & Grant, 1976. Está presente também como um caráter diagnóstico de *Neospirifer* sp. n. 2 da série de *N. dresseri* estudada por Mendes, 1956a).

É considerado aditivo com base na contiguidade.

Características externas da valva pedicular

23. Ângulo do sulco (I.C. = 23 ; R.I. = 68 ; L. = 13)

(0 – 20°-25° ; 1 – 26°-30° ; 2 – 31°-35° ; 3 – > 35°)

O ângulo do sulco é definido a partir dos pontos de interseção das margens do sulco com a linha de comissura na extremidade do umbo (ver fig. 5.6.). As dimensões foram tomadas a partir de conchas senis.

O conceito de “ângulo do sulco” como entendido por Waterhouse (1978), descrito para *Pondospirifer magnificus* Waterhouse, 1978, é diferente do entendido neste trabalho. Esta espécie, como indicada pelo autor, apresenta ângulo do sulco de 110°. Pela análise das estampas, e de acordo com o conceito descrito acima, o ângulo do sulco para *P. magnificus* é de 20 - 25°. É considerado aditivo com base na contiguidade.

Figura 5.6. Valva pedicular. Linha cheia indica ângulo umbonal e linha tracejada, ângulo do sulco.

24. Ângulo umbonal da valva ventral (I.C. = 12 ; R.I. = 51 ; L. = 16)

(0 – 90°-110° ; 1 – 111°-120° ; 2 – 121°-150°)

As medidas foram tomadas a partir das conchas senis. Conchas juvenis foram desprezadas. (ver fig. 5.6.). É considerado aditivo com base na contiguidade.

25. Bico (I.C. = 15 ; R.I. = 50 ; L. = 7)

(0 - proeminente; 1 - não proeminente)

Este caráter é definido pela relação altura do umbo / largura do umbo na margem posterior da interárea. O estado 0 corresponde a relação menor que 0,30, o estado 1 corresponde a relação maior que 0,30.

26. Curvatura do bico (I.C. = 16 ; R.I. = 64 ; L. = 6)

(0 - fraca; 1 – forte)

A definição da curvatura do bico é mostrada na figura 5.7. Espécies representados apenas pelo molde interno têm o estado inacessível.

27. Placa deltirial (I.C. = 40 ; R.I. = 57 ; L. = 5)

(0 - ausente; 1 – fechando o deltírio parcialmente; 2 – fechando o deltírio totalmente)

Como exemplo de inconsistência terminológica, a placa deltirial é nomeada em Cooper & Grant (1976) de quatro maneiras distintas: “delthirial plates”, “pseudodelthidium”, “apical plates” (*Carthorium chelomatum*) e “stegidium” (*Gypospirifer*).

Este caráter não pode ser examinado quando a espécie estiver representada apenas por moldes internos.

28. Calosidade apical (I.C. = 33 ; R.I. = 42 ; L. = 6)

(0 - ausente; 1 – normal ; 2 - bulbosa)

Archbold & Thomas (1985:627) chamaram a atenção para a validade diagnóstica deste caráter, sendo significativo para o agrupamento de membros da família Trigonotretidae.

Figura 5.7. Posição do bico no quadrante A indica bico fortemente encurvado; em B, bico fracamente encurvado. A linha separando verticalmente os dois quadrantes deve sobrepor-se à linha de comissura.

29. Espessamento posterior da valva ventral (I.C. = 25 ; R.I. = 25 ; L. = 4)

(0 - presente; 1 - ausente)

Nas formas examinadas em ilustrações, o estado do caráter foi tomado com base apenas nas descrições. Este caráter é indefinido quando a espécie estiver representada somente pelos moldes internos.

30. Interárea ventral (I.C. = 25 ; R.I. = 25 ; L. = 8)

(0 – baixa, 0-10%; 1 – alta, 10-20%; 2 – muito alta, maior que 20%)

Este caráter é definido pela relação entre a altura máxima da interárea/ comprimento da interárea.

Cooper & Grant (1976:2176) consideraram interárea ampla como caráter diagnóstico de *N. amphigyus*. É considerado aditivo com base na contiguidade.

31. Ângulo do fastígium (I.C. = 16 ; R.I. = 65 ; L. = 12)

(0 – 25°-30° ; 1 – 31°-35° ; 2 – mais de 35°)

As medidas foram tomadas a partir das conchas senis. Conchas juvenis foram desprezadas (ver fig. 5.8.). É considerado aditivo com base na contiguidade.

Figura 5.8. Vista dorsal. Linha cheia indica ângulo umbonal; linha tracejada, ângulo do sulco.

32. Ângulo umbonal da valva dorsal (I.C. = 13 ; R.I. = 45 ; L. = 15)

(0 – 125° a 135° ; 1 – 136°-145° ; 2 – 146°-155°)

As medidas foram tomadas a partir das conchas senis. Conchas juvenis foram desprezadas (ver fig. 5.8.). É considerado aditivo com base na contiguidade.

33. Processo cardinal (I.C. = 100 ; R.I. = - ; L. = 1)

(0 - simples ; 1 - bilobado)

Processo cardinal bilobado é autapomorfia de *Neospirifer columbarius*.

34. Placas dentais estendendo-se até a parede da valva (adminícula) (I.C. = 33 ; R.I. = 50 ; L. = 3)

(0 – presente ; 1 - ausente)

Em *Imperiospira franzjosefi* Archbold & Thomas, 1993, não é utilizado o termo “placa dental”, mas os autores referem-se a *adminiculum* como “pequeno, encoberto pelo espessamento da valva” em espécimes adultos, e citam a presença de fortes franjas dentárias (*dental flanges*). Aqui, placa dental é considerada como presente em *Imperiospira franzjosefi*.

Igualmente, o termo adminícula, é entendido aqui referente às extensões da placa dental que encontram a parede posterior da valva. O estado 1 refere-se à ausência desta ou enterramento da mesma, pela concha secundária, em espécimes senis.

Características internas da valva dorsal

35. Forma geral (I.C. = 50 ; R.I. = 71 ; L. = 4)

(0 – transversa ; 1 – subretangular; 2 - subtriangular)

É considerada subretangular a forma de *Imperospira franzjosefi* Archbold & Thomas (1993).

Forma geral subtriangular é autapomorfia de *Purdonella nikitini* (Chernyshev).

Tabela 5.3. Matriz de caracteres usados para análise filogenética. Pontos de interrogação ("?"), informação não disponível; hífen ("-"), caráter não aplicável.

Táxons	01234	56789	11111	11111	22222	22222	33333	3
	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	5
<i>Meristorigma arctica</i>	00100	11102	20021	11100	?1032	001?0	02001	1
<i>Spirifer striatus</i>	22001	11100	0020?	01021	00002	00???	001??	0
<i>Imbrexia imbrex</i>	10001	00112	30211	11010	10012	10110	?1000	0
<i>Anthracospirifer birdspringensis</i>	10001	100??	?102?	11000	?1030	00???	200?0	0
<i>Choristites mosquensis</i>	00100	11101	00?00	11100	11000	000??	120?0	1
<i>Tangshanella kaipiensis</i>	10100	11111	00000	11002	01012	000??	?10?1	1
<i>Purdonella nikitini</i>	10100	11101	10000	11010	?1020	002??	220?0	2
<i>Parallelora marionensis</i>	00001	11100	01120	11010	?0001	0111?	00100	0
<i>Carthorium retusum</i>	11000	011?0	?0-01	11021	10011	10100	10200	0
<i>Carthorium coristum</i>	10101	11112	20101	11021	10120	?0101	121?0	0
<i>L. demissus</i>	11101	11102	20?00	110?1	10210	00101	11200	0
<i>Lepidospirifer angulatus</i>	10101	11102	20001	11021	1?210	00?0?	10200	0
<i>Gypospirifer infraplicus</i>	22011	11100	?0-00	11021	10021	10101	11200	0
<i>N. amphigyus</i>	11021	10000	00120	11012	00020	11120	11000	0
<i>N. apothescelus</i>	11011	11001	10-21	11022	10010	?0110	10000	0
<i>N. bakeri bakeri</i>	11021	11000	00120	11012	00000	?1110	10100	0
<i>N. bakeri columbarius</i>	11021	11000	00220	11012	00011	?1110	11110	0
<i>N. formulosus</i>	10021	11111	?0020	110?1	11010	?0101	111?0	0
<i>N. huecoensis</i>	1110-	11101	00000	11000	10021	?????	101?0	0
<i>N. mansuetus</i>	11001	11100	00-10	11011	00010	?0110	11000	0
<i>N. neali</i>	21101	11101	00?10	110?1	10010	000??	121?0	0
<i>N. notialis</i>	11111	11102	10-10	11011	10010	11110	11100	0
<i>N. placidus</i>	10-01	11000	00020	11012	10010	?01??	11?00	0
<i>N. thescelus</i>	11011	11002	00-20	11012	00011	?1110	10000	0
<i>Gypospirifer condor</i>	??0?1	11101	10111	11021	10002	11210	101?0	0
<i>N. dresseri</i> (N. sp4)	??011	1?20?	00200	11011	10001	11?10	10??0	0
<i>N. dresseri</i> (N. sp1)	10001	11100	10210	11011	?0001	011?0	100??	0
<i>N. dresseri</i> (N. sp2)	100?1	?100?	?012?	11012	1?001	01110	10100	0
<i>N. dresseri</i> (N. sp3)	??0??	?110?	?01??	0101?	10200	01??1	10000	0
<i>Fusispirifer wandageensis</i>	22002	10000	00110	110?2	10212	101?0	0120?	0
<i>Fusispirifer carnavorensis</i>	21002	11102	10120	010?1	10202	101?0	102??	0
<i>Pondospirifer magnificus</i>	32001	111?3	?001?	12001	?1002	10???	?00??	1
<i>Costatispirifer gracilis</i>	11001	1--00	10?00	020?2	10000	10??0	?0000	0
<i>Cratispirifer nuraensis</i>	21001	11000	00?00	11022	10?01	101?0	200?0	0
<i>Crassispirifer rostalinus</i>	21001	10001	10?00	110?2	1020?	001??	02100	0
<i>Crassispirifer pinguis</i>	32001	10002	10100	110?2	10212	101??	02000	0
<i>Septospirifer tatondukensis</i>	10011	1000?	?0?2?	110?1	10?0?	01?00	??000	0
<i>Gibbospirifer ettrainansis</i>	10?01	1000?	?0?20	110?2	11200	0??10	1??00	0
<i>Trigonotreta stokesi</i>	11001	110??	?0120	110?2	00201	0?020	10101	0
<i>Trigonotreta neoaustralis</i>	21001	10012	?0111	110?2	012??	000-0	101?1	0
<i>Trigonotreta dikinsi</i>	00011	1000?	?011-	110?2	01200	000?0	?010?	0
<i>Aperispirifer lethamensis</i>	??0-1	10002	30?01	110?2	?0220	0?0?0	110?0	0
<i>Sulcipleca transversa</i>	220?1	1????	?0?0?	011?0	11201	??1?0	1??00	0
<i>Imperiospira franzjosefi</i>	22000	01113	30011	010?1	10032	01??0	12001	1
<i>Imperiospira dickinsi</i>	11000	01113	30011	010?1	11032	011??	?20??	1
<i>Imperiospira campbelli</i>	22000	00013	30?11	010?2	11232	01???	020??	1

5.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise numérica não-ponderada (mhennig*;bb*) resultou em 66 cladogramas (L=274; CI=21; RI=56) cujo o consenso estrito (L=277; CI=21; RI=55) está representado na figura 5.9. A lista de caracteres sustentando cada nó é apresentada na tabela 5.4.

São visíveis no cladograma alguns agrupamentos que corroboram as atribuições da sistemática tradicional, porém, sustentados apenas por sinapomorfias homoplásticas (tabela 5.4). São eles: o grupo de *Imperiospira* (nó 2); grupo de *Lepidospirifer* (nó 16); e membros atribuídos a *Crassispirifer* (nó, 74). Exceto pela exclusão de *Aperispirifer*, atribuídos a Trigonotretinae (nó 77), aparecem reunidos sustentados por sinapomorfias homoplásticas e reversões.

Um agrupamento interessante, sustentado por duas sinapomorfias exclusivas [caracteres 4(1) e 34(0)], reúne todos os grupos, exceto táxons atribuídos ao gênero *Imperiospira*. Este agrupamento, contudo, não corrobora nenhuma interpretação já proposta pela sistemática tradicional.

Não há caracteres exclusivos agrupando membros de Spiriferoidea (nó 1). O caráter 10 (3, fastigium muito alto) é indicado pelo programa de otimização (CLADOS) como uma sinapomorfia para Spiriferoidea. Os estados 10 (0, fastigium baixo, e 1, fastigium médio) ocorrem como reversões nos nós subsequentes. O estado 10 (2, fastigium alto) ocorre em *Meristorigma* (grupo externo), e como reversões em 3 táxons do grupo interno (*C. coristum*, *L. demissus*, *L. angulatus*). Interárea ventral, caráter 30 (1, alta, e 2, muito alta) agrupa membros de Spiriferoidea. Interárea baixa ocorre em *Meristorigma* e como homoplasias em táxons do grupo interno.

As famílias Spiriferidae, Trigonotretidae, bem como as subfamílias Trigonotretinae e Neospiriferinae, são agrupamentos parafiléticos, como mostrado pelo cladograma (fig. 5.9.).

Fig. 5.9. Cladograma de consenso estrito não ponderado (L=277; CI=21; RI=55).

Problemas na filogenia dos espiriferídeos

O fato de não haver qualquer consenso entre os agrupamentos mostrados pelo cladograma e aqueles como entendidos pela taxonomia tradicional (Carter *et al.*, 1994) não chega a surpreender. Analisando atentamente as diagnoses oferecidas para os gêneros e famílias, pelos inúmeros autores citados (*e.g.*, Cooper e Grant, 1976; Carter *et al.* 1994), é possível prever este tipo de resposta de uma análise cladística.

Por exemplo, a diagnose da família Trigonotretidae oferecida por Carter *et al.* (1994) traz os seguintes termos associados a cada um dos cinco caracteres diagnósticos: 1 - (*usually*) = *comumente*, significando que o caráter pode variar e, portanto, não é informativo em uma análise cladística (polimórfico); 2 - 3 (*well developed*) = *bem desenvolvido*, não possuindo uma definição objetiva, podendo ser compreendido de diferentes maneiras por leitores

diversos; 4 - (*often*) = *frequentemente*, novamente trazendo sentido polimórfico; e 5- (*commonly*) = comumente, com sentido podendo indicar polimorfismo.

A diagnose da subfamília Neospiriferinae é ainda mais nebulosa, encerrando termos tais como: fraco a forte, médio a fino e aproximadamente uniforme; e para Trigonotretinae: moderadamente desenvolvido, *finer ribbing medium to coarse* (costelação fina variando entre média a grossa), dentre outros.

Esse tipo de carência de definições objetivas e claras, bem como a falta de normatização de linguagem entre diferentes autores (ver comentários no caráter 27) é comum na bibliografia relativa à taxonomia de fósseis de todos os grupos, dificultando a elaboração de esquemas de classificação e mesmo construção de matrizes visando uma análise de parcimônia. Em uma condição ideal, o sistemata necessita ter em mãos todos os representantes de cada táxon para estabelecer seus próprios critérios.

Outra questão problemática refere-se ao volume de dados envolvidos.

Carter *et al* (1994) agrupou na superfamília Spiriferoidea 5 famílias e 11 subfamílias reunindo 73 gêneros. Na análise cladística aqui realizada, foram utilizados 46 táxons com 36 caracteres codificados em 95 estados distintos, totalizando 3420 possibilidades de distribuição de caracteres, os quais foram analisados por um computador Pentium 266 MHz, 32Mb Ram, com base no critério de decisão da parcimônia. O volume de dados a ser analisado, ainda que com base no critério da semelhança, é imenso, e as possibilidades de agrupamentos monofiléticos por parte dos estudiosos, mesmo aqueles com muita experiência, muito improváveis. A eficácia da experiência, por vezes vindicada por alguns autores, é reduzida no imenso número de possibilidades, porém é importantíssima no levantamento dos caracteres, e codificação dos estados, e, finalmente, na tomada de decisão *a posteriori* em relação aos agrupamentos, revisão de caracteres e mesmo na pesagem de caracteres.

Uma questão importante sempre referida por aqueles que se dedicam ao estudo taxonômico dos braquiópodes, ligada exclusivamente à entidade biológica em estudo, é o grande número de caracteres convergentes, ou apresentando alto grau de plasticidade fenotípica, atribuindo aspecto polimórfico aos atributos considerados nos estudos de anatomia comparada. Wulff (1990) estudou a variação intraespecífica em *Spirifer pellaensis* Weller do Carbonífero da América do Norte. O autor encontrou variação no número de costelas sobre os flancos e dobras, no comprimento da charneira, no comprimento, identificando quatro morfotipos associados, em parte, às variações paleoecológicas de nove localidades. Wulff (1990) chamou a atenção de que a distribuição dos morfotipos é apenas em parte consistente com as variações

paleoecológicas de cada local de coleta, sendo ainda desconhecida a razão do padrão de variação encontrado em *Spirifer pellaensis*.

Schumann (1990) identificou respostas morfológicas às variações de energia do meio de *Terebratalia transversa* Sowerby viventes. Dentre as variações comuns estão a redução da plicação de conchas fortemente plicadas a conchas não plicadas (lisas); variação na largura da linha de charneira a partir de conchas mucronadas para conchas onde a maior largura está a frente da linha de charneira. Esses caracteres são amplamente citados nas diagnoses oferecidas na sistemática dos espiriferídeos incluídos nesta análise cladística.

Outros trabalhos tratando da variabilidade intraespecífica entre braquiópodes ligada ao regime sedimentar e variações do substrato estão respectivamente em Alexander (1975), Aldridge (1990).

Praticamente todos os 35 caracteres utilizados nesta análise foram previamente utilizados por Carter *et al.* (1995) na diagnose das famílias e subfamílias de Spiriferoidea. No entanto, o padrão de distribuição dos caracteres mostrou muita incongruência (ver L., C.I. e R.I., para cada caráter na lista de caracteres), sendo a maioria dos nós sustentados por homoplasias. A incongruência dos caracteres é também indicada pelo baixo índice de consistência da árvore de consenso (21).

Assim sendo, a taxonomia dos braquiópodes espiriferídeos ao nível de família e subfamília é ainda bastante insatisfatória.

Algumas opções, no entanto, podem ser ainda exploradas. A análise da microestrutura e microornamentação da concha, que possivelmente refletem características menos conservativas relacionadas às partes moles (Gourvennec, 1990), podem ser úteis em estudos filogenéticos. O estudo de populações e o entendimento dos critérios naturais que controlam os padrões de polimorfismo intra-específico podem trazer alguma luz sobre a codificação dos caracteres a serem utilizados.

Tabela 5.4. Lista de caracteres por nós e ramos baseada no cladograma de consenso estrito não ponderada (G.E., grupo externo; *, terminais; ✓, sinapomorfia ou autapomorfias; ⇌, reversões homoplásticas)

G.E.: 2(1), 13(2), 17(1)	Terminal 41: 9(2), 24(1)	Nó 81: 0(0)
Nó 1: 0(1), 10(3)✓, 30(1)✓	Nó 42: 3(2), 25(1)	Terminal 82: 0(1), 6(1), 13(2), 21(0)
Nó 2: 1(1), 5(0)⇌, 8(1), 9(3), 15(0), 19(1), 26(1)	Terminal 43: 23(0)⇌	Terminal 83: 1(0)⇌, 3(1), 24(0)⇌
Terminal 3:	Nó 44: 31(1)	
Nó 4: 0(2), 1(2)	Terminal 45: 6(0), 23(2), 28(2), 32(0)⇌	
Terminal 5: 21(0)	Terminal 46: 12(2), 24(1), 33(1)✓	
Terminal 6: 6(0), 7(0), 19(2), 22(2), 30(0)	Nó 47: 23(0)⇌	
Nó 7: 4(1)✓, 6(0), 7(0), 24(0)⇌, 31(1)⇌, 34(0)✓, 35(0)✓	Terminal 48: 0(0), 7(1)✓, 11(1), 19(0), 24(1), 30(0)	
Terminal 8: 11(1), 13(2), 30(2), 31(0)⇌	Terminal 49: 24(1)	
Nó 9: 21(0), 23(2)⇌	Terminal 50: 7(1), 15(0), 22(2), 29(1), 32(0)⇌	
Terminal 10: 13(0), 19(2), 22(2), 27(0)	Terminal 51: 3(1), 6(0), 19(1), 28(0)	
Nó 11: 7(1), 18(1), 23(1)⇌	Terminal 52: 6(0), 21(1), 22(2)	
Terminal 12: 5(0)⇌, 8(1), 12(2), 24(2), 25(1)	Nó 53: 7(1), 12(2), 13(0), 19(1), 24(1), 32(0)⇌	
Nó 13: 2(1), 6(1), 10(2)⇌, 19(1), 32(1)	Terminal 54: 10(1), 13(1)	
Nó 14: 13(0), 18(2), 28(0), 29(1)	Nó 55: 25(1)	
Terminal 15: 8(1), 12(1), 22(1)✓, 23(2), 31(2)	Terminal 56: 3(1)	
Nó 16: 22(2), 32(2)	Nó 57: 0(2), 1(1), 18(2), 26(0)	
Terminal 17: 1(1), 14(0)⇌	Terminal 58: 0(1), 10(1), 15(0), 16(2), 19(2), 24(0)⇌	
Terminal 18: 31(0)⇌	Terminal 59: 7(0), 19(2), 30(2)	
Nó 19: 1(1), 10(1)⇌, 14(0)⇌	Nó 60: 23(1), 28(0), 32(2)	
Terminal 20: 3(1), 25(1), 26(1)	Terminal 61: 0(1), 4(0)⇌, 5(0)⇌, 14(1)	
Nó 21: 9(0), 10(0)⇌	Terminal 62: 1(2), 3(1), 23(2), 29(1), 31(1)	
Nó 22: 9(1), 18(0), 27(0)	Nó 63: 1(2), 24(2), 32(1)	
Terminal 23: 0(2), 31(2)	Terminal 64: 15(0), 20(0), 25(0)⇌, 30(0)	
Nó 24: 4(0)⇌, 13(0), 19(0)	Nó 65: 10(1), 12(1)⇌, 13(1)	
Terminal 25: 23(2), 24(1), 31(0)⇌	Terminal 66: 9(1), 14(1), 26(1), 27(2)	
Nó 26: 1(0)⇌, 21(1), 32(0)⇌, 35(1)	Nó 67: 9(2), 18(0)	
Terminal 27: 8(1), 19(2), 20(0), 24(2), 34(1)	Terminal 68: 0(3), 9(3), 12(0)⇌, 16(2), 21(1), 32(0)⇌, 35(1)	
Nó 28: 31(1)	Nó 69: 22(2), 28(2)	
Terminal 29: 0(0), 17(1), 23(0)⇌	Terminal 70: 1(1)⇌, 4(2), 13(2), 15(0), 32(2)	
Terminal 30: 10(1), 18(1), 23(2), 27(2), 30(2), 35(2)✓	Nó 71: 6(0), 7(0), 19(2)	
Nó 31: 2(0)⇌	Nó 72: 30(0), 31(1)	
Terminal 32: 20(0), 32(0)⇌	Terminal 73: 4(2), 9(0), 10(0)⇌, 23(1), 32(2)	
Nó 33: 1(0)⇌, 13(2)	Nó 74: 13(0), 31(2)	
Terminal 34: 3(2), 8(1), 9(1), 21(1), 28(0), 29(1)	Terminal 75: 1(1)⇌, 9(1), 25(0)⇌	
Nó 35: 7(0), 19(2)	Terminal 76: 0(3), 23(1), 32(0)⇌	
Terminal 36:	Nó 77: 21(1), 24(1)⇌, 25(0)⇌	
Nó 37: 12(1), 26(1), 31(0)⇌	Terminal 78: 13(0), 15(0), 17(1), 19(0)	
Nó 38: 1(1), 20(0)	Nó 79: 1(1)⇌, 20(0), 27(0), 34(1)	
Nó 39: 3(1), 32(0)⇌	Terminal 80: 8(1), 14(1)	
Terminal 40: 9(1), 10(1), 14(1), 18(2), 20(1), 26(0)		

5.5. SISTEMÁTICA

Ordem Spiriferida Waagen, 1883

Superfamília Cyrtacea Frederiks, 1919

Família Ambocoeliidae George, 1913

Gênero *Crurithyris* George, 1913

Espécie-tipo: *Spirifer urei* Fleming, 1828

Discussão: Boucot *et al.* (1965) apontou como características diagnósticas do gênero *Crurithyris* (visíveis no material da Formação Piauí) a presença de um sulco muito fraco na valva pedicular e uma comissura anterior reto-marginada. A diagnose do gênero *Attenuatella* Stehli, 1954, inclui a presença de um septo mediano muito forte e largo no interior da valva pedicular. No material da Formação Piauí, este septo é muito fraco e estreito. O gênero *Composita* Brown, 1849, presente em sedimentos de mesma idade (Pensilvaniano médio) do Peru e América do Norte, apresenta, como caracteres distintos, concha de forma suboval e comissura anterior apresentando forte curvatura devido a presença do sulco e dobra nas valvas pedicular e dorsal. Outro táxon, semelhante ao material da Formação Piauí, e presente também nos sedimentos da Formação Itaituba pertence, ao gênero *Phricodothyris* (est. 19, figs. 8-10). É, contudo, diagnóstico deste gênero a ausência de um septo mediano na valva pedicular. Desse modo e, tentativamente, o material da Formação Piauí, presente de forma abundante no calcário Esperança (somente moldes internos de valva pedicular e raros de valva dorsal), é atribuído a *Crurithyris* George, 1913.

cf. *Crurithyris* sp.

Est., 19, figs. 5-7

Descrição: concha pequena, linha de charneira menor que a maior largura da concha em ambas valvas. Valva pedicular fortemente convexa, apresentando nos moldes internos um sulco bastante fraco, bico proeminente e elevado, lamelas de crescimento concentradas na região anterior. Feições da interárea, e região cardinal não acessíveis. Valva braquial apresentando perfil semi-circular, linha de charneira retilínea, convexidade menos proeminente em relação a valva pedicular; não há presença de sulco nos espécimes observados. Feições externas não acessíveis.

Dentre as feições internas visíveis na valva pedicular estão as placas dentais fracamente desenvolvidas, e septo mediano duplo, estendendo-se até a metade do comprimento da valva.

Impressões musculares bem marcadas, referentes aos adutores, constam de duas cicatrizes alongadas, laterais ao septo até aproximadamente dois terços do seu comprimento; músculos dos didutores subdivididos, posicionados lateralmente aos adutores, em torno de dois terços do seu comprimento. Feições relativas às regiões articulatórias não acessíveis. O interior da valva dorsal apresenta placas crurais curtas, oblíquas, convergentes na direção do processo cardinal. Marcas musculares dos adutores bem marcadas e alongadas, estendendo-se até bem próximo à margem anterior da valva. Feições relativas às estruturas articulatórias não visíveis.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Espessura
DPE S/Nº, (56a)	-	1,7	0,5
DPE S/Nº, (56b)	1,0	1,1	0,4

Ocorrência: calcário Esperança.

Discussão: Mendes (1956a) revisou espécimes silicificados de *Crurithyris granularis* Dresser, apresentando todas as feições relativas à charneira preservadas, provenientes de sedimentos pensilvanianos da Formação Itaituba, Bacia do Amazonas, dos afloramentos de Bom Jardim e Monte Cristo, Pará. Estes exemplares, embora reduzidos no tamanho, relativamente ao material da Formação Piauí, apresentam similaridades nas marcas musculares. É possível, a menos que material com charneira preservada nos sedimentos da Formação Piauí mostre o contrário, tratar-se de táxon coespecífico.

Newell *et al.* (1953) chamou a atenção para a semelhança entre espécimes do Pensilvaniano médio (Grupo Tarma) e Permiano inferior (Grupo Copacabana), Peru, atribuídos a *Crurithyris planoconvexa*, e os descritos por Dresser (1954) e Mendes (1956a), provenientes da Formação Itaituba, exceto pelo tamanho reduzido destes últimos. A análise de material depositado nas coleções de referência do DPE/IG/USP, provenientes das duas localidades peruanas, é notável que este material, alcance dimensões pouco superiores aos da Bacia do Amazonas, e que possui região umbonal pouco mais proeminente.

Dresser (1954) erigiu *C. granularis* para acomodar material da Formação Itaituba que difere de *C. planoconvexa* por possuir processo cardinal pequeno e triangular, direcionado ventralmente, e características relacionadas à disposição da musculatura. Infelizmente, o material da Formação Piauí, não mostra feições relativas à charneira preservadas, sendo impossível a comparação com o material da Amazônia e do Peru. Contudo, o padrão de alongamento dos músculos adutores da valva pedicular, e a disposição da musculatura

didutora descrita por Dresser (1954), coincidem com a de moldes internos de valva pedicular de espécimes da Formação Piauí. O material do Peru não mostra musculatura preservada.

Outra espécie semelhante, porém de comparação difícil devido à qualidade de preservação é *C. planoconvexa* (Shumard) redescrita por Hoare (1961) de sedimentos pensilvanianos do sudoeste do Missouri, EUA.

Superfamília Spiriferacea King, 1846

Família Trigonotretidae Schuchert, 1893

Subfamília Neospiriferinae Waterhouse, 1968

Gênero *Neospirifer* Fredericks, 1924

Espécie-tipo: *Spirifer fasciger* Keyserling, 1846.

Discussão: Mendes (1956a) descreveu *Neospirifer dresseri* a partir do estudo de 26 exemplares de uma série hoje depositadas na Coleção Científica do IG-USP. Um estudo detalhado da morfologia, mostrou que *N. dresseri* Mendes, 1956, pode envolver três grupos morfológicos distintos (cladograma fig. 5.9, *N. dresseri*, *N. sp. n. 1* e *N. sp. n. 2*).

Os resultados da análise cladística (fig. 5.9), no entanto, mostram não haver base filogenética para a taxonomia oferecida por Carter *et al.* (1994). A família Trigonotretinae, a subfamília Neospiriferinae e o gênero *Neospirifer* não se sustentam na análise como grupos monofiléticos, sendo impraticável no momento a atribuição do material das formações Piauí e Itaituba a um táxon em Spiriferacea.

Por conveniência, de modo a preservar as informações contidas naqueles táxons, o material das duas formações é atribuído aqui ao gênero *Neospirifer*.

Os três grupos morfológicos reconhecidos no material estudado por Mendes (1956a) são aqui designados, de maneira informal, *N. dresseri*, *N. sp. 1 sp. n.* e *N. sp. 2 sp. n.* e redescritos segundo novos conceitos e caracteres abordados em nossa análise cladística. *N. sp. n. 3* da Formação Piauí deve ser descrita como uma nova espécie. Não há autapomorfias para as espécies sendo cada uma sustentada apenas por conjunto de sinapomorfias homoplásticas que serão indicadas como características diagnósticas de cada táxon.

Neospirifer dresseri Mendes

Est. 20, figs. 1-5

Diagnose: fastigium de altura média; plicas delimitando o sulco apenas na região posterior.

Sinonímia:

Spirifer camerata Morton. Derby, 1874, p. 12-15; Est. 1, figs. 1, 3, 6, 9, 14; Est. 2, figs. 2, 15; Est. 4, fig. 4; Est. 5, fig. 11.

Spirifer cameratus Morton, Katzer, 1903, p. 164; Est. 4, fig. 1.

Spirifer condor d'Orbigny, Katzer, 1903, p. 164; Est. 5, figs. 1a-1b.

Spirifer condor d'Orbigny, var. 1. Reed, 1933, p. 529-531.

Spirifer condor d'Orbigny, var. 2. Reed, 1933, p. 531.

Spirifer (Neospirifer) cf. costella King, Reed, 1933, p. 523-533.

Spirifer (Neospirifer) triplicatus Hall, Reed, 1933, p. 532.

Spirifer condor d'Orbigny, var. 1, Duarte, 1938b, p. 27-29; Est. 1, fig. 15.

Spirifer (Neospirifer) cameratus (Morton), Dresser, 1954, p. 57-61, Est. 5, fig. 11; Est. 7, fig. 7-11.

Spirifer (Neospirifer) cameratus (Morton), var. Dresser, 1954, p. 61, Est. 5, fig. 11; Est. 8, figs. 1-4.

N. dresseri Mendes, 1956, p. 52-57; Est. 2, figs. 3 a-c, 4, 5; Est. 3, figs. 1, 2 a-b, 3 – 5; Est. 4, figs. 2 a – b; fig. texto 5 – 7.

Material-tipo: lectótipo, GP/1T 180; paralectótipos, GP/1T 174, GP/1T 175, GP/1T 176, GP/1T 177, GP/1T 178, GP/1T 179, GP/1T 187.

Estrato-tipo: formação Itaituba, Neocarbonífero.

Localidade-tipo: afloramentos Santana, Monte Cristo, Paraná do Castanho, rio Tapajós, Município de Itaituba, PA (Mendes, 1956a).

Material: sete espécimes com valvas articuladas, uma valva pedicular, todos silicificados.

Descrição (emendada): espiriferídeo de tamanho médio, biconvexo, comprimido, perfil transversal, maior largura da concha na linha de charneira, mucronado; asa ausente, comissura não emarginada, plicas ausentes em toda a extensão da comissura; dobra fraca, fastigium de altura média com ângulo entre 25°-30°, sulco raso com ângulo entre 26° - 30°. Costelação fraca em toda a superfície da concha, com grande número de costelas que se bifurcam (características das bifurcações não estudadas neste trabalho). Cristas de costelas delimitando

o sulco ausentes; fasciculação ausente; plica mediana do fastígium originando-se anteriormente ao bico, bifurcando-se medianamente, anteriormente ao bico; costela mediana do sulco bifurcada, originando-se no bico. Ornamentação radial e linhas de crescimento não observadas; lamelas de crescimento fracas, concentradas na margem anterior; efeito tegulado ausente. Valva pedicular com ângulo umbonal entre 111° - 120° ; bico proeminente, fortemente encurvado; placa deltirial fechando o deltírio parcialmente; interárea ventral alta, levemente côncava, dentículos presentes na margem anterior da interárea. Valva braquial com ângulo umbonal variando entre 125° - 135° ; interárea muito reduzida, nototírium não visível; processo cardinal não visível. Feições morfológicas internas não observadas.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Espessura
GP/IT 174	2,7	4	1,7
GP/IT 175	3,2	4,4	(1,5)
GP/IT 176	3,3	4,2	1,9
GP/IT 177	2,6	3,9	(1,5)
GP/IT 178	2,2	3,4	(1,2)
GP/IT 179	3,0	4,5	-
GP/IT 180	3,5	5,9	2,9
GP/IT 187	2,7	(4,9)	1,8

Ocorrência: afloramentos Bom Jardim, Paraná do Castanho, Barreiras, Monte Cristo, Santana, e blocos soltos no rio Tapajós, Formação Itaituba; Pedra do Barco e Benta de Cima, rio Parauarí; rio Urupadi; e Alenquer, PA.

Discussão: dentre os caracteres de *Neospirifer dresseri* utilizados por Mendes (1956a) para a comparação com *Neospirifer cameratus*, do Pensilvaniano da América do Norte (infelizmente não incluído na análise), a forma da concha, profundidade da dobra, ângulo do fastígium e a expressão da fasciculação foram utilizadas nesta análise. Esses elementos não corroboram os resultados da otimização dos caracteres, não sendo presentes como informativo do ponto de vista da sustentação do terminal 54 (*N. dresseri*).

Outra espécie utilizada por Mendes para comparação foi *N. condor* (d'Orbigny), do Permiano da Bolívia, este incluído na análise. A espécie foi incluída no gênero *Gypospirifer* por Cooper & Grant (1976). *N. dresseri* difere do material boliviano por apresentar dobra mais fraca [9(0)]; plica mediana bifurcada [12(2)]; sulco mais raso [14(0)]; plica mediana do fastígium apresentando bifurcação mediana [18(1)]; ângulo umbonal da valva ventral menor, entre 111° e 120° [24(1)]; e pelo bico proeminente [25(0)].

Neospirifer sp. n. 1

Est. 20, figs. 6,7; fig. 5.10 (texto)

Diagnose: ângulo umbonal entre 111° e 120° ; fasciculação visível em toda a superfície da concha.

Sinonímia: *N. dresseri* Mendes, 1956, Est. 2, figs. 3 a-c, 4, 5; Est. 3, figs. 1, 2 a-b, 3 – 5; Est. 4, figs. 2 a – b; fig. texto 5 – 7.

Material-tipo: lectótipo, GP/1T 181; paralectótipos, GP/1T 182, GP/1T 183, GP/1T 184, GP/1T 185, GP/1T 186, GP/1T 191, GP/1T 193, GP/1T 195.

Localidade-tipo: afloramentos Monte Cristo, Bom jardim, juntos a margem do rio Tapajós, Município de Itaituba, PA (Mendes, 1956a).

Estrato-tipo: Formação Itaituba, Neocarbonífero.

Material: quatro valvas braquiais, três valvas pediculares e uma concha articulada, todos silicificados; um molde interno.

Descrição: espiriferídeo de tamanho médio, biconvexo, obesidade indeterminada, perfil transversal; maior largura da concha na linha de charneira, não mucronada; asa, emarginação, plicas, dobra e altura do fastígium não observados, ângulo do fastígium estimado entre 25° - 30° , profundidade do sulco indeterminada, ângulo do sulco estimado entre 20° - 25° ; plicação média em toda a superfície da concha, com grande número de plicas, que se bifurcam; cristas das plicas delimitando o sulco presentes; fasciculação de expressão média presente; plica mediana do fastígium originando-se no bico, bifurcando-se medianamente, anteriormente ao bico, plica mediana do sulco não bifurcada, originando-se anteriormente ao bico; ornamentação radial não observada; linhas de crescimento não observadas, lamelas de crescimento fracas, concentradas na margem anterior em alguns espécimes, em outros espécimes não visíveis; efeito tegulado ausente.

Valva pedicular com ângulo umbonal entre 111° - 120° ; bico proeminente, fortemente encurvado; placa deltirial fechando o deltírio parcialmente; interárea ventral alta, levemente côncava, com dentículos na margem anterior. Valva braquial com ângulo umbonal variando entre 136° - 145° , interárea reduzida, nototírium baixo; processo cardinal simples. Interior da valva pedicular com dentes fortes e cristas dentais divergentes suportadas por placas dentais

curtas. Área muscular ovalada, escavada posteriormente e elevada anteriormente; cicatrizes dos adutores alongadas, estriadas longitudinalmente; septo mediano baixo; cicatrizes dos didutores alongadas, estriadas radialmente; cicatrizes dos adjustores pequenas, posicionadas posteriormente na área muscular; pontuação palial presente na margem posterior (fig. 5.9 B). Valva braquial com fossetas dentais suportadas por lamelas alveolares divergentes; cobertura alveolar presente. Área muscular lanceolada expandindo-se anteriormente; septo mediano baixo; par principal de cicatrizes dos músculos adutores alongadas, par secundário de adutores alongados, posicionados na margem lateral posterior externa do par principal; crista lateral delimitando área muscular presente; cicatrizes dos músculos adjustores posicionados externamente à crista que delimita a área muscular na parte lateral posterior (fig. 5.9A). Características do braquídio não observadas.

Dimensões (cm):

Espécime	Comprimento	Largura	Espessura
GP/1T 184	(2,1)	-	-
GP/1T 189	2,8	-	-
GP/1T 191	(3,1)	4,8	-
GP/1T 193	3,0	-	-
GP/1T 195	2,8	4,5	-

Ocorrência: Fm. Itaituba, possivelmente mesmas localidades indicadas para *Neospirifer dresseri*.

Discussão: *N. sp. n. 1* difere de *N. dresseri* pela presença de plicas na margem anterior dos flancos [7(0)], plica mediana do sulco bifurcada [12(1)], e plicas delimitando o sulco em toda a sua extensão [13(2)]; fasciculação visível em toda a superfície da concha [19(2)]; e menor ângulo umbonal [32(1)]. *N. sp. n. 1* difere de *G. condor* praticamente como *N. dresseri*, pelos caracteres [13(2)], [18(1)], [19(2)], [24(1)] e [25(0)]; e pelo fechamento apenas parcial do deltírio pela placa deltirial [27(1)].

Figura 5.10. A-B, *Neospirifer* sp. n. 1. A, vista interna de valva braquial do espécime GP/IT 184 (holótipo); B, vista interna de valva pedicular do espécime GP/IT 181.

Neospirifer sp. n. 2

Est. 21, fig. 1, 2

Diagnose: plicas na margem anterior dos flancos; cristas equidimensionais; efeito tegulado proeminente; espessamento posterior da valva ventral ausente; ângulo umbonal da valva ventral entre 125° a 135°.

Sinonímia: *N. dresseri* Mendes, 1956, Est. 2, figs. 3 a-c, 4, 5; Est. 3, figs. 1, 2 a-b, 3 – 5; Est. 4, figs. 2 a – b; fig. texto 5 – 7.

Material-tipo: lectótipo, GP/IT 189; paralectótipos GP/IT 190, GP/IT 192.

Localidade-tipo: afloramentos Bom Jardim e Paraná Castanho, rio Tapajós, Itaituba, PA.

Estrato-tipo: Formação Itaituba, Neocarbonífero.

Descrição: espiriferídeo de tamanho médio, biconvexo, obesidade não mensurável, perfil transversal, maior largura da concha na linha de charneira, mucronada; asa não observada; emarginação, plicas, dobra e altura do fastígium não observadas; ângulo do fastígium estimado entre 25° -30°, profundidade do sulco indeterminada, ângulo do sulco estimado entre 20° - 25°; costelação fraca em toda a superfície da concha, com grande número de costelas, que se bifurcam precocemente na ontogenia (outras características das bifurcações não estudadas neste trabalho); cristas de plicas delimitando o sulco ausentes; fasciculação ausente; costela mediana do fastígium originando-se no bico, bifurcando-se medianamente, anteriormente ao bico; costela mediana do sulco não bifurcada, de origem indeterminada; ornamentação radial não observada; linhas de crescimento finas, lamelas de crescimento fracas, concentradas na margem anterior em alguns espécimes, efeito tegulado presente. Valva pedicular com ângulo umbonal estimado menor que 100°; bico proeminente,

fortemente encurvado; placa deltirial não observada; interárea ventral alta, levemente côncava; dentículos presentes na margem anterior da interárea. Valva braquial com ângulo umbonal variando entre 125° - 135° , interárea reduzida, nototírium baixo; processo cardinal simples. Características da área cardinal da valva pedicular não visíveis; área muscular ovalada; cicatrizes dos adutores alongadas, septo mediano baixo; cicatrizes dos didutores alongadas; cicatrizes dos adjustores não visíveis; pontuação palial bem marcada na margem posterior. Valva braquial com fossetas dentais suportadas por lamelas alveolares divergentes; cobertura alveolar ausente; área muscular lanceolada expandindo-se anteriormente; septo mediano baixo; par principal de cicatrizes dos músculos adutores alongadas, par secundário de adutores alongados, posicionados na margem lateral posterior externa do par principal; crista lateral delimitando área muscular presente; cicatrizes dos músculos adjustores posicionados externamente à crista que delimita a área muscular na parte lateral posterior. Características do braquídio não observadas.

Discussão: *N. sp. n. 2* difere das demais espécies da Formação Itaituba e de *G. condor* por apresentar efeito tegulado proeminente; pelas cristas equidimensionais; ângulo umbonal da valva ventral entre 90° e 110° ; e pela ausência do espessamento posterior na valva ventral.

Neospirifer sp. n. 3

Est. 21, fig. 3-8; Est. 22, figs. 1-8

Material-tipo: lectótipo, LES/38; pararelectótipos LES/23, LES/34, DNPM 107, LES/40, LES27.

Localidade-tipo: carbonatos Mocambo, Esperança e Meruóca, José de Freitas, PI.

Estrato-tipo: Formação Piauí, Neocarbonífero.

Diagnose: asa fraca.

Descrição: espiriferídeo grande, biconvexo, comprimido, perfil transverso, maior largura da concha na linha de charneira, mucronado; asa fraca; emarginação ausente, plicas e dobra não observados, fastigium baixo, com ângulo entre 25° - 30° , sulco raso, com ângulo entre 26° - 30° ; costelação média em toda a superfície da concha, com grande número de costelas, que se bifurcam; cristas de costelas delimitando o sulco ausentes; fasciculação presente, de expressão média; costela mediana do fastígium presente, de origem indeterminada,

bifurcando-se no comprimento médio da concha; costela mediana do sulco bifurcada, originando-se anteriormente ao bico; ornamentação radial não observada; linhas de crescimento finas, lamelas de crescimento fracas, concentradas na margem anterior; efeito tegulado ausente. Valva pedicular com ângulo umbonal entre 111° - 120° ; bico não proeminente, fortemente encurvado; placa deltirial não observada; interárea ventral alta, levemente côncava, denticulos na margem anterior não observados. Valva braquial com ângulo umbonal não visível, interárea; nototírium e processo cardinal não observados. Interior da valva pedicular com dentes não observados; cristas dentais divergentes suportadas por placas dentais curtas; área muscular ovalada, escavada posteriormente e elevada anteriormente; cicatrizes dos adutores alongadas, estriação não observada; septo mediano baixo; cicatrizes dos didutores alongadas, estriação radial não observada; cicatrizes dos ajustores pequenas, posicionadas posteriormente na área muscular; pontuação palial presente na margem posterior. Valva braquial com fossetas dentais; lamelas alveolares e cobertura alveolar não visíveis; área muscular curta, fortemente escavada posteriormente; septo mediano baixo. Outras características das cicatrizes musculares não observadas. Características do braquídio não observadas.

Dimensões (cm):

Espécime	Valva	Comprimento	Largura	Espessura
LES/23	Ventral	(3,2)	(7,2)	(1,2)
LES/34	Ventral	(3,4)	(6,2)	(1,2)
DNPM 107	Ventral	(3,7)	(6,8)	-
LES/38	Pedicular	2,8	(7,6)	(1,0)
LES/40	Pedicular	3,2	7,5	-
LES27	Pedicular	2,7	3,4	-

Ocorrência: calcários Meruóca e Esperança.

Discussão: *N. sp. n. 3* da Formação Piauí difere de *G. condor* e demais espécies da Formação Itaituba por apresentar fastígium mais baixo [10(0)]; Difere também de *N. sp. n. 1* e *G. condor* por apresentar plica mediana do sulco bifurcada. Difere de todo o material descrito da Formação Itaituba por apresentar bico não proeminente.

Gen. e sp. indet.

Est. 23, figs. 1-8

Sinonímia: *N. dresseri*, Lucio e Anelli, 1997:43.

Material: Uma concha completa silicificada.

Descrição: espiriferídeo de tamanho pequeno, biconvexo, fortemente inflado, perfil transversal, maior largura da concha na linha de charneira, mucronado; asa ausente; não emarginada, plicas ausentes; dobra fraca, fastígium baixo, com ângulo estimado em 25° - 30° , profundidade do sulco indeterminada. ângulo estimado em 20° - 25° ; costelação fraca em toda a superfície da concha, com grande número de plicas, que se bifurcam (características das bifurcações não estudadas até o momento); cristas de plicas delimitando o sulco ausentes; fasciculação ausente; (número de plicas nos flancos, no sulco, e no fastígium, indeterminado até o momento); plica mediana do fastígium originando-se no bico, bifurcando-se lateralmente anteriormente ao bico; plica mediana do sulco não visível; ornamentação radial não observada; linhas de crescimento não observadas, lamelas de crescimento muito fracas, concentradas na margem; efeito tegulado ausente. Valva pedicular com ângulo umbonal indeterminado; bico e placa deltoidal não observados; interárea ventral baixa, denticulos na margem anterior da interárea não observados. Valva braquial com ângulo umbonal variando entre 125° - 135° , interárea reduzida, nototírium baixo; processo cardinal não observado. Características da área cardinal e da área muscular não observados em ambas as valvas. Helicóforos fixos sob a lamela alveolar por meio de placas triangulares, convergentes, fracamente torcidos, levemente inclinados na direção dorsal, e estendendo-se anteriormente. Espirália com processos jugais curtos, com extremidades lanceolares dobradas na direção anterior, fixos nas extremidades anteriores dos helicóforos; juntas de conexão não visíveis; voltas iniciais da espirália divergentes; enrolamento dorso-ventral, com voltas fracamente elípticas; em torno de 14 voltas diminuindo em diâmetro lateralmente. As medidas relativas ao aparato braquidial (fig. 5.11.) estão de acordo com os conceitos propostos por Zhan & Rong (1996).

Dimensões (fig. 5.10.)

CV	CD	E	C3	C1	C2	α	C1/CD	E1/E	C2/CD
2,36	2,17	1,68	0,6	0,8	1,84	31° - 32°	36,09	35,71	84,8

Ocorrência: Formação Itaituba, localidade desconhecida.

Discussão: O exemplar descrito acima corresponde a um espécime encontrado na Coleção Científica do IG-USP, sem número de coleção e procedência. Possivelmente, provem da Formação Itaituba na seção do Rio Tapajós. Em se tratando de um exemplar silicificado, de características morfológicas distintas das demais espécies estudadas e que apresenta a maioria das características braquidiais visíveis, é também descrito neste trabalho como uma espécie ainda indeterminada, sem atribuição genérica.

Modificado de Rong e Zhan, 1996

Figura 5.11. Dimensões relativas ao aparato braquidial. α , ângulo formado pelo par de helicóforos; CV, comprimento da valva pedicular; CD, comprimento da valva braquial; E, espessura; E1, distância da extremidade jugal à valva braquial; C1, distância do processo jugal à extremidade posterior da valva braquial; C2, distância da extremidade posterior da valva braquial a extremidade anterior da espirália; C3, distância do processo jugal à extremidade posterior da valva pedicular (segundo Rong & Zhan, 1996).

6. CONCLUSÕES

6.1. SISTEMÁTICA E CORRELAÇÃO

1. A fauna de invertebrados marinhos presentes nos carbonatos da Formação Piauí é composta de 51 espécies, incluindo 30 bivalves, 9 gastrópodes e 1 cefalópode; 9 braquiópodes; 1 trilobites e 1 briozoário. Destes, 3 bivalves, 9 gastrópodes e 1 cefalópode dentre os moluscos, 9 braquiópodes, 1 trilobites e 1 briozoário são descritos.

2. Espécies reconhecidas pela primeira vez na Formação Piauí incluem: *Septimyalina lanei* Mendes, 1966, cf. *Allorisma* sp., dentre os bivalves, *Bellerophon* (*Pharkidonotus*) *amazonicus* Mendes, 1966, *Euphemites* sp., *Straparolus* (*Euomphalus*) *batistai* Mendes, 1966, *Euconospira* cf. *brasiliensis* Mendes, 1966, *Stegocoelia* (*Goniasma*) *lasallensis*? (Worthen), ?*Girtyspira* sp., *Strobeus* sp., *Orthonema* sp., dentre os gastrópodes; o cefalópode *Orthoceras* sp. *Orbiculoidea prietana* Chronic, Schuchertellidae indet., *Eomarginifera* sp., cf. *Marginifera* sp., cf. *Brasilioproductus* sp., *Buxtonia peruviana* (d'Orbigny), *Linoproductus* sp., cf. *Crurithyris* sp., Gen. e sp. indet., são reconhecidos dentre os braquiópodes; e um briozoário ?Phylloporidinae. Três novas espécies: *Bellerophon* (*Pharkidonotus*) sp. n. (gastrópode), *Pteronites* sp. n. (bivalve); *Neospirifer* sp. n. 3 (braquiópodes) e uma nova combinação *Palladin plummeri* n. comb.(trilobites), são descritas para a Formação Piauí.

3. São identificados na Formação Itaituba 2 novas espécies de braquiópodes, *Neospirifer* sp. n. 1, *Neospirifer* sp. n. 2, e um molusco bivalve, cf. *Edmondia* sp.

4. A revisão da fauna da Formação Piauí confirmou a sua grande similaridade com a da Formação Itaituba e, em menor grau com faunas do meio-oeste americano e região andina central e norte da América do Sul. Com relação à Bacia do Amazonas, 100% dos braquiópodes, 66 % dos gastrópodes e 37 % dos bivalves presentes na Formação Piauí, são congêneros a táxons da Formação Itaituba. A correlação ao nível específico é precária, tendo em vista o estado de preservação do material examinado da Formação Piauí. É provável, entretanto, que muitos dos táxons das duas bacias sejam coespecíficos.

5. As correlações propostas reforçam as hipóteses de ligação marinha entre as bacias do Parnaíba e Amazonas.

6. A distribuição geológica das espécies conhecidas indicam uma idade neocarbonífera para a Formação Piauí, consistente com as datações baseadas em micofósseis registradas na literatura.

6.2. ANÁLISE CLADÍSTICA

1. A abordagem cladística mostrou ser excelente ferramenta no estudo de morfologia comparada dos invertebrados marinhos neocarboníferos estudados. Embora nenhuma classificação filogenética seja aqui proposta, os vários cladogramas resultantes foram de grande ajuda para testar os agrupamentos considerados monofiléticos pela taxonomia tradicional, no reconhecimento de espécies monofiléticas e parafiléticas, bem como na elaboração de diagnoses para as famílias, subfamílias, gêneros e espécies estudadas. Outro resultado importante foi a indexação de informações morfológicas referentes a cada táxon estudado em matrizes de dados.

2. Por meio da análise cladística foi possível identificar o monofiletismo da subfamília Oriocrassatellinae, bem como casos de polifiletismo de *O. plana*, *O. stokesi* e *O. sanjuanina*.

3. Resultados preliminares da análise cladística não ponderada da superfamília Crassatellacea corroboram a sugestão de Morris (1978) de que os crassatelídeos pós-paleozóicos (Crassatellinae) formam um grupo monofilético, juntamente com os Astartidae, indicando ser Oriocrassatellinae uma linhagem extinta no final do Paleozóico. No entanto, a mesma análise mostra Astartidae como um grupo parafilético.

4. Resultados da análise cladística ponderada da superfamília Crassatellacea, por sua vez, corroboram os agrupamentos propostos na taxonomia tradicional: Oriocrassatellinae (paleozóicos) e Crassatellinae (pós-paleozóicos) como agrupamentos monofiléticos; e Crassatellidae (reunindo crassatelídeos paleozóicos e pós-paleozóicos) e Astartidae como grupos irmãos na superfamília Crassatellacea.

5. Dois conjuntos preferenciais reúnem espécies gondwânicas e laurásicas atribuídas ao gênero *Oriocrassatella* em agrupamentos monofiléticos. A análise mostrou não haver grande coerência entre o relacionamento filogenético entre espécies terminais no cladograma e a distribuição cronoestratigráfica.

4. A análise cladística das espécies da ordem Productidina mostrou que as atribuições de espécies da Formação Itaituba as famílias e subfamílias, adotadas por Mendes (1966) discordam parcialmente da nova sistemática do grupo proposta por Brunton *et al.* (1995). Productínideos presentes na Formação Piauí, embora mal preservados, apresentam caracteres suficientes para a atribuição de *Brasilioproductus* sp. à família Productidae. Espécies de *Linoproductus* sp., entretanto, só provisoriamente podem ser incluídos na superfamília Linoproductoidea.

5. A análise cladística de gêneros atribuídos à subfamília Neospiriferinae indica ser este um agrupamento parafilético e que a coleção estudada por Mendes (1956a), atribuída a *Neospirifer dresseri*, agrupa três espécies distintas. Análise cladística preliminar, envolvendo grande parte dos táxons da superfamília Spiriferoidea mostra a família Trigonotretidae, bem como as subfamílias Neospiriferinae e Trigonotretinae como agrupamentos parafiléticos.

7. BIBLIOGRAFIA

- ABBOTT, R.T. (1974) *American Seashells: the marine Mollusca of the Atlantic and Pacific Coasts of North America*. 2.ed. New York, Van Nostrand Reinhold Company. 663p.
- ABBOTT, R.T. & BOSS, K.B. (1989) *Classification of the living Mollusca*. Class Bivalvia. Melbourne, American Malacologists, p. 113-142.
- ABBOT, R.T. & DANCE, P. (1986) *Compendium of Seashells : a color guide to more than 4,200 of the world's marine shells*. Melbourne, American Malacologists. 411 p.
- ALDRIDGE, A.E. (1990) Shape variation of *Neothyris* (Brachiopoda, Terebratulinae). In: MACKINNON, D.I.; LEE, D.E. & CAMPBELL, J.D. (eds.) *Brachiopods through time*. Rotterdam, Balkema, p.115-122.
- ALEXANDER, R.R. (1975) Phenotypic lability of the brachiopod *Rafinesquina alternata* (Ordovician) and its correlation with the sedimentologic regime. *Journal of Paleontology*, v. 49, p. 607-618.
- AMORIM, D.S. (1997) *Elementos básicos de sistemática filogenética*,. 2 ed. Ribeirão Preto, Holos Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia, 276 p.
- ANELLI, L.E. (1994) *Pelecípodes da Formação Piauí (Pensilvaniano médio), Bacia do Parnaíba, Brasil*. São Paulo, 148 p. (Dissertação de Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- ANELLI, L.E.; SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1998) Mode of Life of Some Brazilian Late Paleozoic Anomalodesmatans. In: JOHNSTON, P. A & HAGGART, J. W. (eds.) *Bivalves: An Eon of evolution – Paleobiological Studies in Honoring of Norman D. Newell*. Calgary, University of Calgary Press, p. 69-74.
- ARCHBOLD, N.W. & THOMAS, G.A. (1984) *Neospirifer* Fredericks, 1924 (Spiriferida, Brachiopoda): a Review. *Journal of Paleontology*, v. 58, n. 3, p. 626 – 635.
- ARCHBOLD, N.W. & THOMAS, G.A. (1985) New genera of Western Australian Permian Spiriferidae (Brachiopoda). *Alcheringa*, v. 9, n. 3-4, p. 269-292.
- ARCHBOLD, N.W. & THOMAS, G.A. (1986) *Neospirifer* and *Trigonotreta* (Spiriferida, Brachiopoda) from the Permian of Western Australia. *Alcheringa*, v. 9, n. 3-4, p. 269-292.
- ARCHBOLD, N.W. & THOMAS, G.A. (1987) *Fusispirifer* (Spiriferidae, Brachiopoda) from the Permian of Australia and Afghanistan. *Alcheringa*, v. 11, p. 175-203.
- ARCHBOLD, N.W. & THOMAS, G.A. (1993) *Imperiospira*, a new Western Australian Permian Spiriferidae (Brachiopoda). In: JELL, P. A. (ed.) *Palaeontological Studies in honour of Ken Campbell*. Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists, v. 15, p.313-328.

- ARCHBOLD, N.W.; SWART, R.H. & DICKINS, J.M. (1996) Permian fossil marine invertebrates from the northern territory described by Robert Etheridge Junior. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, v. 102, n. 2, p. 63-71.
- ASSIS, J.F.P. (1979) *Uma fauna de moluscos bivalves do calcário Mocambo, Formação Piauí, Carbonífero superior da Bacia do Maranhão – Município de José de Freitas, Estado do Piauí*. Rio de Janeiro, 94p. (Dissertação de Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- BAMBER, W.E. & WATERHOUSE, J.B. (1971) Carboniferous and Permian Stratigraphy and Paleontology, Northern Yukon Territory, Canada. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, v. 19, n.1, p. 29 – 250.
- BASSLER, R.S. (1953) Bryozoa. In: MOORE, R. C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. New York, Geological Society of America /University of Kansas Press, part G, 253p.
- BATTEN, R.L. (1995) Pennsylvanian (Morrowan) gastropods from the Magdalena Formation of the Hueco Mountains, Texas. *American Museum Novitates*, n. 3122, p. 1-46.
- BECKER, C.R. (1997) *Estratigrafia de seqüências aplicada ao Permocarbonífero da Bacia do Solimões, Norte do Brasil*. Porto Alegre, 363 p. (Dissertação de Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- BENEDETTO, G.A. (1980a) Síntesis bioestratigráfica del Paleozoico tardío de la Sierra de Perijá, Venezuela. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 52, n. 4, p. 827-838.
- BENEDETTO, G.A. (1980b) Bioestratigrafia del Neopaleozóico de los Andes de Venezuela: una síntesis actualizada. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 52, n. 4, p. 841-850.
- BENEDETTO, G.A. (1980c) Bivalvos pensilvanianos de la Formación Caño Indio, Sierra de Perijá, Venezuela. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 52, n. 4, p. 827-838.
- BENEDETTO, G.A. & ODREMAN, O. (1977) Bioestratigrafia y paleoecología de las unidades permocarbónicas aflorantes en el área de Carache-Agua de Obispo, estado Trujillo, Venezuela. *Memoria do Congresso Geológico Venezuelano*, n. 5, tomo 1, p. 253-288.
- BEURLIN, K. (1954) As faunas de lamelibrânquios do sistema gonduânico no Paraná,. In: LANGE, F.W. (ed.) *Paleontologia do Paraná, Volume comemorativo do 1º Centenário do Estado do Paraná*, p. 107-136.
- BIELER, R. & MIKKELSEN, P. (1992) Preliminary phylogenetic analysis of the bivalve family Galeommataidae. *American Malacological Bulletin*, v. 9, n. 2, p.157-164.
- BLAKE, D.B. (1983) The order Cryptostomata. In: MOORE, R.C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America /University of Kansas Press, part G, p. 441-488.

- BOSS, J.K. (1982) Mollusca. In: PARKER, S.P (ed.) Bivalvia. Synopsis and classification of living organisms. New York, McGraw-Hill Book Company, p. 1103-1163.
- BOUCOT, A.J.; JOHNSON, G.J.; PITRAT, C.W. & STANTON, R.D. (1965) Spiriferida. p. H632-H728. In: MOORE, R. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America /University of Kansas Press, part H, vol. 2.
- BOYD, D.W. & NEWELL, N.D. (1968) Hinge grades in the evolution of Crassatellacean bivalves as revealed by Permian genera. *American Museum Novitates*, n. 2328, p.1-52.
- BOYD, D.W. & NEWELL, N.D. (1977) An addition to the known geographic range of the Permian pelecypod Oriocrassatella. *Contributions to Geology*, v.16, n.1, p. 55-57.
- BRUNTON, C.H.C. (1966) Silicified productoids from the visean of county Fermanagh. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, v. 12, n. 5, p. 175-243.
- BRUNTON, C.H.C. & LAZAREV, S.S. (1997) Evolution and classification of the Productellidae (Productida), Upper Paleozoic brachiopods. *Journal of Paleontology*, v. 71, n. 3, p. 381-394.
- BRUNTON, C.H.C.; LAZAREV, S.S & GRANT, R.E. (1995) A review and new classification of the Brachiopod order Productida. *Palaeontology*, v. 38, n. 4, p. 915 – 936.
- CAMPANHA, V. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1979) Alguns microfósseis da Formação Piauí (Neocarbonífero), Bacia do Parnaíba. *Boletim do Instituto de Geociências*, v.10, p.57-67.
- CARLSON, S.J. (1991) Phylogenetic relationships among brachiopod higher taxa. In: MACKINNON, D.I. ; LEE, D.E. & CAMPBELL, J.D.(eds) *Brachiopods through time*. Rotterdam, Balkema, p. 3-10.
- CARLSON, S.J. (1993) Investigating brachiopod phylogeny and classification – response to Popov *et al.* 1993. *Lethaia*, v. 26, p. 383-384.
- CARTER, J.L. (1974) New Genera of Spiriferid and Brachytyridid Brachiopods. *Journal of Paleontology*, v. 48, n. 4, p. 674 – 696.
- CARTER, J.L.; JOHNSON, J.G.; GOURVENNEC, R. & HONG-FEI, H. (1994) A Revised Classification of the Spiriferid Brachiopods. *Annals of the Carnegie Museum*, v. 63, n. 4, p. 327 – 374.
- CHRONIC, H. (1952) Molluscan fauna from the Permian Kaibab formation, Walnut Canyon, Arizona. *Geological Society of American Bulletin*, v. 63, p. 95-166.
- CIRIACKS, K.W. (1963) Permian and Eotriassic bivalves of the Middle Rockies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, n. 125, p.1-100.
- CLARKE, J.M. (1908) “Devonian fossils of the States of Paraná and Pará”. In I.C. WHITE. *Relatório Final da Comissão de Minas e Carvão de Pedra do Brasil*, p. 21-27.

- CLARKE, J.M. (1913) "Fósseis devonianos do Paraná", *Serviço Geológico e Mineralógico, Monografia 1*, p. 1-353.
- CLARKE, M.J. (1979) The Tasmanian Permian Spiriferid Brachiopods *Trigonotreta stokesi*, Koenig, 1825, *Grantonia hobartensis*, Brown, 1953 and *Spirifer tasmaniensis*, Morris, 1845. *Journal of Paleontology*, v. 53, n. 1, p.197-207.
- COCKS, L.M.R. (1985) Brachiopoda. In: MURRAY, J.W. (ed.) *Atlas of invertebrate macrofossils*. London, Longman, 241p.
- COOLEY, L.R. (1998) Molecular phylogeny and evolution of brooding systems of Sphaeidae. In: WORLD CONGRESS OF MALACOLOGY, Washington, D.C., 1998. *Abstracts* Washington, D.C. Unitas Malacologica, p. 70.
- COOPER, G.A. & GRANT, R.E. (1974) Permian brachiopods of the Western Texas, II. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, n. 15, part 2, p.233- 793.
- COOPER, G.A. & GRANT, R.E. (1976) Permian Brachiopods of West Texas, IV. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, n. 21, part 1 -2, p. 1923-2607.
- COPE, J.C.W. (1996) The early evolution of the Bivalvia. In: TAYLOR, J.D.(ed.) *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca.* Oxford, Oxford University Press, p. 361-370.
- COX, L.R. et al. (1969) Bivalvia. In: MOORE, R. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America /University of Kansas Press, part N, Mollusca 6, v.1, p. N491-952.
- CRAGG, S.M. (1996) The phylogenetic significance of some anatomical features of bivalve veliger larvae. In: TAYLOR, J.D. (ed.) *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca* Oxford, Oxford University Press. p.371-380.
- DARRAGH, T.A. (1965a) Revision of the species of *Eucrassatella* and *Spissatella* in the Tertiary of Victoria and Tasmania. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, v. 78, n. 1, p. 95-114.
- DARRAGH, T.A. (1965b) Hinge transposition in *Eucrassatella* (pelecypoda:Crassatellidae). *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, v. 79, n. 1, p. 89-90.
- DERBY, O.A. (1874) On the carboniferous Brachiopoda of Itaituba, Rio Tapajóz, Province of Pará, Brazil. *Bulletin of the Cornell University (Science)*, v. 1, n. 2, p. 1-63.
- DERBY, O.A. (1894). The Amazonian Upper Carboniferous fauna. *Journal of Geology of Chicago*, v. 2, p. 480 – 501.
- DICKINS, J.M. (1956) Permian pelecypods from the Carnavon Basin, Western Australia. *Bulletin of the Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics*, n. 29, p.1-203.
- DICKINS, J.M. (1961) Permian pelecypods newly recorded from Eastern Australia. *Palaeontology*, v. 4, n.1, p. 119-148.

- DICKINS, J.M. (1963) Permian pelecypods and gastropods from Western Australia. *Bulletin of the Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics*, n. 217, p. 59-65.
- DICKINS, J.M. & SKWARKO, S.K. (1981) Upper Paleozoic pelecypods and gastropods from Irian Jaya, Indonesia. Indonesia, Geological Research and Development Centre, p. 43-52. (Paleontology Series, 2).
- DRESSER, H. (1954) Notes on some brachiopods from the Itaituba Formation (Pensilvanian) of the tapajós River, Brazil. *Bulletin of American Paleontology*, v. 35, n. 149, p. 15-85.
- DUARTE, A. (1936) Fósseis da sondagem Theresina, Estado do Piauí. *Notas Preliminares e Estudos; Serviço Geológico e Mineralógico*, n. 2, p.1-3.
- DUARTE, A. (1938) Fósseis carboníferos do Rio Jatapú. *Boletim do Serviço Geológico e Mineralógico. Departamento Nacional da Produção Mineral*, n. 74:, p. 1-18. 3 est.
- ERWIN, D.H. (1988a) Permian Gastropoda of the southwestern United States: Subulitacea. *Journal of Paleontology*, v. 62, n.1, p. 56-69.
- ERWIN, D.H. (1988b) Permian Gastropoda of the southwestern United States: Cerithiacea, Ateontacea and Pyramidellacea. *Journal of Paleontology*, v. 62, n. 4, p. 566-575
- ETHERIDGE JR., R. (1907) *Official contributions to the paleontology of South Australia*. Adelaide, South Australia House of Assembly, p. 1-353 (Supplement to Parliamentary Paper, n. 55).
- FARRIS, J. S. (1988) Hennig86 version 1.5 manual; software and MS-DOS program.
- FERRAREZZI, H. & MARQUES, A.C. (1977) Análise cladística numérica e recursos computacionais. In: AMORIM, D.S.(ed) *Elementos básicos de sistemática filogenética*, 2. ed. Ribeirão Preto, Holos Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia, p.163-186.
- GATINAUD, G. (1949) Contributions a l'etude des Brachiopodes Spiriferidae I. Expose d'une nouvelle methode d'etude de la morphologie externe des Spiriferidae a sinus plisse. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, Ser.2, v. 21, n. 4, p. 487-492.
- GIRIBET, G. & WHEELER, W.C. (1998). On bivalve phylogeny. WORLD CONGRESS OF MALACOLOGY, Washington, D.C., 1998. R. Bieler & P.M. Mikkelsen, eds., p. 121.
- GIRTY, G.H. (1903) The carboniferous formations and fauna of Colorado. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, n. 58, p. 1-546.
- GIRTY, G.H. (1910) The fauna of the Phosphate beds of the Park City Formation in Idaho, Wyoming, and Utah. *U.S. Geological Survey Bulletin*, n. 436, p. 20-25.
- GÓES, A.M. & FEIJÓ, F.J. (1994) Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 8, n.1, p. 57-67.

- GONZÁLEZ, C.R. (1976) *Oriocrassatella* y *Stutchburia* (Bivalvia) en la ingression marina del Permico inferior de la Quebrada de Agua Negra, Depto. Iglesia, Prov. de San Juan (Argentina). *Ameghiniana*, v. 13, n. 2, p. 127-140.
- GONZÁLEZ, C.R. (1982) Bivalvios de la Formacion Agua del Jagüel, Permiano inferior de mendoza (Argentina). *Ameghiniana*, v. 19, n. 3-4, p. 367-376,
- GONZÁLEZ, C.R. (1992) Early Carboniferous Bivalvia from western Argentina. *Alcheringa*, v. 18, p. 169-185.
- GORDON JR., M. (1975) Brachiopoda of the Amsden Formation (Mississippian and Pennsylvanian) of Wyoming. *U.S. Geological Survey, Professional Paper*, n. 848-D.
- GORDON JR., M. & POJETA, JR., J. (1975) Pelecypoda and Rostroconchia of the Amsden Formation (Mississippian and Pennsylvanian) of Wyoming. *U.S. Geological Survey, Professional Paper*, n. 848-E.
- GORDON, JR. M.; SANDO, W.J.; POJETA JR., J.; YOCHELSON, E.L. & SOHN, L.G. (1969) Revision of some Girty's invertebrate fossils from the Fayetteville Shale (Mississippian) of Arkansas and Oklahoma. *U.S. Geological Survey, Professional Paper*, n. 606-C.
- GOURVENNEC, R. (1990) Origin of the microornament is some spiriferid brachiopods. In: MACKINNON, D.I.; LEE, D.E. & CAMPBELL, J.D. (eds.) *Brachiopods through time*. Balkema, Rotterdam, 141-145.
- GRANT, R. E. (1993) Permian Brachiopods from Khios Island, Greece. *Paleontological Society Memoir*, n. 33, p. 1-21.
- HAFFER, J.J. (1959) Der schlossbau früh-heterodonter lamellibranchiaten aus dem rheinischen Devon. *Palaeontographica Abt. A*, v. 112, n. 5-6, p. 133-192.
- HAMMER S. & STEINER G. (1998). Preliminary results of molecular phylogenetic studies on pteriomorph Bivalvia. WORLD CONGRESS OF MALACOLOGY, Washington, D.C., 1998. R. Bieler & P.M. Mikkelsen, eds., p. 137.
- HARRINGTON, H.J. (1968) General description of Trilobita. In: MOORE, R. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. New York, Geological Society of America /University of Kansas Press, part O, p. 145-170.
- HARRINGTON, H.J.; HENNINGSMOEN, B.F.G.; HOWELL, B.F.; JAANUSSON, V.; LOCHMAN-BALK, C.; MOORE, R.C.; POULSEN, C.; ROSSETI, F.; RICHTER, E.; RICHTER, R.; SCHMIDT, H.; SDSUY, K.; STRUVE, W.; TRIPP, R.; WELLER, J.M. & WHITTINGTON, H.B. (1968) Systematic descriptions. In: MOORE, R.C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. New York, Geological Society of America /University of Kansas Press. Part O, p. 170-526.

- HARRY, H.W. (1966). Studies on bivalve molluscs of the genus *Crassinella* in the Northwestern Gulf of Mexico: anatomy, ecology and systematics. Publications of the Institute of Marine Sciences, n. 11, p. 65-89.
- HEALY, J.M. (1996) Molluscan sperm ultrastructure: correlation with taxonomic units within the Gastropoda, Cephalopoda and Bivalvia. In: TAYLOR J.D. (ed.) *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca.*. Oxford, Oxford University Press, p.99-113.
- HEANEY, M.J. (1995) Phylogenetic analysis of pristinely preserved pennsylvanian pelecypods. In: CANADIAN PALEONTOLOGY CONFERENCE AND INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE PALEOBIOLOGY AND EVOLUTION OF THE BIVALVIA, 5., Drumheller, 1995 *Program and Abstracts* Drumheller, Royal Tyrrell Museum of Palaeontology. p. 14-15.
- HENNIG, W. (1966) *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.
- HENRY, T.W. & GORDON, JR., M (1985) Chesterian davidsoniacean and orthotetacean brachiopods, Ozark region of Arkansas and Oklahoma. *Journal of Paleontology*, 59 (1):32-59.
- HOARE, R.H. (1961) *Desmoinesian Brachiopoda and Mollusca from the Southwest Missouri*. University of Missouri Studies, v. 36, University of Missouri Press and Missouri Geological Survey, 262 p.
- HOLMER, L.E.; POPOV, L.E.; BASSETT, M.G. & LAURIE, J. (1995) Phylogenetic analysis and ordinal classification of the Brachiopoda. *Palaeontology*, v. 38, n. 4, p. 713-741.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature), 1985. *International code of zoological nomenclature adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences*, xx + 698 pp. John Wiley & Sons, New York.
- IVANOVA, A.Y.E. (1972) Main Features of Spiriferid Evolution (Brachiopoda). *Paleontological Journal*, v. 3, p. 309 – 320.
- JIN YUGAN; BRUNTON, C. H. C. & LAZAREV, S. S. (1998) Gondolininae, a new carboniferous productide brachiopod subfamily. *Journal of Paleontology*, v. 71, n. 1, p. 7 – 10.
- JOHNSON, J.G. (1976) *Chattertonia* n. gen. (Brachiopoda), the chonetid productid link. *Journal of Paleontology*, v. 50, n. 5, p. 789-791.
- KATZER, F. (1903). Geologia do Estado do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, v. 9, p. 1-289.
- KAUFFMAN, E.G. (1969) Form function and evolution. In: MOORE, R.C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. New York, Geological Society of America /University of Kansas Press, part N, Mollusca 6, v.1., p. N129-205.

- KEEN, A.M. (1971) *Sea shells of tropical west America : marine mollusks from Baja California to Peru*. 2.ed. Stanford, Stanford University Press, p.103-109.
- KEGEL, W. (1951) Sobre alguns trilobitas carboníferos do Piauí e do Amazonas. *Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral. Divisão de Geologia e Mineralogia*, n.135, p.1-38.
- KEGEL, W. (1952) Sobre a Formação Piauí (Carbonífero superior) no Araguaia. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM*, v. 135, 36 p.
- KEGEL, W. & COSTA, M.T. DA (1951) Espécies neopaleozóicas do Brasil da família Aviculopectinidae, ornamentada com costelas fasciculadas. *Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral. Divisão de Geologia e Mineralogia*, n.137, p.1-48.
- KOLMANN, H.A. & YOCHELSON, E.L. (1976) Survey of Paleozoic gastropods possibly belonging to the Subclass Ophisthobranchia. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, n. 80, p. 207-220.
- KONDO, Y. (1990) Preserved life orientations of soft-bottom infaunal bivalves: documentation of some Quaternary forms from Chiba, Japan. *Natural History Research*, n. 1, p. 31-42.
- LAZAREV, S.S. (1985) The visceral cavity, median septum, and buttress plates in productids. *Paleontological Journal*, v. 19, n. 3, p. 46 – 55.
- LAZAREV, S.S. (1986) Productacea with and without hinge teeth: evolutionary phenomenon of the late Devonian. *Paleontological Journal*, v. 20, n. 1, p.41 – 49.
- LAZAREV, S.S. (1987) The origin and systematic position of the main groups of productids (Brachiopods). *Paleontological Journal*, v. 21, n. 4, p. 39 – 49.
- LAZAREV, S.S. (1989) Systematics of the devonian brachiopod suborder Strophalosiidina. *Paleontological Journal*, v. 23, n. 2, p. 25 – 36.
- LAZAREV, S.S. (1990) Evolution and systematics of the Productida. *Trudy Paleontological Institute, Academy of Sciences*, n. 242, p. 1-173. [Em Russo.]
- LEMOS, V. B. (1992a) Conodontes do Carbonífero das bacias do Amazonas e Solimões. Taxonomia – parte I. *Pequisas*, v. 19, n. 1, p. 75-93.
- LEMOS, V.B. (1992b) Conodontes do Carbonífero das bacias do Amazonas e Solimões. Taxonomia – parte II. *Pequisas*, v. 19, n. 2, p. 120-131.
- LIMA-FILHO, F.P. (1991) *Facies e ambientes deposicionais da Formação Piauí (Pensilvaniano), Bacia do Parnaíba, Brasil*. São Paulo, 137p. (Dissertação de Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.

- LIMA-FILHO, F.P. (1999) *A seqüência Permo-pensilvaniana da Bacia do Parnaíba*. São Paulo. 155 p. (Tese de Doutorado) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- LUCIO, M.P. & ANELLI, L.E. (1997) Internal features of *Neospirifer dresseri* Mendes, 1956 (Brachiopoda-Spiriferida), revisited. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., São Pedro, 1997. *Boletim de Resumos*. São Pedro, Sociedade Brasileira de Paleontologia. p.43.
- LYONS, G.L. (1989) An Atlantic molluscan assemblage dominated by two species of *Crassinella* (Bivalvia:Crassatellidae). *American Malacological Bulletin*, v. 7, n.1, p. 57-64.
- MANCENÍDO, M.O.; GONZÁLEZ, C.R. & DAMBORENA, S.E. (1976a) La fauna de la Formacion del Salto (Paleozóico superior de la Provincia de San Juan). Parte III: Bivalvia 1. *Ameghiniana*, v. 13, n. 1, p. 65-84.
- MANCENÍDO, M.O.; GONZÁLEZ, C.R. & DAMBORENA, S.E. (1976b) La fauna de la Formacion del Salto (Paleozóico superior de la Provincia de San Juan). Parte III: Bivalvia 2. *Ameghiniana*, v.13, n. 2, p.85-106.
- MCALISTER, A. E. (1965) Systematics, affinities, and the life habits of *Babinka*, a transitional Ordovician lucinoid bivalve. *Palaeontology*, v. 8, n. 2, p. 231-246.
- MCROBERTS, C.A. & NEWELL, N.D. (1995) Phylogeny and cladistic clutter of Paleozoic and Early Mesozoic marine Myalinidae. In: CANADIAN PALEONTOLOGY CONFERENCE AND INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE PALEOBIOLOGY AND EVOLUTION OF THE BIVALVIA, 5., Drumheller, 1995 *Program and Abstracts* Drumheller, Royal Tyrrell Museum of Palaeontology. p.21.
- MENDES, J.C. (1952). A Formação Corumbataí na região do rio Corumbataí (Estratigrafia e descrição dos Lamelibrânquios). *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, USP, Geologia*, v. 145, n. 8, 119 p.
- MENDES, J.C. (1956a) Spiriferacea carboníferos do Rio Tapajós (Série Itaituba), Estado do Pará, Brasil. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, USP, Geologia*. v.193, n.13, p.23-81.
- MENDES, J.C. (1956b) Orthotetacea e Dalmanelacea do Carbonífero superior do Rio Tapajós (Série Itaituba). *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, v. 5, n. 1, p. 11-38.
- MENDES, J.C. (1957) Rhynchonellacea, Rostropiracea e Terebratulacea do Carbonífero do Rio Tapajós, Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, v. 6, n.1, p. 15-34.
- MENDES, J.C. (1958a) Pennsylvanian brachiopods from the Amazonian Valley (Brazil). Congresso Geológico Internacional, 20, Ciudad de Mexico, 1956. *Sobretiro de la Sección 7 – Paleontología, Taxonomía Y Evolucion*, p. 317-324.
- MENDES, J.C. (1958b) A Série Itaituba (Carbonífero) no vale do rio Tapajós, Estado do Pará.

Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 29, n. 4, p. 567-577.

MENDES, J.C. (1959) Chonetacea e Productacea carboníferos da Amazônia. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, USP*, v. 236, n. 17, p. 1-83.

MENDES, J.C. (1961) Notas suplementares sobre os braquiópodes carboníferos da Amazônia. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, São Paulo, v. 10, n. 1, p. 5 – 24.

MENDES, J.C. (1966) Moluscos da Formação Itaituba (Neocarbonífero), Estado do Pará, Brasil. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. *Cadernos da Amazônia*, n. 9, p. 1-56.

MENDES, J.C. (1967). Paleobiota carboníferos da Amazônia. In: SIMPÓSIO SOBRE A BIOTA AMAZÔNICA. Belém, 1967. *Atas*. Belém, Conselho Nacional de Pesquisas, v. 1, p. 339-344.

MENDES, J.C. (1972) Braquiópodos e moluscos neocarboníferos da Amazônia (Formação Itaituba). *Anais Academia Brasileira de Ciências*, n. 44 (Supl.), p. 243 –246.

MESNER, J.C. & WOOLDRIDGE, L.C.P. (1964) Maranhão paleozoic basin and cretaceous coastal basins, north Brazil. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, v. 48, n. 9, p. 1475-1512.

MORNINGSTAR, H. (1922) Pottsville fauna of Ohio. *Bulletin of the Geological Survey of Ohio*, v. 25, n. 4, p.1-311.

MORRIS, N.J. (1978) The infaunal descendants of the Cycloconchidae: an outline of the evolutionary history and taxonomy of the Heteroconchia, superfamilies Cycloconchacea to Chamacea. In: YOUNG, F.R.S.M & THOMPSON ,T.E.(eds.). *Evolutionary systematics of bivalve molluscs*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B 284, p. 259-275.

MORRIS N.J.; DICKINS, J.M. & ASTAFIEVA-URBAITIS, K. (1991) Upper Paleozoic Anomalodesmatan Bivalvia. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*, v. 47, n. 1, p. 51-100.

MORTON, B. (1996) The evolutionary history of the Bivalvia. In: TAYLOR, J.D. (ed.) *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca* . Oxford, Oxford University Press, p. 337-359.

MUIR-WOOD, H. & COOPER, G. A. (1960) Morphology, classification and life habits of the Productoidea (Brachiopoda). *The Geological Society of America Memoir*, v. 81, p. 1-447.

MUIR-WOOD, H. & WILLIAMS, (1965) Strophomenida. p. H361-H521 In: Moore, R. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part H, vol. 1, GSA and University of Kansas.

- NEVESSKAYA, L.A. (1972) Geologic history of the Class Bivalvia. *Paleontological Journal*, v. 6, n. 3, p.321-330.
- NEWELL, N.D. (1955) Permian pelecypods of East Greenland. *Meddelelser om Gronland*, v. 110, n. 4, p. 1-36.
- NEWELL, N.D. (1958) A note on Permian Crassatellid pelecypods. *American Museum Novitates*, n. 1878, p. 1-6.
- NEWELL, N.D. (1965) Classification of the Bivalvia. *American Museum Novitates*, n. 1799, p.1-13.
- NEWELL, N.D. & BOYD, D.W. (1995) Pectinoid bivalves of the Permian-Triassic crisis. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 227, p. 1-95.
- NEWELL, N.D.; CHRONIC, J. & ROBERTS, T.C. (1953) Upper paleozoic of Peru. *Memoirs of the Geological Society of America*, v. 58, p. 1-276.
- NICOL, D. (1955) Morphology of *Astartella*, a primitive heterodont pelecypod. *Journal of Paleontology*, v. 29, n.1, p.155-158.
- NIXON, K.C. (1992) *Clados version 2.1*. Ithaca.
- ODREMAN, R.O. & WAGNER, R.H. (1979) Precisiones sobre algunas floras carboníferas y pérmicas de los Andes Venezolanos. *Boletim Geologico de Caracas*, v. 13, n. 25, p. 77-79.
- PARKER, S.P. (1982) Bivalvia. Synopsis and classification of living organisms, 1. New York., McGraw-Hill Book Company, p. 1103-1163.
- PEEL, J.S. (1985) Gastropoda. In: MURRAY, J.W. (ed.) *Atlas of invertebrate macrofossils*. London ,Longman,, 241p.
- PINTO, I.D. 1977. Corais carboníferos da Bacia Amazônica. *Pesquisas*, v. 8, p. 59-132.
- PLATNICK, N.I. (1989) An empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II. *Cladistics*, n. 5, p. 145 – 161.
- POJETA, J. JR. (1978) The origin and early diversification of pelecypods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 284, p. 225-246.
- POJETA, J. JR. (1987) Class Pelecypoda. In: BOARDMAN, R.S. & CHEETHAN, A.H. & ROWELL, A., (eds.) *Fossil invertebrates*. Palo Alto, Blakwell Scientific Press, p. 386-435.
- POPOV L.E.; BASSETT, M.G. HOLMER, L.E. & LAURIE, J. (1993) Phylogenetic analysis of higher taxa of Brachiopoda. *Lethaia*, v.26, p. 1-5.
- RAMOS, T.C. (1977) Tree Gardner. Software. São Paulo.

- REED, F.R.C. (1932) New fossils from the agglomeratic slate of Kashmir. *Palaeontologia Indica*, v. 20, n.1, p. 1-106.
- REED, F.R.C. (1933) Some Upper Carboniferous Brachiopods from Brazil. *Annals Magazine Natural History*, v. 11, n.65, p. 519-537.
- REN-BIN, Z. & JIA-YU, R. (1996) Brachidia of Late Ordovician and Silurian Eospiriferines (Brachiopoda) and the Origin of the Spiriferides. *Paleontology*, v. 39, n.4, p. 941 – 977.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1969) *Moluscos e braquiópodes Eogondwanicos do Brasil e Argentina*: São Paulo, 130p. (Tese de Livre Docência)-Universidade de São Paulo.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1970) Moluscos permianos da Formação Rio Bonito (Subgrupo Guatá), SC. *Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral. Divisão de Geologia e Mineralogia*, n. 251, p.1-89.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. & ARCHANGELSKI, S (1985) South America. In: WAGNER, R.H.; PRINS, C.F.W. & GRANADOS, L.F. (eds.) *The Carboniferous of the World, II Australia, Indian Subcontinent, South Africa, South America & North Africa*. International Union of Geological Science Publication, n. 20, p. 175-279.
- ROWELL, A. (1965) Inarticulata. In: MOORE, R. C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. New York, Geological Society of America /University of Kansas Press, part H, p. H260-H296.
- RUNNEGAR, B. & NEWELL, N.D. (1971) Caspian-like relict molluscan fauna in the South America Permian. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 146, n. 1, p. 1-66.
- RUNNEGAR, B. & NEWELL, N.D. (1974) *Edmondia* and Edmondiacea Shallow-Burrowing Paleozoic Pelecypods. *American Museum Novitates*, n. 2533, p.1-19.
- SANCHEZ, M.T. (1984) *Etude Paléocologique du Paléozoïque supérieur dans le nord des Andes du Venezuela*. Brest, Université de Bretagne Occidentale, p. 1-165. (Collection Biostratigraphie du Paléozoïque, n.2).
- SCHNEIDER, J.A. (1992) Preliminary cladistic analysis of the bivalve family Cardiidae. *American Malacological Bulletin*, v. 9, n. 2, p.145-155.
- SCHNEIDER, J.A. & FOIGHIL, D.Ó. (1998) Reliability of morphologic reductive characters in the phylogenetic reconstruction of cardiid bivalves as tested with molecular systematics. In: WORLD CONGRESS OF MALACOLOGY, Washington, D.C., Unitas Malacologica, 1998. *Abstracts* Washington, D.C, Unitas Malacologica. p. 297.
- SCHUMANN, (1990) 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, p. 265-271.

- SCOTese, C.R. & McKERROW, W.S. (1990) Revised World maps and introduction. In: McKERROW, W.S. & SCOTese, C.R. (eds.) *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geological Society Memoir, n. 12, p. 1-21
- SILVA, O.B. (1996) Ciclicidade sedimentar no Pensilvaniano da Bacia do Amazonas e o controle dos ciclos de sedimentação na distribuição estratigráfica dos conodontes, fusulinídeos e palinórfos. Porto Alegre, 331 p. (Tese de Doutorado) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- SIMÕES, M.G.; MARQUES, A.C.; MELLO, L.H.C. & ANELLI, L.E. (1997) Phylogenetic analysis of the genera of the extinct family Megadesmidae (Bivalvia, Anomalodesmata), with remarks on its paleoecology and taxonomy. *Journal of Comparative Biology*, v. 2, n. 2, p. 75-90.
- SKELTON, P.W. (1985) Bivalvia. In: MURRAY, J.W. (ed.) *Atlas of invertebrate macrofossils*. London, Longman, 241p.
- STANLEY, S.M. (1970) Relation of Shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). *Memoir Geological Society of America*, n.125, p.1-296.
- STANLEY, S.M. (1972) Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve molluscs. *Journal of Paleontology*, v. 46, n. 2, p.165-212.
- STANLEY, S.M. (1975) Why clams have the shape they have: an experimental analysis of burrowing. *Paleobiology*, v.1, p. 48-58.
- SWEET, W.C. (1964) Nautiloidea Orthocerida. In: Moore, R. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part K, Mollusca 3, GSA and University of Kansas, p. 216-261
- THOMAS, A.T. & FORTEY, R.A.. (1985) Phylum Arthropoda: Subphylum Trilobita. In: MURRAY, J.W. (ed.) *Atlas of invertebrate macrofossils*. London, Longman. p. 207-229.
- THOMAS, G.A. (1971). Carboniferous and Early Permian brachiopods from the Western and Northern Australia. *Bureau of Mining and Resources. Geology and Geophysics Bulletin*, n. 56, p. 1-276.
- WALLER, T.R. (1995). The origin of the Bivalvia and a phylogeny of major groups. In: CANADIAN PALEONTOLOGY CONFERENCE AND INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE PALEOBIOLOGY AND EVOLUTION OF THE BIVALVIA, 5., Drumheller, 1995 *Program and Abstracts*, Drumheller, Royal Tyrrell Museum of Palaeontology. p. 35-36.
- WALLER, T.R. (1998) Origin of the Molluscan Class Bivalvia and a phylogeny of major groups. In: JOHNSTON, P.A. & HAGGART, J. W. (eds.) *Bivalves: An Eon of evolution – Paleobiological Studies in Honoring of Norman D. Newell*. Calgary ,University of Calgary Press, p. 1-45.

- WATERHOUSE, J.B. (1968) The classification and descriptions of Permian Spiriferida (Brachiopoda) from New Zealand. *Palaeontographica*, Abt. A, v. 129, p. 1-94.
- WATERHOUSE, J.B. (1978) Permian Brachiopoda and Mollusca from North-West Nepal. *Palaeontographica*, Abt. A, v. 160, n. 1-6, p. 1-175, 26 Pls.
- WATROUS, L.E. & WHEELER, Q. D. (1981) The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*, v. 30, n.1, p.1-11.
- WELLER, J.M. (1936) Carboniferous trilobite genera. *Journal of Paleontology*, v.10, n. 8, p. 704-714.
- WHITE, I.C. (1908) "Flora fóssil dos Coal Measures do Brasil", Comissão Estadual das Minas de Carvão de Pedra do Brasil – Relatório Final de I.C. White, Rio de Janeiro, Imprensa Nacional., p. 338-617.
- WILLIAMS, A. & ROWELL, A. (1965a) Evolution and phylogeny. MOORE, R. C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. New York, Geological Society of America /University of Kansas Press, part H, p. H164-H199.
- WILLIAMS, A. & ROWELL, A. (1965b) Morphological terms applied to brachiopods. In: MOORE, R. C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. New York, Geological Society of America /University of Kansas Press, part H, p. H139-H155.
- WINTERS, S.S. (1963) Supai Formation (Permian) of Eastern Arizona. *Geological Society of America, Memoir*, n. 89, p. 1-99.
- WULFF, J.I. (1990) Intraspecific morphologic variability in *Spirifer pelaensis*, Greenbrier Group (Upper Mississippian/Lower Carboniferous), USA. In: MACKINNON, D.I., LEE, D.E. & CAMPBELL, J.D. (eds.) *Brachiopods through time*. Rotterdam, Balkema, p. 49-56.
- ZHAN REN-BIN & RONG JIA-YU (1996) Brachidia of late Ordovician and Silurian eospiriferines (Brachiopoda) and the origin of the spiriferides. *Palaeontology*, v. 39, n. 4, p. 941-977.

ESTAMPA 1

1-4, *Pteronites* sp. n., moldes internos, calcários Mocambo e Meruóca, pág. 24.

- 1 LMO/118. Parátipo; vista lateral direita, x 1.
- 2 LMO/118. Parátipo; vista lateral esquerda, x 1.
- 3 LMO/118. Parátipo; vista dorsal, x 1.
- 4 LES/4. Holótipo, vista lateral direita; a, possíveis cicatrizes musculares, x1.

ESTAMPA 1

1

2

3

4

ESTAMPA 2

1-10, *Septimyalina lanei* Mendes. Valvas esquerdas (exceto 8), calcários Mocambo e Esperança, pág. 26.

- 1 LMO/153. Vista lateral esquerda, molde interno, x 1.
- 2 LMO/153. Vista anterior, molde interno, x 1.
- 3 LMO/153. Vista dorsal, molde interno, x 1.
- 4 LMO/99a. Vista lateral esquerda, molde interno, x 1.
- 5 LMO/99b. Vista lateral esquerda, molde interno, x 1.
- 6 LMO/99b. Molde em látex. Vista lateral, molde interno, x 1.
- 7 LES/49. Vista lateral esquerda, molde composto mostrando detalhes da ornamentação, x 1.
- 8 LMO 101c. Molde em látex. Vista lateral direita, molde interno, x 1,7.
- 9 LMO/4. Vista lateral esquerda, molde interno, x 1,2.
- 10 LMO/101d, Molde em látex; molde interno, mostrando detalhes da área ligamentar, x 5.

ESTAMPA 2

7

8

9

10

ESTAMPA 3

- 1, cf. *Edmondia* sp. Formação Itaituba. GP/1E 2562b, vista lateral de valva esquerda silicificada, x 2, pág. 28.
- 2-4, cf. *Allorisma* sp., moldes compostos, calcário Mocambo, pág. 29.
 - 2 DNPM 223. Valvas conjugadas. Vista lateral esquerda, x 2.
 - 3 DNPM 223. Valvas conjugadas. Vista lateral direita, x 2.
 - 4 LMO 96. Vista lateral direita, x2.
- 5, *Allorisma inflectoventris* (Harrington). Grupo Pillahuinco (Permiano), Sierras Australis, Argentina. GP/1C 238. Réplica em gesso de molde composto, vista lateral de valva esquerda, x 1,5.
- 6, *Allorisma* sp. Formação Rio do Sul (Permiano) Bacia do Paraná. DZ/1963, molde interno, vista lateral de valva esquerda, x 2.
- 7, *Allorisma barringtoni* Thomas. Formação Rio do Sul (Permiano), Bacia do Paraná, Brasil. DGM 4339, molde interno, vista lateral de valvas conjugadas, x 2.
- 8, *Allorisma barringtoni* Thomas. Formação Rio do Sul (Permiano), Bacia do Paraná, Brasil. DZ/696, molde interno, vista lateral de valvas conjugadas, x 2.

ESTAMPA 3

1

2

4

3

5

6

7

8

ESTAMPA 4

1-4, *Oriocrassatella piauiensis* Anelli, calcário Mocambo (Anelli, 1994, Est. 3, figs. 11, 13-14.).

- 1 DNPM 234. Molde em látex. Área cardinal, valva direita, vista interna, x 14 (fotomicrografia ao MEV).
- 2 DNPM 234. Molde em látex, vista interna de valva direita; α , ângulo relacionado a inclinação do septo, caráter 17, x 3.
- 3 DNPM 221. Molde em látex. Área da charneira, valva esquerda, x 3.
- 4 DNPM 220. Molde em látex, vista externa de valva esquerda, x 2,8.

5-6, *Oriocrassatella elongata* Boyd & Newell, Grandeur Member, Formação Park City (Permiano), Wyoming, EUA. (Extraído de Boyd & Newell, 1968:13, figs. 5A e D.).

- 5 A.M.N.H. 28484. Área da charneira, valva direita, vista interna, x 1,5.
- 6 A.M.N.H. 28516. Área da charneira e aspectos da musculatura, valva esquerda, vista interna, x 1,5.

7, *Oriocrassatella stokesi* Etheridge Jr, Bacia de Bonaparte (Permiano), Northern Territory, Austrália (Archbold *et al.*, 1996:67, Fig. 11.). NMV P30707, lectótipo. Área da charneira, vista interna de valva direita, x 1.

8, *Oriocrassatella stokesi* Etheridge, Universidade de Western Austrália, Formação Lower Liveringa, Western Australia, Austrália. (Extraído de Newell, 1958:4, Fig. 2.). 2874. Aspectos da charneira e musculatura, vista interna de valva esquerda, x 1,5.

9-11, *Oriocrassatella plana* (Golowkinsky), British Museum (Natural History), Permiano, Russia. (Extraído de Newell, 1958:1878, Figs. 1A-C.)

- 9 L-5182. Molde em látex, vista interna de valva esquerda, x 2.
- 10 L-5182. Molde em látex, vista interna de valva esquerda, ampliando a área cardinal, x 1,1.
- 11 L-5182. Molde em látex, vista interna de valva esquerda, x 2.

12, *Oriocrassatella elongata* Sanchez, 1984, Formação Palmarito (Permiano), Venezuela. (Sanchez, 1984, Est. 8, fig 12.). LPB 9813, vista interna de valva direita, x 1,4.

ESTAMPA 4

ESTAMPA 5

1-3, *Cypricardella subelliptica* Hall. Espécie tipo de *Cypricardella* Hall, Siltito Salem (Mississippiano), Indiana, EUA (modificado de Boyd & Newell, 1968:19, fig. 7A-C.)

- 1 U.I. 8130. Vista interna de valva direita, x 7,5
- 2 A.M.N.H. 7641:1. Vista interna de valva esquerda, x 16
- 3 A.M.N.H. 7641:2. Vista lateral esquerda, x 1,5

4, *Cypricardella bellistriata* (Conrad). Formação Hamilton (Devoniano médio), Cold Spring, Cayuga Lake, NY, EUA. DPE/BI 351. Molde externo, vista lateral de valva direita x 1,5

5-6, *Crassatellopsis hauchecornei* Beushausen, 1895. Alemanha (Devoniano). (Modificado de Cox *et al.*, 1969:N571, fig. E70 1a-c.)

- 5 Vista interna de alva direita, x 1,4
- 6 Vista interna de valva esquerda, x 1,4

7-8, *Hippopodium ponderosum* J. Sowerby, 1819. Jurássico superior, Inglaterra (modificado de Cox *et al.*, 1969:N582, fig. E82 1c, e).

- 7 Vista interna de valva direita, x 0,8
- 8 Vista interna de valva esquerda, x 0,8

9-13, *Astartella subquadrata* Girty. Formação Piauí (Pensilvaniano médio), Bacia do Parnaíba, Piauí.(modificado de Anelli, 1994, est. 4, figs. 1-5.). Figuras 9-10, 12-13 (fotomicrografia ao MEV).

- 9 DNPM 182. Molde em látex de valva direita, vista parcial interna, x 5,5.
- 10 DNPM 163. Molde em látex de valva esquerda, vista interna, x 3,7.
- 11 DNPM 5. Molde em látex de valva esquerda, vista lateral externa, x 3,3.
- 12 DNPM 182. Vista interna de valva direita, com detalhes da denteção cardinal, x 10.
- 13 DNPM 163. Vista interna valva esquerda, com detalhes da denteção cardinal, x 6,6

14-16, *Astartella aueri*. Grandeur Member, Formação Park City (Permiano), Wyoming, EUA. (modificado de Boyd & Newell, 1968:26, fig. 10A, B e D).

- 14 A.M.N.H. 28482. Vista interna de valva direita, vista interna, x 3.
- 15 A.M.N.H. 28479. Vista interna de valva esquerda, x 3.
- 16 A.M.N.H. 28483. Vista dorsal externa de valvas conjugadas, x 4.

ESTAMPA 5

ESTAMPA 6

1-3, *Astarte communie* Zietel. Jurássico, Alemanha.

- 1 DPE/Bi 572. Vista interna de valva direita, x 7.
- 2 DPE/Bi 572. Vista interna de valva esquerda, x 10.
- 3 DPE/Bi 572. Vista externa de valva esquerda, x 7.

4-6, *Astartella castanea* Say. Recente, águas rasas próximo à Atlantic Highlands, Nova Jersey (modificado de Boyd e Newell, 1968:16, fig. 6A-B.).

- 4 A.M.N.H. 29370a. Vista interna de valva direita, x 2,2.
- 5 A.M.N.H. 29370b. Vista interna de valva esquerda, x 2,2.
- 6 A.M.N.H. 29370c. Vista dorsal de valvas conjugadas, x 2,2.

7-8, *Opis (Trigonopsis) praesimilis* Cossmann. Jurássico superior, França. (modificado de Cox *et al.*, 1969:571, fig.E71, 3b e 3c.).

- 7 Vista interna de valva direita, x 5.
- 8 Vista interna de valva esquerda, x 5.

9-11, *Astarte borealis* Schuncker. Recente, golfo de Inglefield, Groenlândia (coletado no ano de 1901).

- 9 MZ 11482a. Vista interna de valva direita, x 1,4.
- 10 MZ 11482b. Vista interna de valva esquerda, x 1,4.
- 11 MZ 11482 a, b. Vista dorsal de valvas conjugadas, x 2.

12-13 *Astarte fusca* Poli. Plioceno, Mizeti-Catania, Itália.

- 12 DPE/Bi (663) 3/1011. Vista interna de valva direita, x 3.
- 13 DPE/Bi (663) 3/1011. Vista interna de valva esquerda, x 3.

ESTAMPA 6

11

ESTAMPA 7

1-3, *Eucrassatella (Hybolophus) speciosa* (Adams, 1852). Recente, golfo do México, próximo a Destin, Flórida. (Modificado de Boyd e Newell, 1968:8, Fig. 2A-C).

- 1 A.M.N.H. 28472. Vista interna de valva direita, x 0,7.
- 2 A.M.N.H. 28472. Vista interna de valva esquerda, x 0,7.
- 3 A.M.N.H. 28472. Vista externa de valva direita, x 0,7.

4-6, *Crassatellites protexus* Conrad. Eoceno, Clairbone, EUA.

- 4 Coleção DPE/Bi 2729a. Vista externa de valva direita, mostrando detalhes da ornamentação sobre a região umbonal exclusivamente; ad, ângulo dorsal, x 2.
- 5 Coleção DPE/Bi 2729b. Vista interna de valva direita, x 2,2.
- 6 Coleção DPE/Bi 2729c. Vista interna de valva esquerda, x 1,8.

7-8, *Crassinella maldonadensis* (Pilsbry). Recente, La Paloma, Rocha, Uruguai.

- 7 Coleção DPE/Bi, 15814. Vista interna de valva direita, x 12,5 (fotomicrografia ao MEV)
- 8 Coleção DPE/Bi, 15814. Vista interna de valva esquerda, x 12,5 (fotomicrografia ao MEV)

9-10, *Crassinella minor* Lea. Eoceno, Clairborne, EUA.

- 9 Coleção DPE/Bi 575. Vista interna de valva direita, x 33 (fotomicrografia ao MEV)
- 10 Coleção DPE/Bi 575. Vista interna de valva esquerda, x 33 (fotomicrografia ao MEV).

11-12, *Crassinella parva*. Recente, Praia do Perequê, Guarujá, SP, Brasil.

- 11 Coleção DPE/Bi 2817. Vista interna de valva direita, x 1.
- 12 Coleção DPE/Bi 2817. Vista interna de valva esquerda, x 1

ESTAMPA 7

ESTAMPA 8

1-3, *Eucrassatella decipiens* Reeve. Recente, Austrália.

- 1 MZSP 11507. Vista dorsal de valvas conjugadas, x 1.
- 2 MZSP 11507. Vista interna de valva direita, x 1.
- 3 MZSP 11507. Vista interna de valva esquerda, x 1

4-5, *Crassatellites gibbesi* (Tuomey & Holmes), Formação Caloosahatchie (Plioceno), Florida, EUA.

- 4 DPE/Bi 265. Vista interna de valva direita, x 0,8.
- 5 DPE/Bi 265. Vista interna de valva esquerda, x 0,8.

6-7, *Tivela iheringi* Dall (Veneridae), Recente, Ubatuba, Brasil.

- 6 DPE/Bi 2735. Vista interna de valva direita, x 1,2.
- 7 DPE/Bi 2735. Vista interna de valva esquerda, x 1,2.

8-9, *Cardinia hybrida* (Sowerby), Mesozóico, Inglaterra. (modificado de Cox *et al.*, 1959:578, fig. E78, 2b e 2c).

- 8 Vista interna de valva direita, x 1.
- 9 Vista interna de valva esquerda, x 1

ESTAMPA 8

ESTAMPA 9

1-7, *Bellerophon (Pharkidonotus) amazonicus* Mendes. Calcário Mocambo, pág. 30.

- 1 LMO/17B. Molde em látex. Vista lateral oblíqua de um molde externo, x 2.
- 2 GP/1E 5147a . Molde em látex. Vista apertural, x?
- 3 DNPM 110. Molde em látex. Vista apertural, x 4,5.
- 4 GP/1E 5161. Molde em látex. Vista apertural parcial, x 3,5.
- 5 GP/1E 5160. Molde em látex. Vista lateral, x 2.
- 6 GP/1E 5147a. Molde em látex. Vista lateral, x ?
- 7 GP/1E 5159. Molde em látex. Vista lateral parcial, x ?

8-10, *B. (Pharkidonotus) sp. n.* Holótipo. Molde externo, calcário Mocambo, pág. 32.

- 8 GP/1E 1795. Molde em látex. Vista lateral. Seta: elevação da selenizona na região anterior da concha, x 4.
- 9 GP/1E 1795. Molde em látex. Vista apertural. Setas: nódulos na região posterior da concha, x 3,7.
- 10 GP/1E 1795. Molde em látex. Vista abapertural. Setas: fileiras de nódulos na região posterior, x 4,7.

ESTAMPA 9

ESTAMPA 10

1-11, *Straparolus (Euomphalus) batistai* Mendes. Moldes internos e externos, calcário Mocambo, pág. 34.

- 1 DNMP 044. Molde em látex, vista apical de molde interno, x 2,4.
- 2 GP/1E 5147a. Molde em látex, vista basal de molde externo, x 2,5
- 3 GP/1E 1703a. Vista apical de molde interno, x 2,6.
- 4 GP/1E 1557F. Molde em látex, vista apical de molde externo, x ?
- 5 GP/1E 5148. Vista apical de molde interno fragmentado, x 1,6.
- 6 GP/1E 5153. Vista apical de molde interno fragmentado, x 1,6.
- 7 DNPM 267. Vista apical de molde interno, x 2,3.
- 8 GP/1E 1701. Molde em látex, vista basal de molde interno, x 3
- 9 GP/1E 5149. Molde em látex, vista apical de molde externo mostrando aspectos da ornamentação x 2,4.
- 10 GP/1E 5150. Molde em látex, vista basal de molde interno, x 2,5
- 11 GP/1E 5147b. Molde em látex, detalhe da superfície da concha.

12, ? *Straparolus (Euomphalus) batistai* Mendes. Formação Itaituba (Pensilvaniano), Bacia do Amazonas. GP/1E 5152, vista basal de concha silicificada, x 2.

ESTAMPA 10

1

2

3

4

5

6

8

7

9

10

11

12

ESTAMPA 11

1-7, *Stegocoelia (Goniasma) lasallensis* Mendes. Calcário Mocambo, pág. 38.

- 1 GP/1E 5154. Molde em látex, vista lateral de um molde externo, x 3.
- 2 DNPM 270. Molde em látex, vista abapertural de um molde externo, x 3,6.
- 3 DNPM 270. Molde em látex, vista abapertural de um molde externo, x 3,6.
- 4 DNPM 184. Molde em látex, vista lateral parcial de um molde externo, x 4,3.
- 5 GP/1E 4058. Molde em látex, vista apertural de um molde externo, x 3,8.
- 6 DNPM 189. Molde em látex, vista abapertural parcial de um molde externo, x 4,5.
- 7 GP/1E 4034E. Vista abapertural de um molde interno, x 5,7.

8, *Strobeus* sp. Calcário Mocambo. LMO/13, vista lateral de um molde interno fragmentário, x 2,5, pág. 40.

9-14, *Euconospira* cf. *brasiliensis* Mendes, 9-12 calcário Mocambo, 13-14 calcário Esperança, pág. 36.

- 9 LMO 158. Vista abapertural de molde interno, x 2,7.
- 10 LMO 158. Vista apical de molde interno, x 2,7.
- 11 LMO 158. Vista basal parcial de molde interno, x 2,7.
- 12 LMO 158. Vista apertural de molde interno, x 2,7.
- 13 LES 21. Vista lateral de molde interno, x 1,7.
- 14 LES 21. Vista apical de molde interno, x 1,7.

ESTAMPA 11

ESTAMPA 12

1-3, *Bellerophon* sp., molde interno com restos de concha (Carbonífero) procedência desconhecida.

- 1 DPE/Ga 3526. Vista abapertural, x 1,5.
- 2 DPE/Ga 3526. Vista apertural, x 1,5.
- 3 DPE/Ga 3526. Vista lateral, x 1,5.

4-5, *Donaldina* ? sp., contra molde em sílica, Formação Itaituba (Carbonífero superior), Bacia do Amazonas, Bom Jesus, Município de Itaituba, Pará.

- 4 DGP 1007. Vista apertural, x 3,7.
- 5 DGP 1007. Vista abapertural, x 3,7.

6-8, *Worthemia tabulata* (Conrad), concha silicificada, Formação Wayland (Carbonífero superior), Texas, EUA.

- 6 GP/1C-104. Vista apertural, x 2.
- 7 GP/1C-104. Vista basal, x 2.
- 8 GP/1C-104. Vista apical, x 2.

9-10, *Trepostira depressa* (Conrad), concha silicificada, Formação Wayland (Carbonífero superior), Texas, EUA.

- 9 DPE/Ga 3/643. Vista apertural, x 2,5.
- 10 DPE/Ga 3/643. Vista basal, x 2,5.

ESTAMPA 12

ESTAMPA 13

1-2, *Euphemites* sp. Molde interno com restos de concha, calcário Meruóca, pág. 33.

- 1 GP/1E 1868. Vista abapertural, x 3.
- 2 GP/1E 1868. Vista lateral, x 3.

3, ? *Gyrtsipira* sp.. Molde interno, calcário Mocambo. LMO 143. Vista lateral, x 6, pág. 39.

4-6, *Orthonema* sp.. Moldes internos, calcário Mocambo, pág. 42.

- 4 LMO 151. Vista lateral, x 3,7.
- 5 LMO 151. Vista basal, x 3,7.
- 6 GP1E 5151d. Vista lateral, x 2,4.

7-11, *Orthoceras* sp. Moldes internos, calcário Mocambo, pág. 43.

- 7 DNPM 269. Vista lateral parcial de fragmocone, x 2.
- 8 GP/1E 5151. Vista lateral parcial de fragmocone, x 2,6.
- 9 LMO 90b. Vista de seção longitudinal de fragmocone, x 2.
- 10 DNPM 298. Vista lateral parcial de fragmocone, x 2,2.
- 11 LMO 90. Vista lateral parcial de fragmocone, x 3.
- 12 LMO 101a . Molde em látex. Vista lateral parcial de molde externo de fragmocone, x 2.

ESTAMPA 13

ESTAMPA 14

1-7 *Orbiculoidea prietana* Chronic. Calcário Esperança, pág. 44.

- 1 GP/1E 1843. Moldes internos das valvas braquial e pedicular parcialmente desarticuladas, x 4.
- 2,5 GP/1E 1613 a ,b. Moldes internos de parte e contraparte de valva pedicular, x 4.
- 3 GP/1E 1579. Molde interno de valva braquial, x 6.
- 4 GP/1E 1885b. Molde interno de valva braquial, x 8.
- 6 GP/1E 1567. Molde externo de valva pedicular, x 3.
- 7 GP/1E 1885a. Molde externo de valva pedicular, x 5.

ESTAMPA 14

ESTAMPA 15

1-8 cf. *Brasilioproductus* sp., Calcários Contendas, Esperança e Meruóca, pág. 125.

- 1 DNPM 019. Calcário Contendas. Vista ventral de molde interno de valva pedicular, x 3.
- 2 DNPM 019. Vista posterior de molde interno de valva pedicular, x 3.
- 3 DNPM 043. Calcário Meruóca. Vista posterior de molde interno de valva pedicular, x 2,5.
- 4 DNPM 043. Calcário Esperança. Vista anterior de molde interno de valva pedicular, x 2,1.
- 5 DNPM 043. Calcário Esperança. Vista lateral de molde interno de valva pedicular, x 2,2.
- 6 DNPM 011. Calcário Meruóca. Vista anterior de molde interno de valva pedicular, x 1,8.
- 7 DNPM 011. Vista posterior de molde interno de valva pedicular, x 2.
- 8 DNPM 003. Molde em látex. Calcário Meruóca. Molde interno de valva braquial, x 2,5.

ESTAMPA 15

ESTAMPA 16

- 1 cf. *Brasilioproductus* sp. Calcário Mocambo. GP1E/5155. Vista ventral de valva pedicular, x 2,5, pág. 125.
- 2-4 *Brasilioproductus chronici* Mendes. Espécime silicificado, Formação Itaituba, Monte Cristo, PA.
 - 2 DGP VII-490. Vista interna de valva pedicular, x 2.
 - 3 DGP VII-490. Vista lateral de valva pedicular, x 2.
 - 4 DGP VII-490. Vista ventral de valva pedicular, x 2.
- 5, Productídeo. Formação Itaituba. Procedência desconhecida. DPE/Br 6614. Espécime silicificado. Vista interna de valva braquial, x 2.
- 6-8 Productídeo. Espécime silicificado, Formação Itaituba, procedência desconhecida.
 - 6 DPE/Br 6614. Vista ventral, x 2,5.
 - 7 DPE/Br 6614. Vista dorsal, x 2,5.
 - 8 DPE/Br 6614. Vista posterior, x 2,5

ESTAMPA 16

ESTAMPA 17

1-4 *Buxtônia peruviana* (d'Orbigny, 1842). Molde interno, calcário Esperança, pág. 128.

- 1 DPE/Br 5. Vista anterior, x 1.
- 2 DPE/Br 5. Vista ventral, x 1.
- 3 DPE/Br 5. Vista lateral, x 1.
- 4 DPE/Br 5. Vista lateral, x 1.

5 *Buxtonioides amazonicus* (Katzer). Espécime silicificado, Formação Itaituba, Monte Cristo, PA. DGP VII-496. Espécime silicificado. Vista ventral, x 1.

6 *Buxtonioides amazonicus* (Katzer). Formação Itaituba, Bom Jardim, PA. DGP VII-499. Espécime silicificado. Vista dorsal mostrando detalhes do processo cardinal, x 1.

7 *Buxtonia peruviana* (d'Orbigny). Santa Cruz de La Sierra, Bolívia (Carbonífero superior). DPE/Br 730. Espécime silicificado. Vista anterior, x 1,5.

8,9 *Buxtonia* sp. Espécime silicificado. Grupo Copacabana (Permiano), Totorani, Bolívia.

- 8 DPE/Br 731. Vista lateral, x 1,5.
- 9 DPE/Br 731. Vista posterior, x 1,5.

ESTAMPA 17

ESTAMPA 18

1-9, *Linoproductus* sp. Molde interno de valva pedicular, calcário Meruóca, pág. 130.

- 1 DNPM 004. Vista posterior, x 1.
- 2 DNPM 004. Vista anterior, x 1.
- 3 DNPM 004. Vista lateral, x 1.
- 4 DNPM 004. Vista ventral, x 1.
- 5 DNPM 004. Vista anterior, mostrando detalhe das inserções dos espinhos e costelas dicotomizadas, x 1.
- 6 DNPM 005. Vista lateral, x 2.
- 7 DNPM 005. Vista ventral, x 2.
- 8 DNPM 005. Vista lateral, x 2.
- 9 DNPM 016. Vista lateral, x 2.

10, *Linoproductus* sp. Molde interno de valva pedicular, calcário Esperança, pág. 130

- 10 GP/1E 5156. Vista ventral, x 2,5.

ESTAMPA 18

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

ESTAMPA 19

1, *Linoproductus* sp. Calcário Meruóca, pág. 130.

- 1 DNPM 005. Molde interno de valva pedicular. Vista posterior, x 3.

2, *Linoproductus* sp. Calcário Esperança, pág. 130.

- 2 GP/1E 5156. Molde interno de valva pedicular. Vista lateral, x 2,5.

3,4, *Linoproductidae*. Espécime silicificado, Formação Itaituba, procedência desconhecida.

- 3 DPE/Br 2109. Vista interna de valva braquial, x 1,5.
- 4 DPE/Br 2109. Vista externa de valva braquial, x 1,5.

5-7, cf. *Crurithiris* sp. Molde interno, calcário Esperança, pág. 156.

- 5 LES 56 a. Vista ventral de valva pedicular, x 3.
- 6 LES 56 b. Vista lateral de valva pedicular, x 5.
- 7 LES 56 b. Vista ventral de valva pedicular, x 5.

8-10, *Phricodothyris mourai*. Espécime silicificado, Formação Itaituba, Monte Cristo, PA.

- 8 DGP VII-152. Vista ventral, x 3,5.
- 9 DGP VII-152. Vista dorsal, x 3,5.
- 10 DGP VII-152. Vista lateral, x 3,5.

ESTAMPA 19

ESTAMPA 20

1-5, *Neospirifer dresseri* Mendes. Espécimes silicificados. Formação Itaituba, Monte Cristo, PA, pág. 158.

- 1 DGP VII-180. Holótipo. Vista dorsal, x 1,3
- 2 DGP VII-180. Holótipo. Vista ventral, x 1,3
- 3 DGP VII-180. Holótipo. Vista dorsal, x 1,4
- 4 DGP VII-180. Holótipo. Vista lateral, x 1,7
- 5 GP/1T 179. Parátipo. Vista ventral, x 1,5

6,7, *Neospirifer* sp. n. 1. Holótipo. Espécime silicificado, Formação Itaituba, Monte Cristo, PA, pág. 161.

- 6 DGP VII-181. Vista externa de valva pedicular, x 2
- 7 DGP VII-181. Vista interna de valva pedicular, x 2

ESTAMPA 20

ESTAMPA 21

1-2, *Neospirifer* sp. n. 2. Holótipo. Espécime silicificado, Formação Itaituba, Monte Cristo, PA, pág. 163.

- 1 DGP 189. Vista ventral, x 3
- 2 DGP 189. Vista ventral, x 1,5

3-8, *Neospirifer* sp. n. 3. Formação Piauí (Pensilvaniano médio), Bacia do Parnaíba, pág. 164.

- 3 DNPM 024. Molde em látex, calcário Meruóca. Vista dorsal, x 2.
- 4 LES 27. Calcário Esperança. Vista interna de valva dorsal, x 2.
- 5 LMO 117. Molde em látex, calcário Mocambo. Vista interna parcial de valva pedicular, x 1,7.
- 6 LMO 154. Molde em látex, calcário Mocambo. Vista interna oblíqua de valva pedicular, x 1,7.
- 7 LMO 101e. Molde em látex, calcário Mocambo. Vista interna de valva braquial, x 1,8.
- 8 DNPM 108. Molde em látex, calcário Meruóca. Vista externa de valva pedicular, x 1,5.

ESTAMPA 21

ESTAMPA 22

1-8 *Neospirifer* sp. n. 3. Calcários Esperança, Meruóca e Mocambo, pág. 165.

- 1 LES 24. Molde composto, calcário Esperança, valva dorsal, x 1,4.
- 2 LES 38. Holótipo. Molde composto, calcário Esperança., valva dorsal, x 1,2.
- 3 LES 38. Holótipo. Molde composto, calcário Esperança, vista anterior, x 1,2.
- 4 LES 27. Parátipo. Molde composto, calcário Esperança, valva dorsal, x 1,2.
- 5 DNPM 134. Molde em látex, calcário Meruóca, molde interno de valva pedicular, x 1
- 6 DNPM 134. Parátipo. Calcário Meruóca. Detalhe da musculatura de valva pedicular, x 1,8.
- 7 DNPM 010. Molde em látex. Calcário Meruóca. Vista externa de valva pedicular com detalhes das linhas de crescimento, x 2.
- 8 LES 31. Calcário Esperança. Vista interna de valva pedicular, x 1,2.

ESTAMPA 22

ESTAMPA 23

1-8 GP/1E 5157. Gên. e esp. indeterminados. Formação Itaituba, sem procedência, pág. 165.

- 1 Vista dorsal, x 2
- 2 Vista ventral, x 2
- 3 Vista lateral, x 2
- 4 Vista anterior, x 2
- 5 Vista posterior, x 2
- 6 Vista ventral, mostrando detalhes do braquídio, x 2
- 7 Vista posterior, mostrando detalhes do braquídio, x 2
- 8 Detalhe da região umbonal, mostrando o processo jugal, x 4

ESTAMPA 23

1

2

3

4

5

6

7

8

ESTAMPA 24

1-3, *Palladin plummeri* (Kegel, 1951) n. comb. Calcário Mocambo, moldes internos, pág. 50.

- 1 GP/1E 5157. Vista dorsal do cranídio, x 5,3.
- 2 DNPM 194. Vista dorsal de um pigídio, x 3,7.
- 3 GP/1E 5158. Vista dorsal do pigídio, x 4.

4-7, ? Phylloporidinae, Gen. e sp. indeterminados. Calcários Mocambo e Meruóca, moldes externos, pág. 52.

- 4 DNPM 128. Fragmento de zoário, vista parcial ampliada da amostra da fig. 10, x 3,5.
- 5 GP/1E 1833. Fragmento de zoário, x 2,2.
- 6 DNPM 199. Fragmento de zoário, x 2,2.
- 7 DNPM 128. Fragmento de zoário, x 2.

8-10, Schuchertellidae, Gen. e sp. indeterminados. Calcários Mocambo e Contendas, moldes internos, pág. 45.

- 8 DNPM 270. Valva pedicular fragmentada, x 1.
- 9 LMO/117. Valva pedicular fragmentada, x 1
- 10 LMO/117. Valva pedicular fragmentada, x 1

ESTAMPA 24