

RODOLFO CORRÊA DE BARROS

**MORFOLOGIA FUNCIONAL E HÁBITOS DE VIDA DE TRILOBITA
DA FORMAÇÃO PONTA GROSSA (DEVONIANO), PARANÁ, BRASIL.**

**Monografia apresentada para obtenção do
Título de Bacharel no Curso de Ciências
Biológicas, Setor de Ciências Biológicas,
Universidade Federal do Paraná.**

**Orientador: Prof. Dr. Robson Tadeu Bolzon
Co-orientador: Prof.^a Dr.^a Inês Azevedo**

**CURITIBA
2004**

A todos aqueles que acreditaram em mim e tornaram este momento possível.

Obrigado !

A meus orientadores, Robson e Inês, pelos inestimáveis conselhos e observações e pelas incansáveis horas de atenção e dedicação.

Ao Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná, por possibilitar a utilização do Laboratório de Paleontologia.

À Rô (Coordenação do Curso), pelas incontáveis ajudas e orientações.

A meus amigos, pelo carinho e atenção.

A meus irmãos, Digo e Caco, pela amizade e companheirismo.

À minha esposa Waleska, pela abnegação, pelo amor, ternura e dedicação.

À minha filha Maria Vitória, pela sua chegada tão renovadora.

A meu pai Cardini, pela presença em minha vida.

À minha mãe Gaia, pelo exemplo de força e determinação, pela vida.

SUMÁRIO

Resumo	v
1. Introdução	1
2. Material e Métodos	2
3. Contexto Geológico	5
4. Considerações sobre os Trilobita	7
4.1. Características Gerais	7
4.2. Hábitos de Vida	9
4.3. Morfologia Funcional	10
4.3.1. Hipóstoma	10
4.3.2. Glabela	14
4.3.3. Espinhos e Lapelas	16
4.3.4. Olhos	19
5. Resultados	22
6. Discussão	28
7. Conclusão	32
Referências Bibliográficas	33
Anexo	36

RESUMO

Neste trabalho foi desenvolvido um estudo da morfologia de Trilobita da Formação Ponta Grossa, no Estado do Paraná. Foram analisadas cerca de 150 amostras depositadas no Laboratório de Paleontologia, do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná. Após a análise inicial, foram selecionadas 21 amostras de acordo com o grau de preservação das estruturas de interesse morfofuncional, ou seja, o hipóstoma, a glabela, os espinhos e os olhos. Os exemplares selecionados procedem de afloramentos localizados nos municípios de Jaguariaíva e Ponta Grossa. Dois tipos de hipóstomas foram encontrados: um, apresentando espinhos na borda posterior e o outro, com a asa anterior direita robusta. A maioria das glabelas apresentou expansão anterior e lobo frontal diferenciado. Um exemplar apresentou o lobo pré-occipital subdividido em três lobos. Foram também observados espinhos cefálicos, genais, pigídeos e pleurais e identificadas lapelas. Todos os olhos possuem forma reniforme e são esquizocroais. Com relação à análise da morfologia funcional e hábitos de vida, pode-se atribuir os hipóstomas a *Metacryphaeus*, Reed, 1907, que indicam hábito predatório e/ou necrófago. As glabelas, relacionadas a diferentes táxons, sugerem um aumento da capacidade estomacal. A morfologia dos espinhos estaria relacionada à função de defesa e as lapelas evitariam o afundamento do animal no substrato. O padrão dos olhos possibilitou inferir hábito predatório e/ou necrófago. *Metacryphaeus* foi considerado como um animal epibentônico e predador. *Paracalmonia* Struve, 1958 dificilmente teria hábito endobentônico. Os Homalonotidae apresentam características de escavador.

Palavras-chave: Trilobita; Morfologia Funcional; Hábitos de Vida; Formação Ponta Grossa; Devoniano.

1. Introdução

A morfologia de um fóssil pode revelar o seu modo de vida. A forma e a função estão intimamente ligadas e tal inferência é, frequentemente, a única compreensão que paleontólogos têm a respeito da paleobiologia de linhagens extintas.

O esqueleto mineralizado de Trilobita é um exemplo de como a forma ajusta-se à função. Os esqueletos preservados registram muitas características que demonstram a forte pressão de seleção. Além disso, os Trilobita ocuparam vários ambientes com diferentes características e, na maioria das vezes, a morfologia dos esqueletos reflete os vários modos de vida.

Os estudos de morfologia funcional de Trilobita incluem, entre outros, a função e a composição dos olhos, a forma e a função dos apêndices locomotores e o desenvolvimento de estruturas presentes no pigídio e no céfalo, que se ajustavam durante o enrolamento (Doyle, 1997). No entanto, os estudos realizados, até o momento, com os Trilobita da Formação Ponta Grossa englobaram, essencialmente, aspectos taxonômicos (Clarke, 1913; Struve, 1958; Barcellos-Popp, 1985; Carvalho, Melo & Quadros, 1987; Carvalho & Edgecombe, 1991; Barcellos-Popp, Coimbra & Hauch, 1996) ou tafonômicos (Lima, 1997).

Este trabalho representa uma iniciativa de análise acerca da paleobiologia dos Trilobita da Formação Ponta Grossa, no Estado do Paraná. Neste contexto apresenta considerações gerais dos Trilobita incluindo informações sobre os hábitos de vida e os caracteres de importância morfofuncional. Os resultados e a discussão incluíram a morfologia do hipóstoma, da glabela, dos espinhos e lapelas e do olho. Ao final, são realizadas inferências sobre a função das estruturas morfológicas analisadas e o hábito de vida de alguns táxons estudados.



2. Material e Métodos

Os exemplares de Trilobita analisados neste trabalho procedem de afloramentos da Formação Ponta Grossa, localizados nos municípios de Jaguariáiva e Ponta Grossa (Figura 1), Estado do Paraná. As amostras estão depositadas na Coleção de Paleontologia do Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal do Paraná.

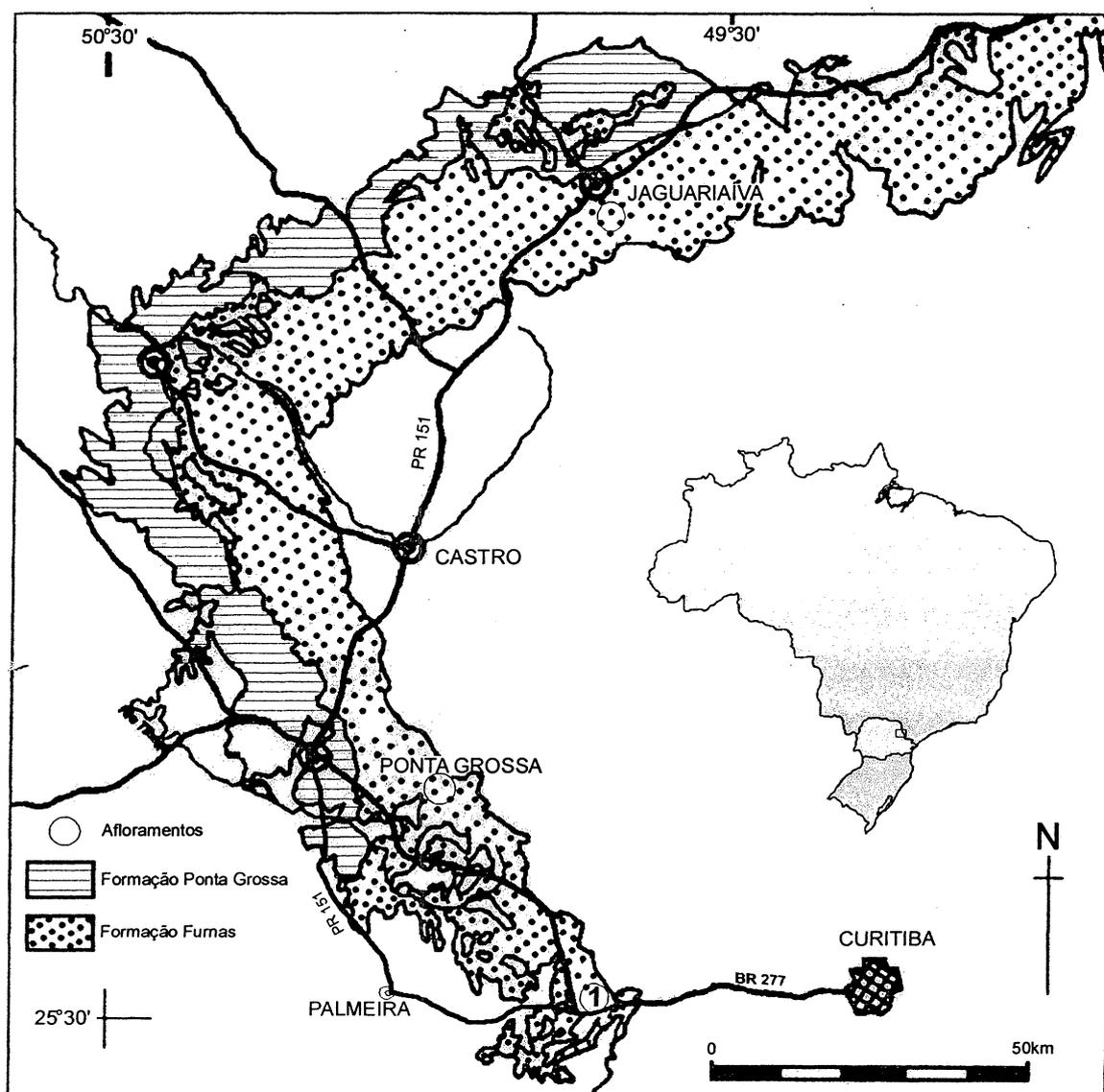


Figura 1 - Localização da área de afloramentos e dos Municípios de onde procedem as amostras (modificada de Azevedo, Bolzon & Scheffler, 2002).



Inicialmente foram analisadas cerca de 150 amostras. Em seguida, foram selecionadas 21 amostras levando-se em consideração o grau de preservação das estruturas com interesse morfofuncional. As amostras correspondem a moldes e contramoldes com diferentes graus de integridade, apresentando indivíduos inteiros, partes dissociadas e exúvias. No laboratório, essas amostras, quando necessário, foram preparadas através da utilização da técnica modificada de Mendes (1988). As estruturas morfofuncionais foram totalmente expostas através da remoção mecânica da matriz com o auxílio de agulhas, exploradores e pincéis de diversos tamanhos. A finalização da preparação foi realizada sob microscópio estereoscópico Olympus SZ40. A documentação fotográfica que complementa este trabalho foi obtida através de sistema digital de captura de imagens composto por uma máquina digital Sony, com lentes Carl Zeiss acopladas, modelo Cyber-shot DSC-F717.

O estudo morfofuncional incluiu a análise do hipóstoma, da glabela, dos espinhos e dos olhos. Em relação à glabela foram observados a forma e o tamanho, a forma e a convexidade do lobo frontal e o tamanho do lobo pré-occipital. A análise dos espinhos incluiu a forma, o tamanho e a direção dos espinhos e/ou lapelas. Observou-se os olhos quanto ao tipo, forma e tamanho e o tamanho e a disposição dos omatídeos. Para se estabelecer o grau de expansão da glabela foi calculada a relação entre as larguras máxima e mínima.

As medidas utilizadas nas descrições morfofuncionais foram obtidas através de ocular graduada adaptada ao microscópio estereoscópico ou através de paquímetro (com precisão de 0,05 mm). Foi adotada a terminologia morfológica do Treatise on Invertebrate Paleontology (Moore, 1959). Para o hipóstoma não foram determinadas as dimensões. Os parâmetros que seguem (Figura 2) foram os estabelecidos para a determinação das medidas da glabela, do espinho cefálico e dos olhos. Os demais espinhos foram medidos seguindo a mesma metodologia utilizada para o espinho cefálico.

1. Comprimento da glabela (cg): eixo sagital traçado entre a margem do lobo frontal e o início do sulco occipital;
2. Largura máxima da glabela (l_{mx}): maior eixo transversal do lobo frontal;
3. Largura mínima da glabela (l_{mn}): maior eixo transversal do lobo preoccipital;



4. Comprimento do olho (co): eixo traçado entre as extremidades anterior e posterior da superfície visual;
5. Largura do olho (lo): eixo traçado transversalmente, na porção mediana, entre o sulco palpebral e a superfície visual;
6. Comprimento do espinho (ce): maior eixo medial;
7. Largura máxima do espinho (le): eixo de inserção do espinho.

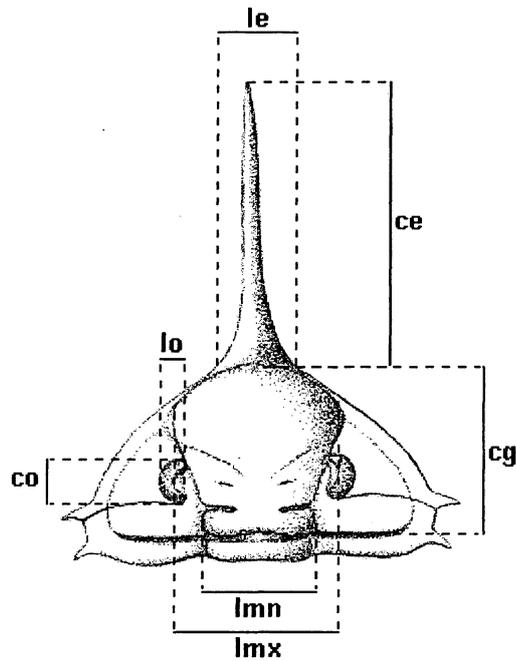


Figura 2 - Padrões de medidas adotados: *le*, largura máxima do espinho; *ce*, comprimento do espinho; *lo*, largura do olho; *co*, comprimento do olho; *cg*, comprimento da glabella, *lmx*, largura máxima da glabella; *lmn*, largura mínima da glabella (modificada de Moore, 1959).



3. Contexto Geológico

O Devoniano do Estado do Paraná está representado pelo Grupo Paraná da Bacia do Paraná, que compreende as formações Furnas e Ponta Grossa (Assine, Soares & Milani, 1994).

A Formação Ponta Grossa é constituída por folhelhos cinzentos marinhos, intercalados por arenitos finos que foram retrabalhados por ondas em plataforma terrígena rasa (Assine, Soares & Milani, 1994). Esse paleoambiente marinho plataformar é atestado pela ampla variedade de macro e microfósseis (Assine *et al.*, 1998). Conforme Lange & Petri (1967), a Formação Ponta Grossa é constituída, da base para o topo, pelos membros Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos. O Membro Jaguariaíva apresenta constituição siltico-argilosa; o Tibagi, constituição arenítica (clastos muito finos) ou siltica-arenosa e o São Domingos, sedimentos siltico-argilosos, com tendência a cores escuras. Segundo Quadros (1999), as associações de acritarcas encontradas em cada membro indicam a idade Praguiano-Emsiano para o Membro Jaguariaíva, Emsiano-Eifeliano para o Membro Tibagi e Eifeliano-Neofameniano para o Membro São Domingos. A Figura 3 apresenta a litoestratigrafia do intervalo. O clima durante a deposição dos sedimentos da Formação Ponta Grossa é considerado frio desde o trabalho de Clarke (1913).

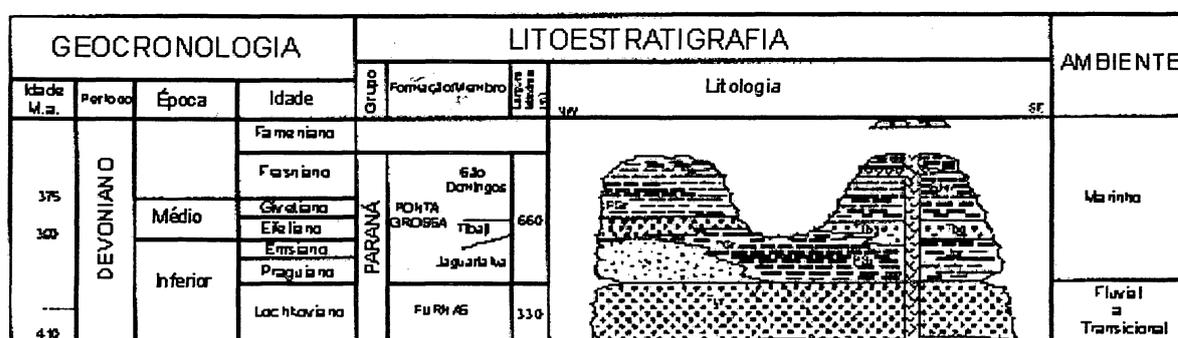


Figura 3 - Coluna litoestratigráfica e geocronológica (modificada de Quadros, 1999).

Conforme Bolzon, Azevedo & Assine (2002), os fósseis de invertebrados da Formação Ponta Grossa ocorrem geralmente como moldes ou impressões, sendo que algumas conchas e demais tecidos esqueléticos orgânicos ocorrem carbonificados. Os fósseis de invertebrados apresentam indivíduos com diferentes



classes de integridade, dependendo especialmente da energia do meio e da taxa de sedimentação. Também ocorrem fósseis autóctones e em posição de vida, além de fósseis retrabalhados.



4. Considerações sobre os Trilobita

Neste item são apresentadas informações sobre a posição sistemática do grupo, morfologia geral, hábitos de vida e estruturas de importância funcional.

4.1. Características Gerais

Embora diferentes abordagens (filogenética, cladística, estratigráfica e taxonomia evolucionária clássica) tenham apontado para diferentes caminhos na sistemática dos Trilobita (Fortey, 2001), para este estudo foi considerada a classificação adotada pelo Treatise on Invertebrate Paleontology (Moore, 1959) onde o táxon refere-se à classe do Subfilo Trilobitomorpha, Filo Arthropoda.

Os Trilobita (do latim, *tri* = três, *lobus* = lobo) são assim denominados devido à existência, na superfície dorsal, de três lobos, um axial ou mediano e dois marginais ou pleurais, delimitados por dois sulcos longitudinais (Figura 4, A). O corpo apresenta-se achatado dorsoventralmente e geralmente ovalado, sendo dividido em três tagmas: céfalo, tórax e pigídio (Figura 4, B).

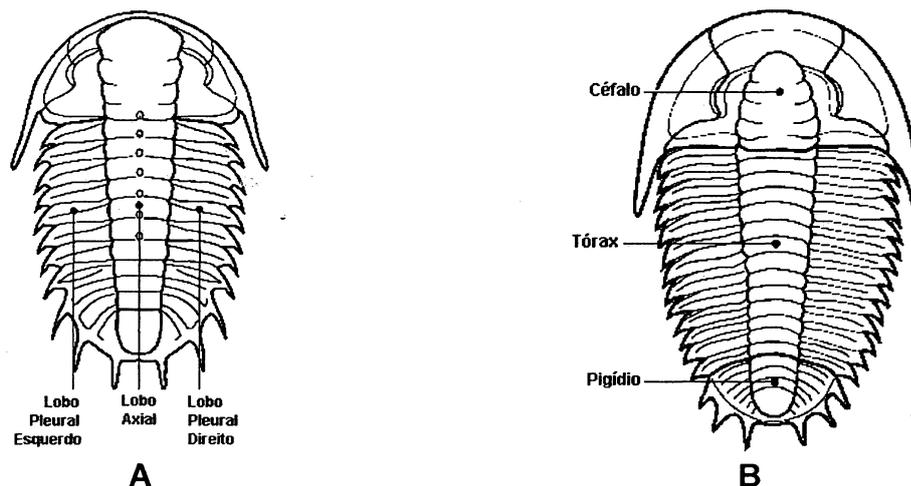


Figura 4 - Face dorsal do exoesqueleto de Trilobita. A, trilobação; B, divisão em três tagmas (modificada de Gon, 2004).

De acordo com Moore (1959), o exoesqueleto dos Trilobita consiste em uma carapaça mineralizada e espessa na face dorsal e em uma delgada membrana quitinosa na face ventral. A carapaça é composta por segmentos denominados tergitos, que podem ou não estar fusionados. O céfalo é comumente composto por



vários segmentos fusionados que em muitas espécies comportam olhos compostos bem desenvolvidos nos lobos pleurais. Os sulcos longitudinais dividem o céfalo em uma região mediana - a glabella - e duas laterais - as genas. O tórax, localizado entre o céfalo e o pigídio, é composto por um número variável de segmentos articulados e flexíveis. O pigídio inclui um número variável de segmentos que também são fusionados.

Na face ventral, os Trilobita apresentam inúmeros apêndices. Conforme Moore (1959), no céfalo são encontrados: o labro ou hipóstoma, projetando-se posteriormente acima da boca, um par de antenas multisegmentadas e três ou quatro pares de apêndices birramosos e similares em estrutura aos demais apêndices do corpo. Cada segmento do tórax corresponde ventralmente a um par de apêndices birramosos. Os apêndices dos Trilobita raramente se preservaram, fossilizando-se apenas em condições especiais. Porém, as variações no tamanho, posição dos olhos e distribuição de espinhos podem indicar os diferentes estilos de vida desses organismos (Brito *et al.*, 2000). Segundo Moore (1959), esses apêndices foram compostos por um ramo para locomoção e outro para respiração (brânquia). Whittington (1980), concordando com essa hipótese, sugeriu a respiração como provável função dos apêndices branquiais em *Olenoides serratus*. No entanto, Ruppert & Barnes (1996), argumentam que nas poucas espécies onde os apêndices foram preservados, os filamentos branquiais tinham a forma de espinhos ou de dentes em forma de ancinho ou de farpas em forma de pena, sugerindo funções como a escavação, a filtração ou a natação.

Segundo Doyle (1997), os Trilobita podem ser divididos em dois grandes grupos correspondentes ao desenvolvimento macroevolutivo do táxon: Cambrianos e pós-Cambrianos. Os Trilobita Cambrianos apresentavam um grande céfalo e um pigídio pequeno, às vezes, muito reduzido. Esta disparidade entre o céfalo e o pigídio tornava impraticável o enrolamento. Os Trilobita pós-Cambrianos apresentavam tamanhos similares entre o céfalo e o pigídio, o que os capacitava para o enrolamento, além de olhos bem desenvolvidos e outras estruturas sensoriais.

Os Trilobita alcançaram seu apogeu de distribuição e abundância durante os períodos Cambriano e Ordoviciano, desaparecendo no final do Permiano (Ruppert & Barnes, 1996).



Segundo Brito *et al.* (2000), os Trilobita foram artrópodes marinhos exclusivos do Paleozóico e, no Brasil, são encontrados nas bacias do Paraná, Parnaíba e Amazonas, principalmente em rochas do Devoniano e Carbonífero. Os Trilobita da Ordem Phacopida são característicos do Devoniano brasileiro estando representados principalmente pelos calmoniídeos e homalonotídeos (Lima, 1997) sendo que os gêneros *Calmonia*, *Paracalmonia*, *Tibagya*, *Pennaia* e *Burmeisteria* ocorrem na Formação Ponta Grossa (Brito *et al.*, 2000).

4.2. Hábitos de Vida

Conforme Doyle (1997), os Trilobita foram diversificados e ocuparam muitos papéis ecológicos nos mares do Paleozóico. Sua morfologia é complexa e um grande número de adaptações morfológicas para os modos de vida têm sido identificadas. De acordo com Fortey & Owens (1999), os Trilobita poderiam ter ocupado os mesmos nichos que os Arthropoda marinhos atuais. Sendo assim, poderiam ter desempenhado hábitos predatórios, detritívoros, filtradores, suspensívoros ou parasitários.

O grupo viveu em águas costeiras rasas e bem oxigenadas. A maioria locomovia-se no fundo arenoso ou lamoso - epibentônicos - (Brito *et al.*, 2000), sendo uma adaptação, para este tipo de vida, o corpo achatado e os olhos dorsais (Ruppert & Barnes, 1996). Segundo Whittington (1997), os Trilobita da Família Illaenida poderiam ter sido bentônicos errantes, capazes de transpor superfícies muito irregulares. Outros parecem ter vivido em buracos mantendo a cabeça acima ou próxima à superfície da lama ou da areia, capturando as presas que passavam (Ruppert & Barnes, 1996). Stitt (1976) propôs que *Stenopilus pronus* viveria com o tórax imerso verticalmente em uma toca, ficando o céfalo apoiado horizontalmente no substrato (Figura 5, A). *S. pronus* teria um hábito filtrador retirando partículas suspensas na água que eram carregadas pela corrente respiratória, gerada pelo movimento dos apêndices.

Certos grupos nadavam - pelágicos - ou flutuavam na coluna de água - planctônicos (Brito *et al.*, 2000). Nas formas nadadoras (Figura 5, B), o corpo era mais estreito e os olhos localizavam-se nos lados da cabeça, e nas planctônicas, o comprimento do corpo era bastante reduzido (Ruppert & Barnes, 1996). Fortey (1985



in Vannier *et al.*, 2003) sugeriu que os *Telephina spinifera* e *Carolinites genacinaca* foram habitantes do ambiente pelágico.

Análises cladísticas têm demonstrado que Olenellina são o grupo irmão dos Trilobita mais derivados e que seriam os mais basais. Segundo Fortey & Owens (1999), vários autores (e.g. Whittington, 1980) têm obtido evidências que os Ollenellina foram predadores. Sendo assim, o hábito predatório seria primitivo entre os Trilobita.

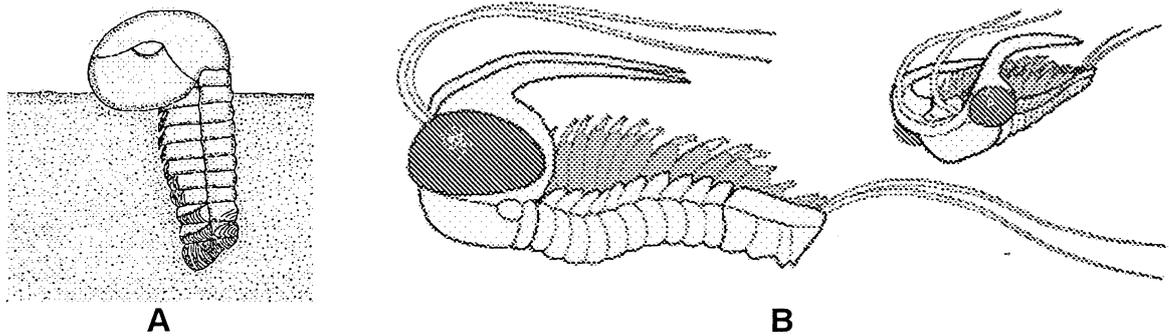


Figura 5 - Hábitos de vida. A, *Stenopilus pronus* (modificada de Stitt, 1976); B, *Carolinites* sp. (modificado de Gon, 2004).

4.3. Morfologia Funcional

Conforme apresentado no item anterior, diversas estruturas estão relacionadas com o hábito de vida dos Trilobita. No presente trabalho foram incluídas considerações da morfologia do hipóstoma, glabela, espinhos e lapelas e olhos.

4.3.1. Hipóstoma

De acordo com Moore (1959), o hipóstoma (Figura 6) é a pequena placa anterior que recobre a região da boca e normalmente apresenta o contorno ovalado. Sua morfologia básica consiste em um corpo mediano e em uma borda. O corpo mediano é convexo ventralmente e pode ser dividido em um lobo anterior e um lobo posterior. O corpo mediano pode possuir um par de protuberâncias denominadas máculas. As máculas foram interpretadas por Lindström (1901 in Moore, 1959) como olhos ventrais, semelhantes aos verificados em alguns Arthropoda atuais. Moore



(1959) sugeriu que as máculas foram áreas para inserção de músculos. A borda do hipóstoma é subdividida em três regiões: anterior, lateral e posterior. A borda anterior é estreita medialmente e alarga lateralmente em um par de pontas, denominadas de asas anteriores.

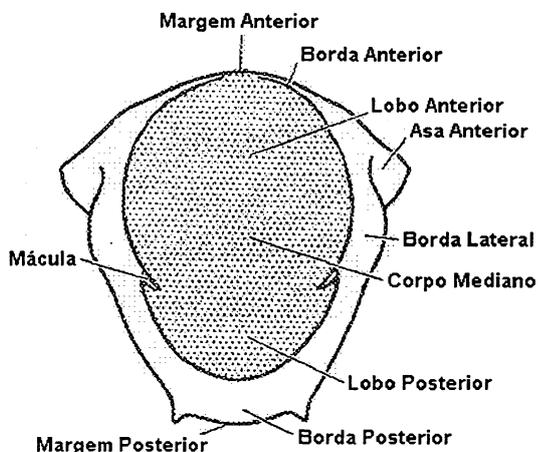


Figura 6 - Estruturas do hipóstoma de *Ceraurinella tyla* (modificada de Moore, 1959).

Conforme Moore (1959), a borda posterior do hipóstoma pode ser muito ampla ou muito estreita e sua margem pode apresentar-se uniformemente arredondada, pontiaguda, bifurcada ou serrilhada. A Figura 7 mostra diferentes morfologias do hipóstoma.

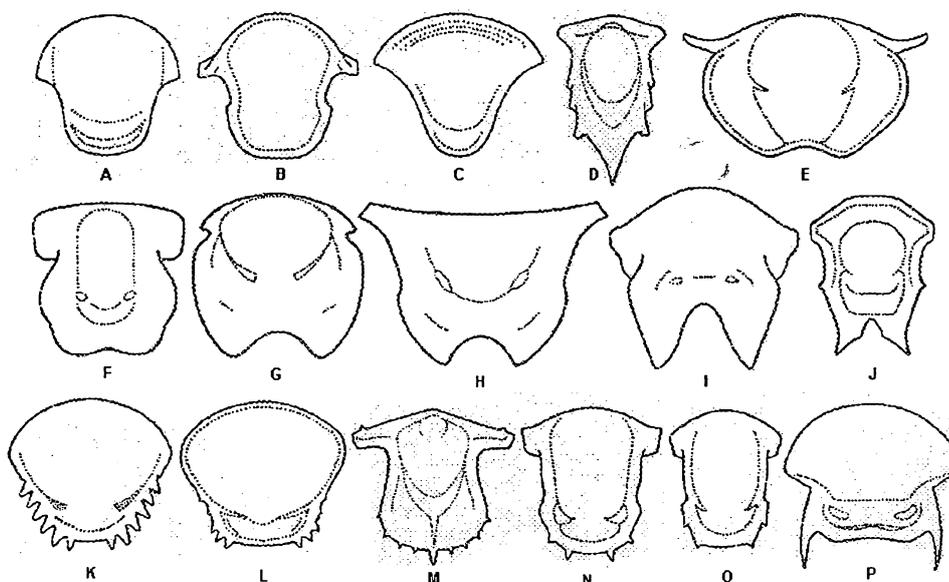


Figura 7 - Diferentes bordas do hipóstoma. A-C, arredondada; D, pontiaguda; E-J, bifurcada; K-P, serrilhada (modificada de Moore, 1959).



As modificações na margem posterior do hipóstoma têm sido associadas a hábitos alimentares. Tais modificações são extremamente comuns, sendo mais freqüente o desenvolvimento de uma margem bifurcada. No entanto, este tipo de margem não está presente nas formas primitivas. Bifurcações não profundas são observadas em Calymenidae e Homalonotidae (Fortey & Owens, 1999). O hipóstoma do gênero *Paradoxides* do Cambriano Médio apresenta modificações na borda (Šnajdr, 1958 in Fortey & Owens, 1999) que constituem dois espinhos laterais.

Espinhas no hipóstoma, bem como bifurcações, têm sido associados aos hábitos predador ou necrófago (Figura 8). Essas estruturas, na borda do hipóstoma, podem ter sido uma adaptação para evitar a fuga da presa, manipulada em direção à boca pelas bases espinhosas dos apêndices anteriores (Fortey & Owens, 1999). Bruton & Haas (1999) relataram a presença de espinhas na margem posterior do hipóstoma de algumas espécies de *Phacops* e, baseados, na morfologia espinhosa de seus apêndices locomotores (os quais seriam utilizados para filtrar partículas alimentares), atribuíram a esse gênero o hábito detritívoro. Esses autores não relacionaram os espinhas do hipóstoma com o hábito detritívoro. Miller (1976), baseando-se em estruturas sensoriais, sugeriu que *Phacops rana* seria primitivamente detritívoro e, secundariamente, teria desenvolvido o hábito predador ou necrófago. Essa dualidade foi considerada por esse autor como sendo uma flexibilidade trófica para a vida em diferentes ambientes.

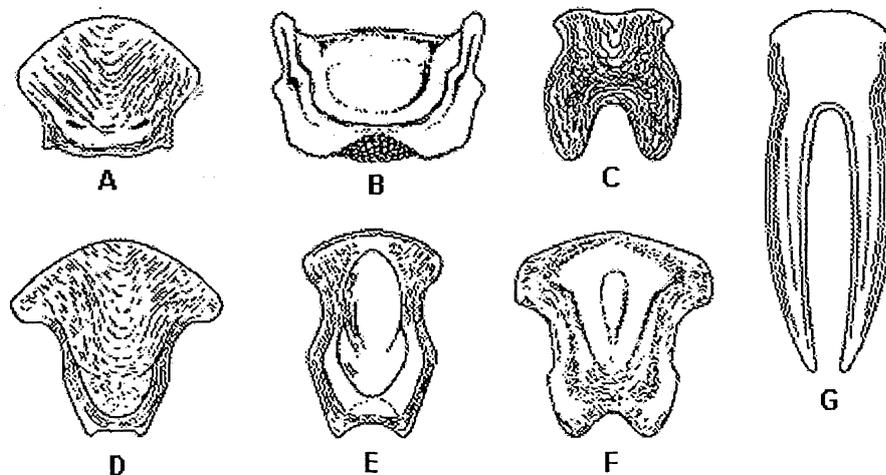


Figura 8 - Modificações da borda posterior do hipóstoma relacionadas ao hábito predador/necrófago. A, espinhos laterais; B, moedor postero-mediano; C-G, diferentes graus de bifurcações (modificada de Fortey & Owens, 1999).



Segundo Moore (1959), o hipóstoma da maioria dos táxons é anexado à placa rostral ou à dobra cefálica através da sutura hipostomal. Em algumas espécies o hipóstoma pode estar anexado a uma haste ou a um pedúnculo ou estar livre, não ligado a nenhuma placa do céfalo e sendo suportado pela fina membrana ventral. Segundo Fortey & Owens (1999), hipóstomas livres são associados aos comedores de partículas. Geralmente a função da sutura hipostomal está associada à ecdise. Clarkson (1986) afirmou que a sutura hipostomal é freqüentemente reta e permitiria um movimento de abertura e fechamento semelhante a um opérculo, o que não seria possível para hipóstomas com acentuada curvatura. Segundo Moore (1959), em Olenellidae, Redlichiidae, Paradoxidae, Zacanthoididae e Oryctocephalidae, a sutura hipostomal encontra-se completamente fusionada (anquiloze) com a placa rostral, formando uma estrutura rígida única denominada placa rostral-hipostomal (Figura 9). Segundo Whittington (1988a in Fortey & Owens, 1999), essa anquiloze pode ser observada em alguns táxons da Ordem Corynexochida, entre eles *Olenoides*, e em *Paradoxides* e gêneros correlacionados. Os grupos que possuem esse tipo de reforço anteroventral poderiam ter hábitos predatórios (Fortey & Owens, 1999). Segundo Whittington (1980), *Olenoides serratus* seria bentônico com hábito predatório e necrófago. Algumas espécies pós-Cambrianas podem apresentar estruturas similares de reforço do hipóstoma. Por exemplo, certos Ashapida (Nileidae e Asaphidae) apresentam asas anteriores amplas que suportam firmemente o hipóstoma contra a dobra cefálica e Phacopida, onde o hipóstoma está rigidamente fixo (Whittington, 1988b in Fortey & Owens, 1999). O hipóstoma de Phacopida teria função durante a ecdise (Moore, 1959), sendo a fixação do hipóstoma uma característica secundária (Fortey, 2001).

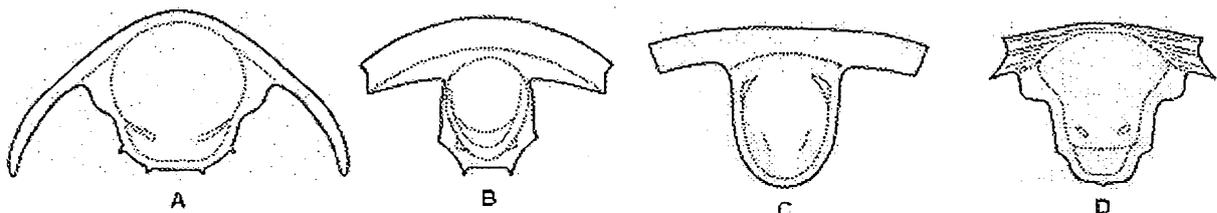


Figura 9 - Placas rostral-hipostomal resultantes da anquiloze da sutura hipostomal. A, *Holmia kjerulfi* (Olenellidae); B, *Redlichia noetlingi* (Redlichiidae); C, *Oryctocephalus walcottii* (Oryctocephalidae); D, *Fieldaspis furcata* (Zacanthoididae) (modificada de Moore, 1959).



4.3.2. Glabela

A glabela (Figura 11) é uma região elevada do lobo axial cefálico cujo tamanho e forma são muito variáveis (Moore, 1959). Os dois lobos pré-occipitais normalmente se encontram unidos em um lobo pré-occipital único. Em alguns gêneros (e.g. *Ditomopyge*) o lobo pré-occipital é dividido longitudinalmente em um lobo mediano e dois lobos laterais (Figura 10). O lobo frontal da glabela pode se apresentar aumentado, tornando-se relativamente mais largo ou piriforme (embora isso tenha origem polifilética) ou inflada (globosa) e muito grande, podendo ultrapassar consideravelmente a margem anterior do céfalo (Moore, 1959).

O estômago localizava-se sob a glabela e sobre o hipóstoma e o seu tamanho está relacionado diretamente ao tamanho da glabela (Clarkson, 1986). Bruton & Haas (1997) relataram que em Phacopiniae, o esôfago e o estômago ocupavam o lúmen da glabela. Segundo Fortey & Owens (1999), a íntima relação entre o perfil da porção mediana do hipóstoma e do lobo frontal da glabela indicaria que o estômago e a porção anterior do intestino estavam contidos nesse espaço. Conforme Clarkson (1986), o tamanho do estômago e, conseqüentemente, o tamanho da glabela está relacionado ao hábito alimentar. Assim, uma expansão na parte anterior da glabela, observada em alguns gêneros mais derivados (Moore, 1959), serviu para ampliar a área disponível da cavidade estomacal, modificando as limitações impostas pela rigidez do hipóstoma e aumentando a capacidade de acúmulo de alimento. Fortey & Owens (1999) afirmaram que existe uma nítida correlação entre hipóstomas fortemente sustentadas e glabelas com o lobo frontal aumentado. Ambas as características ocorrem simultaneamente, conforme é observado em *Paradoxides* e *Asaphus*.

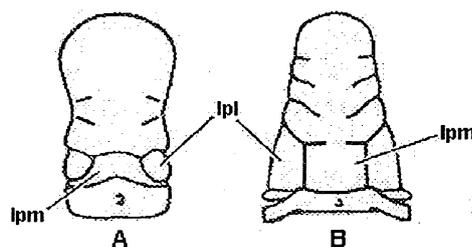


Figura 10 - Lobo pré-occipital tri-partido. A, *Ditomopyge*; B, *Schizoproetus*; *lpl*, lobo pré-occipital lateral; *lpm*, lobo pré-occipital mediano (modificada de Moore, 1959).



Os indivíduos com hipóstomas fixos e glabelas expandidas anteriormente estão entre as maiores espécies conhecidas como, por exemplo, *Paradoxides* e *Uralichas*. A estreita relação entre a glabela e o hipóstoma pode ter desaparecido entre os Trilobita pós-Cambrianos mais derivados. A glabela expandiu-se para frente, de modo que a borda anterior encontra-se bem em frente à borda anterior do hipóstoma. Essa tendência ocorreu, contínua e independentemente, várias vezes (Fortey, 1990), como por exemplo, nos Phacopida e somente nos Proetida mais derivados, que são associados, com glabelas expandidas anteriormente. Assim, Fortey & Owens (1999) concluíram que nestes, o volume disponível para a ingestão de alimentos foi aumentado possibilitando otimizar a capacidade predatória ou, pelos menos, o armazenamento de maior quantidade de alimentos, para digestão posterior.

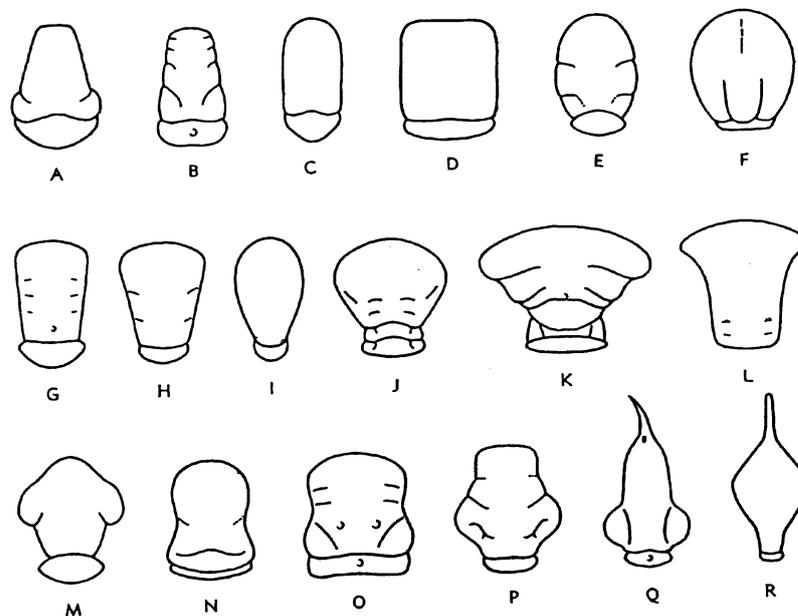


Figura 11 - Formas de glabelas. A-B, estreita anteriormente; C, lados paralelos, arredondada anteriormente; D, subquadrada; E-F, elíptica; G-H, uniformemente expandida anteriormente; I-M, expandida anteriormente, N-O, contraída medianamente; P-Q, em forma de sino; R, romboidal (modificada de Moore, 1959).

Vários autores consideram o labro dos Crustacea uma estrutura com função similar ao hipóstoma dos Trilobita. Assim, Fryer (1968 in Fortey & Owens, 1999) comparou o tamanho do estômago de espécimes de Cladocera (Crustacea) e registrou um aumento do estômago nos predadores em relação aos herbívoros ou detritívoros. Nos predadores, a morfologia também está associada com labros



dotados de braçadeiras que se encaixam razoavelmente em um contexto de hábitos predatórios. Essa morfologia é observada nos Phacopida e Proetida do Devoniano, Carbonífero e do Permiano (Owens, 1983 in Fortey & Owens, 1999). Esses autores concluíram que os hábitos predatórios permaneceram em alguns Trilobita até a extinção do grupo.

Eldredge (1971) descreveu as fortes impressões que se desenvolveram no lobo frontal glabellar, bem como no corpo mediano hipostomal dos Phacopina. Essas impressões foram interpretadas como áreas de inserção da musculatura, servindo para a movimentação do estômago e da porção anterior do intestino e também para oferecer suporte ao hipóstoma. Campbell (1975) discordou de Eldredge (1971) e sugeriu que os músculos serviriam para elevar o hipóstoma. A musculatura adicional da glabela é indicada por Eldredge (1971) como forte indício da expansão anterior do trato digestório.

Segundo Fortey & Owens (1999), esses músculos deveriam servir para dilatar a porção anterior do intestino. A evidência de forte musculatura combinada com a glabela dilatada dos Phacopida e com o hipóstoma fortemente anexado sugere hábitos predatórios avançados. Esses autores observaram que o estômago aumentado foi modificado como uma espécie de moinho gástrico, necessitando de músculos mais fortes para executar suas operações. Entretanto, Eldredge (1971) sugeriu que os Phacopida foram essencialmente comedores de partículas, tal como os Cephalocarida (Crustacea).

4.3.3. Espinhos e Lapelas

Neste trabalho foram considerados como espinhos as projeções do exoesqueleto terminadas em ponta, segundo a proposta de Moore (1959). Lapelas foram consideradas as projeções pleurais, quase tão largas quanto compridas, achatadas dorsoventralmente e com ápice arredondado.

O desenvolvimento de espinhos é uma tendência observada em muitas linhagens de Trilobita representada em quase todas as ordens, exceto Agnostida (Moore, Lalicker & Fischer, 1952).

Os espinhos podem ser encontrados em qualquer um dos tagmas dos Trilobita. De acordo com Moore (1959), muitas espécies são caracterizadas por



espinhos cefálicos que podem ser projeções da glabella, dos ângulos genais, do anel axial ou das margens anterior e posterior. Esses espinhos normalmente apresentam a secção transversal circular ou subtriangular. Nos segmentos torácicos, os espinhos se caracterizam por constituírem alongamentos das extremidades pleurais. Muitos pigídios possuem espinhos marginais que são projeções do tegumento dorsal ou da dobra pigidial. Esses espinhos podem ser marginais e aos pares ou medianos e únicos, projetando-se a partir da margem posterior (espinho posterior) ou diretamente do eixo (espinho axial terminal). Na maioria dos Trilobita, os espinhos laterais são continuação da pleura pigidial. Segundo Hupé (1953), os espinhos pigidiais têm caráter meramente ornamental.

De acordo com Miller (1976), os espinhos dos Trilobita podem ser divididos em macroespinhos e microespinhos. Os macroespinhos já foram descritos acima. Os microespinhos são muito pequenos, cônicos e muitas vezes apresentam um canal terminal com uma perfuração. Em muitos grupos, notavelmente em Odontopleuridae, microespinhos podem ocorrer ao longo do comprimento de um macroespinho. Miller (1976) sugeriu que os microespinhos com ductos terminais teriam função sensorial.

Alguns espinhos são longos, medindo cerca de duas vezes o comprimento do corpo. Essas projeções em forma de espinhos são encontradas em várias partes do corpo de grupos livres natantes, particularmente larvas planctônicas de Crustacea e em vários outros animais marinhos. Proeminências que se espalham para fora propiciam resistência, tornando mais lento o afundamento. Portanto, os Trilobita caracterizados por um número incomum de espinhos têm sido interpretados como adaptados evolutivamente para os modos de vida natante e flutuador, embora também rastejassem no fundo oceânico (Moore, Lalicker & Fischer, 1952). Miller (1972 in Miller, 1976) sugeriu que os espinhos poderiam criar uma superfície de controle hidrodinâmico. De acordo com Clarkson & Ahlberg (2002), os grandes espinhos genais e pigidiais de *Ctenopyge ceciliae* (Figura 12) retardariam o afundamento ao gerarem atrito com a água. *C. ceciliae* foi interpretada por esses autores como uma forma nadadora ou flutuadora.



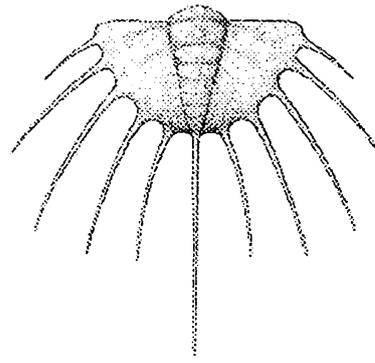


Figura 12 - Pigídio com espinhos de *Ctenopyge ceciliae* (modificada de Clarkson & Ahlberg, 2002).

Essa funcionalidade para os espinhos foi inferida por Clarkson (1986) para *Cybeloides* onde dois grandes espinhos genais e espinhos macropleurais no sexto segmento teriam a função de manter o corpo em uma posição estendida sobre o substrato. Doyle (1997) afirmou que nas formas extremamente espinhosas, como *Lenaspis*, os espinhos poderiam representar um mecanismo para espalhar a massa do corpo no sedimento inconsolidado.

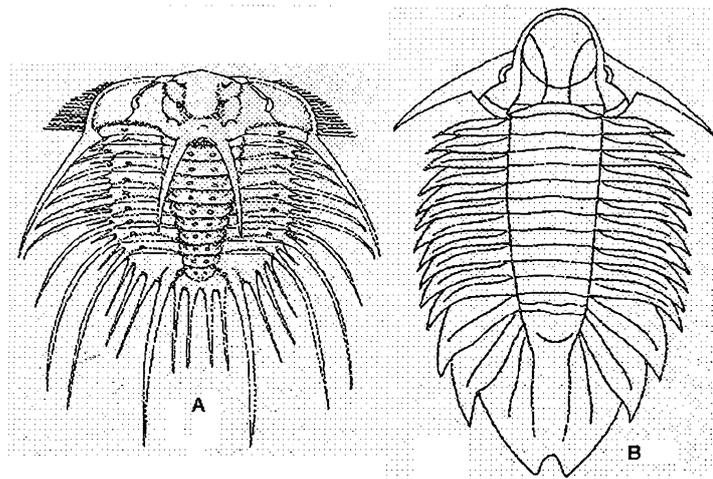


Figura 13 - Espinhos nas margens cefálicas. A, *Odontopleura ovata* (Odontopleuridae); B, *Dicranopeltis scabra* (Lichidae) (modificada de Moore, 1959).

Conforme Crônier & Courville (2003), a existência de grandes espinhos genais em Phacopinae é uma característica pedomórfica, ou seja, a retenção no adulto de uma característica juvenil. Esses autores sugeriram que os espinhos poderiam não ser características adaptativas. Hupé (1953) considerou os espinhos frontais desenvolvidos na borda anterior do céfalo como estruturas ornamentais, análogas e tendo seu desenvolvido em diferentes grupos, tornando-se freqüentes no Devoniano (Dalmanitidae, Phacopidae, Lichadidae, etc).



Outras formas de Trilobita desenvolvidos no pós-Cambriano são associadas especificamente a certos ambientes. Os Illaenidae (Figura 14, A - C), por exemplo, desenvolveram um céfalo e um pigídeo excepcionalmente lisos e um relevo totalmente abaulado, sugerindo um modo de vida cavador superficial. Essa superfície lisa refletiria a necessidade de reduzir a superfície de afundamento (Doyle, 1997). Segundo Ruppert & Barnes (1996), alguns táxons apresentavam um céfalo em forma de pá ou de arado, aparentemente adaptado para a escavação. Clarke (1913) descreveu tal morfologia para *Homalonotus noticus* (Figura 14, D - F), que teria a borda cefálica em forma de pá, com uma protuberância em forma de espinho. Essa protuberância poderia funcionar como arma de defesa ou como um acessório para cavar a lama no fundo do mar.

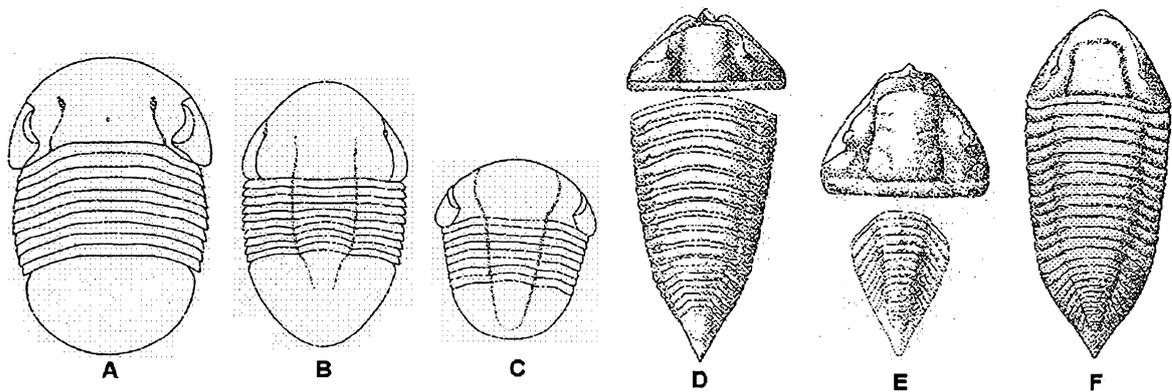


Figura 14 - Espécies sem espinho. A-C, Illaenidae, A, *Bumastus barriensis*; B, *Ectillaenus katzeri*; C, *Panderia triquetra*; D-F, Homalonotidae, D, *Homalonotus* spp; E, *Burmeisteria hershelii*; F, *Trimerus delphinocephalus* (modificada de Moore, 1959).

4.3.4. Olhos

Os olhos dos Trilobita são o sistema ótico mais antigo que se conhece. Seus olhos compostos são considerados similares aos dos crustáceos e insetos atuais, porém não homólogos (Clarkson, 1986). Os olhos variam desde muito pequenos, como observado em Harpidae, a muito grandes, como na maioria dos Cyclopygidae. Alguns grupos são desprovidos de olhos. A superfície visual normalmente assume um contorno reniforme (Moore, 1959), porém pode se apresentar ovalada ou circular (Grassé, 1949). Segundo Clarkson (1986), nos olhos reniformes, a extremidade anterior fica mais próxima da glabella do que a extremidade posterior. A superfície visual freqüentemente está situada entre o lobo palpebral (acima) e a plataforma do olho (abaixo). A plataforma do olho é uma área pouco ou não elevada da librígena,



porém em certos Trilobita, pode estar elevada verticalmente em forma de haste ou pedúnculo (Moore, 1959). A superfície visual é composta por uma série de omatídeos justapostos, olho holocroal (Figura 15, A), ou separados por uma membrana não refringente, olho esquizocroal (Figura 15, B). A maioria dos Trilobita possuiu olhos holocroais, sendo o tipo esquizocroal encontrado nos mais avançados Phacopinae (Fortey, 2001) e em alguns Cheiruridae (Whittington & Evitt, 1953 in Moore, 1959). Durante o Ordoviciano, o olho esquizocroal dos Phacopidae apresentava uma distribuição irregular dos omatídeos; no Devoniano, os omatídeos estavam arranjados em fileiras dorso-ventrais, ficando os menores omatídeos situados nas fileiras superiores (Crônier & Courville 2003).

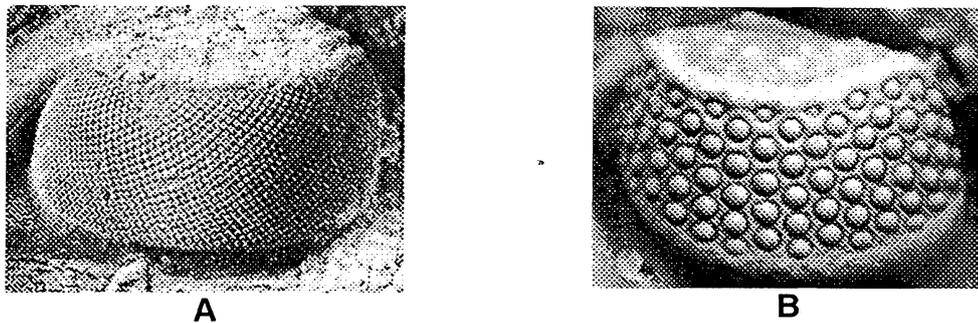


Figura 15 - Tipos de olhos. A, olho holocroal; B, olho esquizocroal (modificada de Gon, 2004).

Segundo Clarkson (1986), os olhos esquizocroais são um sistema ótico único não tendo nenhum equivalente atual. De acordo com Moore (1959), o olho esquizocroal é composto por lentes biconvexas, maiores e menos numerosas do que as lentes do olho holocroal. Essas lentes, em Phacopinae, apresentam contorno circular e em Cheiruridae, contorno hexagonal, sendo separadas por uma espessa esclerótica. O número de lentes pode variar de duas até algumas centenas e pode ser verificada uma variação intraespecífica, como observado em *Ormathops atava*, onde diferentes espécimes apresentaram de quinze até trezentas lentes. Conforme Henry *et al* (1989 in Crônier & Courville, 2003), os olhos esquizocroais são provavelmente derivações pedomórficas de olhos holocroais ancestrais. Crônier & Courville (2003) consideraram que a regressão gradual do complexo visual poderia ser uma resposta a diferentes ambientes. Assim, os Trilobita endobentônicos teriam olhos reduzidos e pouco funcionais.

Conforme Clarkson (1986), as lentes seriam normalmente compostas por duas unidades de natureza calcítica cuja diferença do índice de refração atuaria



como uma lente corretora capaz de corrigir o astigmatismo. Gál *et al* (2000) sugeriram que as lentes biconvexas do olho esquizocroal funcionariam como lentes bifocais, possibilitando simultaneamente a visão de perto e de longe. Assim, seriam capazes de localizar partículas em suspensão e pequenas presas, ao mesmo tempo em que detectavam a aproximação de um possível predador. Segundo Clarkson (1986), provavelmente animais com olhos esquizocroais foram capazes de ver com pouca intensidade luminosa e, portanto, teriam hábitos noturnos. Eldredge (1970 in Miller, 1976) sugeriu a mesma função para os olhos esquizocroais de *Phacops rana*.

Os autores Miller (1976) e Stockon & Cowen (1976 in Fortey & Owens, 1999), fundamentados no sistema visual sofisticado e em campos de sensibilidade altamente desenvolvidos, apresentaram argumentos mostrando que os Phacopida foram predadores. Stockon & Cowen (1976 in Fortey & Owens, 1999) afirmaram que o sistema visual do olho esquizocroal operava estereoscopicamente com um ângulo de 360°, sendo o único entre os Arthropoda. Clarkson & Levi-Setti (1975 in Fortey & Owens, 1999) consideraram os olhos Phacopida estruturas altamente evoluídas. Fortey & Owens (1999) concluíram que essa alta acuidade visual seria uma valiosa aquisição para animais predadores.



5. Resultados

Neste item estão descritas as estruturas com importância morfofuncional. Essas estruturas são o hipóstoma, a glabella, os espinhos e lapelas e os olhos.

HIPÓSTOMA

(Estampa 1; Figuras 1 e 2)

Material: Amostra NR3280.

Procedência: Ponta Grossa.

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Descrição: Borda anterior do hipóstoma não preservada. Borda posterior retilínea, mais larga ao centro e estreita em direção à borda lateral direita. Dois pares de pequenos e delicados espinhos: os posteriores retos e paralelos, sendo o direito completamente preservado; os laterais, curvados para trás, com o espinho direito completo e apenas parte da base do espinho esquerdo.

Discussão: O hipóstoma foi preservado em posição anatômica e relacionado ao gênero *Metacryphaeus* Reed, 1907 devido às semelhanças morfológicas de tórax e do pigídio.

Material: Amostra NR3203.

Procedência: Ponta Grossa.

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Descrição: Corpo mediano do hipóstoma bem preservado com difícil delimitação das bordas laterais e da borda posterior. Borda anterior parcialmente preservada. Porção inicial da asa anterior direita robusta, com base larga (aproximadamente um quarto da largura do corpo mediano) e com visível curvatura em direção à borda posterior, pouco preservada.

Discussão: O hipóstoma foi preservado em posição anatômica. Devido à morfologia do tórax e do pigídio, a amostra foi relacionada ao gênero *Metacryphaeus* Reed, 1907.



GLABELA

(Estampa 1; Figuras 3 a 7)

Material: Amostras NR5182, NR3129, NR3130, NR3202, NR3126, NR3099.

Procedência: Ponta Grossa (NR5182, NR3129, NR3130, NR3202, NR3126); Jaguariaíva (NR3099).

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Medidas: Comprimento: 12,0 mm; largura máxima: 13,0 mm e largura mínima: 9,0 mm.

Descrição: Glabela expandida anteriormente, uniforme na transição entre o lobo pré-occipital e o lobo frontal. Lobo pré-occipital pouco diferenciado dos lobos glabulares laterais. Lobo frontal bem diferenciado, discretamente convexo, com formato elíptico e não ultrapassando a margem anterior cefálica.

Discussão: As glabelas analisadas foram relacionadas ao gênero *Metacryphaeus* Reed, 1907 e a amostra NR3099 indeterminada. A glabela da amostra NR3099 não apresentou variações significativas em relação às demais.

Material: Amostras NR2265A, NR3104, NR3103, NR3054, NR3111, NR3127.

Procedência: Ponta Grossa (NR3127); Jaguariaíva (NR2265A, NR3104, NR3103, NR3054, NR3111).

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Medidas: Comprimento: 10,0 mm; largura máxima: 6,0; largura mínima: 5,0 mm.

Descrição: Glabela expandida na porção anterior. Transição entre o lobo pré-occipital e o lobo frontal uniforme. Lobo pré-occipital e lobos glabulares laterais pouco diferenciados. Lobo frontal diferenciado, moderadamente convexo, forma elíptica, não ultrapassando a margem anterior cefálica.

Discussão: As glabelas analisadas foram relacionadas aos gêneros *Paracalmonia* Struve, 1958. (NR2265A), *Pennaia* Clarke, 1913 (NR3104), *Calmonia* Clarke, 1913 (NR3054 e NR3111) e *Acastoides* Delo, 1935 (NR3127) e a amostra NR3103 indeterminada. A glabela da amostra NR3103 não apresentou diferenças marcantes.



As glabelas aqui descritas foram diferenciadas das anteriormente descritas devido à conspicua diferença entre as convexidades.

Material: Amostras NR3107.

Procedência: Jaguariaíva.

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Descrição: Glabela expandida anteriormente, abrupta transição entre o lobo pré-occipital e o lobo frontal. Lobo pré-occipital subdividido em lobo pré-occipital mediano ladeado por dois lobos de formato circular: os lobos laterais pré-occipitais. Lobo frontal bem diferenciado, moderadamente convexo, com formato circular.

Discussão: A amostra não identificada apresentou a glabela diferenciada das anteriores devido à morfologia do seu lobo pré-occipital, do encurtamento dos lobos glabulares laterais e do formato circular do lobo frontal.

A Tabela 1 apresenta a comparação da relação entre a largura máxima e a largura mínima das glabelas analisadas.

Amostra	Táxon	Largura Máxima (mm)	Largura Mínima (mm)	Relação L.Max./L.min.
NR3104	<i>Pennaia</i> sp.	6,0	4,0	1,50
NR3202	<i>Metacryphaeus</i> sp.	11,0	7,5	1,46
NR5182	<i>Metacryphaeus</i> sp.	13,0	9,0	1,44
NR3111	<i>Calmonia</i> sp.	12,0	8,5	1,41
NR3126	<i>Metacryphaeus</i> sp.	12,0	8,5	1,41
NR3054	<i>Calmonia</i> sp.	18,0	13,0	1,38
NR3099	<i>Metacryphaeus</i> sp.	12,5	9,0	1,38
NR3127	<i>Acastoides</i> sp.	5,0	4,0	1,25
NR3103	Indeterminado	16,0	13,0	1,23
NR2265A	<i>Paracalmonia</i> sp.	6,0	5,0	1,20
Média				1,37

Tabela 1 - Relação entre a largura máxima e a largura mínima da glabela.

ESPINHO E LAPELA

(Estampa 2; Figuras 1 a 6)

Material: Amostras NR2265A, NR3160A-B.

Procedência: Jaguariaíva.

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.



Medidas: Comprimento do espinho cefálico: 11 mm; largura máxima do espinho cefálico: 3,0 mm; comprimento do espinho pigidial terminal: 8,0 mm; comprimento do espinho genal direito: 3,0 mm; largura máxima do espinho genal direito: 0,8 mm.

Descrição: Espinho cefálico mediano de base larga, ápice agudo e delicado. Espinhos genais delicados, voltados para fora e para a região posterior, não maciços e com secção transversal circular. Espinhos pleurais torácicos delicados, voltados para fora e para a região posterior. Um espinho por segmento torácico, maiores nos primeiros segmentos. Espinhos pleurais pigidiais pequenos e delicados e espinho pleural terminal voltados para a região posterior.

Discussão: As amostras foram relacionadas ao Gênero *Paracalmonia* Struve, 1958. *Paracalmonia* é o Trilobita que possui mais espinhos entre os selecionados, apresentando espinhos compridos em todos os segmentos. Os delicados espinhos prolibrigenais não foram preservados.

Material: Amostra NR3054.

Procedência: Jaguariaíva.

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Medidas: Largura máxima do espinho cefálico: 6,0 mm.

Descrição: Espinho cefálico mediano incompleto, com base larga e secção transversal circular.

Discussão: A amostra foi relacionada ao gênero *Calmonia* Clarke, 1913. Devido à sua fragilidade, os pequenos espinhos genais não foram preservados.

Material: Amostra NR3104.

Procedência: Jaguariaíva.

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Medidas: comprimento do maior espinho pleural pigidial: 0,9 mm; largura máxima do maior espinho pleural pigidial: 0,3 mm.

Descrição: Espinhos pleurais pequenos e delicados, voltados para a região posterior.



Discussão: A amostra foi relacionada ao gênero *Pennaia* Clarke, 1913. *Pennaia* apresenta as regiões cefálica e torácica desprovidas de espinhos ou lapelas.

Material: Amostras NR3200, NR5182, NR3201.

Procedência: Ponta Grossa.

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Medidas: comprimento da maior lapela torácica: 3,0 mm; largura máxima da maior lapela torácica: 2,6 mm; comprimento da maior lapela pigidial: 3,0 mm; largura máxima da maior lapela pigidial: 2,0 mm.

Descrição: Lapelas quase tão largas quanto compridas, achatadas transversalmente e com ápices arredondados. Lapelas torácicas voltadas para trás e para fora e pigidiais voltadas para a região posterior.

Discussão: As amostras foram relacionadas ao gênero *Metacryphaeus* Reed, 1913. O último par de lapelas apresentou-se voltado para fora somente na amostra NR3201. A região cefálica de *Metacryphaeus* não apresentou espinhos. Em *Metacryphaeus* ocorrem lapelas ao invés de espinhos, diferenciando-se dos demais.

Material: Amostras 3287A-B-C.

Procedência: Jaguariaíva.

Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Descrição: Tórax e pigídio completamente desprovido de espinhos. Trilobação não perceptível. Segmentos torácicos indiferenciados e convexos dorsalmente, pigídio triangular, lateralmente em forma de cunha.

Discussão: As amostras foram relacionadas à Família Homalonotidae.

OLHO

(Estampa 2; Figura 7)

Material: Amostras NR3054, NR3129, NR3954A-B, NR3289.

Procedência: Ponta Grossa (NR3129); Jaguariaíva (NR3054, NR3954A-B, NR3289).



Repositório: Coleção de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

Medidas: Comprimento do olho: 5,75 mm; largura do olho: 2,50 mm.

Descrição: Olho esquizocroal, formato reniforme, não pedunculado. Aproximadamente 130 omatídeos dispostos em fileiras verticais (colunas) e horizontais (linhas), de diferentes diâmetros: os periféricos menores que os centrais.

Discussão: As amostras foram relacionadas ao Gênero *Metacryphaeus* Reed, 1907 (NR3129), *Calmonia* Clarke, 1913 (NR3054 e NR3289) e a amostra NR3954A-B com olho isolado, indeterminada.



6. Discussão

Os hipóstomas de *Metacryphaeus* apresentaram características que sugerem o hábito predatório e/ou necrófago. A amostra NR3280 apresentou dois pares de espinhos na margem posterior (Figura 16, C). A posição dos espinhos coincide com a posição dos espinhos do hipóstoma proposto por Clarke (1913) para *Metacryphaeus australis* (Figura 16, B). Segundo Fortey & Owens (1999), os hipóstomas com espinhos posteriores têm sido associados a hábitos predatórios e/ou necrófagos, como pode ser observado no hipóstoma do gênero *Paradoxides* (Figura 16, A).

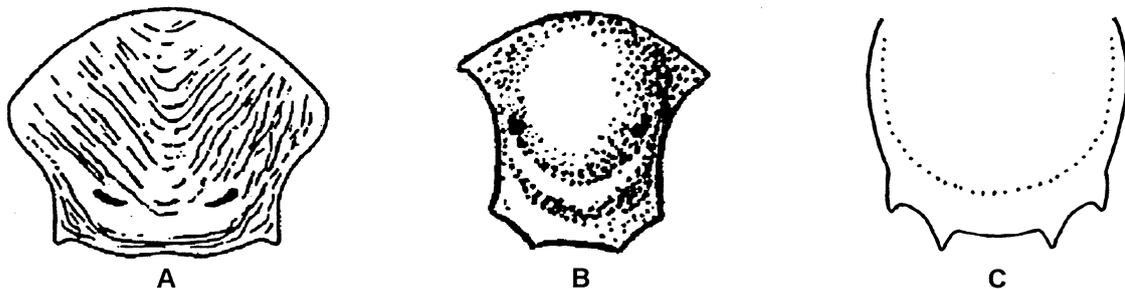


Figura 16 - Tipos de hipóstoma. A, hipóstoma com espinhos laterais de *Paradoxides gracilis* (modificada de Fortey & Owens, 1999); B, hipóstoma de *Metacryphaeus australis* (modificada de Clarke, 1913); C, reconstituição da margem posterior do hipóstoma de *Metacryphaeus* sp. (amostra NR3280).

A robustez e a acentuada curvatura da asa anterior direita do hipóstoma da amostra NR3203 fornece indícios de uma forte anexação do hipóstoma à dobra cefálica. Esta hipótese é corroborada por Whittington (1988b in Fortey & Owens, 1999) que propôs um hipóstoma rigidamente fixo para os Phacopida. Também concorda com Clarkson (1986) que afirmou que os hipóstomas com acentuadas curvaturas não seriam dotados de movimento. De acordo com Fortey & Owens (1999), os Trilobita com hipóstomas reforçados ou rigidamente fixos poderiam ser associados com o hábito predatório. A espécie *Olenoides serratus*, cujo hipóstoma está fusionado à placa rostral, foi considerada por Whittington (1980), como um organismo bentônico de hábito predatório, o que reforça a relação entre hipóstomas rígidos e hábitos predatórios e/ou necrófagos. A morfologia do hipóstoma associada à expansão anterior da glabela e a olhos esquizocroais bem desenvolvidos sugerem que *Metacryphaeus* poderia ter hábitos predatórios e/ou necrófagos.



Entre os Trilobita analisados foi observado um nítido padrão morfológico da glabela, que começa com a largura equivalente ao lobo axial e gradualmente se expande, diferenciando-se em um lobo frontal convexo dorsalmente. Tal verificação concorda com a afirmação de Fortey (1990), ou seja, que os Phacopida mais derivados apresentariam glabelas expandidas na região anterior. A média das relações entre a largura máxima e mínima (Tabela 1) foi de 1,37, o que equivale a uma expansão média de 37%. As maiores expansões foram observadas em *Pennaia*, *Metacryphaeus* e *Calmonia*.

Os lobos glabulares variaram em convexidade. *Pennaia* apresentou o lobo com maior convexidade, enquanto *Metacryphaeus*, o lobo de menor convexidade. De acordo com os autores Clarkson (1986) e Fortey & Owens (1999), uma expansão da glabela poderia servir como espaço adicional para reserva de alimento, uma vez que o estômago, contido na cavidade formada entre a glabela e o hipóstoma, aumentaria de tamanho. Baseado nessa afirmativa, os Trilobita da Formação Ponta Grossa apresentariam uma maior capacidade de reter alimentos. Esse aumento da capacidade seria obtido pela relação entre a expansão da glabela e a convexidade do lobo frontal e seria uma adaptação importante para diferentes hábitos alimentares. A glabela analisada na amostra NR3107 apresentou uma morfologia diferente da descrita anteriormente. O lobo pré-occipital é tri-partido, os lobos glabulares laterais se encurtam antes que o lobo frontal sofra uma discreta expansão, morfológicamente semelhante à glabela da Figura 10A. Considerou-se que essa morfologia possui um significado taxonômico. No entanto, a expansão do lobo anterior pode ter o mesmo significado funcional das demais glabelas.

Talvez alguns Trilobita da Formação Ponta Grossa possuíssem o hábito detritívoro conforme proposto por Eldredge (1971) para os Phacopida e Bruton & Haas (1999), para *Phacops* spp. Segundo Barcellos-Popp & Baldis (1989), cerca de 60 % da paleofauna do Membro Jaguariaíva foi representada por animais de hábitos suspensívoros. É provável que esse paleoambiente apresentasse uma grande quantidade de partículas em suspensão e, conseqüentemente, de detritos. Pode-se inferir que a pressão de seleção tenha dirigido as adaptações dos Trilobita, ao menos do Membro Jaguariaíva, para o hábito detritívoro.

Os corpos achatados e os olhos dorsais dos Trilobita da Formação Ponta Grossa indicam o hábito de vida bentônico. Além disso, esses organismos são



demasiadamente grandes em relação às formas consideradas de hábitos planctônicos ou nectônicos. Uma questão: esses Trilobita seriam epibentônicos ou endobentônicos? A morfologia funcional dos espinhos forneceu alguns indícios. *Paracalmonia* apresenta um grande espinho cefálico, um grande espinho pigidial posterior, espinhos pleurais ao longo de todo tórax e os maiores espinhos genais entre as amostras analisadas. Esses espinhos apresentam uma base larga, uma secção transversal circular e os ápices bastante agudos e tal morfologia sugere que os espinhos eram utilizados como estruturas de defesa. A base larga e a forma circular tornariam os espinhos mais rígidos, enquanto o ápice agudo poderia agredir o possível predador. Além disso, como já foi dito, os espinhos de *Paracalmonia* foram os maiores verificados e, portanto, ficariam expostos durante o enrolamento, conforme sugerido pelos autores Ruppert & Barnes (1996) e Doyle (1997). Os espinhos numerosos e grandes de *Paracalmonia* dificultariam o enterramento. Em *Calmonia* foi verificado um pequeno espinho cefálico de base larga. Clarke (1913) descreveu em *Calmonia signifer*, um curto espinho de base larga na margem anterior à glabella, pequenos espinhos localizados nas margens dos ângulos genais, uma franja pigidial composta por pequenos espinhos e um longo espinho terminal. É provável que os espinhos de *Calmonia* tivessem uma função semelhante aos espinhos de *Paracalmonia*, porém, menos eficientes para a proteção. Em *Pennaia* foi verificada uma franja pigidial formada por pequenos e delicados espinhos. Pigídios franjados foram observados por Clarke (1913) em *Calmonia signifer*, *Pennaia pauliana* e *Cryphaeus australis*, mas sua provável função fica ainda indeterminada.

De acordo com Clarskson (1986) e Doyle (1997), os espinhos poderiam atuar como suporte do corpo, distribuindo a massa e evitando que o corpo afundasse no substrato inconsolidado (Figura 13). Entre os Trilobita da Formação Ponta Grossa, *Metacryphaeus* apresentou expansões torácicas e pigidiais que foram interpretadas como lapelas e não como espinhos. As lapelas são estruturas largas e chatas e foram observadas ao longo de toda margem do tórax e do pigídio. Dessa forma, as lapelas aumentariam a superfície do corpo evitando o seu afundamento em substratos inconsolidados. Assim, considerou-se que *Metacryphaeus* teria desenvolvido hábitos epibentônicos e que as lapelas seriam uma adaptação para esse hábito de vida.



Doyle (1997) sugeriu que os Trilobita com o céfalo e o pigídio lisos e corpos abaulados refletiriam um modo de vida escavador. Essa morfologia foi observada nos Homalonotidae da Formação Ponta Grossa. Dessa forma inferiu-se o hábito infauna para esse grupo, o que já tinha sido sugerido por Clarke (1913) para a espécie *Homalonotus noticus* (Figura 14).

Todos os espinhos pareados ocorrem voltados para a região posterior. Esse padrão de morfologia foi interpretado como uma adaptação hidrodinâmica.

Os olhos observados são do tipo esquizocroal e apresentam forma reniforme. Diferentes autores concordam que essas características indicam animais predadores, o que pode ser inferido para *Metacryphaeus*. Em Moore (1959), os gêneros de Homalonotidae foram representados com olhos pouco desenvolvidos. De acordo com Crônier & Courville (2003), a regressão gradual dos olhos seria uma característica dos Trilobita endobentônicos, o que reforça a idéia do hábito infauna para os Homalonotidae analisados neste trabalho.



7. Conclusão

A morfologia do hipóstoma, da glabela, dos espinhos e lapelas e dos olhos dos Trilobita encontrados na Formação Ponta Grossa apresentam uma importância funcional e uma relação com os hábitos de vida. A análise dessas estruturas possibilitou as seguintes conclusões:

- Os hipóstomas indicam provável hábito predatório e/ou necrófago;
- As glabelas sugerem um aumento da capacidade estomacal;
- A morfologia dos espinhos indica função de defesa;
- As lapelas evitariam que o animal afundasse em substrato inconsolidado;
- Os olhos do tipo esquizocroal indicariam o hábito predatório e/ou necrófago.

Em relação aos hábitos de vida, o estudo possibilitou concluir:

- *Metacryphaeus* pode ser considerado como um animal epibentônico de hábito predatório e/ou necrófago por apresentar lapelas e hipóstoma rigidamente fixo com espinhos e olhos esquizocroais;
- *Paracalmonia* dificilmente teria um hábito endobentônico devido aos longos espinhos que dificultariam a escavação. Esses espinhos teriam a função de defesa;
- Os Homalonotidae podem ser considerados como animais de hábitos endobentônicos pela ausência de espinhos e acentuada convexidade do corpo;
- Não foi possível determinar o hábito de vida para *Calmonia*, *Pennaia* e *Acastoides*.



Referências Bibliográficas

- ASSINE, M.L.; SOARES, P.C.; MILANI, E.J. 1994. Seqüências Tectono-sedimentares Mesopaleozóicas da Bacia do Paraná, Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **24**(2):65-76.
- ASSINE, M.L. *et al.* 1998. Progradação Deltaica Tibagi no Devoniano Médio da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, **28**(2):125-134.
- AZEVEDO, I.; BOLZON, R.T.; SCHEFFLER, S.M. 2002. *Roteiro Paleontológico do Devoniano do Estado do Paraná*. In: PARANÁ, Sbg - Núcleo. (Org.). Roteiros Geológicos do Paraná. Ponta Grossa, 2002, v.1, p.35-41.
- BARCELLOS-POPP, M.T. 1985. *Revisão dos Trilobitas Calmoniideos e Comunidades Faunísticas da Formação Ponta Grossa, Devoniano, no Estado do Paraná*. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Tese de Doutorado, 112 p.
- BARCELLOS-POPP, M.T.; BALDIS, B.A. 1989. Trilobites y Comunidades Faunísticas de Devónico de la Formación Ponta Grossa (Parana, Brasil). *Revista Tecnica de YPF*, **10**: 219-227.
- BARCELLOS-POPP, M.T.; COIMBRA, J.C.; HAUCH, A. 1996. Revisão do gênero *Paracalmonia* Struve, 1958 (Pro Proboloides Clarke, 1913), Trilobita - Um ensaio em sistemática filogenética. *Gaia*, **12**:19-32.
- BOLZON, R.T.; AZEVEDO, I.; ASSINE, M.L. 2002. Sítio Jaguariaíva, PR. Invertebrados devonianos de grande importância paleobiogeográfica. In: SCHOBENHAUS, C. *et al* (eds.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*, DNPM: 33-37.
- BRITO, I.M. *et al.* 2000. Artrópodes. In: CARVALHO, I.S. (ed). *Paleontologia*. Rio de Janeiro, Interciência, 423-451.
- BRUTON, D.L.; HASS, W. 1997. Functional Morphology of Phacopinae (Trilobita) and the Mechanics of Enrolment. *Palaeontographica Abt, A*, **245**:1-43.
- BRUTON, D.L.; HASS, W. 1999. The anatomy and functional morphology of *Phacops* (Trilobita) from the Hunsrück Slate (Devonian). *Palaeontographica Abt, A*, **253**:29-75.
- CAMPBELL, K.S.W. 1975. The Functional Anatomy of Phacopid Trilobites: Musculature and Eyes. *Journal and Proceedings, Royal Society of New South Wales*, **108**:168-188.
- CARVALHO, M.G.P.; EDGECOMBE, G.D. 1991. Lower-early middle Devonian calmoniid trilobites from Mato Grosso, Brazil, and Related Species from Paraná. *American Museum Novitates*, **3022**:1-13.

- CARVALHO, M.G.P.; MELO, J.H.G.; QUADROS, L.P. 1987. Trilobitas Devonianos do flanco noroeste da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro, SBP, v. 2, p. 545-565.
- CRÔNIER, C.; COURVILLE, P. 2003. Variations du rythme du développement chez les trilobites Phacopidae néodévonien. *Comptes Rendus Palevol*, **2**:577-585.
- CLARKE, J.M. 1913. Fósseis Devonianos do Paraná. *Monografia da Divisão de Geologia e Mineralogia do Brasil*, **1**:1-353.
- CLARKSON, E.N.K. 1986. *Paleontologia de Invertebrados y su Evolución*. Madrid, Paraninfo, 289-336.
- CLARKSON, E.N.K.; AHLBERG, P. 2002. Ontogeny and Structure of a New, Miniaturised and Spine Olenid Trilobite from Southern Sweden. *Palaeontology*, **45**(1):1-22.
- DOYLE, P. 1997. *Understanding fossils - an introduction to invertebrate palaeontology*. Chichester, John Wiley, 220 -236.
- ELDREDGE, N. 1971. Patterns of cephalic musculatura in the Phacopina (Trilobita) and their phylogenetic significance. *Journal of Paleontology*, **45**:52-67.
- FORTEY, R.A. 1990. Ontogeny, Hypostome Attachment and Trilobite Classification. *Palaeontology*, **33**(3): 529-576.
- FORTEY, R.A. 2001. Trilobite Systematics: the last 75 years. *Journal of Paleontology*, **75**(6): 1141-1151.
- FORTEY, R.A.; OWENS, O. 1999. Feeding habits in trilobites. *Paleontology*, **42**(3):429-465.
- Gál, J. *et al.* 2000. Image formation by bifocal lenses in a trilobite eye? *Vision Research*, **40**:843-853.
- GRASSÉ, P. (ed.). 1949. *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie*. Paris, Masson, v. 6, 160-197.
- GON III, S. 2004. A Guide to the Orders of Trilobites. Disponível em <http://www.aloha.net/%7Esmgon/ordersoftrilobites.htm> (Acessado em 22 de maio de 2004).
- HUPÉ, P. 1953. Classe des Trilobites. In: PIVETEAU, J. *Traité de Paléontologie*. Paris: Masson, v.3, 45-246.
- LANGE, F.W.; PETRI, S. 1967. The Devonian of the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências*, **21/22**: 5-55.
- LIMA, A.P. 1997. *Tafonomia Comparada dos Trilobitas Calmoniídeos e Homalotídeos, da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Região de Jaguariaíva,*

PR: *Implicações Paleobiológicas e Paleoecológicas*. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Monografia de Bacharelado, 46 p.

MENDES, J.C. 1988. *Paleontologia Básica*. São Paulo, Queiroz-Edusp, 347 p.

MILLER, J. 1976. The Sensory Fields and Life Mode of *Phacops rana* (Green, 1832) (Trilobita). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **69**(16):339-367.

MOORE, R.G. (ed.). 1959. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part O, Arthropoda I. New York: Geological Society of American and University Kansas, 560 p.

MOORE, R.C.; LALICKER, C.G.; FISCHER, A.G. 1952. *Invertebrate Fossils*. London, McGraw-Hill, 475-520.

QUADROS, L.P. 1999. Silurian-Devonian acritarch assemblages from Paraná Basin: an update and correlation with Northern Brazilian basins. In: RODRIGUES, M.A.C.; PEREIRA, E. (eds.). *Ordovician-Devonian Palynostratigraphy in Western Gondwana: Update, Problems and Perspectives*. UERJ: 105-145.

RUPPERT, E.E.; BARNES, R.D. 1996. *Zoologia dos Invertebrados*. São Paulo, Roca, 577-597.

STRUVE, W. 1958. Über einige Fälle von Homonymie bei Gattungen der Phacopacea. *Senckenbergiana Lethae*, **39**:301-302.

STITT, J.H. 1976. Functional Morphology and Life Habits of the Late Cambrian Trilobite *Stenopilus pronus* Raymond. *Journal of Paleontology*, **50**(4):561-576.

VANNIER, J. *et al.* 2003. Cosmopolitan arthropod zooplankton in the Ordovician seas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **195**:173-191.

WHITTINGTON, H.B. 1980. Exoskeleton, Molt Stage, Appendage Morphology, and Habits of the Middle Cambrian Trilobite *Olenoides serratus*. *Palaeontology*, **23**(1):171-204.

WHITTINGTON, H.B. 1997. Illaenidae (Trilobita): Morphology of Thorax, Classification, and Mode of Life. *Journal of Paleontology*, **71**(5), 878-896.

ANEXO – ESTAMPAS

ESTAMPA 1

Estampa 1

Figura 1 - Hipóstoma com borda anterior retilínea e com dois pares de espinhos (NR3280).

Figura 2 - Hipóstoma com corpo mediano bem preservado e asa anterior direita robusta (NR3203).

Figuras 3 - Glabela expandida anteriormente atribuída a *Acastoides* Delo, 1935 (NR3127).

Figura 4 - Glabela pouco expandida anteriormente com lobo pré-occipital tri-partido (NR3107).

Figura 5 - Glabela expandida anteriormente atribuída a *Calmonia* Clarke, 1913 (NR3111).

Figura 6 - Glabela, atribuída a *Pennaia* Clarke, 1913, com expansão anterior (NR3104).

Figura 7 - Glabela, atribuída a *Metacryphaeus* Reed 1907, expandida anteriormente (NR3130).

Observação: todas as figuras com escala 5 mm.



ESTAMPA 2

Estampa 2

Figura 1 - Vista geral de *Paracalmonia* Struve, 1958 (NR2265A).

Figura 2 - Detalhe da figura anterior mostrando o espinho cefálico.

Figura 3 - Espinho pigidial posterior, detalhe da Figura 1.

Figura 4 - Detalhe da Figura 1 mostrando o espinho genal direito.

Figura 5 - Lapelas no tórax e pigídio de *Metacryphaeus* Reed, 1907 (NR3108).

Figura 6 - Pigídio e parte do tórax de Homalonotidae (NR3287A).

Figura 7 - Detalhe do olho mostrando os omatídeos (NR3054).

Observação: todas as figuras com escala 5 mm.



1



2



3



4



5



6



7

Correção gramatical e de estilo: Maria do Desterro Brisolla Maciel Barros