

# Paleoautoecologia dos brachiopoda da associação “*Schuchertella*” *Agassizi* (Rathbun 1874) - *Ptychopteria Eschwegei* (Clarke 1899), formação Maecuru, Devoniano médio da bacia do Amazonas

L. C. M. O. Ponciano<sup>1,2</sup>, D. M.C. Machado<sup>1</sup>, A.C.G. Faria<sup>1,2</sup>, A.C.M. Vieira<sup>1,3</sup>, A.R. Souza<sup>1,4</sup>  
& K.P. Lima<sup>1,2</sup>

1 Departamento de Ciências Naturais, UNIRIO; Av Pasteur, 458, Prédio da ECB/CCET, Urca, RJ 22.240-290. deusana@unirio.br

2 Bolsista IC/UNIRIO - luizapaleoarte@yahoo.com.br, carolgelmini@hotmail.com, kellybibli@yahoo.com.br

3 Bolsista extensão/UNIRIO – carolinda\_maciel@yahoo.com.br

4 Bolsista IC/FAPERJ – emsiano@yahoo.com.br

**Abstract** The brachiopoda paleoautoecology of the “*Schuchertella*” *agassizi* - *Ptychopteria eschwegei* assemblage, Maecuru Formation, Middle Devonian of Amazon basin, was inferred based on functional analysis, similarities with the living forms and sedimentological characteristics. The specimens were preserved in external and internal moulds of disarticulated valves. Twelve species were identified in this assemblage. “*Schuchertella*” *agassizi* (Rathbun 1874); “*Chonetes*” *freitasi* (Rathbun 1879); *Protoleptostrophia* sp. and *Patriaspirifer* (?) cf. *P. duodenarius* (Hall 1843) probably were filter-feeding epibenthic recumbent (free-lying) forms, settling obliquely on the sediment of different ways. “*Pustulatia*” (?) *curupira* (Rathbun 1874); *Camaratoechia* (?) aff. *C. sappho* (Hall 1867); *Tropidoleptus carinatus* (Conrad 1857); *Discomyorsthis hartti* (Rathbun 1879); *Platyorthis nettoana* (Rathbun 1874); *Amphigenia elongata* (Vanuxem 1842); *Derbyina jamesiana* (Hartt & Rathbun 1874) and “*Podolella*” *rathbuni* (Clarke 1899) showed a filter-feeding epibenthic pedicle attached mode of life. Although fixosessile species were more diversified, the recumbent ones dominated quantitatively the assemblage, mainly “*Schuchertella*” *agassizi* and “*Chonetes*” *freitasi*. This species probably inhabited moderate-agitated waters because the recumbent forms did not tolerate very turbulent waters. The morphologic and adaptive diversities of brachiopods and other fossil groups inferred agitated, well-oxygenated, normal salinity and temperate waters, near the coast. The substrate of this epifauna was preferentially composed of coarse-medium grains.

**Palavras-chave:** Paleoautoecologia, Brachiopoda, Formação Maecuru, Devoniano Médio, Bacia do Amazonas.

**Keywords:** Paleoautoecology, Brachiopoda, Maecuru Formation, Middle Devonian, Amazon Basin.

**INTRODUÇÃO** A bacia do Amazonas ocupa uma área de aproximadamente 500.000 km<sup>2</sup>, estendendo-se pelos estados do Amazonas, Pará e Amapá. Delimita-se a oeste com a Bacia do Solimões por intermédio do Arco de Purus e a leste pelo Arco do Gurupá; ao norte é limitada pelo Escudo das Guianas e ao sul pelo Escudo Brasileiro (Cunha *et al.* 1994). Apresenta quatro seqüências sedimentares: Ordoviciano-Devoniano; Devoniano-Carbonífero; Carbonífero-Triássico e Cretáceo-Terciário.

A formação Maecuru está inserida na seqüência devoniana-carbonífera e é caracterizada por camadas de arenitos e pelitos flúvio-deltaicos a neríticos. Encontra-se dividida em dois membros: membro Jatapu e membro Lontra. Esse último é identificado por arenitos brancos a cinzas de estratificação cruzada, intercalados por conglomerados e poucos siltitos, apresentando em seu topo macrofósseis marinhos.

Os afloramentos fossilíferos do Membro Lontra são compostos por arenitos finos a grossos com

estratificação cruzada tipo “hummocky”, encontrados somente no flanco norte e em subsuperfície. Melo (1988) caracterizou esses sedimentos como tempestitos, devido à estrutura sedimentar e ao posicionamento caótico dos fósseis na rocha matriz. O ambiente deposicional mais provável seria um sistema de leques deltáicos interrompidos por uma rápida e curta ingressão marinha. Com base em recentes datações palinológicas (Loboziak & Melo 2000 *apud* Fonseca 2001), o membro Lontra é considerado como de idade Neo-Emsiana a Eifeliana, mas as camadas fossilíferas se restringem ao Mesodevoniano (Fig. 1).

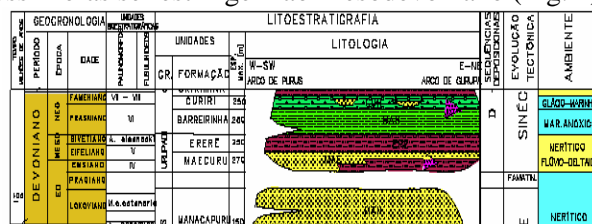


Figura 1. Carta estratigráfica da Bacia do Amazonas (Cunha *et al.*, 1994)

Os fósseis estudados foram coletados nos afloramentos do rio Maecuru, estado do Pará, sendo equivalentes aos estratos superiores da Formação Maecuru.

Dentre esses, os grupos fósseis mais abundantes no membro Lontra são os braquiópodes, bivalves e tentaculídeos, mas também estão presentes trilobitas, crinóides, briozoários, conularídeos e gastrópodes.

A referida macrofauna pode ser dividida em duas associações, cada qual representando um paleoambiente distinto (Machado *et al.* 1996, Moraes Rêgo & Machado 1998).

A Associação I, presente nos arenitos finos, com predominância de *Mucrospirifer katzeri* (Clarke 1913) e *Ptychopteria eschwegeyi* (Clarke 1899), indica um ambiente marinho raso, numa posição batimétrica um pouco mais profunda do que a outra associação e com águas calmas. Isto é confirmado pela presença abundante de espiriferídeos e distribuição restrita de briozoários e conularídeos, característicos de ambientes de baixa energia.

A Associação II, característica dos arenitos médios a grossos, com a preponderância de "*Schuchertella*" agassizi (Rathbun 1874) e *Ptychopteria eschwegeyi* (Clarke 1899), denota a existência de um ambiente marinho com águas rasas e turbulentas, ou seja, próximas à costa.

Alguns trabalhos de reconstituição da Associação I - *Mucrospirifer katzeri* - *Ptychopteria eschwegeyi* já foram realizados (Lima & Machado 1999, Machado *et al.* 2003, Ponciano 2005), entretanto nenhum estudo paleoautoecológico mais detalhado para esses microfósseis foi efetuado, com exceção de Machado (1990) para os bivalves. Com o objetivo de aumentar as informações disponíveis sobre os organismos da Formação Maecuru e dar continuidade aos trabalhos já realizados, esse estudo se concentrou na paleoautoecologia dos braquiópodes, resultante do início da reconstituição paleoecológica e paleoambiental da associação II.

**ÁREA DE ESTUDO** As localidades de coleta no rio Maecuru estão entre as longitudes 54°22' e 54°23' W e latitudes de 1°34' e 1°35' S. Durante a Expedição Orville A. Derby a localização aproximada dos locais de coleta de Derby (1876) e Katzer (1903) ao longo do rio Maecuru, no membro Lontra, foram identificados como: OAD 2, OAD 3, OAD 4, OAD 4A, OAD 4B, de acordo com a caderneta de campo do geólogo José H. G. de Melo (Fig. 2).

O material estudado é proveniente das seguintes localidades (Fonseca 2001):

Localidade OAD 4 (Amostras 94): margem direita do rio Maecuru, cerca de 400 m a montante da cachoeira Teuapixuna ou Alagação e cerca de 1,5 km

a montante da foz do igarapé Ipixuna no rio Maecuru. Arenitos quartzosos finos intercalados com lâminas de argila; arenitos quartzosos de granulometria média a fina; arenitos quartzosos médios a grossos e arenitos quartzosos grossos.

Localidade OAD 4A (Amostras 94 A): cachoeira Teuapixuna ou Alagação, cerca de 1,2 km a montante da foz do igarapé Ipixuna no rio Maecuru. Arenitos quartzosos de granulometria média a grossa.

Localidade OAD 4B (Amostras 94 B): rio Maecuru, na cachoeira Teuapixuna, pouco a jusante da amostragem 94 A. Arenitos de granulometria média a fina recristalizada.

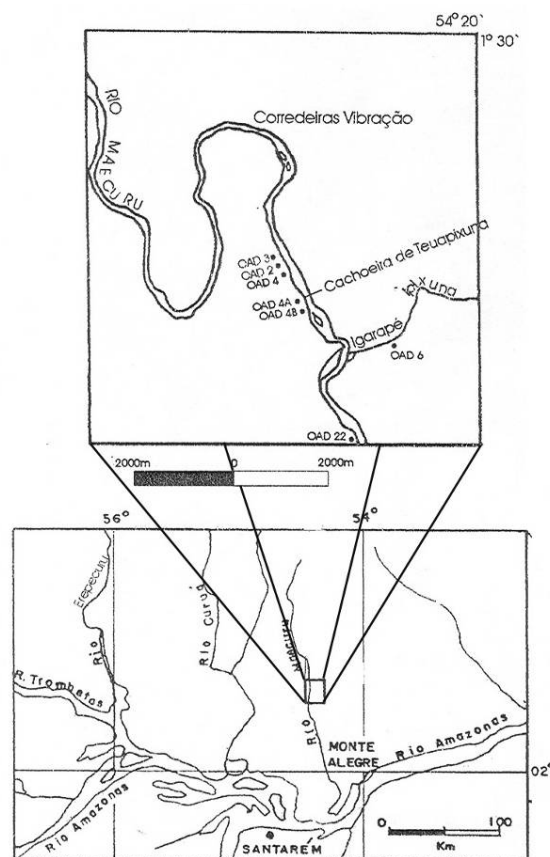


Figura 2. Mapa de localização dos afloramentos estudados. (modificado de Machado *et al.* 1996)

**MATERIAL E MÉTODOS** Foram analisadas 43 amostras, depositadas na coleção do Laboratório de Estudos de Comunidades Paleozóicas da UNIRIO, sendo que duas espécies não foram encontradas nesse material. Para tanto, foram utilizadas as ilustrações de Carvalho (1975).

Os braquiópodes estudados estão representados por moldes externos e internos, simples ou compostos de valvas ventrais e dorsais. A maioria das valvas está desarticulada e disposta caoticamente em pavimento nos arenitos médios a grossos. Algumas apresentaram superfície desgastada em diferentes níveis, revelando

abrasão. Essas características indicam que os organismos ficaram expostos antes do soterramento definitivo. Porém, esses sinais não são muito acentuados, indicando uma origem paraúctone. A diversidade de formas e tamanhos das amostras sugere que houve mortandade em massa sem posterior seleção hidrodinâmica.

O tipo de preservação encontrada dificultou uma análise detalhada da morfologia funcional dos organismos, pois não permitiu o reconhecimento de alguns caracteres diagnósticos necessários para inferir os hábitos de vida. Foram analisados espécimes de cada espécie, pontuando os caracteres mais importantes e os interpretando segundo sua possível função. Para a identificação dos caracteres diagnósticos e dos prováveis hábitos de vida dos braquiópodes foram utilizadas as seguintes bibliografias: Richardson (1997); Harper & Moran (1997) e Clarkson (1998).

**PALEOAUTOECOLOGIA** Estão presentes na associação II - “*Schuchertella*” *agassizi* - *Ptychopteria eschwegeii* 12 espécies de braquiópodes, identificadas como “*Schuchertella*” *agassizi* (Rathbun 1874); “*Chonetes*” *freitasi* (Rathbun 1879); *Protipleptostrophia* sp.; “*Pustulatia*” (?) *curupira* (Rathbun 1874); *Patriaspirifer* (?) cf. *P. duodenarius* (Hall 1843); *Camaratoechia* (?) aff. *C. sappho* (Hall 1867); *Tropidoleptus carinatus* (Conrad 1857); *Discomyorthis hartti* (Rathbun 1879); *Platyorthis nettoana* (Rathbun 1874); *Amphigenia elongata* (Vanuxem 1842); *Derbyina jamesiana* (Hartt & Rathbun 1874) e “*Podolella*” *rathbuni* (Clarke 1899).

Exclusivamente marinhos e suspensívoros, todas as formas estudadas são epifaunísticas, podendo ser fixas por pedículo ou reclinantes livres (com pedículo ausente ou não funcional).

Por meio da análise morfofuncional dos moldes deixados pelas valvas no sedimento, além da comparação com as formas viventes e características do sedimento, pôde-se inferir os prováveis hábitos de vida.

Dentro do Filo Brachiopoda, Subfilo Rhynchonelliformea, Ordem Strophomenida, foram analisadas as espécies “*Schuchertella*” *agassizi*, “*Chonetes*” *freitasi* e *Protipleptostrophia* sp., que apresentariam hábito reclinante sobre a valva ventral por possuírem conchas com perfil plano-convexo a côncavo-convexo, contorno sub-quadrado a sub-retangular e sistema pedicular ausente ou reduzido (Fig. 3). Posicionar-se-iam de modo oblíquo ao sedimento para facilitar o funcionamento do lofóforo e o escoamento do sedimento para fora da valva dorsal, por meio de costelas regulares dispostas radialmente. A região de maior convexidade próxima

ao umbo da valva ventral lhes proporcionaria estabilidade ao posicionar o centro de gravidade e a margem posterior próximo ao sedimento. A valva dorsal plana a côncava ofereceria menor resistência contra as correntes, diminuindo o arrasto. A maior convexidade afastaria a comissura do sedimento, prevenindo o entupimento do lofóforo. Valvas finas, com largura máxima próxima da linha de charneira e regiões póstero-laterais achatadas auxiliariam na sustentação, evitando que o organismo afundasse no sedimento móvel. Na espécie “*Chonetes*” *freitasi*, espinhos ortomorfos oblíquos lhe proporcionariam uma maior fixação, devido à aglutinação de partículas ou simples fixação mecânica.

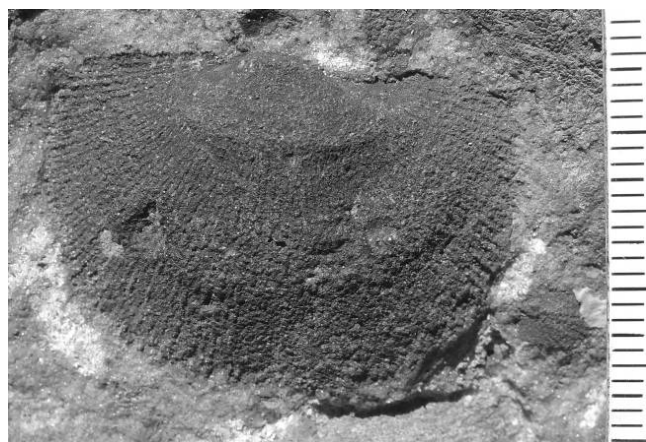


Figura 3. “*Schuchertella*” *agassizi* – valva ventral (UNIRIO 135-BQ) – hábito de vida reclinante livre sob a valva ventral

A Ordem Spiriferida está representada por duas espécies, sendo que “*Pustulatia*” (?) *curupira* apresentaria hábito fixo, posicionando-se quase perpendicularmente ao sedimento e *Patriaspirifer* (?) cf. *P. duodenarius* teria hábito reclinante sobre a valva dorsal (Fig. 4). O sistema de dobra e sulco característico de ambas auxiliaria na separação das correntes inalantes laterais da exalante média, aumentando a eficiência da alimentação. No caso de “*P.*” (?) *curupira*, a concha levemente biconvexa (quase plano-convexa) de contorno alado facilitaria sua permanência acima do substrato e sua espessura reduzida diminuiria o efeito das correntes de fundo. O pedículo emergiria por meio do deltírio aberto que ocupa mais de um terço da sua interárea. *P.* (?) cf. *P. duodenarius*, apesar de possuir um pedículo emergindo por intermédio do deltírio triangular, possivelmente é de hábito mais reclinante do que fixo, pois o mesmo parece ter função reduzida, sendo a concha a principal responsável pela estabilidade no sedimento.





Figura 4. *P. cf. P. duodenarius* – valva ventral (UNIRIO 071-BQ) – hábito de vida reclinante sob a valva dorsal com pedículo de função reduzida

Inserida na Ordem Rhynchonellida, está a espécie *Camaratoechia* (?) aff. *C. sappho*, cujo hábito seria fixo, mas livre na lâmina d' água, por apresentar pedículo emergindo de um forâmen. Sua concha biconvexa, ornamentada por costelas largas, diminuiria a força de arrasto das correntes. A comissura em ziguezague aumentaria a eficiência da filtração sem que o organismo tivesse que abrir mais as valvas, ficando menos exposto à predação e ao entupimento do lofóforo por sedimento.

Pertencentes à Ordem Orthida estão presentes as espécies *Tropidoleptus carinatus*, *Discomyorsthis hartti* e *Platyorthis nettoana*, que apresentariam hábito fixo, próximas ao substrato (Fig. 5). Suas valvas ventrais apresentam um deltírio aberto, por onde emergiria o pedículo de fixação. As valvas dorsais, ornamentadas por costelas finas que se irradiam do bico para as margens, enfrentariam a ação das correntes, enquanto as regiões mais convexas da concha ficariam próximas ao sedimento, melhorando a estabilidade.

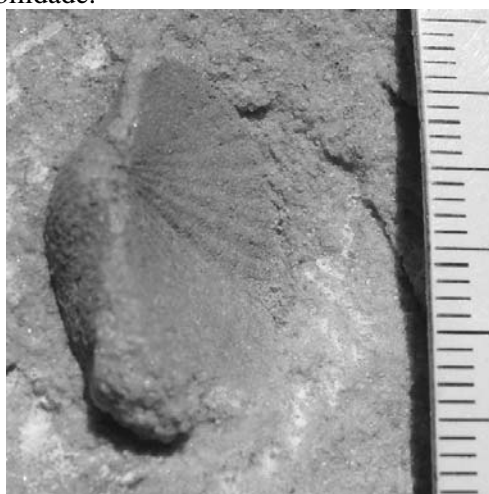


Figura 5. *Tropidoleptus carinatus* – valvas parcialmente articuladas (UNIRIO 313-BQ) - hábito de vida fixo por pedículo, junto ao sedimento

Dentro da Ordem Terebratulida, as espécies *Amphigenia elongata*, *Derbyina jamesiana* e "*Podolella*" *rathbuni* apresentariam hábito fixo (Fig. 6). Todas são biconvexas, de contorno suboval a elíptico alongado longitudinalmente, posicionando suas comissuras bem afastadas do substrato. Apresentam um forâmen arredondado ou oval para a saída do pedículo, mas de tamanhos diferentes. *A. elongata* possui uma abertura pedicular mínima e um sistema muscular forte, inferindo uma posição perpendicular com a região posterior (de largura máxima) junto ao sedimento, favorecendo sua estabilidade. De outro modo, *D. jamesiana* e "*P.*" *rathbuni*, com aberturas pediculares maiores, ficariam mais afastadas do substrato e livres na lâmina d' água.



Figura 6. *Amphigenia elongata* – valva braquial (UNIRIO071-BQ) – hábito de vida fixo por pedículo, junto ao sedimento

**DISCUSSÃO** Os braquiópodes apresentaram imensa diversidade e abundância nas comunidades bentônicas dos mares epicontinentais rasos do Paleozóico, sendo os organismos dominantes. O pico de diversidade, durante a irradiação adaptativa no Ordoviciano e Devoniano, ficou evidenciado pela maior diversidade das conchas encontradas no registro fóssilífero.

Nas formas paleozóicas ocorrem formas com ou sem sistema pedicular, sendo que o pedículo poderia estar presente, ausente ou não ser funcional. Nos dois últimos casos, a concha governaria o relacionamento com o substrato, ao invés do sistema pedicular. Essas formas livres apresentaram uma variação espetacular de adaptações, conseguindo manter a estabilidade por meio de meios alternativos de ancoragem no sedimento, como a fixação por espinhos, interáreas bem desenvolvidas e suporte maximizado por uma maior superfície de contato com o sedimento,



posicionando o centro de gravidade do organismo mais próximo do substrato.

Essa diversidade morfológica foi constatada na associação bentônica II da Formação Maecuru após a análise morfofuncional dos caracteres preservados, tais como sistema pedicular, perfil e contorno das valvas, posicionamento da largura máxima, tipo e grau de ornamentação e tamanho total atingido pelos exemplares adultos.

Na associação II da Formação Maecuru, a espécie de braquiópode “*Schuchertella*” *agassizi* domina quantitativamente, seguida pelas espécies “*Pustulatia*” (?) *curupira* e “*Chonetes*” *freitasi*. Em proporção muito menor, estão as espécies *Camaratoechia* (?) aff. *C. sappho* e *Tropidoleptus carinatus*. As espécies restantes não representam um percentual significativo nessa associação, perfazendo menos de 10% do total de braquiópodes (Moraes Rêgo 1997).

Sendo assim, verificou-se a predominância das formas reclinantes sobre as fixas, sendo que ambas se relacionavam intimamente com o substrato. Essa associação parece refletir uma movimentação moderada das águas, pois as formas reclinantes não suportariam um ambiente de alta energia. Também não seriam águas muito calmas, pois a diversidade e adaptações das formas de braquiópodes e dos outros grupos (principalmente as formas infaunísticas e epifaunísticas fixas) sugerem um ambiente com águas agitadas, bem oxigenadas, de salinidade normal e temperadas. O substrato com o qual se relacionavam

em vida seria composto principalmente por sedimentos de granulometria média a grossa.

A proximidade da costa dessa associação fossilífera está reforçada pela presença de estrofomenídeos, productídeos e ortídeos. “*Schuchertella*” *agassizi*, o tipo Chonetacea encontrado, compatível com o morfotipo A de Fonseca & Machado (1999) e *Tropidoleptus carinatus*, elementos faunísticos encontrados nas associações características de plataforma interna e média, reforçam as características paleoambientais inferidas.

**CONCLUSÃO** A associação “*Schuchertella*” *agassizi* - *Ptychopteria eschwegeii* apresenta uma diversidade acentuada de braquiópodes quando comparada com outras associações devonianas brasileiras.

Ocorre qualitativamente uma predominância de espécies com hábito fixo por pedículo, entretanto quantitativamente as formas reclinantes são dominantes, devido à abundância da espécie “*Schuchertella*” *agassizi* sobre todas as demais, além da presença significativa de “*Chonetes*” *freitasi*.

Os organismos presentes na associação II indicam um ambiente de energia intermediária, com águas de movimentação moderada, bem oxigenadas, de salinidade normal e temperadas, posicionados próximos à linha de costa. Isto foi corroborado pelos tipos de hábitos de vida adotados pelos braquiópodes estudados e pelas espécies de estrofomenídeos, productídeos e ortídeos encontrados nessa associação.

## Referências

- BOUCOT A.J. 1975. *Evolution and extinction rate controls*. Amsterdã, Elsevier. 427p.
- CARVALHO R.G. 1975. Braquiópodes Devonianos da Bacia Amazônica (Orthida, Strophomenida, Spiriferida e Terebratulida). *Boletim Paraense Emílio Goeldi*, **21**: 19-35.
- CLARKSON E.N.K. 1998. *Invertebrate Paleontology and evolution*. London, Blackwell Science, 425 p.
- CUNHA P.R.C., GONZAGA F.G., COUTINHO L.F.C. & FEIJÓ F.J. 1994. Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **8**:47-55.
- FONSECA V.M.M. & MELO J.H.G. 1987. Ocorrência de *Tropidoleptus carinatus* (Conrad) (Brachiopoda, Orthida) na Formação Pimenteira, e sua Importância Paleobiogeográfica. In: X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro, *Anais...* **2**: 505-537.
- FONSECA V.M.M. & MACHADO D.M.C. 1999. Morfotipos de Chonetacea (Brachiopoda) como bioindicadores de paleoambientes do Devoniano Médio das bacias do Amazonas e Parnaíba. In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato, CE, SBP. *Boletim de Resumos*, p:42-43.
- FONSECA V.M.M. 2001. *Brachiopoda (Stropheodontoidea, Chonetoidea e Delthyridioidea) do Devoniano Médio das Bacias do Amazonas e Parnaíba*. Tese do Doutorado em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade do Rio de Janeiro, 167 p.
- HARPER D.A.T. & MORAN R. 1997. Fossils explained 20: Brachiopod life styles. *Geology today*, p.235-238.
- LIMA C.V. & MACHADO D.M.C. 1999. Reconstrução tridimensional da Associação Acrospirifer katzeri-Ptychopteria eschwegeii da Formação Maecuru (Devoniano Médio), Bacia do Amazonas, Pará. In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato, CE, SBP. *Boletim de Resumos*, p:60.
- MACHADO D.M. C.1990. *Biválvios Devonianos da Bacia do Amazonas (Formações Maecuru e Ererê): Considerações Sistemáticas e Paleoautoecológicas*. Tese de Mestrado em Geologia, Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro, 228p.
- MACHADO D.M.C., FONSECA V.M., RÊGO L.V.M. 1996. Estudos Preliminares sobre a distribuição dos macrofósseis na Formação Maecuru do Devoniano Médio da Bacia do Amazonas, Pará. In:



- Simpósio Latino-Americano do Siluro-Devoniano*, Ponta Grossa. Anais...p.237-245.
- MACHADO V.D., SOUZA A.R., PINTO F.M., FERREIRA M.F.A. & MACHADO D.M.C. 2003. A importância dos dioramas no Ensino de Paleontologia. In: XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Brasília, DF, SBG. *Boletim de Resumos*, p:180.
- MELO J.H.G. 1988. The Malvinokáffrica Realm in the Devonian of Brasil. In: McHILLAN N.M., EMBRY A.F., GLASS D.J. (eds.). *Devonian of the World Canadian Society of Petroleum Geologists*, Memoir, **14**:667-703.
- MORAES RÊGO L.V. 1997. *Distribuição Espacial e Considerações Paleoambientais dos Macrofósseis da Formação Maecuru (Devoniano Médio)*. Monografia de graduação em Ciências Biológicas, Rio de Janeiro, UNI-RIO, 62p.
- MORAES RÊGO L.V. & MACHADO D.M.C. 1998. Caracterização das Associações faunística do Membro Lontra/Formação Maecuru (Devoniano Médio) Bacia do Amazonas. In: XXII CONGRESSO Brasileiro de Zoologia, Recife, PE, SBZ. *Boletim de Resumos*, p:363.
- PONCIANO L.C.M.O. 2005. O Mar Devoniano (ilustração em pastel seco e material paradidático). In: XIX Congresso Brasileiro de Paleontologia e VI Congresso Latino Americano de Paleontologia.
- RICHARDSON J.R. 1997. Ecology of Articulated Brachiopods. In: MOORE, R. *Treatise on Invertebrate Paleontology*, American Geological Society, University of Kansas Press, Brachiopoda revised, Part H, vol. 1, p: 441-471.
- STANLEY S.M. 1970. Relation of Shell Form to Life Habits of the Bivalvia (Mollusca). *Geol. Soc. America. Boulder*, Memoir, p.125 – 296.