

# Lingulídeos: revisão dos conceitos morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivos, paleo-ecológicos e a importância do grupo no Devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil

## Lingulids: a revision of the morpho-anatomical, physiological, reproductive and paleoecological concepts and the importance of this group for the Devonian in Campos Gerais region, Paraná State, Brazil

*Carolina Zabini*

Programa de Pós-Graduação em Geociências da  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

*Elvio Pinto Bosetti*

*Rodrigo S. Horodyski*

*Willian M. K. Matsumura*

Universidade Estadual de Ponta Grossa

**Resumo:** O presente trabalho aborda questões relacionadas aos fósseis de lingulídeos da Sucessão devoniana da Bacia do Paraná, região dos Campos Gerais, Brasil. Aspectos referentes à biologia e ecologia de lingulídeos atuais foram levantados e descritos em conjunto a considerações relativas aos fósseis. São descritos os tipos de fossilização ocorrentes. Considerações sobre a importância dos lingulídeos na interpretação paleoambiental da Formação Ponta Grossa são ainda brevemente relatadas.

Palavras-chave: Lingulídeos, Devoniano, Braquiópodes, Formação Ponta Grossa

**Abstract:** The present paper discusses questions related to fossil lingulids of the Devonian series in the Paraná Basin, Campos Gerais region, Brazil. It investigates and describes biological and ecological aspects of extant lingulids in association with considerations on fossil members of the same group. Also, different types of fossilization are described. Some considerations are briefly made on the importance of lingulids in the paleo-environment of the Ponta Grossa Formation.

Key words: Lingulids, Devonian, Brachiopods, Ponta Grossa Formation.

### INTRODUÇÃO

Lingulídeos são braquiópodes infaunais que possuem o corpo protegido por uma concha formada por duas valvas

organofosfáticas suavemente convexas (estampa 1), como elemento articulador das valvas apresentam um complexo arranjo muscular.



Estampa 1 - Diversas morfologias apresentadas por lingulídeos. A escala representa 1 cm.

A Ordem Lingulida apresenta distribuição estratigráfica a partir do Cambriano estendendo-se até o Holoceno e é representada atualmente pelos gêneros *Lingula* e *Glottidia*. Os lingulídeos são muito abundantes em camadas devonianas da Bacia do Paraná (Brasil), onde são usualmente classificados como pertencentes ao gênero *Lingula* e foram registrados pela primeira vez na bacia pela Comissão Geológica do Império do Brasil (1876-1877). No presente trabalho será utilizado o termo mais abrangente “lingulídeo” para designar todos os braquiópodes da Ordem Lingulida.

Clarke (1913) e Kozłowski (1913) foram os primeiros a descrever o grupo detalhadamente para o Devoniano do Estado do Paraná. Mas a prioridade dos termos foi conferida a Clarke, devido ao mês de publicação de seu trabalho, anterior ao de Kozłowski (março e novembro de 1913, respectivamente). No trabalho de Clarke (1913) são registradas cinco espécies de *Lingula*, quatro das quais inéditas para a época. Porém, com os trabalhos de Bosetti (1989, 1989a e 1989b) é que características consideradas mais diagnósticas, embasadas em estudo de lingulídeos recentes, foram utilizadas para a taxonomia desse grupo fóssil do Devoniano da Bacia do Paraná.

O presente trabalho reúne conceitos sobre morfo-anatomia, fisiologia e ecologia de lingulídeos atuais e fósseis e teve o

objetivo de fornecer suporte teórico sobre o grupo, no intuito de auxiliar na interpretação do registro fóssil focado, seguindo as premissas da actuopaleontologia.

## MATERIAIS E MÉTODOS

Com o intuito de reunir num só texto os conceitos relativos aos aspectos biológicos e ecológicos dos lingulídeos vivos e fósseis fez-se necessária uma ampla revisão bibliográfica sobre o assunto.

O material fóssil analisado é proveniente da Região dos Campos Gerais (PR) e pertence à sucessão devoniana (fig. 01) da Bacia do Paraná.

Trata-se de exemplares que constituem as coleções descritas por Bosetti (1989 e 2004), amostras do acervo do Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG) e exemplares coletados especificamente para o presente estudo em afloramentos dos municípios paranaenses de Ponta Grossa e Tibagi. O número de bioclastos analisados é de aproximadamente 2.300 valvas distribuídos nas seguintes coleções:

a. Acervo do Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da UEPG: proveniente dos municípios de Palmeira, Arapoti, Ponta Grossa, Tibagi e Jaguariaíva.

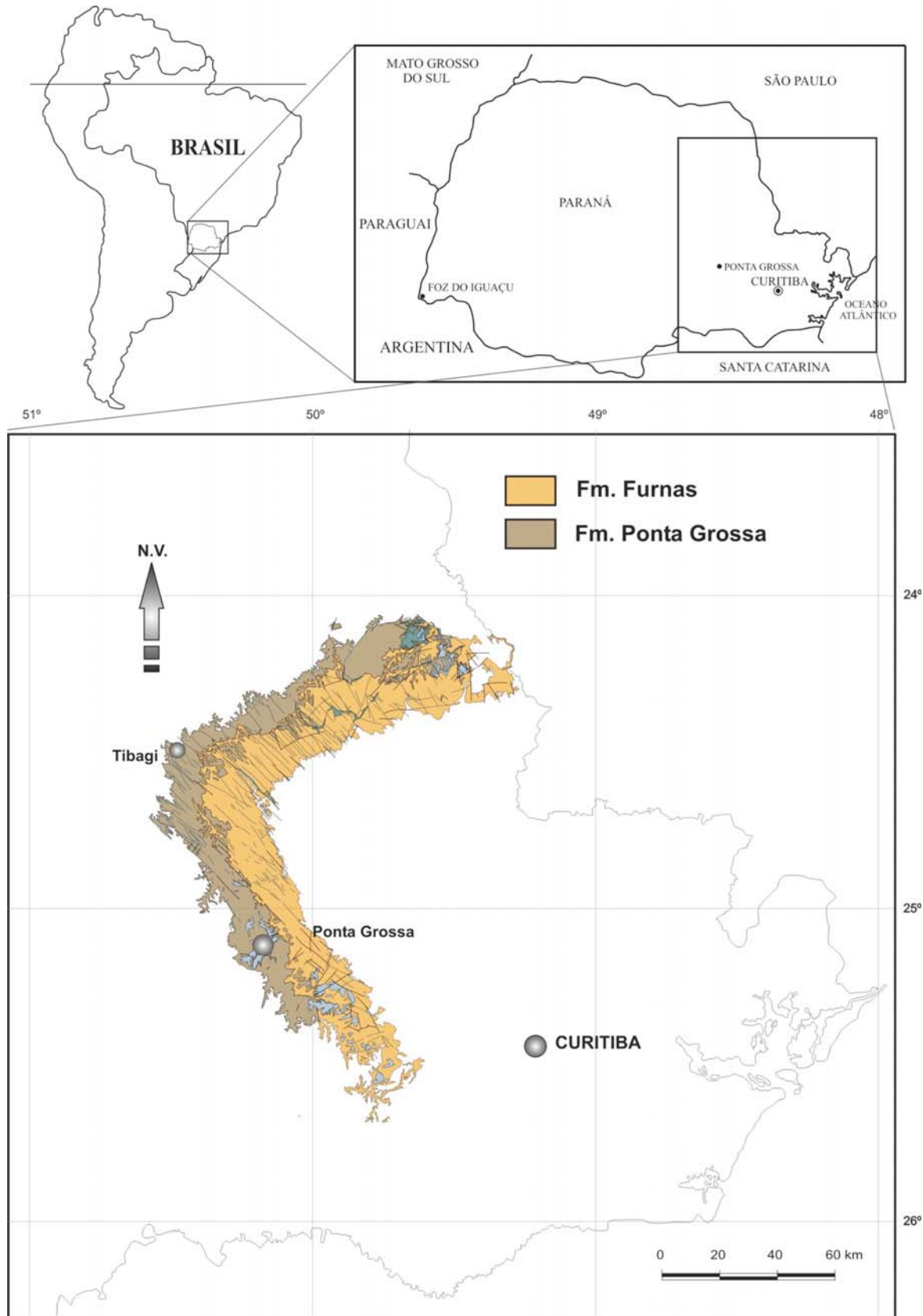


Fig. 01 - Localização da Sequência devoniana no Paraná, com suas respectivas Formações. Modificado de Bosetti, *et al.* 2007(no prelo).

b. Coleção de Bosetti (1989): proveniente dos afloramentos do Município de Ponta Grossa: Vendrami, Desvio-Ribas, Metalúrgica Águia, Vila Placidina, Orlarias, Campo do Olinda, Vila Vilela, Monteiro Lobato, Caça e Pesca, Curva I e II, Pilão de Pedra, Cerâmica Sul-Brasil, Santa Paula, Vila Borato e Viaduto; do Município de Palmeira: Rio Caniú; do Município de Arapoti: Vale do Lambedor; do Município de Tibagi: afloramento da Fazenda e Estrada da Fazenda; do Município de Jaguariaíva: afloramento Estrada de Ferro.

c. Coleção de Bosetti (2004): proveniente dos afloramentos do Município de Ponta Grossa: Rivadávia, Curva I, Desvio-Ribas e Vila Francelina.

d. Material coletado para o presente trabalho: proveniente do afloramento do Município de Ponta Grossa: Caça e Pesca; do Município de Tibagi; afloramentos Tibagi 1 e Tibagi 2 (Para referência exata dos pontos de coleta ver Zabini (2007).

## REVISÃO DOS CONCEITOS SOBRE LINGULÍDEOS

**Filo Brachiopoda** *Duméril, 1806*  
**Sub-filo Linguliformea** *Williams et al. 1996*

**Classe Lingulata** *Gorjansky & Popov, 1985*

**Ordem Lingulida** *Waagen, 1885*

**Superfamília Linguloidea** *Menke, 1828*

**Família Lingulidae** *Menke, 1828*

## ASPECTOS BIOLÓGICOS DO FILO BRACHIOPODA

Os braquiópodes são animais invertebrados celomados, marinhos, solitários, cujo plano de simetria atravessa a superfície de separação de suas valvas; sua concha pode ter composição

organofosfática ou organocarbonática, podendo fixar-se no substrato por um pedículo (estrutura muscular), por um “pé” cuticular, podem ser cimentados secundariamente, ou ainda, livres; possuem uma valva ventral (pedicular) e uma valva dorsal (braquial) que são alinhadas por extensões pregueadas da parede do corpo, o manto, que é por sua vez, impregnado por pequenos prolongamentos em forma de canais que são parte do celoma; cada canal apresenta, normalmente, uma seta marginal fimbriada, de composição quitinosa; todo o epitélio é formado por apenas uma camada, células monociliadas com epístome possivelmente representada por pregas braquiais em frente à boca, órgão de alimentação tentacular, denominado lofóforo, apresenta-se como extensões tubulares ciliadas do celoma, variavelmente disposto e suspenso entre os mantos; canal alimentar com ou sem ânus. Sistema nervoso subepitelial, gânglio principal subentérico, localizado abaixo do esôfago; um ou, mais raramente, dois pares de metanefrídeos que também agem como gonoductos na principal cavidade do corpo (metaceloma); sistema circulatório (hemal) aberto, comumente apresentando vesícula dorsal contrátil; celoma esquizocélico ou enterocélico; normalmente dióicos.

Ocorrem do Cambriano Inferior ao Holoceno. Mais de 95% dos gêneros de braquiópodes descritos são extintos, e sua maioria apresenta-se como fósseis do Paleozóico Inferior (Moore, 1997).

## ASPECTOS BIOLÓGICOS DE LINGULÍDEOS ATUAIS

Os aspectos morfo-anatômicos, fisiológicos e ecológicos descritos aqui foram retirados de trabalhos realizados com diversas espécies de *Lingula* e com *Glottidia*, gêneros atuais da família Lingulidae.

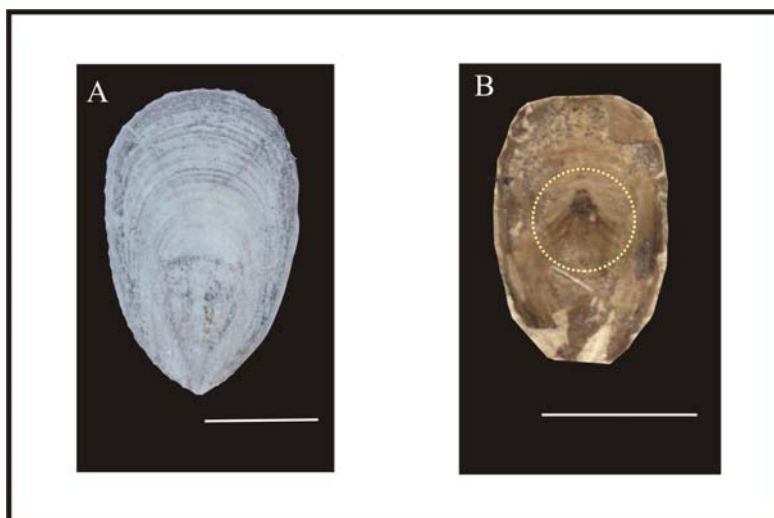
## CONCHA

Os lingulídeos apresentam concha bivalve, de constituição organofosfática, bastante fina, se comparada a de outros braquiópodes de concha calcítica; as valvas são muito semelhantes em todos os seus aspectos, não havendo distinção entre elas; possuem formato geral oval a subretangular, e bordas laterais subparalelas; são ligeiramente biconvexas e ornamentadas por finas linhas concêntricas, ditas *linhas de crescimento*; mais raramente podem apresentar uma *carena* ou *crista mediana* que parte do centro na direção anterior, algumas atingindo o bordo, outras terminando um pouco antes (QUADROS, 1987). A face interna das valvas, segundo Beauchamp (1960), mostra as impressões dos músculos marcados por uma camada de prismas minerais secretados pela epiderme. Comumente, as linhas de crescimento e a carena, e mais raramente, a linha perimeal da inserção muscular nas valvas podem ser observadas no fóssil do animal lingulídeo (estampa 2). Segundo Emig (2003), o hábito de vida dos lingulídeos pode ser inferido pela aparência “linguliforme” da concha: são animais endobiontes. Inclusive é esta aparência que permanece inalterada desde o Ordoviciano até os dias atuais e que dá ao gênero *Lingula* um *status* de “fóssil vivo”.

É com a ajuda das valvas que o animal escava o substrato para formar um *terrier* (EMIG, 1983; SAVAZZI, 1991), ou seja, um abrigo no qual vive com uma maior proteção. O fechamento das valvas e seu alinhamento são mantidos somente pela ação de músculos: o animal lingulídeo não possui dentes nem fossetas dentárias como a grande maioria dos braquiópodes. Por esse motivo, a antiga classificação encontrada no *Treatise of Invertebrate Palaeontology* (1965), separava o Filo Brachiopoda em duas classes, aquela com animais que possuíam os dentes e as fossetas, a classe Articulata e a classe Inarticulata, com os demais braquiópodes sem dentes nem fossetas, sendo esta classificação a mais conhecida e que, se utilizada informalmente, não está incorreta (DA FONSECA, 2004).

## PEDÍCULO

O pedículo (ou pedúnculo) que emerge por entre as duas valvas tem como função primordial a fixação do animal no substrato e não ajuda diretamente na escavação do *terrier* (THAYER e STEELE-PETROVIC, 1975; SAVAZZI, 1991; EMIG, 1983). Essa estrutura é uma adaptação à vida sedentária endobionte. Segundo Beauchamp (1960), seu epitélio possui uma espessa camada de músculos longitudinais ou ain-



Estampa 2 - Notar em **A** as linhas de crescimento concêntricas, e em **B** a linha perimeal (em destaque). As barras que acompanham as imagens têm ambas 1 cm.

da espirais. Em torno da epiderme secretante a cutícula – que é bastante espessa – é formada por duas camadas, sendo a externa esfoliante.

O pedículo permite a movimentação do animal ao longo do seu *terrier*, uma vez que é capaz de se estender por cerca de 20 vezes o comprimento da valva, o que pode auxiliar o animal a escapar de uma evento de sedimentação abrupta e exagerada (EMIG, 1983).

## MANTO

O manto de *Lingula* recobre aproximadamente a terça parte anterior da face interna das valvas e delimita a cavidade paleal onde se localiza o lofóforo. Williams (1977) observa que o maior comprimento do bordo externo do manto é o provável responsável pelas duas funções primordiais das cerdas (ou setas): manutenção do *terrier* e formação de pseudosifões. A ciliação ocorrente em *Lingula* é única entre os braquiópodes, e é uma adaptação à vida endobionte, além de cumprir função de suma importância na escavação do *terrier*, como será visto mais adiante (EMIG, 1981a, 1982).

## LOFÓFORO

O gênero *Lingula*, segundo Emig (1982), apresenta lofóforo com enrolamento do tipo espirolofo, sendo que sua disposição permite isolar a cavidade paleal em três câmaras, dando às correntes de água, necessárias para a respiração e filtração do alimento, um máximo de eficiência (a água entra pelas laterais, e a corrente exalante sai pela abertura mediana). As correntes inalantes são induzidas pela ciliação lateral dos tentáculos do lofóforo, ajudados pela ciliação ativa do manto. A ciliação frontal dos tentáculos leva as partículas alimentares por outra corrente à goteira labial que as envia à boca

que, por sua vez, secreta um muco. A filtração é contínua, estando as valvas entreabertas, e o lofóforo assegura certa escolha de partículas, tendo importância em condições de água turva, por exemplo. As funções essenciais do lofóforo são a nutrição e a respiração, assegurando a oxigenação do sangue (BEAUCHAMP, 1960; EMIG, 1982).

## CELOMA

A cavidade celômica, que de costume abriga as vísceras, origina-se em número par, e o tubo digestivo situado entre os mesentérios dorsal e ventral é contínuo e conserva-se em outras regiões. Os lingulídeos possuem uma divisão arquimérica do celoma, que se dá da seguinte maneira: o proceloma compreende a cavidade periesofageana do epistoma; o mesoceloma compreende a cavidade onde se localiza o lofóforo; e o metaceloma, que é a cavidade do corpo, abrange o *sinus* paleal (manto) e a cavidade do pedículo. O epitélio do celoma é ciliado e assegura uma circulação ativa, sobretudo no manto, que faz as trocas gasosas e o transporte dos metabólitos (BEAUCHAMP, 1960; EMIG, 1982).

## MÚSCULOS

Os espécimes de *Lingula* possuem vários grupos musculares, cujas funções são descritas a seguir: os músculos oblíquos permitem às valvas efetuar movimentos de rotação, indispensáveis para a escavação do sedimento; os músculos adutores asseguram a firmeza das valvas e a resistência à abertura (como acontece também com os outros braquiópodes); já os músculos laterais longitudinais, promovem a abertura das valvas quando contraídos; estes vão desde a base do braço lofoforal até o músculo adutor posterior; a sua contração desloca o volume do corpo lateral e poste-

riormente provocando assim a abertura lenta da concha, tudo em acrescência com o volume da cavidade paleal, e permitindo a expansão do lofóforo (obtido pelo relaxamento dos músculos retratores do braço). As valvas vêm assim obter apoio pelas paredes do *terrier*, com um ângulo de abertura da concha em torno dos 6°.

### SISTEMA NERVOSO

O sistema nervoso é pouco desenvolvido, do tipo basipitelial, ou seja, está diretamente sob a epiderme que a engendra e concentra-se em um plexo, salvo alguns filetes que atravessam o conjuntivo ou o celoma (BEAUCHAMP, 1960). Seu centro é um gânglio subesofágico, formado por grossas células que chegam aos nervos dos músculos principais; estatocistos no músculo adutor posterior foram pouco estudados e abordados somente em um artigo, e a sensibilidade à luz é confirmada (EMIG, 1982).

### SISTEMA DIGESTÓRIO

O tubo digestivo é formado por faringe e esôfago curtos e pouco distintos, um estômago longo, dilatado em sua primeira porção pela presença de divertículos hepáticos, e por fim há a circunvolução intestinal e o reto à direita; todo o epitélio é ciliado, salvo o do fígado (BEAUCHAMP, 1960); segundo estudos de Chuang (1959) com *Lingula anatina* o conteúdo digestivo encontrado é formado por macrobentos superficial, e espécies planctônicas, como diatomáceas.

### NEFRÍDEOS

Os nefrídeos são pares de tubos longitudinais suportados pelos ligamentos íleo-parietais. Seu epitélio é ciliado. Não possuem musculatura e evacuam também os produtos genitais.

## 2.3 ASPECTOS DA REPRODUÇÃO

Os braquiópodes lingulídeos são dióicos, com fecundação externa (EMIG, 1982). O espermatozóide e o óvulo são liberados através da seta mediana (YATSU, 1902). A larva é do tipo livre natante, planctônica e se alimenta exclusivamente de fitoplâncton (EMIG, 1982). Chuang (1961), estudando *L. unguis* descreve a passagem do modo de vida planctônico para a vida sedentária infaunal. Segundo o autor, a ontogenia e o crescimento da concha de *L. unguis* consistem em dois processos que são a formação, durante o estágio embrionário, de concha semicircular (chamada de *protegulum* em *Glottidia pyramidata*) e a subsequente deposição da concha pós-embriogênica.

Muita controvérsia abrange o tema do período de reprodução; sobre o assunto, o artigo de Chuang (1959) resume alguns trabalhos anteriores que tratam dos períodos de reprodução e dos períodos e locais em que foram encontradas as larvas no plâncton; como conclusões sugere que, em Cingapura, podem ser encontradas larvas de *Lingula* durante todo o ano, inferindo que a reprodução ocorre ao longo do ano e não somente em períodos definidos; outra conclusão interessante é que há grande quantidade de ovócitos produzidos pelas fêmeas para que a perda por não fertilização de tais células (que é ocasionada pelo tipo de estratégia reprodutiva: a fertilização externa) e a perda das larvas (pelo longo período pelágico, que seria de um mês e meio segundo Yatsu, 1902) fossem superadas. Segundo Emig (1997), o início da reprodução e a duração do período dependem da temperatura da água, além dos efeitos latitudinais e sazonais. Variam de um período de 1,5 mês no verão médio em águas temperadas (norte do Japão, Virgínia – EUA) a um período de 5 a 9 meses entre o final do inverno e o outono em águas

mornas temperadas, chegando a até um ano em águas tropicais (sul da Flórida – EUA, Cingapura, Burma e Índia) se as temperaturas forem inferiores a 26 ou 27° C.

A reprodução sexuada, uma vez que envolve a produção meiótica de gametas, torna possível a recombinação gênica (Ventura & Pires, 2002); assim é razoável fazer-se menção a uma maior diversidade morfológica em animais que se reproduzem dessa maneira, em comparação com aqueles que utilizam a reprodução assexuada. Isso pode afetar a variação morfológica encontrada em associações monoespecíficas, por exemplo.

Segundo Ventura & Pires (2002), a estrutura das comunidades marinhas pode ser controlada pelos seguintes fatores: suprimento de larvas, sucesso de assentamento e por mecanismos de transporte larval; estes são componentes de grande importância na explicação de flutuações de espécies no espaço e no tempo. Outro importante ponto é que o comportamento reprodutivo está intimamente ligado a mecanismos evolutivos. De acordo com Kowalewski (1996), lingulídeos atuais como *Glottidia* vivem distribuídos em *patches*, ou seja, em agrupamentos formados pelo assentamento de um conjunto de larvas ao mesmo tempo, em um determi-

nado local. Os mecanismos responsáveis pelo assentamento dessas larvas não são ainda reconhecidos para a maioria dos grupos de invertebrados marinhos (VENTURA & PIRES, 2002).

## TERRIER

O *terrier* de *Lingula*, quando em areia fina e homogênea, pode ter até 10 vezes o comprimento da concha; mas pode ter seu tamanho reduzido se houver um aumento na granulometria do sedimento nas camadas inferiores, ou ainda se houver uma camada dura, que não permita a escavação pelo animal. A estrutura de seu *terrier* é a seguinte: na parte superior a seção é oval, abrangendo dois terços do comprimento total; ali a concha se move em um único plano (fig. 02).

Os gêneros *Lingula* e *Glottidia* movem sua concha dentro deste espaço, e podem reescavar a abertura se soterrados rapidamente por um grande volume de sedimentos, sendo que *Glottidia* é mais rápida neste processo do que *Lingula* (SAVAZZI, 1991); o terço inferior é cilíndrico e somente o pedículo se move ali. *Terriers* fósseis com lingulídeos preservados *in situ* mostram a mesma estruturação, e são denominados *Lingulchnites* (SZMUC *et al.*, 1976). As

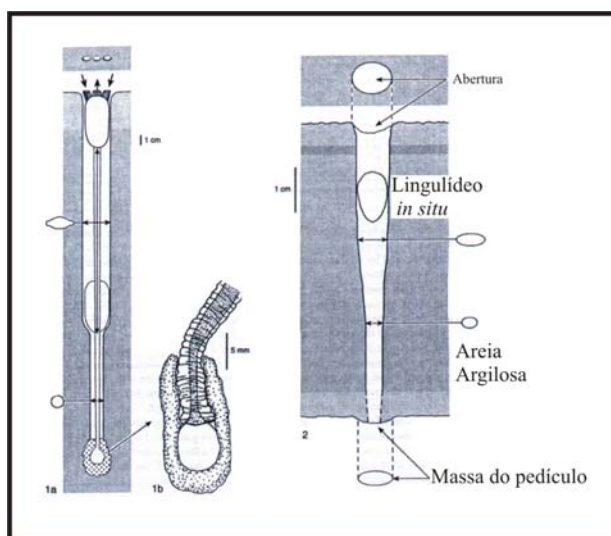


Fig. 02 - 1a) Seções longitudinais do *terrier* de um lingulídeo atual, com a concha nas posições normal e retraída dentro do *terrier*; na porção superior da figura estão representados os pseudo-sifões e as estruturas que se formam no sedimento. 1b) Detalhe a porção distal do pedículo, com sua massa de partículas aglutinadas. 2) Mesma estruturação de 1a, porém de um lingulídeo fóssil. Figura extraída de Emig (1997).



paredes do *terrier* possuem muco que é secretado pelo manto e pelo pedículo, e que ajuda no deslizamento do animal. Somente o bulbo distal do pedículo é firmemente preso ao fundo do *terrier*, e é envolto por uma massa de detritos aglutinados pela secreção mucosa (fig. 02). Lingulídeos vivem, com frequência, em sedimentos em que o ambiente redutor encontra-se de 2 a 5 centímetros abaixo da superfície, mas o substrato periférico, que vai de 1-2 mm de espessura ao longo das paredes do *terrier*, é continuamente oxigenado por água renovada (EMIG, 1997).

A filtração contínua indica que a posição normal do lingulídeo encontra-se no topo do *terrier* (EMIG, 1982), e para que tal posição seja mantida uma fraca contração dos músculos laterais produz uma pressão hidrostática na cavidade celômica do corpo, que muda o posicionamento do volume do corpo, da parte posterior para a lateral; as valvas formam um ângulo de 6° e se apóiam nas paredes do *terrier*; assim, o lofóforo se estende e se torna funcional, com a cavidade paleal aumentada. Esta posição é mantida sem muito esforço (EMIG, 1997).

Segundo Emig (1983a), substratos mais grossos ou lamosos não são bons para a construção do *terrier*, devido à falta de estabilidade de suas paredes e o animal é incapaz de viver em tais substratos. Lingulídeos atuais raramente são encontrados em sedimentos lamosos em que a fração fina (< 63 mm) atinge porcentagens superiores a 35 ou 40 %, uma vez que em tais sedimentos fluidos, as paredes, mesmo com uma camada de muco, não suportam de forma adequada a concha em sua posição de filtração. No entanto, lingulídeos preservados em posição de vida foram registrados em sedimentitos de origem argilosa na Formação Ponta Grossa (e.g. NUNES, 1999; BOSETTI, 1989; ZABINI, 2007).

Na superfície do sedimento, três

pseudosifões característicos indicam a presença do animal em sua posição de vida. Eles são formados pela seta do manto. Na altura da menor seta, a margem anterior do manto de cada valva possui uma crista epidermal. Estas entram em contato uma com a outra e induzem inclinação e interlace da seta “nascida” pelas cristas. Simultaneamente, a seta mais longa permanece na vertical. Como já dito, a abertura central é a exalante, e as duas laterais, inalantes. As duas correntes são completamente separadas, não há mistura entre elas. Não há, porém, um posicionamento preferencial da valva em relação às correntes, uma vez que a exalante é bastante forte e por isso não permite que sua água seja “reciclada” pelas correntes inalantes (WORCESTER, 1969; EMIG, 1981b). Atualmente os trabalhos têm mostrado que a ausência de lingulídeos em substratos lamosos não está relacionada à obstrução da cavidade lofoforal por partículas finas. Numa massa de água turbida, partículas finas podem ser retidas em massa pelo muco na seta dos pseudosifões, não entrando, assim, na cavidade paleal e essas massas são expelidas periodicamente por movimentos em tesoura das valvas (EMIG, 1983).

Os movimentos das valvas e o comportamento da escavação são provavelmente os mesmos em ambos os gêneros atuais *Lingula* e *Glottidia* (YATSU, 1902; THAYER & STEELE-PETROVIC, 1975; EMIG, 1981b, 1982, 1983; SAVAZZI, 1991), e provavelmente vêm sendo praticado por lingulídeos de formato geral da concha oblongo ou retangular desde o início do Paleozóico (EMIG, 1984; SAVAZZI, 1991).

A abertura e o lento fechamento das valvas são realizados por flutuações na pressão dentro da cavidade metacelômica do corpo e são geradas pela contração das camadas de músculos laterais (composto por fibras circulo-longitudinais). Essa cavidade do corpo funciona como uma câ-

mara única preenchida por fluidos, apesar de parcialmente dividida por uma banda gastroparietal e com o canal celômico do pedículo, agindo como um reservatório fluido do sistema hidráulico. O sistema que abre as valvas possui a mesma função que os anéis de ligamento dos moluscos e os músculos didutores dos braquiópodes articulados. O rápido fechamento é obtido pela contração dos músculos adutor anterior e posterior. Movimentos em tesoura das valvas ocorrem pela contração dos músculos oblíquos. Essa complexa musculatura é responsável pela sustentação do modo de vida infaunal de tais braquiópodes (Emig, 1997).

Quando um lingulídeo está num substrato arenoso, flutuações nas pressões da cavidade celômica e na cavidade do pedículo promovem a abertura e o fechamento das valvas. Quando o animal inicia a escavação do sedimento, seu pedículo enrijece e sustenta as valvas direcionando a sua porção anterior ao substrato. A penetração toma lugar quando uma combinação de movimentos em tesoura e a ejeção de água de dentro das valvas iniciam, “amaciando” o substrato antes de um movimento em direção ao fundo seguido de um transporte no sentido oposto (para cima) de uma massa mucosa com areia realizado pela seta lateral do manto (EMIG, 1997).

A seqüência típica de escavação do *terrier* consiste nas seguintes fases: primeiro, os movimentos em tesoura ocorrem por rotação oscilatória das valvas em um eixo que atravessa dorsiventralmente a parte posterior da concha; neste processo a seta previne a entrada de sedimentos na

cavidade do manto; uma rotação completa leva de 5 a 8 segundos. A escavação se dá para frente (em relação à concha) e para cima (em relação à vertical), como descrito por Thayer e Steele-Petrovic (1975) para *Glottidia*. Em seguida há a abertura lenta da valva de duração de 1 a 5 segundos, seguida por uma curta pausa (não mais que 3 segundos); estes movimentos compactam o sedimento e facilitam o movimento das valvas nas seqüências de escavação que se seguem. Após, há o fechamento lento e a reabertura das valvas seguida por uma rápida contração dos músculos adutores que forçam jatos de água na direção do sedimento do entorno. Em seguida há uma pausa de duração variável (fig.03) (SAVAZZI, 1991; EMIG, 1997).

A entrada progressiva na areia coincide com pulsos de grande pressão e é facilitada pela grande produção de muco. Ao contrário do que a lógica poderia indicar, o pedículo não ajuda na escavação; ele é incapaz de cavar. A sua principal função é a de agir como suporte ou propulsor quando as valvas agem como uma tesoura, enquanto fecham com a injeção de água e

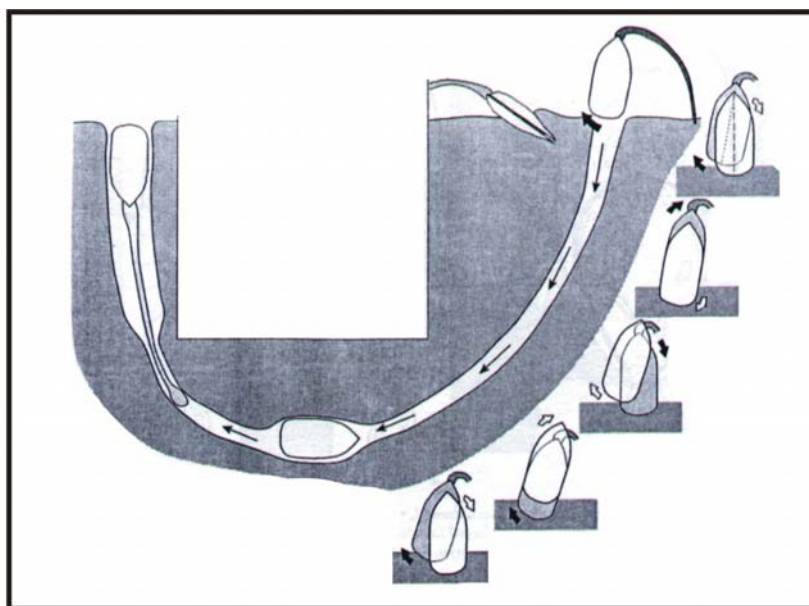


Fig. 03 - Esquema de reescavação de *Glottidia*. Ao lado tem-se a seqüência de movimentos de escavação. Modificado de Emig (1997).

quando abrem acompanhadas por pulsos de pressão que resultam na ingressão progressiva do animal no sedimento.

A escavação segue um curso de formato semicircular, sendo que seu raio depende do tamanho da concha. O animal escava obliquamente numa profundidade que ainda não foi medida em condições naturais, e depois se curva em direção à superfície e escava verticalmente até atingir a interface água-sedimento. O ancoramento do pedículo é alcançado pela adesão ajudada por muco, por areia e diversos outros tipos de partículas. Alguns *terriers* fósseis em forma de **U** poderiam estar relacionados à reescavação do sedimento (EMIG *et al.*, 1978). A escavação se dá de forma mais rápida em animais menores, e a incapacidade de escavação aumenta, em se tratando do gênero *Lingula*, com o comprimento da concha excedendo 1,7 - 2,0 cm (MORSE, 1902; WORCESTER, 1969, EMIG, 1981b, 1982, 1983, HAMMOND, 1983; SAVAZZI, 1991). A escavação em direção à superfície é essencial à sobrevivência dos lingulídeos e pode ser acelerada para compensar a sedimentação acima de seu *terrier*, e é provavelmente uma resposta ao aumento da pressão no sedimento. Um rápido influxo de sedimento grosso, que não é típico do ambiente em que estes animais vivem preferencialmente, pode ocorrer, entretanto, durante eventos de alta energia (HAMMOND, 1983). A natureza do sedimento tem influência direta na capacidade de escavação, que é duas vezes mais rápida em substrato arenoso do que em sedimentos de maior granulometria (partículas > 2 mm).

Em experimentos de rápida sedimentação, a autotomia do pedículo ocorre quando a acumulação excede a extensão do pedículo. Novo pedículo é regenerado entre 4 e 8 semanas em *Lingula*, mas, indivíduos sem o pedículo conseguem manter a posição de filtração com muita dificuldade e geralmente emergem à interface água-

sedimento. Qualquer dano ao pedículo prejudica a escavação, uma vez que se utiliza o celoma como sistema hidráulico (EMIG, 1981a, 1997).

A retração para o interior do *terrier* é um reflexo de escape (MORSE, 1902) que é bem conhecido em quase todos os animais de hábito endobionte. Tal reação de proteção se dá em resposta a circunstâncias desfavoráveis no ambiente externo, e é sempre acompanhada pelo rápido fechamento da concha. Esta resposta nos lingulídeos ocorre pela estimulação das setas da margem anterior (MORSE, 1902) seja por um organismo passando na superfície do sedimento, ou pelo sombreamento que se dê em cima do braquiópode (EMIG, 1981a). Tal estímulo resulta no fechamento rápido da concha, com a expulsão de água, combinada com a contração do músculo pedicular, e assim, o animal se esconde rapidamente em seu *terrier*. Se a perturbação continua, o animal geralmente se retrai entre 1 e 3 centímetros abaixo da superfície, chegando na porção inferior da seção superior de seu *terrier*. Na retração, a porção superior do *terrier* (0,5 a 1 cm) colapsa, e é obstruída por areia e grãos; em areia compacta a abertura permanece aberta (EMIG, 1981a, 1982). Com o fim da perturbação o lingulídeo sobe, por movimentos em tesoura, e pequenos movimentos de abertura da concha, combinados com a ação da seta e grande secreção de muco, sendo que tudo isso reabre e reconforma a porção superior do *terrier*. Durante a retração e a reextensão, o canal celômico do pedículo age como um esqueleto hidrostático, combinado com contrações do músculo pedicular e pressões celômicas no corpo (EMIG, 1997).

Em ambiente intertidal, o lingulídeo retrai-se em seu *terrier* durante a maré baixa. Segue o nível de água para baixo e depois sobe, juntamente com a subida da maré (CHUANG, 1956, 1961; EMIG *et al.*, 1978).

## ASPECTOS ECOLÓGICOS

### CRESCIMENTO DO ANIMAL

Segundo Emig (1982, 1997), o crescimento da concha em uma população, numa área restrita, está diretamente relacionado a fatores ambientais como características da água, distúrbios, natureza do substrato e nutrientes. Tais variações dependentes do tempo podem afetar o metabolismo do animal e conseqüentemente retardar ou favorecer o crescimento, apesar de a concha crescer continuamente<sup>1</sup> durante toda a vida do animal. Assim, indivíduos de mesmo comprimento de concha podem diferir em idade, maturidade sexual e longevidade (CHUANG, 1961; PAINE, 1963; WORCESTER, 1969; EMIG, 1997). Experimentos realizados por Chuang (1961), confirmam que águas mais limpas favorecem a captura de comida, enquanto águas mais turbulentas favorecem mecanismos de rejeição do alimento, reduzindo assim a quantidade de partículas ingeridas. Dessa forma, animais de mesma idade podem apresentar tamanhos diferentes se viverem em localidades diferentes.

A longevidade também é tema controverso entre os autores: Chuang (1961) analisou trabalhos que tratavam sobre o assunto e obteve os seguintes resultados: François (1891) trabalhou com *L. unguis* de tamanhos entre 15 e 50 mm e forneceu a idade de no mínimo um ano; Morse (1902) traba-

lhou com a espessura das valvas e chegou a uma idade de dois anos ou mais; Yatsu (1902) estimou que uma *Lingula* deveria levar sete anos para chegar a 35 mm, e apesar de ter se baseado numa premissa errônea de que o crescimento do animal segue a mesma taxa durante toda a vida, Yatsu chegou próximo ao que se acha ser provável; nas análises de Chuang (1961) foi possível acompanhar por cinco anos alguns lingulídeos, e com isso o resultado obtido foi de aproximadamente 9 anos para se alcançar 45 mm e 12 anos para espécimens maiores que 50 mm, numa praia cujas características favorecem o crescimento máximo.

### DISTRIBUIÇÃO DA FAMÍLIA LINGULIDAE

Os lingulídeos viventes pertencem a dois gêneros: *Lingula* (sete espécies), que têm distribuição mundial, exceto ao longo das costas das Américas, onde *Glottidia* (cinco espécies) ocorre exclusivamente (fig. 04).

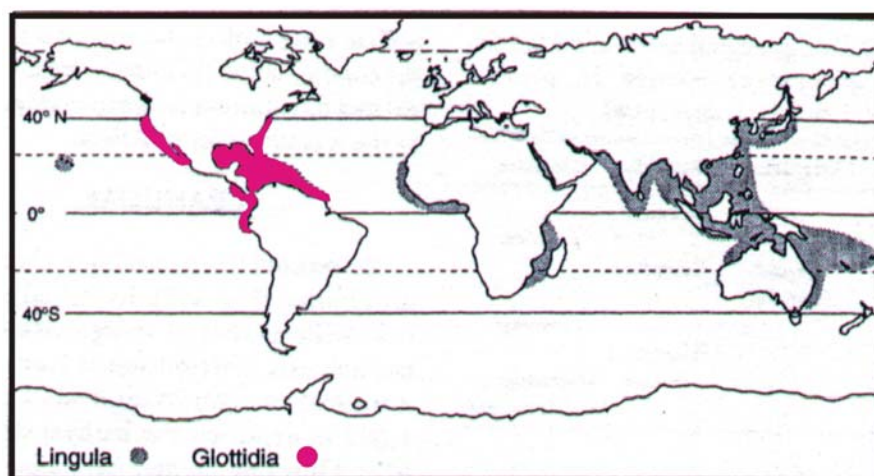


Fig. 04 - Distribuição mundial atual dos gêneros *Lingula* e *Glottidia*. Modificado de Emig (1997).

<sup>1</sup> Forma *continuada* não implica em uniformidade do crescimento durante a vida.

Grandes variações de fatores ambientais durante o final do Mesozóico (EMIG, 1984b; BIERNAT & EMIG, 1993) são provavelmente os responsáveis pela radiação de ambos os gêneros. *Glottidia* deve ter se originado na costa oeste das Américas do Norte e Central, enquanto *Lingula* possivelmente originou-se nas ilhas do oeste do Pacífico. Sua distribuição latitudinal ocorre entre 40° de áreas temperadas a equatoriais e sua distribuição batimétrica é restrita à plataforma continental exceto para *Glottidia albida* que se estende até a parte superior do talude batial. Tal distribuição geográfica parece ser consequência da abertura do Atlântico e da extensão Paleoceno - Eoceno do cinturão subtropical-tropical a aproximadamente 45° de latitude, com condições ótimas para o desenvolvimento de novos biótopos marinhos temperados com bons prospectos para especiação. Ainda, a distribuição de lingulídeos parece bastante similar ao menos desde o Paleozóico quando se levando em consideração as paleolatitudes em correlação com as temperaturas das massas de água.

## DISTRIBUIÇÃO DAS ASSEMBLÉIAS

Segundo Emig (1997), as assembléias de lingulídeos são, por diversas vezes, erroneamente interpretadas como indicadoras de condições quentes, salobras e da zona intertidal. De fato, a formação das camadas fósseis de lingulídeos geralmente ocorre em eventos de mudanças ecológicas drásticas a catastróficas.

Lingulídeos vivem atualmente em sedimentos compactados e estáveis sob a influência de correntes de fundo moderadas (PAINE, 1970; EMIG, 1984a). Os dois substratos preferidos são aqueles formados por areia fina a muito fina, além de areia argilosa (na qual a fração de 90 a 250 µm perfaz mais de 50 a 60%) e areia gros-

sa, numa matriz arenosa fina a muito fina. Entretanto, outras características ecológicas afetam a distribuição e podem ser ainda mais importantes.

Atualmente, a maioria dos inarticulados vive em água do mar com salinidade normal. No entanto, os lingulídeos são capazes de responder bem a estresse osmótico como altas variações na salinidade, particularmente em marés baixas da zona intertidal, quando há uma maior quantidade de água doce adentrando o mar. A amplitude de salinidade suportada pelas populações depende da geografia de seu hábitat. Mesmo assim, populações podem sobreviver a variações na salinidade do meio maiores do que aquelas que ocorrem em seu hábitat natural, como por exemplo, em condições experimentais controladas em laboratório.

A presença de ambiente deltáico não implica que os lingulídeos vivem constantemente sob flutuações de salinidade reduzida ou aumentada (EMIG, 1981a, 1986). Salinidades médias em variações anuais tão baixas quanto 20‰ raramente são reportadas para ambientes em que vivem lingulídeos. Na realidade, estes animais não são muito tolerantes a salinidades extremamente baixas, exceto em breves períodos, geralmente menores que 24 horas. O menor limite suportado é de aproximadamente 16 a 18‰, que não é excepcional se comparado ao limite suportado por moluscos bivalves (HAMMEN & LUM, 1977, in: EMIG, 1997).

A temperatura é um fator limitante bastante variável entre as populações; estas são normalmente incapazes de suportar variações de temperatura, especialmente temperaturas menores do que as que ocorrem em condições normais. A amplitude de salinidade ou de temperatura na qual vive uma população endêmica pode ser letal para outra que está adaptada a diferentes condições e amplitudes (EMIG, 1986).

Lingulídeos são capazes de sobreviver

em ambientes pouco oxigenados, pois possuem hemeritrina em seus celomócitos (YATSU, 1902; WORCESTER, 1969). A hemeritrina parece ser utilizada como uma reserva sob condições anóxicas ou durante a pausa da respiração, que pode ocorrer nas zonas intertidais quando o *terrier* é exposto, e tem papel no transporte de oxigênio nos lingulídeos. A presença de hemeritrina em lingulídeos fósseis dificilmente será comprovada; porém, baseando-se nos princípios da actuopaleontologia, a ocorrência de hemeritrina pode ajudar a explicar alguns aspectos do registro dos fósseis aqui estudados, apesar de não se tratar de registro de zona intertidal, influenciado por marés, e sim de *offshore*. Na Formação Ponta Grossa concentrações fossilíferas em fácies de *offshore* compostas quase que unicamente por braquiópodes inarticulados, cujas carapaças eram de composição orgânica, podem ser consideradas como representativas de ambientes otimizados para estes animais. O fator restritivo, nesse caso, para os demais componentes da fauna (principalmente os portadores de conchas carbonáticas) seria que estes ambientes estariam abaixo da linha de compensação de carbonatos (devido à profundidade e baixa temperatura), onde não poderiam se desenvolver. A presença de *Tentaculites crotalinus* (Mollusca Cricoconarida) quase sempre em associação, representado por conchas inteiras, no plano de acamamento e sem um padrão distintivo de orientação preferencial unidirecional indicativa de correntes predominantes (como é comum a este grupo em fácies de textura mais grossa), permite interpretar esses paleoambientes como sujeitos apenas aos suaves fluxos de fundo oriundos do movimento orbital de ondas. Por outro lado, a presença marcante de lingulídeos em algumas fácies de *offshore* da Formação Ponta Grossa, confrontada pela sua quase ausência em outras, pode levar a suspeita de um artefato de preser-

vação diferencial. Esta questão ainda não permite uma discussão aprofundada, visto que no atual estágio do conhecimento sobre os lingulídeos devonianos do Paraná não se encontram dados seguros suficientes para tanto.

Condições anaeróbicas, como marés vermelhas, podem ser responsáveis por mortandades em massa (EMIG, 1997). Indivíduos do gênero *Glottidia* são provavelmente capazes de resistir a eventos anóxicos de curta duração porque possuem papilas no manto, sobre os canais secundários do manto na cavidade paleal. Tais papilas permitem um aumento das trocas respiratórias e nutricionais. *Lingula anatina* é mais resistente ao estresse de perda de oxigênio que moluscos bivalves (EMIG, 1997).

Muitas espécies de braquiópodes inarticulados se distribuem desde águas litorais até a zona batial indo até o final da plataforma (geralmente uns 100 m, até 3.000 m) para baixo.

Como filtradores braquiópodes requerem uma boa circulação da água do mar, seus componentes químicos também desempenham um papel dentre os requerimentos ecológicos. Alguns são usados para a constituição da concha e a sua taxa de assimilação deve ter influência direta em seu crescimento. Íons de cálcio, que são capturados da água do mar pelo lofóforo, movem-se pelo sistema celômico, adentram o manto e são eventualmente depositados nas camadas mais internas da concha (EMIG, 1977).

Nas costas da Flórida, segundo Emig (1997), *Glottidia pyramidata* é sensível à deterioração da qualidade da água, e vem sendo utilizada como um bioindicador de áreas não contaminadas e determina locais ideais para a pesca.

## ESTRUTURA DA POPULAÇÃO

Flutuações em densidade populacional

são altamente variáveis mesmo dentro de uma área geográfica restrita. Falhas episódicas de recrutamento observadas em populações de lingulídeos podem estar relacionadas a causas tais como estação de reprodução protraída, condições ambientais ruins para o assentamento das larvas, suprimento de alimento e interações com a fauna, incluindo predação.

Alguns autores (PAINE, 1970; HAMMOND & KENCHINGTON, 1978) levantaram a questão de fatores não identificados que podem atestar a ausência de lingulídeos em substratos considerados bons. A distribuição dos lingulídeos é, na realidade, restrita dentro dos limites da biocenose na qual a espécie de lingulídeo vive, mesmo se um substrato preferível ocorre além dos limites da comunidade (EMIG, 1984, EMIG 1997).

### OS LINGULÍDEOS DA FORMAÇÃO PONTA GROSSA (DEVONIANO)

O Filo Brachiopoda é o grupo predominante da macro-paleofauna da Formação Ponta Grossa, tanto em número de espécies, quanto em quantidade de espécimes, e dentre estes, os lingulídeos são os mais abundantes em grande parte dos afloramentos do Devoniano dos Campos Gerais. Aliado ao fato de se possuir representantes atuais dos quais podem ser obtidas inferências biológicas e ecológicas, o estudo desses fósseis permite a obtenção de importantes dados paleobiológicos e paleoecológicos do Devoniano paranaense.

Com exceção daqueles analisados por Copper (1977), todos os lingulídeos descritos e registrados para a Formação Ponta Grossa foram referidos ao gênero *Lingula*. Porém este autor situou no gênero *Dignomia*, lingulídeos descritos por Clarke (1913), sem apresentar nenhuma discussão sistemática (*Dignomia lepta*

*sensu*: Copper, 1977 = *Lingula lepta* Clarke, 1913) e, portanto, não será aqui considerado o fato. Clarke registra a ocorrência de cinco espécies no Devoniano paranaense, sendo quatro então inéditas, quais sejam:

- Lingula lepta* Clarke (1913)
- Lingula keideli* Clarke (1913)
- Lingula lamela* Clarke (1913)
- Lingula scalprum* Clarke (1913)
- Lingula subpunctata* Knod (1908)

Bosetti (1989, 1989a, 1989b), ao revisar os lingulídeos devonianos da Bacia do Paraná, propõe nova nomenclatura baseado em critérios actuopaleontológicos fornecidos por Emig (1982) como principal ferramenta. Estes critérios podem ser resumidos da seguinte forma:

1. Arranjo dos músculos e contorno das cicatrizes musculares ;
2. Morfologia da região umbonal;
3. Disposição dos dois canais anteriores do manto.

Segundo Bosetti (1989, 1989a), apenas os fósseis preservados com a impressão da linha perimeal do músculo oblíquo-lateral-mediano são passíveis de uma classificação natural, e por esse motivo utiliza ainda uma parassistemática identificando morfotipos dentre os bioclastos que não apresentam a estrutura preservada. Seguem abaixo as espécies e morfotipos propostos por Bosetti:

#### Espécies

*Lingula sagittalis* Bosetti, 1989 (= *Lingula lepta* Clarke, 1913 est. 26 figs. 3 e 5, *non*. figs. 4, 6 e 7; *Lingula* sp. Quadros, 1987 est. 1, figs. 7, 10, 14 e 15, *non*. figs. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 19)

*Lingula sagittalis* var. *quadrata* Bosetti, 1989

*Lingula liliata* Bosetti, 1989

*Lingula* ? sp. A Bosetti, 1989

### Morfotipos

Lingulóide simétrico – morfotipo A

Lingulóides quadrangulares – morfotipos B1, B2, B3 e B4

Lingulóides triangulares – morfotipos C1, C2, C3 e C4

Lingulóide pentagonal – morfotipo D

Desde os primeiros registros do final do século XIX, os lingulídeos do devoniano paranaense são considerados como pertencentes ao gênero *Lingula*. No entanto, para o presente trabalho será utilizado o termo mais abrangente “lingulídeo”, para designar todos os braquiópodes da Ordem Lingulida ocorrentes nessas camadas. Isso é justificado porque Emig (2003) reduz a distribuição temporal do gênero *Lingula* e da Família Lingulidae com base em características, principalmente internas, consideradas diagnósticas (ver EMIG, 1982). Sob este ponto de vista a família apareceria somente no início do Mesozóico e o gênero ocorreria a partir do final do Cretáceo e do início do Terciário. Esta hipótese, apesar de possuir grande relevância no âmbito da taxonomia, é ainda merecedora de estudos mais aprofundados envolvendo todos os gêneros de lingulídeos do Paleozóico, o que não será uma tarefa a ser concluída em curto prazo, devido principalmente, ao grande número de ocorrências no âmbito do registro paleontológico mundial. De qualquer forma, os lingulídeos fósseis, tal como aqui considerados, mantêm basicamente a mesma morfo-anatomia e hábito de vida endobionte de seus pares recentes (*Lingula* e *Glottidia*). A possibilidade de futuramente serem considerados como pertencentes a uma ou mais categorias genéricas distintas não interferirá em estudos actuopaleontológicos.

Apesar de grande parte da literatura sugerir que a incarbonização é o tipo de fossilização mais comum entre os

lingulídeos, testes realizados com microscopia eletrônica de varredura em amostras da Formação Ponta Grossa não corroboram tal afirmativa. Os tipos de fossilização ocorrentes nos fósseis analisados foram os seguintes: moldes internos com valvas conjugadas, moldes internos de valvas desarticuladas, moldes externos, impressões internas, impressões externas, impressões compostas e substituição.

Identificam-se para a Formação Ponta Grossa dois tipos distintos de preservação de lingulídeos em relação ao seu modo de ocorrência, considerando-se o plano de acamamento dos estratos, uma vez que há lingulídeos preservados em posição de vida, ou seja, perpendiculares ao plano de acamamento da rocha, e há a preservação de lingulídeos de forma paralela ao plano de acamamento. Os dados aqui reunidos ainda não permitem a identificação segura de tafofácies de lingulídeos para a Formação Ponta Grossa, mas estudos estão sendo efetuados, baseados principalmente nas análises de Bosetti (2004) onde são diagnosticadas tafofácies de acordo com o tipo de preservação dos bioclastos em afloramentos do Município de Ponta Grossa (PR).

Na Formação Ponta Grossa os lingulídeos apresentaram até o momento, duas formas principais de ocorrência numérica. Em alguns pontos de coleta eles são amplamente distribuídos nas camadas, chegando a compor taxas de aproximadamente 90 a 95% dos bioclastos prospectados. A preferência do sedimento nesse caso parece ter sido a dos siltitos, argilitos e folhelhos escuros. Em outras localidades eles são praticamente ausentes, e normalmente essas camadas são de textura mais grossa, como siltitos maciços grossos e arenitos em geral, mas, como já referido anteriormente, essa questão ainda é merecedora de pesquisa mais aprofundada.



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os aspectos levantados nesta revisão de conceitos biológicos e ecológicos, referentes aos lingulídeos atuais, e que foram apresentadas ao longo do texto, auxiliam sobremaneira na compreensão do registro fóssil, algumas vezes somente levantando questões, e outras, respondendo-as também.

Por vezes, os lingulídeos estão preservados perpendicularmente ao plano de acamamento, com o bordo posterior da valva voltado para baixo, indicando encontrarem-se em posição de vida. Não raras vezes, zonas de intensa bioturbação alteram a posição original dos lingulídeos previamente soterrados perpendicularmente, como é o caso da ocorrência de traços fósseis de alimentação pertencentes ao icnogênero *Zoophycos* (*Fodinichnia*). Nessas condições, os lingulídeos apresentam-se inclinados ao plano de acamamento. Uma terceira forma de preservação das concentrações fossilíferas contendo lingulídeos é a quando a tafocenose é composta apenas por valvas posicionadas de acordo com o plano de acamamento. Valvas paralelas ao plano de acamamento são indicativas de exumação ou remoção do substrato pelo aumento brusco da energia do meio (tempestades por exemplo) onde o animal ficaria por um tempo em suspensão e não conseguiria reescavar novamente o fundo para dar continuidade à sua vida. Fragmentos de valvas associadas nessa última situação podem indicar um relativo transporte do material.

O grupo dos lingulídeos, pela sua grande abundância confrontada com sua quase que total ausência em sítios devonianos dos Campos Gerais, somado ao controle dos seus modos de preservação pelas superfícies estratigráficas da Formação Ponta Grossa podem vir a tornar-se um dos grupos-chave para a interpretação paleoambiental dessa unidade

litoestratigráfica. Até que ponto os lingulídeos preservados nos estratos estudados podem ser considerados como invertebrados dependentes de fácies sedimentares é uma questão ainda a ser discutida.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEAUCHAMP, P. "Classe des Brachiopodes – Formes actuelles." In: GRASSÉ, P. P. (Ed.). **Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie**. Paris: Maison et Cie., 1960. v. 5, p. 1380-1397.
- BIERNAT, Gertruda; EMIG, Christian. C. "Anatomical distinctions of the Mesozoic lingulide brachiopods." **Acta Paleont. Pol.**, v. 38, n. 1/2, p. 1-20, 1993.
- BOSETTI, Elvio P. **Paleontologia dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil**. 1989. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- BOSETTI, Elvio P. "Proposição de uma sistemática artificial para lingulídeos fósseis baseada no estudo de lingulídeos da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil." In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba. Anais. Curitiba: SBP, 1989a. p. 53-89.
- BOSETTI, Elvio P. "Revisão Sistemática dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa (Devoniano) Estado do Paraná, Brasil." In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba. Anais. Curitiba: SBP, 1989b. p. 73-89.
- BOSETTI, Elvio P. **Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil**. 2004. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- CHUANG, Sow-Hsin. "The breeding season of brachiopod *Lingula unguis*." **Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.** v. 117, p. 202-207, 1959.
- CHUANG, Sow-Hsin. "Growth of the post larval shell in *Lingula unguis* (Brachiopod)." **Proc. Zool. Soc. Lond.** v. 137, p. 299-310, 1961.

- CLARKE, John M. Fósseis devonianos do Paraná. Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. Rio de Janeiro: p. 1-353.
- COPPER, Paul. "Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction." **Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.** v. 21, n. 3, p. 165-207, 1977.
- DA FONSECA, Vera. M. M. "Braquiópodes". In: CARVALHO, Ismar S. (Ed.) **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Ed. Interciência, 2004. p. 651-672.
- EMIG, Christian.C. "Implications de données récentes sur les Lingules actuelles dans les interprétations paleoecologiques." **Lethaia**. v. 14, p. 151-6, 1981a.
- EMIG, Christian C. "Observations sur l'ecology de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda, Inarticulata)." **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** v. 52, p. 47-61, 1981b.
- EMIG, Christian C. "Taxonomie du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés)." **Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.** v. 4, n. 3-4, p. 337-367, 1982.
- EMIG, Christian C. "Comportement expérimental de *Lingula anatina* (Brachiopod, Inarticulé) dans divers substrats meubles (Baie de Mutsu, Japon)." **Mar. Biol.** v. 75, p. 207-17, 1983.
- EMIG, Christian C. "Importance du sediment dans la distribution des Lingules." **Lethaia**. v. 17, p. 115-123, 1984.
- EMIG, Christian C. "Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléoécologiques." **Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.** v. 53, p. 245-253, 1986.
- EMIG, Christian C. Ecology of the inarticulated brachiopods. In: KAESLER, R. L. (Ed.) **Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H - Brachiopoda**. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas, 1997. p. 473-495.
- EMIG, Christian C. "Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae." **Carnets de Géologie / Notebooks on Geology** - Letter 2003/01.
- EMIG, Christian C., GALL, J.C., PAJAUD, D., PLAZIAT, J.C. "Réflexions critiques sur l'ecology et la sistematique des lingules actuelles et fossils." **Géobios**. v. 11, p. 573-609, 1978.
- HAMMOND, L. S. "Experimental studies of salinity tolerance, burrowing behavior and pedicle regeneration in *Lingula anatina*." **J. Paleontol.** v. 57, p. 1311-1316, 1983.
- HAMMOND, L. S., KENCHINGTON, R. A. "A biometric case for revision of the genus *Lingula* (Brachiopoda: Inarticulata) from Queensland, Australia." **J. Zool. Londres**. v. 184, p. 53-62, 1978.
- KOWALEWSKI, Michal. "Taphonomy of a living fossil: The Lingulide Brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico." **Palaaios**. v. 11, p. 244-265, 1996.
- KOZLOWSKI, Roman. "Fósiles Dévoniens de l'état de Paraná (Brésil)." **Annales de Paleontologie**, v. 8, n. 3, p. 1-19, est. 1-3, 1913.
- MOORE, Raymond. C. **Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H Brachiopoda**. Geological Society of Amer; Revised edition. November 1997.
- MORSE, Edward. S. "Observations on living Brachiopoda". **Memoirs of the Boston Soc. Nat. Hist.** v. 5, n. 8, p. 313-386, 1902.
- NUNES, Juliana Rodrigues da Silva. **Análise tafonomia dos braquiópodes inarticulados (Lingulida) do Membro Jaguariaíva, Formação Ponta Grossa (Devoniano) e suas implicações paleoambientais**. 1999. Monografia (Graduação) – Instituto de Biociências, curso de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de São Paulo, Botucatu.
- PAINE, R. T. "Ecology of the brachiopod *Glottidia pyramidata*." **Ecol. Monogr.** v. 33, p. 187-213, 1963.
- PAINE, R. T. "The sediment occupied by Recent lingulid brachiopods and some paleoecological implications." **Paleogeog. Paleoclimatol. Paleoecol.** v. 7, p. 21-31, 1970.
- QUADROS, Raquel. **Paleontologia dos Brachiopoda – Lingulida, Strophomenida, Spiriferida, Terebratulida – Devonianos, da Serra de Atimã e Arredores, Mato Grosso – Brasil**. 1987. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- SAVAZZI, Enrico. R. "Burrowing in the inarticulate Brachiopod *Lingula anatina*." **Palaeogeog. Palaeoecol. Palaeoclimatol.** v. 85, p. 101-106, 1991.
- SZUMUC, E. J.; OSGOOD, R. G.; MEINKE, D. W. "Lingulichnites, a new trace fossil genus for lingulid

brachiopod burrows.” **Lethaia**. v. 9, p.136-137, 1976.

THAYER, C. W.; STEELE-PETROVIC, M. H. “Burrowing of the lingulid brachiopod *Glottidia pyramidata*: its ecologic and paleoecology significance.” **Lethaia**, v. 8, p. 209-21, 1975.

VENTURA, Carlos Renato R.; PIRES, Débora O. “Ciclos de vida de Invertebrados Marinhos.” In: PEREIRA, R. C.; SOARES GOMES, A (Ed.). **Biologia Marinha**. Rio de Janeiro: Inteliência, 2002. p. 49-67.

WILLIAMS, A. “Differentiation and growth of the brachiopod mantle”. **Am. Zool.** v. 17, p. 107-120, 1977.

WORCESTER, W. **On *Lingula reevei***. 1969. Tese – University of Hawaii, Hawaii.

YATSU, N. “On the habits of the Japanese *Lingula*.” **Annot. Zool.** v. 4, p. 61-67, 1902.

ZABINI, Carolina. **Lingulídeos da Sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Região dos Campos Gerais, Brasil: Revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonômica básica**. 2007. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

(Recebido em 10/06/2007 e aceito para publicação em 15/07/2007)