

DIFERENCIAÇÃO DAS ICNOESPÉCIES E VARIANTES DE *Arthropycus* E SUA UTILIZAÇÃO PROBLEMÁTICA EM ICNOESTRATIGRAFIA: O RESULTADO DE HOMOPLASIAS COMPORTAMENTAIS ENTRE ANELÍDEOS E ARTRÓPODES?

Trabajo presentado a las
XVIII Jornadas de Paleontología y
II Congreso Ibérico de Paleontología
Universidad de Salamanca
Salamanca, 24-29 de Septiembre de 2002

Carlos NETO DE CARVALHO¹, António C. S. FERNANDES² e Leonardo BORGHI³

¹ Centro de Geologia da Universidade de Lisboa. Bloco C2, 5º piso, Campo Grande, P-1700 Lisboa, Portugal. Grupo PALEO - Grupo de Paleontologia do Museu Nacional de História Natural. Rua da Escola Politécnica, nº 58, P-1294 Lisboa CODEX, Portugal. E-mail: praedichnia@hotmail.com.

² Departamento de Geologia e Paleontologia - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20942, Rio de Janeiro, Brasil. Departamento de Estratigrafia e Paleontologia, Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Rua São Francisco Xavier, nº 524, Pavilhão João Lyra, 4º and., sl. 4030, bl. A, Maracanã, 20550-013, Rio de Janeiro, Brasil. E-mails: fernande@acd.ufrj.br e fernande@uerj.br.

³ Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Av. Brigadeiro Trompowsky, s/n, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, 21949-900, Rio de Janeiro, Brasil. E-mails: lborghi@igeo.ufrj.br e lborghi@ccard.com.br.

Neto de Carvalho, C., Fernandes, A. C. S. e Borghi, L. 2003. Diferenciação das icnoespécies e variantes de *Arthropycus* e sua utilização problemática em Ichnostratigrafia: o resultado de homoplasias comportamentais entre anelídeos e artrópodes? [Distinction between *Arthropycus* ichnospecies and variants and their doubtful application in Ichnostratigraphy: the result of behavioural homoplasies between annelids and arthropods?] *Revista Española de Paleontología*, **18** (2), 221-228. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The ichnogenus *Arthropycus* Hall, 1852 previously found in the Arenig-Oretanian Armorican Quartzite Formation (Portugal) is re-examined with new data and the revaluation of the Nery Delgado late eighteens collections, housed in the Instituto Geológico e Mineiro Museum, being described two ichnospecies, *A. alleghaniensis* (Harlan, 1831) and *A. linearis* Seilacher, 2000, within the morpho(ethological) types *A. alleghaniensis lateralis* and protrusive *A. linearis*. Conclusions reached for *Arthropycus* from Portugal enter in conflict, stratigraphic, ichnotaxonomic and ethologically reverberating on the interpretation of possible producers, with the data achieved by Seilacher (2000), being wise some precaution in the ichnostratigraphical applicability of this ichnogenus.

Keywords: *Arthropycus alleghaniensis*, *Arthropycus linearis*, systematics, ichnostratigraphy, Lower Ordovician, behavioural convergence, Anellida, Arthropoda.

RESUMO

O icnogénero *Arthropycus* Hall, 1852 presente no Arenigiano-Oretaniano da Formação do Quartzito Armoricano (Portugal) é revisto com base em novos dados e na re-avaliação das colecções de Nery Delgado, sendo descritas duas icnoespécies, *A. alleghaniensis* (Harlan, 1831) e *A. linearis* Seilacher, 2000, com as variantes morfo-etológicas *A. alleghaniensis lateralis* e *A. linearis* tipo protrusiva. Os resultados alcançados para Portugal entram em conflito, do ponto de vista estratigráfico, icnotaxonómico e comportamental repercutindo-se na interpretação dos seus possíveis produtores, com os dados obtidos por Seilacher (2000), aconselhando alguma precaução na aplicabilidade icnostratigráfica de *Arthropycus*.

Palavras chave: *Arthropycus alleghaniensis*, *Arthropycus linearis*, sistemática, icnoestratigrafia, Ordovícico Inferior, homoplasias comportamentais, Anellida, Arthropoda.

INTRODUÇÃO

Arthropycus é hoje, irónica e simultaneamente, a designação dada a um dos cinco sub-géneros de *Sargassum*, uma alga abundante nos mares do Hemisfério Sul, e a uma forma de comportamento preservada no registo estratigráfico (icnofóssil) característica do Paleozóico Inferior, outrora considerada como fósseis de algas sifonáceas. O icnogénero *Arthropycus* Hall, 1852 é conhecido em Portugal desde os trabalhos paleontológicos pioneiros de Nery Delgado no Paleozóico Inferior, sob as formas *A. cfr. harlani* (Hall) (Delgado, 1884, 1885, 1888), *A. harlani* (Costa, 1931), *A. sp.* (e.g., Cooper e Romano, 1982) e *A. alleghaniensis* (Harlan, 1831) (Neto de Carvalho *et al.*, 1999). *A. harlani* foi considerada por James (1893) como sinónimo júnior de *A. alleghaniensis*.

Até recentemente, este icnogénero era considerado monoicnoespecífico (Fernandes e Borghi, 1996; Fernandes *et al.*, 2000), sendo frequente nas formações siliciclásticas marinhas cambrio-devónicas da Laurentia e Gondwana. Seilacher (2000) subdividiu o icnogénero na icnoespécie-tipo *A. alleghaniensis*, em *A. linearis* e *A. lateralis*, procurando salientar o seu potencial icnoestratigráfico. Quanto à primeira icnoespécie, considerou-a como indicador bioestratigráfico do Silúrico Inferior (ocorrendo em E.U.A., Argentina e Norte de África). A icnoespécie *A. linearis* foi subdividida nas isubpp. *A. linearis protrusiva*, indicadora do Ordovícico Superior e observada no Benin e na Jordânia, e *A. linearis retrusiva*, própria do Ordovícico Inferior (Líbia e Argélia) ao Silúrico Inferior (E.U.A. e Argentina); *A. lateralis* foi apenas observada no Silúrico Inferior da Líbia (Seilacher *op. cit.*). Este modelo icnoestratigráfico está a ser utilizado com sucesso nas formações das bacias do Amazonas e Paraná (Brasil). Com efeito, (Fernandes *et al.*, 2001) identificaram preliminarmente *A. alleghaniensis* no Grupo Trombetas, datado do Llandoveryano (Nogueira *et al.*, 1999) e Formação Vila Maria na Chapada dos Guimarães, no Estado de Mato Grosso, *A. linearis* no Llandoveryano da Formação Vila Maria no Estado de Goiás (*vide* Fernandes, 1999) e *A. lateralis* no Silúrico terminal-Eodevónico da Formação Furnas (*vide* Fernandes *et al.*, 2000). No entanto, a reavaliação do conteúdo paleoicnológico presente no Ordovícico Inferior português actualmente em curso verificou a ocorrência na Formação do Quartzito Armoricano de *A. alleghaniensis* e de *A. linearis* em litofácies argilo-samíticas, em alternâncias centimétricas, do tipo offshore nerítico sob influência tempestífica. Em Portugal, esta formação foi datada do Arenigiano-Oretaniano pela ocorrência de palinórfos (Paris, 1981), da associação do grupo *Cruziana rugosa* d'Orbigny, 1842 (Seilacher, 1970) com *C. imbricata* Seilacher, 1970 (Rebelo e Romano, 1986) e com *C. rouaulti* Lebesconte, 1883 (Neto de Carvalho *et al.*, 1999), bem como pelas macroassociações (graptólitos e trilobites) que ocorrem na base da forma-



Figura 1. Enquadramento geográfico dos icnofósseis estudados. As manchas escuras salientam a distribuição da Formação do Quartzito Armoricano em Portugal. Os sectores abordados neste trabalho são localizados por números: 1 - proximidades do v.g. Penedo (Penedos de Góis); 2 - caminho da Carvalheira (Vidual de Cima); 3 - garganta do Ponsul (Penha Garcia); 4 - corte de estrada E.N. 244, km 22-25 (Amêndoa); 5 - Serra de Águas Quentes (Ladeira); 6 - corte de estrada E.N. 2, km 379 (Santiago de Montalegre).
The geographical setting of studied ichnofossils. Dark blotches show Armorican Quartzite Formation distribution in Portugal. Sectors approached by this work are located by numbers: 1 - near Penedo summit (Penedos de Góis); 2 - Carvalheira path (Vidual de Cima); 3 - Ponsul gorge (Penha Garcia); 4 - road section E.N. 244, km 22-25 (Amêndoa); 5 - Serra de Águas Quentes (Ladeira); 6 - road section E.N. 2, km 379 (Santiago de Montalegre).

ção xistenta imediatamente sobrejacente (Romano, 1982; Romano *et al.*, 1986; Couto *et al.*, 1997). As formas de *Arthropycus* são relativamente comuns nas icnoassociações do Fenniano-Oretaniano (parte superior da Formação do Quartzito Armoricano, Delgado, 1885, Romano, 1991; ocorrência (?) pontual na base da Formação de Colorada, Perdigoão, 1965, est. 3, fig. 1, Piçarra, 2000). Não obstante, foram ainda observadas por outros autores abaixo desta sequência, no Tremadociano? do Membro de Sarnelha (McDougall *et al.*, 1987) e, possivelmente, na Formação de Bando dos Santos, datada do Silúrico terminal-Devónico basal (Romão, 2000).

O presente trabalho promove uma análise destas icnoespécies a partir de numerosas amostras observadas e recolhidas no campo (depositadas no Museu Nacional de História Natural) e das coleções de Nery Delgado existentes no Museu do Instituto Geológico e Mineiro (aqui assinaladas com a sigla MGIGM). Os locais de análise e amostrados foram assinalados na Fig. 1. No total, foram medidos o diâmetro, a inclinação e distância entre anelações para 172 exemplares.

ICNOLOGIA SISTEMÁTICA

Arthropycus alleghaniensis (Harlan, 1831)

Figs. 2a-d

pars 1885 *Arthropycus* cfr. *Harlani* Delgado, 73-75, est. 35, figs. 1-3.

pars 1888 *Arthropycus* cfr. *Harlani* Delgado, 66-70 (parte), est. 9, figs. 1-3.

1980 *Arthropycus* sp. indet. Cooper, 374-375, est. 36, fig. 3.

2000 *Arthropycus lateralis* Seilacher, 244-245, figs. 5, 6.

2000 *Arthropycus alleghaniensis* Seilacher, 243-244, figs. 1, 3, 4.

Diagnóstico emendado: galerias do tipo *Arthropycus* Hall, 1852 em feixes tridimensionais com estruturas *backfill* retrusivas ou protrusivas, podendo ramificar em cacho ou curvar tendencialmente num único sentido, a partir de um ponto comum.

Arthropycus Hall, 1852 type burrows in tridimensional bundles with protrusive or retrusive backfill structures, which may ramify from a single point in a palmate fashion or bend asymmetrically.

Estratigrafia: Câmbrico Inferior (Espanha); Arenigiano-Oretaniano (Portugal, Espanha); Silúrico Inferior-Médio (E.U.A., Argentina, Norte de África); Silúrico basal (Brasil).

Descrição: Os exemplares portugueses classificados como *Arthropycus alleghaniensis* são formados por um aglomerado de galerias fasciculares retrusivas dispostas em U ou J (Fig. 2a), com ramificação a partir de um ponto comum menos profun-

do, divergentes em leque profundo ou curvando num arco mais ou menos amplo (variante denominada de *Arthropycus lateralis* Seilacher, 2000; Figs. 2a-2c). As galerias possuem secção sub-circular, com um bandado anelar transversal e regular ao longo do seu comprimento, apresentando 4 anelações/cm. A base das galerias é aplanada. As anelações transversas são oblíquas (40° de inclinação média) nas paredes verticais da galeria (*backfill* lateral), podendo indicar o sentido de deslocamento. Os feixes podem ainda desenvolver-se segundo um modo “teichichnóide” (*spreite* próximo do vertical; Fig. 2b). Do nosso ponto de vista, *A. lateralis* parece ser apenas uma variação em arco horizontal dentro do programa de *A. alleghaniensis*, face a condições de sedimentação/erosão e oxigenação distintas que terão influenciado inclusivamente a posição no nível de ocupação e o *timing* de ocupação do substrato. As restantes icnotaxobases de *A. alleghaniensis* podem ser diagnosticadas em *A. lateralis*. Esta icnoespécie pode ainda apresentar o mesmo padrão divagante e com entrecruzamento de estruturas, de *A. linearis* (Fig. 2d). O preenchimento passivo das galerias difere da matriz siltítica quase homogénea pela sua composição quartzo-arenítica grosseira heterogranular.

É comum *A. alleghaniensis* ocorrer em relação estreita com o grupo *Cruziana rugosa* em número acessório (*e.g.*, Serra da Amêndoa) ou, mais raramente, em associações monoicnoespecíficas com índices de bioturbação no plano de camada iguais ou superiores a 4 (*sensu* Miller e Smail, 1997), de que são exemplos o corte da EN2, ao km 379 (Vila de Rei) e o corte do caminho da Carvalheira (Vidual de Cima).

Arthropycus linearis Seilacher, 2000

Figs. 3a-d

pars 1885 *Arthropycus* cfr. *Harlani* Delgado, 73-75, ests. 23, 36.

pars 1888 *Arthropycus* cfr. *Harlani* Delgado, 66-70, est. 10.

2000 *Arthropycus linearis* Seilacher, 241-243, figs. 1, 2.

Diagnóstico: Galerias do tipo *Arthropycus* não ramificadas ou raramente fazendo-o, rectilíneas ou ligeiramente curvas, paralelas ao plano de camada. A sua secção transversal mostra-se protrusiva (lamelas do *backfill* com a convexidade voltada para cima) ou retrusiva (lamelas com a convexidade voltada para baixo); Seilacher (2000).

Arthropycus burrows with no or few side branches, running straight or smoothly curving, along bedding planes. Cross section of spreite is either protrusive (backfill lamella convex-up) or retrusive (lamella convex-down); Seilacher (2000).

Estratigrafia: *A. linearis*: Silúrico Inferior (Brasil); *A. linearis* tipo protrusiva: Arenigiano-Oretaniano (Portugal); Ordovícico Superior (Benim, Jordânia). *A. linearis* tipo retrusiva: Ordovícico Inferior (Líbia, Argélia); Silúrico Inferior (E. U. A., Argentina).

Descrição: As Figs. 3a e 3b mostram a laje (1,48 m x 0,83 m) coberta com *Arthropycus linearis* tipo protrusiva proveniente dos Penedos de Góis, recuperada e analisada, mas não figura-

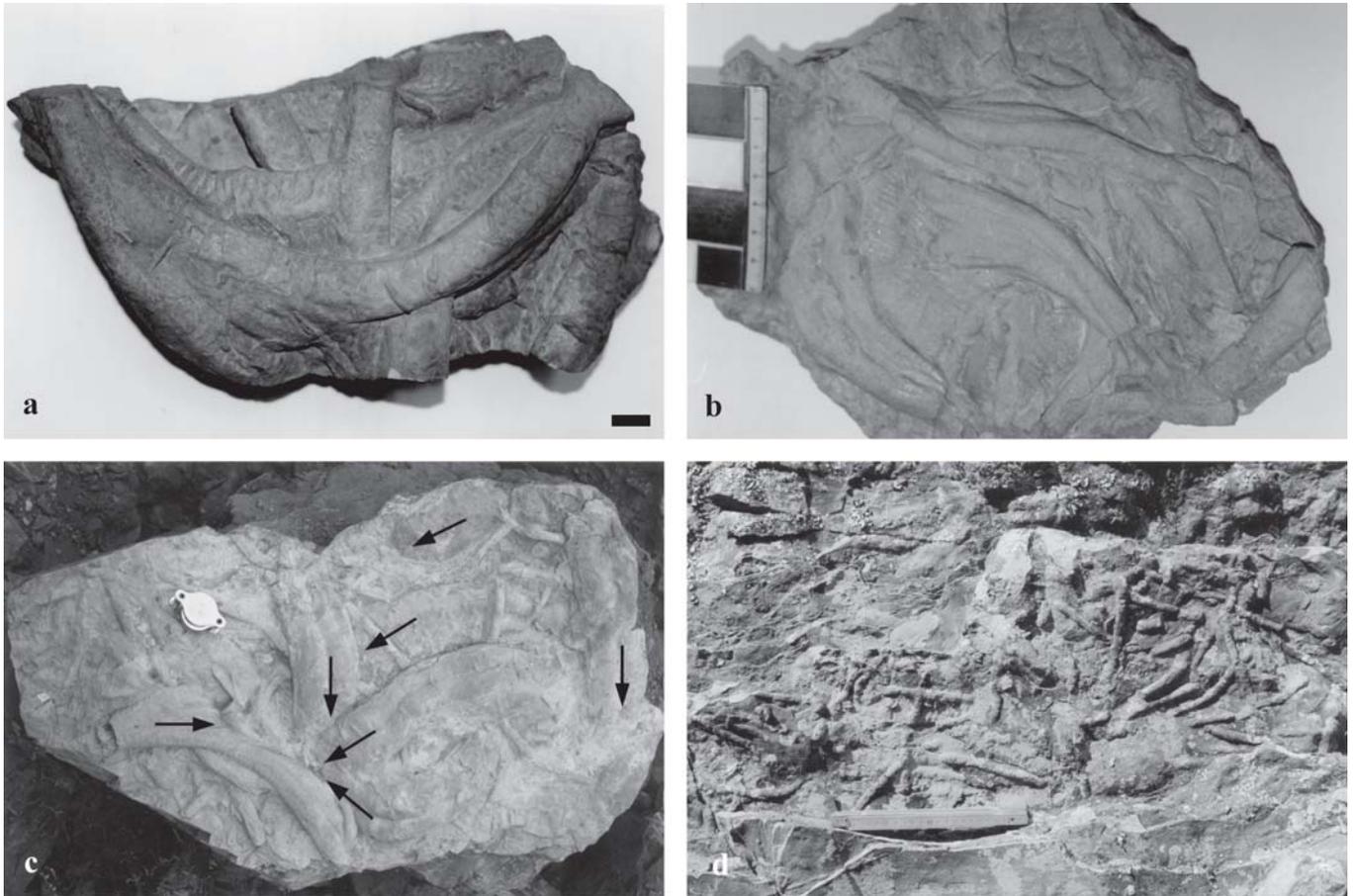
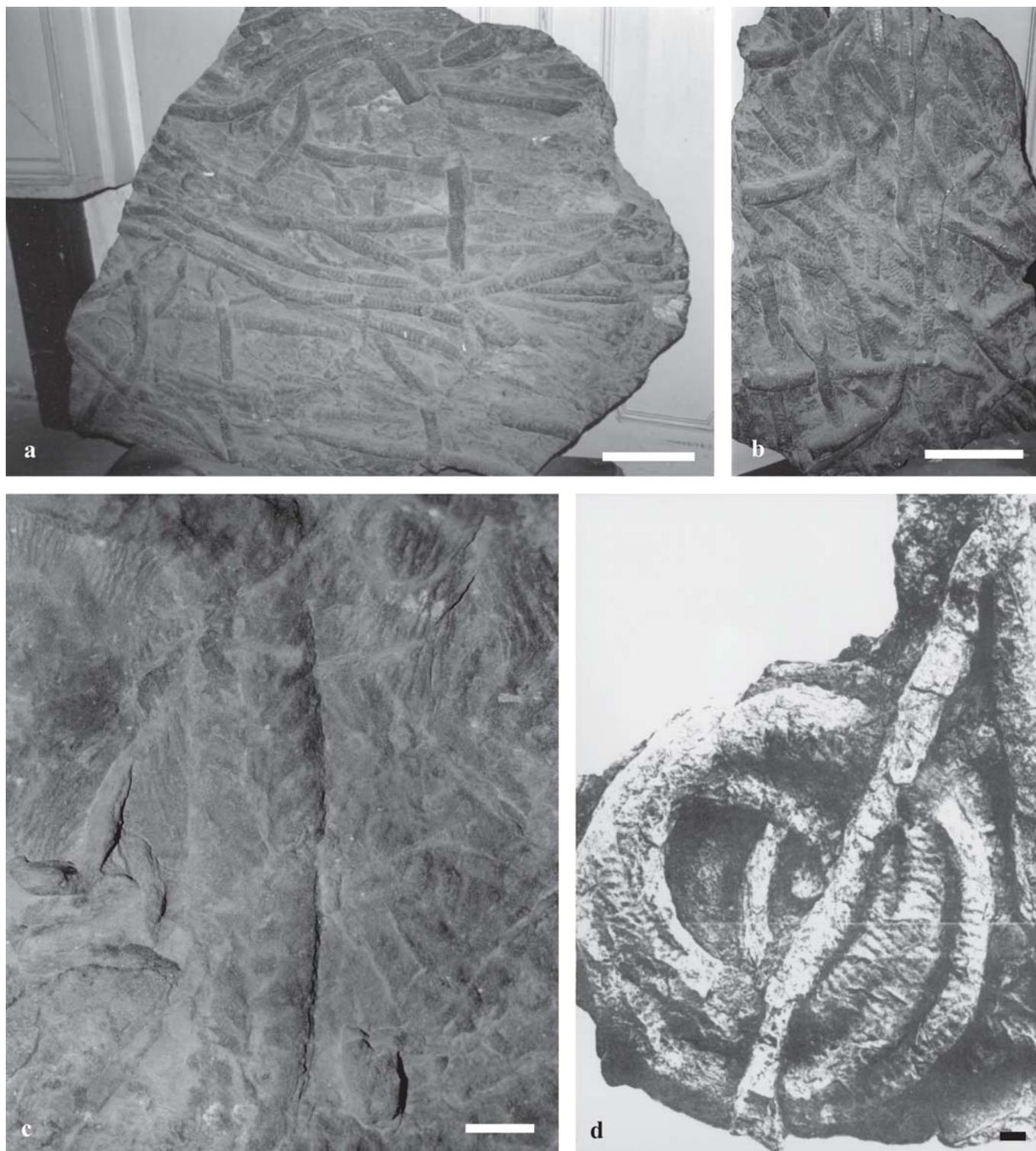


Figura 2. *Arthropycus alleghaniensis* do Ordovícico de Portugal. **a** - MGIGM13184, *Arthropycus alleghaniensis* tipo *lateralis* (Fenniano-Oretaniano, Sinclinal de Amêndoa-Carvoeiro - nas proximidades do sector 6); escala = 10 mm; Delgado (1888), p. 69, est. 9, fig. 1. **b** - *Arthropycus alleghaniensis* tipo *lateralis* (Fenniano-Oretaniano, Sinclinal de Amêndoa-Carvoeiro - sector 4), coleção privada de Carlos Farinha, referência OMC00825; escala = 10 cm. **c** - *Arthropycus alleghaniensis* tipo *lateralis*, em nível de ocupação mais profundo, a cortar um “ponto de encontro” de *Cruziana goldfussi* (Rouault, 1850); as setas indicam o sentido de deslocamento (Fenniano-Oretaniano, Sinclinal de Amêndoa-Carvoeiro - sector 5); escala = 40 mm. **d** - *Arthropycus alleghaniensis* (Fenniano, Sinclinal de Penha Garcia - sector 3); escala = 20 cm.

Ordovician Arthropycus alleghaniensis from Portugal. **a** - MGIGM13184, *Arthropycus alleghaniensis*, *lateralis* type (Fennian-Oretanian, Amêndoa-Carvoeiro Syncline – not far from sector 6); scale = 10 mm; Delgado (1888), p. 69, pl. 9, fig. 1. **b** - *Arthropycus alleghaniensis*, *lateralis* type (Fennian-Oretanian, Amêndoa-Carvoeiro Syncline - sector 4), this sample belongs to the private Carlos Farinha collection with the reference OMC00825; scale = 10 cm. **c** - *Arthropycus alleghaniensis*, *lateralis* type, in a deeper tier, cross-cutting *Cruziana goldfussi* (Rouault, 1850) “meeting point”, arrows indicate ploughing directions assumed by *Cruziana* producers (Fennian-Oretanian, Amêndoa-Carvoeiro Syncline - sector 5); scale = 40 mm. **d** - *Arthropycus alleghaniensis* (Fennian, Penha Garcia Syncline – sector 3); scale = 20 cm.

Figura 3. *Arthropycus linearis* no Ordovícico de Portugal. **a** - MGIGM13107, *Arthropycus linearis* (Fenniano, Sinclinal de Buçaco - sector 1); escala = 10 cm. **b** - MGIGM13107, *A. linearis*, o mesmo nível estratigráfico do que o da Figura 3a (Fenniano, Sinclinal de Buçaco - sector 1); escala = 10 cm. **c** - MGIGM4933, *A. linearis* com anelações em *chévron*, desligadas junto do eixo axial e com desfazamentos que só podem ser explicados por movimentos articulados de apêndices (Fenniano, Sinclinal de Buçaco - sector 1); escala = 10 mm. **d** - Variante em profundidade do *circling behaviour* comum a *Cruziana semiplicata* Salter, 1854 e ao grupo *Cruziana rugosa*, observado em *A. linearis* (Fenniano-Oretaniano, Sinclinal de Amêndoa-Carvoeiro, não longe do sector 4); escala = 10 mm; Delgado (1888), p. 68, est. 10.

Ordovician Arthropycus linearis from Portugal. **a** - MGIGM13107. *Arthropycus linearis* (Fennian, Buçaco Syncline - sector 1); scale = 10 cm. **b** - MGIGM13107, *A. linearis*, the same stratigraphic horizon as in Figure 3a (Fennian, Buçaco Syncline - sector 1); scale = 10 cm. **c** - MGIGM4933, *A. linearis* with *chévron*-like constrictions disconnected near the sagittal axis, in a non-bilateral symmetric arrangement, which can only be explained by incised movements of articulated appendages (Fennian, Buçaco Syncline - sector 1); scale = 10 mm. **d** - Depth modification of the *circling behaviour* common to *Cruziana semiplicata* Salter, 1854 and to the *rugosa*-group, now showed in, and genetically related with, *A. linearis* (Fennian-Oretanian, Amêndoa-Carvoeiro Syncline - not far from sector 4); scale = 10mm; Delgado (1888), p. 68, pl. 10.



da, em Delgado (1885). As ichnosubpp. definidas por Seilacher com base na orientação das lamelas de *backfill* são aqui consideradas tipos ou variantes morfo-etológicas definidas localmente pelo regime de sedimentação/erosão vigente e não como morfotipos com icnotaxobases discriminativas. Correspondem a galerias dispostas horizontalmente ao longo do plano de estratificação (até 1,2 m de extensão) e não ramificadas, justapostas, por vezes entrecruzadas (sintomático de um posicionamento intrastratal), rectilíneas ou pouco sinuosas. O seu diâme-

tro é anormalmente elevado para o icnogénero (até 25 mm); apresentam uma secção transversal sub-quadrada a elíptica, anelações transversas muito regulares (cerca de 2 lamelas/cm) e uma depressão média longitudinal. As anelações transversas nas formas mais bem preservadas apresentam, por vezes, uma quebra ao nível da depressão central e uma disposição que deixa de ser transversa para tomar uma forma em *chévron* (marcas de apêndices; Fig. 3c). Neste, mas igualmente em outros exemplos, estas marcas em *chévron* mostram-se desfasadas, o

que parece indicar um movimento aductor-abductor (com período de retracção) dos apêndices, por vezes não bilateralmente síncrono. Uma boa parte das estruturas paralelas observadas nas figuras 3a e 3b têm uma largura constante, o que permite inferir uma biocenose produtora dimensionalmente homogênea ou extensa bioturbação (Índice de Bioturbação no plano de camada = 5 *sensu* Miller e Smail, 1997) realizada por um único indivíduo, revolvendo o sedimento em duas direcções do espaço, fazendo apenas variar o sentido de locomoção (mantendo-se sub-paralelo à estrutura previamente produzida num modo rectilíneo) e a profundidade no nível de ocupação. As formas de *A. linearis* adoptam modos de comportamento, como sobreposições em mudança de nível de ocupação, entrecruzamentos curvilíneos (Fig. 3b) e “circling behavior” (Fig. 3d), muito semelhantes àqueles verificados para o grupo *Cruziana rugosa* em sequências quartzo-pelíticas homólogas de Portugal (e.g., Penha Garcia).

OS POSSÍVEIS PRODUTORES DE *Arthropycus*

Quanto aos produtores de *Arthropycus*, e no caso de *A. alleghaniensis*, a presença de anelações transversas com relação ao plano axial, ao longo das galerias em U, entre as quais, em espécimes bem preservados, se pode observar finos pregueamentos paralelos (cf. Delgado, 1885), para além da presença de um *backfilling* lateral, testemunham a actuação *fodinichnia*, com movimentação peristáltica, de um organismo vermiforme celomado sedimentívoro cuja cutícula de revestimento apresenta um fino enrugamento funcionalmente eficaz para facilitar o processo de escavação (implicando o movimento de sedimento ao longo do animal, Seilacher, 2000). Em *A. linearis*, as evidências do efeito de *bulldozing* recto e extenso, sem ramificar, bilobado, com transporte de sedimento para o eixo axial através da articulação de movimentos de apêndices, assim como de *circling behavior* (com componente de deslocação vertical; também observado em Hall, 1852, vol. II, est. 2, Fig. 1C) de raio elevado e com inclinação na área de curvatura (características também observadas em *Cruziana* d’Orbigny, 1842 na parte superior da Formação do Quartzito Armoricano), apontam para um produtor endobentónico depositívoro, metamerizado e esclerotizado (artrópode, trilobite?). Já em 1885, o ilustre geólogo e arqueólogo português, Nery Delgado, notara a estreita relação genética existente entre *Cruziana* e *Arthropycus* (Delgado, 1885: 72). As populações das duas icnoespécies de *Arthropycus* na Formação do Quartzito Armoricano, em Portugal, mostram-se heterogêneas ao nível do diâmetro médio das galerias, para um grau de significância de 95% (probabilidade associada ao teste T-Student, com uma distribuição unicaudal, de 0.032; $n_{A. linearis} = 69$, $n_{A. alleghaniensis} = 103$). Da mesma forma, a comparação entre as medidas dos diâmetros para as duas icnoespécies de *Arthropycus* (Fig. 4) sugere produtores dimensionalmente não correlacioná-

veis ($r = 0.21$). A atribuição de *Arthropycus* a *mining behaviour* de artrópodes tem sido levantada recentemente por diversos autores sem que, todavia, haja qualquer tipo de argumentação de suporte (Fernandes, 2000; Mayoral, 2000; Rindsberg, 2001). A invariância dimensional ao longo dos dois morfotipos acima descritos indica que estes não terão sido produzidos no decurso de uma vida.

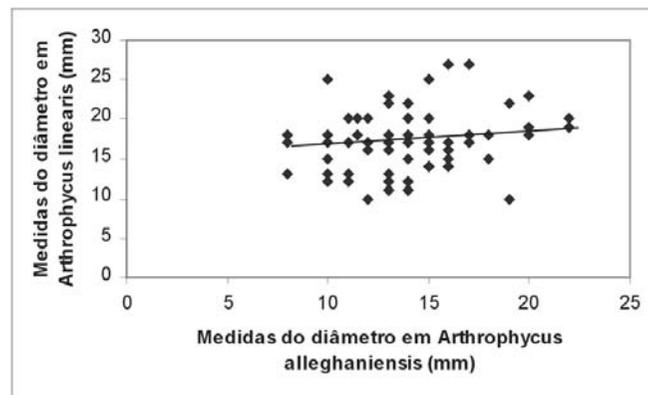


Figura 4. Gráfico de correlação entre as medidas do diâmetro de *Arthropycus linearis* versus *Arthropycus alleghaniensis*. O coeficiente de correlação, dado pelo declive da recta de regressão, é $r = 0.21$.

Correlation plot between diameter measures of Arthropycus linearis versus Arthropycus alleghaniensis. Correlation coefficient, given by the regression line slope, is $r = 0.21$.

CONSEQUÊNCIAS DAS OBSERVAÇÕES E INTERPRETAÇÕES FORMULADAS COM BASE NAS ICNOESPÉCIES DE *Arthropycus* DO ORDOVÍCIO INFERIOR DE PORTUGAL

Os dados acima descritos demonstram que, embora a utilização das icnoespécies de *Arthropycus* em correlações cronológicas e estratigráficas regionais esteja a dar frutos no Brasil, os exemplos expostos e as definições problemáticas das novas icnoespécies e relativas variantes preservacionais (icnotaxobases não diagnósticas) poderão colocar em causa a utilização bioestratigráfica das formas de *Arthropycus* em outros sectores da Gondwana. Como paradigma, Baldwin (1975) e Liñan (1984) observaram em Espanha a ocorrência de *A. alleghaniensis* no Arenigiano da Formación Barrios e no Cámbrico basal da Formación Torrearboles, respectivamente. Estas icnoespécies e suas variantes não parecem corresponder a morfotipos característicos de uma determinada idade, mostrando uma evolução no sentido da complexificação etológica (Seilacher, 2000), mas a programas comportamentais intrínsecos, controlados pelas condições físicas do meio (taxa de sedimentação/erosão, variação do potencial redox), de grupos de

organismos (vermes e artrópodes) que tiveram o seu desenvolvimento etológico marcado por convergência evolutiva e restrito ao Paleozóico Inferior.

AGRADECIMENTOS

Os autores desejam expressar a sua gratidão ao Instituto Geológico e Mineiro, nas pessoas do Professor Dr. Miguel Ramalho e do Dr. José Brandão, pela permissão para a análise das coleções de Nery Delgado e demais facilidades; a Carlos Farinha, pela cedência de uma amostra de *Arthropycus alleghaniensis* var. *lateralis* da sua coleção privada (contacto: farinha.c@netcabo.pt).

BIBLIOGRAFIA

- Baldwin, C. T. 1975. The stratigraphy and facies association of trace fossils in some Cambrian and Ordovician rocks in north-western Spain. *Trace Fossils 2* (Coord. P. T. Crimes and J. D. Harper). *Geological Journal Special Issue*, **9**, 9-40.
- Cooper, A. H. 1980. *The Stratigraphy and Palaeontology of the Ordovician to Devonian rocks of the area North of Dornes (near Figueiró dos Vinhos), Central Portugal*. Ph. D. Thesis, University of Sheffield, 1-378 (inédito).
- Cooper, A. H. and Romano, M. 1982. The Lower Ordovician stratigraphy of the Dornes-Figueiró dos Vinhos area, Central Portugal, with descriptions of *Merostomichnites* ichnosp. and *Rosselia socialis*, two previously unrecorded trace fossils. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **68**, 73-82.
- Costa, J. C. S. 1931. *O Paleozóico Português. Síntese e crítica*. Tese de Doutoramento (ed. Autor), Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, 1-141.
- Couto, H., Piçarra, J. M. y Gutiérrez-Marco, J. C. 1997. El Paleozóico del Anticlinal de Valongo (Portugal). In: *XIII Jornadas de Paleontología "fósiles de Galicia" y V Reunión Internacional Proyecto 351 PICG "Paleozoico Inferior del Noroeste de Gondwana"*, A Coruna, 1997, *Libro de Resúmenes y Excursiones* (Coord. A. Grandal d'Anglade, J. C. Gutiérrez-Marco y L. Santos Fidalgo). Sociedad Española de Paleontología, Madrid, 270-290.
- Delgado, J. F. N. 1884. Note sur les échantillons de Bilobites envoyés à l'exposition géographique de Toulouse. *Société de Histoire Naturelle de Toulouse, Bulletin.*, **18**, 126-131.
- Delgado, J. F. N. 1885. *Terrenos paleozóicos de Portugal: Estudo sobre os Bilobites e outros fósseis das quartzites da base do Systema Silurico de Portugal*. Memória da Secção de Trabalhos Geológicos de Portugal, Lisboa, 1-113.
- Delgado, J. F. N. 1888. *Terrenos paleozóicos de Portugal: Estudo sobre os Bilobites e outros fósseis das quartzites da base do Systema Silurico de Portugal* (Supplemento). Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal, Lisboa, 1-75.
- Fernandes, A. C. S. 1999. Conteúdo icnológico das formações do Ordoviciano-Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. *Boletim do Museu Nacional, nova série, Geologia*, **46**, 1-12.
- Fernandes, A. C. S. 2000. A paleoicnofauna brasileira de artrópodes: estado atual de seu conhecimento. In: *I Simpósio Brasileiro de Paleoartropodologia* (Coord. R. G. M. Neto). Ribeirão Preto, 108-109.
- Fernandes, A. C. S. e Borghi, L. 1996. Comentários sobre o icnogénero *Arthropycus* Hall, 1852 e seu registro nas bacias sedimentares brasileiras. *Anais do Simpósio Sul Americano do Siluro-Devoniano*, Ponta Grossa, 131-139.
- Fernandes, A. C. S., Borghi, L. e Moreira, M. I. C. 2000. Sobre a ocorrência do icnogénero *Arthropycus* Hall, 1852 na Formação Furnas (Bacia do Paraná). *Boletim do Museu Nacional, nova série, Geologia*, **52**, 1-14.
- Fernandes, A. C. S., Borghi, L. e Neto de Carvalho, C. 2001. As icnoespécies de *Arthropycus* Hall, 1852 e suas ocorrências no Siluriano-Devoniano das bacias do Amazonas e Paraná. *XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Rio Branco (Acre), 25.
- Hall, J. 1852. *Paleontology of New York*. Vol. 2, Albany, 1-362.
- James, J. F. 1893. Remarks on the genus *Arthropycus* Hall. *Journal of Cincinnati Museum of Natural History*, **16**, 82-86.
- Liñan, E. 1984. Los icnofósiles de la Formación Torrearboles (?Precámbrico?-Cámbrico Inferior) en los alrededores de Fuente de Cantos, Badajoz. *Cuadernos do Laboratorio Xeológico de Laxe*, **8**, 47-72.
- Mayoral, E. 2000. Pistas fósiles de artrópodos. *IX Congreso Ibérico de Entomología*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 42-43.
- McDougall, N., Brenchley, P. J., Rebelo, J. A. and Romano, M. 1987. Fans and fan deltas - precursors to the Armorican Quartzite (Ordovician) in western Iberia. *Geological Magazine*, **124**, 347-359.
- Miller, M. and Smail, S. E. 1997. A Semiquantitative Field Method for Evaluating Bioturbation on Bedding Planes. *Palaaios*, **12**, 391-396.
- Neto de Carvalho, C., Ramos, J. e Cachão, M. 1999. A "Bicha Pintada" (Vila de Rei, Portugal): uma história de Património (bio)conturbado. *Comunicações do I Seminário sobre Património Geológico, Instituto Geológico e Mineiro*, Lisboa.
- Nogueira, A. C. R., Truckenbrodt, W. e Soares, E. A. A. 1999. O icnogénero *Arthropycus* de depósitos sublitorâneos da Formação Nhamundá (Siluriano Inferior) da Bacia do Amazonas, região de Presidente Figueiredo. *Revista Brasileira de Geociências*, **29**, 135-140.
- Paris, F. 1981. Les chitinozoaires dans le Paléozoïque du sud-ouest de l'Europe. Cadre géologique-Étude systématique-Biostratigraphie). *Mémoire de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, **26**, 1-412.
- Perdigão, J. C. 1965. Sobre a descoberta de *Cruziana* e *Vexillum* (= *Daedalus*) na colina de Cuncos (Mourão). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **48**, 161-167.

- Piçarra, J. M. 2000. *Estudo estratigráfico do Sector de Estremoz-Barrancos, Zona de Ossa-Morena, Portugal. Vol. II – Bioestratigrafia do intervalo Ordovícico-Devónico Inferior*. Tese de Doutoramento (inérito), Universidade de Évora, 1-173.
- Rebelo, J. A. and Romano, M. 1986. A contribution to the lithostratigraphy and palaeontology of the Lower Palaeozoic rocks of the Moncorvo region, Northeast Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **72**, 45-58.
- Rindsberg, A. K. 2001. *Arthropycus* and the problem of compound trace fossils. *North American Paleontological Convention*, Berkeley, California.
- Romano, M. 1982. The Ordovician Biostratigraphy of Portugal - a review with new data and re-appraisal. *Geological Journal*, **17**, 89-110.
- Romano, M. 1991. Lower to middle Ordovician trace fossils from the Central Iberian Zone of Portugal and Spain. In: *Advances in Ordovician Geology* (Coord. C. R. Barnes and S. H. Williams). Geological Survey of Canada, Paper **90-9**, 191-204.
- Romano, M., Brenchley, P. J. and McDougall, N. D. 1986. New information concerning the age of the beds immediately overlying the Armorican Quartzite in Central Portugal. *Geobios*, **19**, 421-433.
- Romão, J. M. C. 2000. *Estudo Tectono-Estratigráfico de um segmento do bordo SW da Zona Centro-Ibérica, e as suas relações com a Zona Ossa-Morena*. Tese de Doutoramento (inérito), Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 1-323.
- Seilacher, A. 1970. *Cruziana* stratigraphy of non-fossiliferous palaeozoic sandstones. In: *Trace Fossils* (Coord. P. T. Crimes and J. C. Harper). *Geological Journal Special Issue*, **3**, 447-476.
- Seilacher, A. 2000. Ordovician and Silurian Arthropycid Ichnostratigraphy. In: *Geological Exploration in Murzuq Basin* (Coord. M. A. Sola and D. Worsley). Elsevier Science B. V., 237-258.

Manuscrito recibido: 19 de diciembre, 2002

Manuscrito aceptado: 11 de julio, 2003