

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
FACULDADE DE CIÊNCIAS  
CÂMPUS BAURU

MATEUS BOCATE FRANCO

**RELAÇÕES SISTEMÁTICAS DOS EUQUELICERADOS PALEOZÓICOS:  
UM NOVO REGISTRO DE EURYPTERIDA PARA O DEVONIANO DO  
BRASIL**

Bauru - SP

2023

**RELAÇÕES SISTEMÁTICAS DOS EUQUELICERADOS PALEOZÓICOS:  
UM NOVO REGISTRO DE EURYPTERIDA PARA O DEVONIANO DO  
BRASIL**

Trabalho de conclusão de curso de graduação em Ciências Biológicas, bacharelado, apresentado ao Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências, pela Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" Câmpus de Bauru, realizado sob orientação do Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi.

F825r Franco, Mateus Bocate  
RELAÇÕES SISTEMÁTICAS DOS EUQUELICERADOS  
PALEOZÓICOS : UM NOVO REGISTRO DE EURYPTERIDA  
PARA O DEVONIANO DO BRASIL / Mateus Bocate Franco. --  
Bauru, 2023  
60 p. : il., tabs., fotos, mapas

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências  
Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de  
Ciências, Bauru  
Orientador: Renato Pirani Ghilardi

1. Euchelicerata. 2. Stylonurina. 3. Paleozóico. 4. Bacia do Paraná.  
5. Gondwana. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de  
Ciências, Bauru. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

MATEUS BOCATE FRANCO

**RELAÇÕES SISTEMÁTICAS DOS EUQUELICERADOS PALEOZÓICOS:  
UM NOVO REGISTRO DE EURYPTERIDA PARA O DEVONIANO DO  
BRASIL**

Trabalho de conclusão de curso de graduação em Ciências Biológicas, bacharelado,  
apresentado ao Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências, pela  
Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" Câmpus Bauru

Aprovado em: 12 de dezembro de 2023.

BANCA EXAMINADORA

---

Dra. Júlia Fernandes Perroca



---

Me. Victor Rodrigues Ribeiro



---

Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi

## **AGRADECIMENTOS**

Gostaria de expressar minha profunda gratidão a todas as pessoas que contribuíram de maneira significativa para a realização deste trabalho:

Ao Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi por sua orientação valiosa e dedicação ao longo deste processo, seu conhecimento e orientação foram essenciais;

À minha família, Marcelo, Marcia e Marcela, pelo amor incondicional, apoio emocional e compreensão durante os momentos desafiadores deste percurso acadêmico;

Aos meus estimados amigos, Ana Laura Dangió, Diogo Martins, Felipe Nascimento Sousa, Gabriel Ferreira Silvério, Henrique Bazzo Martins, Luiz Felipe Santana Petrucci, Maria Emília Meyer, Matheus Parmegiani, Natália Ginizeli, Paulo Henrique Kanno, Silvio Cesar Marqui Limeira Júnior e Victor Rodrigues Ribeiro, sua amizade e apoio incondicional foram fundamentais durante os altos e baixos desta trajetória. Cada risada compartilhada, palavra de incentivo e gesto de amizade contribuíram imensamente para o meu bem-estar e, por consequência, para o sucesso deste trabalho;

À Poliany Ferreira Camargo, minha companheira, por sua paciência, apoio e carinho que foram fundamentais ao longo de todo esse processo. Sua presença fez cada desafio parecer menor, e cada vitória, mais especial;

Por fim, à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo auxílio financeiro na forma de bolsa de iniciação científica (Proc. 2023/00952-3).

## RESUMO

Os euripterídeos, também conhecidos como “escorpiões marinhos”, compõem um grupo monofilético de euquelicerados aquáticos. A partir do registro fóssil, é possível inferir que esses invertebrados dominaram o shoreface durante o Siluro-Devoniano e posteriormente foram confinados aos ambientes lacustres e fluviais até sua extinção no Permiano. Com 250 espécies organizadas em 21 famílias, os euripterídeos representam um clado diverso com importantes funções ecológicas e diferentes adaptações evolutivas. O registro de euripterídeos para o Paleozóico é esparso, no entanto, a maioria das ocorrências relatadas na literatura estão limitadas aos paleocontinentes Avalonia, Armorica, Baltica, Iberia e Laurentia. No Brasil não há estudos aprofundados sobre esses organismos, uma vez que os registros paleontológicos são escassos ou até mesmo inexistentes. Recentemente, após trabalhos de campo na região de Chapada dos Guimarães, um exemplar deste táxon foi encontrado em rochas da Unidade 2 (Grupo Chapada - Bacia do Paraná) de idade Praguiana-Eifeliana. Considerando a escassez de informações acerca dos euripterídeos em território brasileiro, este trabalho visa avaliar taxonomicamente o fóssil coletado. A porção ântero-dorsal está exposta, já a porção póstero-ventral encontra-se recoberta pela matriz rochosa. Assim, a reconstrução morfológica externa e a análise das estruturas foram feitas através da junção de imagens geradas por fotografia e microtomografia. O espécime em questão apresenta uma organização corporal bem delimitada, com facetas articulares bem definidas dividindo cada segmento. Seu prossoma contém uma carapaça dorsal semicircular e ornamentada com estrias concêntricas de mesma concavidade. Apenas uma porção fragmentada do apêndice VI foi observada, contendo o podômero VI-4 e uma porção distal possivelmente englobando VI-8 e VI-9. Este apêndice incompleto é não-espinífero, desprovido de um podômero modificado (7a), podendo ser do tipo *Kokomopterus*. O opistossoma, cuja organização corporal é do tipo indiferenciado, compreende um mesossoma com seis somitos evidentes e um metassoma com apenas 4 somitos visíveis. A diferenciação entre a porção final do metassoma com o telson não é clara. Esta estrutura apresenta uma composição do tipo *wedge-shaped* ou *clavate*. Apêndice genital do tipo “A”, constituído por apenas uma articulação proximal. Ao redor do apêndice abdominal mediano há um par de suturas transversais mal definidas, assim como as linhas divisórias das placas do opérculo dos Eurypterida. Par de tratos branquiais ovais e de pequeno calibre (Kiemenplatten) dispostos no segundo segmento abdominal. A partir das análises morfofuncionais dos fragmentos dos apêndices locomotores, é possível inferir que esse organismo tinha hábitos alimentares comumente associados à subordem Stylonurina, variando de predação por necrófagos em regiões bentônicas a alimentação por varredura de fundo. Considerando o Kiemenplatten, pode-se dizer que esse animal tinha hábitos anfíbios e era capaz de realizar excursões terrestres. Assim, a categorização desse espécime como Stylonurina, subordem Eurypterida, representa uma nova ocorrência dessa ordem para o Devoniano do Brasil.

**Palavras-chave:** Bacia do Paraná, Euchelicerata, Gondwana, Paleozóico, Stylonurina.

## ABSTRACT

Eurypterids, also known as "sea scorpions", is a monophyletic group of aquatic euechelicerids. From the fossil record, it is possible to infer that these invertebrates dominated the shoreface during the Silurian-Devonian and were subsequently confined to lake and river environments until their extinction in the Permian. The eurypterids represent a diverse clade with important ecological functions and different evolutionary adaptations, with 250 species organized in 21 families. The record of eurypterids for the Paleozoic is sparse, however, most occurrences reported in the literature are limited to the paleocontinents Avalonia, Armorica, Baltica, Iberia, and Laurentia. In Brazil there are no consistent studies about these organisms, since paleontological records are scarce or even nonexistent. Recently, after field work in the Chapada dos Guimarães region, a specimen of this taxon was found in rocks of Unit 2 (Chapada Group - Paraná Basin) with Praguian-Eiphelian age. Considering the scarcity of information in Brazil, the main objective here is to present the systematic morphology of the fossil found in Mato Grosso (Paraná Basin). The anterodorsal portion is exposed, while the postero-ventral portion is covered by the rock matrix. Thus, the external morphological reconstruction and the analysis of the structures were done by joining images generated by photography and microtomography. The fossil has a well-defined body organization, with distinct articular facets dividing each segment. The prosoma contains a semicircular dorsal carapace and concentric strided ornamentations of the same concavity. This carapace also has a V-shaped slit that extends to the anterior margin of the prosoma, resembling the cardiac lobe of Xiphosurida. Only a fragmented portion of appendage VI was observed, containing podomere VI-4 and a distal portion possibly encompassing VI-8 and VI-9. This incomplete appendage is non-spiniferous, lacking a modified podomere (7a), and may be of the *Kokomopterus* type. The opisthosoma is an undifferentiated type, comprising a mesosoma with six evident somites and a metasoma with only 4 visible somites. The differentiation between the final portion of the metasoma with the telson is not clear, which has a *wedge-shaped* or *clavate* type composition. The type A genital appendage has only one visible proximal joint. Around the median abdominal appendage is a pair of poorly defined transverse sutures, as well as the dividing lines of the operculum plates of Eurypterida. Pair of oval, small-caliber gill tracts (Kiemensplatten) arranged in the second abdominal segment. From the morphofunctional analyses of the fragments of the locomotor appendages, it is possible to infer that this organism had feeding habits commonly associated with the suborder Stylonurina, ranging from scavenging predation in benthic regions to bottom-sweeping feeding. Considering the Kiemensplatten, it can be said that this animal had amphibian habits and was able to perform terrestrial excursions. Thus, the categorization of this specimen as Stylonurina, suborder Eurypterida, represents a new occurrence of this order for the Devonian of Brazil.

**Key-word:** Euechelicerata, Gondwana, Paleozoic, Paraná Basin, Stylonurina.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Exemplos de quelíceras em diferentes representantes de Chelicerata.	11
<b>Figura 2.</b> Fósseis de Quelicerados basais.	12
<b>Figura 3.</b> Fósseis de Euquelicerados basais	13
<b>Figura 4.</b> Região de coleta do material.	17
<b>Figura 5.</b> Árvore filogenética de Euchelicerata	19
<b>Figura 6.</b> Xiphosura não-xifosurída.	20
<b>Figura 7.</b> Exemplares de Xiphosurida.	21
<b>Figura 8.</b> Esquema corporal de Xiphosura.	22
<b>Figura 9.</b> Sinzifosurínas de Prosomapoda.	23
<b>Figura 10.</b> Sinzifosurína do gênero <i>Bembicosoma</i> Laurie, 1899.	24
<b>Figura 11.</b> Sinzifosurína do gênero <i>Bunaia</i> Clarke, 1919.	25
<b>Figura 12.</b> Sinzifosurína do gênero <i>Bunodes</i> d'Eichwald, 1854.	26
<b>Figura 13.</b> Sinzifosurína do gênero <i>Cyamocephalus</i> Currie, 1927.	27
<b>Figura 14.</b> Sinzifosurína do gênero <i>Limuloides</i> Woodward, 1865.	28
<b>Figura 15.</b> Sinzifosurína do gênero <i>Pasternakevia</i> Selden & Drygant, 1987.	29
<b>Figura 16.</b> Sinzifosurínas do gênero <i>Pseudoniscus</i> Nieszkowski, 1859.	30
<b>Figura 17.</b> <i>Chasmatspis laurencii</i> Caster & Brooks, 1956 da Formação Five Oaks (Ordoviciano), EUA.	32
<b>Figura 18.</b> <i>Diploaspis casteri</i> Størmer, 1972 de Alken an der Mosel, Alemanha	33
<b>Figura 19.</b> Desenhos interpretativos de <i>Chasmatspis</i> .	34
<b>Figura 20.</b> Desenho interpretativo de <i>Diploaspis casteri</i> .	35
<b>Figura 21.</b> Anatomia de um euripterídeo.	37
<b>Figura 22.</b> Vista ventral da região anterior do opistossoma de <i>Baltoeurypterus</i> .	37
<b>Figura 23.</b> Organização dos podômeros dos apêndices.	38
<b>Figura 24.</b> Desenho interpretativo de Morfotipo 1.	39
<b>Figura 25.</b> Plate de Morfotipo 1.	40
<b>Figura 26.</b> Imagem de microtomografia evidenciando o apêndice não-espinífero do Morfotipo 1.	40

<b>Figura 27.</b> Sistema respiratório duplo de Eurypterida.	49
<b>Figura 28.</b> <i>Slimonia acuminata</i> , vista ventral evidenciando os tratos branquiais.	51
<b>Figura 29.</b> <i>Onychopterella augusti</i> para o Hirnantiano da África do Sul.	51
<b>Figura 30.</b> Tratos branquiais.	52

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Lista cronológica de euripterídeos comprovados para o paleocontinente além da Báltica, Laurentia, Avalonia, Iberia e Armorica.

43

## SUMÁRIO

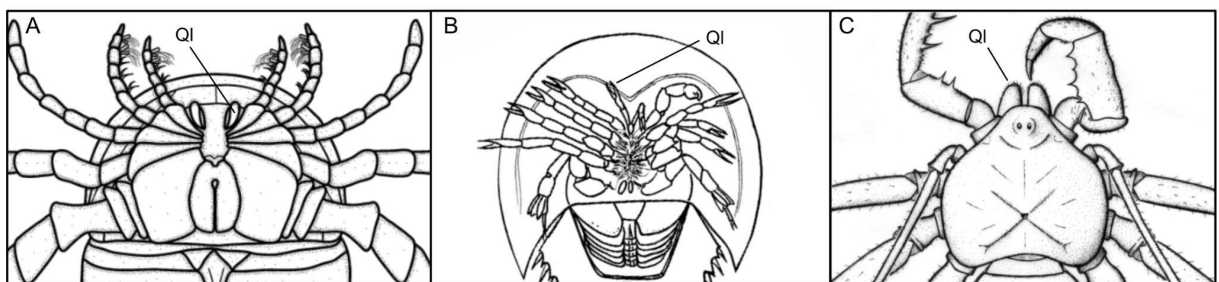
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>11</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>16</b>
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>18</b>
<b>4. DISCUSSÃO</b>	<b>41</b>
<b>4.1 EURIPTERÍDEOS NA GONDWANA</b>	<b>41</b>
<b>4.2 CLASSIFICAÇÃO SISTEMÁTICA</b>	<b>45</b>
<b>4.3 PALEOECOLOGIA E PALEOBIOLOGIA</b>	<b>48</b>
<b>5. CONCLUSÃO</b>	<b>53</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>54</b>

## 1. INTRODUÇÃO

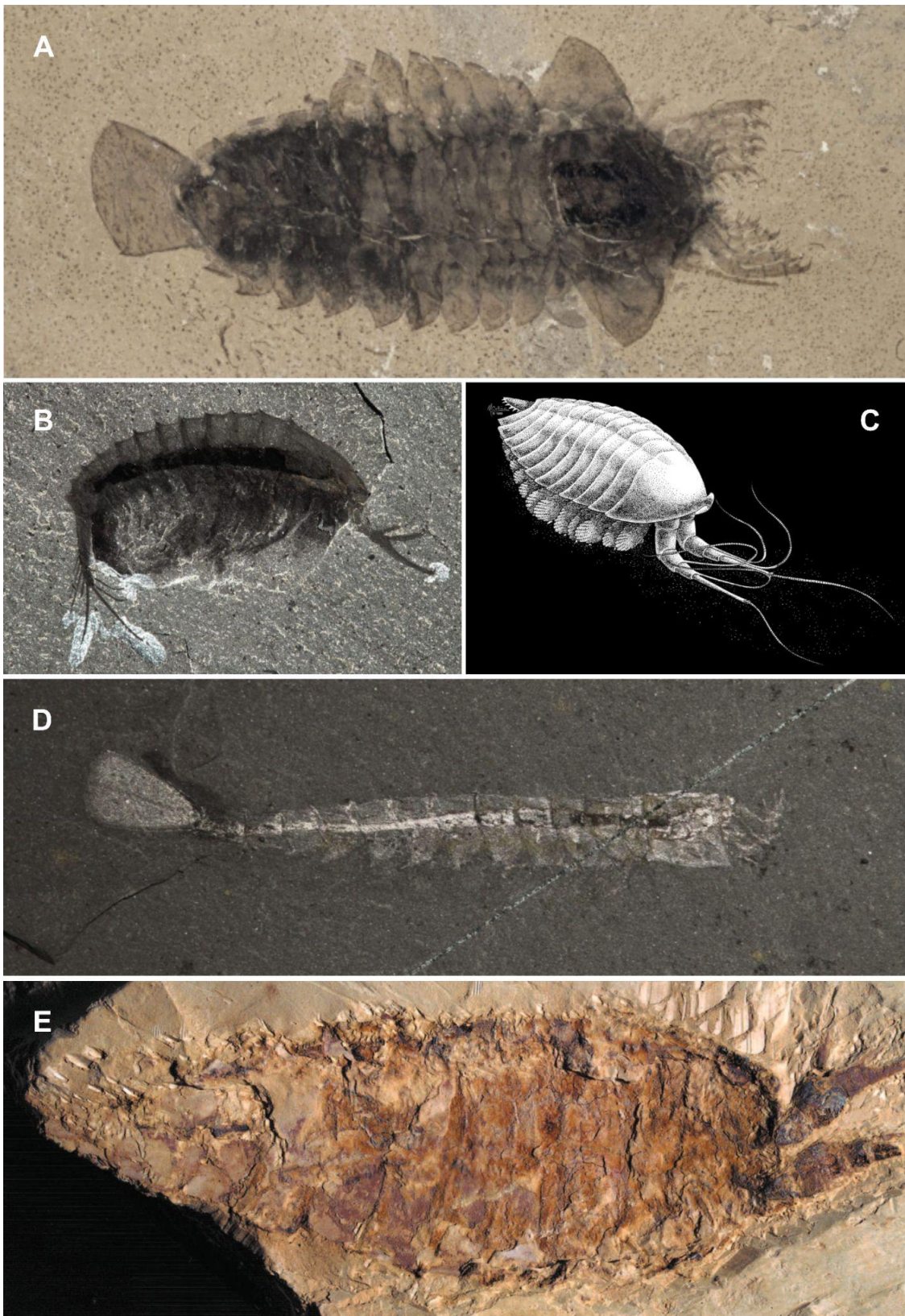
O subfilo Chelicerata Heymons, 1901 compõem um grupo monofilético de artrópodes aquáticos e terrestres que podem ser divididos em dois grupos-irmãos, Euchelicerata Weygoldt & Paulus, 1979 e Pycnogonida Latreille, 1810. Estes táxons estão unidos por um mesmo caráter derivado: uma estrutura funcional para a alimentação, modificada a partir do primeiro par de apêndices prossomais, geralmente chamada de quelícera (Dunlop & Lamsdell, 2017) (Figura 1). Grande parte da diversidade biológica do subfilo está restrita a Euchelicerata; um grupo formado por dois táxons viventes, Xiphosura e Arachnida, além de alguns táxons fósseis típicos de ambientes marinhos e dulcícolas, como Eurypterida, Chasmataspidida e sinzifosurína (Lamsdell, 2013).

Mesmo formando um importante componente da fauna do Paleozóico, a origem de Chelicerata permanece incerta devido a sua escassez no registro fóssil (Lamsdell *et al.*, 2015). Atualmente, existem duas hipóteses que tentam resolver esse problema: uma delas reconhece o fóssil *Sanctacaris uncata* Briggs & Collins, 1988 (Cambriano, Folhelho de Burgess, Canadá) como um membro basal de Chelicerata (Figura 2A); enquanto a outra sugere que alguns fósseis do Período Cambriano, *e. g.* *Leanchoilia superlata* Walcott, 1912 (Figura 2B e 2C), *Yohoia tenuis* Walcott, 1912 (Figura 2D) e *Haikoucaris ercaiensis* Chen *et al.*, 2004 (Figura 2E), atribuídos a Megacheira, podem ser membros da linhagem-tronco de Chelicerata, *i. e.* um agrupamento parafilético (Dunlop & Lamsdell, 2017).

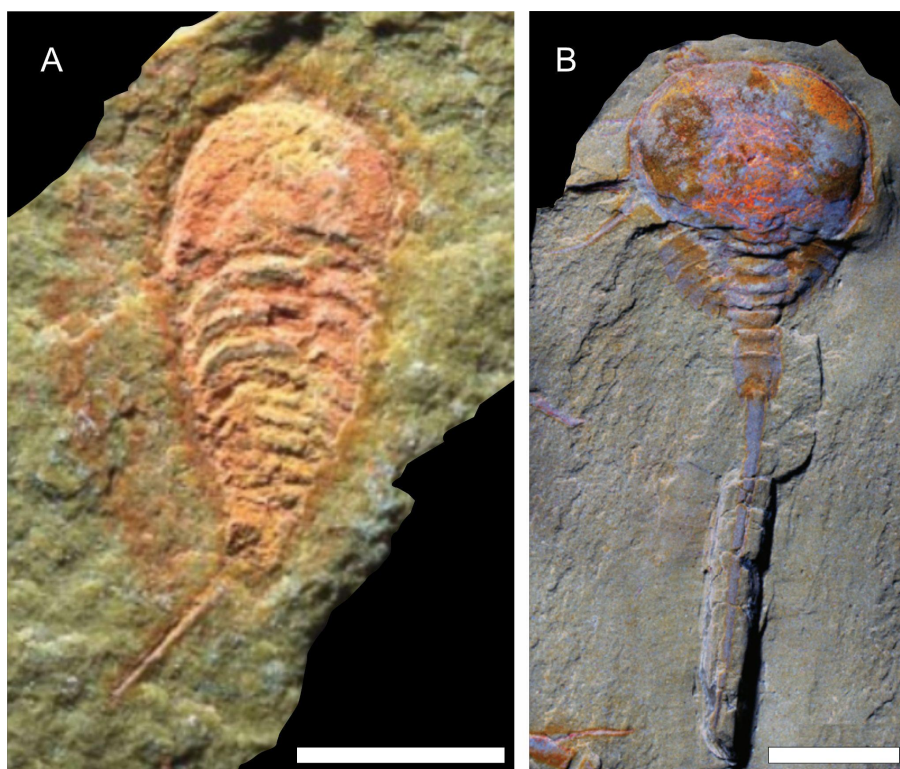
Euchelicerata apresenta problemas similares, principalmente em relação ao início de sua dispersão durante o Ordoviciano (Lamsdell *et al.*, 2015). Os primeiros registros confirmados do grupo são de xifosurídeos (Figura 3A e B) para a Formação Fezouata (Tremadociano), Marrocos (Van Roy *et al.*, 2010). Ocorrências posteriores no Ordoviciano Superior e Siluriano Inferior formam uma grande lacuna no registro fóssil (Lamsdell *et al.*, 2015), já que grande parte dos euquelicerados são encontrados em regiões de preservação excepcional, *e. g.* América do Norte e Europa (Dunlop, 2010), como é o caso de euripterídeos.



**Figura 1.** Exemplos de quelíceras em diferentes representantes de Chelicerata; Qi = quelícera. A, *Drepanopterus abonensis* (Eurypterida) (retirado de Lamsdell *et al.*, 2009); B, Caranguejo-ferradura (Xiphosura) (retirado de Kreamer, 2014); C, *Graeophonus anglicus* (Arachnida: Amblypygi) (retirado de Dunlop *et al.*, 2008).



**Figura 2.** Fósseis de Quelicerados basais, sendo: (A) Fóssil de *S. uncata*. (B) Fóssil de *L. superlata*, Folhelho de Burgess, Canadá. (C) Reconstituição de vida de *L. superlata*. (D) Fóssil de *Yohoia tenuis*, Burgess Shale, Canadá (retirados do Royal Ontario Museum). (E) Fóssil de *Haikoucaris ercaiensis*, Folhelhos Maotianshan, China (retirado de Chen *et al.*, 2004).



**Figura 3.** Fósseis de Euquelicerados basais, sendo: **A**, Xiphosurida com opistossoma indiferenciado e completamente segmentado, prossoma semicircular e telson terminal afilado (retirado de Van Roy *et al.*, 2010); **B**, O Xiphosurida mais antigo conhecido, um espécime subadulto com segmentos fundidos na porção anterior do opistossoma. (retirado de Van Roy *et al.*, 2015). Barras de escala: (A) = 2 mm; (B) = 10 mm.

Também conhecidos como “escorpiões marinhos”, os euripterídeos compõem um grupo monofilético de euquelicerados aquáticos, unidos pela presença de uma placa opercular genital, *i. e.* opérculos dos somitos VIII e IX fundidos (Figura 22) (Lamsdell, 2013). A partir do registro fóssil, é possível inferir que esses invertebrados marinhos dominaram o *shoreface* durante o Siluro-Devoniano e posteriormente foram confinados aos ambientes lacustres e fluviais (Dunlop & Selden, 1998; Braddy *et al.*, 2004; Bicknell & Amati, 2021). Porém foi durante o Siluriano que os euripterídeos atingiram seu apogeu gênico (Tetlie & Dunlop, 2005).

Com 250 espécies organizadas em 21 famílias, os euripterídeos representam um clado diverso com importantes funções ecológicas e diferentes adaptações que possibilitaram a ocupação de múltiplos nichos (Tetlie, 2007; Dunlop *et al.*, 2020; Bicknell & Amati, 2022). Dentre seus papéis ecológicos, pode-se citar hábitos predatórios ativos em regiões nectônicas e nectobentônicas, predação por necrofagia em regiões bentônicas e alimentação por varredura de fundo (Lamsdell *et al.*, 2021), sendo que alguns de seus representantes também

eram capazes de permanecer em ambientes terrestres por períodos prolongados (Manning & Dunlop, 1995; Dunlop, 2020; Lamsdell *et al.*, 2020).

Morfologicamente, os eurypterídeos possuem um corpo alongado achatado dorso-ventralmente, subdividido em dois tagmas, o prossoma e opistossoma (Figura 21). O prossoma (cefalotórax) é composto por um escudo dorsal com olhos compostos e ocelos medianos, seis pares de apêndices localizados na região ventral, sendo o primeiro deles formado pelas quelas e os subsequentes geralmente voltados para a locomoção (Lamsdell *et al.*, 2019). Na região ventral do cefalotórax, entre os primeiros podômeros do sexto par de apêndices, encontra-se o metastoma (Tollerton, 1989). Já o opistossoma (abdome) é dividido em mesossoma e metassoma, totalizando doze segmentos e um télson terminal (Braddy & Dunlop, 1997). Por fim, na região ventral do mesossoma, estão localizados o apêndice e o opérculo genital (Braddy & Dunlop, 1997).

Na ordem Eurypterida Burmeister, 1843 estão inclusas as subordens Stylyonurina Deiner 1924 e Eurypterina Burmeister 1843. Stylyonurina é caracterizada pela presença de suturas transversais nas placas ventrais e ausência de um 7º podômero modificado no sexto apêndice do prossoma, sendo este uma perna longa e esguia (Figura 23 A). Já Eurypterina não possui suturas transversais nas placas ventrais do prossoma e apresenta uma crista achatada no 7º podômero do sexto apêndice prossômico, conferindo um aspecto de remo (Figura 23 B) (Tetlie & Cuggy, 2007; Lamsdell *et al.*, 2010).

Nas rochas devonianas, Stylyonurina ocorre na Alemanha (Størmer, 1936), Austrália (Tetlie *et al.*, 2004), Bélgica (Fraipont, 1889; Størmer & Waterston, 1968), Canadá (Braddy & Dunlop, 2000; Lamsdell *et al.*, 2010), Escócia (Page, 1859), E.U.A. (Hall, 1884; Ehlers, 1935), Inglaterra (Simpson, 1951) e Sibéria (Shpinev, 2012). Por sua vez, Eurypterina pode ser encontrado na Alemanha (Størmer, 1936; Størmer, 1974; Dunlop *et al.*, 2002; Poschmann & Tetlie, 2004), Austrália (Burrow *et al.*, 2001), Bélgica (Fraipont, 1889), Bolívia (Kjellesvig-Waering, 1964), Canadá (Hall, 1859; Russel, 1953), EUA (Hall, 1859; Lamsdell & Selden, 2013), Letônia (Delle, 1937), República Tcheca (Chlupáč, 1994; Budil *et al.*, 2014), Rússia (Pirozhnikov, 1957), Sibéria (Shpinev, 2012) e no arquipélago norueguês de Svalbard (Størmer, 1934). Na América do Sul, esses táxons estão descritos apenas para o Siluriano e Devoniano da Bolívia (Kjellesvig-Waering, 1964; Kjellesvig-Waering, 1973; Olive *et al.*, 2019), Devoniano da Colômbia (Olive *et al.*, 2019), Carbonífero-Permiano da Argentina (Selden & Corronca, 2005) e Permiano do Brasil (Woodward, 1909). Entretanto, de acordo com Lamsdell (2022), os espécimes identificados por Kjellesvig-Waering (1964) e Olive *et al.* (2019) não podem ser atribuídos com segurança à Eurypterida.

No Brasil existem diversos trabalhos e resumos que relatam a presença de euripterídeos para o Paleozóico brasileiro, sendo que nenhum deles, entretanto, desenvolve sistemática paleontológica detalhada. Em seus estudos sobre o Devoniano da Bacia do Parnaíba, Kegel (1953) faz uma menção a um conjunto de restos fragmentados de espécimes classificados como Eurypterida. Porém, não foi feito um detalhamento das amostras, nem mesmo informado o local de coleta e tombo. Em suas revisões bibliográficas para a Formação Manacapuru (Lochkoviano), Rocha (2018) e Corrêa (2020) citam a presença de fragmentos de euripterídeos para a Bacia do Amazonas (apud Almeida & Carneiro, 2004; Wanderley-Filho, 2005). Melo & Steemans (1997) relatam a presença de fragmentos espessos de cutículas e estruturas alveolares semelhantes àquelas atribuídas duvidosamente aos euripterídeos de Represa Balbina (AM) (apud Melo, 1997) para a região de Presidente Figueiredo durante o Neo-ordoviciano e Llandovery/Wenlock. O gênero cf. *Eurypterus* é descrito para o Paraná (Teixeira Soares), Piauí (Picos) e São Paulo (Monte Mor, Tatuí, Tietê) (Millan, 1972; Millan, 1975; Neto, 2005). O gênero *Hastimina* White, 1908 é descrito para a Formação Picos, Piauí e para a Formação Tietê, São Paulo (Waterston *et al.*, 1985; Soares, 1991 apud Caster, 1947; Mezzalira, 1951; Mezzalira, 1961). Peres (2009) relatou a presença de vários fragmentos de euripterídeos sem classificação consolidada, possivelmente de Hibbertopteridae Kjellesvig-Waering, 1959 (*Hastimina*), ?Hugmillerioidea Kjellesvig-Waering, 1951 e Eurypteroidea Burmeister, 1843 para a Formação Ponta Grossa, Paraná. Apesar de muitas descrições específicas, os trabalhos citados não desenvolvem descrições pormenorizadas dos caracteres diagnósticos sendo, na maioria das vezes, ausentes na figuração dos espécimes.

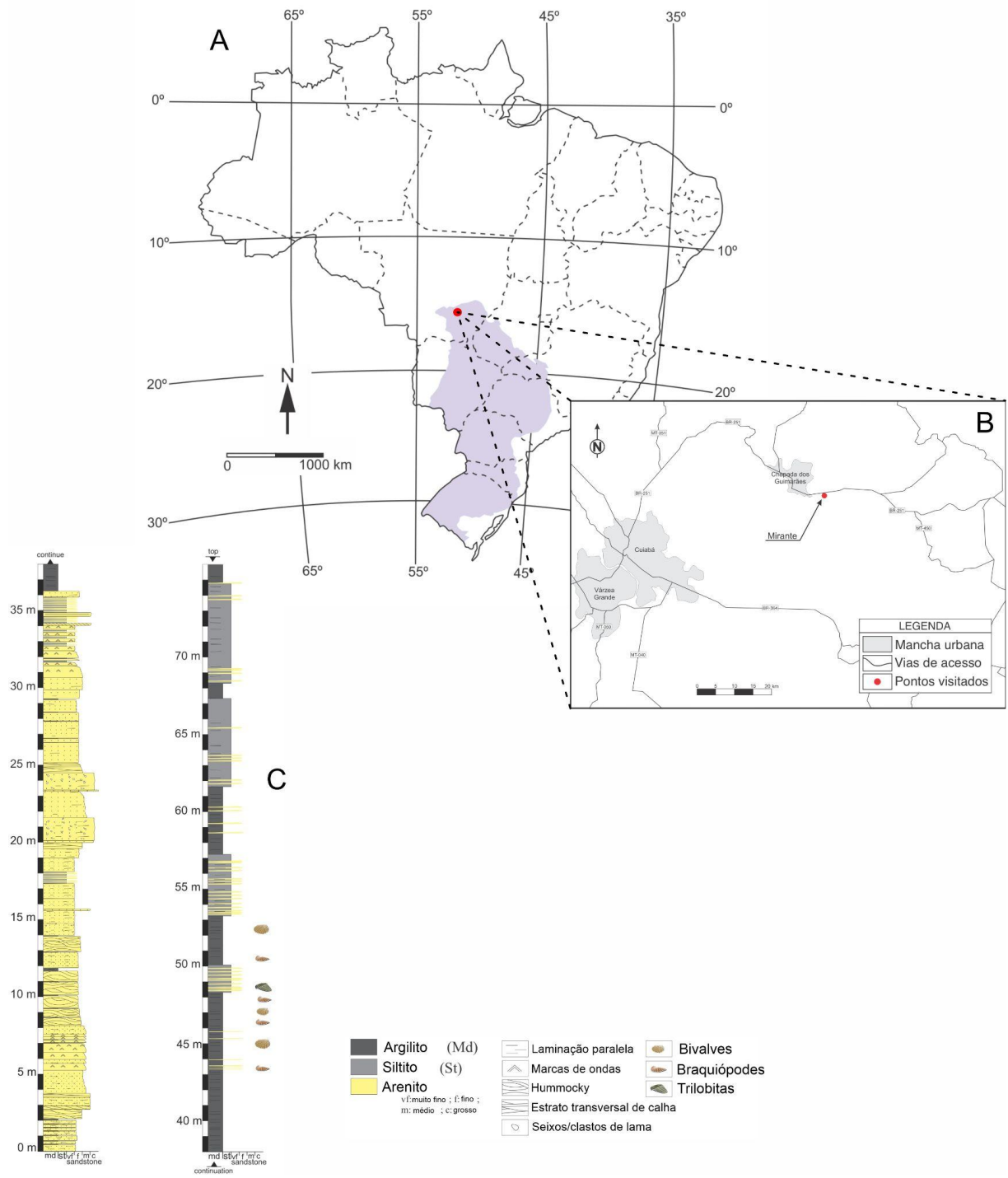
Recentes trabalhos de campo na porção norte da Bacia do Paraná, no Devoniano do estado de Mato Grosso, resultaram, entretanto, em diversos achados fossilíferos passíveis de melhores descrições sistemáticas com conseqüente melhor entendimento do desenvolvimento evolutivo do grupo no Gondwana. Dentre o material coletado, destaca-se um exemplar de um euquelicerado aquático. Considerando a escassez dos trabalhos referentes a este grupo na América do Sul, este trabalho objetiva realizar uma descrição das relações sistemáticas de Euchelicerata e apresentar uma análise detalhada de um Eurypterida no Devoniano da Bacia do Paraná e, adicionalmente, realizar inferências paleobiológicas e paleoecológicas a este espécime.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

O fóssil estudado foi coletado no Mirante Geodésico da América do Sul (Figura 4 B), às margens da MT-251 (15° 24' 27, 195" S e 55° 49' 51,701" O), entre as cidades de Chapada dos Guimarães e Campo Verde, estado de Mato Grosso (Figura 4 A). Na região, as rochas aflorantes são litoestratigraficamente agrupadas no Grupo Chapada, Unidades 1 (Lochkoviano), 2 (Praguiano-Eifeliano), 3 (Eifeliano) e 4 (Givetiano-Frasniano), da base para o topo (Andrade & Camarço, 1978, 1980; Grahn *et al.*, 2010). O afloramento possui aproximadamente 80 m de altura, sendo que nos primeiros 35 m da base predominam os arenitos da Unidade 1, sobrepostos por 45 m de lutitos da Unidade 2 (Figura 4 C). O fóssil está depositado na coleção científica no Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA), da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP), Campus Bauru, sob número de tombo CCLP 1400.

A reconstrução da morfologia externa e a análise das estruturas corporais macroscópicas da porção ântero-dorsal do fóssil foram feitas através de fotografias, utilizando-se uma câmera Nikon D7000. Para a porção póstero-ventral, recoberta pela matriz rochosa, a análise morfológica foi feita através da utilização de microtomografia computadorizada, com o intuito de delimitar os contornos dos tagmas e apêndices corporais. O microtomógrafo utilizado nesta análise está alocado no Laboratório Multiusuário para Análises de Imagens Tridimensionais de Tecidos Biológicos e Biomateriais (LAB 3D BIO), nas dependências da Faculdade de Odontologia de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo-USP. A microtomografia computadorizada é uma técnica não destrutiva ideal para a investigação de estruturas internas de espécimes fósseis, onde várias imagens sequenciais são geradas e agrupadas para obter uma reconstrução fiel da morfologia de organismos e fósseis (Do Nascimento-Dias, 2017; Yixin *et al.*, 2019).

Durante este trabalho, o organismo será referido como Morfotipo 1 para evitar classificações não consonantes com o Código de Nomenclatura Zoológico Internacional.



**Figura 4.** Região de coleta do material, sendo: (A) Mapa da Bacia do Paraná. (B) Área de coleta na Chapada dos Guimarães - MT. (C) Perfil litoestratigráfico do afloramento estudado na Chapada dos Guimarães - predominância de pelitos e arenitos marinhos, associados a braquiópodes, bivalves e trilobitas de idade Pragiania - Eifeliana (imagens fornecidas por Victor Rodrigues Ribeiro).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 RELAÇÕES SISTEMÁTICAS DE EUCHELICERATA

**CHELICERATA** Heymons, 1901

**EUCHELICERATA** Weygoldt and Paulus, 1979 (Figura 5)

**PROSOMAPODA** Lamsdell, 2013

**Táxons incluídos:** [*Andarella* Moore, McKenzie & Lieberman, 2007; *Borchgrevinkium* Novojilov, 1959; *Camanchia* Moore, Briggs, Braddy & Shultz, 2011; *Legrandella* Eldredge, 1974; *Venustulus* Moore in Moore *et al.* 2005b; *Weinbergina* Richter & Richter, 1929; *Planaterga* Lamsdell, 2013; *Xiphosura* Latreille, 1802 (= *Merostomata* Dana, 1852)].

**Diagnose:** Euchelicerata sem exópodes nos apêndices prossomais II - IV durante a fase adulta (Lamsdell, 2013).

**Observações:** Com relações filogenéticas variáveis, a classe *Xiphosura*, anteriormente considerada como um agrupamento monofilético, era formada por *Xiphosurida* e *sinzifosurína*; unidos pela presença de um lobo cardíaco, cristas oftálmicas, uma região axial no opistossoma e um primeiro segmento opistossômico reduzido (Dunlop & Selden, 1998). No entanto, estudos mais recentes evidenciaram uma complicação quanto ao uso destas sinapomorfias, uma vez que outros táxons relativamente próximos a *Xiphosura* também apresentavam algumas dessas características (Lamsdell, 2013). Análises filogenéticas mais aprofundadas levaram à reclassificação de *Xiphosura* como um agrupamento parafilético em relação à *Dekatriata*, com uma composição de organismos restrita a *Lunataspis* (Figura 6 A), *Kasibelinuridae* [*Kasibelinurus* Pickett, 1993 (Figura 6 B); *Pickettia* Bicknell, Lustri & Brougham, 2019 (Figura 6 C)] e *Xiphosurida* (*Belinurina* Zittel in Zittel & Eastman, 1913; *Limulina* Richter & Richter, 1929) (Figura 7). Atualmente estes organismos são reunidos pela presença de um apêndice VII não fundido, lobo cardíaco estendido anteriormente além da metade posterior da carapaça (Figura 8 A), escudo prosomal abaulado cobrindo os apêndices dorsal e lateralmente, um eixo opistossômico e lobo cardíaco de mesma largura e segmentos VIII-XIV fundidos no *thoracetrón* (Figura 8 B) (Lamsdell, 2020).

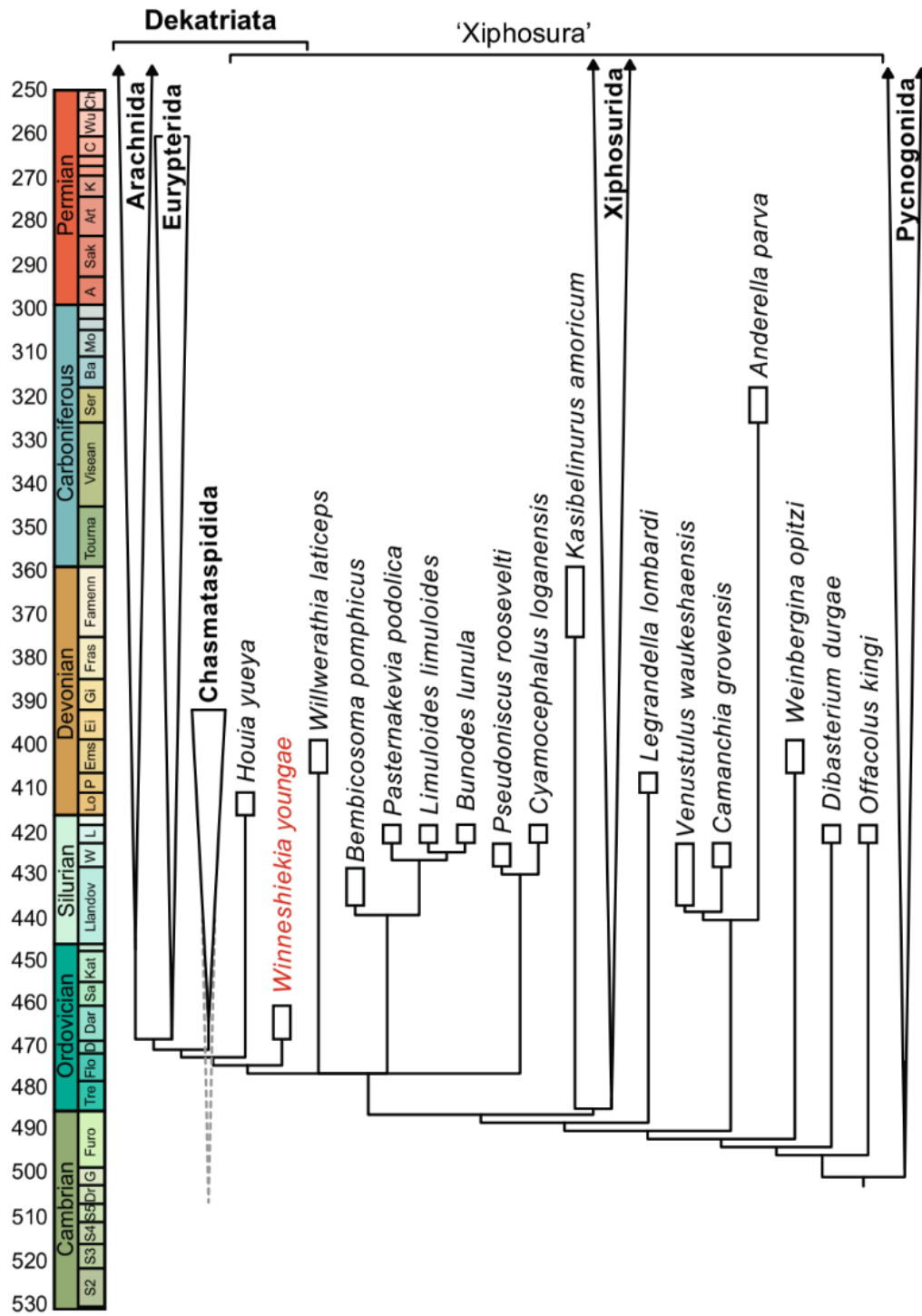
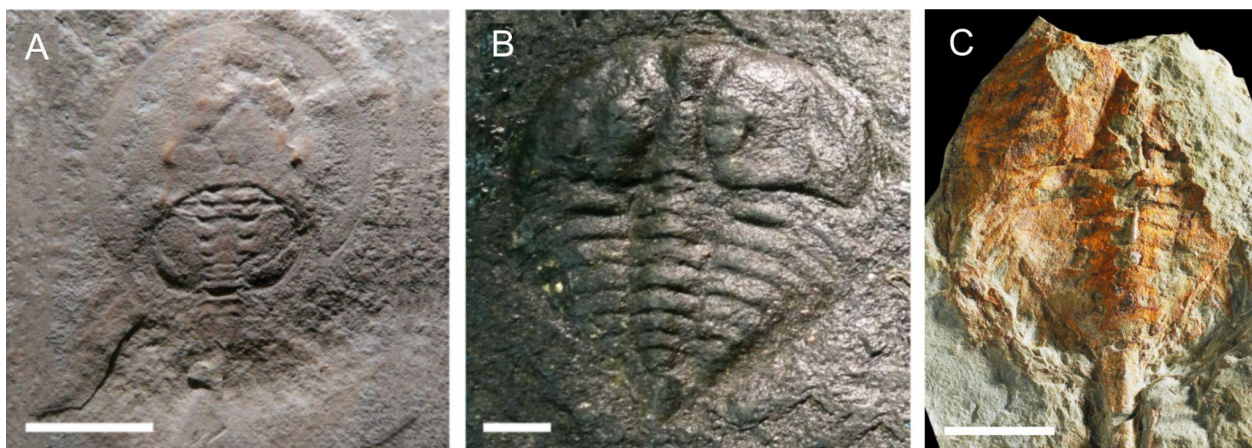
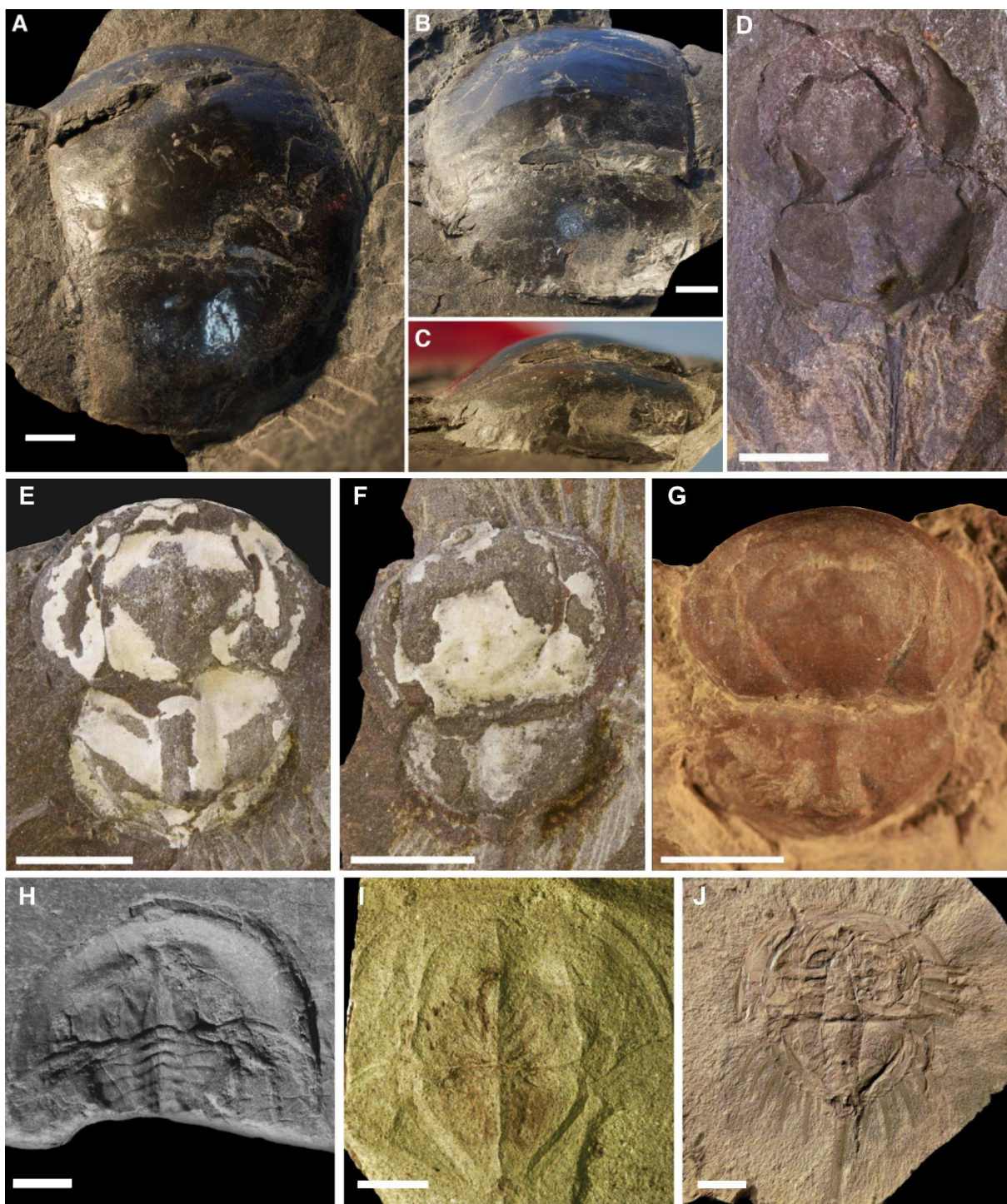


Figura 5. Árvore filogenética de Euchelicerata (retirado de lamsdell *et al.*, 2015).

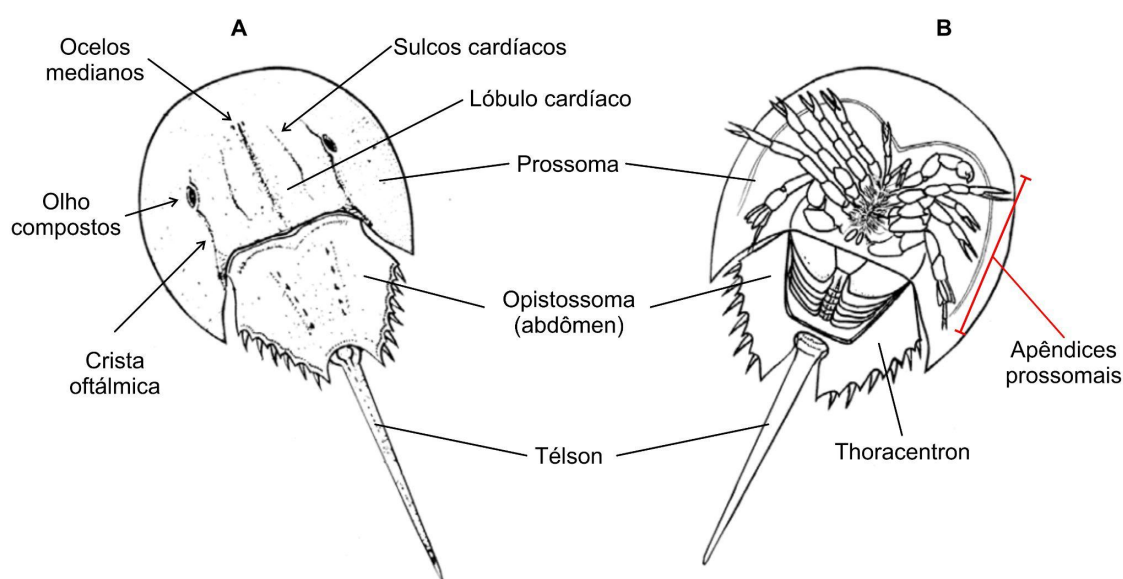


**Figura 6.** Xiphosura não-xifosurída. (A) *Lunataspis aurora* para o grupo ?Churchill River do Ordoviciano Superior (Hirnantiano). (B) *Kasibelinurus amicornum* do Devoniano Superior da Austrália (retirado de Lamsdell, 2020). (C) *Pickettia carteri* (retirado de Bicknell *et al.*, 2019). Barras de escala de A, B e C = 10 mm.

Os sinzifosurinas, até pouco tempo classificados como xifosuras, foram removidos deste táxon e reclassificados como um agrupamento polifilético, composto pelos representantes basais de Prosomapoda (*Anderella*, *Borchgrevinkium*, *Camanchia*, *Legrandella*, *Venustulus* e *Weinbergina*) (Figura 9) e Planaterga (*Bembicosoma*, *Bunaia*, *Bunodes*, *Cyamocephalus*, *Limuloides*, *Pasternakevia* e *Pseudoniscus*) (Bicknell & Pates, 2020). Com poucos gêneros descritos, geralmente estão associados a ambientes marinhos plataformais ou marginais do Siluriano (Bicknell & Pates, 2020; Dunlop *et al.*, 2020). De maneira geral, esses organismos são caracterizados por um grande escudo prossomal e um opistossoma não fundido, variando entre nove e onze tergitos segmentados e evidentes (Lamsdell, 2013; Selden *et al.*, 2015; Bicknell & Pates, 2020).



**Figura 7.** Exemplos de Xiphosurida. (A-C) *Stilpnocephalus pontebbanus*, Carbonífero Superior, Formação Meledis, Itália. (A) Espécime em vista oblíqua à direita. (B) Espécime em vista oblíqua à esquerda. (C) Espécime em vista lateral esquerda, mostrando sua natureza tridimensional (retiradas de Selden *et al.*, 2019). (D-G) *Liomesaspis laevis* (retiradas de Lustrì *et al.*, 2021). (H) *Norilimulus woodae*. (I) *Batracholimulus fuchsbergensis*. (J) *Boeotiaspis longispinus* (retiradas de Lamsdell, 2020). Barras de escala: A-B = 1 cm; D-G = 5 mm; H-I = 2 mm; J = 10 mm.



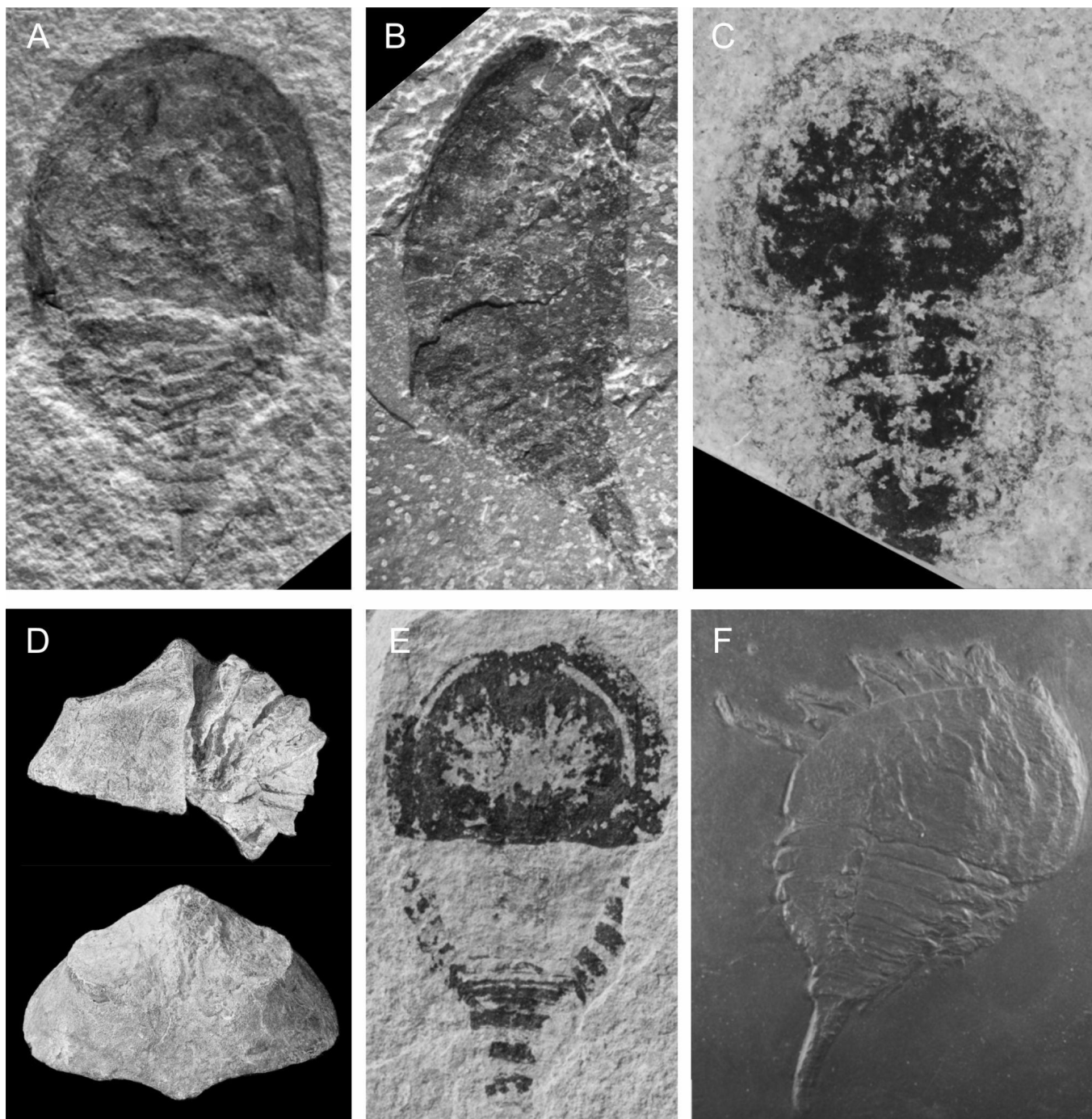
**Figura 8.** Esquema corporal de Xiphosura. (A) Região dorsal. (B) Região ventral (retirada de Kreamer, 2014).

### PLANATERGA Lamsdell, 2013

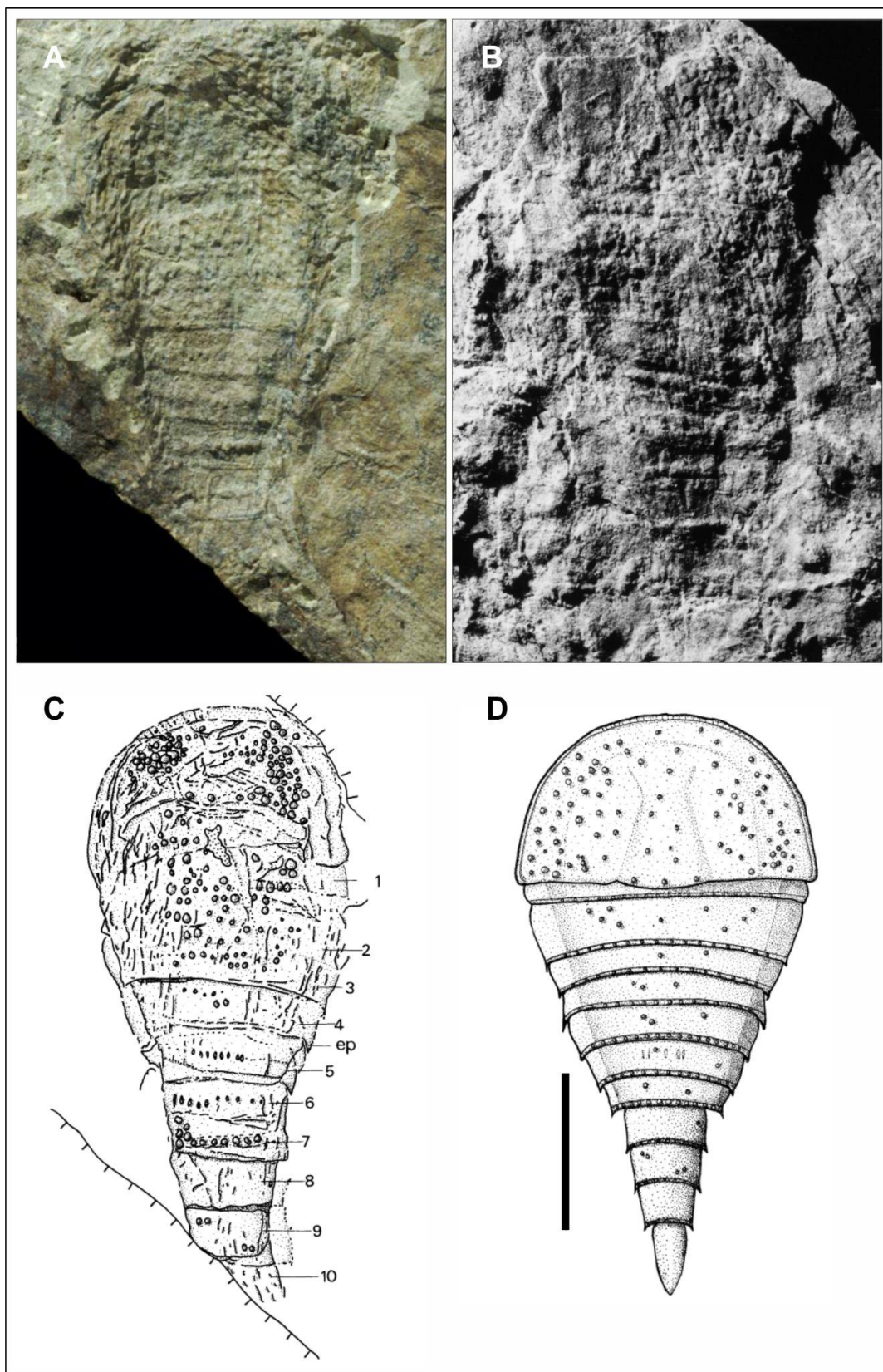
**Táxons incluídos:** (*Bembicosoma* Laurie, 1899; *Bunaia* Clarke, 1919; *Bunodes* d'Eichwald, 1854 [= *Exapinurus* Nieszkowski, 1859]; *Cyamocephalus* Currie, 1927; *Limuloides* Woodward, 1865 [= *Hemiaspis* Woodward, 1864]; *Pasternakevia* Selden & Drygant, 1987; *Pseudoniscus* Nieszkowski, 1859 [= *Neolimulus* Woodward, 1868]; Dekatriata Lamsdell, 2013).

**Diagnose:** Prosomapoda sem nódulos axiais alargados nos tergitos opistossômicos; opistossoma mais largo no terceiro ou quarto tergito; espinhos genais vestigiais; apêndices reduzidos no somito VII e tergito do somito VII começando a formar um microtergito (Lamsdell *et al.*, 2013).

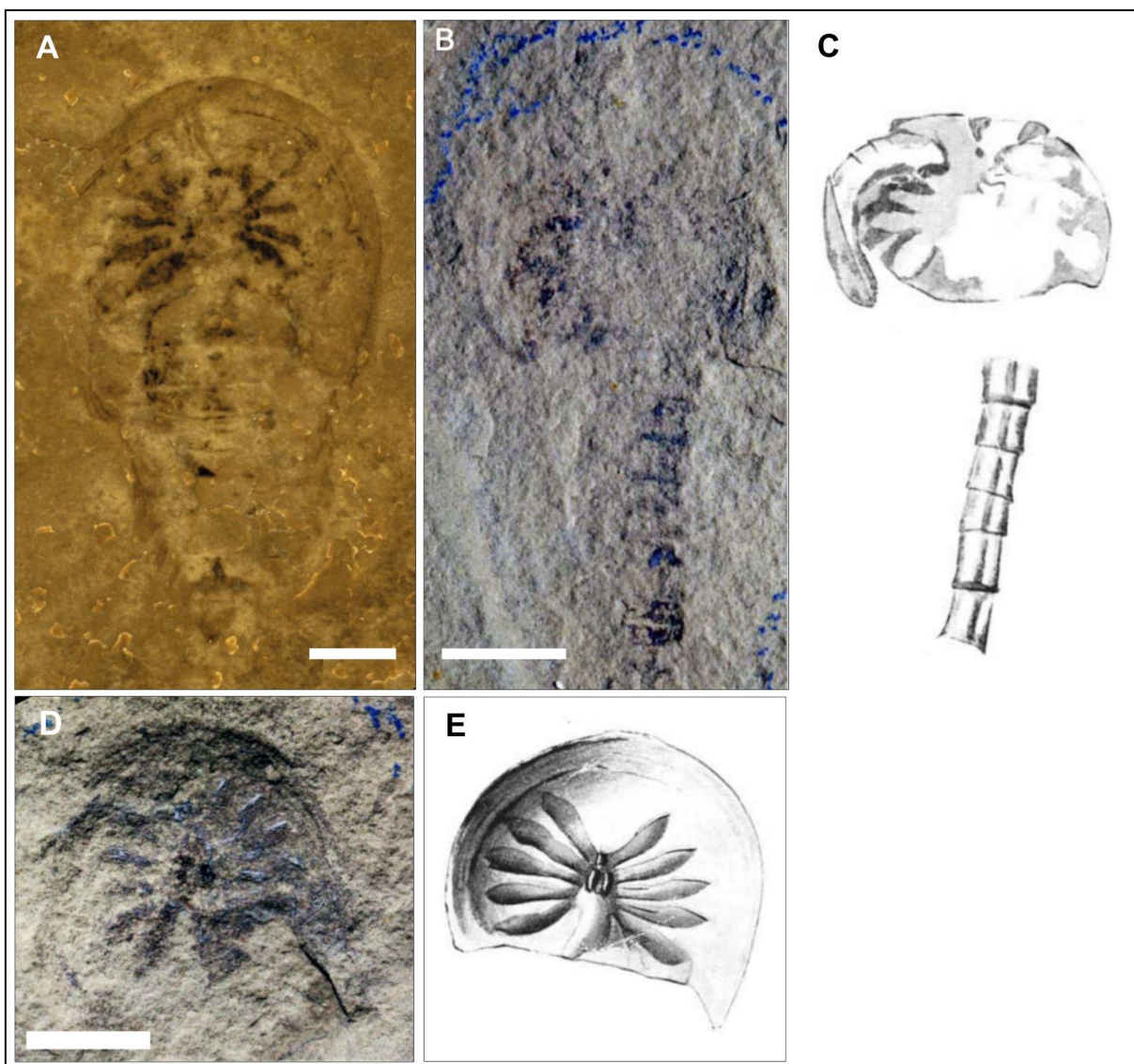
**Observações:** Como visto anteriormente, os representantes mais basais de Planaterga são classificados como sinzifosurínas, podendo ser agrupados na família Bunodidae (*Bunodes*, *Limuloides* e *Pasternakevia*) ou classificados como organismos de família indefinida, *e. g.* *Bembicosoma*, *Bunaia*, *Cyamocephalus* e *Pseudoniscus* (Bicknell & Pates, 2020; Dunlop *et al.*, 2020). Entretanto, por apresentarem uma classificação sistemática precária, não é claro se esses euquelicerados possuem caracteres suficientes para formar uma nova ordem (Lamsdell, 2013) ou se são um grado parafilético em relação aos aracnídeos, chasmataspídeos e euripterídeos (Lamsdell, 2013; Selden *et al.*, 2015).



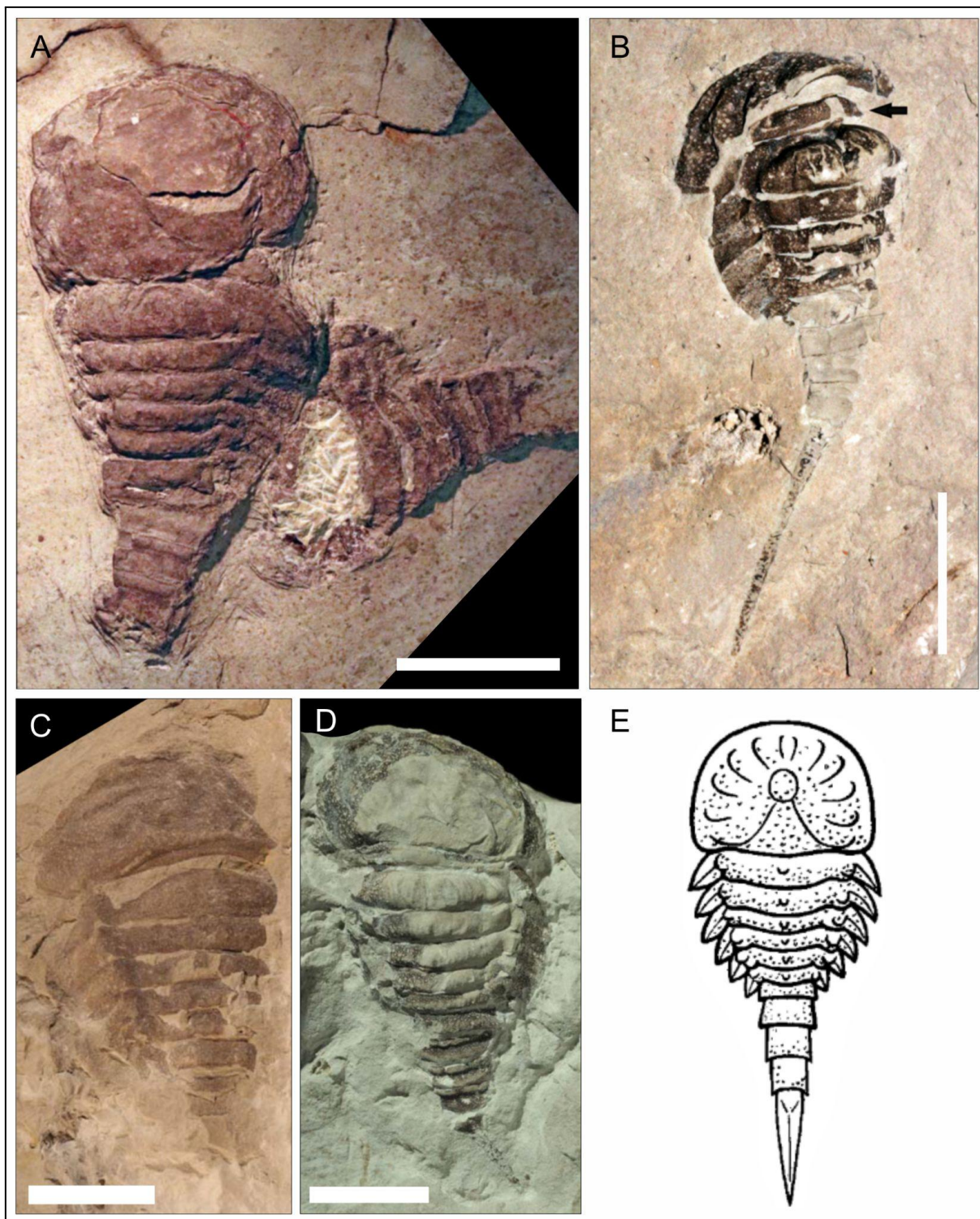
**Figura 9.** Sinzifosurinas de Prosomapoda. (A) *Anderella parva* - Bear Gulch Limestone, EUA. (B) *Borchgrevinkium taimyrensis* - Devoniano, Cazaquistão. (C) *Camanchia grovensis* - Formação Wenlock Scotch Grove, EUA. (D) *Legrandella lombardii* - Formação Icla, Bolívia. (E) *Venustulus waukeshaensis* - Siluriano, EUA. (F) *Weinbergina opitzi* - Devoniano, Alemanha (retiradas de Bicknell & Pates, 2020).



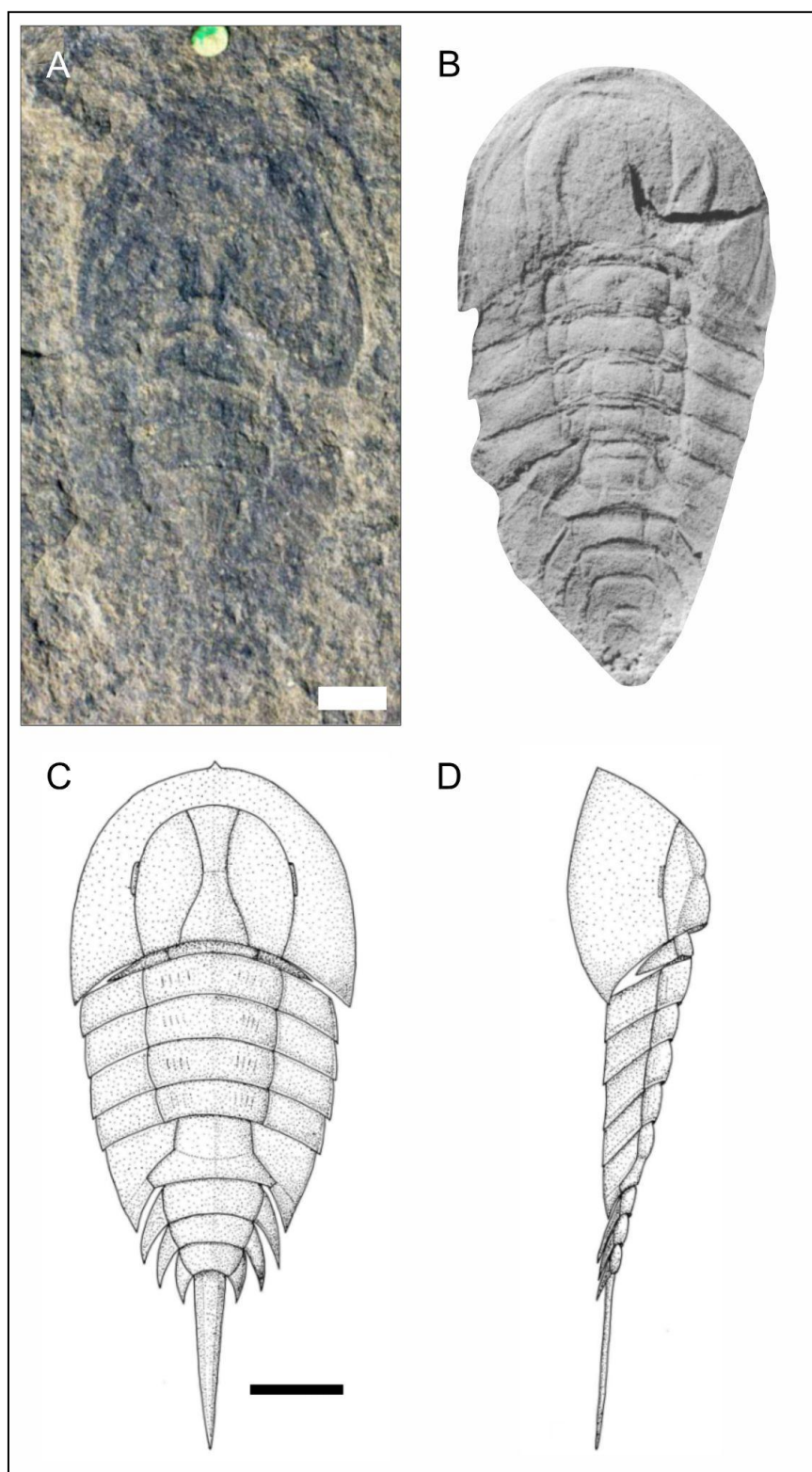
**Figura 10.** Sinzifosurina do gênero *Bembicosoma* Laurie, 1899 (Planaterga). (A-D) *Bembicosoma pomphicus* Laurie, 1899 da Formação Reservoir (Siluriano), Escócia. (A-B) Moldes externos. (C) Desenho interpretativo do espécime evidenciado na primeira figura; os caracteres numerados (1-10) representam os respectivos segmentos opistosômicos. (D) Reconstrução morfológica de *B. pomphicus* (B-D retiradas de Anderson & Moore, 2003; A retirada de Bicknell & Pates, 2020). Barra de escala: 1 cm.



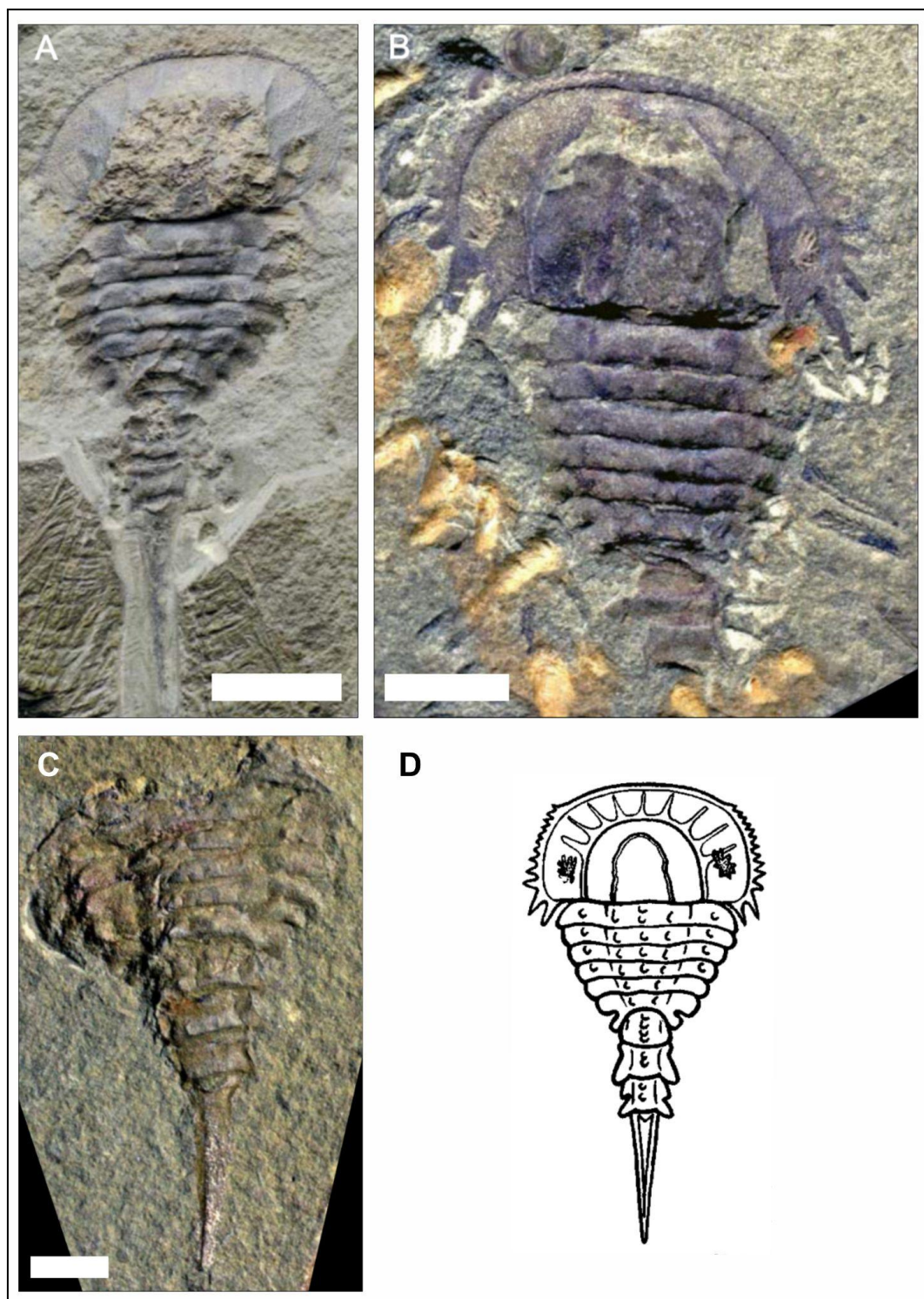
**Figura 11.** Sinzifosurína do gênero *Bunaia* Clarke, 1919 (Planaterga). (A-E) *Bunaia woodwardi* Clarke, 1919. (A) Espécime coletado em Ontario, Siluriano Superior (Bertie Lagerstätte). (B,D) Espécimes de Vernon Shale (Siluriano), Nova Iorque. (C) Desenho interpretativo da imagem B, evidenciando o interior de um escudo prossomal com cinco pares de apêndices radiais e um sexto par na boca central. (E) Desenho interpretativo da imagem D, evidenciando um prossoma esmagado e deformado com um pós-abdômen de segmentos estriados (imagens retiradas de Clarke, 1912; Rudkin & Young, 2009; Bicknell & Pates, 2020). Barras de escala: A = 5 mm; B, D = 2,5 mm.



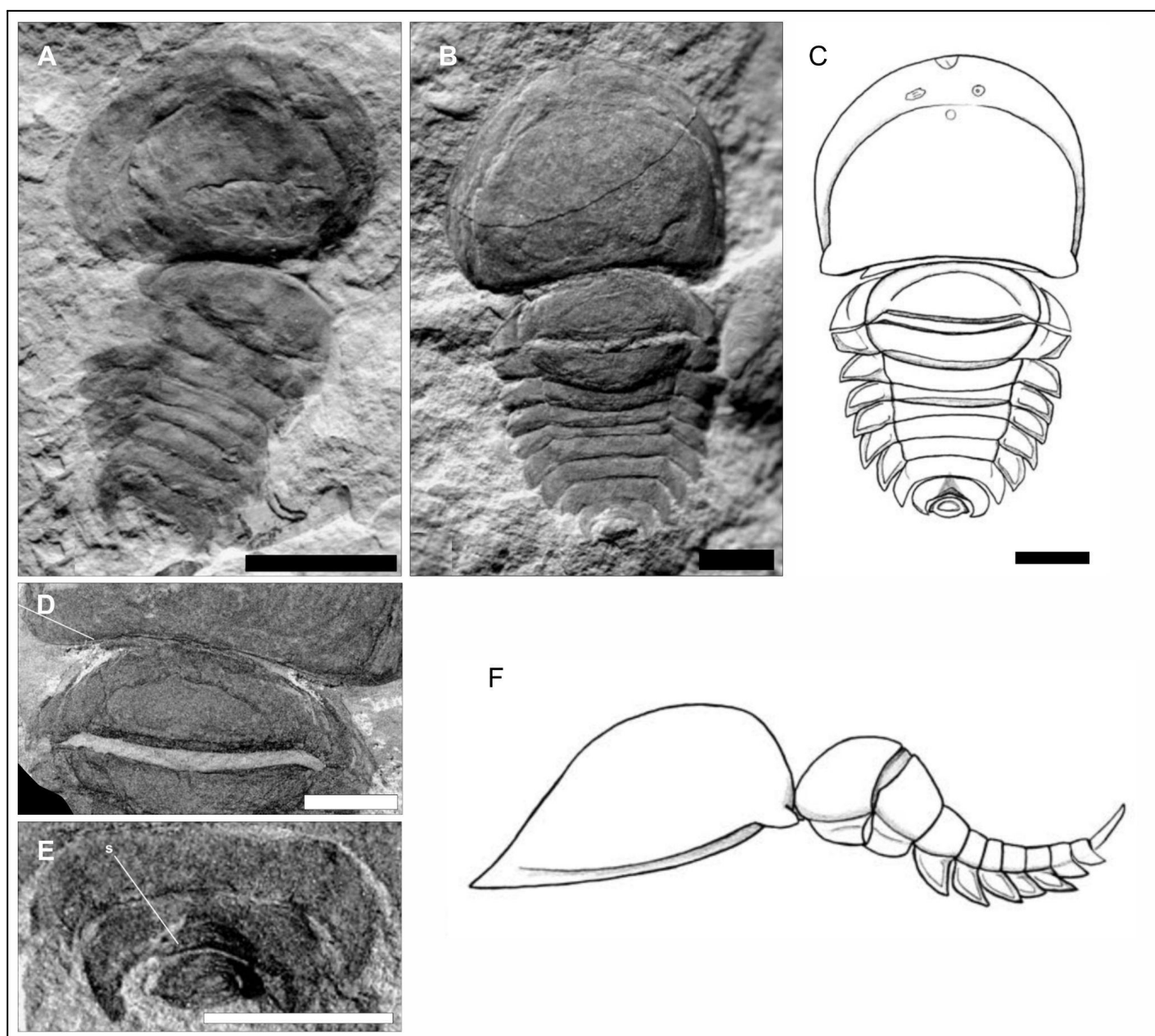
**Figura 12.** Sinzifosurina do gênero *Bunodes* d'Eichwald, 1854 (Planaterga). (A-D) *Bunodes lunula* Eichwald, 1854 do Grupo Oesel (Siluriano), Estônia. (A, C e D) Vista dorsal do prossoma e opistossoma com pleuras laterais direitas evidentes. (B) Vista dorsal do prossoma, opistossoma e télson; a seta preta destaca o tergito pré-opercular do somito VII, localizado entre o prossoma e o somito hipertrofiado (VIII). (E) Reconstrução morfológica de *Bunodes* sp. (imagens retiradas de Størmer, 1956; Lamsdell, 2013; Bicknell & Pates, 2020). Barra de escala: A-D = 10 mm.



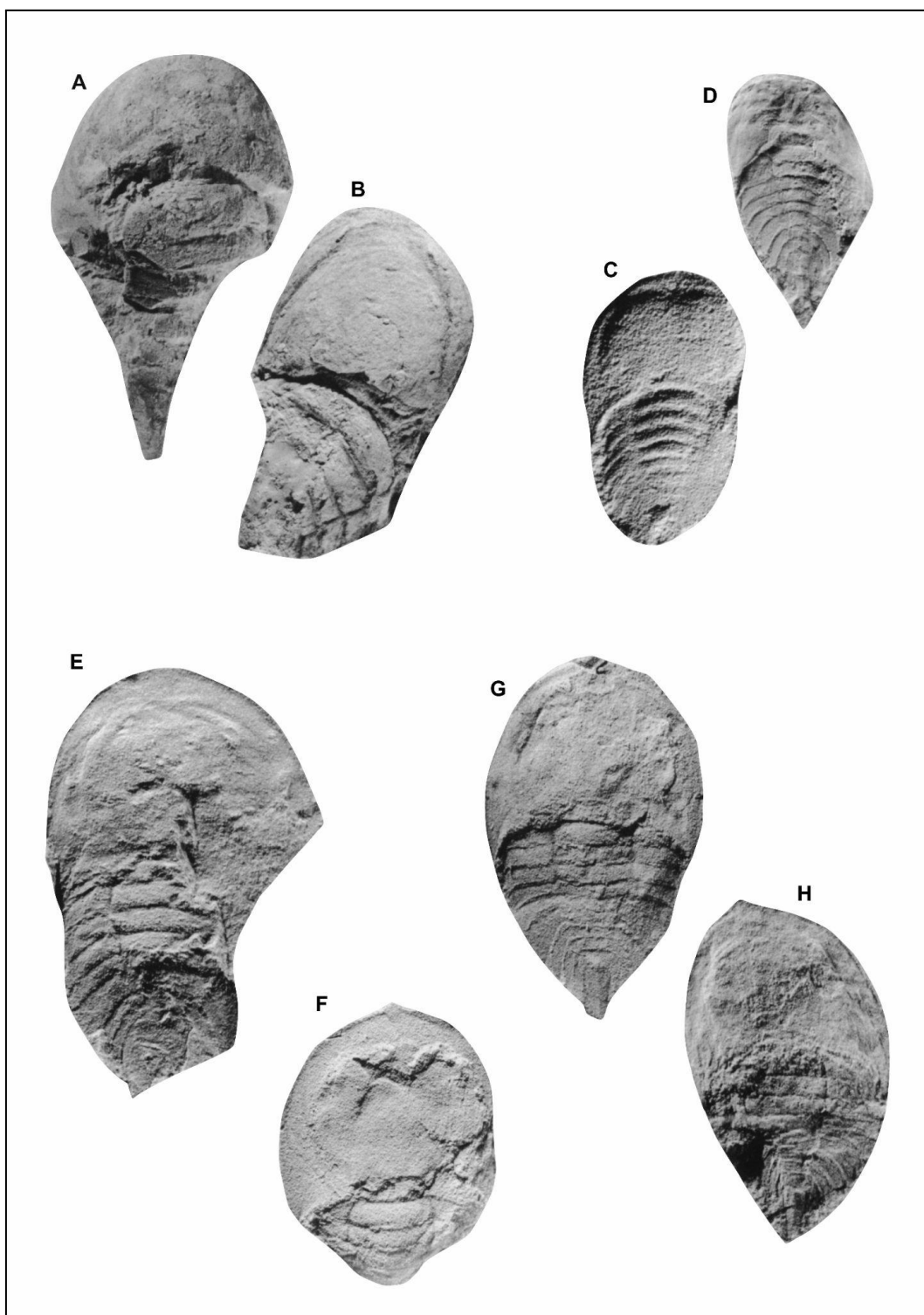
**Figura 13.** Sinzifosurina do gênero *Cyamocephalus* Currie, 1927 (Planaterga). (A) *C. loganensis* Currie, 1927 da Formação Patrick Burn (Siluriano), Escócia; vista dorsal. (B) *Cyamocephalus* cf. *C. loganensis*; vista dorsal com prossoma e opistossoma bem evidentes. (C e D) Reconstrução morfológica de *C. loganensis*. (C) Vista dorsal evidenciando a fusão do sexto e sétimo tergitos visíveis no pós-abdômen. (D) Vista lateral evidenciando a convexidade da carapaça e dos segmentos opistossômicos (imagens retiradas de Anderson, 1999; Eldredge, 1974b; Bicknell & Pates, 2020).



**Figura 14.** Sinzifosurina do gênero *Limuloides* Woodward, 1865 (Planaterga). (A-C) *Limuloides limuloides* (Woodward, 1865) da Formação Leintwardine (Siluriano), Inglaterra. (A) Vista dorsal do prossoma, opistossoma e télson; nódulos axiais e pleuras laterais evidentes no opistossoma. (B) Vista dorsal do prossoma ornamentado. (C) Vista dorsal do opistossoma e télson. (D) Reconstrução morfológica de *Limuloides* sp. (imagens retiradas de Størmer, 1956; Bicknell & Pates, 2020). Barra de escala: (A, B) = 10 mm; (C) = 5 mm.



**Figura 15.** Sinzifosurína do gênero *Pasternakevia* Selden & Drygant, 1987 (Planaterga). (A, B, D e E) *Pasternakevia podolica* Selden and Drygant, 1987 do Siluriano da Ucrânia. (C) Desenho interpretativo da imagem B em vista dorsal. (F) Reconstituição morfológica de *P. podolica* em vista lateral (imagens retiradas de Krzemiński *et al.*, 2008). Barra de escala: (A, B, C e E) = 10 mm; (D) = 5 mm.



**Figura 16.** Sinzifosurinas do gênero *Pseudoniscus* Nieszkowski, 1859 (Planaterga). (A-B) *P. aculeatus* Nieszkowski, 1859 do Siluriano Superior, Saaremaa, Estônia. (A) Vista dorsal do prossoma e opistossoma flexionado. (B) Vista dorsal do prossoma e porção anterior direita do opistossoma. (C) *P. clarkei* Ruedemann, 1916 do Siluriano de Nova Iorque, Bertie Waterlime. Molde externo com vista dorsal do prossoma e opistossoma. (D) *Pseudoniscus* sp. . (E-F) *P. roosevelti* Clarke, 1902 de Pittsford Shale (Siluriano), Nova Iorque. (E) Vista dorsal. (F) Vista dorsal de um indivíduo enrolado. (A, B) Vista dorsal do prossoma, opistossoma e télson (imagens retiradas de Eldredge, 1974a).

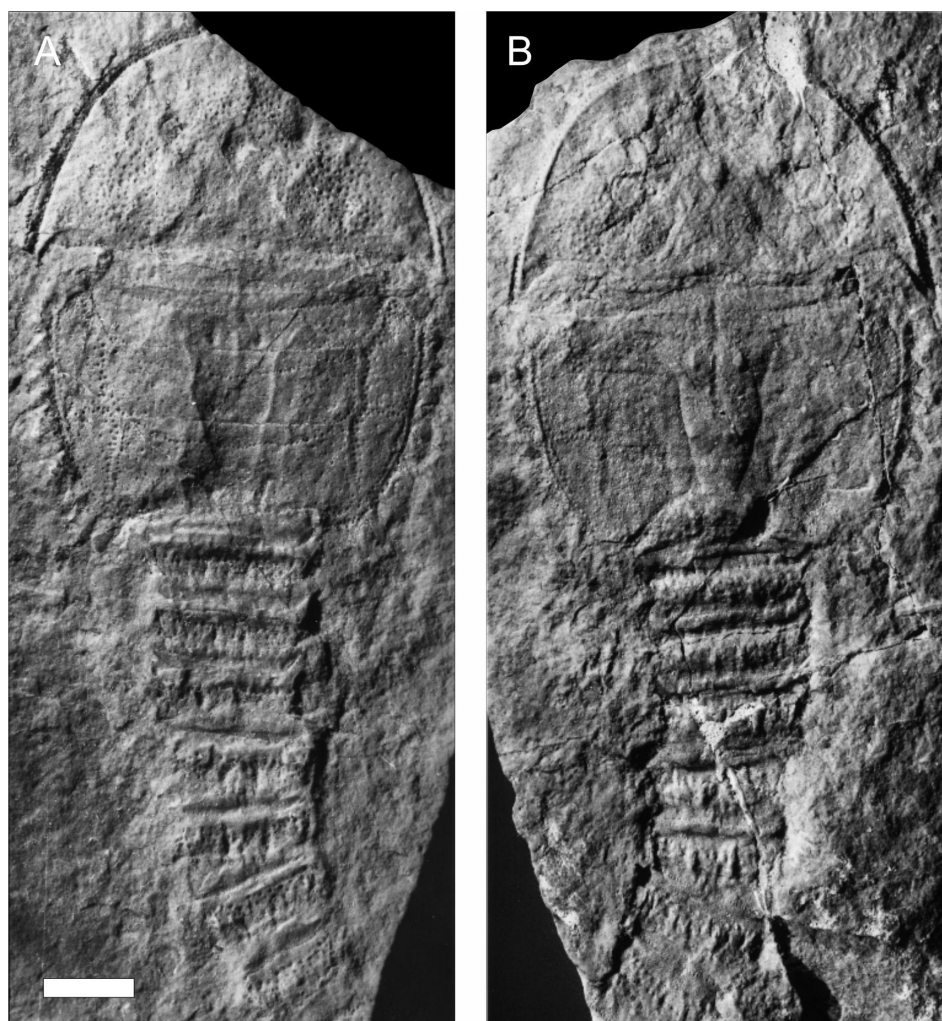
**DEKATRIATA** Lamsdell, 2013

**Táxons incluídos:** (Chasmataspidida Caster & Brooks, 1956 e Sclerophorata Kamenz, Staude & Dunlop, 2011; *Winneshiekia youngae* Lamsdell *et al.*, 2015).

**Diagnose:** Planaterga com um total de 19 somitos; opistossoma constituído por 13 segmentos e apêndices do somito VII fundidos numa placa (Lamsdell, 2013).

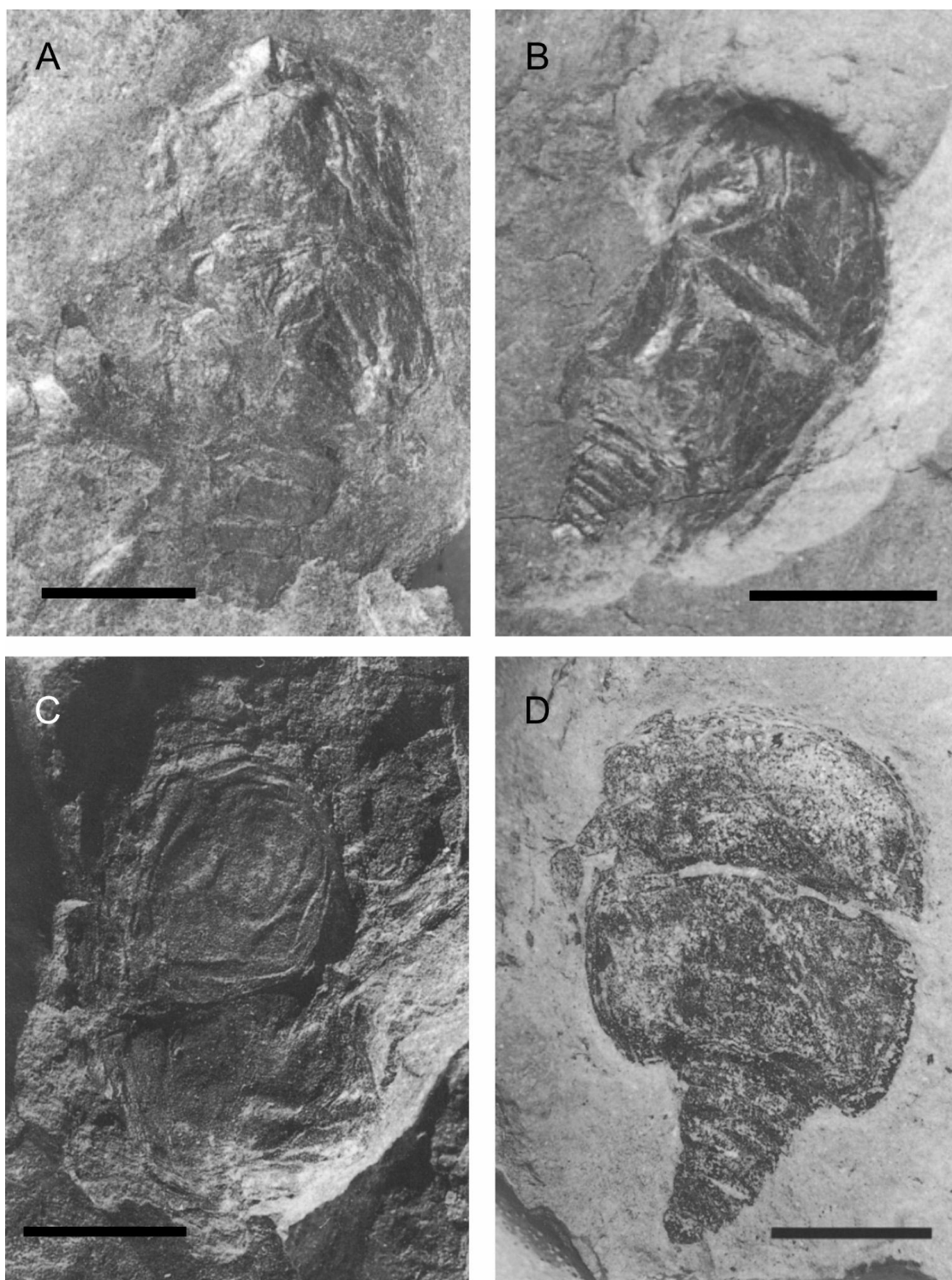
**Observações:** Chasmataspidida reúne alguns dos euquelicerados mais raros e pouco conhecidos do Paleozóico, com possíveis registros que datam desde o Cambriano (Lamsdell *et al.*, 2015; Lamsdell *et al.*, 2019; Dunlop *et al.*, 2020). Atualmente encontram-se divididos em duas famílias: Chasmataspidae Caster e Brooks, 1956 [*Chasmataspis laurencii* Caster & Brooks, 1956 (Figura 17)] do Ordoviciano do Tennessee, USA (Dunlop *et al.*, 2020) e Diploaspidae Størmer, 1972 [*Achanarraspis* Anderson, Dunlop & Trewin, 2000; *Diploaspis* Størmer, 1972 (Figura 18); *Dvulikiaspis* Marshall, Lamsdell, Shpinev & Braddy, 2014; *Forfarella* Dunlop, Anderson & Braddy, 1999; *Heteroaspis* Størmer, 1972; *Hoplitaspis* Lamsdell, Gunderson & Meyer, 2019; *Loganamaraspis* Tetlie & Braddy, 2004; *Nahlyostaspis* Marshall, Lamsdell, Shpinev & Braddy, 2014; *Octoberaspis* Dunlop, 2002; *Skrytyaspis* Marshall, Lamsdell, Shpinev & Braddy, 2014] do Siluriano da Escócia e Devoniano da Alemanha, Escócia e Rússia (Dunlop *et al.*, 2020).

Seus representantes mais antigos apresentam diversas sinapomorfias em comum com Xiphosura (*e. g.* lobo cardíaco, pré-abdômen com região axial, membros birremes e quelados), enquanto os táxons mais recentes compartilham algumas características com os euripterídeos (*e. g.* membros pediformes, apêndice mediano opistossômico e metastoma) (Dunlop *et al.*, 2003; Dunlop, 2010). Esta distribuição de caracteres torna as relações de Chasmataspidida incertas na árvore filogenética dos quelicerados. Considerados por alguns autores como um agrupamento polifilético (Chasmataspidae + Xiphosura e Diploaspidae + Eurypterida) (Dunlop *et al.*, 2003) ou até mesmo parafilético (Chasmataspidida + Eurypterida) (Tetlie & Braddy, 2003), Chasmataspidida é atualmente classificado como um grupo monofilético, irmão do táxon Sclerophorata (Selden *et al.*, 2015; Lamsdell *et al.*, 2019). Estes grupos exibem um distinto padrão autapomórfico de tagmose, apresentando um primeiro segmento opistossomal reduzido e não fundido, visível dorsalmente e retido como um microtergito; um escudo pré-abdominal (escápula) formado pelos tergitos dos segmentos VII-X e um pós-abdômen mais estreito com nove segmentos (Figura 17) (Dunlop *et al.*, 2003; Lamsdell *et al.*, 2013; Marshall *et al.*, 2014).

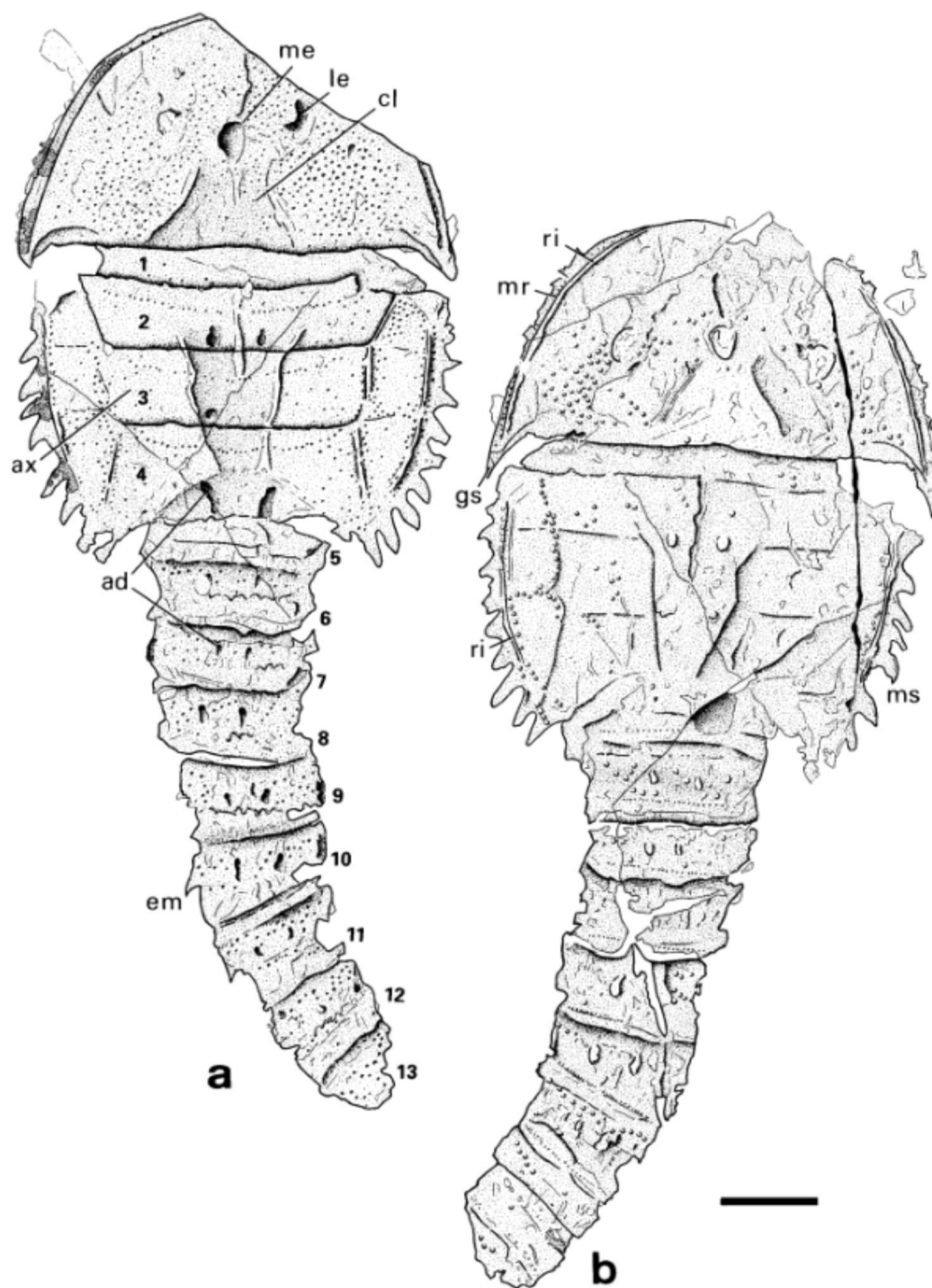


**Figura 17.** *Chasmataspis laurencii* Caster & Brooks, 1956 da Formação Five Oaks (Ordoviciano), EUA. (A) Molde. (B) Contramolde (imagens retiradas de Dunlop *et al.*, 2003). Barra de escala = 5 mm.

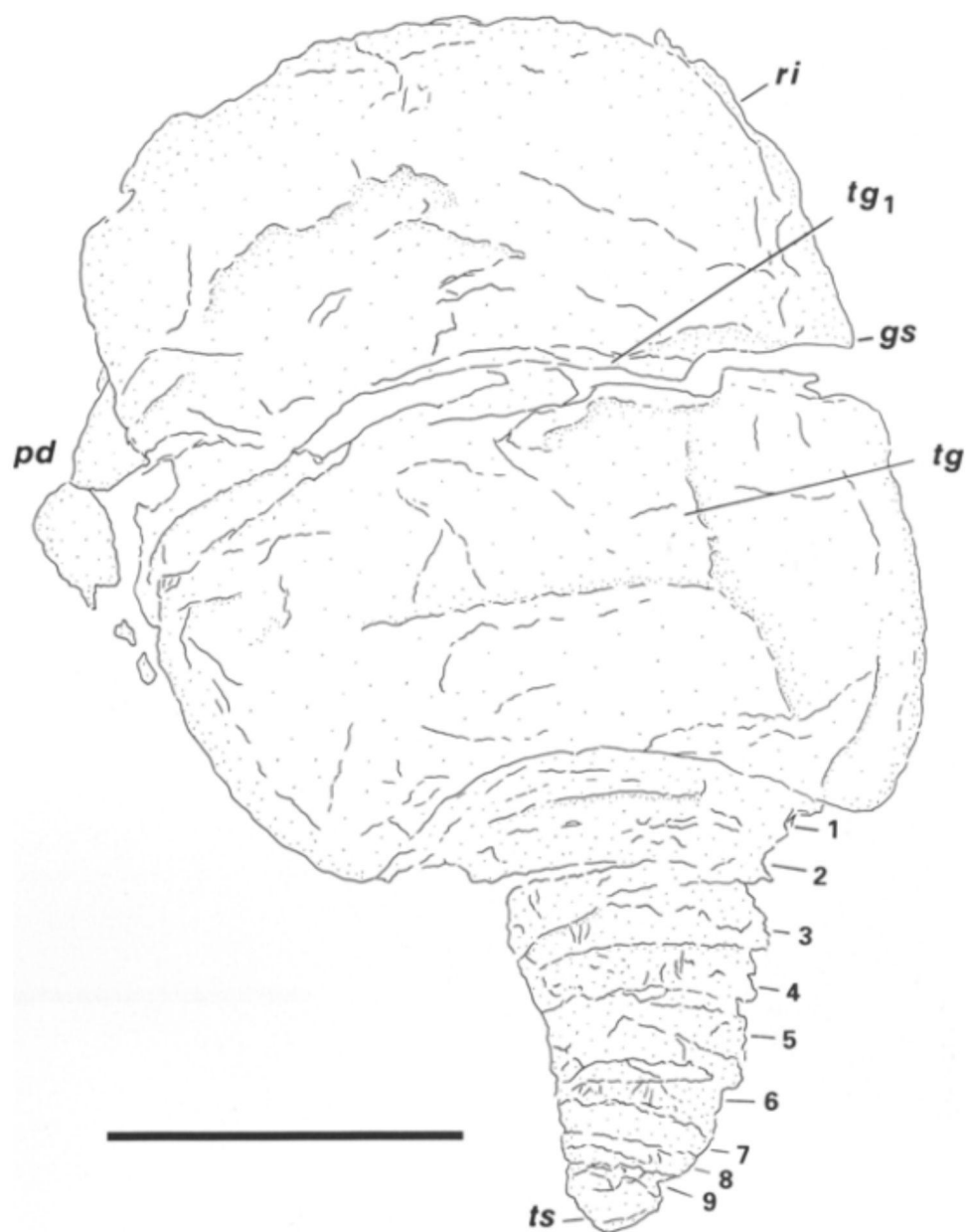
A família Chasmataspididae pode ser diagnosticada por seu grande tamanho corporal (aproximadamente 100 mm de comprimento), apresentando um escudo prosomal dorsal em forma de ferradura, mais largo do que longo e com espinhos genais distintos; um pré-abdômen completamente fundido em uma única placa, ou escudo, com uma ampla região axial e margens serrilhadas; pós-abdômen longo, fracamente afunilado e telson relativamente alongado e lanceolado (Figura 19) (Dunlop *et al.*, 2003) . Já a família Diploaspidae pode ser diagnosticada por seu pequeno tamanho corporal (< 30 mm), com exceção de *Hoplitaspis* que possui cerca de 290 mm de comprimento. Apresenta uma carapaça de formato semicircular ou subquadrado, um pré-abdômen com segmentos curvos e não trilobados, pós-abdômen afunilado e telson curto (Figura 20) (Marshall *et al.*, 2014; Lamsdell *et al.*, 2019).



**Figura 18.** *Diploaspis casteri* Störmer, 1972 de Alken an der Mosel (Emsiano), Alemanha (imagens retiradas de Dunlop *et al.*, 2001). Barra de escala = 2 mm.



**Figura 19.** Desenhos interpretativos de *Chasmataspis* (imagem retirada de Dunlop *et al.*, 2003). Lista de abreviações: (ad) cuticular apodeme; (ap) anterior projection from the ventral plate; (ax) axial region of preabdomen; (bs) basipod of biramous appendage; (ch) chelate claw; (cl) cardiac lobe; (em) postabdominal epimera; (en) endopod; (ex) exopod; (gn) gnathobase; (gs) genal spine; (le) lateral eye tubercle; (me) median eye tubercle; (mr) marginal rim; (ms) marginal spines; (op) opisthosomal opercula; (pa) prosomal appendages; (po) postabdomen; (ri) ridge demarcating marginal region of prosomal dorsal shield and preabdomen; (ts) telson; and (vp) ventral plate. Segmentos do opistossoma numerados de 1 a 13. Barra de escala = 5 mm.



**Figura 20.** Desenho interpretativo de *Diploaspis casteri* (imagem retirada de Dunlop *et al.*, 2001). Lista de abreviações: gs = genal spine, pd = paddle, ri = rim around margin of carapace, tg = pre-abdominal tergite, tg1 = tergite 1, ts = telson. Segmentos pós-abdominais numerados de 1 a 9. Barra de escala = 5 mm.

O táxon Sclerophorata, criado por Kamenz *et al.* (2011), agrupa Arachnida Lamarck, 1801 e Eurypterida Burmeister, 1843 (= Gigantostroma Haeckel, 1866; = Cyrtoctenida Størmer & Waterston, 1968) pela presença de espermatóforos, um dispositivo de transferência de esperma esclerotizado. Em Arachnida, estas estruturas de transporte ajudam o macho a movimentar pacotes de esperma ou líquidos espermáticos durante a reprodução (Kamenz *et al.*, 2011). Para Eurypterida, uma parte do sistema reprodutor masculino é representada pelos *horn organs*. Estas estruturas são constituídas por um par de tubos cuticulares curvos, quase em ângulo reto e com extremidades cegas, sempre associados ao opérculo genital e ao apêndice mediano, sendo equivalentes às partes produtoras de espermatóforos do trato genital em alguns aracnídeos modernos (Kamenz *et al.*, 2011). A resolução das imagens geradas por microtomografia computadorizada não possibilitam uma análise detalhada de estruturas tão diminutas, dificultando a observação dos tratos genitais de aracnídeos ou dos *horn organs* de euripterídeos.

#### EURYPTERIDA Burmeister, 1843

**Diagnose.** Quelicerados com os opérculos dos somitos VIII e IX fundidos em uma placa opercular genital (Lamsdell, 2013).

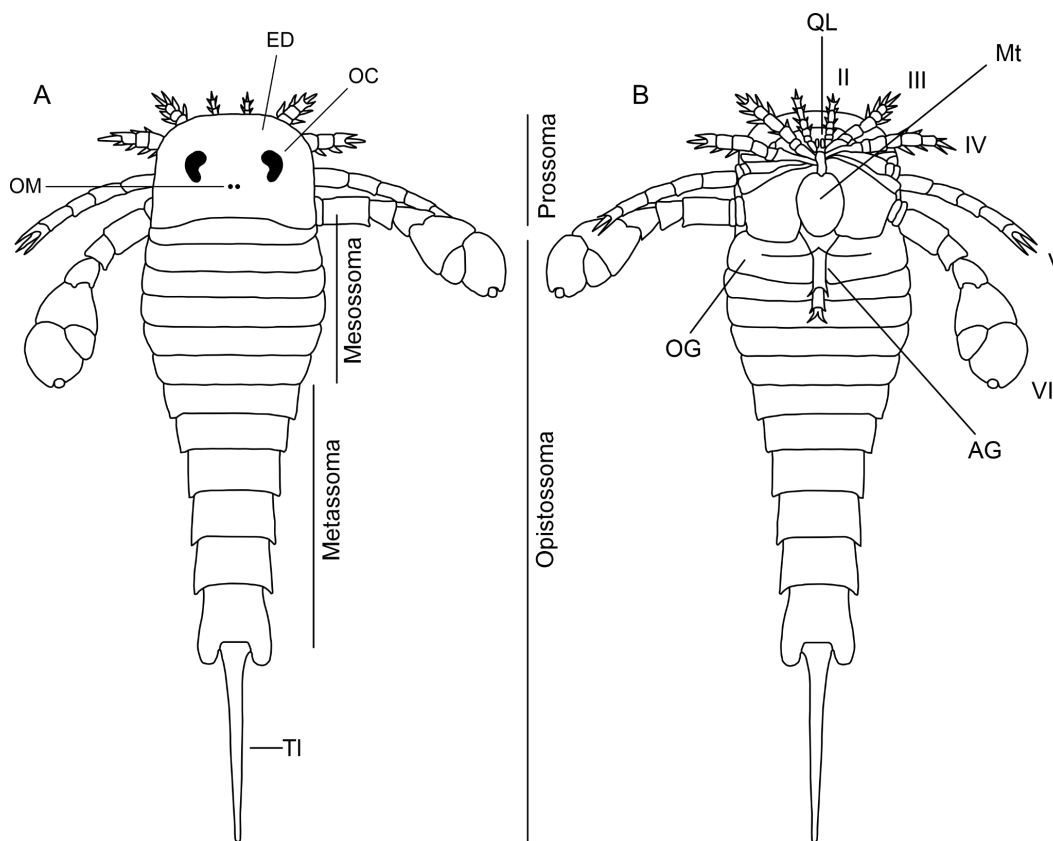
**Observações.** A ordem Eurypterida, até pouco tempo, era reunida pela presença de um metastoma [*i. e.* placa ventral derivada dos apêndices do primeiro segmento opistossomal; incorporada ao prosoma (Dunlop & Lamsdell, 2017)] e um apêndice abdominal mediano [*i. e.* estrutura que se origina próximo à margem anterior do opistossoma, projetando-se ao longo do plano ântero-posterior do animal; interpretada como parte do sistema reprodutivo (Figura 21) (Braddy & Dunlop, 1997)]. Entretanto, ambas as características morfológicas são descritas para Chasmataspida e por isso perderam seu valor apomórfico e foram deixadas de lado. Atualmente, os euripterídeos são agrupados pela presença de um opérculo genital (Figura 22).

#### STYLONURINA Diener, 1924

(= Woodwardopterina Kjellesvig-Waering, 1959 (nom. trans. Kjellesvig-Waering, 1979); Hibbertopterina Størmer, 1974)

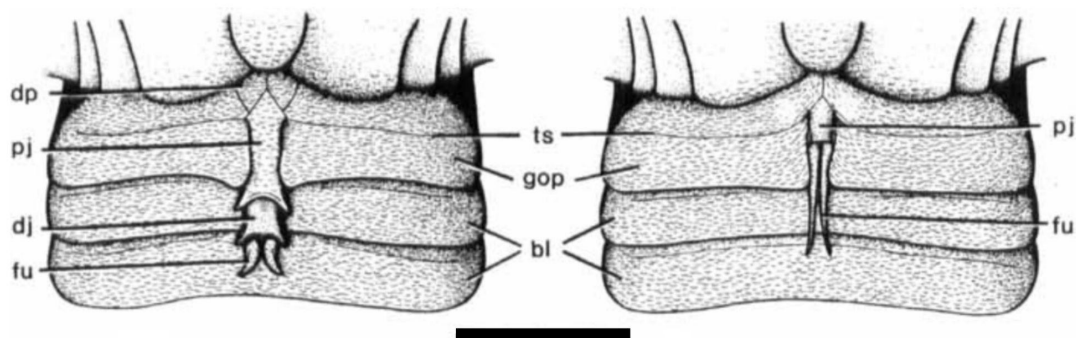
**Superfamílias inclusas.** Kokomopteroidea Kjellesvig-Waering, 1966; Mycteropoidea Cope, 1886 (Hibbertopteroidea Kjellesvig-Waering, 1959); Rhenopteroidea Størmer, 1951

(=Brachyopterelloidea Tollerton, 1989); Stylonuroidea Diener, 1924 (=Laurieipteridae Kjellesvig-Waering, 1966; Pageidae Kjellesvig-Waering, 1966).

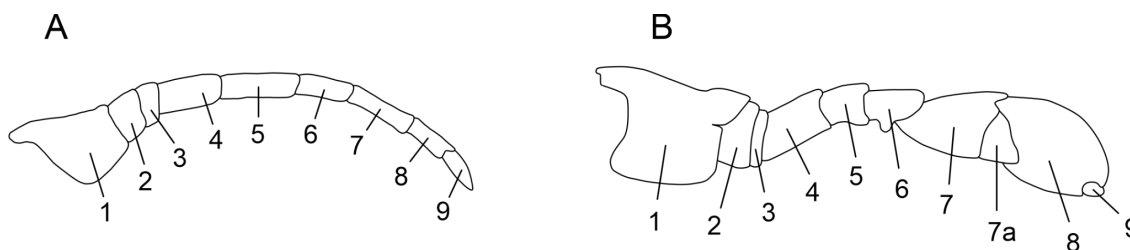


**Figura 21.** Anatomia de um euripterídeo. (A) vista dorsal. (B) vista ventral. Lista de abreviações: AG, apêndice genital; ED, escudo dorsal; Mt, metastoma; OC, olhos compostos; OG, opérculo genital; OM, olhos medianos; QL, quelíceras; II - VI, apêndices locomotores do prossoma; TI, télson (adaptado de Braddy & Dunlop, 1997).

**Diagnose.** Euripterídeos com suturas transversais nas placas ventrais e ausência de um podômero modificado (7a) no apêndice VI (Figura 23) (Lamsdell *et al.*, 2010).



**Figura 22.** Vista ventral da região anterior do opistossoma de *Baltoeurypterus*. (A) Apêndice do tipo A. (B) Apêndice do tipo B. Lista de abreviações: bl = Blattfüsse, dj = distal joint of genital appendage, dp = deltoid plate, fu = furca; gop = genital operculum, pj = proximal joint of genital appendage, ts = transverse suture (imagem retirada de Braddy & Dunlop, 1997). Barra de escala = 2 cm.



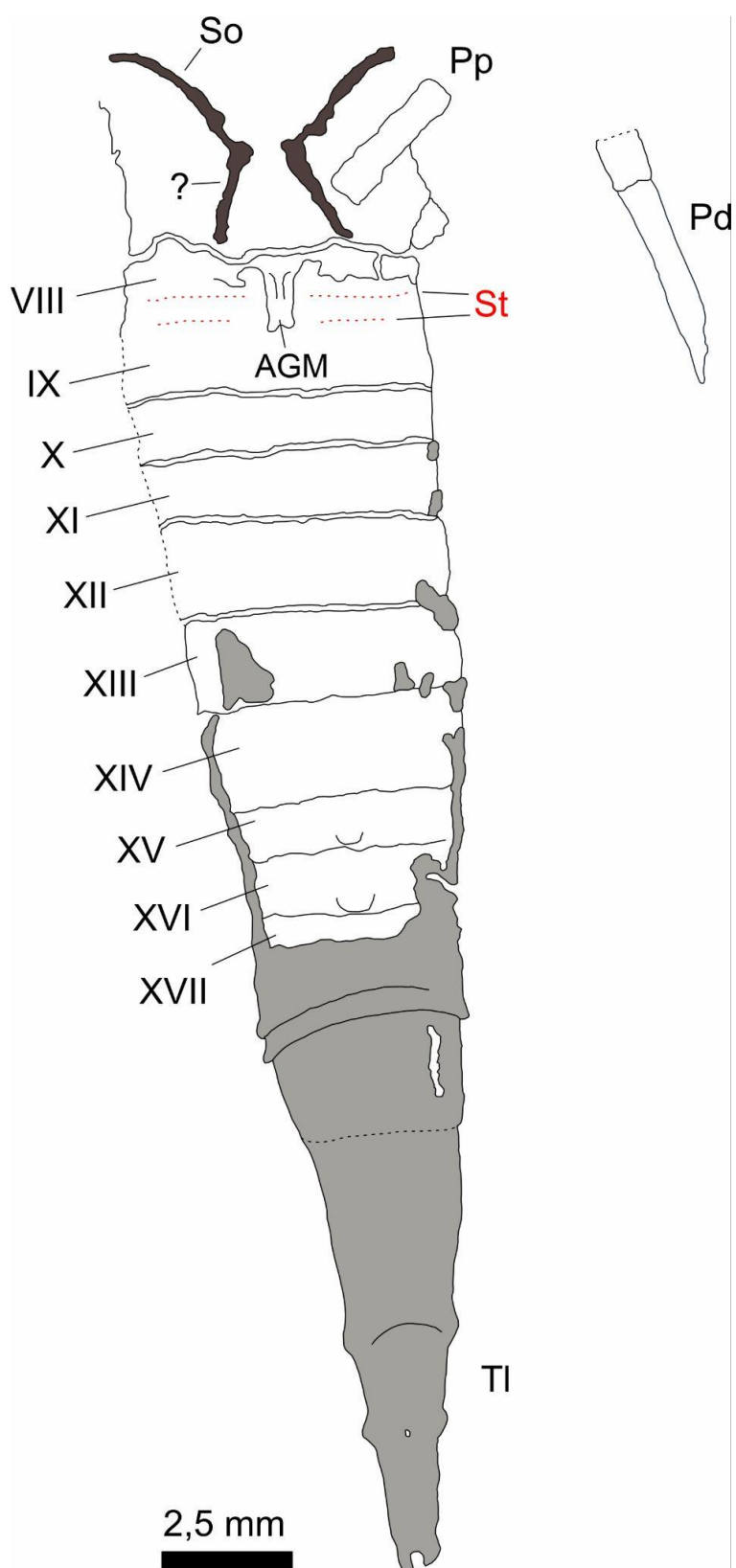
**Figura 23.** Organização dos podômeros dos apêndices. (A) Apêndice prossômico de Stylonurina adaptado para caminhar pelo substrato. (B) apêndice prossômico de Eurypterina adaptado para a natação em meio a coluna d'água (adaptado de Tetlie & Cuggy, 2007).

### 3.2 DIAGNOSE E DESCRIÇÃO DO MORFOTIPO 1

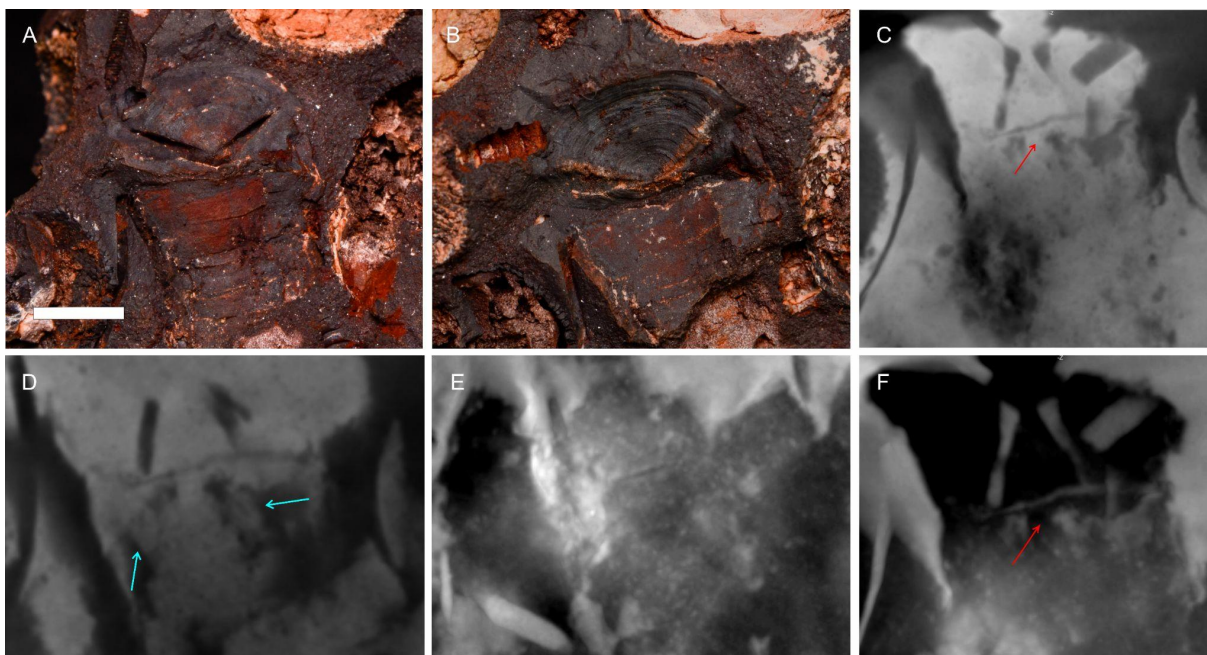
**Diagnose:** Euripterídeo stilonuríneo com prossoma em formato de ferradura, com ornamentações em forma de estrias concêntricas de mesma concavidade; apêndice VI não-espinífero do tipo *Kokomopterus*; opistossoma indiferenciado; telson do tipo *wedge-shaped* ou *clavate*; apêndice genital do tipo A.

**Descrição:** Morfotipo 1 possui carapaça parcialmente completa, porém com boa conservação, largura máxima da carapaça dorsal de 5,85 mm (porção posterior) e 4 mm de comprimento (Figura 24). Região dorsal do cefalotórax com margens anteriores bem definidas e ornamentações que se assemelham a linhas concêntricas com a mesma concavidade dos limites externos do tagma (Figura 25 B). O prossoma apresenta um par de sulcos dorsais, conectados em suas bases e com um ponto de origem adjacente ao opistossoma, formando duas semirretas simétricas voltadas para a porção anterior (Figura 25 A). Formato geral do escudo dorsal semicircular (Tollerton, 1989), porém também pode ser interpretado como em “forma de ferradura” (Lamsdell, 2012). O prossoma não possui nenhuma estrutura ou órgão visual.

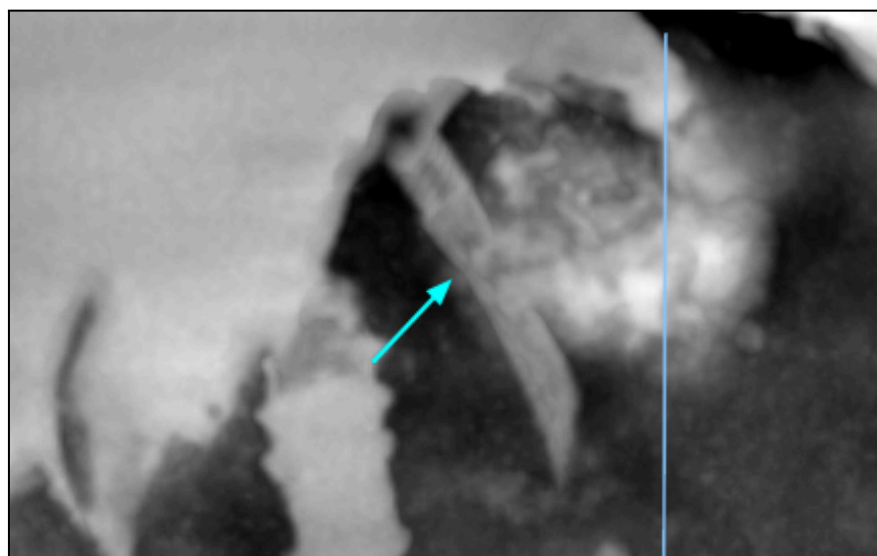
Os apêndices locomotores e quelíceras são ausentes na região ventral do prossoma, contendo apenas uma porção fragmentada do apêndice VI. O podômero preservado (VI-4) possui 0,75 mm de largura e 2,6 mm de comprimento, além da porção distal que engloba os podômeros VI-7, VI-8 e VI-9, tendo suas divisões imperceptíveis (Figura 26). Este apêndice é não-espinífero, do tipo *Kokomopterus* (Tollerton, 1989). Ainda na região ventral há um canal em “V”, que compartilha o mesmo ponto de origem que a fenda da região dorsal, porém, que aponta para direções opostas.



**Figura 24.** Desenho interpretativo de Morfotipo 1. Lista de abreviações: VIII-XVII, somitos do opistossoma; AGM, apêndice genital mediano; Pd, porção distal do apêndice posterior; Pp, porção proximal do apêndice posterior; So, sulcos oftálmicos; St, sutura transversal; Tl, télson.



**Figura 25.** Plate de Morfortipo 1, sendo (A) Porção ântero-dorsal, evidenciando os sulcos; (B) Contramolde de A, com ornamentação concêntrica; (C) Imagem de tomografia computadorizada, sendo indicado pela seta vermelha o apêndice genital mediano; (D) Tratos branquiais ou *kiemenplatten* indicados pelas setas brancas; (E) Facetas articulares do opistossoma; (F) Imagem de tomografia computadorizada, sendo indicado pela seta vermelha o apêndice genital mediano. Escala = 4 mm.



**Figura 26.** Imagem de microtomografia evidenciando a porção distal do apêndice do Morfortipo 1; estrutura destacada pela seta azul .

A segmentação da região ântero-dorsal do abdômen é bem delimitada (Figura 25 E). A porção ventral e lateral dos segmentos abdominais encontram-se fragmentados (Figura 25 E). As facetas articulares, responsáveis por dividir cada segmento, encontram-se bem preservadas, permitindo uma clara diferenciação entre cada tergito no plano ântero-posterior (Figura 25 A). A interface do pós-abdome e o começo do telson são indistinguíveis. Por fim, o telson é do tipo *wedge-shaped* ou *clavete* (Tollerton, 1989) (Figura 24).

As brânquias lamelares especializadas para trocas gasosas com o ambiente aquático não foram preservadas ou não podem ser visualizadas nas câmaras branquiais dos opérculos ventrais. Já a superfície ventral do segundo segmento visível do mesossoma apresenta duas estruturas ovais pareadas denominadas *Kiemenplatten*, também chamadas de *gill plates* ou *gill tracts* (Figura 25 D).

O apêndice mediano opistossômico é constituído apenas por uma articulação proximal com 1,3 mm de comprimento e 0,6 mm de largura (Figura 25 C e F). Apresenta um par de marcações paralelas ao contorno lateral da articulação, sendo que as extremidades superiores estão direcionadas para a região exterior, desenvolvendo um formato côncavo. Este apêndice é classificado como um apêndice genital do tipo A (Braddy & Dunlop, 1997). Ao redor do apêndice mediano, estão dispostas duas linhas transversais pouco evidentes que possivelmente marcam as suturas do opérculo genital (Figura 24).

**Observações:** Algumas características morfológicas do Morfotipo 1, *e.g.* ausência de estruturas oculares e presença de um apêndice adaptado para caminhar no substrato, classificam este organismo como um mau dispersor.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1 EURIPTERÍDEOS NA GONDWANA

Em sua maioria, o registro fóssil de Eurypterida é restrito aos paleocontinentes da Avalônia, Armorica, Báltica, Iberia e Laurência. Das 250 espécies de euripterídeos descritas atualmente, apenas 36 foram reportadas para além destes paleocontinentes, sendo que destas, apenas 25 foram atribuídas com confiabilidade a algum táxon de Eurypterida (Tabela 1). Para Tetlie (2007) esta disparidade na distribuição de espécies e famílias não é apenas uma questão de viés de coleta, mas um verdadeiro reflexo da distribuição e diversidade dessa ordem.

Devido a escassez de espécies conhecidas para o Ordoviciano, com o registro de *Brachyopterus stubblefieldi* Størmer, 1951 para o Sandbiano do País de Gales e *Onychopterella augusti* Braddy, Aldridge & Theron, 1995 para o Hirnantiano da África do Sul, Tetlie (2007) propôs que as famílias de Eurypterida teriam surgido na região da Laurência durante o Siluriano, caracterizando-se por dispersões limitadas ao longo de sua costa. A presença de um organismo natatório basal - *i. e.* com o último par de apêndices não desenvolvidos completamente em remos, como *O. augusti* na África do Sul - não necessariamente indica a origem de Eurypterina para o Gondwana, pois não existem outros representantes conhecidos de euripteríneos basais e de stilonuríneos para este paleocontinente, sendo mais provável que esta espécie tenha, de fato, dispersado-se a partir da Laurência (Tetlie, 2007). Lamsdell (2011) teorizou que a presença de *O. augusti* na África do Sul poderia ser explicada por uma possível redução no nível da água, permitindo que esta espécie atravessasse o fundo do mar durante o Sandbiano e o Hirnantiano. A ocorrência de euripterídeos para o Siluriano e Devoniano da Gondwana pode ser explicada pela dispersão transoceânica de organismos com alta capacidade de locomoção, *i. e.* excelentes nadadores, como *Adelophthalmus* Jordan in Jordan & von Mayer, 1854 e *Pterygotus* Agassiz, 1839; enquanto que os organismos identificados para o Carbonífero e Permiano da Gondwana, *e. g.* Hibbertopteroidea, possivelmente chegaram até este paleocontinente durante o "rafting" das placas continentais que se amalgamaram na formação da Pangeia, já que estas espécies são conhecidas por serem maus dispersores (Tetlie, 2007).

No entanto, a descoberta de *Paraeurypterus anatoliensis* Lamsdell, Hoşgör & Selden, 2013 para a Formação Şort Tepe (Katiano) na Turquia proporcionou um novo modelo hipotético de dispersão para o clado a partir da Gondwana. Assim como *O. augusti*, acredita-se que *P. anatoliensis* não fosse um bom dispersor, tendo migrado para a Gondwana durante uma época de regressão marinha (Lamsdell *et al.*, 2013). Contudo, a dispersão dessas espécies também poderia ter ocorrido no sentido oposto, *i. e.* da Gondwana para os demais paleocontinentes (Lamsdell *et al.*, 2013), uma vez que o gênero *Paraeurypterus* está restrito à Gondwana e as demais espécies descritas para *Onychopterella*, *e. g.* *Onychopterella kokomoensis* (Miller & Gurley, 1896) e *?Onychopterella pumilus* (Savage, 1916), são encontradas apenas no Siluriano dos Estados Unidos da América (Dunlop *et al.*, 2020). Além disso, essa hipótese não explica a escassez de euripterídeos para o Ordoviciano em países que são caracterizados por uma vasta diversidade no registro fóssil, *e. g.* Europa e EUA (Lamsdell *et al.*, 2013). De acordo com Dunlop *et al.* (2020), existem atualmente nove espécies de

euripterídeos reconhecidas para o Ordoviciano destes continentes; um valor que não condiz com os dados obtidos em outros períodos para as mesmas localidades, sendo que estas regiões comportam cerca de 93% da paleofauna de Eurypterida do Siluriano (128 espécies). Para Lamsdell *et al.* (2013) a escassez de exemplares do Ordoviciano na Europa e EUA pode ser elucidada pelo surgimento da ordem Eurypterida na Gondwana; irradiando-se posteriormente para a Laurência e Báltica no final do Ordoviciano e início do Siluriano, explicando também o surgimento repentino de euripteríneos para o Siluriano Inferior nestes paleoambientes.

**Tabela 1.** Lista cronológica de euripterídeos comprovados para o paleocontinente além da Báltica, Laurentia, Avalonia, Iberia e Armorica.

Euripterídeos por período	Autor	Idade	Região	
Ordoviciano	<i>Onychopterella augusti</i>	Braddy <i>et al.</i> , 1995	Hirnantiano	África do Sul
	<i>Paraeurypteris anatoliensis</i>	Lamsdell <i>et al.</i> , 2013	Katiano	Turquia
Siluriano	<i>Eurypteris tetragonophthalmus</i>	Krzemiński <i>et al.</i> , 2008	?	Ucrânia
	<i>Hughmilleria wangi</i>	Tetlie <i>et al.</i> , 2007	Llandovery	China
	<i>Pterygotus kopaninensis</i>	Chlupáč, 1994	Ludlow	República Tcheca
	<i>Rhinocarcinosoma dosonensis</i>	Braddy <i>et al.</i> , 2002	Ludlow–Pridoli	Vietnã
	<i>Slimonia boliviana</i>	Kjellesvig-Waering, 1973	Ludlow–Pridoli	Bolívia
Devoniano	<i>Acutiramus cf. bohemicus</i>	Burrow <i>et al.</i> , 2002	?Pridoli	Austrália
	<i>Adelophthalmus waterstoni</i>	Tetlie <i>et al.</i> , 2004	Frasniano	Austrália
	<i>Nanahughmilleria notosiberica</i>	Shpinev, 2012	?	Sibéria
	<i>Parahughmilleria longa</i>	Shpinev, 2012	?	Sibéria
	<i>Pterygotus bolivianus</i>	Kjellesvig-Waering, 1964	Emsiano/Eifeliano	Bolívia
	<i>Stylonuroides orientalis</i>	Shpinev, 2012	?	Sibéria
Carbonífero	<i>Adelophthalmus imhofi</i>	Reuss, 1855	?	República Tcheca
	<i>Adelophthalmus irinae</i>	Shpinev, 2006	Tournaisiano	Rússia
	<i>Adelophthalmus zadrái</i>	Příbyl, 1952	?	República Tcheca
	<i>Cyrtoctenus ostraviensis</i>	Augusta & Příbyl, 1951	?	República Tcheca
	<i>Cyrtoctenus wittebergensis</i>	Waterston <i>et al.</i> , 1985	Tournaisiano	África do Sul
	<i>Megarachne servinei</i>	Hünicken, 1980	Gzheliano-Asseliano	Argentina
	<i>Unionopterus anastasiae</i>	Chernyshev, 1948	Tournaisiano-Viseano	Cazaquistão
Permiano	<i>Adelophthalmus chinensis</i>	Grabau, 1920	Asseliano	China
	<i>Campylocephalus oculus</i>	Kutorga, 1838	Guadalupiano?	Rússia
	<i>Campylocephalus permianus</i>	Ponomarenko, 1985	Wuchiapingiano?	Rússia
	<i>Hastimima whitei</i>	White, 1908	Sakmariano	Brasil
	<i>Woodwardopterus freemanorum</i>	Poschmann and Rozefelds, 2022	Changhsingiano	Austrália

Esta hipótese é apoiada pelo surgimento repentino de organismos com características morfológicas plesiomórficas durante o Devoniano, *e. g. Weinbergina*, que provavelmente surgiram a partir de um refúgio na Gondwana (Selden *et al.*, 2015 apud Anderson, 1996). De acordo com Selden *et al.* (2015), o gênero *Houia* Selden, Lamsdell & Qi, 2015, interpretado como um dekatrriata basal encontrado na Formação Xishancun (Lochkoviano) e Formação Cangwu (Pragian-Emsiano) da China (Wang *et al.*, 2021), fornece evidências para a presença de organismos derivados da linhagem-tronco de Euchelicerata nos paleocontinentes que rodeavam a Gondwana durante o Devoniano. Por fim, essa hipótese também é corroborada pela descoberta de sinzifosurinas e xifosuridas no Tremadociano e Floiano da Formação Fezouata, Marrocos (Van Roy *et al.*, 2010) (Figura 3), evidenciando que esses grupos certamente tinham uma presença gondwânica no início de sua evolução (Lamsdell *et al.*, 2013).

A baixa quantidade de euripterídeos descritos para a Gondwana pode ser explicada por uma combinação de fatores, incluindo a falta de amostragem, a falta de habitats apropriados para esses animais e a falta de preservação adequada (Tetlie, 2007; Lamsdell *et al.*, 2013). Quando comparados com a Europa e EUA, os países sul-americanos apresentam um menor fluxo de investimento nas ciências como um todo, incluindo a paleontologia de invertebrados, sendo recente o investimento nesta área nos países do hemisfério sul (Kellner, 2015). Historicamente, a pesquisa paleontológica e a coleta de fósseis têm sido realizadas a séculos na Europa e EUA, influenciando diretamente os parâmetros de diversidade e abundância de euripterídeos ao redor do globo, gerando um viés de coleta (Tetlie, 2007; Tetlie *et al.*, 2007; Bicknell *et al.*, 2020). Outro fator que pode ter influenciado na limitada concentração de euripterídeos na Gondwana é o fato deste paleocontinente ser uma única e grande massa de terra, possivelmente apresentando uma pequena quantidade de ambientes marinhos rasos que são preferíveis pelos euripterídeos; isso pode ter levado ao desenvolvimento de populações menores e com uma faixa de distribuição mais restrita (Lamsdell *et al.*, 2013). Por fim, o último fator que pode influenciar na baixa diversidade de euripterídeos na Gondwana é a área de afloramentos deste paleocontinente, visto que algumas regiões, como a América do Sul, apresentam poucos afloramentos silurianos, limitando severamente o potencial de preservação da paleodiversidade de Eurypterida (Tetlie, 2007).

Entretanto, a ocorrência de uma nova espécie de euripterídeo para a Unidade 2 do Grupo Chapada, Brasil, fornece informações importantes para o estudo da origem e padrões de dispersão do grupo na Gondwana. Por ser um fóssil de um período pré-Carbonífero,

Morfotipo 1 evidencia que os euripterídeos, em especial os maus dispersores, estavam presentes no Devoniano Inferior da Gondwana, diferentemente do que pensava Tetlie (2007). Por ser classificado como um Stylonurina sem estruturas oculares aparentes, Morfotipo 1 provavelmente possuía uma baixa capacidade de dispersão, sendo pouco provável que tenha migrado da Laurência até a Gondwana.

## 4.2 CLASSIFICAÇÃO SISTEMÁTICA

Exibindo um corpo segmentado e recoberto por um exoesqueleto rígido, Morfotipo 1 apresenta somitos compostos por placas esqueléticas com tergitos dorsais e esternitos ventrais evidentes, além de possuir membranas intersegmentares e apêndices articulados. Sua tagmatização é constituída por um prossoma formado pelos primeiros segmentos corporais fusionados, estando recobertos por um esclerito dorsal único e bem quitinizado (carapaça), comportando pares de apêndices unirremes e multiarticulados. Além de um opistossoma formado por dois subtagmas, sendo eles um mesossoma coberto por apêndices modificados e um metassoma, que se seguem em um telson pós-segmentar terminal. Com exceção das quelíceras que são ausentes, os demais caracteres observados em Morfotipo 1 são comumente associados aos cheliceriformes, mais especificamente ao clado Euchelicerata.

Quando comparado com a classe Xiphosura, Morfotipo 1 apresenta uma carapaça que se assemelha vagamente a de *Stilpnocephalus pontebbanus* Selden, Simonetto & Marsiglio, 2019 (Figura 9 A, B e C) e *Liomesaspis laevis* Raymond, 1944 (Figura 9 D, E, F e G); ambas agrupadas em Belinuridae, Xiphosurida (Lamsdell, 2020). Como mencionado anteriormente, o lobo cardíaco e suas estruturas (*i. e.* sulcos e cristas oftálmicas) não são exclusivas de Xiphosura, ocorrendo também em Eurypterida e Chasmataspidida (Dunlop *et al.*, 2003; Lamsdell, 2013). Entretanto, a carapaça dos xifosuras geralmente apresenta uma conformação específica, com um par de sulcos que delimitam o lobo cardíaco; acompanhado lateralmente por um par de cristas oftálmicas que abrigam os olhos (Selden *et al.*, 2019). Nunca muito distantes uns dos outros, os sulcos cardíacos, na maioria das vezes, convergem anteriormente e se encontram na frente do lobo cardíaco (Selden *et al.*, 2019). *Stilpnocephalus pontebbanus*, uma espécie dulcícola do Carbonífero da Itália (Lamsdell, 2020), apresenta uma conformação diferenciada, exibindo sulcos bem afastados e localizados em uma região da carapaça onde estariam as cristas oftálmicas (Selden *et al.*, 2019). Esta espécie em questão aparenta ter sulcos oftálmicos ao invés de sulcos cardíacos, não apresentando nenhum tipo de estrutura ocular evidente (Selden *et al.*, 2019). *Liomesaspis laevis*, uma espécie dulcícola do

Carbonífero/Permiano da Europa Ocidental e EUA (Bicknell & Pates, 2020), apresenta características semelhantes à espécie descrita anteriormente, exibindo sulcos mais próximos entre si na região posterior da carapaça. Já Morfotipo 1 apresenta sulcos convergentes na porção posterior da carapaça, divergindo-se fortemente ao longo de sua extensão, não havendo nenhum sinal de cristas e estruturas oculares (Figura 25 A). Esse arranjo estrutural pode, em alguns casos, ser formado por processos tafonômicos que favoreçam mais a preservação de sulcos do que cristas ou pode também refletir em um verdadeiro padrão morfológico (Selden *et al.*, 2019). Assim como *S. pontebbanus* e *L. laevis*, Morfotipo 1 exibe um prossoma que possivelmente reflete a verdadeira natureza deste organismo durante a vida, uma vez que sua carapaça apresenta um padrão de ornamentação bem preservado, não havendo indícios de perda de material por processos tafonômicos após sua morte (Figura 25 B). Entretanto, Morfotipo 1 difere desses belinurídeos por apresentar um prossoma mais largo posteriormente, não apresentando *thoracetrón* e pré-telson. Esta característica em particular exclui o Morfotipo 1 dos demais grupos de Xiphosura, *i. e.* Xiphosurida e xifosuras da linhagem tronco (*Kasibelinurus*, *Lunataspis*, *Pickettia*).

Uma das características mais proeminentes que difere Morfotipo 1 dos sinzifosurinas de Prosomapoda e Planaterga é a presença de um opistossoma com mais de onze segmentos abdominais. A maioria desses organismos exibe pleuras laterais no opistossoma, *e. g.* *Bembicosoma* (Figura 10), *Bunaia* (Figura 11), *Bunodes* (Figura 12), *Cyamocephalus* (Figura 13), *Legrandella* (Figura 9 D), *Pasternakevia* (Figura 15), *Pseudoniscus* (Figura 16), diferentemente de Morfotipo 1. Adicionalmente, alguns sinzifosurinas de Prosomapoda, *e. g.* *Andarella* (Figura 9 A) e *Weinbergina* (Figura 9 F), podem apresentar estruturas nodulares na região axial do opistossoma (Moore *et al.*, 2005; Moore *et al.*, 2007), enquanto Morfotipo 1 possui tergitos com superfícies dorsais lisas (Figura 25 A).

O espécime em questão apresenta um opistossoma com os tergitos VIII-XVII evidentes e o tergito VII ausente em vista dorsal. VIII pode ser identificada pela presença de um apêndice mediano, assim como em Chasmataspidida e Eurypterida e IX é marcada por um par de tratos branquiais. XVIII e XIX não apresentam uma clara distinção, não sendo possível confirmar a presença de 13 segmentos. Entretanto, a amostra não apresenta nenhuma forma aparente de redução ou fusão dos últimos segmentos abdominais, não havendo indícios de um pré-telson, típico de sinzifosurina e Xiphosura. A organização corporal dos segmentos e estruturas do opistossoma de Morfotipo 1 estão de acordo com as descritas para Dekatriata por Dunlop & Lamsdell (2017).

Morfotipo 1 não se assemelha tanto a Chasmataspidida, apresentando poucas características em comum com *Chasmataspis*, compartilhando apenas um escudo prossomal dorsal em forma de ferradura (mais largo do que longo) e um pós-abdômen longo com redução gradual. Os sulcos prossomais de Morfotipo 1 são completamente diferentes dos encontrados em *Chasmataspis*. Nossa amostra carece de qualquer estrutura similar a uma escápula dorsal nos segmentos 2-4 do opistossoma; não havendo sinais de regiões axiais e margens serrilhadas, espinhos genais, um microtergito e um telson lanceolado (Figura 19 A e B).

Morfotipo 1 não exibe uma curvatura marcante para os segmentos opistossômicos, como descrito para Diploaspididae, e. g. *Achanarraspis*, *Diploaspis* (Figura 20), *Forfarella*, *Heteroaspis*, *Loganamaraspis*, *Nahlyostaspis*, *Octoberaspis* e *Skrytyaspis*. Os únicos diploaspidídeos com padrões morfológicos relativamente próximos ao de Morfotipo 1 são *Hoplitaspis* e *Dvulikiaspis*, caracterizados por seus segmentos opistossômicos relativamente retos, exibindo um opistossoma até três vezes maior que o prossoma (Lamsdell *et al.*, 2019). Entretanto, Morfotipo 1 não possui um microtergito visível dorsalmente como em *Hoplitaspis* e *Dvulikiaspis*, além de apresentar sulcos na região do prossoma que não são descritos para nenhuma espécie de Diploaspididae.

A presença de uma estrutura homóloga ao apêndice mediano opistossômico de Diploaspididae (e. g. *Hoplitaspis hiawathai*, *Loganamaraspis dunlopi*, *Octoberaspis ushakovi*) e Eurypterida pode ser observada em Morfotipo 1 (Figura 25 C e F). Ao ser analisado isoladamente, o apêndice mediano não fornece muita informação, já que esta estrutura é compartilhada por Chasmataspidida e Eurypterida e seu estado preservacional dificulta a diferenciação morfológica a nível de gênero. Entretanto, a existência de um par de tratos branquiais (Figura 25 D) estreitam as relações taxonômicas entre Morfotipo 1 e os eurypterídeos. Também chamados de *Kiemenplatten*, os tratos branquiais são estruturas ovaladas que ocorrem em pares ao longo da região ventral dos segmentos metasômicos IX - XIII (Braddy & Dunlop, 1997). Estas estruturas são exclusivas de Eurypterida, não apresentando outra correspondência entre os quelicerados (Dunlop, 2020). Por mais que a porção ântero-ventral do opistossoma não possa ser analisada minuciosamente, as imagens geradas por microtomografia do Morfotipo 1 também revelam duas linhas transversais pouco evidentes próximas a VIII e IX (Figura 24), assim como as suturas transversais dos opérculos genitais que caracterizam a ordem (Dunlop & Lamsdell, 2017).

Os podômeros fragmentados do Morfotipo 1 possibilitam a reconstrução de um apêndice VI não-espinífero (Figura 26; Figura 23 A); aparentemente sem modificações

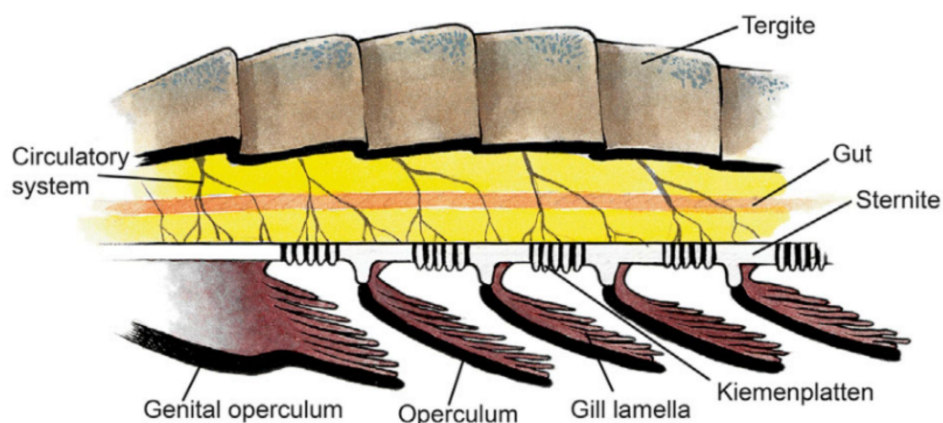
associadas a hábitos natatórios, *i. e.* um podômero modificado (7a), inserindo este espécime na subordem Stylonurina (Lamsdell *et al.*, 2010). Todos os representantes de Stylonurina descritos atualmente para o Carbonífero e Permiano da Gondwana pertencem à superfamília Mycteropoidea, estando distribuídos entre as famílias Hibbertopteridae Kjellesvig-Waering, 1959 e Mycteropidae Cope, 1886. As espécies *Cyrtoctenus wittebergensis* Waterston, Oelofsen & Oosthuizen, 1985 da Formação Waaipoort (Carbonífero), África do Sul, *?Hastimima sewardi* Strand, 1926 da Série Witteberg (Devoniano), África do Sul e *Hastimima whitei* White, 1908 da Formação Rio Bonito (Permiano), Brasil estão agrupadas em Hibbertopteridae. Estes organismos estão reunidos pela presença de uma carapaça larga com lóbulos póstero-laterais, um ornamento de escamas em forma de língua nos tergitos posteriores e um télson hastado com quilhas ventrais emparelhadas (Lamsdell *et al.*, 2010). Com registros que datam desde o Devoniano, esta família é restrita a ambientes de água doce (Pates *et al.*, 2020). As espécies *Megarachne servinei* Hünicken, 1980 da Formação Bajo de Véliz (Carbonífero/Permiano), Argentina e *Woodwardopterus freemanorum* Poschmann and Rozefelds 2022 do Membro Kaloola (Permiano), Austrália estão agrupadas em Mycteropidae Cope, 1886. Estes organismos estão agrupados pela presença de um prossoma parabólico, um télson hastado com quilhas ventrais emparelhadas, ornamentação cuticular em forma de escamas e alongamento do primeiro e segundo tergitos opistossômicos (Lamsdell *et al.*, 2010).

Entretanto, o Morfotipo 1 não apresenta nenhum dos caracteres diagnósticos descritos para estas famílias, além de estar inserido num paleoambiente marinho, Unidade 2 do Grupo Chapada. Algumas das estruturas encontradas no Morfotipo 1 não são observadas em nenhum outro gênero de Stylonurina ou Eurypterina. O Morfotipo 1 exibe algumas características morfológicas que podem ser consideradas “primitivas”, *e. g.* um prossoma grande em forma de ferradura com sulcos oftálmicos profundos semelhantes aos de Xiphosura.

### 4.3 PALEOECOLOGIA E PALEOBIOLOGIA

A alta concentração de exúvias em paleoambientes costeiros e lagunares, acompanhadas pelas icnoassembléias de eurípterídeos inferem que esses animais eram capazes de realizar excursões terrestres de maneira análoga aos caranguejos-ferradura e caranguejos semi-terrestres atuais (Selden, 1985; Vrazo & Braddy, 2011; Dunlop, 2020). Esses hábitos paleoecológicos somente seriam possíveis por meio de um sistema respiratório adaptado para realizar trocas gasosas na superfície terrestre (Braddy, 2001). Os eurípterídeos

possuíam um sistema respiratório duplo (Figura 27), constituído principalmente por quatro pares de brânquias lamelares alojadas na porção interior dos opérculos opistossômicos (Braddy *et al.*, 1999), além de cinco pares de estruturas vasculares complementares na superfície ventral da parede do corpo, denominadas *Kiemenplatten* (Braddy & Dunlop, 1997; Lamsdell *et al.*, 2020).



**Figura 27.** Sistema respiratório duplo de Eurypterida (imagem retirada de Lamsdell *et al.*, 2020).

As brânquias lamelares dos euripterídeos foram inicialmente caracterizadas como estruturas exclusivas para trocas gasosas em ambientes aquáticos (Braddy *et al.*, 1999), posteriormente sendo associadas a uma nova função a partir de análises estruturais (Selden, 1985; Manning & Dunlop, 1995). Durante seus estudos sobre a paleobiologia dos órgãos respiratórios de *Adelophthalmus pyrrhae*, Lamsdell *et al.* (2020) conseguiram visualizar a anatomia interna deste organismo, descrevendo detalhadamente as brânquias lamelares e algumas microestruturas usualmente designadas como trabéculas. Dentre todos os órgãos respiratórios descritos para os euquelicerados, apenas os aracnídeos pulmonados contêm microestruturas semelhantes (Scholtz & Kamenz, 2006). As trabéculas dos aracnídeos são responsáveis por impedir o colapso das folhas de cutícula que compõem as lamelas, evitando que o pulmão entre em colapso sob seu próprio peso enquanto esses organismos permanecem na superfície terrestre realizando trocas gasosas (Scholtz & Kamenz, 2006). A partir de comparações morfofuncionais entre as trabéculas de aracnídeos pulmonados e euripterídeos, Lamsdell *et al.* (2020) inferiram que *Adelophthalmus pyrrhae* também possuem brânquias lamelares capazes de realizar trocas gasosas ativamente fora d'água.

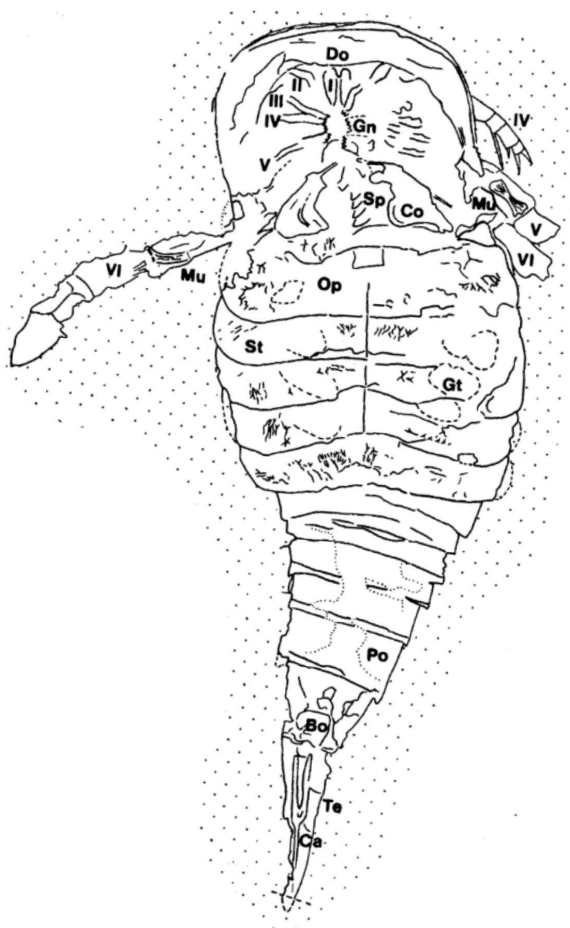
No Morfotipo 1, pode-se constatar que a região ventral dos primeiros segmentos abdominais não foram totalmente preservadas, não havendo registro dos opérculos opistossômicos e conseqüentemente impossibilitando a visualização das brânquias lamelares. Entretanto, a falta de brânquias neste exemplar representa apenas uma questão preservacional, uma vez que essas estruturas são características sinapomórficas da ordem Eurypterida (Braddy *et al.*, 1999). Logo a ausência desta estrutura não modifica a paleobiologia e os hábitos paleoecológicos descritos para este táxon. Isoladamente, as brânquias lamelares não são capazes de cobrir a demanda de oxigênio requerida pelos euripterídeos em ambientes subaéreos, já que essas estruturas são especializadas para funcionar em ambientes subaquosos, necessitando de uma estrutura complementar, neste caso os *Kiemenplatten* (Braddy *et al.*, 1995).

Os *Kiemenplatten* (*gill plates* ou *gill tracts*) são estruturas ovaladas que ocorrem em pares ao longo da região ventral dos segmentos metasômicos dois a seis (Braddy & Dunlop, 1997). Diferentes de outras estruturas ou órgãos respiratórios em Arachnida, os *Kiemenplatten* não possuem utilidade em meios subaquosos, apresentando uma superfície respiratória insuficiente para atuar como brânquias verdadeiras (Selden, 1985). Os tratos branquiais foram erroneamente comparados aos pseudotraquéias de crustáceos isópodes e com o plastrão de insetos aquáticos, sendo, na verdade, órgãos acessórios de respiração aérea (Selden, 1985; Manning & Dunlop, 1995). Os *Kiemenplatten* não apresentam correspondência entre os quelicerados, de modo que a estrutura análoga mais próxima entre os artrópodes seja o pulmão braquial de alguns caranguejos terrestres. Manning & Dunlop (1995) propuseram que as projeções cuticulares presentes nos *Kiemenplatten* serviam para reter uma fina camada de água e manter a superfície úmida para que as trocas gasosas ocorressem por mais tempo em terra, assim como em alguns caranguejos terrestres.

Para Lamsdell *et al.* (2020) a respiração subaérea é uma característica inata a todos os euripterídeos, sendo corroborada pelos icnofósseis dos representantes da subordem Stylonurina, além da ocorrência de *Kiemenplatten* em diversas espécies da ordem Eurypterida durante o Ordoviciano e Siluriano, *e. g.* *Slimonia acuminata* Salter, 1856 (Figura 28) e *Onychopterella augusti* (Figura 29). Seguindo a anatomia básica do sistema respiratório descrito para Eurypterida e a morfologia funcional associada a estes órgãos, pode-se inferir que as estruturas ovaladas localizadas no segundo segmento metassômico constituem o primeiro par de *Kiemenplattens* (Figura 30), conferindo ao Morfotipo 1 a habilidade de respirar em ambientes terrestres.

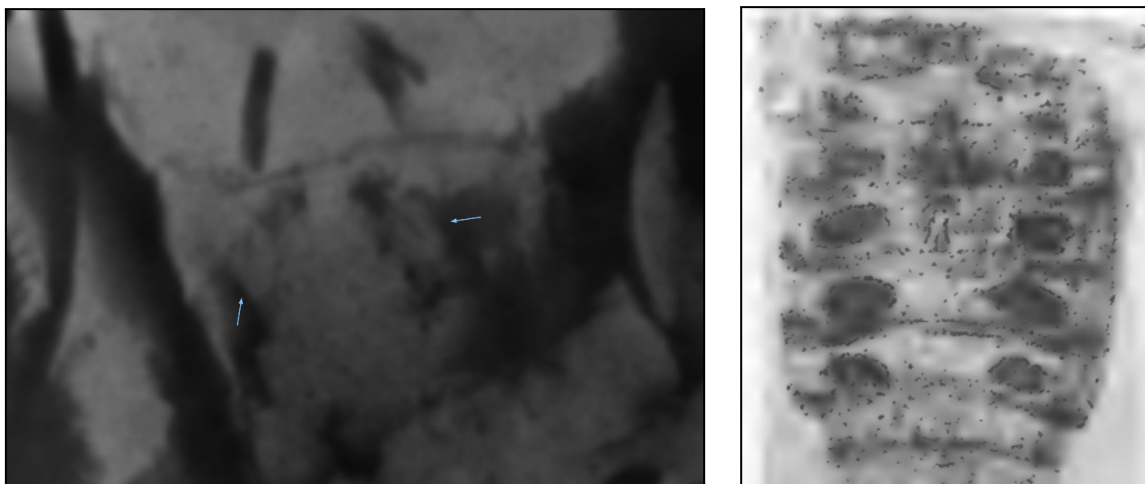


**Figura 28.** *Slimonia acuminata* Salter, 1856, vista ventral evidenciando os tratos branquiais (imagem retirada de Moore, 1941).



**Figura 29.** *Onychopterella augusti* para o Hirnantiano da África do Sul. Lista de abreviações: Gt = trato branquial (*Kiemenplatten*) (imagem retirada de Braddy *et al.*, 1995).

De acordo com Braddy (2001), as associações mais comuns relacionadas com os euripterídeos são braquiópodes desarticulados, ostracodes, fillocarídeos e peixes, formando um conjunto de organismos comumente associados a condições pouco profundas, marinhas marginais ou salobras (apud Plotnick, 1999). Morfotipo 1 ocorre associado a tentaculites, braquiópodes, gastrópodes e bivalves de um paleoambiente de *shoreface*, todos oriundos da Unidade 2 (Praguiano-Eifeliano) do Grupo Chapada.



**Figura 30.** Tratos branquiais. (A) Tratos branquiais de Morfotipo 1 evidenciados pelas setas em azul; (B) Tratos branquiais de *Onychopterella kokomoensis* (retirado de Clarke & Ruedemann, 1912), respectivamente.

Entretanto, associações faunísticas apresentam valor paleoecológico limitado, uma vez que os restos de euripterídeos são tipicamente interpretados como exúvias e por isso não englobam uma comunidade verdadeira, retratando apenas associações *post-mortem* (Selden, 1984). Durante sua vida, um único espécime pode realizar diversos processos de muda, aumentando a proporção relativa de exúvias em relação às carcaças no registro fóssil (Braddy, 2001). Por serem de baixo interesse para os necrófagos, as exúvias tendem a ser preservadas mais facilmente, enquanto os animais mortos podem ser consumidos durante a sua permanência na zona tafonomicamente ativa (Clark & Ruedmann, 1912; Davies *et al.*, 1989). Na maioria das vezes, as exúvias são encontradas amassadas, achatadas, distorcidas ou sobrepostas nas superfícies dorsal e ventral, todas características tafonômicas associadas ao processo de soterramento (Braddy, 2001). Além de geralmente serem preservadas fora do alinhamento axial ou dispersas na forma de restos desarticulados pelas correntes (Selden, 1981; Braddy *et al.*, 1995). Os órgãos e estruturas internas como endosternitos mesodérmicos, tecidos musculares ou estruturas branquiais são importantes para identificar mortalidades (Braddy, 2001). Morfotipo 1 não possui impressões tafonômicas, pois a região dorsal e ventral

estão separadas uma das outras, além de possuir um par de *Kiemenplattens*, demonstrando que o animal passou por um soterramento rápido após sua morte.

## 5. CONCLUSÃO

Com poucos euquelicerados descritos para o Paleozóico da América do Sul, os estudos paleontológicos voltados para a taxonomia e sistemática deste grupo tornam-se um verdadeiro desafio. Diversos organismos incorporados à Euchelicerata possuem relações filogenéticas incertas e características diagnósticas inconstantes, sendo que, atualmente, poucos táxons apresentam uma classificação consolidada, como é o caso de Eurypterida.

O objeto de estudo em questão exibe diversas características em comum com a ordem Eurypterida, mais especificamente com a subordem Stylonurina, *e. g.* suturas transversais nas placas ventrais e ausência de um podômero modificado (7a) no apêndice VI. Entretanto, o Morfotipo 1 também apresenta algumas características incomuns, semelhantes àquelas encontradas em Xiphosura, *e. g.* grande prossoma em forma de ferradura e sulcos oftálmicos profundos, indicando uma possível condição primitiva dentro da árvore filogenética de Eurypterida.

O Morfotipo 1 apresenta diversas características em comum com Eurypterida, incluindo a presença de um par de tratos branquiais (*Kiemenplatten*) que teoricamente conferem ao espécime a capacidade de respirar fora d'água e realizar excursões terrestres. Estas mesmas estruturas, juntamente com a ausência de impressões tafonômicas no espécime, representam um possível indício de que o Morfotipo 1 é uma carcaça e não uma exuvia.

Mais do que um registro inédito para o Devoniano do Mato Grosso, este achado corrobora a presença de euripterídeos stilonuríneos com baixa capacidade de dispersão para além da Europa e EUA, antes mesmo do evento de irradiação de Eurypterida durante a formação da Pangeia. Esse registro reforça as ideias de Lamsdell *et al.* (2013) e Selden *et al.* (2015), demonstrando que organismos derivados da linhagem-tronco de Euchelicerata, como os euripterídeos, estavam presentes na Gondwana desde o Devoniano.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, Lyall I. **A new specimen of the Silurian synziphosurine arthropod *Cyamocephalus***. *Proceedings of the Geologists Association*, v. 110, n. 3, p. 211-216, 1999.
- ANDERSON, Lyall I.; MOORE, Rachel A. ***Bembicosoma* re-examined: a xiphosuran from the Silurian of the North Esk Inlier, Pentland Hills, Scotland**. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, v. 94, n. 3, p. 199-206, 2003.
- BICKNELL, Russell DC; AMATI, Lisa. **On the morphospace of eurypterine sea scorpions**. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, v. 113, n. 1, p. 1-6, 2022.
- BICKNELL, Russell DC; AMATI, Lisa; ORTEGA-HERNÁNDEZ, Javier. **New insights into the evolution of lateral compound eyes in Palaeozoic horseshoe crabs**. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 187, n. 4, p. 1061-1077, 2019.
- BICKNELL, Russell DC; LUSTRI, Lorenzo; BIRCH, Sienna A. **Revision of “*Bellinurus*” *carteri* (Chelicerata: xiphosura) from the Late Devonian of Pennsylvania, USA**. *Comptes Rendus Palevol*, v. 18, n. 8, p. 967-976, 2019.
- BICKNELL, Russell DC; PATES, Stephen. **Pictorial atlas of fossil and extant horseshoe crabs, with focus on Xiphosurida**. *Frontiers in Earth Science*, p. 98, 2020.
- BICKNELL, Russell DC; SMITH, Patrick M.; POSCHMANN, Markus. **Re-evaluating evidence of Australian eurypterids**. *Gondwana Research*, v. 86, p. 164-181, 2020.
- BRADDY, S. J., TOLLERTON, V. P., RACHEBOEUF, P. R., & SCHALLREUTER, R. **Eurypterids, phyllocarids, and ostracodes**. In: *The Great Ordovician Biodiversification Event*. Columbia University Press, 2004. p. 255-265.
- BRADDY, Simon J. **Eurypterid palaeoecology: palaeobiological, ichnological and comparative evidence for a ‘mass–moult–mate’ hypothesis**. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 172, n. 1-2, p. 115-132, 2001.
- BRADDY, Simon J.; DUNLOP, Jason A. **Early Devonian eurypterids from the Northwest Territories of Arctic Canada**. *Canadian Journal of Earth Sciences*, v. 37, n. 8, p. 1167-1175, 2000.
- BRADDY, SIMON J.; DUNLOP, JASON A. **The functional morphology of mating in the Silurian eurypterid, *Baltoeurypterus tetragonophthalmus* (Fischer, 1839)**. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 120, n. 4, p. 435-461, 1997.
- BRANDT, Danita S.; MCCOY, Victoria E. **Modern analogs for the study of eurypterid paleobiology**. *Experimental Approaches to Understanding Fossil Organisms: Lessons from the Living*, p. 73-88, 2014.
- BUDIL, Petr; MANDA, ŠTĚPÁN; ERIKTETLIE, ODD. **Silurian carcosomatid eurypterids from the Prague Basin (Czech Republic)**. *Bulletin of Geosciences*, v. 89, n. 2, 2014.
- BURROW, Carole J.; BRADDY, Simon J.; DOUGLAS, John G. **Pterygotid eurypterid chelicera from the Lower Devonian of Victoria**. *Alcheringa*, v. 25, n. 3, p. 263-268, 2001.

- CHEN, Junyuan; WALOSZEK, Dieter; MAAS, Andreas. **A new “great-appendage” arthropod from the Lower Cambrian of China and homology of chelicerate chelicerae and raptorial antero-ventral appendages.** *Lethaia*, v. 37, n. 1, p. 3-20, 2004.
- CHLUPAC, Ivo. **Pterygotid eurypterids (Arthropoda, Chelicerata) in the Silurian and Devonian of Bohemia.** *Journal of Geosciences*, v. 39, n. 2-3, p. 147-162, 1994.
- CLARKE, John M. I.—**Bunaia Woodwardi, a New Merostome from the Silurian Waterlimes of New York.** *Geological Magazine*, v. 6, n. 12, p. 531-533, 1919.
- CLARKE, J. M. & RUEDEMANN, R. 1912. **The Eurypterida of New York.** MEM NEW YORK STATE MUS NAT HIST 14, vol. I pp. 1-439, vol. II plates.
- CORRÊA, Luiz Felipe Aquino; RAMOS, Maria Inês Feijó. **Discinoids (Brachiopoda: Lingulata) from the upper Manacapuru Formation (Early Devonian), south border of Amazonas Basin, Brazil.** *Journal of South American Earth Sciences*, v. 105, p. 102960, 2021.
- DAVIES, David J.; POWELL, Eric N.; STANTON JR, Robert J. **Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast.** *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 72, p. 317-356, 1989.
- DUNLOP, J. A.; PENNEY, D.; JEKEL, D. **A summary list of fossil spiders and their relatives.** *World Spider Catalog*, version 20.5. Natural History Museum Bern, Bern. <http://wsc.nmbe.ch> [accessed 6 November 2022], 2020.
- DUNLOP, J. A.; SELDEN, P. A. **The early history and phylogeny of the chelicerates.** *Arthropod relationships*, p. 221-235, 1998.
- DUNLOP, Jason A. **Evolution: A Breath of Fresh Air for Eurypterids.** *Current Biology*, v. 30, n. 21, p. R1304-R1306, 2020.
- DUNLOP, Jason A. **Geological history and phylogeny of Chelicerata.** *Arthropod structure & development*, v. 39, n. 2-3, p. 124-142, 2010.
- DUNLOP, Jason A.; ANDERSON, Lyall I.; BRADDY, Simon J. **A redescription of Chasmataspis laurencii Caster & Brooks, 1956 (Chelicerata: Chasmataspidida) from the Middle Ordovician of Tennessee, USA, with remarks on chasmataspid phylogeny.** *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, v. 94, n. 3, p. 207-225, 2003.
- DUNLOP, Jason A.; BRADDY, Simon J.; TETLIE, Erik. **The Early Devonian eurypterid Grossopterus overathi (Gross, 1933) from Overath, Germany.** *Fossil Record*, v. 5, n. 1, p. 93-104, 2002.
- DUNLOP, Jason A.; LAMSDELL, James C. **Segmentation and tagmosis in Chelicerata.** *Arthropod structure & development*, v. 46, n. 3, p. 395-418, 2017.
- DUNLOP, Jason A.; POSCHMANN, Markus; ANDERSON, Lyall I. **On the Emsian (Early Devonian) arthropods of the Rhenish Slate Mountains: 3. The chasmataspidid Diploaspis.** *PalZ*, v. 75, p. 253-269, 2001.

DUNLOP, Jason A.; WEBSTER, Mark. **Fossil evidence, terrestrialization and arachnid phylogeny**. *Journal of Arachnology*, p. 86-93, 1999.

DUNLOP, Jason A.; ZHOU, George RS; BRADDY, Simon J. **The affinities of the Carboniferous whip spider *Gracophonus anglicus* Pocock, 1911 (Arachnida: Amblypygi)**. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, v. 98, n. 2, p. 165-178, 2008.

EHLERS, George Marion. **A new eurypterid from the Upper Devonian of Pennsylvania**. 1935.

ELDREDGE, Niles. **Revision of the suborder Synziphosurina (Chelicerata, Merostomata), with remarks on merostome phylogeny**. 1974.

ELDREDGE, Niles; PLOTNICK, Roy E. **Revision of the pseudoniscine merostome genus *Cyamocephalus* Currie**. *American Museum novitates*; no. 2557. 1974.

KAMENZ, Carsten; STAUDE, Andreas; DUNLOP, Jason A. **Sperm carriers in Silurian sea scorpions**. *Naturwissenschaften*, v. 98, p. 889-896, 2011.

KEGEL, Wilhelm. **Contribuição para o estudo do Devoniano da Bacia do Parnaíba**. Ministerio da Agricultura, Departamento Nacional da Producao Mineral, 1953.

KELLNER, Alexander. **Apresentação: para onde caminha a paleontologia brasileira?**. *Ciência e Cultura*, v. 67, n. 4, p. 20-24, 2015.

KJELLESVIG-WAERING, Erik N. **A new Silurian *Slimonia* (Eurypterida) from Bolivia**. *Journal of Paleontology*, v. 47, n. 3, p. 549-550, 1973.

KJELLESVIG-WAERING, Erik N. **A synopsis of the family Pterygotidae Clarke and Ruedemann, 1912 (Eurypterida)**. *Journal of Paleontology*, p. 331-361, 1964.

KREAMER, G. **Exploring external anatomical features of the American Horseshoe Crab through observation of molt specimens**. Developed by. [s.l: s.n.]. Disponível em: <<https://horseshoecrab.org/teacher-toolbox/wp-content/uploads/2015/06/Exploring-external-anatomical-features-of-the-American-Horseshoe-Crab-through-observation-of-molt-specimens.pdf>>. Acesso em: 1 dez. 2023.

KRZEMIŃSKI, Wiesław; KRZEMIŃSKA, Ewa; WOJCIECHOWSKI, Dariusz. **Silurian synziphosurine horseshoe crab *Pasternakevia* revisited**. *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 55, n. 1, p. 133-139, 2009.

LAMSDELL, J. C., BRIGGS, D. E., LIU, H. P., WITZKE, B. J., & MCKAY, R. M. **A new Ordovician arthropod from the Winneshiek Lagerstätte of Iowa (USA) reveals the ground plan of eurypterids and chasmataspidids**. *The Science of Nature*, v. 102, p. 1-8, 2015.

LAMSDELL, J. C., MCCOY, V. E., PERRON-FELLER, O. A., & HOPKINS, M. J. **Air breathing in an exceptionally preserved 340-million-year-old sea scorpion**. *Current Biology*, v. 30, n. 21, p. 4316-4321. e2, 2020.

LAMSDELL, J. C., CONGREVE, C. R., HUGHES, E. S. **Discerning the diets of sweep-feeding eurypterids: assessing the importance of prey size to survivorship across the Late Devonian mass extinction in a phylogenetic context.** *Paleobiology*, v. 47, n. 2, p. 271-283, 2021.

LAMSDELL, J. C., LAGEBRO, L., EDGECOMBE, G. D., BUDD, G. E., & GUERIAU, P. **Stylonurine eurypterids from the Strud locality (Upper Devonian, Belgium): new insights into the ecology of freshwater sea scorpions.** *Geological Magazine*, v. 156, n. 10, p. 1708-1714, 2019.

LAMSDELL, James C. **Redescription of *Drepanopterus pentlandicus* Laurie, 1892, the earliest known mycteropoid (Chelicerata: Eurypterida) from the early Silurian (Llandovery) of the Pentland Hills, Scotland.** *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, v. 103, n. 1, p. 77-103, 2012.

LAMSDELL, James C. **Revised systematics of Palaeozoic ‘horseshoe crabs’ and the myth of monophyletic Xiphosura.** *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 167, n. 1, p. 1-27, 2013.

LAMSDELL, James C. **The chelicerae of *Slimonia* (Eurypterida; Pterygotoidea).** *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, v. 63, n. 1, p. 15-25, 2022.

LAMSDELL, James C. **The eurypterid *Stoermeropterus conicus* from the lower Silurian of the Pentland Hills, Scotland.** *Palaeontographical Society*, 2011.

LAMSDELL, James C. **The phylogeny and systematics of Xiphosura.** *PeerJ*, v. 8, p. e10431, 2020.

LAMSDELL, James C.; BRADDY, Simon J. **Cope's Rule and Romer's theory: patterns of diversity and gigantism in eurypterids and Palaeozoic vertebrates.** *Biology Letters*, v. 6, n. 2, p. 265-269, 2010.

LAMSDELL, James C.; BRADDY, Simon J.; TETLIE, O. Erik. **Redescription of *Drepanopterus abonensis* (Chelicerata: Eurypterida: Stylonurina) from the Late Devonian of Portishead, UK.** *Palaeontology*, v. 52, n. 5, p. 1113-1139, 2009.

LAMSDELL, James C.; BRADDY, Simon J.; TETLIE, O. Erik. **The systematics and phylogeny of the Stylonurina (Arthropoda: Chelicerata: Eurypterida).** *Journal of Systematic Palaeontology*, v. 8, n. 1, p. 49-61, 2010.

LAMSDELL, James C.; GUNDERSON, Gerald O.; MEYER, Ronald C. **A common arthropod from the Late Ordovician Big Hill Lagerstätte (Michigan) reveals an unexpected ecological diversity within Chasmataspidida.** *BMC Evolutionary Biology*, v. 19, p. 1-24, 2019.

LAMSDELL, James C.; HOŞGÖR, İzzet; SELDEN, Paul A. **A new Ordovician eurypterid (Arthropoda: Chelicerata) from southeast Turkey: evidence for a cryptic Ordovician record of Eurypterida.** *Gondwana Research*, v. 23, n. 1, p. 354-366, 2013.

LAMSDELL, James C.; SELDEN, Paul A. **Babes in the wood—a unique window into sea scorpion ontogeny.** *BMC evolutionary Biology*, v. 13, p. 1-46, 2013.

LUSTRI, Lorenzo; LAIBL, Lukáš; BICKNELL, Russell DC. **A revision of *Prolimulus woodwardi* Fritsch, 1899 with comparison to other highly paedomorphic belinurids.** PeerJ, v. 9, p. e10980, 2021.

MANNING, Phillip L.; DUNLOP, Jason A. **The respiratory organs of eurypterids.** Palaeontology, v. 38, n. 2, p. 287-298, 1995.

MARSHALL, D. J., LAMSDELL, J. C., SHPINEV, E., & BRADDY, S. J. **A diverse chasmataspidid (Arthropoda: Chelicerata) fauna from the Early Devonian (Lochkovian) of Siberia.** Palaeontology, v. 57, n. 3, p. 631-655, 2014.

MELO, J. H. G.; STEEMANS, P. **Resultados de Investigações palinoestratigráficas em amostras de Superfície da Região de Presidente Figueiredo (AM), Bacia do Amazonas.** Comunicação técnica SEBIPE, v. 48, p. 97, 1997.

MILLAN, J. H. **TAFOFLORULA MONTE MOR DO ESTADO DE SAO PAULO: SEUS ELEMENTOS E SEU SIGNIFICADO NO GONDWANA INFERIOR DO BRASIL.** 1975.

MILLAN, José Henrique. **Macroflórula carbonífera de Monte Mor, Estado de São Paulo.** 1972. Tese (Doutorado em Paleontologia e Estratigrafia) - Instituto de Geociências, University of São Paulo, São Paulo, 1972.

MOORE, Rachel A.; BRIGGS, Derek EG; BARTELS, Christoph. **A new specimen of *Weinbergina opitzi* (Chelicerata: Xiphosura) from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany.** Paläontologische Zeitschrift, v. 79, p. 399-408, 2005.

MOORE, Rachel A.; MCKENZIE, SCOTT C.; LIEBERMAN, Bruce S. **A Carboniferous synziphosurine (Xiphosura) from the Bear Gulch Limestone, Montana, USA.** Palaeontology, v. 50, n. 4, p. 1013-1019, 2007.

NETO, Rafael Gioia Martins. **Estágio atual da paleoartropodologia brasileira: hexápodes, miriápodes, crustáceos (Isopoda, Decapoda, Eucrustacea e Copepoda) e quelicerados.** Arquivos do Museu Nacional, v. 63, n. 3, p. 471-494, 2005.

OLIVE, S., PRADEL, A., MARTINEZ-PÉREZ, C., JANVIER, P., LAMSDELL, J. C., GUERIAU, P., ... & BOTELLA, H. **New insights into Late Devonian vertebrates and associated fauna from the Cucho Formation (Floresta Massif, Colombia).** Journal of Vertebrate Paleontology, v. 39, n. 3, p. e1620247, 2019.

PATES, S., BOTTING, J. P., MCCOBB, L. M., & MUIR, L. A. **A miniature Ordovician hurdiid from Wales demonstrates the adaptability of Radiodonta.** Royal Society Open Science, v. 7, n. 6, p. 200459, 2020.

PERES, J. C., GARCIA, M. J., MESQUITA, M. V. & DIAS, C. F. F. **XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia. Novas evidências de euripterídios na Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná.** pg 122. 2009, Belém, Pará, Brasil.

POSCHMANN, Markus; TETLIE, O. Erik. **On the Emsian (Early Devonian) arthropods of the Rhenish Slate Mountains: 4. The eurypterids *Alkenopterus* and *Vinetopterus* n. gen. (Arthropoda: Chelicerata).** Senckenbergiana lethaea, v. 84, n. 1-2, p. 173-196, 2004.

ROCHA, Patrícia Ferreira. **Palinoestratigrafia e interpretação paleoambiental da Formação Manacapuru, região de Presidente Figueiredo (AM), Lochkoviano da Bacia**

**do Amazonas.** 2018. 81p (Dissertação de mestrado em Geologia Sedimentar e Meio Ambiente) - Universidade Federal do Amazonas, 2018.

RUDKIN, D. M.; YOUNG, G. A. **Horseshoe crabs—an ancient ancestry revealed.** *Biology and conservation of horseshoe crabs*, p. 25-44, 2009.

SCHOLTZ, Gerhard; KAMENZ, Carsten. **The book lungs of Scorpiones and Tetrapulmonata (Chelicerata, Arachnida): evidence for homology and a single terrestrialisation event of a common arachnid ancestor.** *Zoology*, v. 109, n. 1, p. 2-13, 2006.

SELDEN, P. A. **Autecology of Silurian eurypterids.** *Special Papers in Palaeontology*, v. 32, n. 3, p. 9-5, 1984.

SELDEN, Paul A. **Functional morphology of the prosoma of Baltoeurypteris tetragonophthalmus (Fischer)(Chelicerata: Eurypterida).** *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, v. 72, n. 1, p. 9-48, 1981.

SELDEN, P. A.; LAWSON, John David. **Eurypterid respiration.** *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, v. 309, n. 1138, p. 219-226, 1985.

SELDEN, Paul A.; CORRONCA, José A.; HÜNICKEN, Mario A. **The true identity of the supposed giant fossil spider Megarachne.** *Biology Letters*, v. 1, n. 1, p. 44-48, 2005.

SELDEN, Paul A.; LAMSDELL, James C.; QI, Liu. **An unusual euchelicerate linking horseshoe crabs and eurypterids, from the Lower Devonian (Lochkovian) of Yunnan, China.** *Zoologica Scripta*, v. 44, n. 6, p. 645-652, 2015.

SELDEN, Paul Antony; SIMONETTO, Luca; MARSIGLIO, Giordano. **An effaced horseshoe crab (Arthropoda: Chelicerata: Xiphosura) from the Upper Carboniferous of the Carnic Alps (Friuli, NE Italy).** 2019.

SHPINEV, E. S. **New species of the genus Adelophthalmus (Eurypterida, Chelicerata) found in the Middle Devonian of Khakassia.** *Paleontological Journal*, v. 46, p. 470-475, 2012.

SIMPSON, SCOTT. LXXXII.—**A new eurypterid from the upper Old Red Sandstone of Portishead.** *Annals and Magazine of Natural History*, v. 4, n. 45, p. 849-861, 1951.

SOARES, Paulo César. **Tectônica sinsedimentar cíclica na Bacia do Paraná: controles.** 1991. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná. Departamento de Geologia.

STØRMER, Leif. **Part P, Arthropoda 2, ch. 1, p. 1-41.** *Digital Treatise*, 1956.

STØRMER, Leif; WATERSTON, Charles D. IV. **Cyrtoctenus gen. nov., a large late Palaeozoic arthropod with pectinate appendages.** *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, v. 68, n. 4, p. 63-104, 1968.

TETLIE, O. E., BRADDY, S. J., BUTLER, P. D., & BRIGGS, D. E. **A new eurypterid (Chelicerata: Eurypterida) from the Upper Devonian Gogo Formation of Western Australia, with a review of the Rhenopteridae.** *Palaeontology*, v. 47, n. 4, p. 801-809, 2004.

TETLIE, O. Erik. **Distribution and dispersal history of Eurypterida (Chelicerata).** *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 252, n. 3-4, p. 557-574, 2007.

TETLIE, O. Erik; BRADDY, Simon J. **The first Silurian chasmataspid, Loganamaraspis dunlopi gen. et sp. nov.(Chelicerata: Chasmataspidida) from Lesmahagow, Scotland, and its implications for eurypterid phylogeny.** Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh, v. 94, n. 3, p. 227-234, 2003.

TETLIE, O. Erik; CUGGY, Michael B. **Phylogeny of the basal swimming eurypterids (Chelicerata; Eurypterida; Eurypterina).** Journal of Systematic Palaeontology, v. 5, n. 3, p. 345-356, 2007.

TETLIE, O. Erik; DUNLOP, Jason A. **A redescription of the Late Carboniferous eurypterids Adelophthalmus granosus von Meyer, 1853 and A. zadrai Přibyl, 1952.** Fossil Record, v. 8, n. 1, p. 3-12, 2005.

TOLLERTON, V. P. **Morphology, taxonomy, and classification of the order Eurypterida Burmeister, 1843.** Journal of Paleontology, v. 63, n. 5, p. 642-657, 1989.

TREWIN, N. H.; MCNAMARA, K. J. **Arthropods invade the land: trace fossils and palaeoenvironments of the Tumblagooda Sandstone (? late Silurian) of Kalbarri, Western Australia.** Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh, v. 85, n. 3, p. 177-210, 1994.

VAN ROY, P., ORR, P. J., BOTTING, J. P., MUIR, L. A., VINTHER, J., LEFEBVRE, B., ... & BRIGGS, D. E. **Ordovician faunas of Burgess Shale type.** Nature, v. 465, n. 7295, p. 215-218, 2010.

VAN ROY, Peter; BRIGGS, Derek EG; GAINES, Robert R. **The Fezouata fossils of Morocco; an extraordinary record of marine life in the Early Ordovician.** Journal of the Geological Society, v. 172, n. 5, p. 541-549, 2015.

VRAZO, Matthew B.; BRADDY, Simon J. **Testing the ‘mass-moult-mate’ hypothesis of eurypterid palaeoecology.** Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 311, n. 1-2, p. 63-73, 2011.

WANG, H., LEI, X., ZHANG, H., JARZEMBOWSKI, E. A., & XU, H. **New find of Houia (Arthropoda: Euchelicerata) from the Lower Devonian of Guangxi, South China.** Geological Journal, v. 56, n. 12, p. 5910-5913, 2021.

WATERSTON, C. D.; OELOFSEN, B. W.; OOSTHUIZEN, R. D. F. **Cyrtoctenus wittebergensis sp. nov.(Chelicerata: Eurypterida), a large sweep-feeder from the Carboniferous of South Africa.** Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh, v. 76, n. 2-3, p. 339-358, 1985.

WOODWARD, Henry. **III.—Note on the genus Hastimima from Brazil and the Cape.** Geological Magazine, v. 6, n. 11, p. 486-488, 1909.