

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE PONTA GROSSA
SETOR DE CIÊNCIAS EXATAS E NATURAIS
DEPARTAMENTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOGRAFIA
MESTRADO EM GESTÃO DO TERRITÓRIO

ISABELLE DE SIQUEIRA TAVARES

VERMES TUBÍCOLAS: REVISÃO TAXONÔMICA, DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E
ESTRATIGRÁFICA NO DEVONIANO DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL

PONTA GROSSA

2022

ISABELLE DE SIQUEIRA TAVARES

VERMES TUBÍCOLAS: REVISÃO TAXONÔMICA, DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E
ESTRATIGRÁFICA NO DEVONIANO DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre, no Programa de Pós- Graduação em Geografia, Mestrado em Gestão do Território, Setor de Ciências Exatas e Naturais, da Universidade Estadual de Ponta Grossa.

Orientador: Dr^o Elvio Pinto Bosetti.
Coorientadora: Dr^a Jeanninny Carla Comniskey.

PONTA GROSSA

2022

T231 Tavares, Isabelle de Siqueira
Vermes tubícolas: revisão taxonômica, distribuição geográfica e
estratigráfica no devoniano da bacia do Paraná, Brasil / Isabelle de Siqueira
Tavares. Ponta Grossa, 2022.
84 f.

Dissertação (Mestrado em Gestão do Território - Área de Concentração:
Gestão do Território: Sociedade e Natureza), Universidade Estadual de Ponta
Grossa.

Orientador: Prof. Dr. Elvio Pinto Bosetti.
Coorientadora: Profa. Dra. Jeanninny Carla Comniskey.

1. Vermes tubícolas. 2. Bacia do paraná. 3. Annulitubus. 4. Cornulites. 5.
Serpulites. I. Bosetti, Elvio Pinto. II. Comniskey, Jeanninny Carla. III. Universidade
Estadual de Ponta Grossa. Gestão do Território: Sociedade e Natureza. IV.T.

CDD: 910

TERMO DE APROVAÇÃO

ISABELLE DE SIQUEIRA TAVARES

“VERMES TUBÍCOLAS: REVISÃO TAXONÔMICA, DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E ESTRATIGRÁFICA NO DEVONIANO DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL”

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre no Programa de Pós- Graduação em Geografia- Mestrado em Gestão do Território, Setor de Ciências Exatas e Naturais da Universidade Estadual de Ponta Grossa, pela seguinte banca examinadora:

Elvio Pinto Bosetti (UEPG) – Presidente

Rosemeri Segecin Moro (UEPG)

Renato Pirani Ghilardi (UNESP)



Documento assinado eletronicamente por **Elvio Pinto Bosetti, Professor(a)**, em 18/07/2022, às 15:10, conforme Resolução UEPG CA 114/2018 e art. 1º, III, "b", da Lei 11.419/2006.

Documento assinado eletronicamente por **Rosemeri Segecin Moro, Professor(a)**, em 18/07/2022, às 16:58, conforme Resolução UEPG CA 114/2018 e art. 1º, III, "b", da Lei 11.419/2006.



A autenticidade do documento pode ser conferida no site <https://sei.uepg.br/autenticidade> informando o código verificador **1052326** e o código CRC **6975FF96**.

*Dedico este trabalho à minha filha, Alice,
grande amor da minha vida, minha
motivação para prosseguir.*

AGRADECIMENTOS

Neste espaço deixo meus sinceros agradecimentos às pessoas e instituições que contribuíram em todas as etapas desta dissertação:

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida durante a realização deste trabalho.

Ao meu orientador, Dr. Elvio Pinto Bosetti (UEPG), por todos os anos de ensinamento, compreensão, paciência, discussões, trabalhos de campo necessários para a conclusão deste trabalho e também pela sua amizade, a qual foi de enorme importância para minha formação profissional e crescimento pessoal.

À Dra. Jeanninny Carla Comniskey (PALAIOS UEPG/CNPq) pela coorientação deste trabalho e sua amizade, pela paciência, compreensão, e auxílio nas discussões taxonômicas, bem como nas demais discussões.

Ao Grupo Palaios – Paleontologia Estratigráfica da Universidade Estadual de Ponta Grossa/CNPq, em especial ao Prof. Dr. Lucinei José Myszynski Junior (IFPR), e ao Prof. Dr. Daniel Sedorko (Museu Nacional- UFRJ) pelo apoio nos trabalhos de campo e discussões, e pelas informações e dados concedidos.

À Prof. Dra. Rosemeri Segecin Moro (UEPG), e ao Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi (UNESP) pela participação na banca de qualificação, seus apontamentos e questionamentos foram fundamentais para a conclusão deste trabalho. Agradeço também pelo aceite ao convite para compor a banca final deste trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Geografia, pelos conhecimentos transmitidos e discussões durante as disciplinas.

Ao Complexo de Laboratórios Multiusuário C-LABMU (UEPG) pelas análises de Espectroscopia de Energia Dispersiva (MEV- EDS) realizadas e informações concedidas.

Aos colegas do Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia (DEGEO-UEPG), em especial à bióloga Gabrieli Goltz pela elaboração dos desenhos artísticos deste trabalho, e todo auxílio com organização do material no laboratório, ao biólogo Kevin Richter pelo auxílio com as análises de EDS realizadas, à bióloga Iniwara Kurovski

pelas discussões sobre paleoecologia, e a geógrafa Luana Oliveira por toda a ajuda na seleção, organização e numeração do material.

Agradeço aos meus pais, Janete Siqueira, Charles Tavares, e a minha irmã, Vitória Tavares, por todo carinho, apoio, incentivo e compreensão durante a construção deste trabalho, e por sempre acreditarem em mim.

RESUMO

Vermes tubícolas compreendem uma designação informal para um grupo biológico de animais associados à característica de produção de tubos rígidos ao redor de seu corpo. Ao englobar organismos de filos diferentes, e apresentar distribuição estratigráfica ampla, discussões de cunho taxonômico e bioestratigráfico sempre estiveram relacionadas ao grupo, não se apresentando de forma distinta para o Devoniano paranaense. Além disso, as ocorrências do grupo para a região na bibliografia refletem uma associação com ambientes imediatos pós-extinção. Assim, o principal objetivo deste trabalho é elucidar as implicações taxonômicas e bioestratigráficas de vermes tubícolas no Devoniano paranaense, como base para a interpretação paleoambiental. Além da revisão bibliográfica necessária, foram selecionadas nas coleções depositadas no Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia do Departamento de Geociências da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG- DEGEO), 229 amostras contendo um ou mais fósseis de vermes tubícolas, representando 2.203 bioclastos, que passaram por processamento e análises específicas. Através da revisão taxonômica verificou-se como válidas para região a ocorrência do táxon *Serpulites* sp., e inválida a do táxon ?*Vestimentifera*, sendo os espécimes anteriormente identificados de tal forma representantes do gênero *Annulitubus*. Também há o registro da nova espécie *Cornulites auxilium*. O táxon *Annulitubus* é o mais numeroso para a região, possibilitando interpretações relacionadas à sua morfologia, modo de vida e distribuição estratigráfica. Constatou-se que a definição do gênero foi baseada em apenas uma parte do animal, o qual apresenta uma variação morfológica ao longo do tubo, representando três estágios de deposição do tubo. Essa característica, somada a possibilidade de se tratarem de animais quimiossimbiontes, proposto pela presença de enxofre em amostras analisadas, possibilita classificar o gênero *Annulitubus* como pertencente à família Siboglinidae. *Annulitubus* representa animais que fazem parte da Província Malvinocáfrica, com ocorrências desde o NeoPraguiano, não sendo integrantes de uma fauna adventícia como proposto anteriormente. Representam espécies oportunistas, possivelmente com um modo de vida quimiossimbionte, verificado pelo seu aumento de ocupação de ecoespaço em um contexto pós crise biótica, onde sua população se torna abundante conforme o restante da fauna se torna escassa. Assim, as implicações bioestratigráficas da presença de *Annulitubus* são extremamente importantes para a interpretação paleoambiental, sendo este um fato que merece maior atenção e estudos, considerando também aspectos relacionados à paleoecologia desses animais, principalmente em relação às suas implicações paleoautoecológicas.

Palavras-chave: Vermes Tubícolas. Bacia do Paraná. *Annulitubus*. *Cornulites*. *Serpulites*.

ABSTRACT

Tubeworms are an informal designation for a biological group of animals associated to rigid tubes production around their bodies. By encompassing organisms from different phyla, and presenting a wide stratigraphic distribution, controversies of taxonomic and biostratigraphic nature have been related to the group which does not distinctly present itself to the Devonian Period in the Paraná State. Furthermore, the region group occurrences, in the bibliography, suggests an association with immediate post-extinction environments. Thus, the main objective of this study is to elucidate the taxonomic, and biostratigraphic implications of tubeworms in the Devonian of Paraná, as a basis for paleoenvironmental interpretation. In addition to the required bibliographic review, we selected 229 samples containing one or more fossils of tube worms, representing 2,203 bioclats from the collections deposited at the Laboratory of Stratigraphy and Paleontology of the Department of Geosciences of the Ponta Grossa State University (UEPG-DEGEO). Through the taxonomic revision, we could observe that *Serpulites* sp. was a valid taxon for the region and ?*Vestimentifera* was an invalid one, being its specimens representative of the genus *Annulitubus*. There is also a record of the new species *Cornulites auxilium*. *Annulitubus* is the most numerous taxon of tubers in the region, allowing interpretations related to its morphology, way of life, and stratigraphic distribution. It was found that the genus diagnosis was based only on a part of the animal, which presents a morphological variation along the tube representing three stages of deposition of the tube. This characteristic, added to the possibility that they were chemosymbiont animals due to the presence of sulfur in analyzed samples, enable to classify *Annulitubus* genus as belonging to the Siboglinidae family. *Annulitubus* represents animals of the Malvinocafric Province, with occurrences since the Neo-Praguian, not being members of an adventitious fauna as previously proposed. They represent opportunistic species, possibly with a chemosymbiotic livelihood, verified by their increased occupation of eco-space in a post-biotic crisis context, where their population becomes abundant whereas the others become scarce. Thus, the biostratigraphic implications of the *Annulitubus* presence are extremely important regarding to the paleoenvironmental interpretation, and deserves greater attention and studies, also considering aspects related to the paleoecology of these animals, especially concerning to their paleoautoecological implications.

Keywords: Tubeworms. Paraná Basin. *Annulitubus*. *Cornulites*. *Serpulites*.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 – Localização da Bacia do Paraná.....	18
FIGURA 2 - Arcabouço cronoestratigráfico de Grahn <i>et al.</i> (2013) da sucessão devoniana na Sub-Bacia de Apucarana (margem leste da Bacia do Paraná), em conjunto com as sequências (A-F) de Bergamaschi (1999) e as quatro sequências deposicionais de Sedorko <i>et al.</i> (2018b).	21
FIGURA 3 - Fósseis representados por Clarke (1913): A – <i>Serpulites sica</i> ; B – Colônia com possíveis anelídeos ramosos; C – Ampliação dos verticilos dos ramos; D – <i>Serpulites sica</i>	30
FIGURA 4 - Exemplos de tubícolas devonianos: A– MPI 833 <i>Serpulites</i> sp., B– MPI 12056 <i>Serpulites</i> sp.	31
FIGURA 5 – Espécimes de <i>Annulitubus mutveii</i>	32
FIGURA 6 - Poliquetas tubícolas devonianos anteriormente identificados como ?vestimentifera: A – MPI 9574 <i>Annulitubus</i> sp. B – MPI 3757 <i>Annulitubus</i> sp., C – MPI 13137 <i>Annulitubus</i> sp., D – MPI 13799 <i>Annulitubus</i> sp.	34
FIGURA 7- Vermes tubícolas devonianos: A – MPI 9574 <i>Polychaeta</i> aglutinante, B – MPI 10576 <i>Cornulites</i> sp.	37
FIGURA 8- Detalhe da câmara de vida observada nos espécimes analisados: A- Câmara de vida não preenchida por sedimento; B – Espécime em corte transversal, com a câmara de vida preenchida por sedimento.	43
FIGURA 9– i: Amostra MPI 13583 contendo um tubo completo de <i>Annulitubus</i> sp: ii: Amostra MPI 13583 com o tubo completo isolado; iii: Esboço inicial da representação artística do tubo completo de <i>Annulitubus</i> spp.: A – Porção final do tubo com anéis bem marcados, com a forma característica de copos encaixados; B – Porção medial do tubo com anéis rasos; C – Porção inicial do tubo, lisa.	44
FIGURA 10- <i>Cornulites auxilium</i> , MPI 10576. As setas indicam impressões das anelações.	46
FIGURA 11– Resultados obtidos com a realização da técnica de EDS na amostra MPI 13575.	49
FIGURA 12- Resultados obtidos com a realização da técnica de EDS na amostra MPI 11810.	50
FIGURA 13 - Resultados obtidos com a realização da técnica de EDS na amostra MPI 13582.	51
FIGURA 14- Resultados obtidos com a realização da técnica de EDS na amostra MPI 12051.	51
FIGURA 15– Localização dos afloramentos em estudo.	53
FIGURA 16– Perfil do afloramento São Bento.	55
FIGURA 17– Perfil do afloramento Santa Rosa.	56
FIGURA 18– Seção Barreiro.	57
FIGURA 19– Seção Tibagi- Alto do amparo.	57
FIGURA 20 – BR 356 Km 220.	58
FIGURA 21 – Perfil afloramento Xaxim.	59
FIGURA 22– Perfil afloramento Ponto 2.	60
FIGURA 23– Perfil afloramento CEEP.	61
FIGURA 24 – Perfil afloramento Tibagi 2.	62
FIGURA 25 – Seção Colunar do afloramento Desvio Ribas.	63
FIGURA 26 – Perfil afloramento Itaytyba.	64
FIGURA 27 – Perfil do afloramento Aldeia dos Pioneiros.	65

FIGURA 28– Distribuição dos afloramentos em que ocorrem vermes tubícolas no arcabouço estratigráfico de seqüências de Bergamaschi (1999).	66
FIGURA 29- Processo geral de Quimiossíntese	69
FIGURA 30– Representação livre de uma população de <i>Annulitubus</i> sp. e seu possível modo de vida.....	69
FIGURA 31– <i>Annulitubus</i> sp. da Bacia do Parnaíba.	71

LISTA DE QUADROS

QUADRO 1 - Representação litoestratigráfica do devoniano paranaense, com de Lange e Petri (1967).....	19
QUADRO 2- Organização das sequências da sucessão devoniana na Sub-Bacia de Apucarana de acordo com Bergamaschi (1999).	20
QUADRO 3- Táxons de alguns poliquetas tubícolas e tipos de tubos produzidos. ...	26
QUADRO 4 - Táxons de vermes tubícolas propostos para o devoniano da Bacia do Paraná.....	28
QUADRO 5- Padrões morfológicos identificados.	38
QUADRO 6- Distribuição dos Morfotipos.....	42
QUADRO 7- Localização dos afloramentos onde ocorrem vermes tubícolas	52
QUADRO 8 - Distribuição estratigráfica dos vermes tubícolas no devoniano paranaense.	67

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 MATERIAIS E MÉTODOS	15
2.1 METODOLOGIA DE TRABALHOS EM LABORATÓRIO	15
3 CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO	17
3.1 BACIA DO PARANÁ.....	17
3.2 SUCESSÃO DEVONIANA	19
3.2.1 Formação Furnas	21
3.2.2 Formação Ponta Grossa	22
3.2.3 Membro Tibagi da Formação São Domingos	23
3.2.4 Formação São Domingos.....	23
3.3 PROVÍNCIA MALVINOCÁFRICA	24
4 VERMES TUBÍCOLAS: ESTADO DA ARTE	25
4.1 TÁXONS DE VERMES TUBÍCOLAS	26
4.2 TUBÍCOLAS NO DEVONIANO PARANAENSE: EVOLUÇÃO DO CONHECIMENTO.....	28
4.2.1 <i>Serpulites sica</i>	29
4.2.2 <i>Annulitubus mutveii</i>	31
4.2.3 Vestimentíferos.....	32
4.2.4 Polychaeta aglutinante	34
4.2.5 Cornulítídeos	35
5 REVISÃO TAXONÔMICA	38
5.1 MORFOTIPOS	38
5.2 ONTOGENIA	42
5.3 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	44
5.3.1 Discussão Siboglinidae	46
6 IMPLICAÇÕES BIOESTRATIGRÁFICAS E PALEOECOLÓGICAS	48
6.1 ECOLOGIA E MODO DE VIDA	48
6.2 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA	52
6.3 DISTRIBUIÇÃO ESTRATIGRÁFICA	53
6.4 VERMES TUBÍCOLAS COMO BIOINDICADORES DE CONDIÇÕES PALEOAMBIENTAIS.....	67
7 CONCLUSÕES	72
REFERÊNCIAS	74

1 INTRODUÇÃO

Os estudos do Devoniano brasileiro vêm se acumulando já de longa data e nos últimos anos o Devoniano paranaense é objeto de numerosos trabalhos de pesquisa originados pela qualidade e a quantidade de informações paleontológicas contidas nessas camadas. Trabalhos realizados pelo grupo de pesquisa da UEPG (PALAIOS – Paleontologia Estratigráfica UEPG/CNPq) investigam grande parte do Devoniano exposto no estado do Paraná (BOSETTI *et al.*, 2011) e uma vasta coleção, com centenas de amostras e milhares de fósseis desta área, encontra-se depositada no Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia do Departamento de Geociências da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG- DEGEO).

Trabalhos de cunho tafonômico e estratigráfico sequencial propiciaram novas interpretações para o controle estrutural no empilhamento dos sítios, bem como na interpretação dos sistemas deposicionais associados à paleofauna encontrada. As mais recentes interpretações das superfícies estratigráficas têm demonstrado que a distribuição vertical e horizontal dos bioclastos ocorrentes nas camadas em estudo, assim como sua composição taxonômica aparente, foi fortemente controlada pela história paleodeposicional dos sítios (MYSZYNSKI JUNIOR, 2018).

Dentre os diversos organismos preservados nas camadas devonianas paranaenses, encontram-se os vermes tubícolas, registrados já no pioneiro trabalho de John Mason Clarke de 1913 e classificados como *Serpulites sica* Salter, 1840. (CLARKE, 1913).

Os vermes tubícolas atuais compreendem uma designação informal para um grupo biológico utilizado para designar animais marinhos de corpo mole, associados à produção de tubos rígidos, das mais variadas composições, secretados ao redor de seu organismo para proteção (STORER *et al.*, 1984; ASSIS, 2013). Assim sendo, a produção de tubos constitui uma característica morfológica relacionada ao hábito de vida desses vermes, não sendo restrita a um único táxon. Baseado nessa particularidade, ao considerar também o registro fóssil, o grupo se apresenta extremamente abrangente, englobando organismos de Filos diferentes, como Annelida e Phoronida, por exemplo (VINN; MUTVEI, 2009), e com distribuição estratigráfica muito ampla, que vai do Proterozoico ao Holoceno (ZATOÑ *et al.*, 2012; CORTIJO *et al.*, 2015; GEORGIEVA *et al.*, 2017).

Estudos enfocando o grupo dos vermes tubícolas para o Devoniano da região dos Campos Gerais vem sendo desenvolvidos pela autora em sua pesquisa no nível de Iniciação Científica (TAVARES *et al.*, 2018; FORNARI *et al.*, 2019). E através do levantamento bibliográfico já realizado, foi possível identificar diversos anelídeos da classe Polychaeta como representantes desse grupo (DAY, 1967; FAUCHALD, 1977; RUPERT; BARNNES, 2005; BERKE; WOODIN, 2008; GEORGIEVA *et al.*, 2017), mas também alguns táxons de animais extintos no registro fóssil (VINN; MUTVEI, 2009), principalmente durante o Paleozoico.

Considerando que a identificação dos fósseis do grupo é baseada, principalmente, na morfologia dos tubos, estrutura que tem maior probabilidade de preservação no registro fóssil (IPPOLITOV *et al.*, 2014; GEORGIEVA *et al.*, 2015), a identificação desses animais, por vezes, é extremamente complicada, visto que muitos dos tubos preservados não apresentam características diagnósticas suficientes para classificações apuradas (GEORGIEVA *et al.*, 2017). Esses fatores, somados a abrangência de táxons e distribuição cronoestratigráfica do grupo, sempre geraram discussões de cunho taxonômico e bioestratigráfico ao longo dos anos, e isso perdura na literatura moderna (GEORGIEVA *et al.*, 2017).

Para a Bacia do Paraná, após o primeiro registro do grupo em 1913, os espécimes descritos por Clarke foram revisados e *taxa* foram propostos. Ainda, foram feitas referências à ocorrência de outros poliquetas (BOSETTI *et al.*, 2014a; BOSETTI *et al.*, 2014b; VINN *et al.*, 2016), além de cornulídeos (BOSETTI *et al.*, 2016). Entretanto, verifica-se que embora passados mais de um século desde os primeiros registros do grupo, poucos estudos tratando do tema foram publicados até o momento, refletidos apenas na forma de menções sobre a ocorrência desses organismos, sendo raros os trabalhos que abordaram aspectos taxonômicos de forma mais acurada. Somado a isso, são verificadas discrepâncias na literatura em relação à classificação taxonômica desses animais, sendo necessária a revisão e discussão dessas propostas para a região. Além disso, a distribuição estratigráfica dos vermes tubícolas relaciona-se à interpretação dos paleoambientes em que foram preservados, visto que normalmente a presença desses fósseis é aparentemente escassa no Devoniano Inferior do Paraná, e são abundantes em ambientes pós-extinção no Devoniano Médio (BOSETTI *et al.*, 2014a), quando a fauna declina e há a presença de assembleia fóssil reliquiar da Província Malvinocáfrica.

Sobre isso, considerando que a grande maioria dos vermes tubícolas são poliquetas (VINN; MUTVEI, 2009; GEORGIEVA *et al.*, 2017), animais que atualmente são considerados bons bioindicadores de mudanças ambientais em seus habitats, aumentando suas populações conforme ocorrem crises relacionadas aos processos abióticos (AMARAL, 1980; LEVIN *et al.*, 1996), há a possibilidade de o grupo aqui estudado representar espécies oportunistas ou tolerantes, mais resistentes aos fatores abióticos do ambiente. Paiva (2006) comenta que perturbações no ambiente marinho podem afetar as densidades populacionais, e até extinguir espécies mais sensíveis, entretanto, espécies oportunistas tendem a se beneficiar da instabilidade ambiental acarretada por essas perturbações, podendo tornar suas populações abundantes, e conseqüentemente dominantes em relação às espécies mais sensíveis a mudanças abióticas.

Isso se deve, em síntese, ao registro do grupo estudado estar aparentemente associado a paleoambientes ecologicamente estressados, podendo indicar esse tipo de condição em eventos imediatos à pós-extinção (BOSETTI *et al.*, 2014a), que poderiam ter conduzido a dominância do grupo nesta fauna. Entretanto, para elucidar tais questões, se fez necessária a interpretação dos paleoambientes onde foram preservados vermes tubícolas, através da bioindicação deste grupo biológico observando-se seus parâmetros taxonômicos, tafonômicos, estratigráficos e paleoecológicos,

Assim, primeiramente, a análise taxonômica das amostras depositadas no laboratório buscou embasamento para o entendimento dessas ocorrências, já que animais de espécies diferentes se comportam de forma distintas e, conseqüentemente, implicações paleoecológicas diferentes. A partir disso, por meio da análise tafonômica dos indivíduos, dos estratos onde foram encontrados e do conjunto da fauna associada, uma melhor interpretação das condições paleoambientais associadas à preservação desses organismos foi possível.

Deste modo, este trabalho teve como principal objetivo apresentar elucidação das implicações taxonômicas e bioestratigráficas de vermes tubícolas no Devoniano paranaense como base para a interpretação paleoambiental. Para tanto, os objetivos específicos foram promover a revisão taxonômica do grupo focado; promover a descrição tafonômica dos bioclastos; posicionar os afloramentos analisados no arcabouço estratigráfico de sequências e mapear geograficamente as ocorrências.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

A revisão bibliográfica, além de proporcionar embasamento teórico sobre a temática abordada, caracterização geológica, estratigráfica e paleobiogeográfica regional, proporcionou o aprofundamento sobre o estado da arte das pesquisas sobre vermes tubícolas nas camadas devonianas da Bacia do Paraná, bem como a evolução de seu conhecimento. Para tanto, efetuou-se um levantamento da ocorrência dos fósseis dos organismos pertencentes a esse grupo biológico na região, através da leitura de livros, periódicos, dissertações, teses e resumos publicados em anais de eventos científicos, utilizando também as bases de dados científicos: SciELO (Scientific Electronic Library Online), SciVerse Scopus, WOS (Web of Science) e Portal periódicos (CAPES).

Em seguida, foram selecionadas amostras nas coleções depositadas no Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia do Departamento de Geociências da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG- DEGEO) provenientes dos afloramentos devonianos situados nos municípios de Arapoti, Ponta Grossa e Tibagi, todos do estado do Paraná. O material encontra-se depositado sob o acrônimo DEGEO/MPI – 828 a MPI 16230, totalizando 229 amostras, as quais representam 2.203 bioclastos, originados de vários anos de trabalhos de campo realizados, com controle estratigráfico. Os critérios utilizados para a seleção das amostras estão expostos detalhadamente no item 5.2 deste trabalho, onde foram consideradas morfologias tubulares para separação do material.

Por fim, após as análises laboratoriais do material de acervo, detalhadas abaixo, foi realizada a organização e interpretação do banco de dados obtidos, proporcionando o reconhecimento dos *taxa* ocorrentes, e as implicações de suas interações paleoecológicas na interpretação paleoambiental.

2.1 METODOLOGIA DE TRABALHOS EM LABORATÓRIO

Os trabalhos de laboratório seguiram a seguinte ordem:

1. Limpeza das amostras com o uso de pequenos pincéis e agulhas;
2. Numeração e catalogação, seguindo a sequência de numeração do acervo pelo acrônimo DEGEO/MPI.

3. Identificação taxonômica sob microscópio estereoscópico lupa, com o auxílio de bibliografia especializada (e.g. *Treatise on Invertebrate Paleontology*) e utilização de microscopia eletrônica de varredura (MEV); (FEG) Tescan Mira 3 do Complexo de Laboratórios Multiusuário (C-LABMU) da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG).

4. Identificação de assinaturas tafonômicas, onde foram observados os aspectos de: posicionamento do bioclasto em relação ao plano de acamamento; níveis de fragmentação dos bioclastos (inteiros; parcialmente fragmentados ou desarticulados); dimensões dos bioclastos; estado de preservação dos bioclastos e observações particulares adicionais para bioclastos singulares.

5. Produção de banco de fotos com Câmera NIKON® Modelo D90;

6. Utilização da técnica de EDS (Energia Dispersiva Espectroscopia de Raios X) para a obtenção da composição química das amostras em quatro espécies de vermes tubícolas, utilizando o Microscópio Eletrônico de Varredura. Optou-se a realização nestas amostras por apresentarem algumas variações morfológicas ao longo do tubo, como a ausência e posterior presença abrupta de anéis.

7. Acondicionamento em local adequado para futuras checagens e/ou exposições.

3 CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO

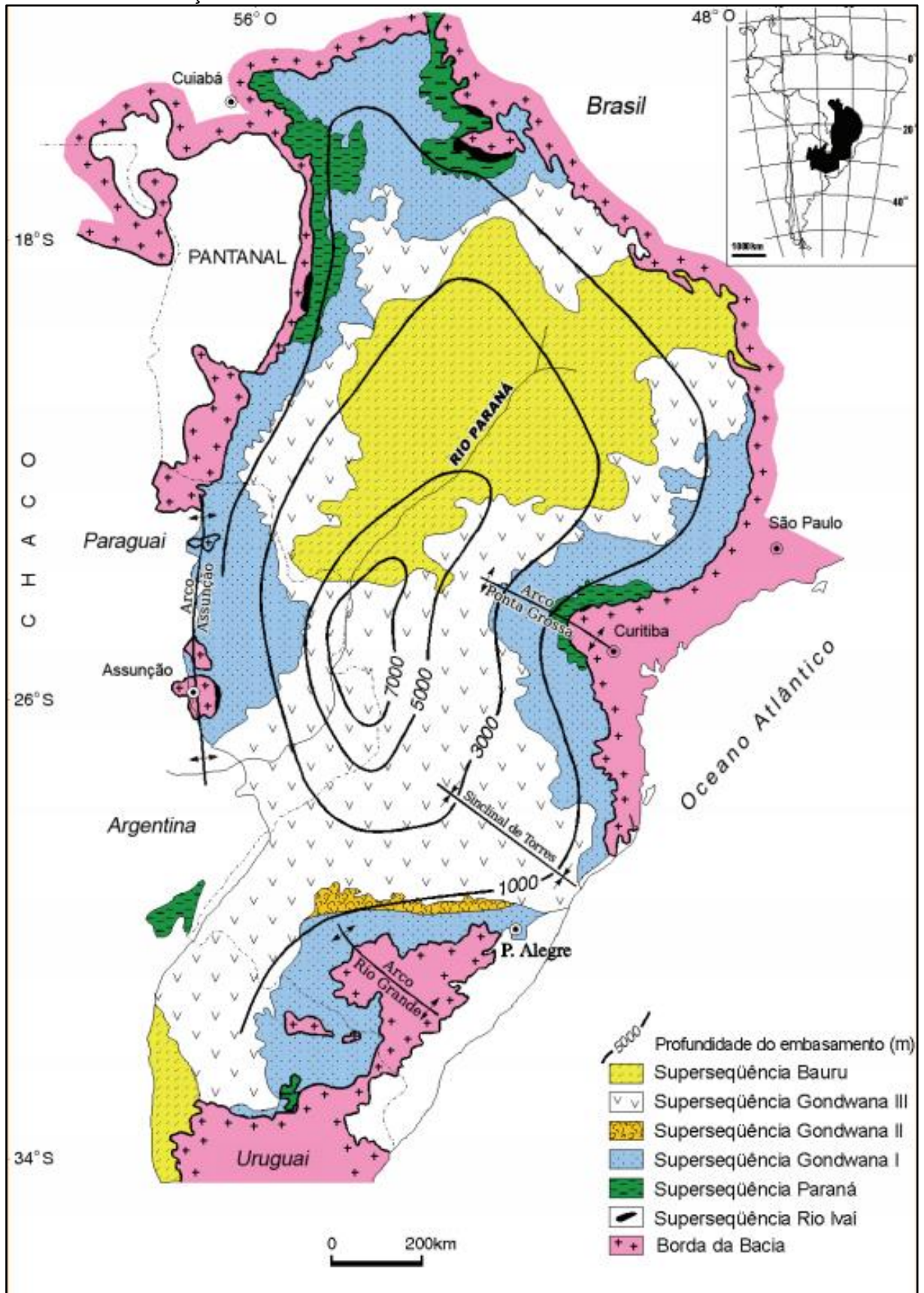
3.1 BACIA DO PARANÁ

A Bacia Sedimentar do Paraná (Figura 1) está localizada no continente sul americano, ocorrendo nos estados brasileiros do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás, estendendo-se ainda por parte da Argentina, Paraguai e Uruguai, com uma área de aproximadamente 1600.000 Km² (MILANI *et al.*, 2007). Considerando o posicionamento geotectônico atual, bem como as características tectono-sedimentares da bacia, Milani e Ramos (1998) a descrevem como uma típica bacia intracratônica, originada como um golfo aberto para o Panthalassa tornando-se com o tempo uma depressão intracratônica aprisionada no interior do Gondwana.

A bacia teve sua evolução durante o Paleozoico e o Mesozoico, possuindo um registro estratigráfico incompleto, englobando o Período Ordoviciano Superior até o Cretáceo Superior. A mesma encontra-se subdividida em dois depocentros: a sub-bacia Alto Garças (ao Norte) e sub-bacia Apucarana (ao Sul) (MILANI *et al.*, 2007). Cabe mencionar que a evolução de ambas ocorreu de maneira distinta (MILANI *et al.*, 2007), assim sendo, apesar do ambiente deposicional dessas Sub-bacias ser marinho, a maior espessura e evidência acentuada de folhelhos na sub-bacia Apucarana caracterizam um ambiente marinho proporcionalmente mais profundo que a sub-bacia Alto Garças (ASSINE, 1996), a qual, por sua vez, apresenta uma maior incidência de siltitos e de rochas arenosas (GRAHN *et al.*, 2010a).

Para o registro estratigráfico da bacia do Paraná, Milani *et al.* (2007) reconheceram seis unidades de ampla escala ou supersequências (VAIL *et al.*, 1977). Dessas, as supersequências Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano) e Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico) são representadas por sucessões sedimentares que definem ciclos transgressivo-regressivos ligados a oscilações do nível relativo do mar no Paleozóico. Em contrapartida, as supersequências Gondwana II (Meso a Neotriássico), Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo) correspondem a pacotes de sedimentos continentais com rochas ígneas associadas.

FIGURA 1 – Localização da Bacia do Paraná.



Fonte: Milani *et al.* (2007).

3.2 SUCESSÃO DEVONIANA

No estado do Paraná, afloram, dentre outros, depósitos sedimentares marinhos do período Devoniano, que teve seu início há aproximadamente 419 milhões de anos, terminando há aproximadamente 358 milhões de anos (COHEN *et al.*, 2021).

A unidade de ampla escala denominada Supersequência Paraná representa estratos do Período Devoniano no registro estratigráfico da Bacia do Paraná (MILANI *et al.*, 2007), sendo dividido litoestratigraficamente da base para o topo nas formações Furnas, Ponta Grossa e São Domingos, incluso membro Tibagi (MENDLOWICZ-MAULLER *et al.*, 2009; GRAHN *et al.*, 2013). Esses estratos são caracterizados por condições marinhas de sucessões sedimentares que definem ciclos transgressivo-regressivos ligados a oscilações do nível relativo do mar.

O histórico de organização desses estratos devonianos tem seu início com Orville A. Derby, membro da Comissão Geológica do Império do Brasil (1875-1877), através dos primeiros registros de fósseis para o Devoniano da Bacia do Paraná. Entretanto Oliveira (1912) foi responsável pela pioneira divisão do pacote devoniano dessa região da bacia, apresentando a partir da base, os termos “Grés de Furnas”, “Shistos de Ponta Grossa” e “Grés de Tibagi”. Posteriormente, Petri (1948) propõe as denominações Formação Furnas, Camadas de Transição e Formação Ponta Grossa, apresentando a designação “Série Paraná”, contrariando o termo “Série Campos Gerais” sugerido por Derby (1878).

Lange e Petri (1967) formalizaram a litoestratigrafia do Devoniano paranaense caracterizando a Formação Furnas e a divisão tripartite da Formação Ponta Grossa, a partir da base, nos membros Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos (Quadro 1).

QUADRO 1 - Representação litoestratigráfica do devoniano paranaense, com de Lange e Petri (1967).

Grupo Paraná	Formação Ponta Grossa	Membro São Domingos
		Membro Tibagi
		Membro Jaguariaíva
	Formação Furnas	

Fonte: Adaptado de Lange e Petri (1967).

Em termos de Estratigrafia de Sequências, destacam-se alguns trabalhos, primeiramente correlacionando parte das unidades litoestratigráficas de Lange e Petri

(1967). Assine (1996) resumiu o arcabouço estratigráfico em três sequências deposicionais, denominadas, da base para o topo, como: Sequência Lochkoviano, Sequência Praguiano-Eifeliano e Sequência Eifeliano-Frasniano. Bergamaschi (1999) identificou seis sequências deposicionais (Quadro 2), sendo estas, da base para o topo: Sequência A (?Pridoliana- ?EoLochkoviana - Fm. Furnas); B (?NeoLochkoviana-Emsiana - Fm. Ponta Grossa); C (Neo-Eifeliana-Eo-Emsiana - Fm. Ponta Grossa); D (Eifeliana - Fm. Ponta Grossa), E (?Neo-Eifeliana-NeoGivetiana - Fm. Ponta Grossa) e F (Frasniana - Fm. Ponta Grossa).

QUADRO 2- Organização das sequências da sucessão devoniana na Sub-Bacia de Apucarana de acordo com Bergamaschi (1999).

Sequência Depositional "F"	Frasniano– Fm. Ponta Grossa
Sequência Depositional "E"	?NeoEifeliano- NeoGivetiano – Fm. Ponta Grossa
Sequência Depositional "D"	Eifeliano – Fm. Ponta Grossa
Sequência Depositional "C"	?NeoEmsiano -?EoEifeliano – Fm. Ponta Grossa
Sequência Depositional "B"	?Neolochkoviano-Emsiano – Fm. Ponta Grossa
Sequência Depositional "A"	?Pridoliano-Lochkoviano – Fm. Furnas

Fonte: Adaptado de Bergamaschi (1999).

Entretanto, a correlação feita no trabalho de Granh *et al.* (2013), entre unidades litoestratigráficas e a estratigrafia de sequências de Bergamaschi (1999), marca a reclassificação da sucessão devoniana do estado do Paraná, trazendo novamente o termo "Campos Gerais", proposto inicialmente por Derby (1878), mas utilizando agora a denominação de Grupo Campos Gerais. Constituído a partir da base para o topo por: Formação Furnas (Sequência A); Formação Ponta Grossa (Sequência B); Formação São Domingos, incluindo o Membro Tibagi na base (Sequências C, D, E e F) (Figura 2), sendo este o arcabouço utilizado para o presente trabalho.

Ainda, em Sedorko *et al.* (2018) a Supersequência Paraná foi dividida, a partir de aspectos sedimentológicos, paleontológicos e icnológicos, em quatro sequências deposicionais: Sequência *Lower Silurian*, correspondendo às unidades inferior e média da Formação Furnas; *Silurian-Devonian* correspondente à unidade superior da Formação Furnas, Ponta Grossa e parte do Membro Tibagi; *Devonian I*, porção

superior do Membro Tibagi e a parte inferior da Formação São Domingos e Sequência *Devonian II*, porção superior da Formação São Domingos (Figura 2).

FIGURA 2 - Arcabouço cronoestratigráfico de Grahn *et al.* (2013) da sucessão devoniana na Sub-Bacia de Apucarana (margem leste da Bacia do Paraná), em conjunto com as sequências (A-F) de Bergamaschi (1999) e as quatro sequências deposicionais de Sedorko *et al.* (2018b).

Age	Paraná Basin (Grahn et al., 2013)	Bergamaschi (1999) Sequence	Milani et al. (2007)		Sedorko et al. (2018) Sequence	
			Formation	Member		
Famennian						
Frasnian	São Domingos Fm.	F	Ponta Grossa Fm.	São Domingos Mb.	Devonian II	upper Eifelian to Frasnian
Givetian		E				
Eifelian		D				
Eifelian		C		Tibagi Mb.	Devonian I	upper Emsian to upper Eifelian
Emsian	Ti [?] ?	?				
	Ponta Grossa Fm.	B		Jaguariaiva Mb.	Siluro-Devonian	Pridolian to lower Emsian
Pragian						
Lochkovian	?	?	Furnas Fm.			
upper Silurian	Furnas Fm.	A			Lower Silurian	Llandovery to Ludlow
Middle Silurian						
lower Silurian						

Fonte: Adaptado de Rezende e Isaacson (2021).

3.2.1 Formação Furnas

Em termos litológicos a Formação Furnas representa uma sequência de arenitos quartzosos brancos, de granulação média a grossa, feldspáticos e/ou

caulínicos, portadores de estratificação cruzada, aos quais interestratificam-se níveis de conglomerados, sobretudo na porção basal (ASSINE, 1996).

O ambiente sedimentar da unidade sempre gerou muita discussão, sendo propostos diferentes modelos deposicionais, como fluviais (ZALÁN *et al.*, 1987), transicionais a marinhos (BERGAMASCHI, 1999) e essencialmente marinhos (ASSINE, 1996). Todavia, com o avanço dos estudos da formação, um ambiente marinho raso é interpretado para a Formação Furnas devido ao reconhecimento de determinados icnofósseis como *Cruziana* e *Rusophycus* (ASSINE, 1999; SEDORKO *et al.*, 2017).

A idade da formação vai do Pridoliano-NeoLochkoviano (GRAHN *et al.*, 2010b), e corresponde a Sequência A de Bergamaschi (1999), representando ambientes transicionais marinho costeiro, onde sua base corresponde a uma inconformidade regional, apresentando rochas da Supersequência Rio Ivaí (GRAHN *et al.*, 2013).

Assine (1999) reconheceu três associações de *fácies* com padrões de paleocorrentes distintos, subdividindo a Formação Furnas em três unidades informais: inferior, média e superior. Grahn *et al.* (2010a) descrevem a porção superior da Formação Furnas como um pacote de arenitos com intercalações de siltitos, representando ambiente flúvio/costeiro (GRAHN *et al.*, 2010b), registrando um trato do sistema de baixo nível e *fácies* transgressiva em direção ao contato com a Formação Ponta Grossa (ASSINE *et al.*, 1998).

Com base em evidências sedimentológicas e palinológicas, um hiato (4 Ma) foi revelado entre a Formação Furnas e a sobrejacente Formação Ponta Grossa. O limite entre estas formações constitui uma superfície de ravinamento gerada na transgressão entre o final do Praguiano e o início do Emsiano (GRAHN *et al.*, 2010b).

3.2.2 Formação Ponta Grossa

A Formação Ponta Grossa sobrepõe-se à Formação Furnas e consiste em folhelhos argilosos cinzas, micáceos finamente laminados, localmente betuminosos intercalados por pacotes arenosos ou lentes de areia, com *wavy* ou estruturas do tipo *hummocky* (GRAHN *et al.*, 2013). Evidencia um ambiente deposicional marinho (GRAHN *et al.*, 2010b), contendo um rico conteúdo fossilífero.

Correspondendo a Sequência B de Bergamaschi (1999), são registrados depósitos marinhos de *shoreface* inferior e *offshore* (GRAHN *et al.*, 2013). O trato de sistemas transgressivo (TST) é caracterizado por ação de ondas e tempestitos com estruturas do tipo *wave cross stratification* (WCS) e *hummocky* (HCS), culminando com o sistema de inundação máxima (SIM), reconhecido através dos folhelhos pretos de *offshore* com padrão indicativo de anoxia (GRAHN *et al.*, 2013).

De acordo com Grahn *et al.* (2010a) é possível verificar o estabelecimento de três fases de deposição distintas, promovidas a partir do aumento relativo do nível do mar, as quais são: I) arenitos finos a muito finos com estratificações cruzadas do tipo *wave* e *hummocky*, que indicam o retrabalhamento do sedimento pela superfície de ravinamento; II) siltitos acinzentados, bioturbados, com fósseis de invertebrados marinhos; III) siltitos laminados escuros, fossilíferos, com intercalações de arenitos finos (GRAHN *et al.*, 2010b).

3.2.3 Membro Tibagi da Formação São Domingos

O Membro Tibagi está litoestratigraficamente posicionado na base da Formação São Domingos (GRAHN *et al.*, 2013). Este membro tem idade NeoEmsiana (GRAHN *et al.*, 2010b) e é caracterizado pela presença de arenitos grossos a muito finos, lenticulares e fossilíferos, entremeados em folhelhos sílticos, refletindo um contexto regressivo de progradação de sistemas deltaicos provenientes da borda nordeste, onde é bastante expressivo o aporte dos termos arenosos (ASSINE, 1996; MILANI *et al.*, 2007).

3.2.4 Formação São Domingos

A Formação São Domingos é a unidade de topo, sendo litologicamente constituída por argilitos, folhelhos, siltitos, com predominância dos arenitos e arenitos conglomeráticos e sobrepõem-se transgressivamente à Formação Ponta Grossa (GRAHN *et al.*, 2013). Tem idade entre o NeoEmsiano a MesoFrasniano (GRAHN *et al.*, 2013), correspondendo às Sequências D, E e F de Bergamaschi (1999).

Interessante mencionar que a passagem Eifeliano/Givetiano representa uma expansão do sítio deposicional, sendo o registro do pico máximo de transgressão no Devoniano da bacia evidenciado por meio de folhelhos pretos (GRAHN *et al.*, 2013).

Assim, estudos de interpretação paleoambiental dos depósitos, destacam a ocorrência de um momento de crise biótica no Eifeliano, relacionada ao evento global de extinção denominado *KAČÁK Event*, acarretando o colapso da fauna denominada Malvinocáfrica, no Givetiano inicial, registrado através do Efeito Lilliput (*sensu* URBANEK, 1970) onde são verificados fenótipos de tamanho subnormais (BOSETTI *et al.*, 2011).

3.3 PROVÍNCIA MALVINOCÁFRICA

Os afloramentos da região estudada são caracterizados por um rico conteúdo fossilífero. A fauna fóssil de invertebrados marinhos ocorrentes, pertence à Província Malvinocáfrica (RICHTER, 1941; RICHTER; RICHTER, 1942), composta principalmente por alguns representantes dos filos Arthropoda; Brachiopoda; Cnidaria; Annelida e Echinodermata, também são verificados fragmentos vegetais, microfósseis e icnofósseis (CLARKE, 1913; MELO, 1985; BOSETTI, 1989; MATSUMURA, 2010; SCHEFFLER, 2000; ZABINI, 2010; BOSETTI *et al.*, 2013; GRAHN *et al.*, 2013; COMNISKEY, 2016).

Esta fauna habitou regiões de águas plataformais frias, abrangendo, no atual território brasileiro, os Estados de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, Tocantins e Paraná, além de regiões do Peru, Bolívia, Paraguai, Uruguai, Argentina e Ilhas Falklands (Malvinas), Antártica e África do Sul (MELO, 1985).

Além da baixa diversidade faunística (se comparada às faunas de épocas coevas do hemisfério norte), a fauna caracteriza-se pelo elevado grau de endemismo, com a presença de gêneros de braquiópodes e trilobitas ausentes ou pouco representados nas faunas devonianas do Hemisfério Norte (BOSETTI, 2010a), mas também ausência ou baixo registro de determinados grupos de invertebrados marinhos, abundantes nas faunas devonianas da Eurásia e América do Norte (MELO, 1985).

No Brasil, os melhores registros da Fauna Malvinocáfrica são encontrados na Formação Ponta Grossa (CERRI, 2013) mas, assim como mencionado, a mudança ecológica drástica gerada a partir da transgressão ocorrida na passagem Eifeliano-Givetiano acarretou o colapso da fauna no Givetiano inicial. Apesar de alguns grupos ultrapassarem o limite Eifeliano/Givetiano, seus representantes apresentam fenótipos subnormais (BOSETTI *et al.*, 2011), ou seja, ocorre o declínio da fauna, restando a presença de assembleia reliquiar da Província Malvinocáfrica.

4 VERMES TUBÍCOLAS: ESTADO DA ARTE

O uso da expressão “verme” em uma perspectiva taxonômica moderna pode ser considerado desatualizado, pois o termo foi pioneiramente utilizado para designação de qualquer animal de simetria bilateral que não apresentasse apêndices articulados, concha ou esqueleto interno, ou seja, organismos que representavam o que na época eram compreendidos como “animais de corpo mole”. Entretanto, apesar das modificações ocorridas no sistema de classificação e nomenclatura zoológica, e a consequente inutilização do termo, este ainda é frequentemente utilizado, mesmo que informalmente, para denominar animais nos quais as características citadas estão presentes.

A primeira menção da expressão como proposta de classificação taxonômica é apresentada por Carl von Linné em 1758, agrupando esses animais vermiformes na Classe Vermes (ASSIS, 2013; FERREIRA, 2010). Na bibliografia é possível observar propostas iniciais de organização desses animais designados como vermes (LAMARCK, 1818), apresentando classificações amplas, que ainda englobavam animais hoje reconhecidos em diferentes táxons. Essas contribuições preliminares, e as subsequentes, culminaram em propostas de classificações cada vez mais acuradas (ASSIS, 2013). Atualmente, esses organismos são reconhecidos em Filos distintos, como Annelida, Mollusca, Crustacea, Nematoda, Echinodermata e Cnidaria (ASSIS, 2013), pois a designação “verme” tornou-se muito generalista para ser utilizada como nível taxonômico, e a Classe Vermes deixou de ser válida. Também se verifica a utilização de outros termos associados para especificar características singulares desses animais, referentes ao hábito de vida, como por exemplo o caso dos “vermes tubícolas”.

A função do tubo produzido pode variar, servindo como um abrigo protetor ou como uma cova para a captura de presas, permitindo também que o animal habite superfícies duras, como conchas, rochas e corais (RUPERT; BARNES, 2005), expandindo suas possibilidades de habitats. Ainda, os tubos podem ser produzidos de formas e com materiais distintos. Além de tubos calcários, que são os mais resistentes, podem produzir tubos aglutinantes, constituídos por camadas orgânicas internas produzida pelo indivíduo, formando uma matriz mucosa na qual agrega matéria inorgânica, como os grãos de sedimentos (RUPERT; BARNES, 2005). Outros

podem construir tubos puramente de secreção orgânica, formados por um complexo de β -quitina e proteína (ASSIS, 2013; GEORGIEVA *et al.*, 2017).

O grupo fóssil ocorre desde o Neoproterozóico (VINN; ZATÓN, 2012; CORTIJO *et al.*, 2015) até o Holoceno, com representantes que integram a biodiversidade marinha atual (GEORGIEVA *et al.*, 2017). Por apresentar uma distribuição cronoestratigráfica tão abrangente, além de englobar diversos táxons diferentes, sua taxonomia e ocorrência são amplamente discutidas, despertando discussões de cunho taxonômico e bioestratigráfico

4.1 TÁXONS DE VERMES TUBÍCOLAS

Assim como discutido, a designação de vermes tubícolas é frequentemente utilizada para definir e agrupar qualquer invertebrado de corpo mole que secreta ao redor de seu corpo um tubo. Baseado nessa definição, os principais representantes desse grupo atualmente são anelídeos da classe Polychaeta (STORER *et al.*, 1984; ASSIS, 2013).

Em relação aos poliquetas de forma geral, podem ser considerados um dos grupos de metazoários mais frequentes e abundantes na fauna marinha bentônica, independentemente da profundidade (ASSIS, 2013), com representantes em todas as regiões marinhas, mares tropicais e subtropicais, e regiões polares (CHAMBERLIN, 1919; ASSIS, 2013), verificando-se tanto representantes fósseis quanto atuais (VINN; MUTVEI, 2009; GEORGIEVA *et al.*, 2017). Ou seja, são um grupo relativamente diverso em relação aos habitats, e o fato de muitos produzirem tubos das mais variadas composições aumenta ainda mais as possibilidades (Quadro 3).

QUADRO 3- Táxons de alguns poliquetas tubícolas e tipos de tubos produzidos.

(continua)

Tipo de tubo	Família
Calcário	<i>Serpulidae</i>
	<i>Cirratulidae</i>
	<i>Sabellidae</i>
Mucoso	<i>Alvinellidae</i>
	<i>Eunicidae</i>
	<i>Chaetopteridae</i>
	<i>Maldanidae</i>
	<i>Nereididae</i>

QUADRO 3- Táxons de alguns poliquetas tubícolas e tipos de tubos produzidos.

(conclusão)	
Mucoso	<i>Onuphidae</i>
	<i>Siboglinidae</i>
Enlameado	<i>Sabellidae</i>
Aglutinado	<i>Ampharetidae</i>
	<i>Capitellidae</i>
	<i>Cirratulidae</i>
	<i>Eunicidae</i>
	<i>Fabricidae</i>
	<i>Maldanidae</i>
	<i>Nereididae</i>
	<i>Onuphidae</i>
	<i>Oweniidae</i>
	<i>Pectinariidae</i>
	<i>Sabellariidae</i>
	<i>Sabellidae</i>
	<i>Spionidae</i>
	<i>Terebellidae</i>
<i>Trichobranchidae</i>	

Fonte: Hartman, 1951; Day, 1967; Fauchald 1977; Hutchings e Peart, 2000; Rupert e Barnes, 2005; Berke e Woodin, 2008; Assis, 2013; Radashevsky e Pankova, 2013; Shcherbakova e Tzvetlin, 2016; Shcherbakova *et al.*, 2017; Georgieva *et al.*, 2017. Org.: a autora.

Além dos poliquetas, alguns táxons de animais extintos preservados no registro fóssil se encaixam nessa descrição, como as ordens *Microconchida* Weedon, 1991 e *Tripanoporida* Weedon, 1991; Família *Cornulitidae* Fisher, 1962; e os Gêneros *Anticalyptrea* Quenstedt, 1867 e *Tymbochoos* Okulitch, 1937 (VINN; MUTVEI, 2009). Esses táxons apresentam posições taxonômicas incertas, e são muitas vezes associados à *Lophophorata*, grupo que inclui os filos Brachiopoda, Bryozoa e Phoronida. Algumas propostas relacionam o filo Phoronida aos poliquetas sedentários (ASSIS, 2013), destacando ainda mais a importância dos poliquetas naquilo que se refere ao hábito tubícola.

Esses animais extintos apresentam composição do tubo calcária, sendo mencionados na bibliografia como “vermes tubícolas problemáticos paleozoicos” (VINN; MUTVEI, 2009). Em seu trabalho, Vinn e Mutvei (2009) ainda incluem as ordens *Dacryoconarida* Fisher, 1962 e *Tentaculitida* Lyashenko, 1955, ambos da classe *Tentaculitoidea* Lyashenko, 1955, como vermes tubícolas. Entretanto, seguindo a linha adotada por Corniskey (2016), de Bouček (1964) e Farsan (1994), considera-se que os *Tentaculitoidea* possuem afinidades biológicas mais próximas ao Filo *Mollusca*.

Cabe destacar casos de fósseis do Paleozóico que já foram tratados como vermes tubícolas. O gênero *Sphenothallus* (VAN ITEN *et al.*, 1992) e *Torellella* (VINN, 2006), mencionados na bibliografia anteriormente como fósseis tubícolas com afinidades controversas (MUSCENTE; SHUHAI, 2015), atualmente são interpretados como cnidários com base na estrutura de seu tubo (WEEDON, 1994; VINN; FURRER 2008; VAN ITEN *et al.*, 2019). Verifica-se que, para o ambiente marinho moderno, a maioria dos organismos identificados como vermes tubícolas pertencem à classe de anelídeos poliquetas (ASSIS, 2013; GEORGIEVA *et al.*, 2017). Entretanto, mesmo que em menor número, organismos pertencentes a táxons com afinidades biológicas incertas também são identificados no registro fóssil, principalmente durante o Paleozóico.

4.2 TUBÍCOLAS NO DEVONIANO PARANAENSE: EVOLUÇÃO DO CONHECIMENTO

Apesar da grande quantidade de táxons de vermes tubícolas para as camadas devonianas da Bacia do Paraná, poucos táxons foram registrados (Quadro 4), e dos cinco táxons identificados até o momento, quatro (*Serpulites sica*, ?*Vestimentifera*, *Polychaeta* aglutinante e *Annulitubus mutveii*) são representados por poliquetas e apenas um pertence a cornulídeos (*Cornulites* sp.).

QUADRO 4 - Táxons de vermes tubícolas propostos para o devoniano da Bacia do Paraná.

Táxon proposto	Unidade Litoestratigráfica	Publicação de origem
<i>Serpulites sica</i>	Formação Ponta Grossa	Clarke (1913)
? <i>Vestimentifera</i>	Formação São Domingos	Bosetti <i>et al.</i> (2014a)
<i>Polychaeta</i> aglutinante	Formação São Domingos	Bosetti <i>et al.</i> (2014b)
<i>Cornulites</i> sp.	Formação São Domingos	Bosetti <i>et al.</i> (2016)
<i>Annulitubus mutveii</i>	Formação Ponta Grossa	Vinn <i>et al.</i> (2016)

Fonte: A autora.

4.2.1 *Serpulites sica*

Esses animais são poliquetas marinhos da Família Serpulidae Rafinesque, 1815, definidos como sedentários e filtradores, constroem elaborados tubos calcários (VINN; MUTVEI, 2009), justificando com isso seu maior potencial de fossilização em comparação com outros poliquetas. A Família Serpulidae forma um conjunto muito amplo, contendo atualmente cerca de 397 espécies e 50 gêneros (BRUSCA, 2006; KUPRIYANOVA *et al.*, 2006; VINN *et al.*, 2012). O grupo é bem sucedido, tendo ampla distribuição batimétrica, desde regiões mais rasas às zonas abissais, bem como distribuição geográfica cosmopolita (VINN *et al.*, 2012).

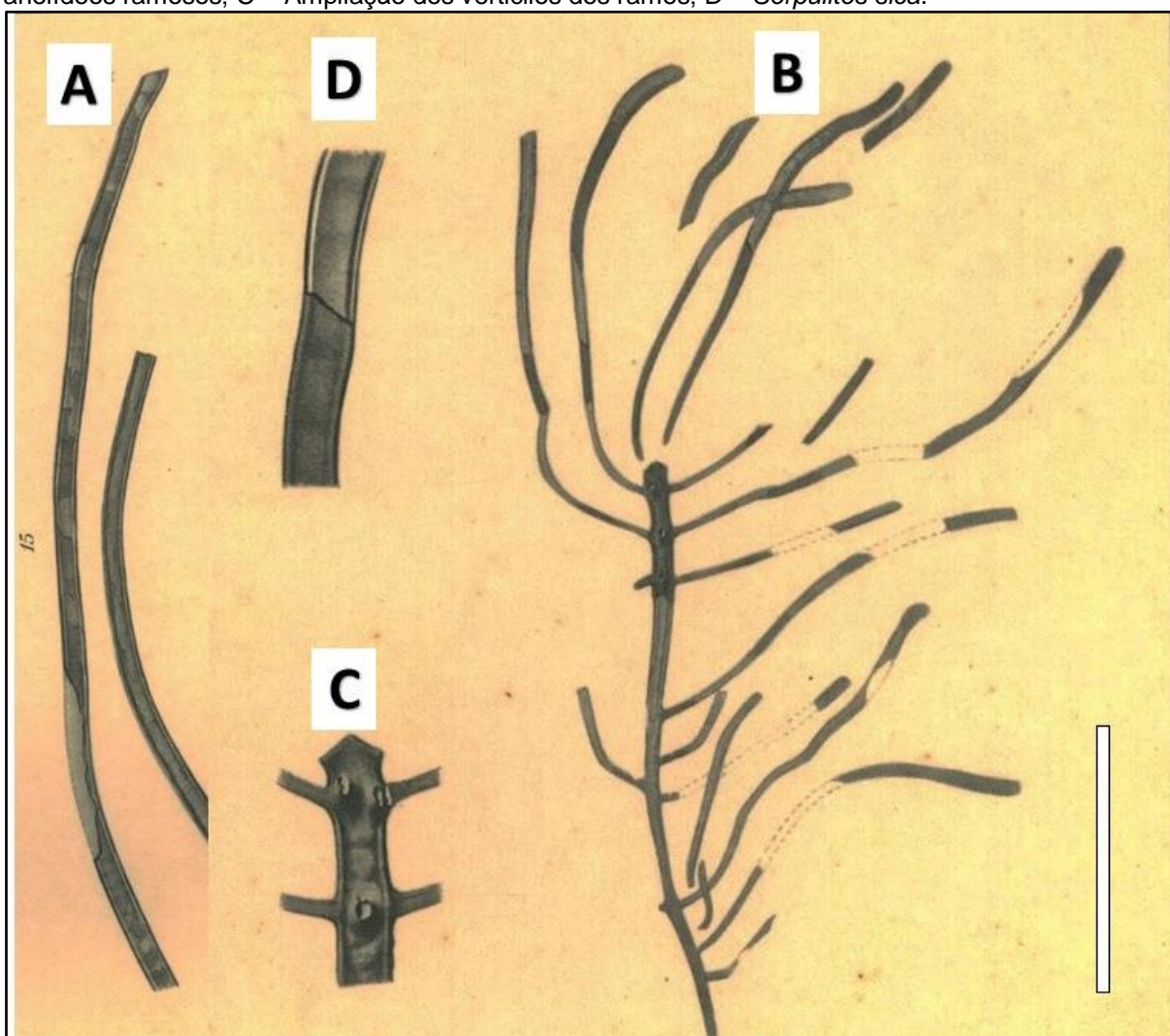
Alguns autores consideram a origem desses vermes a partir do Triássico (VINN; MUTVEI, 2009), entretanto esses poliquetas apresentam registros também no Ordoviciano (BRENCHLEY; COCKS, 1982), Siluriano (ANTIA, 1981; BRADFIELD, 1999), Devoniano (CLARKE, 1913; OOSTHUIZEN; 1984; MELO, 1988) e Permiano (REED, 1936), sendo que sua diversificação máxima ocorre durante o Jurássico (JÄGER, 2004).

O primeiro registro de vermes tubícolas no Brasil data do início do século XX, na obra *Fósseis devonianos do Paraná*, em que John Mason Clarke descreve a ocorrência da espécie *Serpulites sica* Salter, 1840 para a Formação Ponta Grossa, bacia do Paraná (CLARKE, 1913). O autor se refere a tubos quitinosos, longos, achatados e com bordas engrossadas (Figura 3 A, D). Cabe mencionar que este trabalho é extremamente relevante, considerado referência sobre o conhecimento paleontológico do estado do Paraná até os dias atuais. Clarke (1913) registra um organismo como sendo uma planta ou anelídeo ramoso (Figura 3 B, C) em forma de colônia, na qual os ramos são tubos achatados e claviformes, originados de um estipe claviforme, apontando também o fato de que porções destacadas do indivíduo ramificado apresentam semelhança com os tubos de *Serpulites* (CLARKE, 1913). Entretanto, diferencia o anelídeo ramoso do tubícola *Serpulites sica*.

Esse material enigmático, denominado Anelídeo Ramoso, passou por algumas reclassificações após o trabalho de Clarke. Primeiramente, Sommer (1954) reexaminou o espécime e o definiu como *Euzebiola clarkei*, novo gênero e espécie de algas. Mais tarde, Van Iten *et al.* (1992) classificam os espécimes como *Sphenothallus* Salter, 1856, gênero associado a cnidários. Reforçando esta classificação, Van Iten *et al.* (2019), ao analisar o material original definido por Clarke, destacam locais no

espécime ramificado onde as características diagnósticas e evidências de brotamento clonal do gênero *Sphenothallus* são mais bem preservadas. Assim, entende-se como bem definido o fato de que os espécimes, originalmente referidos como anelídeo ramoso, devem ser considerados correspondentes ao cnidário *Sphenothallus*. Entretanto, esses novos trabalhos evidenciam que tanto organismo ramificado e suas porções destacadas, (Estampa XXVI, figura 16 de Clarke) quanto os tubos isolados classificados como *Serpulites sica* (Estampa XXVI, figura 15 de Clarke) representam *Sphenothallus*, o que é um equívoco, visto que em sua obra Clarke não denomina o espécime ramificado como pertencente ao poliqueta *Serpulites sica*, apenas menciona a semelhança.

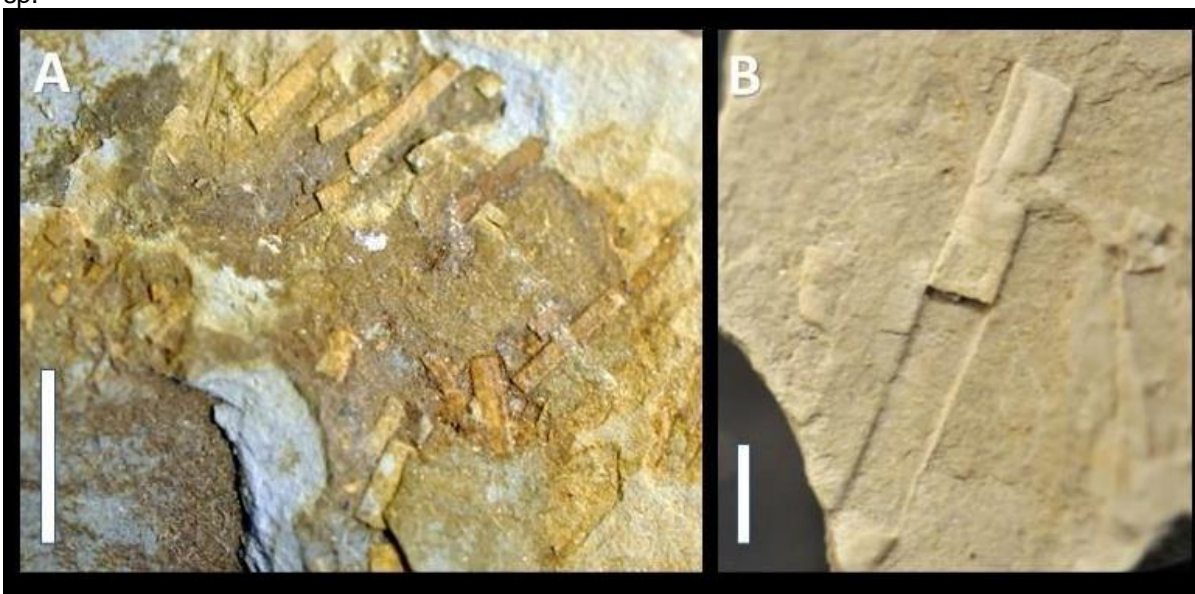
FIGURA 3 - Fósseis representados por Clarke (1913): A – *Serpulites sica*; B – Colônia com possíveis anelídeos ramosos; C – Ampliação dos verticilos dos ramos; D – *Serpulites sica*.



Fonte: Adaptado de Clarke (1913). Escala: 1 cm.

Além disso, a característica principal que diferencia as espécies é a presença de bordas engrossadas verificada em *Serpulites sica*, que representam uma espécie de linha lateral, não verificada em *Sphenothallus*. Assim, é viável considerar para a bacia do Paraná fósseis contendo os organismos aqui abordados (Figura 4) como pertencentes ao gênero *Serpulites*, visto que correspondem a formas distintas do organismo ramificado agora conhecido como *Sphenothallus* para a região.

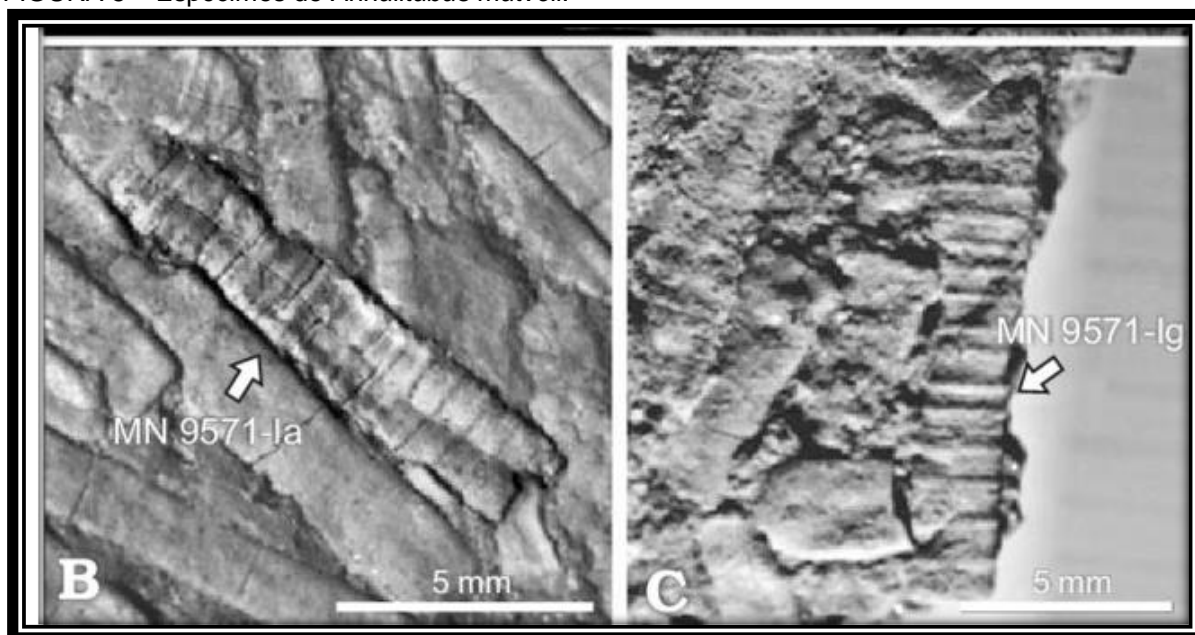
FIGURA 4 - Exemplos de tubícolas devonianos: A– MPI 833 *Serpulites* sp., B– MPI 12056 *Serpulites* sp.



Fonte: A autora. Escala: 0,5 cm.

4.2.2 *Annulitubus mutveii*

Outro fóssil identificado como verme tubícola nas camadas devonianas da bacia do Paraná é denominado *Annulitubus mutveii* Vinn *et al.*, 2016 (Figura 5), novo gênero e espécie de poliquetas. As amostras utilizadas para a definição são provenientes do afloramento de Rio Caniú, Formação Ponta Grossa. Os autores propõem que os espécimes analisados correspondem a um tubícola que poderia produzir tubos de composição orgânica, devido a sua aparente flexibilidade anterior.

FIGURA 5 – Espécimes de *Annulitubus mutveii*.

Fonte: Vinn *et al.*, 2016.

É importante mencionar que a descrição apresentada pelos autores que definem o gênero é muito ampla, incluindo organismos com ausência ou presença de anéis, sendo imprescindível uma melhor abordagem taxonômica.

Vinn *et al.* (2016) sugerem a possibilidade de a espécie estar inserida dentro da Ordem Sabellida Levinsen, 1883, que inclui famílias como Serpulidae e Siboglinidae, principalmente pela hipótese desses animais produzirem tubos de composição orgânica. Entretanto Becker-Kerber *et al.* (2021) descrevem-os como tubícolas aglutinantes, que selecionam o tamanho das partículas de sedimento, alocando partículas maiores na região externa do tubo. No entanto, essa afirmativa nos parece dúbia, principalmente porque *Annulitubus mutveii* tem forma do tubo definida e constante em todos os indivíduos aqui utilizados, fato esse não reconhecido nos poliquetas aglutinantes, sendo um caso a ser ainda discutido.

4.2.3 Vestimentíferos

Vestimentifera é um táxon poliqueta da família Siboglinidae Caullery 1914, anteriormente referido como Pogonophora, e aninhado dentro do Filo Annelida, juntamente com Frenulata e Monilifera (ROUSE, 2001; SCHULZE, 2003; ASSIS, 2013). Produzem tubos quitinosos, apresentando o vestimento como um colete de proteção para sua região corporal, envolvendo a parte anterior do corpo, atrás da

pluma (ROUSE, 2001). Esses vermes são encontrados principalmente em infiltrações de hidrocarbonetos e aberturas hidrotermais (BRIGHT; LALLIER, 2010).

Como os adultos não apresentam trato digestivo completo, abrigam bactérias simbiontes quimioautotróficas no Trophosoma, um tecido especializado localizado em sua região de tronco alongado, derivando suas necessidades metabólicas desses microorganismos (SCHULZE, 2003; BRIGHT; LALLIER, 2010).

Possuem distribuição estratigráfica do Siluriano ao Recente, com registro mais abundante durante o Cretáceo (GEORGIEVA *et al.*, 2017). Foram descritos espécimes devonianos em Marrocos (LITTLE *et al.*, 1999; PECKMANN *et al.*, 2005) e na Rússia (SHPANSKAYA *et al.*, 1999).

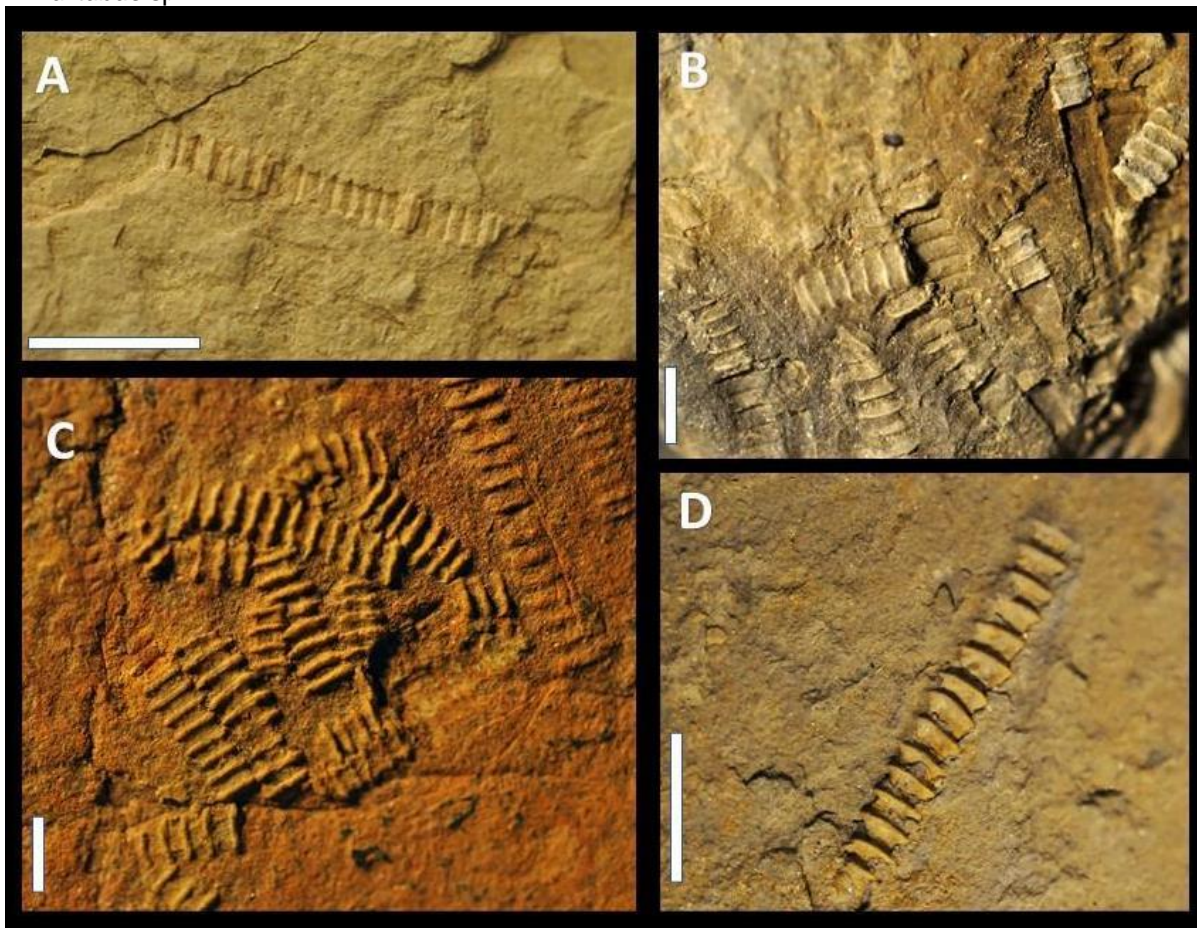
Para o devoniano paranaense, o táxon é mencionado no registro com dúvida de ?Vestimentifera, para a Formação São Domingos, no registro pós-Kačák (BOSETTI *et al.*, 2014a), onde são descritos tubos com aparente flexibilidade anterior. Após esse registro, outros trabalhos apontam a presença desse táxon no devoniano dos estados do Paraná (BOSETTI *et al.*, 2015a; TAVARES *et al.*, 2018; FORNARI *et al.*, 2019, TAVARES *et al.*, 2021), Goiás (CARBONARO; GHILARD, 2016; CARBONARO *et al.*, 2016) e Mato Grosso do Sul (BOSETTI *et al.* 2015b), mas sem uma abordagem de cunho taxonômico acurada, devido principalmente à classificação problemática desses fósseis, que já foram considerados ?*Ctenoceras*, *Rollmarks* e prováveis tentaculitoideos anteriormente (BOSETTI *et al.*, 2014a).

Apesar disso, considera-se aqui inviável a proposta de classificar esses organismos como vestimentíferas, baseado em estudos recentes com métodos comparativos cladísticos (GEORGIEVA *et al.*, 2017) que os atribuem origem mesozoica. Além disso, Kiel e Dando (2009) comentam que existem semelhanças morfológicas entre tubos vestimentíferos com os produzidos por outros anelídeos e táxons fósseis, sendo que as características diagnósticas não são exclusivas do táxon aqui referido.

Neste ponto é importante mencionar a semelhança morfológica de alguns espécimes anteriormente identificados como possíveis vestimentíferas (Figura 6 A, B) com *Annulitubus mutveii* (apenas na Figura 2 C de Vinn *et al.*, 2016), havendo a identificação de anéis rasos. Assim, aceita-se aqui o fato de que esses espécimes correspondem ao novo gênero *Annulitubus*. No entanto, é possível verificar também morfologias distintas nas diversas amostras já coletadas (Figura 6 C, D). Ou seja,

percebe-se a necessidade de um refinamento que considere as diferentes morfologias ocorrentes para a região

FIGURA 6 - Poliquetas tubícolas devonianos anteriormente identificados como ?vestmentifera: A – MPI 9574 *Annulitubus* sp. B – MPI 3757 *Annulitubus* sp., C – MPI 13137 *Annulitubus* sp., D – MPI 13799 *Annulitubus* sp.



Fonte: A autora. Escala: 0,5 cm.

4.2.4 Polychaeta aglutinante

O verme tubícola designado como Polychaeta aglutinante foi registrado no ano de 2016 para o Givetiano inicial da Bacia do Paraná (BOSETTI *et al.*, 2014b).

Os poliquetas construtores de tubos aglutinados são representados principalmente pelas famílias Ampharetidae, Capitellidae, Cirratulidae, Eunicidae, Fabricidae, Maldanidae, Nereididae, Onuphidae, Oweniidae, Pectinariidae, Sabellariidae, Sabellidae, Spionidae, Terebellidae e Trichobranchidae (DAY, 1967; HARTMAN, 1951; FAUCHALD 1977; HUTCHINGS; PEART, 2000; RUPERT; BARNNES, 2005; RADASHEVSKY; PANKOVA, 2013; SHCHERBAKOVA; TZETLIN, 2016; SHCHERBAKOVA *et al.*, 2017).

Assim, esses poliquetas construtores de tubos aglutinados integram a biodiversidade marinha atual, e apresentam registros fósseis desde o final do Proterozoico (MCILROY *et al.*, 2001; BOSAK, 2012) e início do Cambriano (SIGNOR; MCMENAMIN, 1988). Entretanto, esses registros mais antigos são muito debatidos. Vinn e Luque (2013) trazem à tona a possibilidade de fósseis classificados primeiramente como aglutinantes, na verdade se tratarem de vermes tubícolas problemáticos do Paleozoico. Além disso, os tubos do tipo aglutinantes têm pobre registro fóssil (VINN; LUQUE, 2013),

Os fósseis de tubos de poliquetas aglutinantes são registrados nos Estados Unidos, Polônia, Omã, Japão e Inglaterra (BARNARD, 1956, KATTO, 1976; WILSON; TAYLOR, 2001; FINGER *et al.*, 2008; ZATON *et al.*, 2012). Para a América do Sul já foram registrados na Colômbia (VINN; LUQUE, 2013). Assim sendo, o registro de Bosetti *et al.* (2015b) (Figura 7 A) seria a primeira ocorrência de poliquetas tubícolas construtores de tubos aglutinantes para o Devoniano do Brasil. Todavia, se faz necessário uma definição taxonômica para o espécime único, bem como uma definição de suas afinidades taxonômicas.

4.2.5 Cornulítídeos

Apesar de serem relativamente conhecidos e identificados na América do Norte, poucos são os registros dos cornulítídeos da América do Sul. Além do único registro de Bosetti *et al.* (2016) para o Devoniano do Brasil, na Formação São Domingos (Figura 7 B), existem registros nos trabalhos de Chacaltana *et al.* (2010) o qual ilustra um espécime do Ordoviciano do Peru e Vinn e Gutiérrez-Marco (2016), os quais descrevem duas novas espécies para o Ordoviciano do Peru.

Os cornulítídeos são considerados vermes providos de tubos calcários do Paleozóico. Ocorrem desde o Ordoviciano Médio ao Carbonífero (VINN; MUTVEI, 2009; FISHER, 1962; VINN, 2010). São encontrados registros de *Cornulites* sp. na África do Sul, Canadá, China, Estados Unidos, França, México, Nova Zelândia, Peru, Polônia, República Tcheca e Suécia (VINN; MUTVEI, 2005; DIXON, 2010; HERRINGSHAW *et al.*, 2007; VINN e MÖTUS, 2012; VINN; GUTIÉRREZ-MARCO, 2016; GUTIÉRREZ-MARCO; VINN, 2018).

Esses tubos calcários são anelados, os quais aumentam gradualmente de acordo com o crescimento do tubo (VINN; MUTVEI, 2005). Exibem oito gêneros:

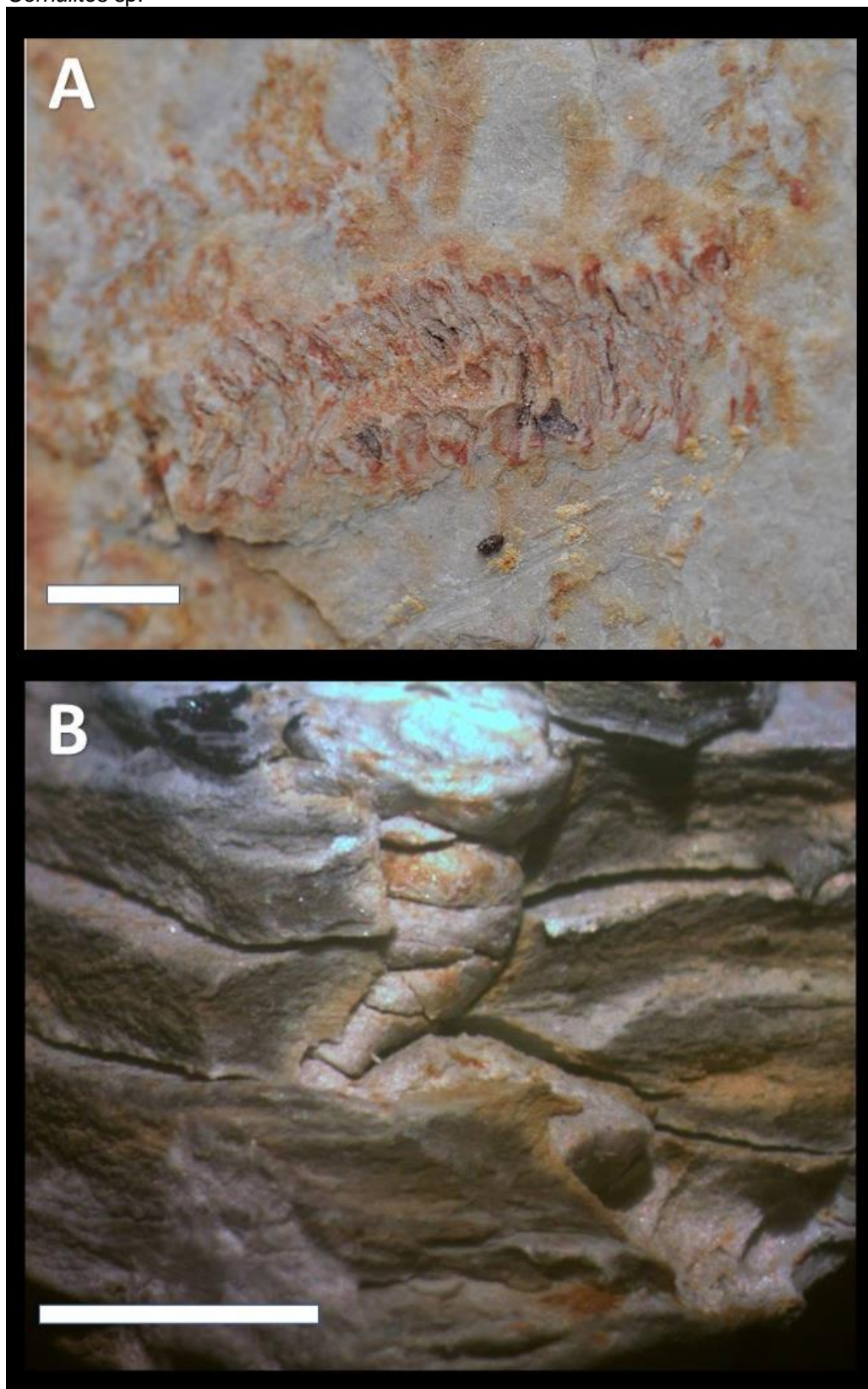
Cornulites Schlotheim, 1820; *Conchicolites* Nicholson 1872; *Cornulitella* Nicholson, 1872; *Cornulitozoon* Dzik, 1991; *Opatozoon* Dzik, 1991; *Retircornulites* Lardeux et al., 2003; *Septalites* Vinn, 2005 e *Coralloconchus* Vinn e Môtus, 2008.

O grupo já foi considerado como anelídeos, tentaculitoídeos, microconchídeos, cnidários, moluscos, briozoários e foronídeos (VINN; MUTVEI, 2005; DIXON, 2010; HERRINGSHAW *et al.*, 2007; VINN; MÔTUS, 2012). Embora suas afinidades biológicas sejam ainda controversas, recentes trabalhos afirmam que estes vermes possuem maiores afinidades aos lofoforados, como braquiópodes e briozoários (VINN; MÔTUS, 2012).

Vinn (2010) descreveu estratégias adaptativas no modo de vida dos cornulítídeos, que poderiam viver solitários ou agregados, incrustados no substrato, cimentados ou não ao substrato, mantendo a posição de vida e endossimbionte seletivo. Sobre este aspecto de incrustação, os tubos calcários normalmente cimentados a uma espécie hospedeira se assemelha a espécies fósseis e recentes de poliquetas tubícolas, como os serpulídeos (VINN; MUTVEI, 2005; VINN; MUTVEI, 2009).

Os cornulítídeos são encontrados unicamente em ambientes marinhos, e de forma geral são registrados em sedimentos marinhos rasos (ZATÓN; BORSZCZ, 2013; VINN; WILSON, 2013).

FIGURA 7- Vermes tubícolas devonianos: A – MPI 9574 Polychaeta aglutinante, B – MPI 10576 *Cornulites* sp.



Fonte: A autora. Escala: 0,5 cm.

5 REVISÃO TAXONÔMICA


Em relação às amostras depositadas no Laboratório da UEPG, as identificações anteriores identificam os fósseis como ?Vestimentífera e Polychaeta aglutinante, além de espécimes dos gêneros *Serpulites* e *Cornulites*. Entre esses táxons localizados, os identificados como possíveis vestimentíferas (Figura 6) se destacam principalmente pela grande quantidade de espécimes presentes no acervo, representando mais de 50 % dos organismos contabilizados. Para este trabalho serão considerados como válidas as ocorrências dos táxons *Serpulites* sp., *Annulitubus* spp., *Polychaeta* aglutinante e *Cornulites* sp., de acordo com os resultados apresentados a seguir.

5.1 MORFOTIPOS

Por se tratar de uma revisão taxonômica do grupo focado, apesar das amostras estudadas apresentarem classificações anteriores distintas, em um primeiro momento as análises taxonômicas abordaram unicamente os padrões morfológicos verificados. Assim, analisando e comparando as características morfológicas dos espécimes estudados, foram identificados 12 padrões morfológicos distintos, denominados como Morfotipos, organizados, figurados e descritos no Quadro 5.


QUADRO 5– Padrões morfológicos identificados.

(continua)

MORFOTIPOS		PADRÕES MORFOLÓGICOS
M1		<p>Tubos cilíndricos, longitudinalmente irregulares, sendo curvados a sinuosos. Tubos segmentados, em forma de “copos encaixados”, com ornamentação na forma de anéis. Comprimento de cada segmento parece seguir um padrão, mas a espessura varia seu tamanho, sendo a base do segmento menor, se “abrindo”, aumentando sua espessura até o topo do segmento, para receber o encaixe da base do próximo segmento. Não apresenta estruturas de fixação visíveis.</p> <p>Medidas: 0,5 a 2 cm de comprimento; 0,1 a 0,2 cm de largura.</p>

QUADRO 5– Padrões morfológicos identificados.

(continuação)

M2		<p>Tubos segmentados, cilíndricos, semelhante ao M1, com a característica de “copos encaixados” muito evidente e anéis, entretanto os tubos parecem levemente comprimidos longitudinalmente. É possível verificar a parte interna preenchida em alguns espécimes, podendo observar o segmento inicial se “abrindo” da base para o topo, para receber o encaixe do próximo segmento. Através da abertura da parte interna, também é possível verificar a regularidade da largura do tubo internamente. Não apresenta estruturas de fixação visíveis.</p> <p>Medidas: 0,5 a 2 cm de comprimento; 0,1 a 0,2 cm de largura.</p>
M3		<p>Tubos segmentados, achatados, longitudinalmente irregulares. Segmentos parecem estar contraídos. Anéis que dividem cada segmento são bem marcados e evidentes, ultrapassando as delimitações laterais do tubo, demonstrando a possibilidade de os tubos serem cilíndricos anteriormente. Tubos demonstram-se achatados dorso-ventralmente, mas também contraídos longitudinalmente. Não apresenta estruturas de fixação visíveis.</p> <p>Medidas: 1 a 2,5 cm de comprimento; 0,2 cm de largura.</p>
M4		<p>Tubos segmentados, muito achatados, apresentam-se encurvados em alguns espécimes. Os segmentos são pouco espessos, dando a impressão de estarem extremamente contraídos longitudinalmente. Os anéis que separam cada segmento não são marcados como em M3, e nem ultrapassam as delimitações laterais do tubo, não possibilitando inferir que esses tubos eram cilíndricos anteriormente.</p> <p>Medidas: 1 a 2,5 cm de comprimento; 0,2 cm de largura.</p>



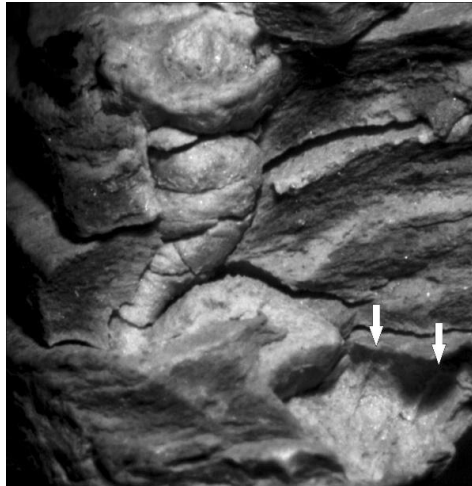

QUADRO 5– Padrões morfológicos identificados.

(continuação)

M6		<p>Tubos cilíndricos, longitudinalmente irregulares, achatados, sendo perceptível o aumento da espessura da base para o topo do segmento, dando a impressão de “copos encaixados”. A distinção com outros morfotipos se dá pelo fato de que parte da porção externa do tubo parece estar destacada, originando um tubo não segmentado, no lugar do segmentado.</p> <p>Medidas: 0,5 a 2 cm de comprimento; 0,1 a 0,2 cm de largura.</p>
M7		<p>Tubo não segmentado, diferentemente dos outros morfotipos. Tubo longitudinalmente irregular, pouco espesso, sendo levemente encurvado. Entretanto, parte da porção externa do tubo parece estar destacada, apresentado um molde de tubo segmentado por baixo.</p> <p>São encontrados espécimes M6 e M7 na mesma amostra.</p> <p>Medidas: 0,5 a 2 cm de comprimento; 0,1 a 0,2 cm de largura.</p>
M8		<p>Tubos cilíndricos, sendo curvados a sinuosos. Tubos não apresentam segmentos, são retos, mantendo a espessura ao longo do comprimento. Não apresentam ornamentações, extremidade de fixação, ou aboral visíveis. São espécimes relativamente grandes em relação aos demais morfotipos. Alguns espécimes parecem ser ramificados.</p> <p>Medidas: 1 a 3 cm de comprimento; 0,5 cm de largura.</p>

QUADRO 5– Padrões morfológicos identificados.

(conclusão)

M9		<p>Tubos achatados, não segmentados. Não apresentam ornamentações. São semelhantes ao M7 dos possíveis vestimentíferas, entretanto, quando parte da porção externa do tubo está destacada, embaixo encontra-se a mesma forma não segmentada. Tubos relativamente pequenos em relação aos demais morfotipos. São encontrados normalmente aglomerados, não apresentam ramificações. Formas semelhantes aos Serpulidae.</p> <p>Medidas: 0,5 a 1 cm de comprimento; 0,1 cm de largura.</p>
M10		<p>Tubos achatados, com as mesmas características do M9, entretanto apresenta tamanho ampliado. Formas semelhantes aos Serpulidae.</p> <p>Medidas: 1 a 2 cm de comprimento; 0,2 a 0,3 cm de largura.</p>
M11		<p>Tubo encurvado, com anelações perpendicularmente, finas e arredondadas. O diâmetro aumenta ao longo do tubo, originando uma aparência cônica, semelhante aos tubos dos cornulídeos.</p> <p>Medidas: 3 a 8 mm de comprimento e diâmetro da abertura variando de 2 a 4,5 mm.</p>
M12		<p>Forma diferente dos demais morfotipos, onde se verifica a impressão de um tubo com ornamentações externas que alteram levemente o diâmetro, essas estruturas são dispostas de forma estratificada, alterando a forma do tubo.</p> <p>Medidas: cerca de 2 cm de comprimento e diâmetro com cerca de 1 cm.</p>

As classificações anteriores dos morfotipos M1 a M7 denominam os organismos como ?Vestimentifera, mas alguns desses tipos (e.g. M1 e M7) são semelhantes à *Annulitubus mutveii* (apenas na Fig. 2 C de Vinn *et al.*, 2016), como já mencionado. Além disso, é importante mencionar que a proposta de classificação desses tipos (M1-M7) como ?Vestimentifera, primeiramente em Bosetti *et al.* (2014a), não foi formalizada em uma publicação em periódico científico, e nem apresenta uma diagnose no nível de espécie.

Considerando os pontos apresentados no capítulo anterior sobre os vestimentíferos, não é consistente manter a proposta inicial de considerar os espécimes aqui estudados como pertencentes ao táxon Vestimentifera. Assim, respeitando também a Lei de Prioridade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICNZ) (*International Code of Zoological Nomenclature*, 1999), considera-se como válida a ocorrência do táxon *Annulitubus* spp. para as amostras analisadas.

Sendo assim, os morfotipos identificados no Quadro 5 foram contabilizados e divididos conforme o Quadro 6.

QUADRO 6– Distribuição dos Morfotipos.

	DENOMINAÇÃO	MORFOTIPOS	N° DE ESPECÍMES
1	<i>Annulitubus</i> spp.	M1-M7	1987
2	Tubícolas indefinidos	M8	9
3	Serpulídeos	M9-M10	204
4	Cornulitídeos	M11	2
5	Polychaeta aglutinante	M12	1

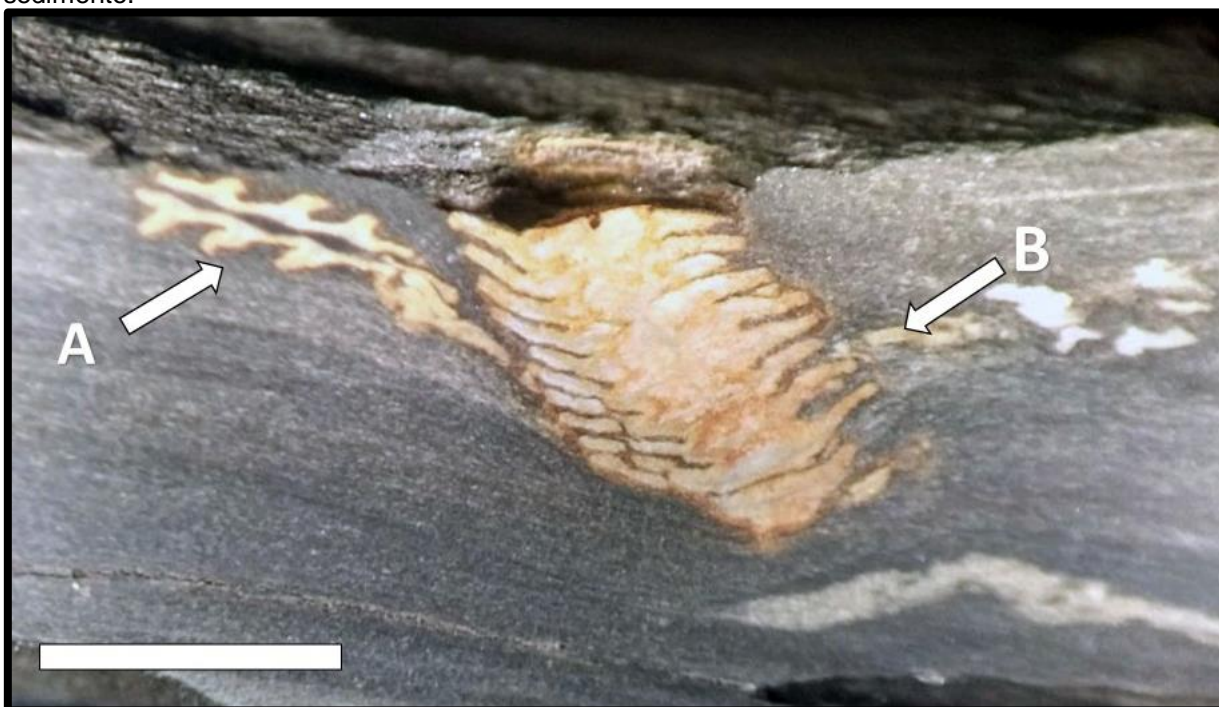
Fonte: A autora.

5.2 ONTOGENIA

Como a definição dos espécimes é realizada com base unicamente na morfologia do tubo preservado, a seleção das amostras como pertencentes ou não ao grupo de vermes tubícolas foi realizada através da observação das características morfológicas representadas, observando justamente o formato tubular na maioria dos organismos. Outra característica observada nas amostras analisadas foi a presença de câmara de vida (Figura 8), estrutura identificada como o local onde verme habita

dentro do tubo produzido, por exemplo nos cornulítídeos (VINN; MUTVEI, 2005), entre outros, mas também em tentaculitoídeos (COMNISKEY, 2016). No entanto, conforme Comniskey (2016), os espécimes aqui estudados não representam o último grupo mencionado, pois apresentam algumas diferenças morfológicas como anéis fortemente deformados, conchas compridas e encurvadas, muito diferente dos tentaculitoídeos.

FIGURA 8- Detalhe da câmara de vida observada nos espécimes analisados: A- Câmara de vida não preenchida por sedimento; B – Espécime em corte transversal, com a câmara de vida preenchida por sedimento.



Fonte: A autora. Escala: 1 cm. Foto: D. Sedorko.

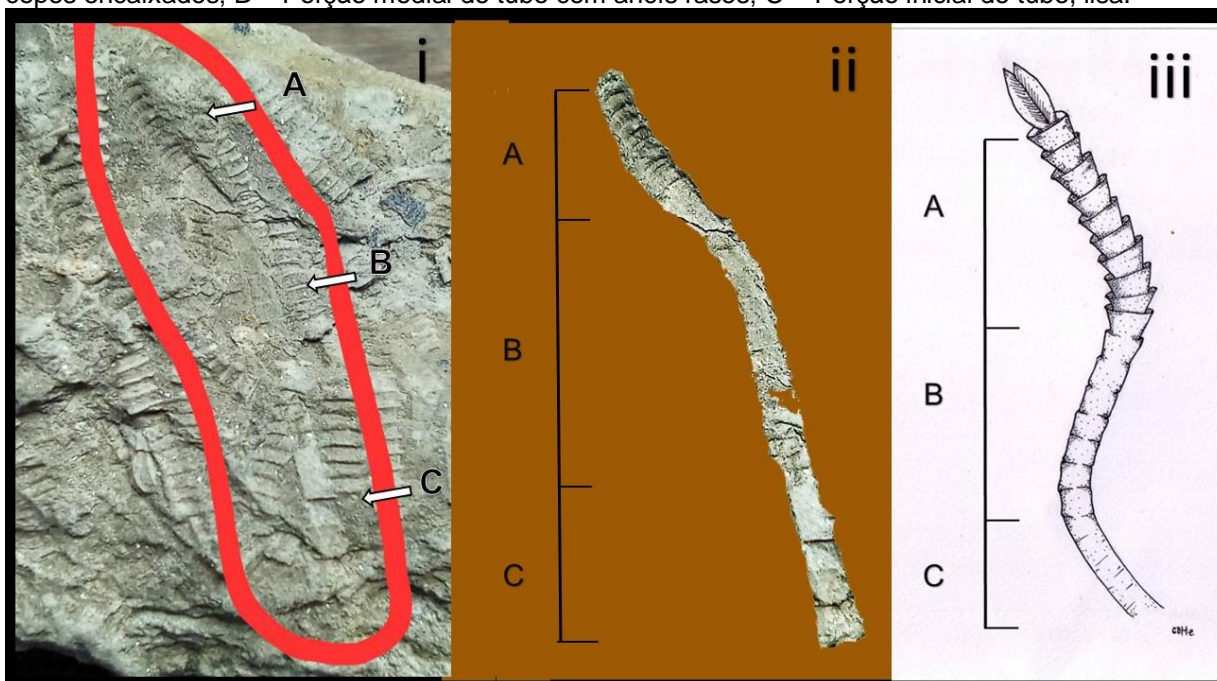
Observando que a maioria dos morfotipos pertence ao táxon *Annulitubus* spp., o fato de apresentar sete morfotipos distintos não significa necessariamente a representação de sete espécies diferentes. E durante a análise dos diversos espécimes estudados essa especulação é confirmada, através da observação de amostras contendo espécimes com a presença de mais de um morfotipo (Figura 9 – i e ii). Ou seja, organismos em que são verificadas variações morfológicas ao longo do tubo, representando três morfotipos distintos no mesmo indivíduo, ao longo do comprimento.

Tal fato na verdade pode estar relacionado a tendenciamentos preservacionais, onde diferentes partes de um mesmo organismo foram separadas durante o processo de Bioestratinomia, por exemplo. Inclusive essa variação

morfológica é verificada ao longo do tubo em poliquetas tubícolas atuais (ROUSE, 2001), representando os diferentes estágios de secreção dessa estrutura pelo animal.

Assim, propõem-se a ocorrência de um único organismo, com três estágios de desenvolvimento do tubo distintos (Figura 9 - iii).

FIGURA 9— i: Amostra MPI 13583 contendo um tubo completo de *Annulitubus* sp; ii: Amostra MPI 13583 com o tubo completo isolado; iii: Esboço inicial da representação artística do tubo completo de *Annulitubus* spp.: A – Porção final do tubo com anéis bem marcados, com a forma característica de copos encaixados; B – Porção medial do tubo com anéis rasos; C – Porção inicial do tubo, lisa.



Escala: 1 cm. Desenho: G. Goltz (2022).

5.3 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Classe Tentaculitida Bouček, 1964

Ordem Cornulitida Bouček, 1964

Família Cornulitidae Fisher, 1962

Gênero *Cornulites* Schlotheim, 1820

Espécie tipo. *Cornulites serpularius* Schlotheim, 1820, Siluriano, Suécia.

Cornulites auxilium sp. nov.

Figura 10

Diagnose: Pequeno tubo encurvado na base. Coberto por pequenas e finas anelações. Interespaços entre a superfície anular espesso e plano.

Descrição: Concha tubícola levemente encurvada em direção a base da concha. Comprimento da concha entre 3 a 8 mm e diâmetro da abertura variando de 2 a 4,5 mm. Recobertas internamente e externamente por anelações perpendicularmente, finas e arredondadas. O interespaço é espesso e raso, possui de 0,05 e 1 mm. Verificou-se a presença de linhas de crescimento, próximas a região da abertura. Um dos espécimes (a) apresentava-se inteiro, com a parte juvenil e adulta, enquanto que o espécime desarticulado (b), apenas a parte adulta, visto a presença da abertura. No espécime a, verificou-se o ápice levemente arredondado e abrupto. Não foram observadas estrias ao longo da concha. Os dois espécimes encontravam-se encrustado ao substrato.

Discussão: O espécime analisado não pode ser tratado como um tentaculitoideo por apresentar estrias longitudinais ao longo do tubo, anulações arredondadas em direção da abertura, nestas anulações apresentam cristas. Diferentemente dos tentaculitoideos, os cornulítideos apresentam o tubo amplamente inflado, com diâmetro de abertura superior que os tentaculitoideos. A nova espécie descrita difere de outros cornulítideos já conhecidos na literatura, principalmente pelo seu tamanho, forma de anulação e curvatura em sua base. Apresenta tamanho semelhante a *Cornulites semiapertus* Öpik (1930, p. 8, fig. 1: 1) e *Cornulites baranovi* Vinn e Toom (2020 p. 69, fig. 2; 3,1-3,5), mas difere por apresentar o caractere de curvatura na base da concha, e estrias muito sutis. Essas estrias sutis são semelhantes as verificadas em alguns espécimes de *Cornulites cellulosus* Herringshaw *et al.* (2006, p. 686, Figs. 1B, 2C-J, 4A-M, 5A-G, 6A-B, 9A-B), entretanto, os espaços entre as microvilosidades são encontrados em maior proporção no espécime aqui estudado, e o ápice encontra-se mais arredondado e abrupto do que as espécies conhecidas.

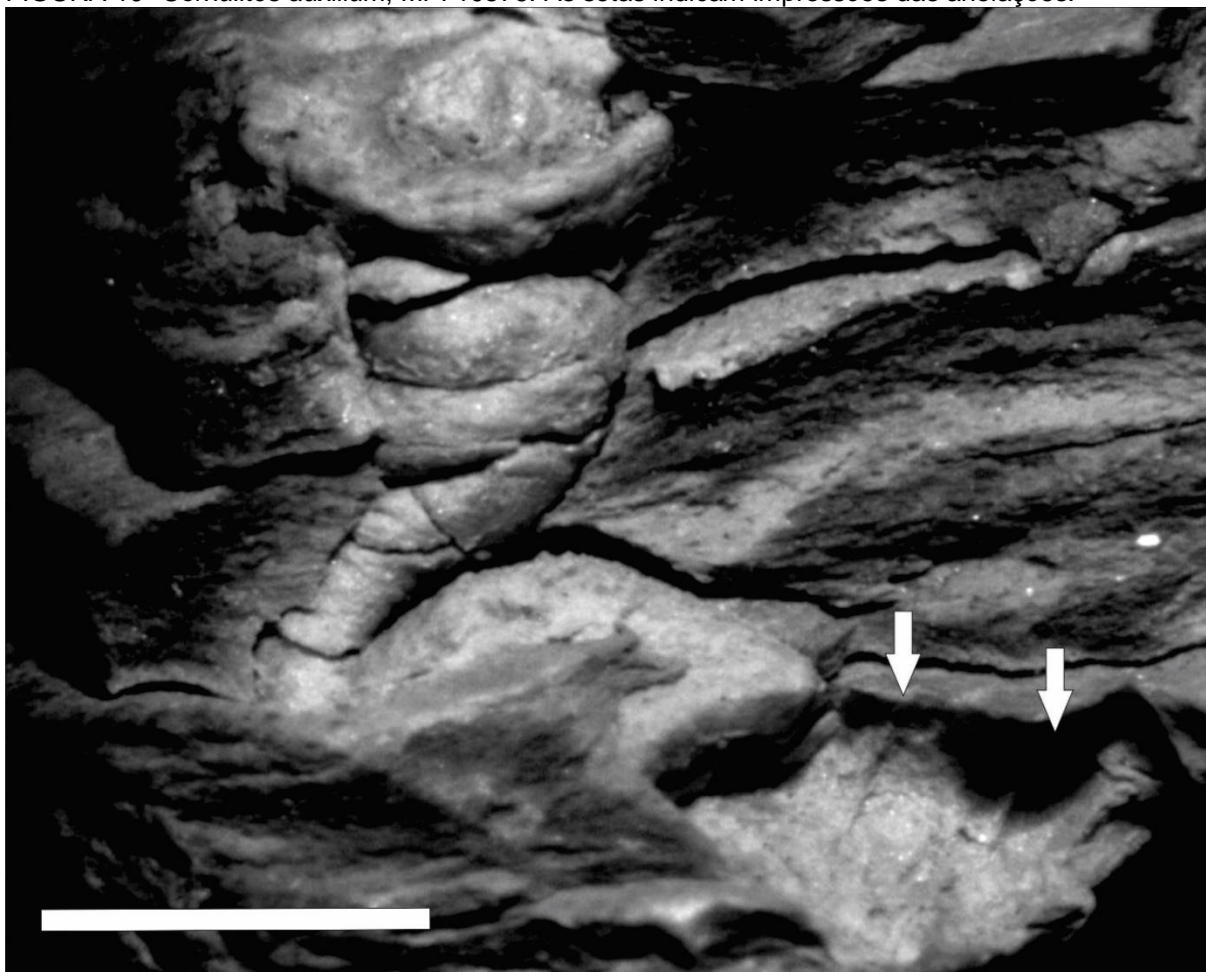
Etimologia: Do latim *auxilium*, ajuda, em referência ao afloramento que leva em seu nome a palavra 'amparo'.

Material: Dois espécimes, uma amostra inteira e outra fragmentada. *Holótipo* - MPI 10576. *Parátipo* - MPI 11949.

Distribuição geográfica: Municípios de Tibagi e Arapoti, Estado do Paraná, sub-Bacia Apucarana, Bacia do Paraná.

Distribuição estratigráfica: Emsiano – EoGivetiano.

FIGURA 10- *Cornulites auxilium*, MPI 10576. As setas indicam impressões das anelações.



Fonte: A autora. Escala: 0,5 cm.

5.3.1 Discussão Siboglinidae

Para refinar ainda mais a proposta de identificação dos espécimes aqui abordados, ao considerar o registro de novo gênero e espécie de poliqueta, *Annulitubus mutveii* (VINN *et al.*, 2016), para o Devoniano paranaense, algumas discussões são necessárias. Sobre esse registro, apesar dos autores classificarem o organismo como pertencente à classe Polychaeta, os níveis de classificação inferiores não são mencionados. Ao verificar o registro no site *World Polychaeta Database*, o novo gênero e espécie estão inseridos na subclasse *Polychaeta Incertae sedis* e na infraclasse *Polychaeta Fossils Incertae sedis*, mesmo táxon onde estão inseridos gêneros pré-cambrianos, como *Cloudina* e *Hyolithellus*, que também apresentam morfologia tubular.

Ainda sobre o registro, os autores mencionam as características diagnósticas utilizadas para a classificação, justificando a identificação como anelídeos devido a

morfologia do tubo e na classe Polychaeta pela aparente flexibilidade anterior dos tubos analisados. Curiosamente, em seu material complementar, os autores sugerem a possibilidade de a espécie estar inserida dentro da Ordem Sabellida Levinsen, 1883, ordem que inclui famílias já bastante mencionadas aqui, como Serpulidae e Siboglinidae.

Considerando apenas a morfologia externa do tubo, em um primeiro momento os organismos estudados realmente se assemelham muito aos vestimentíferos atuais (táxon da família Siboglinidae), principalmente pela morfologia flangeada dos tubos (WEBB, 1971). Entretanto, como apresentado, não podem ser classificados como tais pois não apresentam características diagnósticas suficientes para essa identificação. Mas, seguindo a consideração de Vinn *et al.* (2016), que definem a espécie *Annulitubus mutveii* como pertencente a ordem Sabellida, neste trabalho propõem-se a classificação destes organismos como pertencentes a família Siboglinidae. Essa proposta é justificada por dois pontos, explicados a seguir.

Primeiramente, além da semelhança morfológica evidenciada, a variação dessa morfologia ao longo do tubo produzido pelo animal aqui estudado (Figura 9) é uma característica verificada entre organismos da família Siboglinidae (WEBB, 1971; ROUSE, 2001). Um fato importante a ser considerado é de que a classificação de *Annulitubus mutveii* foi baseada em apenas uma parte do animal, assim, deve-se considerar a morfologia do tubo completo.

O segundo ponto que justificaria a classificação desses organismos como pertencentes à família Siboglinidae é a evidência de se tratarem de vermes tubícolas quimiossymbiontes, assim como apresentado no capítulo a seguir.

6 IMPLICAÇÕES BIOESTRATIGRÁFICAS E PALEOECOLÓGICAS

Devido à baixa amostragem dos demais táxons (*Serpulites* sp., *Cornulites auxilium* e *Polychaeta* aglutinante) estudados em comparação ao táxon *Annulitubus* (assim como demonstrado no Quadro 6), análises tafonômicas, bioestratigráficas e paleoecológicas consideram principalmente esse táxon mais abundante.

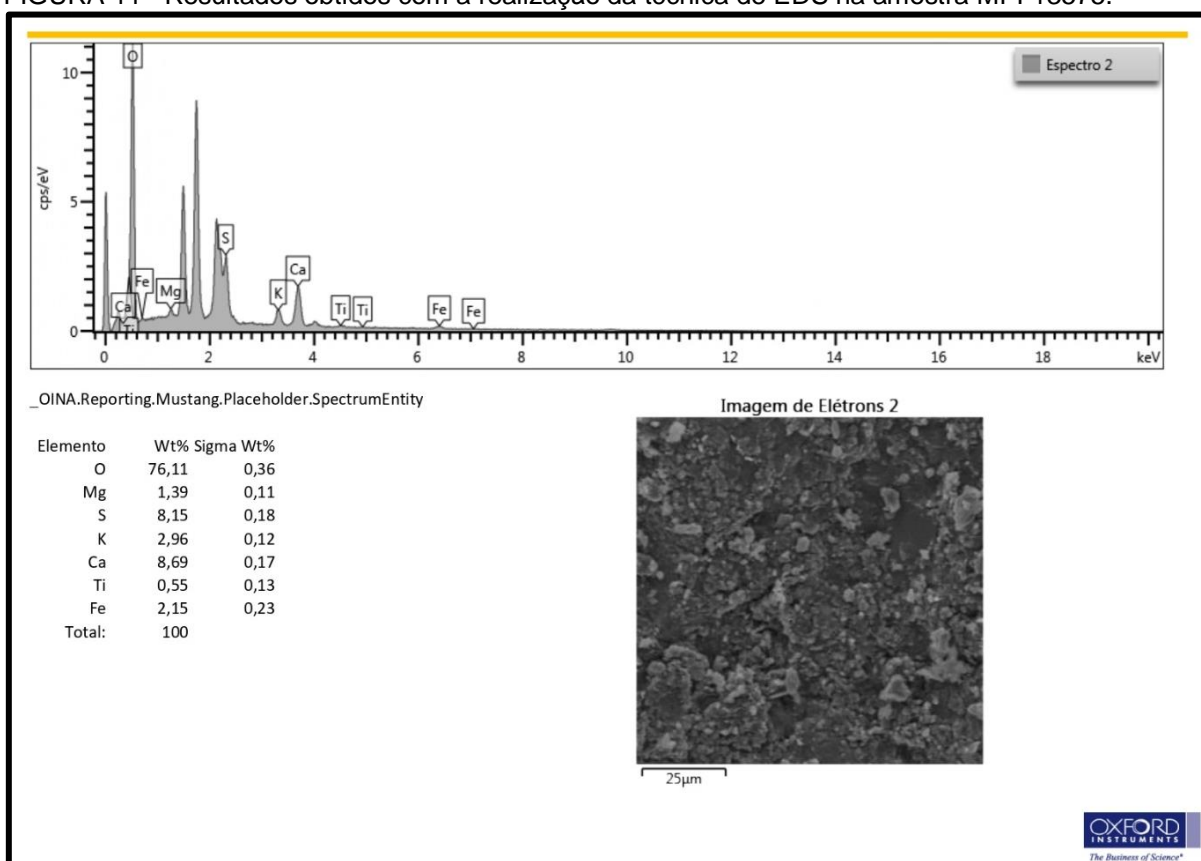
6.1 ECOLOGIA E MODO DE VIDA

As análises tafonômicas das amostras contendo *Annulitubus* spp., demonstram duas formas de preservação distintas:

1. os espécimes foram soterrados próximo ao sítio de vida, em grandes quantidades e aninhados, muitas vezes aparentemente fragmentados (supostamente pela fragilidade original do tubo). Refletindo sobre a morfologia completa do tubo desses animais, apresentada anteriormente, entende-se que na verdade esses tubos encontram-se desarticulados. A falta de extremidades de fixação diferenciadas, somado ao fato da superposição dos tubos em arranjo quase sempre caótico, sugerem que os organismos originais tenham sido rapidamente soterrados por depósitos de *obrution* como resultado de tempestades em regiões de maior profundidade.
2. os espécimes foram soterrados próximo ao sítio de vida, isolados, muitas vezes fragmentados, achatados ou não (supostamente pela fragilidade original do tubo) e desarticulados.

Além disso, essa primeira forma de preservação desses organismos é abundante em afloramentos que sugerem uma história paleoambiental no registro pós-Kačák, ou seja, são coletados principalmente em ambientes pós-extinção no Devoniano Médio, quando a Província declina e há a presença de assembleia fóssil reliquiar da Província Malvinocáfrica. Finalmente, a técnica de EDS apontou a presença de enxofre nas amostras analisadas (Figura 11).

FIGURA 11– Resultados obtidos com a realização da técnica de EDS na amostra MPI 13575.



Há dados de vermes tubícolas atuais capazes de capturar enxofre na forma de sulfeto, e também CO_2 das águas circundantes, que são transferidos para bactérias das quais são hospedeiros, que utilizam o sulfeto e o CO_2 para produzir compostos orgânicos, estabelecendo assim uma relação de quimiossíntese (DUBILIER *et al.*, 2008; RICKLEFS; RELYEA, 2016). Assim, considerando os ambientes em que esses organismos ocorrem em maior abundância, bem como a presença de enxofre nas amostras analisadas, propõem-se aqui a ocorrência de organismos quimiossimbiontes ou seja, animais que são associados a bactérias quimiotróficas.

Dubilier *et al.* (2008) destacam a presença de comunidades quimiossimbiontes tanto em águas rasas quanto profundas, entretanto há a diferença de dominância nesses ambientes distintos, sendo que ambientes de águas profundas são dominados por quimiossimbiontes e seus hospedeiros em comparação com outros grupos. Além disso, Dubilier *et al.* (2008) também mencionam que em habitats quimiossintéticos em que os animais ocorrem o oxigênio deve estar presente, porque animais de vida livre só podem tolerar anoxia por um período limitado de tempo. Logo, cabe destacar que a presença ou ausência de oxigênio independe para a permanência de

quiomissimbiontes e seus hospedeiros em determinados ambientes. Sendo assim esses indivíduos podem ocorrer tanto na presença quanto na falta desse elemento. Considerando a aparente abundância desses organismos, em comparação aos demais organismos típicos da fauna em ambientes pós extinção, o fato de os mesmos serem hospedeiros de bactérias quimioautotróficas justificaria tal fato, já que esses indivíduos dependeriam, em um primeiro momento, de oxigênio e alimento por suspensão para sua sobrevivência, nesses paleoambientes estressados.

Observa-se que o elemento enxofre não aparece nas demais amostras analisadas (Figuras 12, 13 e 14), assim, por se tratar de uma análise pontual, com baixa amostragem, considera-se importante a continuação dessas análises de composição química, considerando a presença dos demais elementos, e eliminando possibilidades de tendenciamentos.

FIGURA 12- Resultados obtidos com a realização da técnica de EDS na amostra MPI 11810.

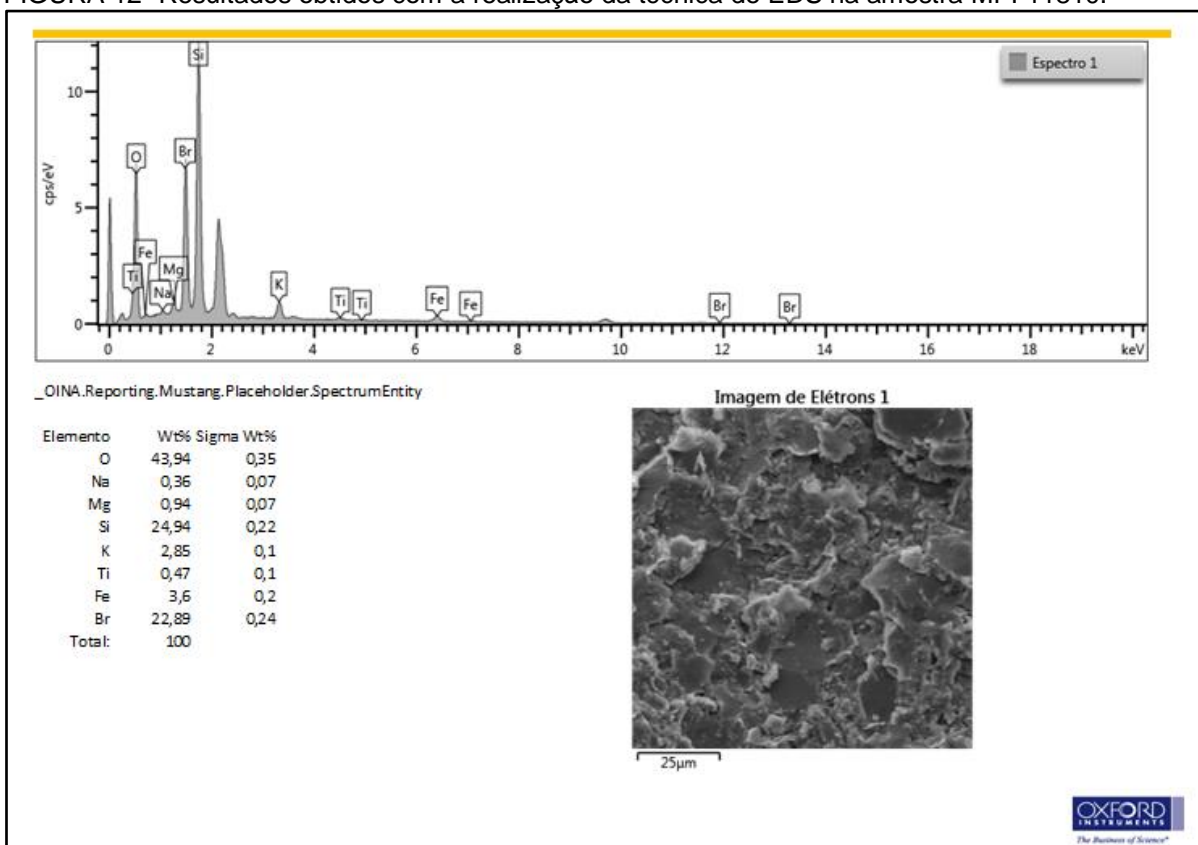


FIGURA 13 - Resultados obtidos com a realização da técnica de EDS na amostra MPI 13582.

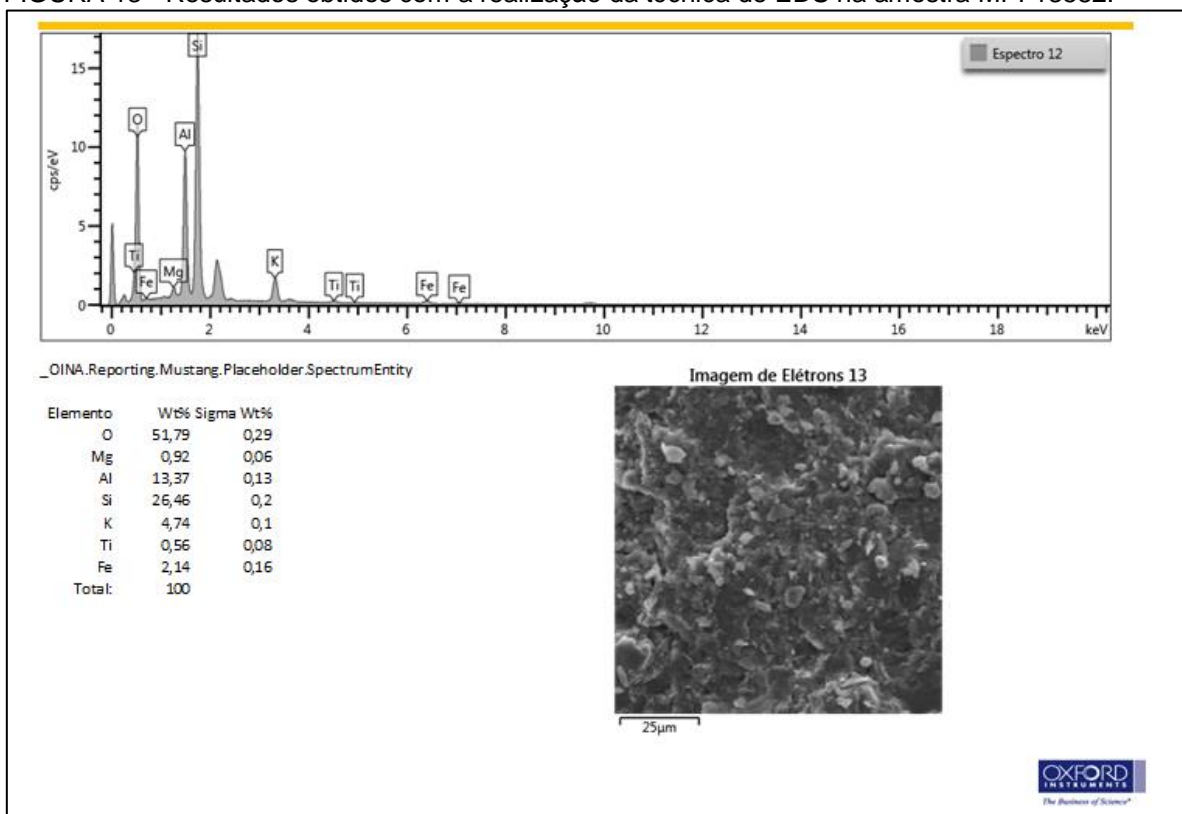
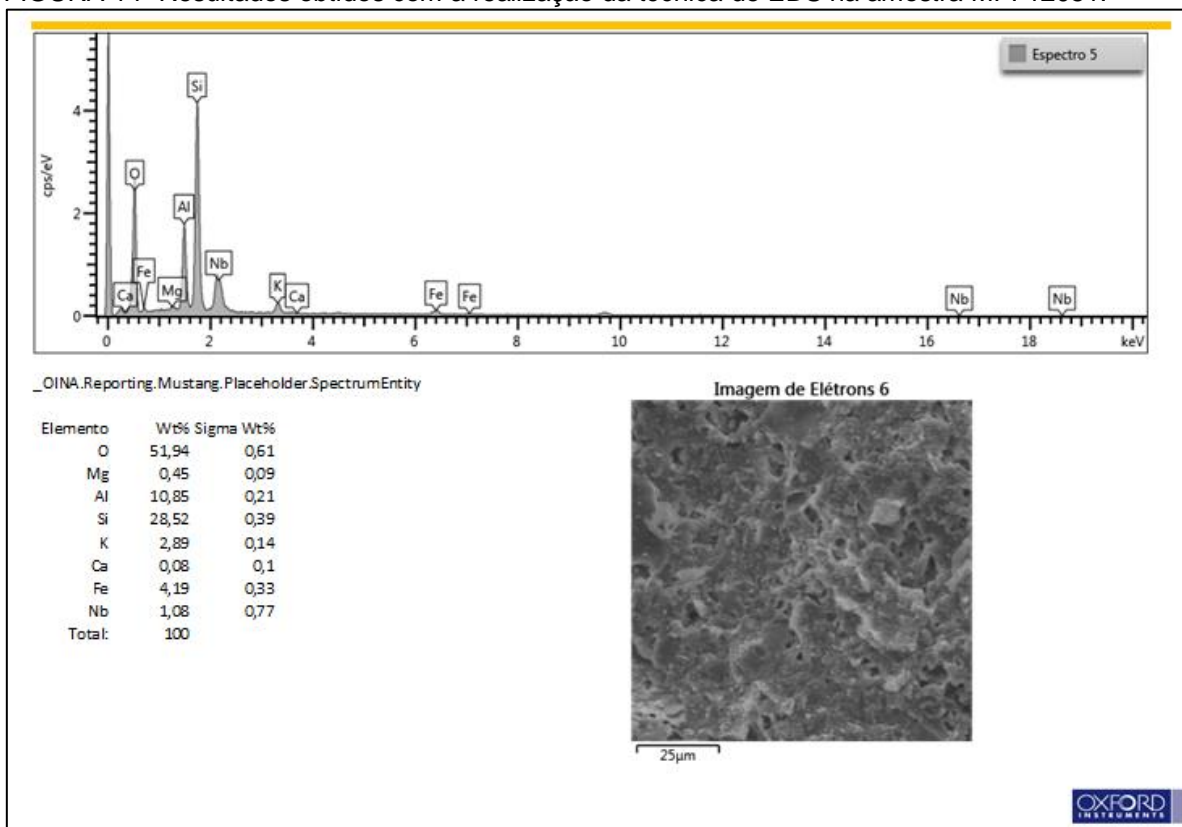


FIGURA 14- Resultados obtidos com a realização da técnica de EDS na amostra MPI 12051.



6.2 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

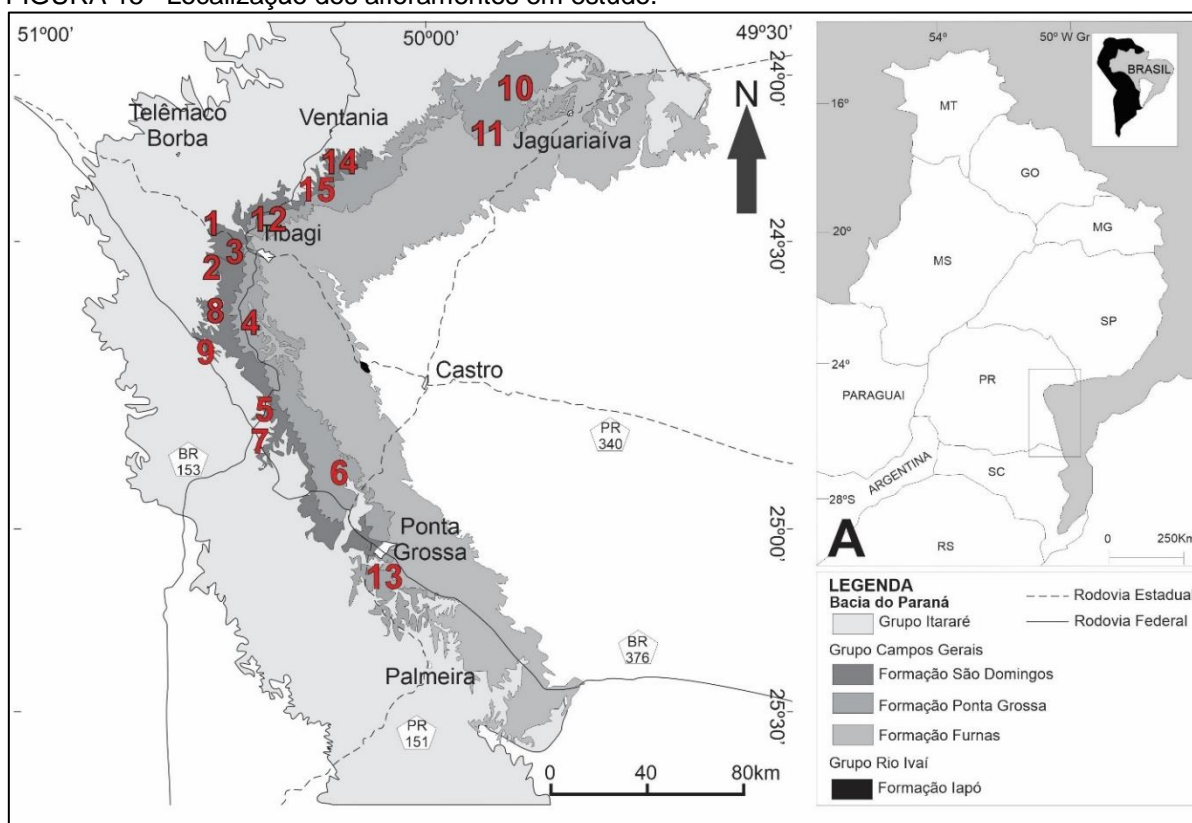
Os afloramentos onde foram identificados fósseis de vermes tubícolas concentraram-se nos arredores dos municípios de Arapoti, Tibagi e Ponta Grossa, no estado do Paraná, totalizando 15 afloramentos. Informações relacionadas a localização, bem como aos taxa relacionados a esses afloramentos, podem ser observadas no Quadro 7 e sua distribuição geográfica pode ser verificada no mapa da Figura 15.

QUADRO 7– Localização dos afloramentos onde ocorrem vermes tubícolas

Ponto	Afloramento	Município	Coordenadas geográficas	Taxa
1	São Bento	Tibagi	S 24° 44' 34.49" O 50° 54' 36.89"	<i>Annulitubus</i>
2	Santa Rosa	Tibagi	S 24°33'26.90" O 50°31'43.25"	<i>Annulitubus</i>
3	Sítio Wolf	Tibagi	S 24° 33' 42" O 50° 31' 00"	<i>Annulitubus</i>
4	BR 153 Km 220	Tibagi	S 24° 38' 2.19" O 50° 27' 40.35"	<i>Annulitubus</i>
5	Xaxim BR 153 Km 237	Tibagi	S 24° 45' 52" O 50° 28' 07"	<i>Annulitubus</i> ; <i>Cornulites</i> ; <i>Serpulites</i>
6	Fazenda da Guarda	Tibagi	S 24° 81' 87.67" O 50° 36' 33.02"	<i>Annulitubus</i>
7	Alto do Amparo	Tibagi	S 24° 74' 28.8" O 50° 53' 47.9"	<i>Annulitubus</i>
8	Rio Barreiro	Tibagi	S 24° 71.04' 89.70" O 50° 55.45' 31.64"	<i>Annulitubus</i>
9	BR 376 Km 424	Tibagi	S 24° 70.90' 45.17" O 50°55.65' 34.16"	<i>Annulitubus</i>
10	Ponto 2	Arapoti	S 24° 10' 51.0" O 49° 47' 20.5"	<i>Annulitubus</i>
11	CEEP – topo	Arapoti	S 24° 11' 40.3" O 49° 47' 12.0"	<i>Cornulites</i>
12	Tibagi 2 PR-340 Km 270	Tibagi	S 24° 30' 5.55" O 50° 26' 42.90"	<i>Serpulites</i>
13	Desvio Ribas	Ponta Grossa	S 24° 24' 26.6" O 50° 20' 50.8"	<i>Serpulites</i>
14	Itaytyba	Tibagi	S 24° 30' 05.8" O 50° 26' 35.1"	<i>Annulitubus</i>
15	Aldeia dos pioneiros BR 153 Km 184	Tibagi	S 24° 24' 26.6" O 50° 20' 50.8"	<i>Polychaeta aglutinante</i>

Fonte: A autora.

FIGURA 15– Localização dos afloramentos em estudo.



Fonte: Adaptado de PALAIOS CNPq/UEPG.

6.3 DISTRIBUIÇÃO ESTRATIGRÁFICA

De acordo com os afloramentos nos quais ocorrem os vermes tubícolas, foi possível a plotagem desses animais ao longo dos perfis de alguns desses afloramentos. Como esta pesquisa se restringiu às amostras já depositadas no laboratório de estratigrafia e paleontologia, não envolvendo trabalho de campo, alguns desses afloramentos (Fazenda da Guarda, Rio Barreiro, BR 376 Km 424) não se encontram perfilados até o momento.

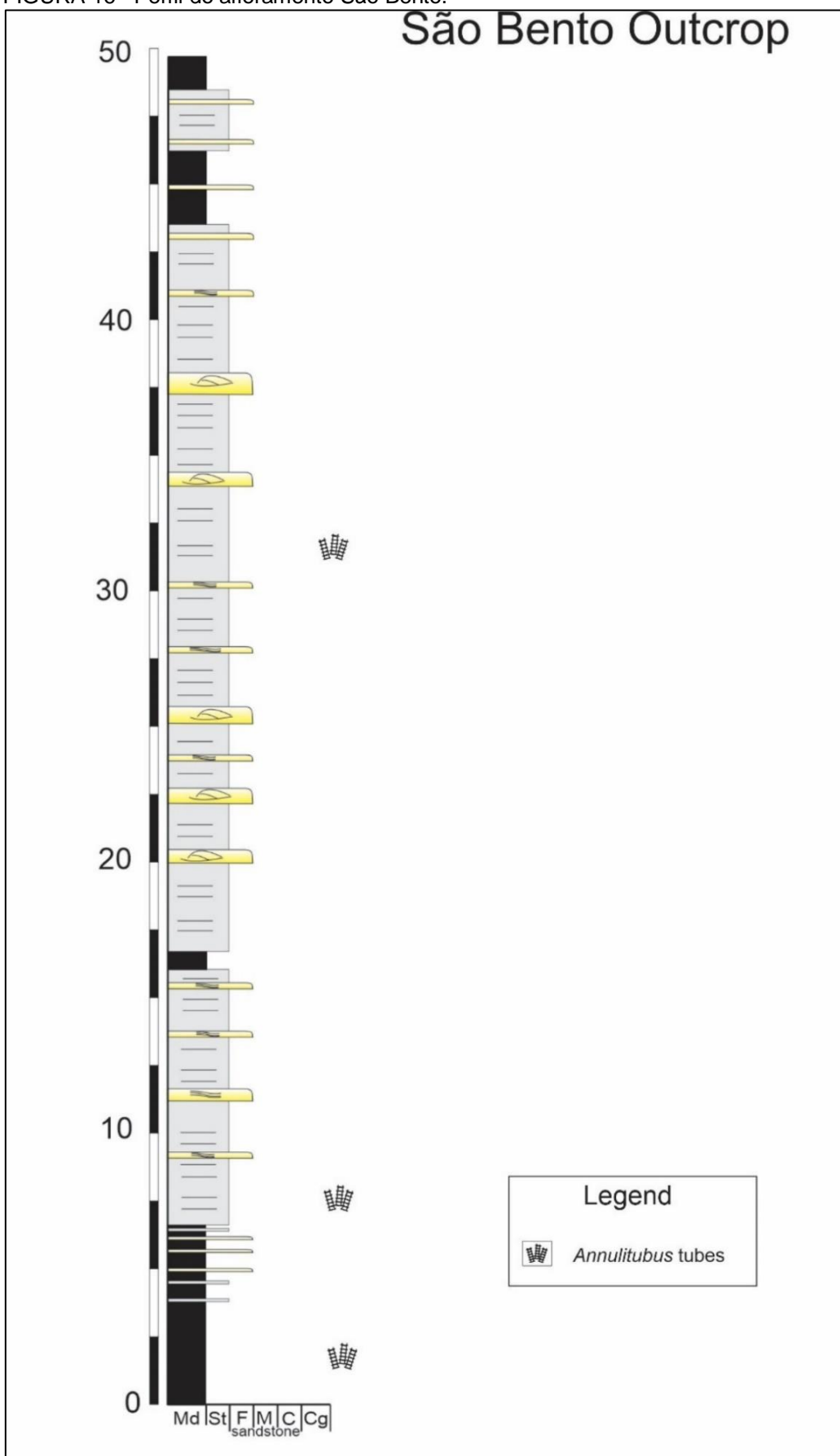
Sobre os perfis, a organização das informações sobre as amostras estudadas, principalmente sobre o controle estratigráfico realizado durante as coletas, possibilitou a realização da distribuição dos táxons nos afloramentos. Através disso, foi possível a visualização de alguns pontos interessantes, ao observar os perfis das Figuras 16 e 21, percebe-se que o táxon *Annulitubus* sp. ocorre em diferentes tipos de sedimentos ao longo da seção colunar, estando presentes em argilitos, siltitos, arenitos e, em alguns casos, em folhelhos. Observa-se a ocorrência massiva do táxon no afloramento Santa Rosa (Figura 17), e sua presença de forma agrupada também nos afloramentos Sitio Wolf (Figura 18), Alto do Amparo (Figura 19) e Xaxim (Figura 21). Além disso, há

a variação numérica dos indivíduos desse táxon ao longo do perfil do afloramento Km 220 (Figura 20), no qual inicia-se de forma escassa, isolados, associados com a fauna típica e tornam-se abundantes conforme ocorrem variações nos paleoambientes, possíveis de observação também pela variação do sedimento. Nos demais afloramentos onde ocorrem *Annulitubus* sp. (Figura 22) os mesmos encontram-se de forma escassa e isolada.

O Afloramento Xaxim (Figura 21) registra a ocorrência dos táxons *Cornulites* sp. e *Serpulites* sp., além de *Annulitubus* sp. Também ocorre *Cornulites* sp. no afloramento CEEP (Figura 23), *Serpulites* sp. nos afloramentos Tibagi 2 e Desvio Ribas (Figuras 24 e 25), e um *Polychaeta* aglutinante no afloramento Aldeia dos Pioneiros (Figura 27), mas sem nenhuma peculiaridade em relação a variação dos sedimentos e abundâncias de indivíduos como ocorre em *Annulitubus* sp.

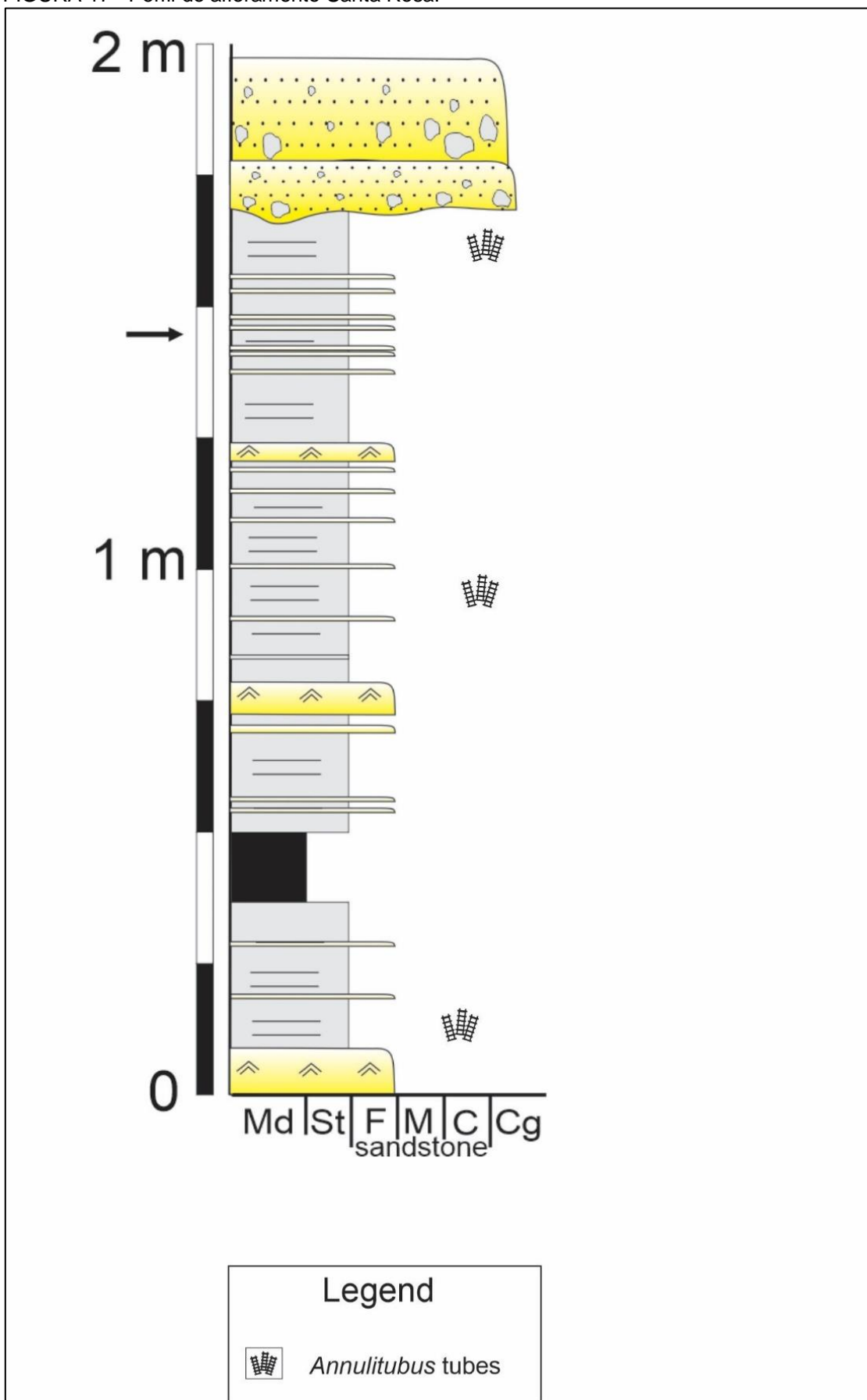
Todos os afloramentos estudados foram posicionados no arcabouço estratigráfico de sequências de Bergamaschi (1999) (Figura 28), possibilitando a visualização das ocorrências dos diferentes táxons analisados ao longo do tempo geológico.

FIGURA 16– Perfil do afloramento São Bento.



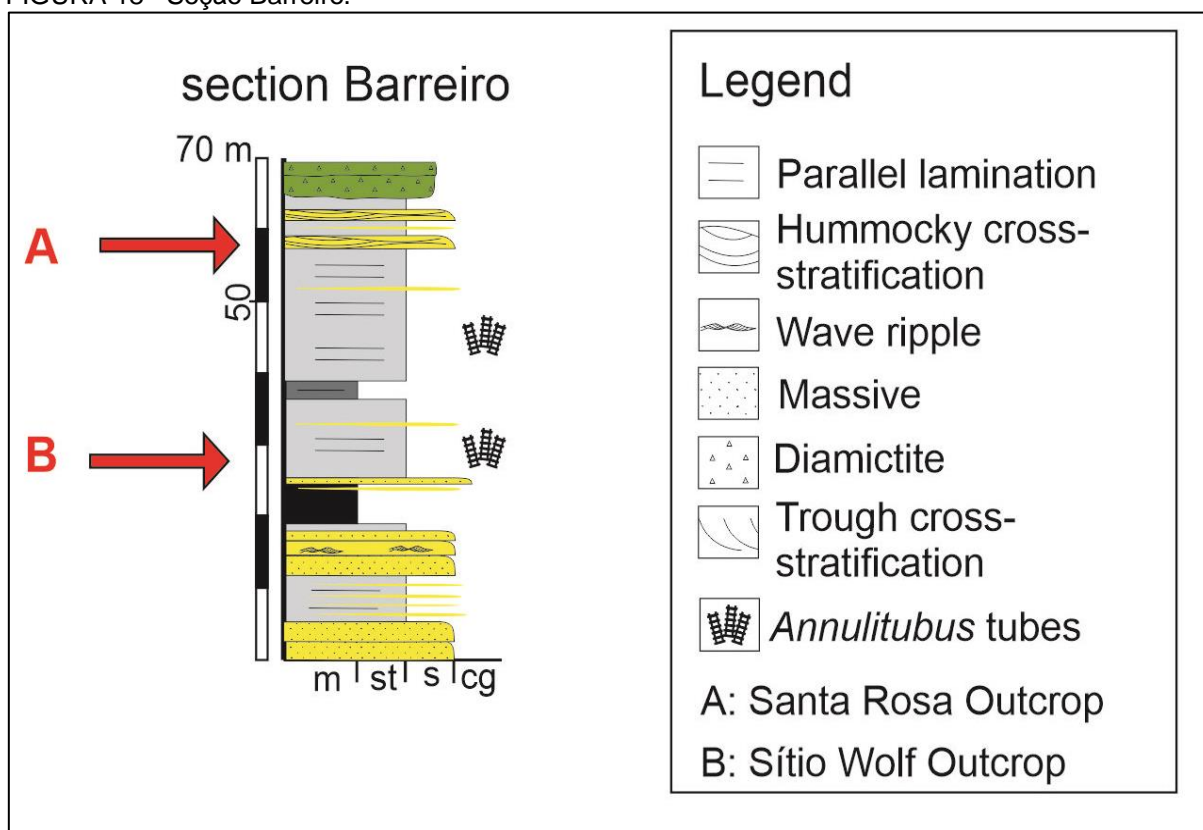
Fonte: Adaptado de PALAIOS CNPq/UEPG.

FIGURA 17– Perfil do afloramento Santa Rosa.



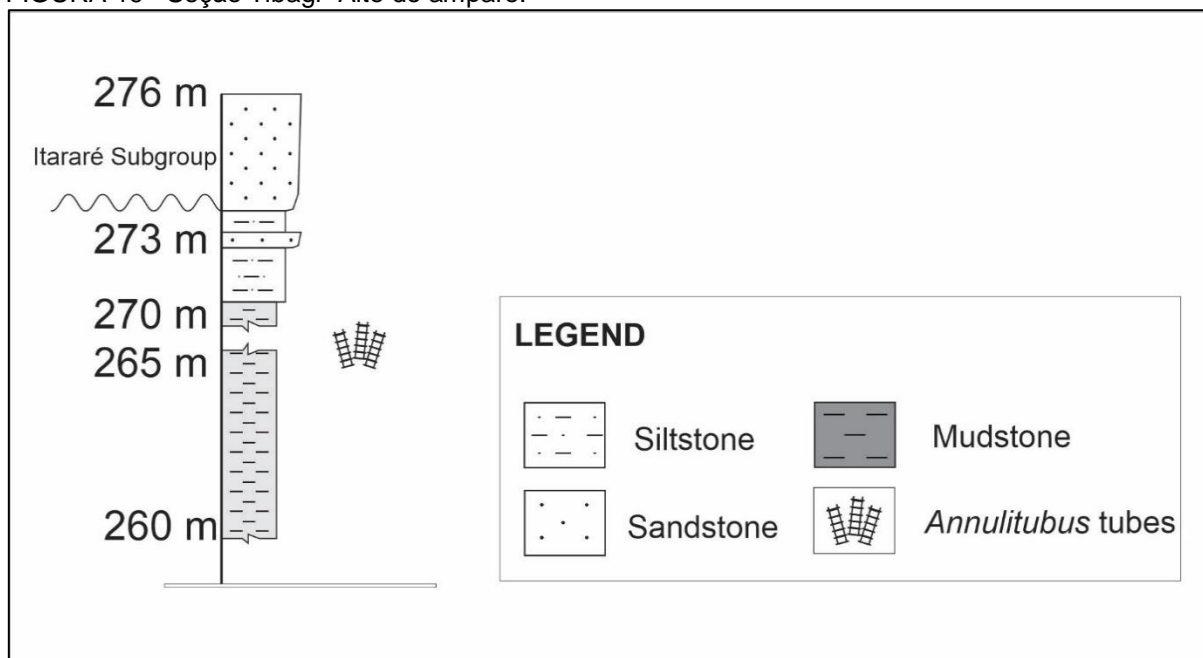
Fonte: Adaptado de PALAIOS CNPq/UEPG.

FIGURA 18– Seção Barreiro.



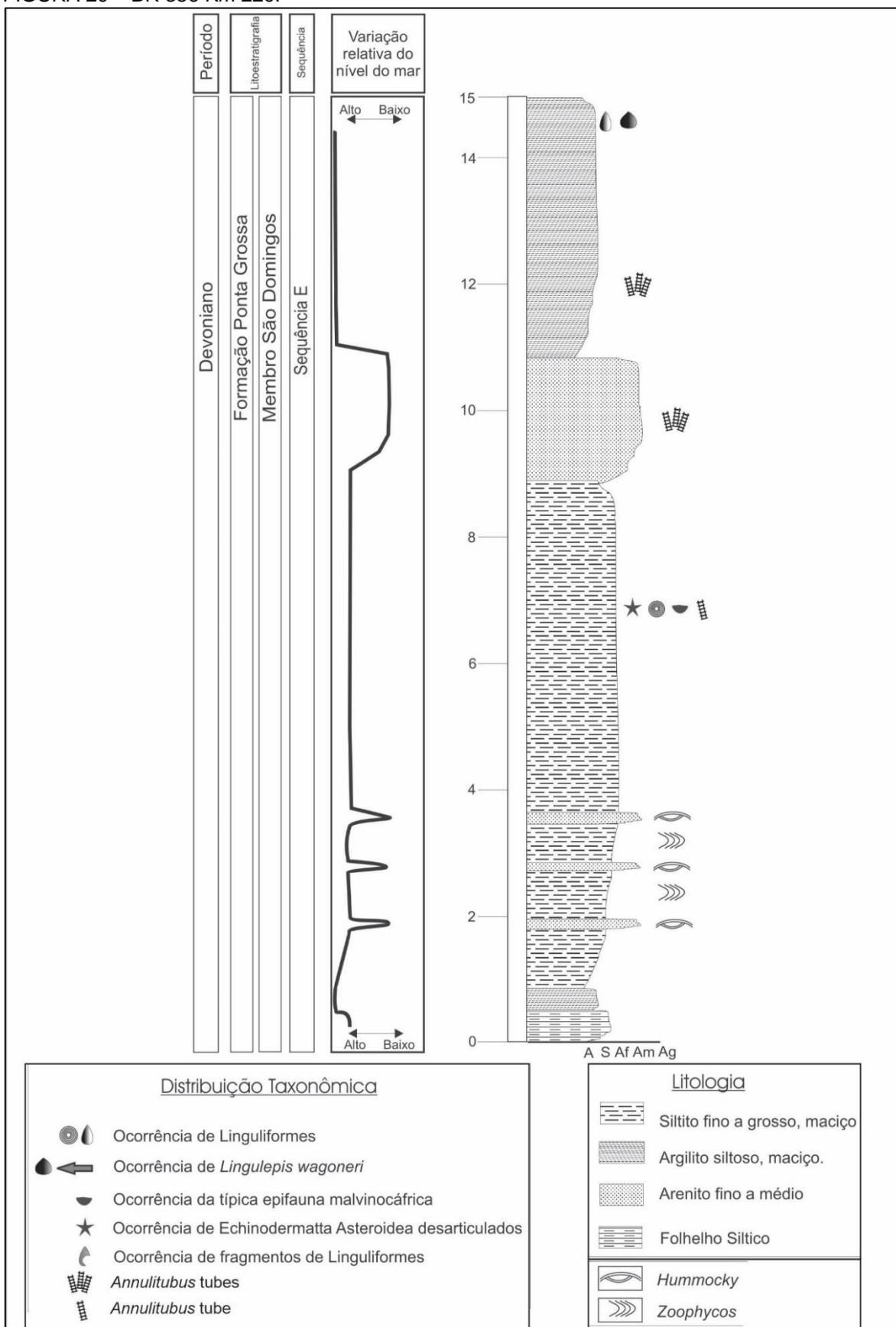
Fonte: Adaptado de PALAIOS CNPq/UEPG.

FIGURA 19– Seção Tibagi- Alto do amparo.



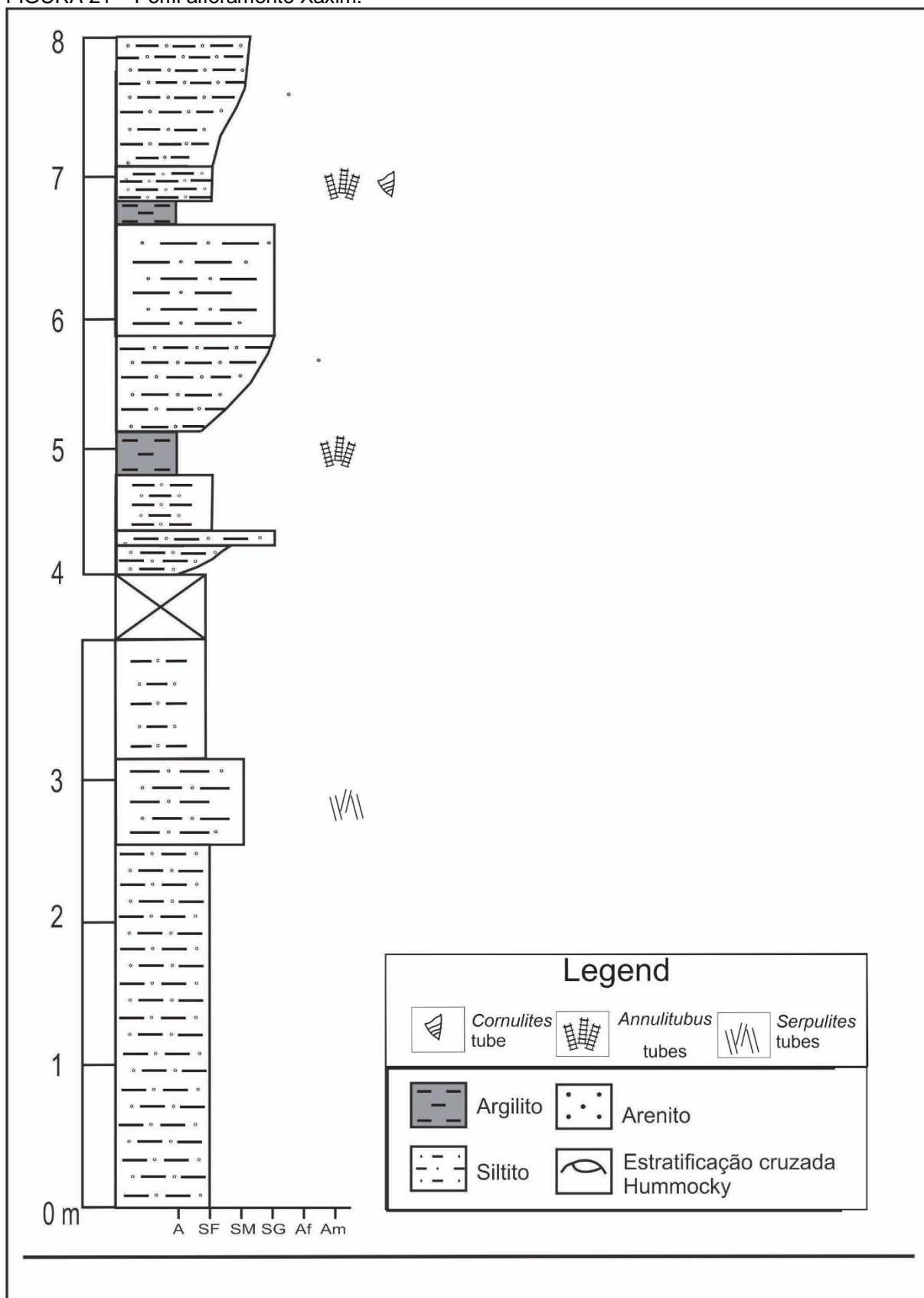
Fonte: Adaptado de PALAIOS CNPq/UEPG.

FIGURA 20 – BR 356 Km 220.



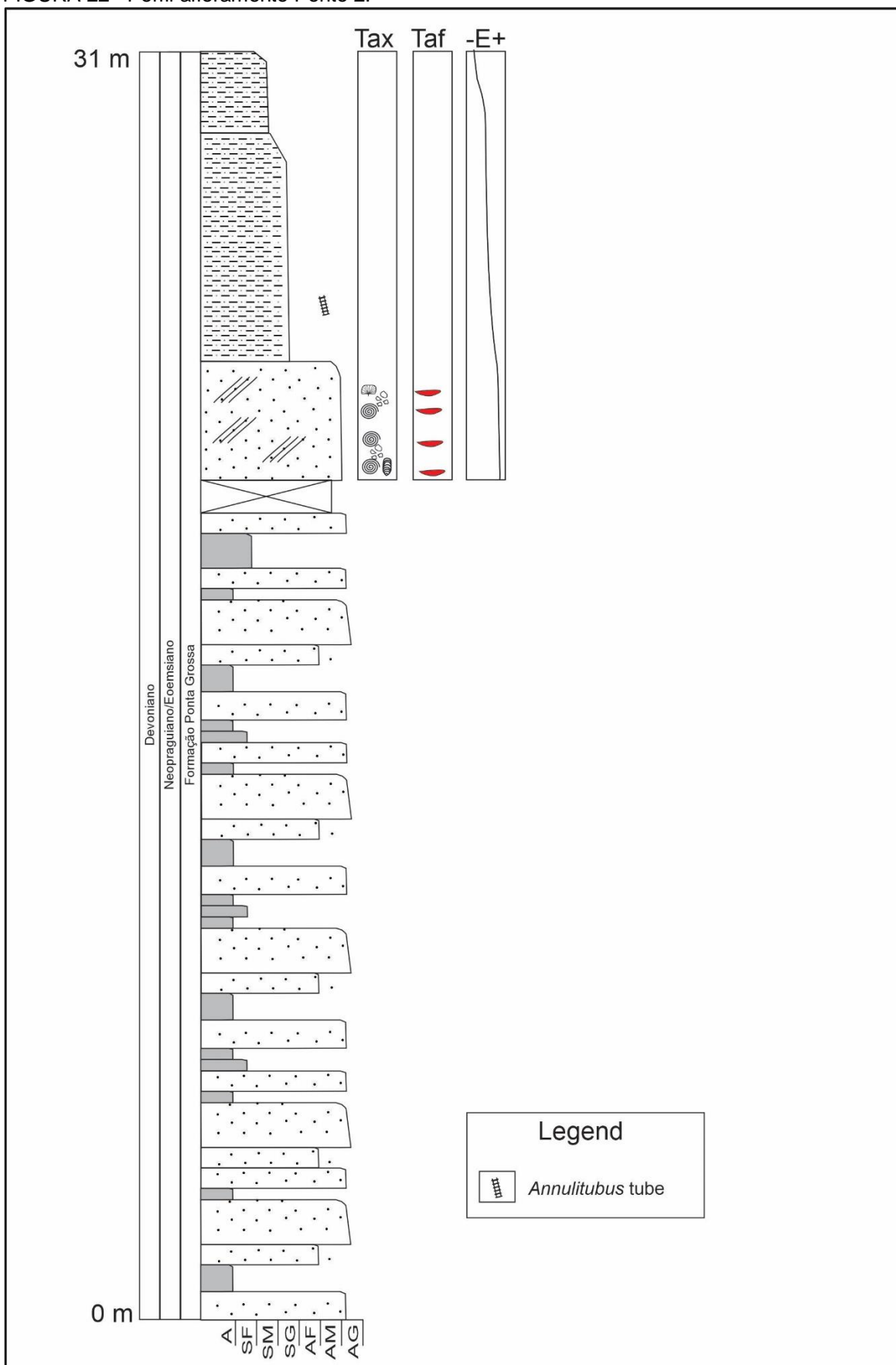
Fonte: Adaptado de PALAIOS CNPq/UEPG.

FIGURA 21 – Perfil afloramento Xaxim.



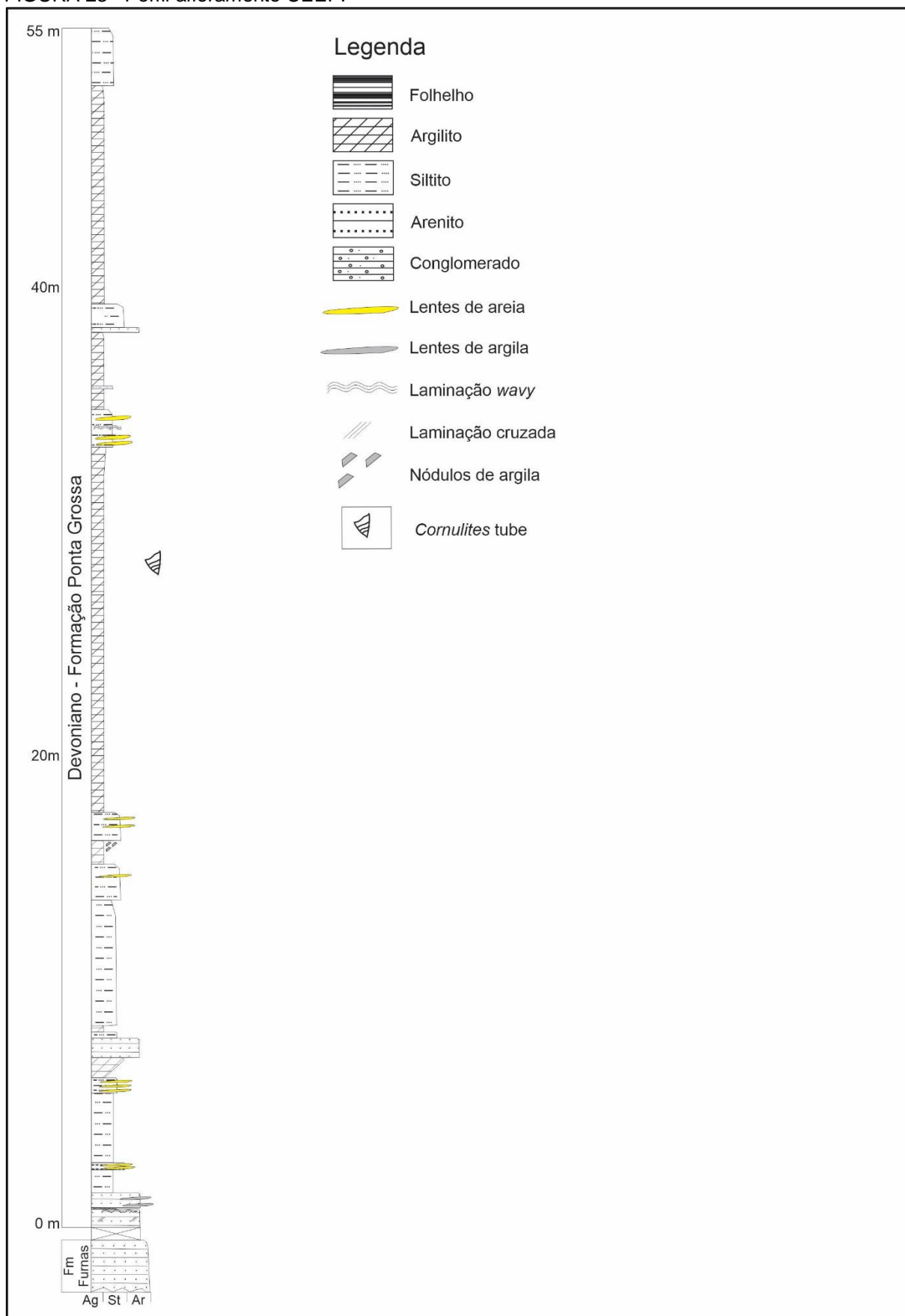
Fonte: Adaptado de PALAIOS CNPq/UEPG.

FIGURA 22– Perfil afloramento Ponto 2.



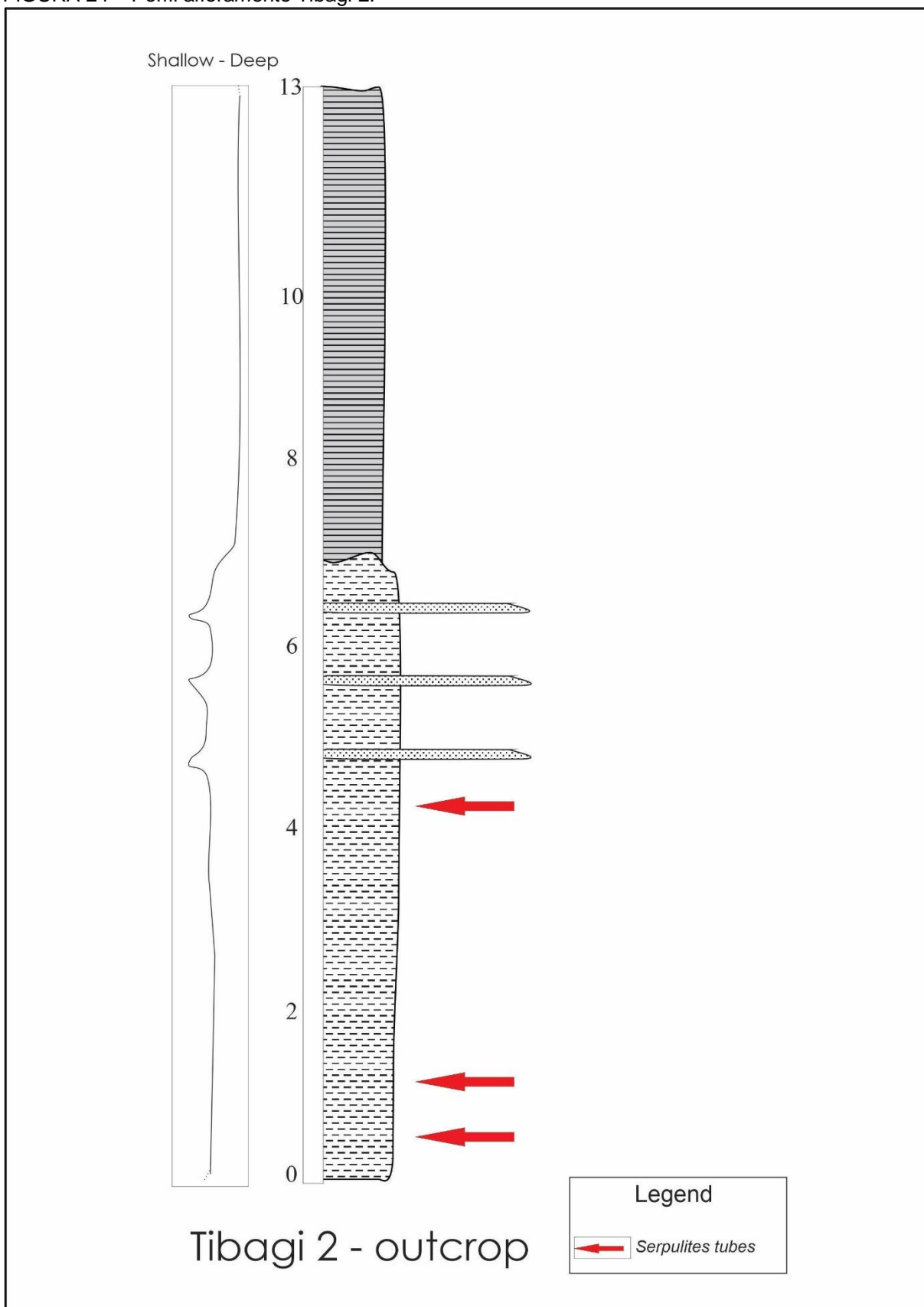
Fonte: Adaptado de Myszyński Junior, 2018.

FIGURA 23– Perfil afloramento CEEP.



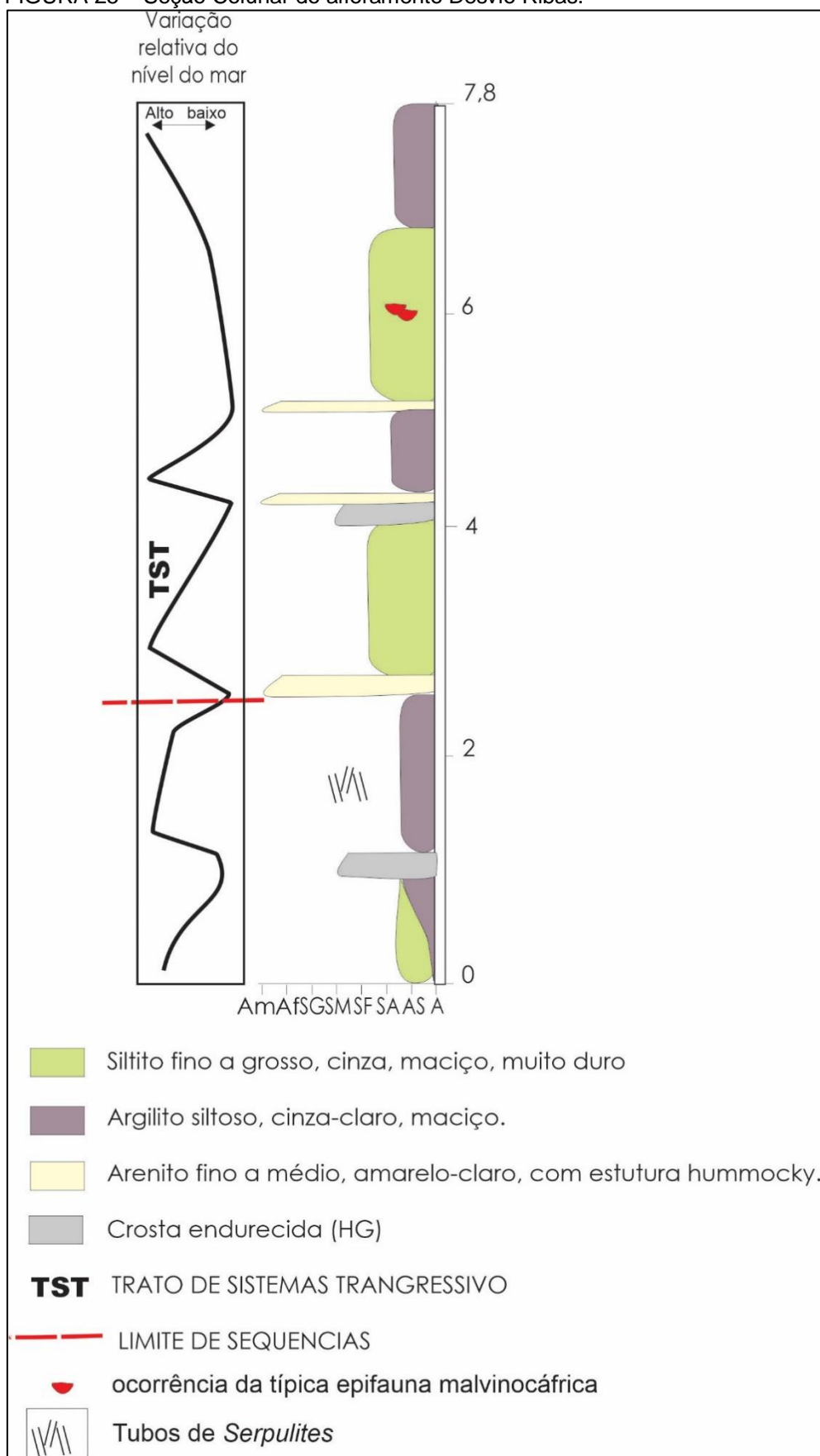
Fonte: Adaptado de Myszynski Junior, 2018.

FIGURA 24 – Perfil afloramento Tibagi 2.



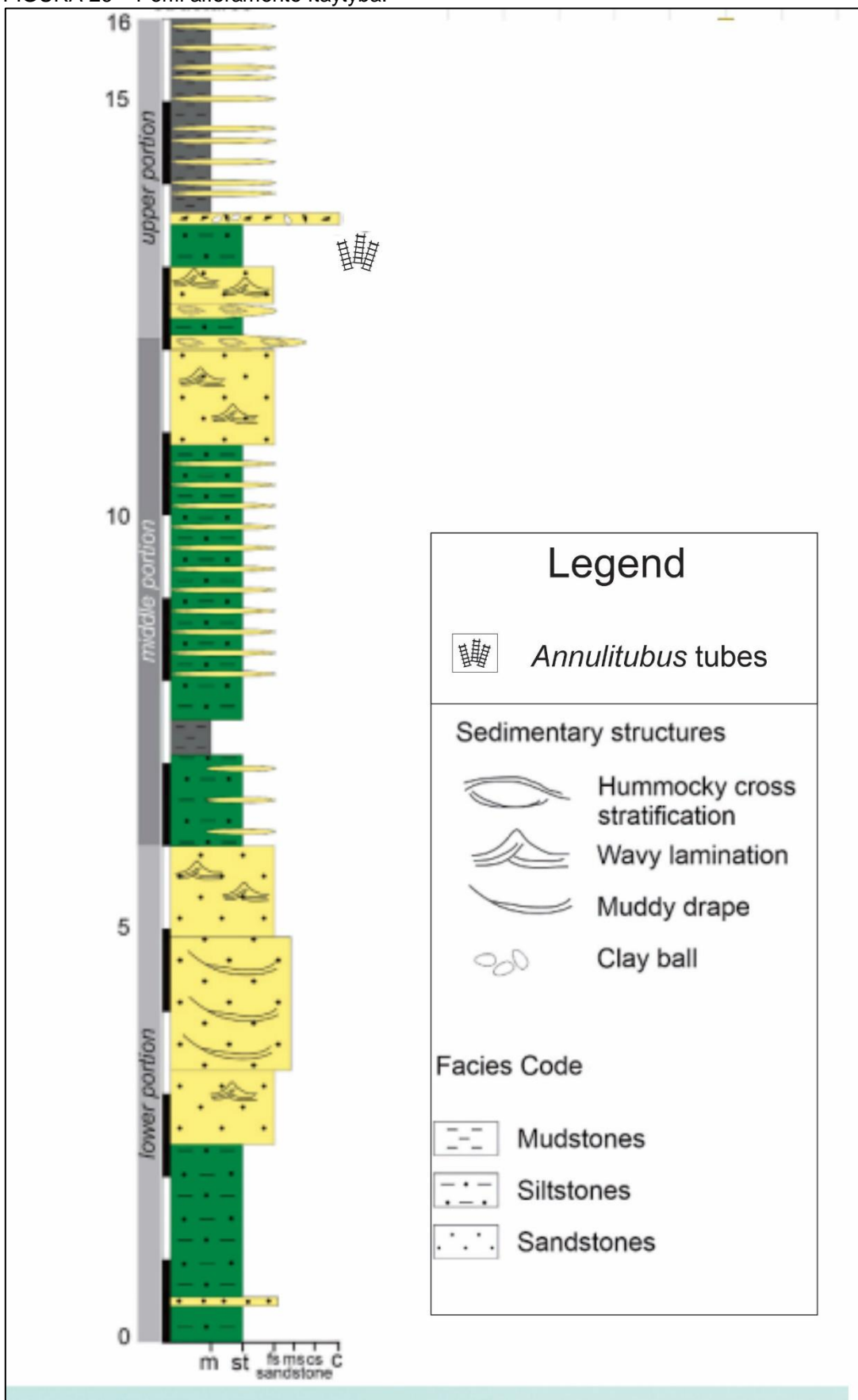
Fonte: Adaptado de PALAIOS CNPq/UEPG.

FIGURA 25 – Seção Colunar do afloramento Desvio Ribas.



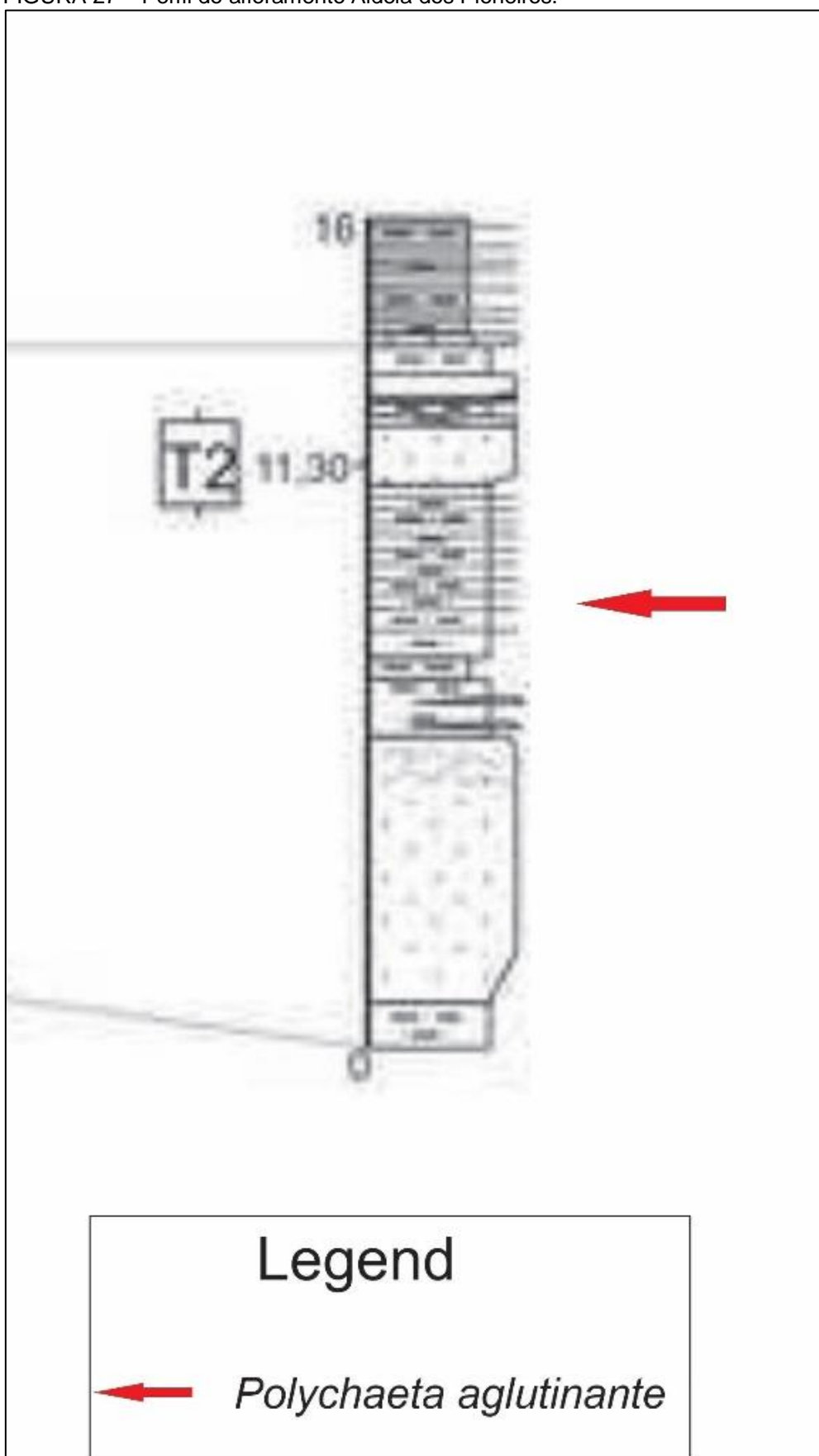
Fonte: Adaptado de Bosetti (2004).

FIGURA 26 – Perfil afloramento Itaytyba.



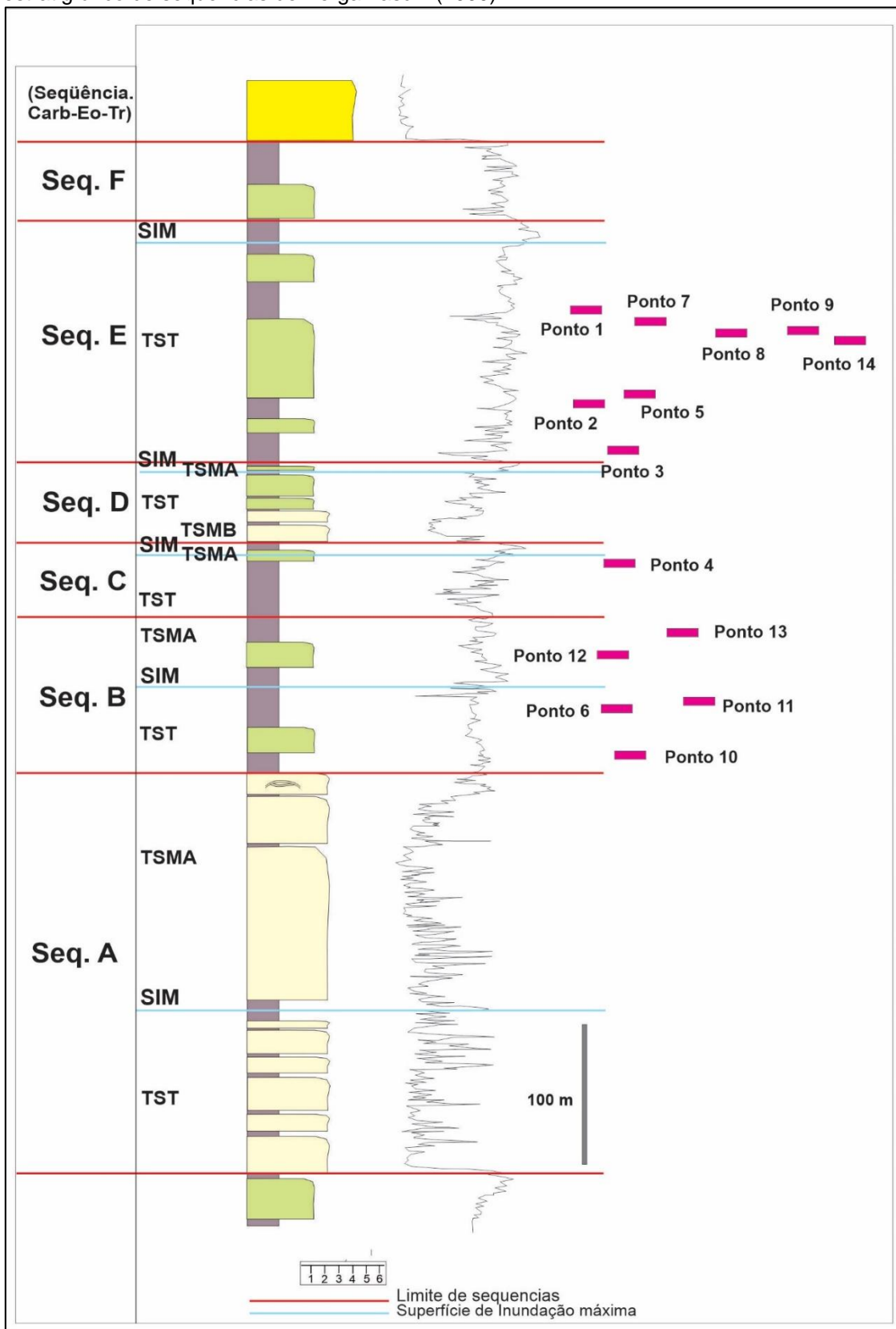
Fonte: Adaptado de Bosetti *et al.* (2021).

FIGURA 27 – Perfil do afloramento Aldeia dos Pioneiros.



Fonte: Adaptado de PALAIOS CNPq/UEPG.

FIGURA 28– Distribuição dos afloramentos em que ocorrem vermes tubícolas no arcabouço estratigráfico de seqüências de Bergamaschi (1999).



Fonte: Adaptado de Bosetti (2004) (*Sensu*: BERGAMASCHI, 1999).

(SIM = superfície de inundação máxima; TST = tratos de sistemas transgressivo; TSMA = tratos de sistemas de mar alto; TSMB = trato de sistemas de mar baixo. A numeração de cada um dos afloramentos segue de acordo com Quadro 8 deste trabalho.

Considerando os dados levantados neste tópico, bem como informações referentes a datações relativas realizadas previamente para os afloramentos aqui estudados, em trabalhos anteriores do grupo Palaios, propõem-se a distribuição estratigráfica dos táxons de vermes tubícolas da seguinte maneira (Quadro 8):

QUADRO 8 - Distribuição estratigráfica dos vermes tubícolas no devoniano paranaense.

TAXON	DISTRIBUIÇÃO ESTRATIGRÁFICA
<i>Annulitubus</i> sp.	NeoPraguiano – Givetiano
<i>Cornulites auxilium</i>	Emsiano – EoGivetiano
<i>Serpulites sica</i>	Emsiano – EoGivetiano
Polychaeta aglutinante	EoGivetiano

Fonte: A autora.

6.4 VERMES TUBÍCOLAS COMO BIOINDICADORES DE CONDIÇÕES PALEOAMBIENTAIS

Observando a distribuição estratigráfica dos vermes tubícolas considera-se que o táxon *Annulitubus* sp. faz parte da Província Malvinocáfrica. Trabalhos anteriores que registram esses animais (BOSETTI *et al.*, 2010; BOSETTI *et al.*, 2011) sugerem que esses organismos representam grupos migrantes, que passaram a ocupar ecoespaços vagos, deixados pelo evento de extinção na passagem do Eifeliano/Givetiano (evento KAČÁK). Entretanto, verificando a presença desses já no Praguiano (Afloramento Ponto 2, ponto 10 de acordo com a numeração deste trabalho), entende-se que o táxon não faz parte de uma fauna adventícia, como proposto anteriormente.

Ao observar sua distribuição ao longo dos perfis dos afloramentos em que ocorrem, observa-se uma variação quantitativa, relacionada justamente e principalmente com a passagem do Eifeliano/Givetiano (evento KAČÁK). Percebe-se que os organismos se apresentam de forma escassa e isolados nos pontos anteriores ao evento (Pontos 10 e 6 da Figura 28), e tornam-se mais recorrentes e abundantes após o evento (Ponto 3, 2, 5, 1, 7, 8, 9 e 14 da Figura 28).

Outra observação interessante relaciona-se com o perfil do Ponto 4 (Figura 20), onde há uma variação quantitativa dos indivíduos do táxon ao longo do perfil. Esses animais inicialmente ocorrem de forma isolada e escassa, quando estão

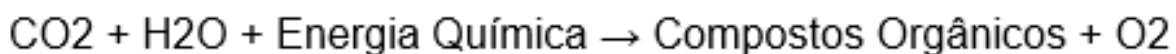
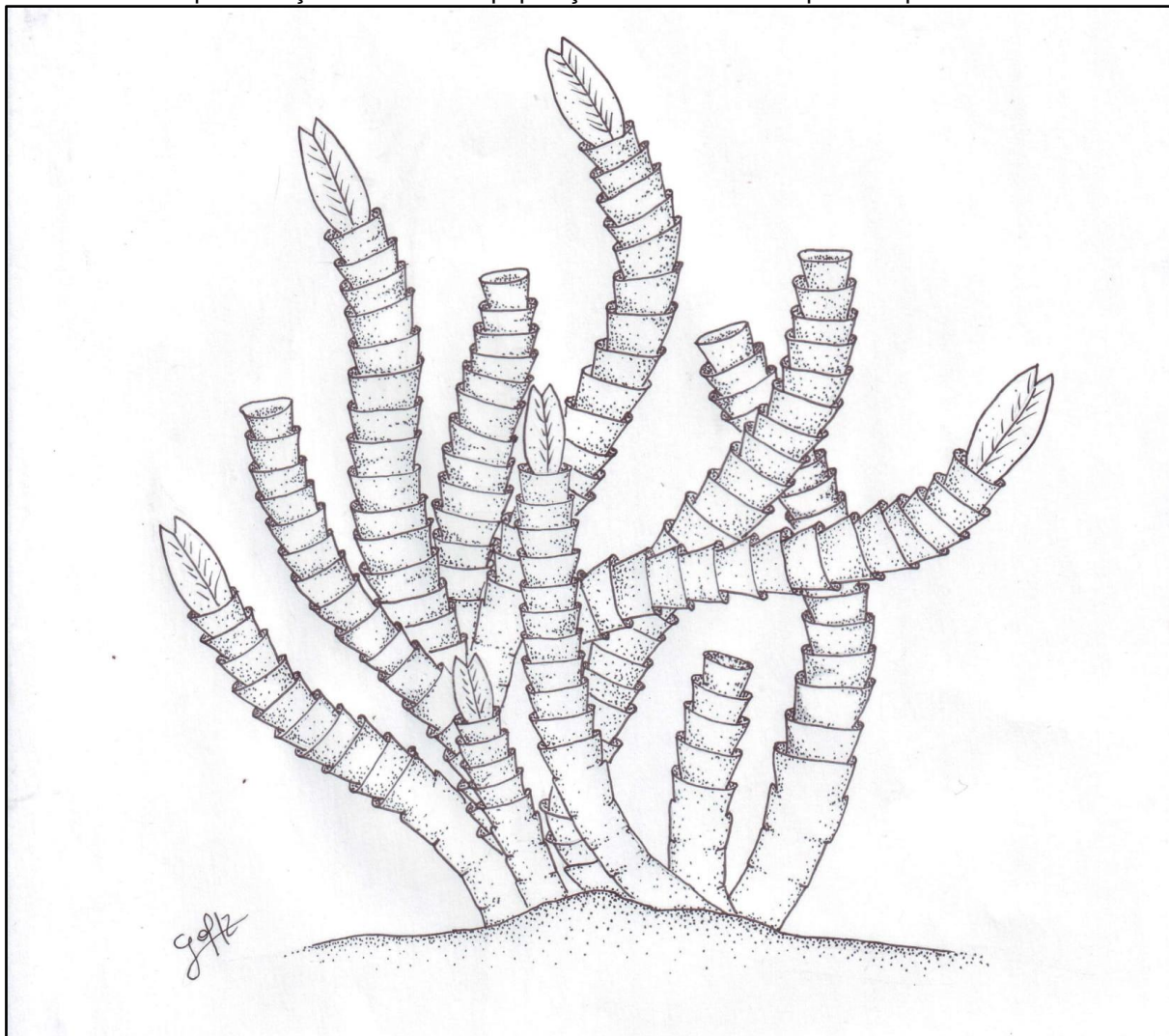
associados a outros representantes da fauna típica, mas posteriormente vão tornando-se abundantes, justamente conforme ocorre uma mudança no paleoambiente, onde o mar vai tornando-se mais raso. Esse afloramento tem idade Neogensiano – Eoifeliano, e representa o início do declínio da fauna malvinocáfrica e, nesse caso, a ascensão de *Annulitubus* sp.

Como mencionado, a transgressão ocorrida na passagem Eifeliano-Givetiano acarretou uma mudança ecológica drástica. Sobre isso, tem-se o registro excepcional do Efeito Lilliput, diagnosticados num momento de crise biótica e de extinção (Evento KAČÁK) nessa passagem Neoeifeliano/Eogivetiano. Observa-se assim o declínio da fauna malvinocáfrica. No perfil do Ponto 3 (Figura 18), percebe-se a abundância de *Annulitubus*, bem como o registro do efeito Lilliput nos organismos - essa é a primeira ocorrência de *Annulitubus* após Evento KAČÁK.

No ponto 2 (Figura 17) ocorrem os registros mais expressivos quantitativamente do táxon. Urbanek (1993) menciona que uma das fases de desenvolvimento nos conjuntos relicários no pós-crise é justamente uma grande abundância numérica dos organismos, na tentativa de obstruir a invasão de habitats vazios por imigrantes, facilitando assim a rápida especiação local de elementos nativos. Como *Annulitubus* faz parte da fauna típica, esse comportamento é justificado, já que com o declínio da fauna, e conseqüente abertura de ecoespaço, toda a fauna em um primeiro momento aumenta numericamente e apresenta o efeito Lilliput (BOSETTI *et al.*, 2011) para evitar a ocupação do ecoespaço por imigrantes. Mas *Annulitubus* continua aumentando numericamente em comparação aos outros representantes da fauna juntamente com *Phycosiphon*, provável comportamento de estresse gerado por poliquetas.

Isso pode ser explicado pelo modo de vida desses organismos proposta neste trabalho, ou seja, a possibilidade de se tratar de animais quimiossimbiontes facilitaria sua explosão numérica na ocupação dos ecoespaços que aos poucos vão deixando de ser ocupados pelo restante da fauna. Em um contexto ambiental que se torna cada vez mais euxínico, a independência do oxigênio para realizar suas atividades metabólicas, assim como pode ser observado na via metabólica do próprio processo de quimiossíntese (Figura 29), facilitaria sua expansão e domínio daqueles ambientes (Figura 30).

FIGURA 29- Processo geral de Quimiossíntese.

FIGURA 30– Representação livre de uma população de *Annulitubus* sp. e seu possível modo de vida.

Desenho G. Goltz (2022).

Assim, percebe-se que esses animais já faziam parte daquela comunidade, em menor número, pois não tinham ecoespaço para serem abundantes. Mas a partir da crise biótica gerada por processos abióticos, puderam expandir seu nicho ecológico, principalmente pelo seu modo de vida diferenciado, sendo um exemplo claro de organismos oportunistas.

Essa proposta pode ser corroborada ainda por dois dados, primeiramente o fato da distribuição de *Annulitubus* independender do tipo de sedimento, além disso, o contexto paleoambiental no qual os indivíduos são mais abundantes, justamente a

partir de processos de crises bióticas, reflete a hipótese de que esses animais não dependiam de alimento por suspensão, sendo inconsistente a proposta apresentada em Becker-Kerber *et al.* (2021), de que esses animais seriam suspensívoros, pois ao que tudo indica os ambientes onde se proliferaram massivamente não era rico em elementos alimentares em suspensão. Talvez a baixa amostragem dos indivíduos, a restrita área geográfica e a curta distribuição estratigráfica utilizada naquele trabalho, tenha tendenciado essa dúbia conclusão.

Além disso, as análises tafonômicas realizadas nos bioclastos refletem tafocenoses Autoctones/Parautoctones, em muitos casos associadas com a icnogilda *Phycosiphon*, que ocorre justamente em locais com evidência de transgressão marinha, associada a condições mais distais. Esse fato somado ao contexto paleoambiental sugerido impossibilitaria organismos suspensívoros apresentarem uma ocorrência numérica tão elevada.

Outro fato que merece atenção no que diz respeito a proposta apresentada em Becker-Kerber *et al.* (2021), é a de que *Annulitubus* representa poliquetas aglutinantes. Como mencionado, este é um caso que deve ser ainda discutido, mas vale lembrar que a forma definida e constante verificada no táxon contraria a anatomia externa tipicamente indefinida de organismos aglutinantes (e.g. Figura 7 A), além disso, a hipótese de que esses animais selecionam as partículas de sedimento, sempre culminando na típica forma de “copos encaixados” é improvável, pois o mesmo não é registrado nas formas atuais semelhantes. De acordo com a alta amostragem deste trabalho, é possível verificar a ocorrência do táxon em diversos locais diferentes, em idades diferentes, com contextos ambientais diferentes (inclusive é registrado a ocorrência em outras bacias, como por exemplo na Bacia do Parnaíba (Figura 31)). Concluir que esses animais poderiam produzir tubos exatamente iguais através da seleção de partículas parece improvável.

FIGURA 31– *Annulitubus* sp. da Bacia do Parnaíba.



Fonte: A autora. Escala: 1 cm.

Infelizmente essas conclusões não são possíveis de verificação nos demais táxons aqui estudados (*Serpulites* sp., *Cornulites auxilium* e *Polychaeta aglutinante*), devido à baixa amostragem em comparação a *Annulitubus*, não sendo possível a visualização clara de sua distribuição estratigráfica ao longo do tempo geológico.

7 CONCLUSÕES

Com base nos dados obtidos nesta pesquisa foi possível concluir que:

1. A ocorrência do táxon *Serpulites* sp. é válida para a região, assim como proposto por Clarke (1913), considerando os tubos isolados, que diferem do cnidário *Sphenothallus* por apresentarem bordas engrossadas;
2. A ocorrência do táxon ?Vestimentifera é inválida para região, onde os espécimes identificados de tal forma anteriormente, representam o gênero de poliquetas *Annulitubus*;
3. A classificação de *Annulitubus mutveii* foi baseada em apenas uma parte do animal, o qual apresenta uma variação morfológica ao longo do tubo, com três partes distintas que representam três estágios de deposição do tubo, logo, quando essas partes são encontradas desassociadas não devem ser consideradas espécies diferentes.
4. A característica de variação morfológica ao longo do tubo, somada a possibilidade de se tratarem de animais quimiossimbiontes, indica a possibilidade de classificar o gênero *Annulitubus* como pertencente à família Siboglinidae.
5. É registrada uma nova espécie de verme tubícola para a região, *Cornulites auxilium*, que devido à baixa amostragem não possibilitou maiores interpretações paleoambientais, assim como em *Serpulites* sp. e *Polychaeta* aglutinante.
6. O táxon *Annulitubus* sp., além de ser o grupo de tubícolas mais numeroso para a região, representa animais que fazem parte da Província Malvinocáfrica, com ocorrências desde o NeoPraguiano, não sendo integrantes de uma fauna adventícia como proposto anteriormente;
7. *Annulitubus* sp. representam espécies oportunistas, possivelmente com um modo de vida quimiossimbionte devido a seu comprovado aumento de ocupação de ecoespaço em um contexto pós crise biótica, conforme o restante da fauna se torna escassa. Em um paleoambiente euxínico, em que organismos suspensíveros apresentariam dificuldade de sobrevivência, a independência de alimentos possibilitaria sua existência, e consequente aumento populacional ao ocupar ecoespaços vagos. Isso é corroborado pela presença de enxofre em uma das amostras analisadas, entretanto, este fato necessita de mais análises e discussões;
8. As implicações bioestratigráficas verificadas ao estudar o táxon *Annulitubus* são extremamente importantes no que tange à interpretação paleoambiental, sendo este

um fato que merece maior atenção e estudos, considerando também aspectos relacionados a paleoecologia desses animais, principalmente em relação às suas implicações paleoautoecológicas.

REFERÊNCIAS

- ANTIA, D. D. J. Faunas from the Upper Silurian (Upper Ludlovian) in the Ludlow Much Wenlock District, England. **Geological Journal**, v.16, p.137-147, 1981.
- AMARAL, A. C. Z; Breve caracterização dos gêneros da família Capitellidae Grube Annelida (Polychaeta) e descrição de *Nonatus Longilineus*. **Boletim Instituto Oceanográfico**, v. 29, n. 1, p. 99-106, 1980.
- ASSINE, M.L. **Aspectos da estratigrafia das sequências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil**. 1996. 206 f. Tese (Doutorado em Geociências). Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996. Disponível em: <https://teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44136/tde-10112015-154800/pt-br.php>. Acesso em: 12 mar. 2021.
- ASSINE, M.L., PERINOTTO, J.A.J., ALVARENGA, C.J.S. Formação Iapó: glaciação continental no limite Ordoviciano/Siluriano da Bacia do Paraná: **Brazilian Journal of Geology**, v. 28, 51-60, 1998.
- ASSINE, M.L. Fácies, icnofósseis, paleocorrentes e sistemas deposicionais da Formação Furnas no flanco Sudeste da Bacia do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 29, n.3, p. 357-370, 1999.
- ASSIS, J. E. **Análise Filogenética dos Poliquetas Portadores de Tori: a linhagem dos *Enterocoelia***. 176 f. 2013. Tese. (Doutorado em Ciências) - Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas- Universidade Federal da Paraíba. João Pessoa, 2013. Disponível em: <chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://repositorio.ufpb.br/jspui/bitstream/tede/4127/1/arquivototal.pdf>. Acesso em: 12 dez. 2020.
- BARNARD, T. An unusual worm tube from the Lower Lias. **Journal of Paleontology**, v.30, p.1273-1274, 1956.
- BECKER-KERBER B., HORODYSKI, R.S., DEL MOURO, L., SEDORKO, D., LEHN, I., SANCHEZ, D.F, FOURNIER, J, MAZURIER, A., EL ALBANI, A. Devonian agglutinated polychaete tubes: all in all it's just another grain in the wall. **Proc. R. Soc. B** 288: 20211143. 2021.
- BERGAMASCHI, S. **Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil**. 1999. 167 f. Tese (Doutorado) - Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999. Disponível em: <https://teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44136/tde-18112015-101431/pt-br.php>. Acesso em: 12 mar. 2021.
- BERKE, S. K. WOODIN, S. A. Tube decoration may not be cryptic for *Diopatracuprea* (Polychaeta: Onuphidae). **Biology Bulletin**, v. 214, p. 50–56, 2008.
- BLAINVILLE, H. de. Prodrome d'une nouvelle distribution systematique du règne animal. Bull. **SOCph. ilomath. Paris** (sir. 3) 1816, 105–124, 1816.

BOSAK, T.; LAHR, D.J.G.; PRUSS, S.B.; MACDONALD, F.A.; GOODAY, A.J.; DALTON, L.; MATYS, E.D. Possible early foraminiferans in post-sturtian (716–635 Ma) cap carbonates. **Geology**, v. 40, p. 67-70, 2012.

BOSETTI, E. P. **Paleontologia dos Lingulida (Brachiopod: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil**. Porto Alegre, 1989. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1989.

BOSETTI, E. P. **Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Brasil**. 2004. 200 f. Tese. (Doutorado em Geociências) - Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.

BOSETTI, E. P.; HORODYSKI, R. S.; ZABINI, C.; MATSUMURA, W. M. K.; PENTEADO, A. C. Ocorrência de fenótipos subnormais no limite Neoeifeliano/Eogivetiano, Tibagi, estado do Paraná: implicações tafônicas e paleossinecológicas. **Boletim do Museu Paranaense Emílio Goeldi**, v. 5, n. 2, p. 135-149, 2010.

BOSETTI, E. P.; GRAHN, Y.; HORODYSKI, R. S.; MENDLOWICZ MAULLER, P.; BREUER, P.; ZABINI, C. An earliest Givetian Lilliput Effect in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. **Palaontologische Zeitschrift**, v. 85, p. 49-65, 2011.

BOSETTI, E. P.; HODORODYSKI, R. S.; MATSUMURA, W. M. K.; MYSZYNSKI JUNIOR, L. J.; SEDORKO, D. Análise estratigráfica e tafônica da sequência Neopraguiana - Eoemsiana do setor nordeste do sítio urbano de Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Terr@ Plural**, volume especial, p. 145-168, 2013.

BOSETTI, E. P.; HORODYSKI, R. S.; COMNISKEY, J. C.; GHILARDI, R. P.; SEDORKO, D. Tubos vestimentíferos no Eogivetiano da formação São Domingos, Bacia do Paraná?. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEOINVERTEBRADOS, 2., 2014a, Ponta Grossa. **Resumos...** Ponta Grossa: UEPG, 2014a, p. 107. Disponível em: <https://sbpbrasil.org/publications/index.php/paleodest/issue/view/100/53> Acesso em: 10 mar. 2020.

BOSETTI, E. P.; HORODYSKI, R. S.; SEDORKO, D. Novas evidências de bioerosão e vermes tubícolas no Devoniano da bacia do Paraná e seu significado paleoambiental. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEOINVERTEBRADOS, 2., 2014a, Ponta Grossa. **Resumos...** Ponta Grossa: UEPG, 2014a, p. 108. Disponível em: <https://sbpbrasil.org/publications/index.php/paleodest/issue/view/100/53> Acesso em: 20 mar. 2020.

BOSETTI, E. P.; HORODYSKI, R. S.; COMNISKEY, J. C. Preservação excepcional de Vestimentifera na Formação São Domingos da bacia do Paraná: Considerações bioestratigráficas, tafônicas e Paleoambientais. In: Simpósio Sul Brasileiro de Geologia, 9., 2015, Florianópolis. **Anais...** Florianópolis: Ed UFSC, 2015a, p. 21. Disponível em: <chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcgiclfefindmkaj/https://pfrh.paginas.ufsc.br/files/2015/05/BOLETIM-DE-RESUMOS-EDI%C3%87%C3%83O-FINAL.pdf> Acesso em: 20 mar. 2020.

BOSETTI, E. P.; SEDORKO, D.; MYSINSKI JUNIOR, L. J.; SCHEFFLER, S.; SILVA, R. Descrição preliminar de novo afloramento da Formação Ponta Grossa no Mato Grosso do Sul (Bacia do Paraná Devoniano) distribuição taxonômica, tafonômica e icnológica. In: Encontro Regional de Paleontologia - PALEO PR/SC, 2015, Dois Vizinhos. **Resumos...** Dois Vizinhos: UFFS, 2015b, p.1-10.

BOSETTI, E. P.; COMNISKEY, J. C.; MYSZYNSKI JUNIOR, L.; GHILARDI, R. P. Primeiro relato de Cornulites sp. nas camadas Devonianas da Sub-bacia Apucarana, Paraná, Brasil. In: Encontro Regional de Paleontologia - PALEO PR/SC, 2016, União da Vitória. **Resumos...** União da Vitória: UNESPAR, 2016, p.12. Disponível em: chrome-extension://efaidnbnmnibpcajpcglclefindmkaj/https://b5d23607-573c-436f-9fd5-1ad59de13bad.filesusr.com/ugd/e3e68b_c9d4d58652cb4b2791d0f5d545229859.pdf. Acesso em: 20 mar. 2020.

BOSETTI, E. P.; NETTO, R. G.; TOGNOLI, F. M. W.; SEDORKO, D.; MATSUMURA, W. M. K. Continental input on shelfal deposits unveiled by integration of ichnology, sedimentology, and taphonomy: A case study in givetian beds of the Parana ´ basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**. v:110, 2021.

BOUČEK, B. V. The Tentaculites of Bohemia: their morphology, taxonomy, ecology, Phylogeny and biostratigraphy. **Czechoslovak Academy of Sciences**. 215p. 1964.

BRADFIELD, K. E. S. Fossil communities of the late Ludlow and early Pridoli in Wales and the Welsh Borderland. In: BOUCOT, A.J.; LAWSON, J.D. (Eds.) **Paleocommunities: a case study from the Silurian and Lower Devonian**, Cambridge: University of Cambridge. p. 370- 372, 1999.

BRENCHLEY, P. J.; COCKS, L. R. M. Ecological associations in a regressive sequence: the latest Ordovician of the Oslo-Asker district, Norway. **Paleontology**, v. 25, n. 4, p. 783-815, 1982.

BRIGHT, M.; LALLIER, F. H. The biology of Vestimentiferan Tube worms. Oceanography and Marine Biology: **An Annual Review**, v. 48, p. 2013-266, 2010.

BRUSCA, R. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2006.

CARBONARO, F. A.; GHILARDI, R. P. Fósseis do Devoniano de Goiás, Brasil (Sub-bacia Alto Garças, Bacia do Paraná). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 56, p. 135-149, 2016.

CARBONARO, F. A.; MEIRA, F. V. E.; LEME, J. M.; BOSETTI, E. P.; GHILARDI, R. P. Metacryphaeus tuberculatus and Metacryphaeus australis (Trilobita, Phacopida) from the Devonian of the Paraná Basin: taxonomy and paleobiogeography. **Ameghiniana** v.17, n. 53, p. 552–564, 2016.

CAULLERY, M. Sur les Siboglinidae, type nouveau d'invertébrés recueillis par l'expédition du Siboga. **Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences**, v. 158, p. 2014–2017. 1914.

CERRI, C. A. D. **Revisão sistemática dos Brachiopoda (Calciata), da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil**. 2013. Dissertação (Mestrado em Geoquímica e Geotectônica) - Universidade de São Paulo. São Paulo, 2013.

Disponível em: <https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44141/tde-30032015-151753/pt-br.php> Acesso em: 20 jun. 2021.

CHAMBERLIN, R. V. Pacific coast Polychaeta collected by Alexander Agassiz. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard University**, v. 63, p. 251–270. 1919.

CHACALTANA, C.; GUTIÉRREZ-MARCO, J. C.; RÁBANO, I.; GARCÍABELLIDO, D. Descubrimiento de cornulítidos y otros raros invertebrados ordovícicos en el Altiplano peruano. **Sociedad Geológica del Perú**, Publicação Especial, v. 9, p. 213–216. 2010.

CLARKE, J.M. Fósseis devonianos do Paraná. **Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil**, n. 1, p. 1-353. 1913.

COHEN, K.M.; FINNEY, S.C.; GIBBARD, P.L.; FAN, J.-X. (2013; updated) The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36: p. 199-204. 2021. Disponível em: <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2021-10.pdf> Acesso em: 20 mar. 2021.

COMNISKEY, J. C. **Revisão Sistemática, tafonomia, distribuição geográfica e estratigráfica da classe Tentaculitoidea no Devoniano brasileiro**. 2016. 125 f. Tese. (Doutorado em Biologia Comparada) - Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 2016. Disponível em: <https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/59/59139/tde-08082016-102711/pt-br.php> Acesso em: 15 abr. 2021.

CORTIJO, I.; CAI, Y.; HUA, H.; SCHIFFBAUER, J. D.; XIAO, S. Life history and autecology of an Ediacaran index fossil: Development and dispersal of Cloudina. **Gondwana Research**, v. 28, p. 419–424. 2015.

CUVIER, G. Le Règne Animal distribu d'après son organisation, POUT servir de base a H'histoire naturelle des animaux et dintroduction a e anatomie compare: Les Reptiles, les Poissons, les Mollusques et lês Annelides. Vol. 2. **Deterville**, Paris. 1816.

DAY, J. H. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. **British Museum (Natural History)**, n. 656, p. 1–878. 1967.

DERBY, O. A. Contribuições para a geologia da região do baixo Amazonas. **Archivos do Museu Nacional**, v. 2, p. 77-107, 1878.

DIXON, O. A. Endobiotic cornulitids in upper ordovician tabulate corals and stromatoporoids from Anticosti Island, Quebec. **J Paleontol.** v. 84, n.3, p. 518–528, 2010.

DUBILIER, N; BERGIN, C; LOTT, C. Symbiotic diversity in marine animals: The art of harnessing chemosynthesis, **Nature Reviews Microbiology**. v. 6, n. 10, p. 725–740. 2008.

FARSAN, N. M. Tentaculiten: Ontogenese, Systematik, Phylogenese, Bioestratonomie und Morphologie. **Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft**, v. 547, p. 1-128, 1994.

FAUCHALD, K. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Natural History Museum of Los Angeles County, **Science Series**, v. 28, p. 1–188, 1977.

FERREIRA, N. J. **Introdução à zoologia**. v.1. 2 ed. rev. – Rio de Janeiro: Fundação CECIERJ, 2010. Disponível em: <https://canal.cecierj.edu.br/012016/254833f0c4a78de3c95b13db03ce1c75.pdf>. Acesso em: 10 maio 2021.

FINGER, K. L.; FLENNIKEN, M. M.; LIPPS, J. H. Foraminifera used in the construction of Miocene polychaete worm tubes, Monterey Formation, California, USA. **Journal of Foraminiferal Research**, v. 38, p. 277-291, 2008.

FISHER, D.W. Small conoidal shells of un-certain affinities. In: MOORE, C. D. (ed.), Part W. Treatise on Invertebrate Paleontology, (p. 130-143). New York: **Geological Society of America**, University of Kansas, Lawrence. 1962.

FORNARI, R.; TAVARES, I. S.; BOSETTI, E. P. Tafonomia de vermes tubícolas no devoniano da bacia do paran brasil. In: XXVIII ENCONTRO ANUAL DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, 2019, Ponta Grossa. **Resumos expandidos...** Ponta Grossa: UEPG, 2019.

GEORGIEVA, M. N.; LITTLE, C. T. S.; BALL, A. D.; GLOVER, A. G. Mineralization of Alvinella polychaete tubes at hydrothermal vents. **Geobiology**, v. 13, p. 152–169. 2015.

GEORGIEVA, M. N.; LITTLE, C. T. S.; WATSON, J. S.; SEPHTON, M. A.; BALL, A. D.; GLOVER, A. G. Identification of fossil worm tubes from Phanerozoic hydrothermal vents and cold seeps, **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 17, n. 4, p. 287-329. 2017.

GRAHN, Y.; MENDLOWICZ-MAULLER, P.; PEREIRA, E.; LOBOZIAK, S. Palynostratigraphy of the Chapada Group and its significance in the Devonian stratigraphy of the Parana´ Basin, South Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 29, p. 354–370, 2010a.

GRAHN, C. Y.; MAULLER, P. M.; BREUER, P.; BOSETTI, E. P.; BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E. The Furnas/Ponta Grossa contact and the age of the lowermost Ponta Grossa Formation in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, Brazil): integrated palynological age determination. **Revista Brasileira de Paleontologia**, n. 10 v. 13, p. 89-102, 2010b.

GRAHN, Y.; MAULLER, P. M.; BERGAMASCHI, S.; BOSETTI, E. P. Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): additional data and correlation. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 198, p. 27-44, 2013.

GUTIÉRREZ-MARCO, J.C.; VINN, O. Cornulitids (tubeworms) from the Late Ordovician Hirnantia fauna of Morocco. **Journal of African Earth Sciences**, v. 137, p. 61-68. 2018.

HARTMAN, O. Fabricinae (Feather-duster Polychaetous Annelids) in the Pacific. **Pacific Sci.** v. 5, p. 379-391. 1951.

HERRINGSHAW, L. G., THOMAS, A. T. & SMITH, M. P. Systematics, shell structure and affinities of the Palaeozoic Problematicum Cornulites. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 150, p. 681–699. 2007.

HUTCHINGS, P.; PEART, R. A revision of the Australian Trichobranchidae (Polychaeta). **Invertebr. Syst.** v. 14, p. 225-272. 2000.

IPPOLITOV, A., VINN, O., KUPRIYANOVA, E.; JÄGER, M. Written in stone: history of serpulid polychaetes through time. **Memoirs of Museum Victoria**, v. 71, p. 123–159. 2014.

JÄGER, M. Serpulidae und Spirorbidae (Polychaeta sedentaria) aus Campan und Maastricht von Norddeutschland, den Niederlanden, Belgien und angrenzenden Gebieten. **Geologisches Jahrbuch**, v. 157, p. 121–249. 2004.

KATTO, J. Additional problematica from southwest Japan. **Research Reports, Kochi University, Natural Science**, v. 25, p. 17-24. 1976.

KIEL, S.; DANDO, P. R. Chaetopterid tubes from vent and seep sites: implications for fossil record and evolutionary history of vent and seep annelids. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 54, p. 443–448. 2009.

KUPRIYANOVA, E. K.; MACDONALD, T. A.; ROUSE, G. W. Phylogenetic relationships within Serpulidae (Sabellida, Annelida) inferred from molecular and morphological data. **Zoologica Scripta**, n. 35, v.5, p. 421–439. 2006.

LAMARCK, J.B. de. Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; precedes d'une Introduction offrant la détermination des caracteres essentiels de l'Animal, sa distinction du vegetal et des autres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie. **Paris, Deterville**, v. 5, p. 612. 1818.

LANGE, F.W.; PETRI, S. The Devonian of the Paraná basin: **Boletim Paranaense de Geociências**. n. 21/22, p. 5–55. 1967.

LEVIN, L.; CASWELL, H.; BRIDGES, T.; DIBACCO, C.; CABRERA, D.; PLAIA, G.; Demographic responses of estuarine polychaetes to pollutants: Life table response experiment. **Ecological Applications USA** v.6, n. 4, p. 1295-1313, nov. 1996.

LITTLE, C. T. S.; CANN, J. R.; HERRINGTON, R. J.; MORISSEAU, M. Late Cretaceous hydrothermal vent communities from the Troodos ophiolite, Cyprus. **Geology**, v. 27, p. 1027–1030. 1999.

MATSUMURA, W. M. K. **Paleo-rotas nos planaltos de Castro e Tibagi, PR-Brasil**.192 f. 2010. Dissertação. (Mestrado em Geografia) - Programa de Pós-graduação em Geografia, Universidade Estadual de Ponta Grossa, Ponta Grossa, 2010.

MCILROY, D.; GREEN, O.R.; BRASIER, M.D. Palaeobiology and evolution of the earliest agglutinated Foraminifera: *Platysolenites*, *Spirosolenites* and related forms. **Lethaia**. v. 34, p. 13-29. 2001.

MELO, J. H. G. de. **A província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil, estado atual dos conhecimentos**. Rio de Janeiro, 1985. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 1985.

MELO, J. H. G. de. The Malvinokaffric realm in the Devonian of Brazil. In: MCMILLAN, N. J.; EMBRY, A. F.; GLASS, D. J. (Eds.) **Devonian of the World**, Volume I. (p. 669-703), Calgary, Alberta, Canada: Canadian Society of Petroleum Geologists. 1988.

MENDLOWICZ MAULLER, P.; GRAHN, Y.; MACHADO CARDOSO, T.R. Palynostratigraphy from the Lower Devonian of the Paraná Basin, south Brazil, and a revision of contemporary chitinozoan biozones from western Gondwana. **Stratigraphy** v. 6, p. 313–332. 2009.

MILANI, E. J.; MELO, J. H. G.; SOUZA, P. A.; FERNANDES, L. A.; FRANÇA, A. B. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 16, p. 265-287, 2007.

MILANI, E. J.; RAMOS, V. A. Orogenias paleozóicas no domínio sul-ocidental do Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 28, n. 4, p. 473-484, 1998.

MUSCENTE, A.D. & SHUHAI, X. New occurrences of Sphenothallus in the lower Cambrian of South China: Implications for its affinities and taphonomic demineralization of shelly fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 437, p. 141–164. 2015.

MYSZYNSKI JUNIOR, L. J. **Caracterização paleoambiental e correlação estratigráfica de afloramentos devonianos da região nordeste do Estado do Paraná**. 2018. 151 f. Tese. (Doutorado) – Programa de Pós Graduação em Geografia, Universidade Estadual de Ponta Grossa, Ponta Grossa, 2018. Disponível em: <https://tede2.uepg.br/jspui/handle/prefix/2703> Acesso em: 20 jan. 2021.

NICHOLSON, H. A. Ortonia, a new genus of fossil tubicolar Annelides. **Geological Magazine**, p. 9, p. 446-449. 1872.

OLIVEIRA, E. P. O terreno Devoniano do sul do Brasil. **Annaes da Escola de Minas de Ouro Preto**, v. 14, p. 31-41, 1912.

OOSTHUIZEN, R. D. F. Preliminary catalogue and report on the biostratigraphy and palaeogeographic distribution of the Bokkeveld fauna. **Transactions of the Geological Society of South Africa**, v. 87, p.125-140. 1984.

ÕPIK, A. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C2-C3-) Stufe in Eesti. 4. **Tartu Ülikooli Geoloogia Instituudi Toimetused**. v. 24, p. 1-34. 1930.

PAIVA, P.C. Filo Annelida. Classe Polychaeta. In: LAVRADO, H.P. & IGNACIO, B.L (Eds.). **Biodiversidade bentônica da região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira**. Rio de Janeiro: Museo Nacional, 2006. Cap. 7. p. 261-298. 2006.

PECHENIK, J. A. **Biologia dos invertebrados**. 7. ed. Porto Alegre: AMGH, 2016.

PECKMANN, J.; LITTLE, C.T.S.; GILL, F.; REITNER, J. Worm tube fossils from the Hollard Mound hydrocarbon-seep deposit, Middle Devonian, Morocco: Palaeozoic seep-related vestimentiferans? **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 227, p. 242–257. 2005.

PETRI, S. Contribuição ao estudo do Devoniano Paranaense. **Boletim DNPM, DGM**, v. 129, p. 1-125, 1948.

RADASHEVSKY, V.I.; PANKOVA, V.V. Shell-boring versus tube-dwelling: is the mode of life fixed or flexible? Two cases in spionid polychaetes (Annelida. *Spionidae*). **Mar. Biol.** v. 160, p. 1619-1624. 2013.

REED, F. R. C. Some fossils from the Eurydesma and Conularia beds (Punjabian) of the Salt Range. **Memoirs of the Geological Survey of India. Palaeontologia Indica, New Series**, v. 23, n.1, p. 1-36. 1936.

REZENDE, J. M. P.; ISAACSON P. E. Schellwienella clarkei (Orthotetida, Brachiopoda): a new species from the Devonian of the Paraná Basin, Brazil. **Journal of Paleontology**, p 1-15, 2021.

RICHTER, R. Devon: geologische jahresbericht. Berlin, 3A: p. 31-43, 1941.

RICHTER, R.; RICHTER, E. Die Trilobiten der Weismes-Schichten am Hohen Venn, mit Benmerkungen uber die Malvinocaffrische provinz. **Seckenbergianna, Frankfurt: A. M.**, v. 25, n. 1/3, p.156-79, jul.1942.

RICKLEFS, R.; RELYEA, R. **A economia da natureza**. 7. ed. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016. 636 p.

ROUSE, G. W. A cladistic analysis of Siboglinidae Caullery, 1914 (Polychaeta, Annelida): for merly the phyla Pogonophora and Vestimentifera. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 132, p. 55-80. 2001.

RUPPERT, E. E.; BARNES, D. **Zoologia de Invertebrados**, Editorial Rocca, 7 ed, São Paulo, Brasil: 1168 p. 2005.

SAVIGNY, J. C. Les Annelides. In. Lamarc, J.B. de (ed.): **Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres** v. 5, p. 274–374. 1818.

SCHEFFLER, S. M. **Os crinoidea do alforamento Rio Caniú (Devoniano, Formação Ponta Grossa), no Estado do Paraná**. 2000. 52 f. Monografia (Ciências Biológicas) Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2000.

SCHULZE, A. Phylogeny of Vestimentifera (Siboglinidae, Annelida) inferred from Morphology. **ZoologicaScripta**, v. 32, p. 321-342. 2003.

SEDORKO, D.; NETTO, R.G.; SAVRDA, C.E.; ASSINE, M.L.; TOGNOLI, F.W.M. Chronostratigraphy and environment of Furnas Formation by trace fossil analysis: Calibrating the lower Paleozoic Gondwana realm in the Paraná Basin (Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 487, p. 307-320, 2017.

SEDORKO, D.; NETTO R. G.; SAVRDA, C. E. Ichnology applied to sequence stratigraphic analysis of Siluro-Devonian mud-dominated shelf deposits, Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 83, 81-95, 2018.

SHCHERBAKOVA, T. D; TZETLIN, A.B. Fine structure of agglutinated tubes of polychaetes of the family Terebellidae (Annelida). **Dokl. Biol. Sci.** v. 466, p. 16-20.

SHCHERBAKOVA, T.D; TZETLIN A.B.; MARDASHOVA, M.V.; SOKOLOVA, O.S. Fine structure of the tubes of Maldanidae (Annelida). **J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom**, v. 97, p. 1177-1187. 2017.

SHPANSKAYA, A. Y., MASLENNIKOV, V. V.; LITTLE, C. T. S. Vestimentiferan tubes from the Early Silurian and Middle Devonian hydrothermal biota of the Uralian palaeobasin. **Paleontologicheskii Zhurnal**, v. 33, p. 222–228. 1999.

SIGNOR, P. W.; MCMENAMIN, M. A. S. The early Cambrian worm tube *Onuphionella* from California and Nevada. **Journal of Paleontology**, v. 62, p. 233-240. 1988.

SOMMER, F.W. Contribuição à paleofitografia do Paraná. In: LANGE F.W. (ed.), **Paleontologia do Paraná Volume Comemorativo do 1º Centenário do Estado do Paraná**, Curitiba: Comissão de Comemorações do Centenário do Paraná. 175–194. 1954.

STORER, T. I.; USINGER, R. L.; STEBBINS, R. C. & NYBAKKEN, J. W. **Zoologia geral**. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 816 p. 1984.

TAVARES, I. S.; COMNISKEY, J. C; BOSETTI, E. P. Vermes tubícolas: implicações paleoautoecológicas e bioestratigráficas no devoniano da Bacia do Paraná Brasil. In: ENCONTRO ANUAL DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, 27., 2018, Ponta Grossa. **Resumos...** Ponta Grossa: UEPG, 2018.

TAVARES, I. S.; COMNISKEY, J. C.; BOSETTI, E. P. Vermes Tubícolas no Devoniano da Bacia do Paraná Brasil: Taxonomia e Implicações Paleoautoecológicas e Bioestratigráficas. In: SEMANA DE GEOGRAFIA: Decolonialidade, Posicionalidade e Ensino Remoto, 27., 2021. Ponta Grossa. **Anais...** Ponta Grossa: Ed. UEPG, 2021. v. 1. p. 212-215.

URBANEK, A. Neocucullograptinae n. subfam. (Graptolithina) - their evolutionary and stratigraphic bearing. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 15, p. 163-388. 1970.

URBANEK, A. Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: A palaeobiological model. **Historical Biology**. v. 7, p. 29-50. 1993.

VAIL, P. R.; MITCHUM, R. M.; THOMPSON, S. Seismic stratigraphy and global changes of sea level, part 3: relative changes of sea level from coastal onlap. In: PAYTON, C. E. (Ed.). **Seismic stratigraphy: applications to hydrocarbon exploration**. Tulsa: American Association of Petroleum Geologists, p. 63-81. 1977.

VAN ITEN, H.; COX, R.S.; MAPES, R.H. New data on the morphology of *Sphenothallus* Hall: implications for its affinities. **Lethaia**, v. 25, p. 135–144. 1992.

VAN ITEN, H.; LEME, J. M.; SIMÕES, M. G.; COURNOYER, M. Clonal colony in the Early Devonian cnidarian *Sphenothallus* from Brazil. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 64, n. 2, 409–416. 2019.

VINN, O. A new cornulitid genus from the Silurian of Gotland, Sweden, **GFF**, v. 127, n. 3, p. 205-210, 2005.

VINN, O. Two new microconchid (*Tentaculita* Bouček 1964) genera from the Early Palaeozoic of Baltoscandia and England. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie** v. 2006, n. 2, p. 89-100. 2006.

VINN, O.; MUTVEI, H. Observations on the morphology and affinities of cornulitids from the ordovician of anticosti island and the silurian of gotland. **Journal of Paleontology**, v. 79, n. 4, p. 726-737. 2005.

VINN, O.; FURRER, H. Tube structure and ultrastructure of serpulids from the Jurassic of France and Switzerland, its evolutionary implications. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen, v. 250, p. 129-135. 2008.

VINN, O., MÖTUS, M. The earliest endosymbiotic mineralized tubeworms from the Silurian of Podolia, Ukraine. **Journal of Paleontology**, v. 82, n. 2, 409-414. 2008.

VINN, O.; MUTVEI, H. Calcareous tubeworms of the Phanerozoic. **Estonian Journal of Earth Sciences**, v. 58, p. 286–296. 2009.

VINN, O. Adaptive strategies in the evolution of encrusting tentaculitoid tubeworms. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 292, p. 211– 221. 2010.

VINN, O.; WILSON, M. A. Evolution of biomineralization in 'Lophophorates'. **Special Papers in Palaeontology**. v. 84, p. 317–333. 2010.

VINN, O.; KUPRIYANOVA, E. K.; KIEL, S. Serpulids (Annelida, Polychaeta) at Cretaceous to modern hydrocarbon seeps: Ecological and evolutionary patterns. **Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.** v. 390, p. 35-41, 2012.

VINN, O.; ZATOŃ, M. Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomineralized organism Cloudina (Ediacaran): structural and ontogenetic evidences. **Carnets de Géologie**, v. 3, p. 39– 47. 2012. Disponível em: http://paleopolis.rediris.es/cg_archives/CG2012_A03/. Acesso em: 26 ago. 2021.

VINN, O.; MÖTUS M. A. New endobiotic cornulitid and Cornulites sp. aff. Cornulites celatus (Cornulitida, Tentaculita) from the Ka-tian of Vormsi Island, Estonia- **GFF. Stock-holm**, v. 134, p. 3-6. 2012.

VINN, O.; LUQUE, J. First record of a pectinariid-like (Polychaeta, Annelida) agglutinated worm tube from the Late Cretaceous of Colombia. **Cretaceous Research**. v. 41, p.107-110. 2013.

VINN, O.; WILSON, M. A. Silurian cornulitids from Estonia (Baltic). **Carnets de Géologie**, Brest, v. 21, p. 357-368. 2013. Disponível em: <http://paleopolis.rediris.es/cg/13/A09/>. Acesso em: 26 ago. 2021.

VINN, O.; GUTIÉRREZ-MARCO, J.C. New Late Ordovician cornulitids from Peru. **Bulletin of Geosciences**, v. 91, n. 1, p. 89–95. ISSN 1214-1119. 2016.

VINN, O.; ZABINI, C.; SILVA, G. S.; KIRSIMÄE, K.; MARCOS, L. S. Possible polychaete tube worms from the Late Emsian (Early Devonian) of the Parana Basin, Brazil. **ActaPalaeontologicaPolonica**, v. 61, p. 51-55. 2016.

VINN, O., TOOM, U. Novo cornulitídeo da Formação Ohesaare (final Põidoli) de Saaremaa, Estônia. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen**. v. 298, n. 1, p. 67-73. 2020.

WEBB, M. The Morphology and Formation of the Pogonophoran Tube and its Value in Systematics. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 9, n. 1, p. 169–181. 1971.

WEEDON, M. J. Microstructure and affinity of the enigmatic Devonian tubular fossil *Trypanopora*. *Lethaia* 24: 227-234. 1991.

WEEDON, M. J. Tube microstructure of Recent and Jurassic serpulid polychaetes and the question of the Palaeozoic 'spirorbids'. *Acta Palaeontologica Polonica*. v. 39, n. 1, p. 1-15, 1994

WILSON, M.A.; TAYLOR, P.D. "Pseudobryozoans" and the problem of encruster diversity in the Paleozoic. **PaleoBios**, v. 21, n. 2, p. 134-135. 2001.

WILSON, M. A.; TAYLOR, P. D. Predatory drillholes and partial mortality in Devonian colonial metazoans. **Geology**. v. 34, n. 7, p. 565–568. 2006.

ZABINI, C. **Integração da Tafonomia e Estratigrafia de Sequências no estudo dos Lingulídeos da sucessão devoniana da Bacia do Paraná**. 2010. 238f. Tese (Doutorado em Geociências) - Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

ZALÁN, P.V.; WOLFF, S.; CONCEIÇÃO, J.C.J.; VIEIRA, I.S.; ASTOLFI, A.M.; APPI, V.T.; ZANOTTO, O.A. A divisão tripartite do Siluriano da Bacia do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 17, p. 242-252. 1987. Disponível em: <https://www.ppegeo.igc.usp.br/index.php/rbg/article/view/11885> Acesso em: 20 mar. 2020.

ZATON, M.; VINN, O.; TOMESCU, A.M.F. Invasion of freshwater and variable marginal marine habitats by microconchid tubeworms – an evolutionary perspective/ **Geobios** v. 45, p. 603–610. 2012.

ZATOŃ, M.; BORSZCZ, T. Encrustation patterns on post-extinction early Famennian (Late Devonian) brachiopods from Russia. **Historical Biology**, v. 25, p. 1–12. 2013.