

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE PONTA GROSSA
SETOR DE CIÊNCIAS EXATAS E NATURAIS
DEPARTAMENTO DE GEOCIÊNCIAS

INIWARA KUROVSKI PEREIRA

PALEOCOMUNIDADES E PALEOAMBIENTES DO DEVONIANO DA BACIA DO
PARANÁ, BRASIL

PONTA GROSSA
2023

INIWARA KUROVSKI PEREIRA

PALEOCOMUNIDADES E PALEOAMBIENTES DO DEVONIANO DA BACIA DO
PARANÁ, BRASIL

Dissertação apresentada como requisito para obtenção do título de Mestre na Universidade Estadual de Ponta Grossa, Programa de Pós-Graduação em Geografia, Mestrado em Gestão do Território, Linha de Pesquisa Dinâmicas Naturais e da Sociedade.

Orientador: Dr. Elvio Pinto Bosetti (UEPG)

PONTA GROSSA

2023

P436 Pereira, Iniwara Kurovski
Paleocomunidades e Paleoambientes do Devoniano da Bacia do Paraná,
Brasil / Iniwara Kurovski Pereira. Ponta Grossa, 2023.
157 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.

1. Paleoecologia. 2. Malvinoxhosan. 3. Invertebrados. 4. Bentônicos. 5.
Guildas. I. Bosetti, Elvio Pinto. II. Universidade Estadual de Ponta Grossa. Gestão
do Território: Sociedade e Natureza. III.T.

CDD: 911



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE PONTA GROSSA
Av. General Carlos Cavalcanti, 4748 - Bairro Uvaranas - CEP 84030-900 - Ponta Grossa - PR - <https://uepg.br>

TERMO

INIWARA KUROVSKI PEREIRA

PALEOCOMUNIDADES E PALEOAMBIENTES DO DEVONIANO DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre no Curso 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:

Dr. Elvio Pinto Bosetti - UEPG

Dra. Carolina Zabini - UniCamp

Dra. Jeanninny Carla Comniskey - UEPG



Documento assinado eletronicamente por **Elvio Pinto Bosetti, Professor(a)**, em 24/08/2023, às 13:32, conforme Resolução UEPG CA 114/2018 e art. 1º, III, "b", da Lei 11.419/2006.



Documento assinado eletronicamente por **JEANNINNY CARLA COMNISKEY BUZZI, Usuário Externo**, em 24/08/2023, às 14:32, 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 **1586223** e o código CRC **73B5B003**.

Aos meus dois melhores amigos e
maiores apoiadores, minha mãe
Angela e meu marido Lucas.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer, primeiramente, ao meu orientador Dr. Elvio Bosetti por todos os anos de ensinamentos, compreensão e amizade. Aos colegas de laboratório Luana Oliveira, MSc. Kevin William Richter, MSc. Isabelle Siqueira Tavares e Gabrieli Goltz pelo companheirismo e auxílio em laboratório.

Gostaria de agradecer também aos pesquisadores, Dr. Sandro Scheffler, MSc. Roberto Videira-Santos e Dr. Daniel Sedorko pelas dúvidas tiradas e bibliografia enviada.

As componentes da minha banca, Dra. Jeanninny Carla Comniskey e Dra. Carolina Zabini por aceitarem o convite e darem ótimas sugestões durante a qualificação.

A minha mãe MSc. Angela Kurovski e minha avó Maria Izabel Tararam Kurovski pelo incentivo e ajuda financeira quando mais precisei. Sem vocês eu não teria conseguido.

Ao restante da minha família por sempre acreditarem em mim e principalmente ao meu avô que infelizmente não viveu para ver essa conquista, mas tenho certeza de que estaria tão realizado quanto eu nesse momento.

Ao meu marido Lucas Vanjura que esteve ao meu lado desde a minha entrada na graduação e aguentou todos os momentos de frustrações e dúvidas.

Gostaria de agradecer também aos meus amigos mais próximos: Giovana Miranda Kurovski, Caroline Dias Rosa, Pollyanna de Almeida Ribeiro, Nataly Gayde, Letícia Nascimento, Judite Camargo, Grazielle de Fátima Neves dos Santos e Renan Santos, pela parceria, pelas risadas e por me ouvirem nos momentos mais difíceis.

Por fim, a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a conclusão dessa dissertação. Isso só foi possível graças a vocês que de alguma maneira tornaram essa jornada mais leve e interessante.

"Qualquer escritor decente escreve porque há alguma profunda necessidade interna de continuar aprendendo."
Stephen Jay Gould

RESUMO

A sucessão sedimentar devoniana da Bacia do Paraná apresenta fauna endêmica de organismos invertebrados marinhos bentônicos constituintes de associações de braquiópodes, artrópodes, moluscos, cnidários, equinodermos e anelídeos. Esses agrupamentos paleoecológicos foram propostos por Arthur James Boucot, em 1971, sendo subdivididos em quatro paleocomunidades: *Lingula*, *Notichonetes*, *Eocoelia* e *Australospirifer*. Contudo, como investigações tafonômicas eram raras na época, alguns agrupamentos fósseis que foram deslocados de seu hábitat original ou tiveram a reorientação do seu posicionamento foram interpretados equivocadamente como constituintes das paleocomunidades. Logo, muito do que foi entendido como parte das paleocomunidades, pode se tratar de materiais que sofreram transporte, assim como, a presença de espécies não coevas no tempo apontando para uma mistura temporal (*i.e.*, *time-averaged paleocommunity*). Nessa perspectiva objetivou-se, portanto, analisar as associações ecológicas propostas por Boucot sob uma óptica tafonômica, permitindo inferir se os agrupamentos presentes nos afloramentos devonianos podem ser considerados representantes das paleocomunidades, além de inferir seus devidos paleoambientes. Para isso, analisou-se uma extensa bibliografia em conjunto com observações paleobiogeográficas e bioestratigráficas. Ao fim, obteve-se três paleocomunidades (*Lingulídeos Infaunais*, *Australospirifer* e *Pleurochonetes + Australocoelia*) distintas em posicionamento e organização das propostas anteriormente por Boucot. Elas foram distribuídas entre o *shoreface* e o *offshore* transicional. Somado a isso, foram caracterizadas suas devidas guildas tróficas (Suspensívoros, Detritívoros, Herbívoros e Carnívoros) e grupos funcionais (Escavadores, Filtradores, Decompositores, Predadores e Pastadores) responsáveis pela manutenção do ambiente. A partir desse trabalho pode-se ampliar os conhecimentos paleoecológicos de invertebrados marinhos bentônicos assim chegando a uma análise paleoecológica extensa da fauna componente da Biorregião *Malvinohosan* pertencente a Bacia do Paraná.

Palavras-chave: Paleoecologia, *Malvinohosan*, Invertebrados, Bentônicos, Guildas, Grupos Funcionais.

ABSTRACT

The Devonian sedimentary succession of the Paraná Basin presents an endemic fauna of benthic marine invertebrate organisms, constituting associations of brachiopods, arthropods, mollusks, cnidarians, echinoderms, and annelids. These paleoecological groupings were proposed by Arthur James Boucot in 1971, and are subdivided into four paleocommunities: *Lingula*, *Notichonetes*, *Eocoelia*, and *Australospirifer*. However, as taphonomic investigations were rare at the time, some fossil groupings that were displaced from their original habitat or had their placement reoriented were mistakenly interpreted as constituents of the paleocommunities. Therefore, much of what was understood as part of the paleocommunities may have been transported, as well as the presence of species that did not coexist in time, pointing to time-averaged paleocommunity. In this perspective we aimed to analyze the ecological associations proposed by Boucot under a tafonomic perspective, allowing us to infer if the groupings present in Devonian outcrops can be considered as representatives of paleocommunities and to infer their respective paleoenvironments. For this purpose, an extensive bibliography was analyzed in conjunction with paleobiogeographic and biostratigraphic observations. In the end, three different palaeocommunities were obtained (Infaunal Lingulids, *Australospirifer* e *Pleurochonetes* + *Australocoelia*), distinct in positioning and organization from those previously proposed by Boucot. They were distributed between shoreface and transitional offshore. In addition, the trophic guilds (Suspension feeders, Debris-eaters, Herbivores and Carnivores) and functional groups (Burrow-makers, Filter-feeding, Decomposers, Predators and Grazers) responsible for maintaining the environment were characterized. From this work we can extend the paleoecological knowledge of benthic marine invertebrates, thus arriving at an extensive paleoecological analysis of the component fauna of the Malvinohosan Bioregion belonging to the Paraná Basin.

Key-words: Paleoecology, Malvinohosan, Invertebrates, Benthic, Guilds, Functional Groups.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Sequências Depositionais de terceira ordem e trato de sistemas no Siluro-Devoniano da sub-bacia Apucarana.	20
Figura 2- Coluna cronoestratigráfica de Grahn <i>et al.</i> (2013).....	24
Figura 3- Mapa do Paraná com a localização do Grupo Campos Gerais.....	25
Figura 4- <i>Hummocky Cross Stratification</i>	26
Figura 5- Localização do Domínio Malvinocáfrico segundo Penn-Clarke e Harper (2019).....	31
Figura 6- Representação dos agrupamentos paleobiogeográficos em Domínios, Regiões e Províncias no Devoniano segundo Dowding e Ebach (2019) baseados em Boucot (1969).....	33
Figura 7- Nova organização em forma de cladograma das bioregiões conforme suas latitudes.	35
Figura 8- Níveis de organização de organismos em relação à distribuição, uso de recursos e evolução.	41
Figura 9- Organização de uma possível Comunidade a partir de Guildas e Grupos Funcionais.....	44
Figura 10- Paleocomunidade de <i>Lingula</i> segundo Boucot (1971).....	49
Figura 11- Paleocomunidade de <i>Eocoelia (Australocoelia)</i> segundo Boucot (1971).	50
Figura 12- Paleocomunidade de <i>Notichonetes (Pleurochonetes)</i> segundo Boucot (1971).....	50
Figura 13- Paleocomunidade <i>Australospirifer</i> segundo Boucot (1971).....	51
Figura 14- Utilização do ecoespaço e guildas em comunidades marinhas do Fanerozóico conforme bauplan, utilização do espaço e fonte de alimento.	56
Figura 15- Representação ilustrativa de Trilobita em posição de enrolamento conforme o fóssil.	58
Figura 16- Modos de vida bentônicos representados ilustrativamente.....	59
Figura 17- Exemplos de animais bentônicos da Bacia do Paraná e seus modos de vida.....	60
Figura 18- Representação de um Braquiópode se alimentando de matéria em Suspensão	61
Figura 19- Trilobitas se alimentando de detritos no mundo oceânico.....	62

Figura 20- Ilustração de gastrópodes herbívoros se alimentando de uma alga.	63
Figura 21- Representação ilustrativa da Classe Asterozoa carnívora predando um bivalve.	64
Figura 22- Fóssil de uma <i>Conularia</i> e sua representação de possível aparência quando ainda viva.	66
Figura 23- Fóssil de <i>Sphenothallus</i> e sua representação de possível aparência quando ainda vivo.	67
Figura 24- Fóssil de <i>exuvia</i> de trilobita em modo salteriano.	68
Figura 25- Anatomia corporal de trilobita.	69
Figura 26- Filo Trilobitomorpha, classe Trilobita, famílias Homalonotidae e Calmonoidae.	71
Figura 27- Fóssil de <i>Bucannella</i> e sua representação de possível aparência quando ainda vivo.	74
Figura 28- Filo Molusca, classes Tentaculitoide (A) e Bivalvia (B, C, D, E).	76
Figura 29- Filo Brachiopoda com as classes Rhynchonellata (A, B), Lingulata (B, C) e Strophomenata (D, E).	80
Figura 30- Fóssil de um cálice de crinoide e a representação de sua possível aparência quando ainda vivo.	82
Figura 31- Filo Equinodermata, Classe Asterozoa.	85
Figura 32- Verme tubícola e sua representação de possível aparência quando ainda vivo.	87
Figura 33- Posição das paleocomunidades nas Sequências Depositionais de Bergamaschi (1999).	101
Figura 34- Paleocomunidades distribuídas em meio aos paleoambientes da Bacia do Paraná.	102
Figura 35- Associações fossilíferas possíveis representantes da Paleocomunidade Australospirifer.	105
Figura 36- Representação ilustrativa da Paleocomunidade <i>Australospirifer</i>	106
Figura 37- Lingúlídeos infaunais em posição de vida com seus <i>Lingulichnus</i>	110
Figura 38- Representação ilustrativa da Paleocomunidade Lingúlídeos infaunais.	111
Figura 39- Associações fossilíferas possíveis representantes da Paleocomunidade Pleurochontes + Australocoelia.	113
Figura 40- Representação ilustrativa da Paleocomunidade Pleurochonetes + Australocoelia.	114

Figura 41- Crinoidea em associação com outros táxons pertencentes as classes Rhynchonellata (A, B) e Strophomenata (C).	116
Figura 42- Cnidários representantes da classe Scyphozoa.....	119
Figura 43- Tentaculitoides em diferentes tipos de preservação.	122
Figura 44- Diferentes espécies da classe Polychaeta (Vermes tubícolas).	125
Figura 45- Possíveis representantes das guildas tróficas.	127
Figura 46- Distribuição paleoambiental do afloramento Itáytyba demonstrando a influência continental no registro deposicional e o afloramento correlato Aldeia dos Pioneiros menos impactado por fluxos continentais.....	128
Figura 47- Representação esquemática da Icnofácies Cruziana.	129
Figura 48- Possíveis representantes dos grupos funcionais.	131
Figura 49- Conjuntos paleoecológicos da Bacia do Paraná organizados hierarquicamente.....	132

LISTA DE QUADROS

Quadro 1- Termos ecológicos, seus autores e definições em ordem cronológica....	45
Quadro 2- Afloramentos devonianos da Bacia do Paraná.....	92
Quadro 3- Paleocomunidades e suas definições.	100

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	OBJETIVOS	15
2.1	Objetivo Geral	15
2.2	Objetivos Específicos.....	15
3	MATERIAIS E MÉTODOS	16
4	CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO	18
4.1	Bacia do Paraná	18
4.2	Sucessão Devoniana	19
4.3	Formação Furnas	25
4.4	Contato Furnas/Ponta Grossa	25
4.5	Formação Ponta Grossa.....	26
4.6	Membro Tibagi (Formação São Domingos)	28
4.7	Formação São Domingos	28
5	CONTEXTO PALEOBIOGEOGRÁFICO	30
5.1	Mudanças na Nomenclatura paleobiogeográfica	32
5.2	Extinção da Fauna <i>Malvinoxhosan</i>	35
6	ESTADO DA ARTE: TERMOS ECOLÓGICOS	39
6.1	O Paleossistema Marinho Bentônico e suas Classificações Ecológicas	47
6.2	Afinal, qual termo usar?	53
7	UTILIZAÇÃO DO ECOESPAÇO	55
7.1	Filo Cnidaria.....	65
7.2	Filo Arthropoda	67
7.3	Filo Molusca.....	71
7.4	Lofoforados (Filo Brachiopoda).....	76
7.5	Filo Equinodermata.....	80
7.6	Filo Annelida	86
8	RESULTADOS E DISCUSSÃO	88
8.1	Paleoambientes	88
8.2	Paleocomunidades	99
8.3	Qual a paleocomunidade mais adequada para Crinoidea?	114
8.4	Qual a paleocomunidade mais adequada para <i>Conulata</i> ?	117
8.5	Qual a paleocomunidade mais adequada para a classe Tentaculitoidea?	120
8.6	Qual a paleocomunidade mais adequada para os vermes tubícolas?.....	122
9	GUILDAS TRÓFICAS E GRUPOS FUNCIONAIS	126
9.1	Guildas Tróficas.....	126
9.2	Grupos Funcionais.....	128
10	CONCLUSÃO	133
	REFERÊNCIAS	136

1 INTRODUÇÃO

A Bacia do Paraná é conhecida pelo seu amplo registro fóssil datado do Período Devoniano, no qual se encontra uma fauna marinha bentônica de invertebrados pouco diversos, mas abundantes. Essa fauna é pertencente a Biorregião *Malvinohosan* (Domínio Malvinocáfrico), conhecida por ocupar águas geladas em uma vasta porção mundial (PENN-CLARKE; HARPER, 2021). Suas associações fósseis são constituídas em grande parte por braquiópodes, trilobitas, moluscos, cnidários, equinodermas, vermes tubícolas e peixes. É a partir dessas assembleias *Malvinohosan* que foram formuladas as primeiras paleocomunidades.

Apesar de Clarke (1913) ter sido o primeiro a identificar e classificar os componentes das assembleias fósseis devonianas, Boucot (1971) é considerado pioneiro em estudos paleoecológicos voltados a divisão em comunidades, além disso, a maioria dos trabalhos paleontológicos, até então, eram voltados a questões estratigráficas e taxonômicas. Sem mencionar que as pesquisas eram bastante recentes no Brasil, a estratigrafia regional ainda passava por discussões, sendo assim pouco se sabia a respeito do panorama geral. Além disso, estudos que levavam em conta a tafonomia eram inabituais para a época.

Sabe-se que fósseis são importantes ferramentas para o entendimento da evolução morfológica e funcional dos animais já extintos, enquanto dados bioestratigráficos nos permitem explorar a história da diversidade biológica (BAMBACH; KNOLL; JR. SEPKOSKI, 2002). Junto a isso, estudos paleoecológicos se tornaram um complemento eficaz para a compreensão de como as paleofaunas se comportavam e coexistiam em seus ambientes.

Através de estudos em paleoecologia podemos avaliar como se organizavam os animais de atuais grupamentos fósseis enquanto vivos, de que se alimentavam, porque ocupavam determinado ambiente e com quem interagem. Esse tipo de análise é excepcionalmente relevante quando se tratando de grupos de invertebrados fósseis, pois ao contrário dos vertebrados, muitas vezes encontrados fragmentados e separados, os invertebrados são mais facilmente encontrados completos, em conjunto com diferentes espécies ou agrupamentos da mesma espécie. Em vista disso, assim como na ecologia contemporânea, os indivíduos são agrupados hierarquicamente em assembleias, populações e comunidades dentro do ecossistema (KUROVSKI *et al.* 2022).

Boucot (1971) ao propor paleocomunidades para o devoniano ao redor do mundo (incluindo a Bacia do Paraná), definiu-as conforme o táxon mais abundante do grupo sendo quatro delas de invertebrados bentônicos: *Lingula*, *Australospirifer*, *Eocoelia* e *Notichonetes* e uma Pelágica, a qual aqui não foi enfocada. Além dele, Hiller e Theron (1988) realizaram uma revisão dessas paleocomunidades para a África do Sul. Contudo, nenhum outro pesquisador deu continuidade a fundo nessa área ou revisou as paleocomunidades propostas por Boucot (1971). Além disso, o uso de guildas para invertebrados marinhos fósseis ainda é bastante limitado, se destacando principalmente com os trabalhos de Bambach (1983) e Aberhan (1994).

Com o advento da tafonomia, da estratigrafia de seqüências e incorporação de outras classificações ecológicas, como grupos funcionais, anteriormente pouco empregadas entre os paleontólogos de invertebrados, há necessidade de uma revisão dos trabalhos sob essa nova óptica (KUROVSKI *et al.* 2022). Portanto, aqui se realizou um compilado dos estudos ecológicos e paleoecológicos relacionados à fauna de invertebrados marinhos bentônicos até o momento, com enfoque na fauna devoniana da Biorregião *Malvinohosan*. Além disso, um breve histórico e definições de termos segundo ecólogos e paleoecólogos, foi feito, de modo que se pudesse ter uma visão mais ampla sobre o assunto. Com isso, possibilitou-se revisar as paleocomunidades devonianas da Bacia do Paraná sob uma óptica tafonômica, além dos prováveis paleoambientes aos quais elas pertenceram; bem como a definição das possíveis guildas tróficas e grupos funcionais ocorrentes dentro dessas paleocomunidades.

Esta pesquisa teve como principal objetivo uma ampla revisão teórica com o intuito de levantar discussões sobre a organização das assembleias fósseis da Biorregião *Malvinohosan* na Bacia do Paraná, sendo um passo inicial para um maior desenvolvimento de estudos na área de ecologia de comunidades voltada a invertebrados fósseis.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Revisar as implicações paleoautoecológicas e bioestratigráficas das ocorrências de tafocenoses em aparente posição de vida no devoniano da Bacia Paraná;

2.2 Objetivos Específicos

- Estabelecer novas paleocomunidades de invertebrados marinhos e suas guildas e grupos funcionais presentes do Devoniano do Paraná levando em consideração as paleocomunidades já criadas por Boucot (1971), suas posições de vida, alimentação, comparação com fauna atual, e tafonomia visualizadas em campo e no Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), ou já descritas em outros trabalhos;
 - Analisar tafonomicamente as paleocomunidades;
 - Definir os possíveis paleoambientes aos quais as paleocomunidades pertenceram;
 - Fornecer um referencial teórico para pesquisas futuras relacionadas a paleocomunidades, visando um maior entendimento dos paleontólogos com relação a ecologia do Devoniano do Estado do Paraná;
 - Também se faz necessário responder algumas questões levantadas a respeito das guildas e paleocomunidades como: “Qual paleocomunidade é mais apropriada para a inclusão de Crinoidea (Echinodermata) Tentaculitoidea (Moluscos) e Vermes tubícolas (Polychaeta)?” “O que a tafonomia pode nos dizer sobre as guildas/paleocomunidades?”.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

A pesquisa foi desenvolvida através das respectivas seis etapas:

- Seleção e organização do material a ser lido;
- Revisão bibliográfica;
- Análises teóricas e produção de banco de dados;
- Trabalho de campo;
- Análise de amostras em laboratório;
- Interpretação do banco de dados.

A revisão bibliográfica é a parte essencial e mais ampla deste trabalho, além de fornecer o embasamento teórico, também possibilitou o entendimento geral nos quesitos paleoecológicos, geológicos e paleobiogeográficos, servindo de guia para o estabelecimento das questões prioritárias a serem discutidas. Sua realização se deu através da leitura de livros principalmente do acervo do Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia do Departamento de Geociências da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG - DEGEO), além de 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*), Portal de Periódicos (CAPES), Acadêmico.Edu, Google Acadêmico e Researchgate.

Após a execução do compilado teórico, foi feita uma organização cronológica dos estudos ecológicos e paleoecológicos realizados ao redor do mundo até então.

Com isso, foram realizados trabalhos de campo nos quais visitou-se as possíveis localidades nas quais as paleocomunidades se encontram no Estado do Paraná, seguindo a ordem de deposição das camadas geológicas desde o município de Ponta Grossa, seguindo por Castro, Tibagi, Piraí do Sul, Jaguariaíva e Arapoti.

Além disso, foram utilizadas aproximadamente 50 amostras que já estavam armazenadas em laboratório e possuíam bioclastos em aparente posição de vida, os quais são provenientes de vários afloramentos da Bacia do Paraná.

Com a finalidade de comparar as litologias, idades e posicionamento na coluna estratigráfica facilitando a identificação dos paleoambientes, foi feita uma tabela com todos os afloramentos da região.

A partir do que foi observado posicionou-se as paleocomunidades definidas por Boucot (1971) encontradas na coluna estratigráfica de Bergamaschi (1999).

Com base nas informações compiladas e observação de material fóssil presente no Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da Universidade Estadual de Ponta Grossa (DEGEO-UEPG), inferiu-se informações extras com base no posicionamento e localização dos táxons na Bacia do Paraná.

Os critérios usados para a definição das paleocomunidades foram: "posição de vida e sedimento". Já os critérios utilizados para a definição das guildas e grupos funcionais, a alimentação e modos de vida inferidos.

As ilustrações foram feitas a mão e posteriormente digitalizadas com o uso dos programas *Photoshop* e *Corel Draw*.

Além deles, algumas imagens utilizadas foram retiradas do banco de fotos do acervo do Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia do Departamento de Geociências da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG- DEGEO) e o restante foram tiradas com as câmeras digitais Nikon® D90, lente AF-S Micro-Nikkor 105mm 1:2.8G ED e Canon® DS12621, lente EF Macro 24-105mm 1:4L IS USM.

4 CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO

4.1 Bacia do Paraná

A Bacia do Paraná é uma ampla região de sedimentação situada na porção centro-oriental da América do Sul, caracteriza-se como intracratônica, tem formato ovalado e sua área chega aos 1.600,000 km², abrangendo, além do Brasil, territórios do Paraguai, Argentina e Uruguai (*sensu*: MILANI, 2004). Além disso, ela é compartimentada em duas Sub-bacias: Alto-Garças, ao norte; Apucarana ao sul (RAMOS, 1970). Sua idade vai do Neoordoviciano ao Neocretáceo e é dividida entre seis sequências sedimentares de segunda ordem influenciadas por ciclos tectônicos e eustáticos que são relacionados a evolução do Oeste do Continente Gondwana (MILANI, 1997, MILANI; RAMOS, 1998; MILANI, 2004). São elas:

- Superseqüência Rio Ivaí (Caradociano-Llando-veriano),
- Superseqüência Paraná (Lochkoviano-Frasniano),
- Superseqüência Gondwana I (Westphaliano-Scythiano),
- Superseqüência Gondwana II (Neoanísiano-Eonoriano),
- Superseqüência Gondwana III (Neojurássico-Berriasiano) e
- Superseqüência Bauru (Senoniano).

O foco deste estudo é a Superseqüência Paraná, que possui geometria tabular e registro de um ciclo transgressivo-regressivo completo (BERGAMASCHI, 1999). Correspondente ao Período Devoniano que possuía mares repletos de vida, como corais, vegetais, bivalves e um de seus mais importantes componentes, os peixes ósseos, os quais mais tarde dariam origem aos primeiros tetrápodes importantes na evolução dos vertebrados (MELO, 1985). Hoje sabe-se que o Devoniano foi registrado em rochas em todos os continentes (MELO, 1985). No Brasil é reconhecido nas bacias do Paraná, Parnaíba, Amazonas e Parecis (*sensu*: MILANI *et al.*, 2007).

Segundo Milani (2004) a seção Devoniana em seu espessamento progressivo a oeste, atravessando os limites da Bacia do Paraná reflete de maneira mais ampla a estrutura tectono-sedimentar da margem gondwânica. Além disso, o autor também afirma que a bacia se configurou em golfo desde o seu início, no Neo-Ordoviciano, até o fim da deposição do pacote devônico. Sendo estabelecido uma conexão com as áreas deposicionais do Chaco argentino-paraguaio-boliviano, com o qual

compartilhou as irrupções das águas do Oceano Panthalassa. Este, com o passar do tempo, virou a depressão intracratônica dentro do Gondwana (MILANI, 2004).

4.2 Sucessão Devoniana

Vários autores definiram diferentes arcabouços estratigráficos para o Devoniano da Bacia do Paraná, dentre eles Derby (1878), integrante da Comissão Geológica do Brasil que descreveu as rochas do Devoniano pela primeira vez, as designando como “Série Campos Gerais”. Oliveira (1912) dividiu as exposições rochosas da base para o topo em “grés de Furnas”, “schistos de Ponta Grossa” e “grés de Tibagy. Maack (1947) propõe adicionalmente sobre o “grés Tibagy” os “Folhelhos São Domingos”, na época referidos como “Arenito Barreiro”. No ano seguinte, Petri (1948) seguindo o Código Americano de Nomenclatura Estratigráfica formalizou as unidades litoestratigráficas do Devoniano do Paraná e as nomeou de “Serie Paraná,” subdivididas em Formações Ponta Grossa e Furnas com uma camada de transição; Lange e Petri (1967) definiram o Grupo Paraná dividido nas Formações Furnas e Ponta Grossa subdividida em Membros Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos.

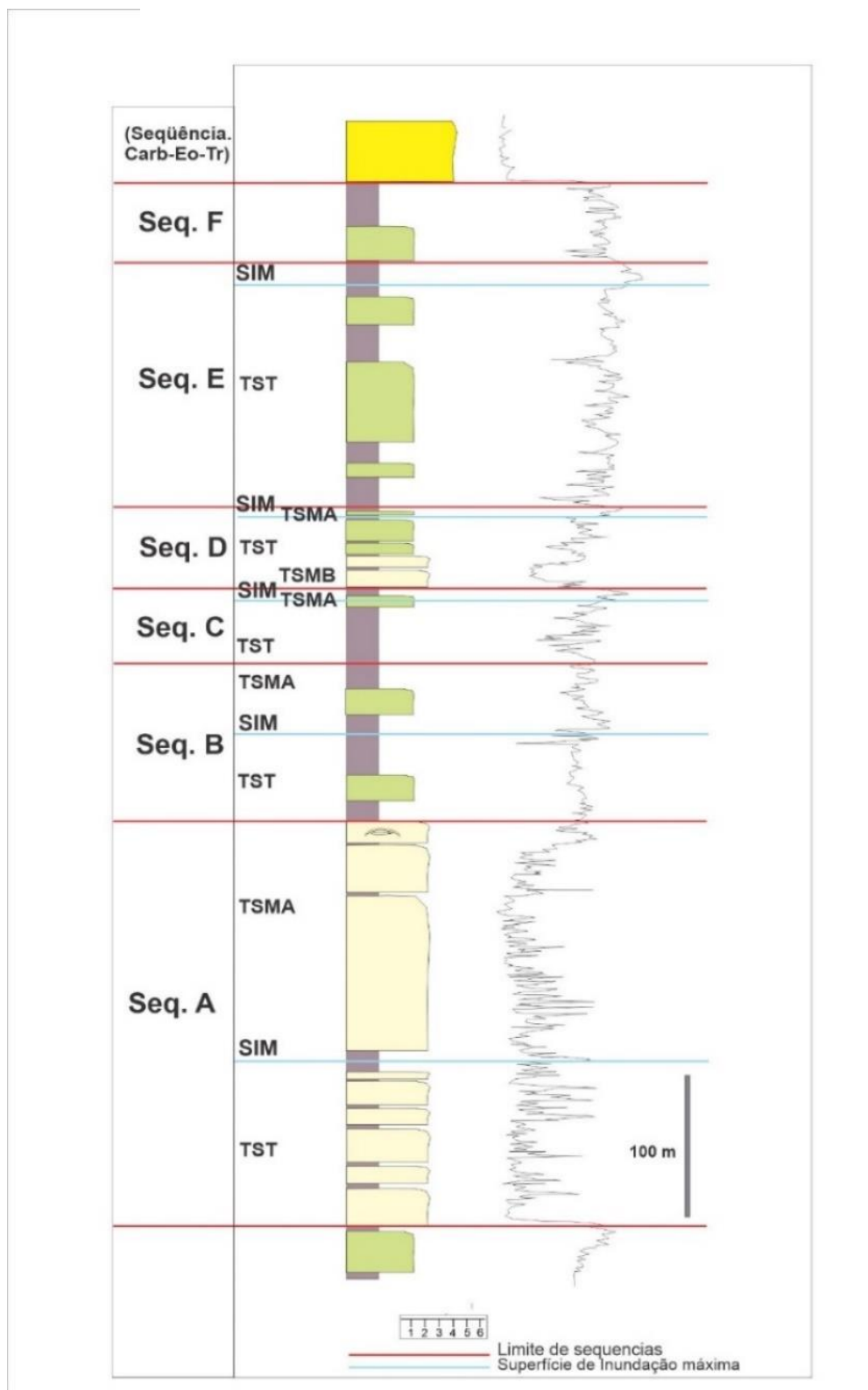
Assine (1996) propõe:

- Sequência Lochkoviana correspondente à Formação Furnas unidades I (inferior) e II (média);
- Sequência Paraguiano-Eifeliano correspondente à Formação Furnas unidade III (superior) e Formação Ponta Grossa, com os membros Jaguariaíva e Tibagi;
- Sequência Eifeliana-Frasniana correspondente à Formação Ponta Grossa topo do membro Tibagi e membro São Domingos.

Bergamaschi (1999) também usando o critério do nível eustático do mar, o dividiu nas seguintes sequências deposicionais, arcabouço utilizado nesse trabalho (figura 1):

- Sequência Depositional “A” - Pridoliano-Lochkoviano;
- Sequência Depositional “B”- Neolochkoviano-Emsiano;
- Sequência Depositional “C”- Neoemsiano-Eoeifeliano;
- Sequência Depositional “D”- Eifeliano;
- Sequência Depositional “E”- Neoeifeliano-Neogivetiano e
- Sequência Depositional “F”- Frasniano.

Figura 1- Sequências Depositionais de terceira ordem e trato de sistemas no Siluro-Devoniano da sub-bacia Apucarana.



Legenda: Adaptado de Bergamaschi (1999). TST= Trato de Sistema Transgressivo; SIM= Superfície de Inundação Máxima; TSMA= Trato de Sistema de mar Alto; TSMB= Trato de Sistema de mar baixo.

A sequência Depositional A possui uma espessura de 200 a 290 m, ela é a base do Grupo Paraná e se sobrepõe de maneira plana e horizontalizada sobre as rochas das unidades de granitos brasileiros; metassedimentos do Grupo Açungui; metassedimentos molássicos da Formação Camarinha, metassedimentos e vulcânicas ácidas do Grupo Castro e diamictitos da Formação Iapó, todos no âmbito da Bacia do Paraná. Em seu limite basal discute-se a possibilidade de uma discordância erosiva envolvendo um hiato significativo que vai desde a porção superior da Formação Vila Maria até a base da Formação Furnas. Em seu limite de topo verifica-se um pacote de arenitos finos com estratificação cruzada *hummocky* da porção mais basal da Formação Ponta Grossa (BERGAMASCHI, 1999). Ademais constatou-se um trato de sistemas transgressivos (TST) que vai até a superfície de inundação máxima desta sequência, acima dela prevalece o trato de sistemas de mar alto (TSMA) (BERGAMASCHI, 1999). A partir da definição desses tratos de sistemas, o autor aponta para um cenário litorâneo/marinho-costeiro associado a um estuarino, onde consta espacialmente fácies de *shoreface* (praia e ante-praia); porém em sua porção superior há registro de fácies deltaico-lagunares, onde se encontram restos de plantas primitivas (BERGAMASCHI, 1999).

A sequência deposicional B, com aproximadamente 120 metros de espessura, apresenta uma superfície transgressiva, com um rápido recobrimento (*onlap*) dos depósitos regressivos (transicionais e costeiros), verificados no topo da sequência A. Na base, pacotes de tempestitos são sucedidos por folhelhos e siltitos de *offshore* (costa-afora), em seu limite de topo há uma marcação pelo truncamento de um pacote de arenito fino de *shoreface* sobre os pelitos de *offshore* (BERGAMASCHI, 1999). Na região de Jaguariaíva encontra-se superfície de base de tempestitos marcando um evento do sistema transgressivo responsável pela alteração da superfície de discordância, além disso sua base é recoberta por fácies de folhelhos cinzas escuros laminados sucedido por siltitos intercalados por arenitos muito finos, apresentando evidências de ação de ondas e conseqüentemente bioturbação intensa, além de redução nos teores de Zn e Mn o que indica disoxia (BERGAMASCHI, 1999). Essa tendência se apresenta também em seções colunares de Tibagi, Telêmaco-Borba e Rivadávia (BERGAMASCHI, 1999). Seu contexto se enquadra em marinho-raso de *shoreface* inferior a *offshore* (BERGAMASCHI, 1999).

Em seguida a Sequência C se destaca por ser marcada em topo e base por truncamentos abruptos de arenitos de *shoreface* sobre pelitos de *offshore*, seu limite

basal é bem observado na Seção Colunar Tibagi-Telêmaco Borba (BERGAMASCHI, 1999). Ademais, seu preenchimento é um pacote delgado de 10-25 m de arenito fino de base e topo, geralmente abruptos, referente a arenitos de *shoreface*, intercalados a pelitos de plataforma (BERGAMASCHI, 1999). Devido a isso, suspeita-se, também, da existência de um sistema de progradação da bacia adentro de areias de *shoreface*, em resposta a mecanismos de regressão forçada (BERGAMASCHI, 1999). Como o terreno é levemente inclinado, uma pequena queda do nível do mar já produz uma ampla área exposta subaérea na plataforma (BERGAMASCHI, 1999). Seu intervalo basal constitui um trato de sistema de mar baixo (TSMB), com corpos de areia de *shoreface*, assentados sobre uma superfície de discordância (BERGAMASCHI, 1999). Mas o trato de sistema transgressivo (TST) é o mais expressivo nessa sequência, o qual na Seção Tibagi-Telêmaco Borba se constitui de fácies de siltitos bioturbados, limitados por base de ondas de tempestade (BERGAMASCHI, 1999). Por fim, no topo visualiza-se um trato de sistemas de mar alto (TSMA), caracterizado por uma tendência regressiva (BERGAMASCHI, 1999).

A Sequência D é encontrada em subsuperfície e é associada a areias de *shoreface* bacia adentro, que progradam sobre superfícies geradas por regressões forçadas (BERGAMASCHI, 1999). Em sua base observa-se um trato de sistema de mar alto (TSMA); e em Tibagi-Telêmaco Borba tem-se um trato de sistema transgressivo (TST), constituído de maior incidência de intercalações de arenitos finos, com evidência de ação de ondas que indicam condições de diminuição de lâmina d'água (BERGAMASCHI, 1999). Próximo ao topo tem-se um afogamento marcando a superfície de inundação máxima (SIM-Seq. D) dessa sequência (BERGAMASCHI, 1999).

Já a sequência E registra o afogamento da seção devoniana e tem em seu trato principal um Trato de Sistema Transgressivo (TST). Em seu preenchimento, observa-se ciclos assimétricos de engrossamento granulométrico e espessamento estratal para o topo, ainda, se apresentam iniciados por fácies de folhelho preto laminado, recoberto por arenitos finos com estratificação cruzada *hummocky* (BERGAMASCHI, 1999).

Por fim, a sequência F é a única que não aflora no bordo leste, sua base é marcada por picos expressivos, sobrepondo a Superfície de Inundação Máxima de E (SIM Seq. E) (BERGAMASCHI, 1999). Além disso, ela é truncada no topo por uma discordância erosiva da base da seção Permo-Carbonífera (Grupo Itararé), o que

impede a identificação de sua Superfície de Inundação Máxima (SIM Seq. F) (BERGAMASCHI, 1999). Quanto ao restante, também possui uma tendência agradacional a progradacional indicando condições regressivas deposicionais (BERGAMASCHI, 1999).

Recentemente, Sedorko *et al.* (2018) utilizaram a icnologia como ferramenta de análise aplicada à estratigrafia de sequências, ao observarem aspectos como litologia, estruturas sedimentares e natureza dos contatos estratigráficos. Subdividindo as camadas em:

- Sequência Siluriano inferior (Llandovery-Wenlock), que corresponde às unidades inferior e média da Formação Furnas;
- Sequência Siluro-Devoniano (Pridoliano - Eoemsiano);
- Sequência Devoniano I (Neoemsiano – Neoeifeliano) e
- Sequência Devoniano II (Neoeifeliano – Eogivetiano).

Antes disso, Grahn *et al.* (2013) (figura 2) definiu a seguinte estratigrafia: Grupo Campos Gerais subdividido em três formações:

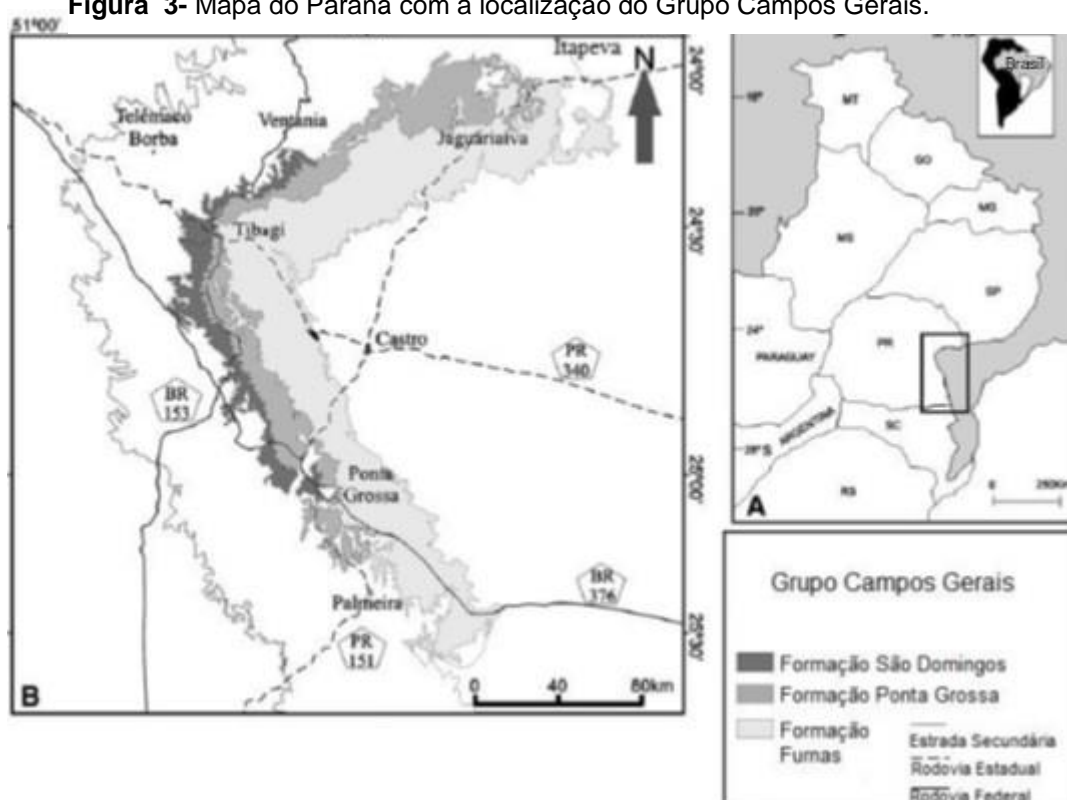
- Formação Furnas,
- Formação Ponta Grossa e
- Formação São Domingos.

Figura 2- Coluna cronoestratigráfica de Grahn *et al.* (2013)

Idade	Bacia do Paraná		Sequências	Esporos		Chitinozoa Grahn 2005 Mendowicz - Muller <i>et al.</i> , 2009
	Sub-bacia Apucarana	Sub-bacia Alto Garças		A	B	
Frasniano				IV	TP	U.bastosi S.langei
					Bmu	Hoegisphaera glabra
			F	BM	Bpi	
				BJ		
Givetiano		Grupo Chapada Unidade 4		TCo	Trg	Fungochitina microspinata Ancyrochitina taouratinensis
Eifeliano	Formação São Domingos		E	AD Lem	Lli	Ramochitina stiphrospinata
		Grupo Chapada Unidade 2	D	Pre-Lem	Per	Alpenachitina eisenacki
Emsiano		Grupo Chapada Unidade 3		AP Vel	GS	Ancyrochitina varispinosa**
Praguiano	TI?			FD	Nã o defi nido	Ancyrochitina pachycerata
	?					
Praguiano	Formação Ponta Grossa	Grupo Chapada Unidade 2	B	Su	Ems	Ramochitina magnifica
				Pow Pre-Su		
Lochko- viano				BZ Z	E	Urochitina loboi
	?					
Lochko- viano	Formação Furnas	Grupo Chapada Unidade 1	A	MN	NsZ	Angochitina strigosa
						...

Fonte: Traduzido de Grahn *et al.* (2013).

Figura 3- Mapa do Paraná com a localização do Grupo Campos Gerais.



Fonte: Adaptado de Grahn *et al.* (2013)

4.3 Formação Furnas

A Formação Furnas (figura 3) (correspondente em parte a Seq. A de Bergamaschi), inicialmente foi difícil constatar o começo de sua deposição, Borghi (1992) sugere Pridoliano e alguns autores a posicionaram como Ludloviano (TAYLOR; TAYLOR, 1993), porém por conta de sua passagem gradual para estratos emsianos ela foi considerada eodevoniana, mais especificamente lochkoviana (GRAHN *et al.*, 2010), Sedorko *et al.* (2017) depois de análises icnoestratigráficas a posicionaram do Eosiluriano ao Devoniano.

Litologicamente ela contém arenitos grossos fluviais e costeiros com camadas de siltitos e argilitos intercaladas com arenitos grossos (GRAHN *et al.*, 2010). Possui fósseis vegetais e icnofósseis (GRAHN *et al.*, 2010)

4.4 Contato Furnas/Ponta Grossa

No contato Furnas/Ponta Grossa, a base da Formação Ponta Grossa representa a superfície transgressiva média em um ciclo de segunda ordem e um

limite de terceira ordem. Segundo Bergamaschi (1999), do início até o Eolochkoviano, a taxa de subida relativa do nível do mar foi baixa; porém no Neolochkoviano, o Furnas foi rapidamente recoberto, constituindo essa sequência transgressiva de 2ª ordem acima citada. Isto propiciou que a formação Ponta Grossa se estabelecesse. A litologia do contato entre as duas formações consiste: em arenitos de grãos finos de litorais e sublitorais com *Skolithos isp.*, alguns retrabalhados com tempestades (*hummocky cross stratification*) (figura 4) ou erosões entre-marés em partes mais protegidas da Bacia (barras cíclicas de marés). Bioturbações são comuns e aumentam para cima nas barras de maré.

Figura 4- *Hummocky Cross Stratification*.



Fonte: Grupo Palaaios/CNPq.

4.5 Formação Ponta Grossa

A Formação Ponta Grossa (figura 3) (inserido na Seqs. B de Bergamaschi), descrita pela primeira vez em 1912, por Oliveira, com a nomenclatura “Shistos de Ponta Grossa”, possui depósitos marinhos transgressivos (BERGAMASCHI, 1999). Oliveira (1912) definiu sua parte superior como betuminosa, tendo calcáreos argilosos e nódulos piríticos ocasionalmente. A espessura variante dos arenitos Ponta Grossa sugere uma superfície com leves ondulações, isto quando a transgressão do Neopraguiano - Eoemsiano atingiu a área (GRAHN *et al.*, 2010).

A unidade de Ponta Grossa foi definida pelas rochas escuras transgressivas, depositadas sobre os arenitos Furnas no nordeste e sudeste da cidade de Ponta

Grossa (GRAHN *et al.*, 2010). Sua espessura é de 80 a 120m. Seu topo foi definido ao longo do arroio São Domingos a 6km da cidade de Tibagi (GRAHN *et al.*, 2010).

No geral, em sua parte inferior, há arenitos com siltitos intercalados depositados como resultado de um retrabalhamento extensivo de superfície de ravinamento, que delimita o Furnas quando arenitos transgressivos de Ponta Grossa foram depositados. Nessa superfície de ravinamento expõe um hiato de em média quatro milhões de anos (GRAHN *et al.*, 2010). Sua parte basal é seguida de areias azuladas, amareladas, arroxeadas e amarelo-acinzentadas, na forma de nódulos de calcário ou argilas arenosas, presentes principalmente nas cidades de Tibagi, Ponta Grossa e Jaguariaíva (GRAHN *et al.*, 2013) (figura 3). Enquanto a parte superior tem folhelhos piríticos de coloração escura e de maior dureza. A idade está entre o Neopraguiano e Eoemsiano. Nela está presente grande parte da fauna marinha (GRAHN *et al.*, 2010).

Seu paraestratótipo se localiza na PR-340 km 60 a 271.5 (24° 31' 41.01" S, 50° 23' 57.8" W–24° 30' 10" S, 50° 26' 40" W) e é representado pela Seção Tibagi-Telêmaco-Borba (GRAHN *et al.*, 2013). O intervalo de 36m até a base do membro Tibagi na Formação São Domingos (90m) consiste em siltitos cinzas a cinza escuros, intercalados por arenitos finos micaceos amarelados avermelhados com *hummocky* (GRAHN *et al.*, 2013). A partir dos 60 m, em direção ao Membro Tibagi, os arenitos ficam mais recorrentes. Invertebrados marinhos Malvinocáfricos (*Malvinoxhosan*) são comuns (GRAHN *et al.*, 2013).

Ela também possui um lectoestratótipo na seção Jaguariaíva, localizada na estrada ferroviária de Jaguariaíva a Arapoti (Km 2,2 a Km 6,6) (24° 14' 49.92" S, 49° 43' 18.70" W), que, em estudos anteriores, acreditava-se ser uma representação completa da formação (LANGE; PETRI, 1967). Segundo Grahn *et al.* (2013), esta expõe cerca de 70 m da formação e quatro faces podem ser separadas da base para o topo:

- Arenitos de grão finos com *hummocky cross stratification*, indicando sedimentos retrabalhados acima de uma superfície de ravinamento;
- Siltitos acinzentados bioturbados, contendo invertebrados marinhos;
- Siltito fossilífero, laminado acinzentado escuro, intercalado com arenitos de grãos finos contendo *hummocky*;
- Folhelhos fossilíferos escuros a cinzas.

A composição Devoniana local, na região da cidade de Ponta Grossa e proximidades, tem uma paleolatidade de 50 a 60° S, em sua maioria, é composta de depósitos siliciclásticos, advindos do mar epicontinental, sendo o registro sedimentar majoritariamente episódico, o que leva a conservação apenas de grandes eventos de deposição. Essa deposição em contexto de *shoreface*, *offshore* transicional e *offshore*, ou seja, águas rasas, fácies de praia e mais profundas de costa-a-fora (BOSETTI *et al.*, 2009).

4.6 Membro Tibagi (Formação São Domingos)

O Membro Tibagi (inserido na Seq. C de Bergamaschi) condiz com a parte basal da Formação São Domingos. Segundo Maack (1947) em seu total apresenta uma espessura entre 18 e 20 metros. Sua litologia correspondente a depósitos de *shoreface* com arenitos grossos a finos de coloração cinza claro a amarelado ou avermelhado, siltitos e uma pequena parcela de lamitos (GRAHN *et al.*, 2013). Possui uma ciclicidade que alterna entre camadas de folhelhos arenitos micáceos e mais para o topo, acamamento arenoso (GRAHN *et al.*, 2013). Sua idade estima-se ser Neoemiano (GRAHN *et al.*, 2013).

O neoestratótipo situado a 1 km sul da vila São Domingos e ao norte do Arroio São Domingos (BR 153) (24° 32' 8.39" S, 50° 26' 50.71" W), na parte inferior, consiste em 9,2 m de arenito maciço de coloração cinza e grãos finos intercalado com siltito (GRAHN *et al.*, 2013). Já na parte superior (6,3 m) se encontram arenitos cinzas, sem intercalações de siltito (GRAHN *et al.*, 2013).

4.7 Formação São Domingos

A Formação São Domingos (figura 3) (presente nas Seqs. C, D, E e F de Bergamaschi, 1999) é referida por Maack (1947) como "Folhelhos São Domingos". Segundo Grahn *et al.* (2013) sobrepõe transgressivamente a Ponta Grossa e sucessivamente o Grupo Itararé a sobrepõe. Em geral, sua litologia é composta predominantemente de folhelhos argilosos (GRAHN *et al.*, 2013). Basalmente arenitos conglomeráticos, seguidos de folhelhos e siltitos micáceos, ricos em plantas (GRAHN *et al.*, 2013). Sua idade corresponde ao Neoemiano e Eofrasniano (GRAHN *et al.*, 2013). Porém a seção referência para a sua base, na BR-153 (mesma localização do Neoestratótipo do Membro Tibagi), com 3,2 m, de idade Neoeifeliano, é representada

por um siltito acinzentado planar bioturbado em algumas partes do acamamento (GRAHN *et al.*, 2013).

Como lectoestratótipo a seção Barreiro inteira (70 m) ($24^{\circ} 31' 21,73''$ S, $50^{\circ} 28' 10,17''$ W– $24^{\circ} 23' 11.12''$ S, $50^{\circ} 22' 25.81''$ W) posicionada entre o Sítio Ari e Casa de Pedra 1, representa a parte superior da formação, datado de Eogivetiano, a partir de palinomorfos por Grahn *et al.* (2013). Nela o contato do membro Tibagi não é visível, mas o topo dele pode ser visualizado em Casa de Pedra 1 (GRAHN *et al.*, 2013). Nessa seção há um truncamento pelo Grupo Itararé (Pensilvaniano- Eopermiano) (GRAHN *et al.*, 2013).

E sendo que o paraestratótipo encontra-se acima do membro Tibagi, parte da seção Tibagi-Telêmaco Borba na PR-340 km 271.5 ao km 280, em direção a Telêmaco Borba ($24^{\circ} 30' 10''$ S, $50^{\circ} 26' 40''$ W– $24^{\circ} 28' 26''$ S, $50^{\circ} 31' 30''$ W), consta com a parte superior do Membro Tibagi de arenitos finos amarelados, seguida de arenitos sigmoidais de grãos médios intercalados com siltitos. Em direção ao topo os folhelhos representam o evento *Kačák*, na transição Eifeliano-Givetiano (GRAHN *et al.*, 2013).

5 CONTEXTO PALEOBIOGEOGRÁFICO

O Gondwana foi a unidade de continente mais extensiva em território por mais de duzentos milhões de anos, tendo sua unificação no Neoproterozóico. Ocupou mais de 70% da Terra continental e dividiu-se várias vezes por eventos oceânicos que seguiram até o Cretáceo, durando mais de quinhentos milhões de anos (SCOTESE *et al.* 1999; TORSVIK; COCKS, 2013).

Seu nome original, *Gondwanaland*, foi proposto originalmente por H.B. Medlicott e H. F. Blanford da *Indian Geological Survey*, em 1879, posteriormente passou a ganhar mais ênfase com o trabalho de Suess, em 1885, para regiões, principalmente indianas que abrigavam a flora *Glossopteris*, característica do Neopaleozóico (TORSVIK; COCKS, 2013).

O Centro Gondwanico incluí os continentes modernos: América do Sul, África, grande parte da Antártica e Austrália, assim como Madagascar e Subcontinente Indiano (TORSVIK; COCKS, 2013). Sendo 64% de todas as terras e 19% do total da superfície da Terra (TORSVIK; COCKS, 2013). Em adição, Florida, parte da América Central, sul da Europa e centro-sul e sudeste asiático formaram partes do Gondwana em tempos diferentes (TORSVIK; COCKS, 2013). Além disso, há probabilidade de que os continentes do Norte Chinês, Sul Chinês, Tarim e Annamia (Indochina), também, possam ter sido partes integrais do Gondwana durante o Pré-Cambriano final (TORSVIK; COCKS, 2013).

Climatologicamente, durante seu período de existência, o Gondwana mudou de *Ice House* para *Green House* quatro vezes (SCOTESE *et al.* 1999). No decorrer do Siluriano-Devoniano a presença da fauna Malvinocáfrica (*Malvinoxhosan*) de águas frias, próximas ao Polo Sul, durante o *Hot House*, pode ser explicada pela existência de um extensivo cinturão de temperatura fria que seguia do polo até as latitudes médias (SCOTESE *et al.* 1999).

As altas latitudes do Gondwana foram ocupadas pelo Domínio Malvinocáfrico (Biorregião *Malvinoxhosan*), contemporaneamente com os Domínios das Américas Orientais de clima quente e o Velho Mundo de clima tropical e subtropical (BOUCOT; GRAY, 1983). Durante o Mesodevoniano (Praguiano/Emsiano-Eifeliano), essas águas geladas Malvinocáfricas (*Malvinoxhosan*) proporcionaram um refúgio para vida e permitiram que organismos marinhos oportunistas se diversificassem isoladamente, formando distintas regiões paleobiogeográficas (PEEN-CLARKE, 2019).

É nesse contexto que entram os invertebrados marinhos da Bacia do Paraná, aos quais são parte dessa fauna pertencente a região paleogeográfica. Referida como de primeira-ordem com águas geladas e paleolatitudes entre 60° e 90°S, forte endemismo e baixa diversidade (na Bacia do Paraná contabilizou-se aproximadamente 15 classes, 48 famílias e 79 gêneros de animais bentônicos) Ocupa os países África do Sul, Gana, Guiné, Guiné-Bissau, Senegal, Argentina, Bolívia, Uruguai, Paraguai, Brasil, Ilhas Malvinas e Antártica (figura 5) (COPPER, 1977; BOUCOT; GRAY, 1983; BOUCOT, 1985; ISAACSON; SABLOCK, 1990; SCOTese *et al.*, 1999; COCKS; TORSVIK, 2002; BOUCOT *et al.*, 2013; PENN-CLARKE, 2019).

Em termos de fauna, destaca-se a aparente ausência de corais (exceto por um gênero raro de tetracoral), a aparente ausência de estromatoporoides e conodontes, combinada a abundância de Conulata e Hyolita. Soma-se a uma taxa relativamente pequena de gêneros de conchas, em contraste com as de região quente, grande quantidade de conchas grandes e grossas e ausência de muitas ordens, famílias e superfamílias de braquiópodes, além disso, apresenta em geral, um pequeno número de gêneros (BOUCOT, 1985).

Figura 5- Localização do Domínio Malvinocáfrico segundo Penn-Clarke e Harper (2019).



Legenda: Em vermelho os locais onde a fauna Malvinocáfrica foi identificada conforme Penn-Clarke (2019): África do Sul, Gana, Guiné, Guiné-Bissau, Senegal, Argentina, Bolívia, Uruguai, Paraguai, Brasil, Ilhas Malvinas e Antártica.

Fonte: A autora.

Segundo Boucot (1985), o Domínio Malvinocáfrico (Biorregião *Malvinoxhosan*) é distinguido por depósitos com ausência de características comuns para regiões de

clima quente (cor avermelhada, bauxita, *calcretes*, evaporitos, recifes, calcário, dolomita etc.). Geologicamente regiões de clima frio e gelado caracterizam-se por litologia siliciclática, cintilante e flocos de mica espalhados pelo Mesocambriano ao Ordoviciano e dentro do Siluriano - Mesodevoniano (BOUCOT, 2005).

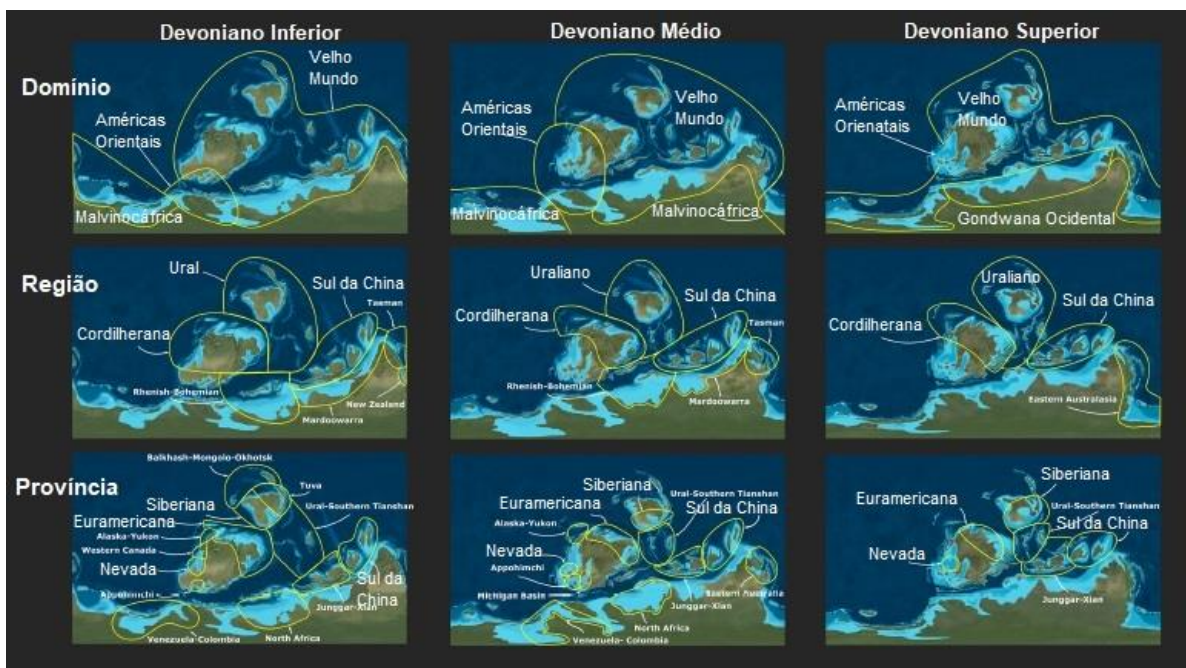
O Domínio Malvinocáfrico (Biorregião *Malvinoxhosan*) caracteriza-se de abundante fauna euritópica *Australocoelia* (ausente na Antártica) e *Australospirifer*. Seus braquiópodes são possivelmente derivados do Domínio das Américas Orientais, já os trilobitas derivam do Domínio Velho Mundo. Nuculidae variados e alguns bivalves são distribuídos vastamente no Domínio Malvinocáfrico (Biorregião *Malvinoxhosan*), mas possuem poucas informações biogeográficas. Os poucos gastrópodes que são relativamente cosmopolitas e corais rugosos são vistos apenas no Domínio das Américas Orientais (BOUCOT, 2005).

5.1 Mudanças na Nomenclatura paleobiogeográfica

Biogeógrafos, comumente, usam os seguintes termos em ordem hierárquica: domínio, região, província e subprovíncia como unidades biogeográficas (figura 6), porém, nem todos os paleontólogos, no passado, utilizaram essa hierarquia, alguns ainda usaram província para todas as unidades biogeográficas, isto tinha gerado certa ambiguidade nos resultados de unidades, sendo, agora, referidas como domínios ou regiões (BOUCOT, 2005).

Boucot (1975) foi o primeiro autor a ranquear o Devoniano Malvinocáfrico como domínio, uma unidade biogeográfica mais alta que província de acordo com a hierarquia de Kauffman (1973). Entre os anos 1924-2017, Boucot estabeleceu a bioregionalização do Devoniano, estabelecendo uma ponte entre a Terra parada e a tectônica de placas, enquanto a distribuição podia ser explicada por dispersão biótica e geodispersão. Além disso, ele diagnosticou as áreas bióticas do Devoniano através da fauna de braquiópodes endêmica (DOWDING; EBACH, 2019).

Figura 6- Representação dos agrupamentos paleobiogeográficos em Domínios, Regiões e Províncias no Devoniano segundo Dowding e Ebach (2019) baseados em Boucot (1969).



Fonte: Adaptado de Dowding e Ebach (2019).

Somado a isso, a classificação como Domínio Malvinocáfrico vem sendo usada a muito tempo em substituição à fauna Austral de Clarke (1913). Esta já não se aplica corretamente a composição da fauna, pois a Australia pertencente a região austral e apresenta fauna semelhante a boreal. Recentemente, Penn-Clarke e Harper (2021) vêm discutindo sua terminologia atual e seu significado. A região já foi denominada de "*Flabellite Land*" (SCHWARZ, 1905, 1906), "*Austral Province*" (CLARKE, 1913), "*Falklandia*" (CLARKE, 1919) e Província Malvinocáfrica (RICHTER, 1941; RICHTER; RICHTER, 1942).

A etimologia da palavra Malvinocáfrica vem de *Malvino*, referente as Ilhas Malvinas e *Kaffric* referente a Kaffraria (África do Sul), nome dado às terras do reino de *AmaXhosa* quando subjulgado pelos britânicos em meados do século XIX (PENN-CLARKE; HARPER, 2021). Hoje a área corresponde a Província do Cabo da África do Sul (PENN-CLARKE; HARPER, 2021). O termo *Kaffric* tem sido usado pelos naturalistas a muito tempo para descrever a fauna e flora da região, porém como possui uma conotação segregacionista sugere-se a substituição por *xhosan* referente a nação e povo de *AmaXhosa* (PENN-CLARKE; HARPER, 2021). Sendo assim Penn-Clarke e Harper (2021) propõem uma nova nomenclatura: *Malvinoxhosan*, que será aqui utilizada.

Nesse mesmo trabalho de Penn-Clarke e Harper (2021) foram usados efeitos da latitude como parâmetro para a regionalização de braquiópodes marinhos ao redor do mundo, juntamente com análises paleobiogeográficas mais acuradas. Nele, os autores concordam com a hipótese de Dowding e Ebach (2019). Esta sugere que de todos os domínios paleobiogeográficos tradicionais do Oeste Gondwana, entre os períodos Eo e Mesodevoniano (Américas Orientais, Velho Mundo e Malvinocáfrico), apenas o Domínio Malvinocáfrico (*Malvinoxhosan*) é válido como uma única área biogeográfica, excluindo-se Senegal, Guiné e Guiné Bissau, antes referidos como parte dessa área (PENN-CLARKE; HARPER, 2021).

Para a Estratigrafia, os eventos são divididos hierarquicamente em ordens de grandeza, portanto aqueles de 1ª ordem são, por exemplo, o registro total de uma Bacia, ou seja, o registro de maior magnitude, enquanto as 2ª, 3ª e 4ª ordens são respectivamente supersequências, sequências de escala regional e parasequências, sendo esses os registros de menor magnitude que abrangem um menor território, estando inseridas umas dentro das outras por ordem de grandeza.

Em vista disso, Penn-Clarke e Harper (2021) propõe que áreas paleobiogeográficas de altas latitudes, 60° a 90°, compostas pelas bioregiões *Malvinoxhosan* e Amazonas, estas são de 1ª ordem; enquanto as latitudes temperadas de 30° a 60°, como Colombiana-Oeste Africana são de 2ª ordem (PENN-CLARKE; HARPER, 2021).

Nessa reorganização das bioregiões foram usados clados (figura 7) para correlacioná-las, logo *Malvinoxhosan* inclui todos os depocentros essenciais, exceto pelas Bacias Acraniana e Bové, enquanto o grupo Amazônico inclui: Américas Orientais com as Bacia Parnaíba e Amazonas (PENN-CLARKE; HARPER, 2021) (Figura 1). Ou seja, a bioregião *Malvinoxhosan* se divide em dois grupos de bacias que são biorregiões menores de 3ª ordem, são elas:

- Bacias: Chaco, Cabo, Precordilherana e Paraná;
- Bacias: *Fox Bay*, Parecis e Ventana.

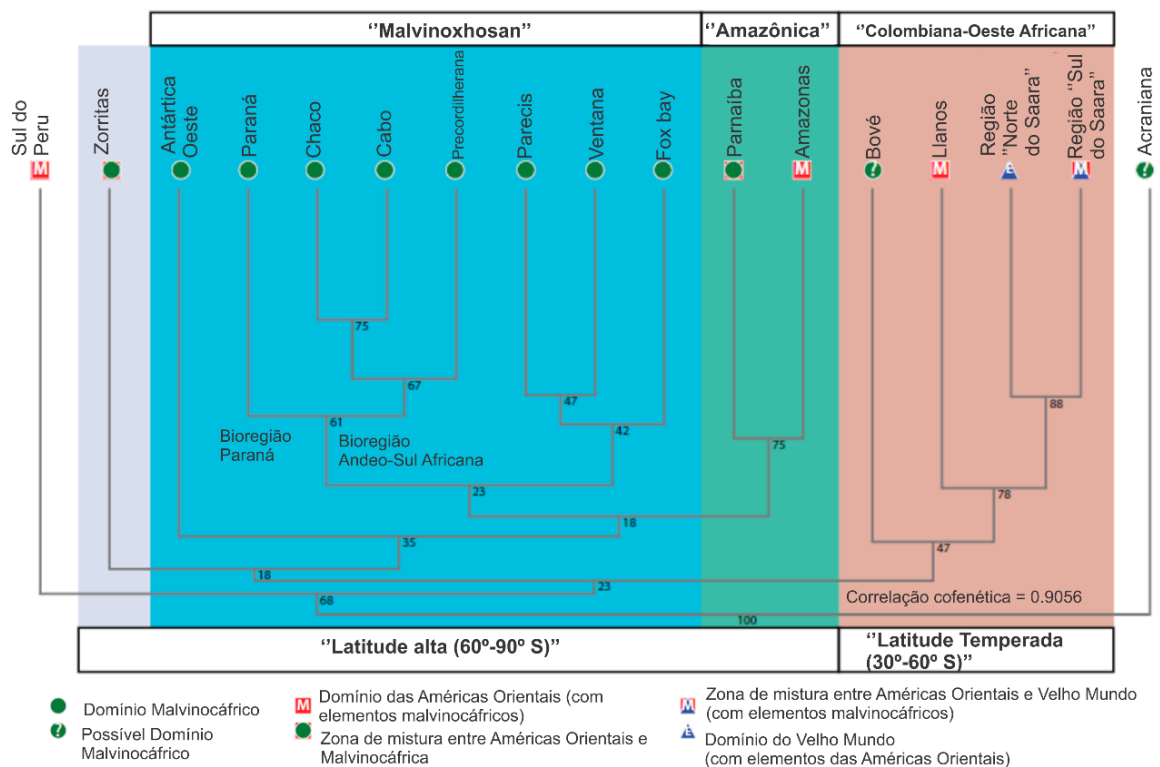
A Antártica Oeste vem como “irmã” de ambas as anteriores. A bioregião Chaco, Cabo, Precordilherana e Paraná pode ser dividida entre duas de 4ª ordem:

- Andeo-Sul Africana (Chaco, Cabo e Precordilherana);
- Paraná.

A bioregião temperada consiste inteiramente pela bioregião de 2ª ordem: Colombiana-Oeste Africana constituída das Bacias: Bové, Lhanos e Regiões Norte e Sul do Saara (PENN-CLARKE; HARPER, 2021).

Com isso, presencia-se uma grande mudança na organização das paleobioregiões. Apesar de ser uma pesquisa muito recente e reduzir o até então domínio para um *status* biogeográfico indeterminado, impedindo a inclusão dele numa hierarquia padrão como comentam Downding *et al.* (2021). Haja vista que sua estruturação e justificativa são muito bem trabalhadas, o que levou esse trabalho a considerar essa hipótese e nova nomenclatura para a continuidade das pesquisas que aqui serão feitas.

Figura 7- Nova organização em forma de cladograma das bioregiões conforme suas latitudes.



Fonte: Adaptado de Penn-Clarke e Harper (2021).

5.2 Extinção da Fauna *Malvinoxhosan*

A fauna *Malvinoxhosan* passou por um fim catastrófico, principalmente na Bacia do Paraná, onde a partir do Neoeifeliano e Eogivetiano uma substituição faunística ocorreu na Formação São Domingos. Comunidades “Malvinocáfricas”

típicas desaparecem ou se tornam raras e bivalves, lingulídeos e gastrópodes passam a predominar (MELO, 1988).

Inicialmente no intervalo Neosiluriano - Eodevoniano há um aumento no provincialismo do bentos marinho (BOUCOT, 1985).

Boucot (2005) comenta sobre algumas mudanças biostratigráficas dentro do Domínio Malvinocáfrico (Biorregião *Malvinohosan*) que se combinam com o aparecimento de uma larga e endêmica fauna de braquiópodes eubratolóides (mutationelídeos) no começo do Praguiano ou Emsiano, seguido de seu desaparecimento no Eifeliano.

Entretanto, ao fim do Mesodevoniano (Eifeliano), o gradiente climático global abaixou abruptamente com consequências em larga escala, extinguindo biotas de clima frio e gelado (BOUCOT, 2005).

Eventos transgressivos também parecem ter tido grande significância, influenciando a biorregião e mudando seu perfil de fauna, de dispersão e vicariância (DOWDING *et al.* 2021). Mudanças no nível marinho eustático global durante o Eodevoniano levaram a transgressões sobre muitas áreas cratônicas gondwanicas, como na extensão sul do mar raso no norte africano (TORSVIK; COCKS, 2013).

Comumente transgressões marinhas são associadas a aquecimento climático, circulação termoalina menos intensa e menos oxigenação de águas profundas, isso afeta a fauna benthônica, particularmente a sésil (BOSETTI *et al.* 2012). Por outro lado, a rápida regressão acompanhada de tempestades pode interromper o estabelecimento de ecossistemas com biocenoses temporárias (BOSETTI *et al.* 2012).

Além disso, Penn-Clarke e Harper (2021) apontam que o paleoclima e a latitude (quanto mais alta a latitude menor a temperatura das águas) tem uma influência de controle sobre a distribuição de braquiópodes no Devoniano inferior, ao médio do oeste do Gondwana. Áreas dentro do oeste do Gondwana foram restritas a discretas populações de braquiópodes, com assinaturas únicas em altas latitudes no Neodevoniano (PENN-CLARKE; HARPER, 2021). Portanto, não é de se surpreender que uma mudança no gradiente climático tenha afetado tão drasticamente essas biotas.

As extinções devonianas globais foram particularmente severas para organismos marinhos bentônicos em oceanos rasos (BOSETTI *et al.* 2012). Muito dos táxons que prosperaram durante as extinções eram de águas profundas (BOSETTI *et al.* 2012). Isso porque certos táxons dependem de fatores ambientais como salinidade,

temperatura e oxigenação. Esses fatores são determinantes para a sobrevivência e conseqüentemente refletem o tipo de depósitos onde eles são encontrados (exceto por fauna alóctone) (*sensu*: BOSETTI *et al.* 2012). Depósitos marinhos devonianos costumam possuir grande quantidade de folhelhos escuros em águas rasas, a presença desses sedimentos ricamente orgânicos indica águas de fundo anóxico ou euxínico, que ocorrem praticamente ao mesmo tempo que eventos de extinção no Meso e Neodevoniano (ALGEO *et al.* 1995) o que fornece base para a associação com eventos transgressivos.

Boucot *et al.* (1969) comentam que há uma redução global genérica de diversidade de braquiópodes entre o Eo e Neoemiano. Corroborando a isso, na Bacia do Paraná, houve extinção faunística substancial no Neoemiano. Afloramentos datados dessa idade mostram uma considerável queda na biodiversidade em relação a outros estratos (BOSETTI *et al.* 2012).

O primeiro declínio do “Domínio Malvinocáfrico” é conectado a um hiato sedimentologicamente, condensado no Neopraguiano - Eoemiano ao começo do Neoemiano (BOSETTI *et al.* 2012). Ademais uma subida global do nível do mar, transgressiva e gradual, ocorreu no Neopraguiano - Eoemiano (Seq. B) (CHLUPÁC; KUKAL, 1986; BOSETTI *et al.* 2012). A transgressão inicial no Neoemiano é caracterizada por seis ciclos orbitais de *Milankovitch*, com periodicidade de aproximadamente 400.000 anos (BOSETTI *et al.* 2012). Seguida por uma rápida regressão na Bacia do Paraná (BERGAMASCHI; PEREIRA, 2001) e uma larga queda na diversidade faunística.

Os afloramentos datados do Neoemiano mostram uma considerável queda na biodiversidade em relação a outros estratos (BOSETTI *et al.* 2012). Esses afloramentos são todos indicadores de mudanças abruptas no nível eustático do mar, assim como acamamento alterado por tempestades evidenciados pela presença de *Hummocky Cross Stratification* em vários níveis (BOSETTI *et al.* 2012).

Zabini *et al.* (2012) documentaram a sucessão Praguiana-Eifeliana no Paraná e perceberam uma menor (ou média) diversidade faunística do *shoreface* a tempestitos distais, usando braquiópodes lingulídeos como indicadores de fases transgressivas e regressivas no período. Sabe-se que a Bacia do Paraná passou pelo fim interior do mar epírico nesse mesmo espaço de tempo (TORSVIK; COCKS, 2013).

As extinções que ocorreram na regressão entre o Neopraguiano e o Eoemiano e a transgressão inicial no começo do Neoemiano possuem dados mais

devastadores que os apresentados para o colapso final da clássica fauna *Malvinoxhosan* apresentados por Bosetti *et al.* (2011), sendo extensiva e mais dramática que no resto do globo (BOSETTI *et al.* 2012). Com exceção do filo Cnidária, outros filós *Malvinoxhosan* experienciaram casualidades significantes, sendo o desaparecimento de quatro classes, vinte e cinco famílias, quarenta e um gêneros e cinquenta e quatro espécies (BOSETTI *et al.* 2012). Momento mais crítico da fauna de conchas, onde 55% das famílias, 65% dos gêneros e 62% das espécies se extinguiram (BOSETTI *et al.* 2012). Já, segundo House (2002), esses não podem ser considerados eventos de extinção em massa e sim de pequena-escala.

O declínio no Emsiano aumentou bastante a vulnerabilidade da fauna com relação a mudanças ambientais e o colapso posterior foi inevitável (BOSETTI *et al.* 2012). Quando o evento *Kačák* aconteceu, a fauna já havia passado por declínio em biodiversidade. (BOSETTI *et al.* 2012). Apenas sete famílias, nove gêneros e onze espécies foram mantidas depois do evento *Kačák*, porém apresentando fenótipos subnormais, identificados com o Efeito Lilliput (*i.e. Lilliput Effect*) (*sensu*: URBANEK, 1993; BOSETTI *et al.* 2011). Somente alguns trilobitas sobreviveram até o Givetiano (BOUCOT, 2005). Os sobreviventes ao *Kačák*, passaram por outro evento de extinção no Eifeliano (BOSETTI *et al.* 2012), restando apenas os gêneros mais adaptados a grandes mudanças ambientais.

6 ESTADO DA ARTE: TERMOS ECOLÓGICOS

Dentro do espaço vital existem vários níveis de organização dos seres vivos. O nível de organismo corresponde aos seres individuais; em nível de grupo temos indivíduos da mesma espécie que se reúnem por interesse mútuo ou para reprodução podendo ser duradouro ou passageiro, como grupos de aves migratórias. Em nível de população temos indivíduos de mesma espécie que formam parte de um ecossistema com relações intraespecíficas, que envolvem interesse alimentar, defesa diante predadores e se reproduzindo mais frequentemente entre si. Por fim, o nível de comunidade é um conjunto de populações que interagem umas com as outras com relações de caráter interespecífico, apresentando principalmente relações tróficas (PUENTE *et al.*, 2008). MacMahon (1981) também define comunidade como "um grupo de populações coevolutivas, interagindo conectadas pelo efeito de uma população na constituição demográfica ou genética de outra". Paleocomunidades referem-se a comunidades não contemporâneas; e, que normalmente não possuem registros de flutuações a curto prazo, perturbações ou sucessões ecológicas dentro do paleoambiente (ABERHAN, 1994). Dentro das comunidades ou paleocomunidades existem também os nichos ecológicos, grupos funcionais e as guildas.

Hutchinson (1957) foi o primeiro a formalizar o conceito de nicho ecológico como um espaço abstrato n-dimensional, no qual variáveis ecológicas bióticas e abióticas formam seus eixos mais importantes e independentes. Essa ideia já foi modificada algumas vezes, mas basicamente define-se como o espaço multidimensional, no qual a espécie vai exercer seu comportamento no geral (*sensu*: NEWSOME *et al.*, 2007; KEARNEY *et al.*, 2010).

Em 1959, Hutchinson também publicou que grupos de espécies compartilhando recursos similares são comuns na natureza, pois organizações tróficas complexas são mais estáveis que as simples. Ele se baseou na diferenciação morfológica de características importantes para a aquisição de recursos, assumindo que o espaçamento de nichos é refletido de acordo com o grau de divergência morfológica entre espécies que exploram a mesma dimensão de recursos. E percebeu que tanto entre invertebrados quanto vertebrados, as espécies adjacentes possuem diferenciações em tamanho do corpo e estruturas para alimentação (HUTCHINSON, 1959).

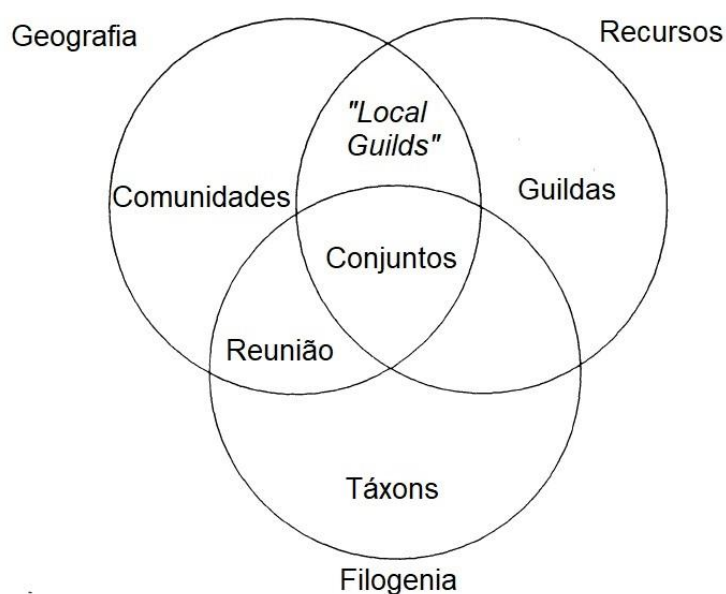
O termo guilda foi proposto por Schimper (1898); e, mais tarde, descrito por Root (1967), um ecólogo americano que estudava o comportamento da ave *Polioptila caerupta* e definiu esse termo como sendo um grupo de espécies que tem nicho ecológico parecido e utiliza os recursos de maneira similar. A partir desse primeiro termo surgiram muitos outros derivados.

Schoener (1986) determinou como *taxon guild*, grupos de espécies relacionadas intimamente, em nível de gênero ou família, que usam os mesmos recursos. Mais tarde Fauth *et al.* (1996) propuseram o termo *local guild* (figura 8) para espécies que além de compartilharem recursos, também são da mesma comunidade. Outro termo, proposto por Wilson e Gitay (1999) foi *intrinsic guild* com a ideia de que espécies da mesma guilda provavelmente não ocorrem no mesmo ambiente para não competirem entre si. Entretanto, ecólogos estão condicionados a separar guildas de acordo com os caracteres observados, isso reflete a confiança nas guildas extrínsecas, baseadas nos caracteres disponíveis ao pesquisador. Porém, as guildas intrínsecas não dependem desses caracteres para sua separação (WILSON; GITAY, 1999). Ou seja, não se pode esperar que guildas intrínsecas estejam relacionadas a caracteres medidos ou qualquer caractere. Na verdade, elas que limitam a habilidade das espécies de conviver e essas guildas são mais utilizadas em classificações de plantas (WILSON; GITAY, 1999). Embora não se saiba como elas operam já que as espécies da guilda tendem a ser exclusivas (WILSON; GITAY, 1999).

Ainda de acordo com Wilson e Gitay (1999) duas ou mais guildas podem conviver dentro da mesma comunidade. Elas podem ser ortogonais, pois operam simultaneamente e não são relacionadas (WILSON; GITAY, 1999). Tentativas de correlacionar os membros das guildas com características dentro das espécies mostraram poucas relações, apenas em crescimento na forma e peso. Além disso Wilson e Gitay (1999) diferenciam dois tipos presentes na literatura e costumam gerar confusões:

- Guilda Beta- baseadas na resposta a um fator ambiental, combina espécies que tendem a coabitar pela preferência pelo mesmo habitat.
- Guilda Alfa- guildas de espécies que não coabitam, pois utilizam os recursos de maneira muito semelhante podendo resultar na exclusão por competição.

Figura 8- Níveis de organização de organismos em relação à distribuição, uso de recursos e evolução.



Legenda: Figura adaptada de Fauth *et al.* (1996) que propôs esse conjunto com as divisões em comunidades que segundo ele são grupos determinados geograficamente; táxons determinados filogeneticamente e guildas determinadas pela utilização de recursos. Na intersecção entre comunidades e táxons formam-se reuniões ou segundo ele “*assemblages*” que são definidos como grupos filogeneticamente relacionados dentro de uma comunidade, já na intersecção entre comunidades e guildas se formam “*local guilds*” para espécies que compartilham os mesmos recursos e estão na mesma comunidade, por fim na intersecção dos três temos conjuntos ou “*ensembles*” que são grupos limitados filogeneticamente que usam os mesmos recursos dentro de uma comunidade.

A análise de guildas deve ser usada apenas para uma amostragem ampla (BAMBACH, 1983), além disso um organismo pode fazer parte de mais de uma guilda (MACMAHON *et al.* 1981). O propósito da análise de guildas não é revelar todos os modos de vida praticados em um ambiente específico e sim examinar a estrutura do habitat de uma comunidade em algum lugar, em determinado período (BAMBACH, 1983). Ainda segundo Bambach (1983), alguns agrupamentos de espécies apresentam assembleias repetitivas e um maior número de guildas acima do que a comunidade realmente possui. É comum encontrar fósseis em *time-averaging* (*i.e.*, mistura temporal), o que pode afetar a interpretação (BAMBACH, 1983).

As espécies dentro das paleocomunidades são colocadas em guildas de acordo com o reconhecimento da classe à qual pertencem, a determinação do tipo de alimentação de cada espécie e a interpretação do hábito de vida ou posição de vida (BAMBACH, 1983). E a partir disso identificam-se também os grupos funcionais.

Ecologicamente a palavra função e suas derivadas funcional e funcionamento significam "modo operante do ecossistema" sem um propósito ou objetivos definidos, pois seria inconsistente aos preceitos evolutivos (TILMAN, 2001).

O termo "grupo funcional" proposto por Cummins (1974) alguns anos após a primeira definição de guildas, passou a ganhar espaço nas análises ecológicas. De uma maneira geral, diz respeito a capacidade funcional das espécies no ecossistema, ou seja, processos físicos como participação nos ciclos biogeoquímicos, resistência a invasão ou ao fogo, defesas contra predação, dispersão de sementes, polinização, filtração etc. (BLAUM *et al.*, 2011).

A partir de grupos funcionais é possível fazer uma relação entre diversidade funcional e o funcionamento e manutenção dos processos da comunidade (PETCHEY; GASTON, 2006). Tilman (2001) define diversidade funcional como "o valor e a variação das espécies e de suas características, que influenciam o funcionamento das comunidades". Assim ao medi-la, chega-se à diversidade de características funcionais componentes fenotípicas dos organismos influentes nos processos das comunidades, independente de suas filogenias (CIANCIANRUSO *et al.* 2009). Comumente ela é medida pelo número de grupos funcionais presentes na comunidade e usa-se um método definido pelo pesquisador para agrupar espécies similares entre si. Para isso, membros de um mesmo grupo precisam ser funcionalmente idênticos e membros de grupos diferentes são igualmente distintos ou complementares (CIANCIANRUSO *et al.* 2009).

Para que se possa haver uma melhor compreensão das diferenças entre os termos, pode-se definir, comunidade como um termo mais abrangente, que não necessariamente segrega espécies por alimentação, comportamento ou desempenho no ecossistema. Blondel (2003) diferencia guilda como o conjunto que explora os recursos de maneira similar. E o grupo funcional é aquele que leva em conta processos ecossistêmicos pela exploração do recurso. Porém dependendo da questão, a mesma associação de espécies pode ser uma guilda ou grupo funcional (BLONDEL, 2003), mas ambos estão inseridos na comunidade como pôde ser visualizado na figura 9.

MacMahon *et al.* (1981) comenta que não importa se o recurso foi usado para alimentação ou forrageamento, se isto ocorre, então os organismos que o utilizaram são de uma mesma guilda, já cada tipo de utilidade dada a esse recurso forma um

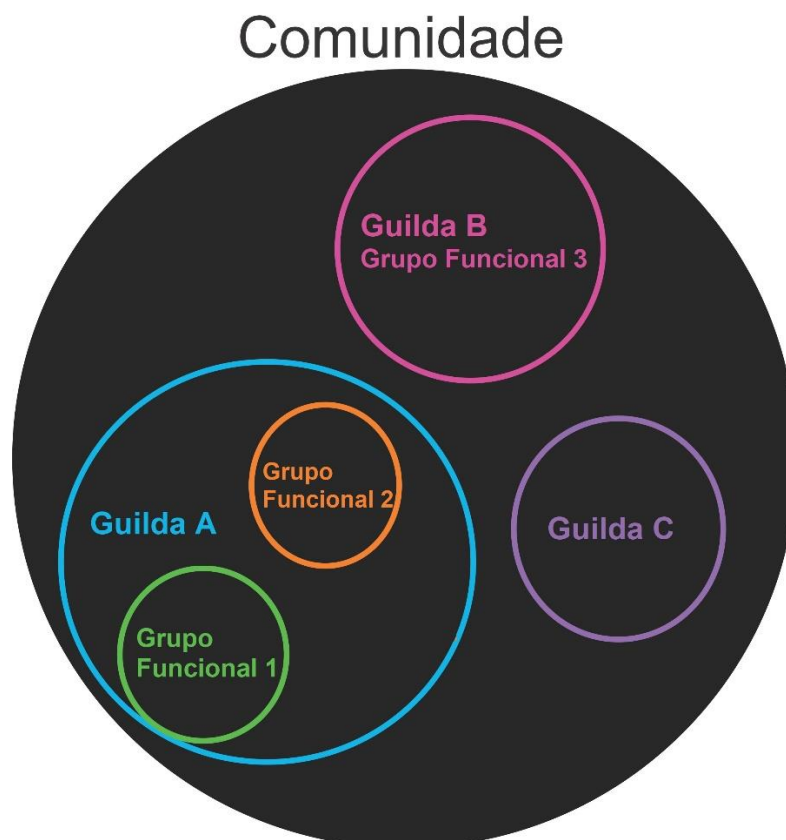
grupo funcional, por exemplo, os que se alimentam dele ou que o utilizam para forragear.

Blondel (2003) traz o seguinte exemplo: plantas apenas são associadas em uma guilda, pois compartilham o recurso polinizadores, já beija-flores são ao mesmo tempo da mesma guilda e mesmo grupo funcional, pois compartilham o mesmo recurso (nectar) e desempenham a mesma função (polinização).

Um exemplo hipotético para o uso de guildas e grupos funcionais para invertebrados pode ser o seguinte: suponha que artrópodes, braquiópodes e moluscos marinhos são todos pertencentes a mesma comunidade e alguns são suspensívoros formando assim uma guilda (guilda A); dentro desse grupo alguns vão se alimentar do material em suspensão por meio de correntes ou movimentando o fundo oceânico até que a matéria fique suspensa e possa ser capturada, esses animais podem ter uma função de processar a matéria em suspensão e, portanto, formam um grupo funcional (grupo funcional 1). Já outros animais podem se alimentar por filtração, ajudando na limpeza das águas oceânicas, formando outro grupo funcional (grupo funcional 2). Ainda existe os que comem detritos funcionando como verdadeiros “recicladores” dos oceanos formando assim mais um grupo funcional, mas que não compõe a mesma guilda dos anteriores por consumirem um tipo diferente de alimento. Sem outros grupos funcionais dentro dessa guilda, tanto a guilda quanto o grupo funcional podem ser considerados como um só (guilda B e grupo funcional 3). Por fim, ainda pode existir uma terceira guilda de animais que se alimentam de sedimentos, consumindo o biofilme, mas sem uma função específica no ecossistema (guilda C) (figura 9).

Entretanto, os termos podem se confundir, Steneck (2001) comenta que dependendo da aplicação, guildas e grupos funcionais podem ser sinônimos, como é o caso da guilda B e grupo funcional 3 (figura 9), o que causa certa confusão entre os estudiosos e pode levar a equívocos na interpretação das comunidades.

Figura 9- Organização de uma possível Comunidade a partir de Guildas e Grupos Funcionais.



Legenda: Dentro de uma mesma comunidade encontramos a guilda A de comedores de matéria suspensa com o grupo funcional 1 de suspensívoros e o grupo funcional 2 de filtradores; guilda B e grupo funcional 3 de detritívoros e guilda C de sedimentófagos.

Fonte: A autora.

Além disso, guildas são moldadas por competição por recursos limitados, independentemente das consequências ecológicas e algumas espécies estão estruturadas com os processos do ecossistema, enquanto outras não (BLONDEL, 2003), ou seja, nem sempre grupos funcionais se formam dentro das guildas.

De uma maneira geral é como se cada uma dessas categorias integrasse a outra formando uma cadeia hierárquica como se pode visualizar na figura 9.

Em meio a todos esses conceitos surgiram muitos outros como: tipos funcionais (BOTKIN, 1975; MENGE *et al.*, 1986; BARBAULT *et al.* 1991); módulo (PAINE, 1980); guildas operacionais (JAKSIĆ, 1981); cliques (YODZIS, 1982); grupos ecológicos de espécies (BAHR, 1982); guildas estruturais; guildas de resposta (SZARO, 1986); guilda funcional (SZARO, 1986; MENGE *et al.*, 1986); espécies tróficas (BRIAND; COHEN, 1986) e liga (FABER, 1991). Para comparação e melhor visualização das definições ao longo dos anos consultar o quadro 1.

Quadro 1- Termos ecológicos, seus autores e definições em ordem cronológica.

(continua)

Termo	Autor(a) e Ano	Definição
Guilda	Schimper (1898)	Não apresentou uma definição específica.
Nicho ecológico	Hutchinson (1957)	Espaço abstrato n-dimensional constituído de variáveis ecológicas bióticas e abióticas.
Guilda	Root (1967)	Grupo de espécies com nicho ecológico parecido que utiliza os recursos de maneira similar
Grupo Funcional	Cummins (1974)	Capacidade funcional das espécies no ecossistema.
Tipos Funcionais	Botkin (1975)	Grupos de espécies que fornecem informações sobre interações importantes na população.
Módulo	Paine (1980)	Grupo de espécies interagindo intimamente.
Comunidade	MacMahon (1981)	Populações coevolutivas interagindo e afetando a constituição demográfica umas das outras.
Guildas Operacionais	Jaksić (1981)	Grupo de espécies que respondem de modo similar a uma variedade de mudanças propensas a afetar seu ambiente.
Clique	Yodzis (1982)	Conjunto de espécies com recurso alimentar em comum, mas não necessariamente o utilizando do mesmo modo.
Grupos Ecológicos de Espécies	Bahr (1982)	Grupo de espécies que exploram a mesma classe de recursos ambientais de modo similar.
<i>Taxon Guild</i>	Schoener (1986)	Grupos de espécies que usam os mesmos recursos e são relacionadas em nível de gênero ou família.
Espécies tróficas	Briand e Cohen (1987)	Espécies que se alimentam de espécies em comum e que são também alimento comum para outras espécies.
Guildas Estruturais (Dentro de Guilda Funcional)	Szaro (1986)	Grupo de espécies que usa o mesmo recurso, não necessariamente do mesmo modo ou mesmo propósito.

Quadro 1- Termos ecológicos, seus autores e definições em ordem cronológica.

(conclusão)

Termo	Autor(a) e Ano	Definição
Guildas de Resposta/ Tipos Funcionais (Dentro de Guilda Funcional)	Szaro (1986); Menge <i>et al.</i> (1986)	Espécies que respondem de modo similar à perturbação ambiental.
Estratégia	Grime <i>et al.</i> (1988)	Grupo de espécies ou populações com características genéticas análogas ou similares, às quais condicionam ecologia similar.
Grupo Funcional	Fridel; Bastin e Griffin (1988)	Grupos que respondem similarmente à mesma perturbação.
Grupo Funcional	Noble (1989)	Baseada nos atributos fisiológicos, reprodutivos e caracteres de história de vida, onde a variação em cada caráter tem um valor ecológico preditivo específico (mais do que descritivo).
Liga	Faber (1991)	Conjunto de organismos que utilizam mais de um recurso de modo similar.
Tipos Funcionais	Barbault <i>et al.</i> (1991)	Grupos de organismos com morfologia e fisiologia, associadas aos recursos e interações entre espécies, representando guildas alimentares ou modos de desenvolvimento vegetal.
Grupo Funcional	Keddy (1992)	Grupos de espécies que compartilham características similares.
Paleocomunidade	Aberhan (1994)	Comunidades não contemporâneas.
<i>Local Guild</i>	Fauth <i>et al.</i> (1996)	Grupo de espécies que compartilham o mesmo recurso e são da mesma comunidade.
<i>Intrinsic Guild</i>	Wilson e Gitay (1999)	Espécies da mesma guilda não ocorrem no mesmo ambiente para não competirem (guildas de plantas).
Guilda Beta	Wilson e Gitay (1999)	Combina espécies que tendem a coabitar pela preferência pelo mesmo habitat.
Guilda Alfa	Wilson e Gitay (1999)	Guildas de espécies que não coabitam.
Grupo Funcional	Tilman (2001)	Conjunto de Espécies que possuem características similares e que apresentam efeitos semelhantes sobre o funcionamento do ecossistema.
Nicho ecológico	Newsome <i>et al.</i> (2007); Kearney <i>et al.</i> (2010)	Espaço multidimensional no qual a espécie vai exercer seu comportamento no geral.

Fonte: A autora.

6.1 O Paleossistema Marinho Bentônico e suas Classificações Ecológicas

Esse trabalho tem como enfoque o sistema marinho bentônico, nele há uma divisão trófica de herbívoros, detritívoros, onívoros, carnívoros, filtradores, sedimentófagos e suspensívoros (BRSCA; BRUSCA, 2013a). Somado a isso, em termos de estudo de comunidades recentes ou não, alguns zoólogos passaram a assumir que a maioria delas é constituída de maneira que haja pouca ou quase nenhuma interação entre as espécies, permitindo, portanto, a invasão por diferentes espécies. Isso vale, por exemplo, para comunidades de artrópodes e moluscos (*sensu*: VALKENBURGH, 1995), o que permite deduzir que existe uma variabilidade constante de táxons. Entretanto, ressalta-se que isso não é um consenso no meio acadêmico.

As comunidades bentônicas são caracterizadas por suas histórias de vida que são similares as espécies terrestres, as quais possuem adultos sésseis, produzindo propágulos diversos, ou seja, diferentes estágios larvais que favorecem a dispersão no meio (CHANG; MARSHALL, 2016).

Nessas comunidades, altos níveis de variação podem ser encontrados frequentemente em escalas espaciais pequenas, que podem ser explicados por interações entre diferentes espécies ou por variações ambientais de pequena escala (CHANG; MARSHALL, 2016). Segundo Chang e Marshall (2016), como essas comunidades marinhas costumam apresentar um período larval curto (apesar de isso não ser uma regra), sua estrutura espacial é fortemente regulada por colonização precoce e variações ambientais de pequena escala. Competidores mais fracos ao chegarem cedo no seu novo local (via larval) evitam extinção na comunidade por meio de antecipação do nicho, ao mesmo tempo, espécies dominantes também tentam monopolizar o local, chegando mais cedo que os outros membros das guildas (CHANG; MARSHALL, 2016).

Aberhan (1994) dividiu as comunidades bentônicas do Mesozoico em cinco paleoambientes: Salinidade controlada; grãos grossos em águas rasas; grãos finos em águas rasas; plataformais média a externa e oxigenação controlada. Além disso, as espécies foram designadas em guildas de acordo com a sua literatura autoecológica, análise morfológica ou analogia com espécies próximas ainda vivas. Esse estudo não distinguiu rastejantes de animais de infauna rápida suspensívora

sifonada ou suspensívoros epibissados eretos de reclinados (ABERHAN, 1994). As guildas definidas foram as seguintes:

- Animais suspensívoros de infauna rasa a moderadamente profunda que incluem alguns bivalves anomalodesmatas (moluscos de água salgada) e *Lingula sp.*;
- Animais detritívoros de infauna rasa como bivalves Nuculidae;
- Animais suspensívoros de infauna profunda;
- Animais suspensívoros endobissados;
- Animais suspensívoros epibissados (essas três últimas podendo ser representados também por certos bivalves);
- Animais suspensívoros de epifauna livre como *Australocoelia sp.*, *Schuchertella sp.*, *Australospirifer inheringe* e *Orbiculoidea sp.*;
- Animais suspensívoros de epifauna séssil, representados por *Conularia quíchua*;
- Animais detritívoros e herbívoros de epifauna móvel, sendo esses, trilobitas, gastrópodes e Tentaculitoideos;
- Animais carnívoros de epifauna móvel, tais como, equinodermatas da família Asteraceae.

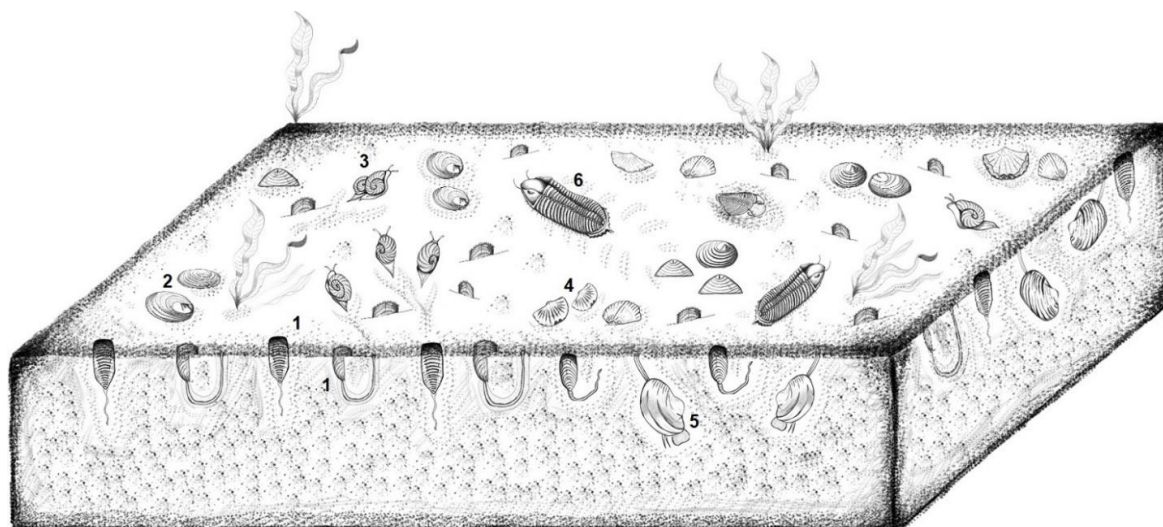
Esse trabalho de Aberhan (1994), apesar de não se referir ao Devoniano, elucida as classificações paleoecológicas, pois além de se preocupar com a divisão em guildas, também as posiciona em seus paleoambientes. Vale ressaltar que é um dos mais recentes estudos a respeito de invertebrados marinhos bentônicos, abordando esse escopo, além de abordar uma fauna muito similar, àquela presente na Biorregião *Malvinohosan*.

Em se tratando da Biorregião *Malvinohosan* do Paleozoico, o primeiro pesquisador a se dedicar à organização das espécies fósseis ali encontradas foi Clarke (1913). Mais tarde Boucot (1971), passou a usar as paleocomunidades para compreender como a fauna desse período se distribuía. Para isso, ele organizou as espécies encontradas por comunidades, de acordo com as suas semelhanças taxonômicas e hábitos inferidos. A partir disso, as descreveu de acordo com cada país pertencente ao, até então domínio. E em seguida, listou os fósseis encontrados por

formação estudada. Boucot (1971) identifica cinco paleocomunidades essenciais nas águas rasas *Malvinoxhosan* (Malvinocábricas):

- *Lingula* (figura 9);
- *Eocoelia* (*Australocoelia*) (figura 10);
- Comunidade *Notichonetes* (*Pleurochonetes*) intermediária a *Eocoelia* (figura 11);
- Comunidade *Australospirifer* (figura 12);
- Comunidade Pelágica de microfósseis palinomórficos e asterozoa.

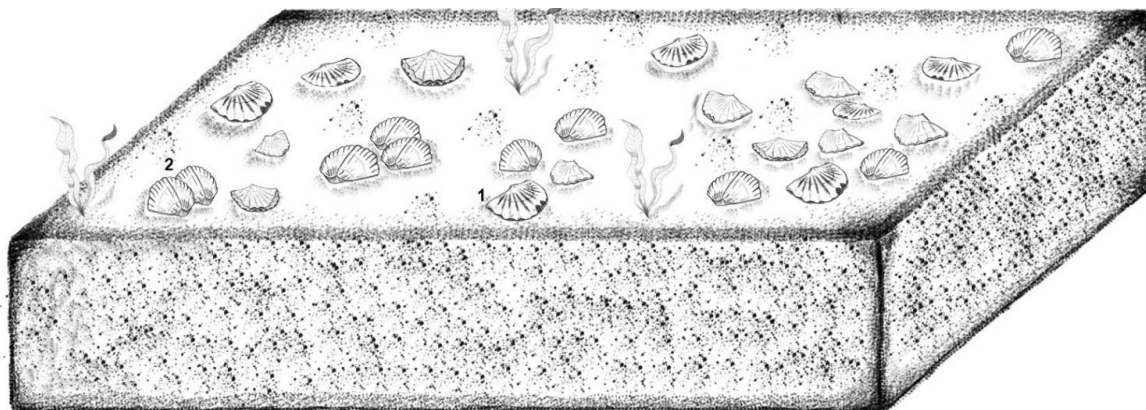
Figura 10- Paleocomunidade de *Lingula* segundo Boucot (1971).



Legenda: 1- *Lingula*; 2- *Orbiculoidea*, 3- *Plectonotus*; 4- *Derbyina*; 5- *Bivalvia*; 6- Trilobitas Homalonotídeos.

Fonte: A autora.

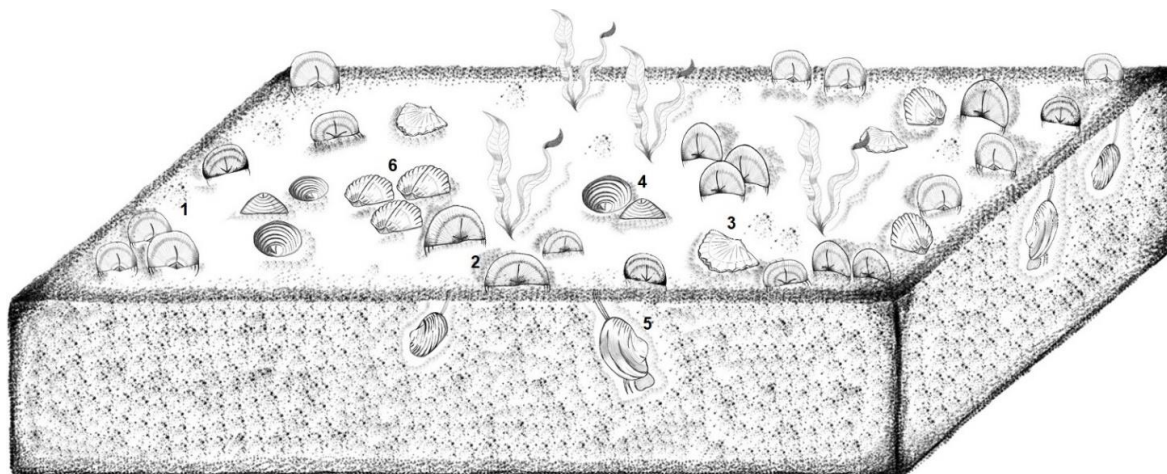
Figura 11- Paleocomunidade de *Eocoelia* (*Australocoelia*) segundo Boucot (1971).



Legenda: Braquiópodes mutacionelídeos como 1- *Australocoelia*; 2- *Derbyina*.

Fonte: A autora.

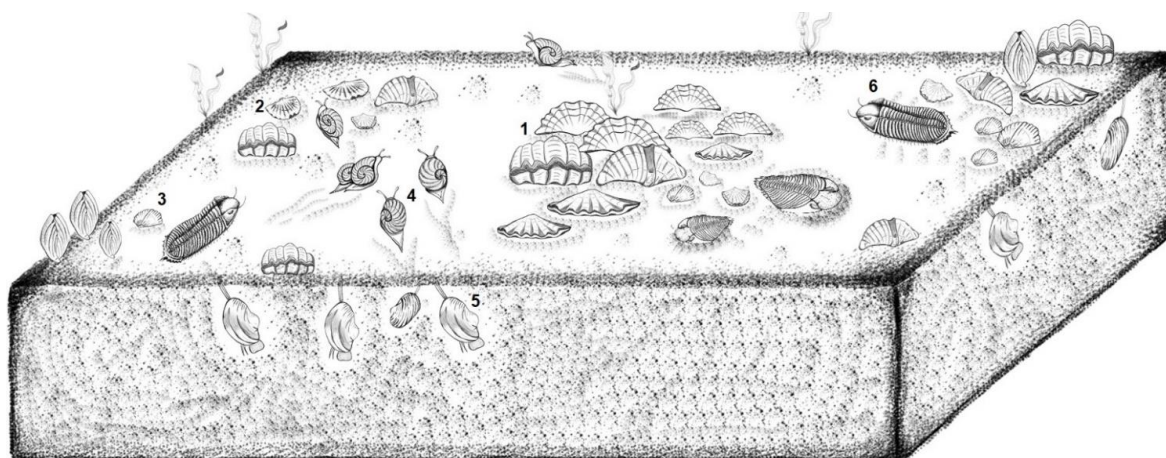
Figura 12- Paleocomunidade de *Notichonetes* (*Pleurochonetes*) segundo Boucot (1971).



Legenda: 1- *Pleurochonetes*; 2- *Schuchertella*; 3- *Australocoelia*; 4- *Orbiculoidea*; 5- *Bivalvia*.

Fonte: A autora.

Figura 13- Paleocomunidade *Australospirifer* segundo Boucot (1971).



Legenda: 1- *Australospirifer*; 2 e 3- Braquiópodes mutationalídeos; 4- Gastrópode; 5- Bivalvia; 6- Trilobita.

Fonte: A autora.

A partir do trabalho de Boucot (1971), Hiller e Theron (1988) realizaram uma nova análise das paleocomunidades bentônicas do Devoniano Sul Africano e identificaram cinco paleocomunidades no Grupo Bokkeveld do Eodevoniano, são elas:

- Comunidade *Tidal Flat* que corresponde a região de planície de maré com gêneros como *Lingula*, *Orbiculoidea*, *Tropidoleptus*, *Plactonotus*, *Burmesisteria*, *Nuculites*, *Sanguinolites*, *Paraprothyris*, *Janeia*, *Palaeoneilo* e *Modiomorpha*;

- Comunidade *Distributary Mouth Bar* representa o ambiente de maior energia no Bokkeveld com substrato grosso e firme onde se estabeleceram suspensívoros epinaunais como Braquiópodes (*Australospirifer*);

- Comunidade *Delta Slope* é intermediária entre *shelf* e deltaicas, sua fauna é mais diversa por esse motivo e consiste predominantemente de suspensívoros epifaunais representados por Braquiópodes como *Australocoelia*, mas também bivalves, gastrópodes e trilobitas, além de Crinoidea e cricoconarídeos (*Tentaculites*);

- Comunidade *Shelf* ocupa ambiente de águas profundas abaixo da turbulência de ondas. Sua fauna é a mais diversa das comunidades predominantemente de braquiópodes, mas sendo menos da metade, com restante de trilobitas, bivalves e gastrópodes. Poucos equinodermas, hyolithos, corais, briozoários, conulatas e cefalópodes. Os grupos alimentares consistem em suspensívoros, bivalves infaunais e epinaunais de vida livre, número significativo de detritívoros,

também alguns predadores e herbívoros gastrópodes sugerido pela profundidade suficiente para ainda ter crescimento de plantas;

- Comunidade *Lower Shoreface* é dominada por suspensívoros epifaunais, a maioria adaptada para viver presa ao sedimento ou rocha em ambientes de águas rasas turbulentas.

No trabalho de Hiller e Theron (1988), ao contrário de Boucot (1971) evitou-se nomear as comunidades pela sua composição faunística, dando preferência ao ambiente habitado, pois isso impossibilita confusão na hora da análise de comunidades que tenham os mesmos organismos, mas em ambientes diferentes. Entretanto Frest *et al.* (1999) sugerem denominar as comunidades com o nome do táxon numericamente mais expressivo comumente pertencente a uma única guilda; e um táxon principal. Deste modo, se evita que táxons menores sejam estudados predominantemente em uma comunidade que possui um táxon mais expressivo junto.

No Brasil, referente a guildas de invertebrados do Devoniano, Ghilardi (2004) realizou um estudo tafonômico de trilobitas da Formação Ponta Grossa, agrupando-as de maneira satisfatória conforme sua alimentação, localização nas camadas oceânicas e aparatos taxonômicos. Seguindo Bambach (1983), que os dividiu em guildas de céfalo assimétrico em relação ao pigídio; céfalo simétrico em relação ao pigídio; os de ornamentação elaborada; cegos de tórax curto e os de forma agnostidea, Ghilardi (2004) propõe que essas diferenciações morfológicas implicam em seus hábitos alimentares, que podem ser (a) predadores (incluindo os necrófagos); (b) comedores de partículas; (c) suspensívoros; (d) filtradores (adotada principalmente pelos trilobites em estágio ontogenético larval); (e) parasitas. Aqueles que mantêm o hipóstoma ligado à dobra cefálica pertencem à guilda predadora e os que não apresentam essa característica (no caso, todos os da Bacia do Paraná) são detritívoros (GHILARDI, 2004).

Sedorko *et al.* (2021) realizaram uma divisão em icnoguildas do intervalo Praguiano-Frasniano na Bacia do Paraná de acordo com as suas distribuições estratigráfica chegando as seguintes icnoguildas:

- *Asterosoma*;
- *Zoophycos*;
- *Glossifungites*;
- *Phycosiphon*;

- *Macaronichnus*;
- *Teichichnus*;
- *Skolithos*;
- *Planolites*,

Entretanto, exceto esse, ainda não existem trabalhos mais aprofundados sob esse ponto de vista.

6.2 Afinal, qual termo usar?

Como se pode verificar anteriormente, apesar de num primeiro momento os termos ecológicos estarem bem definidos, com o passar dos anos novas definições foram surgindo, gerando uma certa ambiguidade. Na época em que a maioria desses trabalhos foram escritos cada autor definia os termos como bem entendia ou como melhor se encaixava em seus trabalhos, e, por isso hoje há uma certa confusão nas definições, deixando em aberto quanto ao significado mais adequado.

Aqui pretende-se levantar essa discussão para que ao fim se possa escolher qual terminologia melhor se adequa a essa análise.

Grupos ecológicos são usados para diversas funções incluindo: expor relações entre grupos e o funcionamento do ecossistema (DU TOIT; CUMMING, 1999; DIAZ; CABIDO, 2001; BRODIE *et al.*, 2009), classificação de habitats (DEGRAAF; CHADWICK, 1984; KUROSAWA, 2009), prever mudanças ambientais (CROONQUIST; BROOKS, 1991) e manejo de paisagem e conservação (VERNER, 1984). Entretanto esses últimos não fazem sentido para esta pesquisa, por se tratar de associações fósseis já extintas que existiram antes mesmos dos processos antrópicos influenciarem nos ecossistemas.

Com relação ao uso de guildas e comunidades, em termos de assembleias recorrentes, o próprio Boucot (2005) explica que guilda seria mais adequado, já que se refere a grupos ecologicamente semelhantes, enquanto comunidade deveria englobar todos os organismos da assembleia, até mesmo espécimes virais ou bactérias, mas nem sempre é possível de usá-lo dessa maneira tão abrangente, portanto comunidade continuará sendo usado no lugar de guilda em muitos trabalhos, inclusive nos próprios de Boucot.

Além disso, assim como guilda, grupo funcional não requer nenhuma relação filogenética, mas algumas espécies podem sim acabar sendo relacionadas (BLONDEL, 2003).

Portanto a maneira mais rigorosa de colocar espécies em guildas é testar se os associados nela estão ou estavam em competição exploradora (MACNALLY, 1983). E para alcançar uma melhor definição de grupo funcional faz-se necessário, inicialmente, elencar os processos ecossistêmicos envolvidos (BLONDEL, 2003).

Sugere-se usar grupos funcionais quando se relaciona com o ambiente e guilda quando a performance da espécie é estudada (LAVOREL; GARNIER, 2002; BLONDEL, 2003). Farias e Jaksic (2006) propõe que a consideração simultânea de guildas e grupos funcionais oferece uma descrição mais acurada da organização funcional da comunidade. Em vista disso, como esse trabalho busca estabelecer os paleoambientes e entender a performance das paleocomunidades neles, ambas as classificações são adequadas e úteis.

Obviamente, não se dispõe do privilégio de poder observar as associações fósseis ainda vivas, mas com o uso da comparação com associações atuais não extintas e observações feitas por outros pesquisadores, é possível estabelecer uma classificação ecológica superficial com as informações disponíveis.

Por fim, relação entre biodiversidade e ambiente podem ser muito diferentes entre variados grupos funcionais e guildas. Modelar essas diferenças permite uma previsão e descrição mais detalhadas da relação entre ambiente e biodiversidade (*sensu*: CERTAIN *et al.*, 2013). Portanto realizar essa análise com o material fóssil, possivelmente, terá a nos oferecer maiores informações sobre os paleoambientes e sua composição. Além disso, o uso dessas classificações ecológicas elimina o duplo uso de nicho, tanto para o papel funcional das espécies, quanto para as condições necessárias para uma espécie existir em um ambiente em particular. E ainda são úteis no uso comparativo de comunidades, pois é impossível estudar todas as espécies em um ecossistema de uma vez só (SIMBERLOFF; DAYAN, 1991).

Apesar das dificuldades postas previamente, aqui planeja-se usar a classificação em paleocomunidades e posteriormente dividi-las em suas guildas e grupos funcionais, assim podendo fazer uma análise que não desvie muito do que já foi proposta por Boucot (1971), mas que a complemente e responda lacunas abertas em momento anterior.

7 UTILIZAÇÃO DO ECOESPAÇO

O uso de guildas ou até mesmo grupos funcionais posiciona as espécies em várias regiões do ecoespaço, uma comunidade simples com poucas guildas teria espécies em apenas uma pequena parte do ecoespaço, enquanto comunidades complexas teriam espécies espalhadas por ele (*sensu*: BAMBACH, 1983). O espectro das guildas, segundo Aberhan (1994), tende a ser amplamente controlado por fatores biológicos. Conseqüentemente os grupos funcionais também estão sujeitos a esses fatores, já que se formam a partir das guildas.

Esses agrupamentos ecológicos podem ser usados para caracterizar a complexidade ecológica da comunidade e o seu reconhecimento nas paleocomunidades pode ser um método para extrair informações similares do registro fóssil (*sensu*: BAMBACH, 1983).

Três fatores foram usados no trabalho de Bambach (1983), alimentação, utilização do espaço e *bauplan* (estrutura) (figura 14). O autor justifica que o intuito do uso de guildas tem como referência eleger não somente o potencial de recursos limitantes, os quais podem desenvolver competições, mas também revelar estratégias de escopo adaptativo na comunidade. Sendo que é a partir desses três elementos que se pode chegar a isso.

Logo, a alimentação é o canal para a energia fluir no ecossistema; a comida um recurso limitante em algumas estâncias e o espaço, importante para a visualização da estrutura da comunidade. Já o *bauplan* do organismo inclui todos os aspectos da sua fisiologia, estratégia reprodutiva, crescimento e outros, que apresentam características intrínsecas que influenciam a presença ou sucesso do organismo no habitat (BAMBACH, 1983). Bambach (1983) ainda complementa que a variedade de modos de vida possíveis em um ambiente é controlada pelas condições físicas do *habitat* e a competição por espaço e recursos.

Figura 14- Utilização do ecoespaço e guildas em comunidades marinhas do Fanerozóico conforme bauplan, utilização do espaço e fonte de alimento.



Legenda: Adaptado de Bambach (1983), representação diagramática do ecoespaço usando os três critérios gerais para definir guildas. Uma guilda deve ser representada pelas espécies de uma comunidade em que todas se encaixem em cada eixo que compõe o cubo do ecoespaço.

Porém, segundo Ximenes (2011), a determinação de padrões alimentares em guildas dentro de uma comunidade pode ser um trabalho árduo, já que as espécies podem variar sua dieta em função do espaço e tempo e de seu desenvolvimento. Além disso, a presença delas no habitat influencia diretamente no tamanho das cadeias alimentares (XIMENES, 2011). Somado a isso, variações podem ser confundidas no registro fóssil, enriquecendo a diversidade local por mistura lateral e temporal, conforme já comentado (SEPKOSKI *et al.*, 1981).

Em vista disso, preparou-se aqui um compilado de informações a respeito das faunas marinhas de invertebrados bentônicos. Neste leva-se em conta, tanto informações adquiridas pela análise do registro fóssil, quanto conhecimentos sobre as faunas marinhas atuais.

Seguindo a linha de pensamento de Bambach (1983), faz-se necessário trazer alguns entendimentos básicos sobre os componentes ecoespaço.

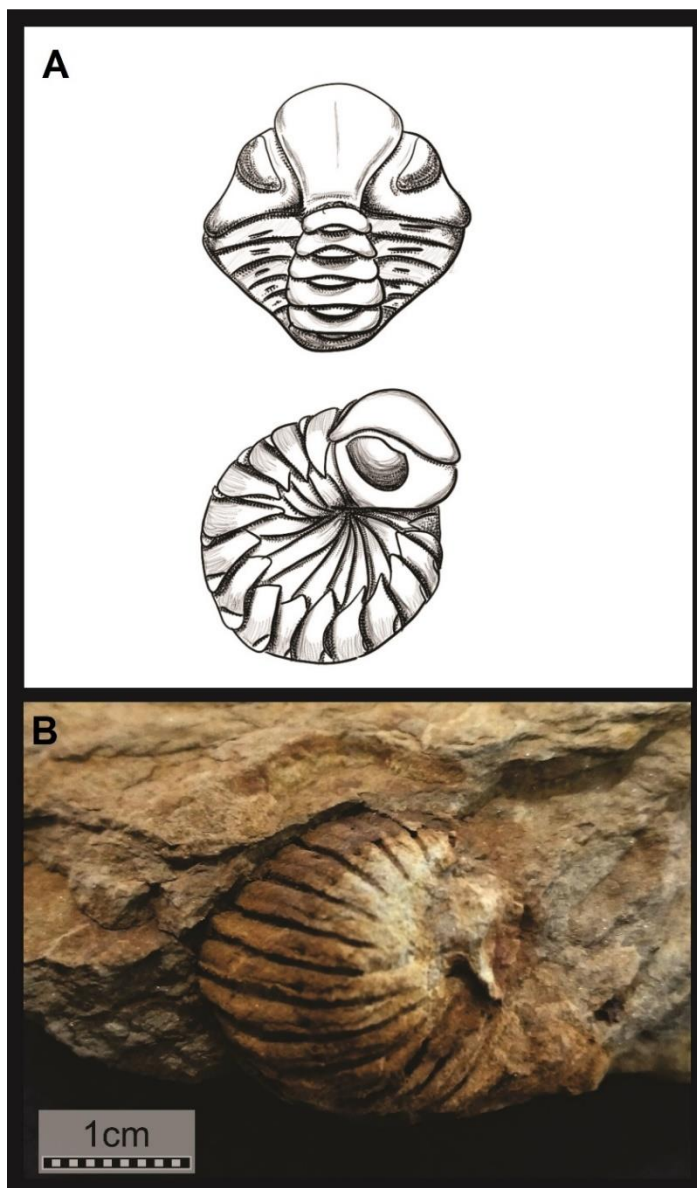
Bauplan significa “plano ou projeto estrutural”, ou seja, tem relação com a estrutura corporal necessária para que um organismo consiga exercer suas funções

e viver sua vida, se alimentar, respirar *etc.* Um determinado animal possui seu próprio *Bauplan*, mas pode também compartilhar o *Bauplan* da família a qual pertence sendo, portanto, um conjunto e mistura de caracteres ancestrais derivados (BRUSCA; BRUSCA, 2013a), dentro dele alguns aspectos são relevantes para esse trabalho:

- **Fisiologia:** engloba todos os aspectos corpóreos do animal que permitem a ele desempenhar a busca por alimento, se reproduzir, se defender de predadores e agente bióticos, dentre outros aspectos que englobam sua sobrevivência. Como exemplo, aponta-se trilobitas que dispõem de meio anéis indicando uma possível capacidade de enrolamento, muito similar a dos tatuzinhos de jardins (*sensu*: KESLING; CHILMAN, 1975), além disso esse hábito de se enrolar indica algum distúrbio ambiental ou proteção contra predadores (BRITO *et al.*, 2000; DOMINGUES, 2003) (figura 15). Fisiologicamente, também, se observa o aumento do tamanho corporal ao longo do desenvolvimento dos invertebrados. Isto torna a locomoção mais difícil, pois a energia requerida é maior, mas em compensação favorece em termos de manutenção da posição junto ao sedimento de fundo (BRUSCA; BRUSCA, 2013a). Além disso, grande parte costuma ter um exoesqueleto, que pode ser de quitina ou calcário, importante para a proteção diante de predadores e mudanças ambientais (*sensu*: BRUSCA; BRUSCA, 2013a).

- **Estágios larvais:** costumam ser planctônicos e são responsáveis, muitas vezes, pela migração dos invertebrados, principalmente os sésseis para colonizar novos espaços. Espécies que contam apenas com o período larval, talvez tenham melhor habilidade de dispersão larval ou maturidade sexual mais rápida, já espécies investindo em pós-recrutamento podem crescer mais devagar, mas podem se tornar melhores competidores por recursos (CHANG; MARSHALL, 2016). Segundo Cocks e Torsvik (2002), apesar de trilobitas e braquiópodes serem confinados a pequenos ambientes, seus estágios larvais eram planctônicos, característica que facilitou sua dispersão ao longo do tempo.

Figura 15- Representação ilustrativa de Trilobita em posição de enrolamento conforme o fóssil.



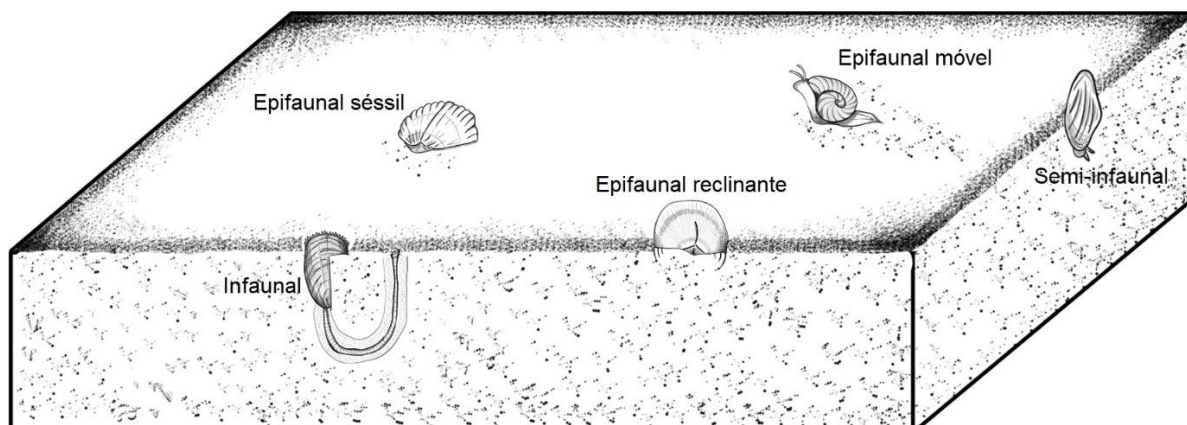
Legenda: A- representação ilustrativa de como o trilobita se enrolava em situação de estresse; B- fóssil de trilobita Homalonotídeo em posição de enrolamento (escala 1 cm).
Fonte: A autora.

- **Desenvolvimento:** pode-se encontrar fósseis de animais em diferentes estágios de desenvolvimento, indicado pelo tamanho ou em alguns casos estruturas corporais. A ontogenia (desenvolvimento do indivíduo desde a concepção) pode mudar dependendo de como as espécies interagem. A combinação com essa interação assimétrica pode afetar o padrão da comunidade em diferentes idades, como exemplo, a larva de algumas espécies, com uma demanda espacial alta, costuma evitar espécies que ocupam espaços muito grandes (CHANG; MARSHALL, 2016).

O próximo fator é a utilização do espaço que converge com o posicionamento da fauna na coluna d'água.

Os pelágicos podem ser planctônicos, como a maioria das larvas; ou nectônicos como os peixes devonianos; os epifaunais podem ser móveis (trilobitas e gastrópodes), presos ou reclinados (alguns braquiópodes); os infaunais podem ser ativos (lingulídeos e alguns bivalves), passivos (alguns bivalves) de ambiente raso ou profundo; e, ainda, existem os seminafaunais que vivem como metade do corpo enterrado e o restante em contato com a água (alguns bivalves e possivelmente membros da classe Strophomenata) (figura 16) (figura 17) (*sensu*: BRUSCA; BRUSCA, 2013a; BAMBACH, 1983).

Figura 16- Modos de vida bentônicos representados ilustrativamente.



Fonte: A autora.

Figura 17- Exemplos de animais bentônicos da Bacia do Paraná e seus modos de vida.



Legenda: A- Bivalve infaunal com o seu icno *Lockeia* preservado (escala 2 cm); B- Bivalve infaunal em posição de vida (escala 1 cm); C- Trilobita epifaunal móvel (escala 1 cm); D- *Australocoelia* epifaunal sésbil (escala 1 cm); E- *Australocoelia* epifaunal sésbil em posição de vida e *Pleurochonetes* possivelmente epifaunal reclinate ou semi-infaunal (escala 1 cm); F- Lingulídeo infaunal (escala 1 cm).
 Fonte: A autora, Foto C- acervo do Grupo Palaios/Cnpq, Foto F- Zabini e Bosetti (2010).

Ademais a utilização do espaço está diretamente ligada a locomoção e sustentação. Normalmente, a locomoção de um invertebrado marinho atual se divide em: ameboide, por cílios, flagelos ou músculos; esqueleto ou ainda podem ser sésseis (BRUSCA; BRUSCA, 2013a).

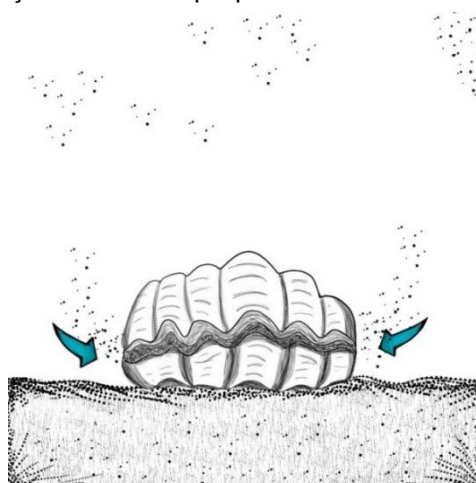
A maioria dos animais bentônicos são sésseis e se mantem fixos ou enterrados em determinado lugar do ambiente em que vivem, contudo, estar meramente posicionado num local, contra a corrente da água, muitas vezes agressiva, sem se prejudicar requer tanto sustentação quanto flexibilidade e isso vale também

para animais vágeis (BRUSCA; BRUSCA, 2013a). Considerações relevantes no momento da escolha do ambiente mais apropriado para habitar.

O fator alimentação envolve estratégias alimentares heterotróficas que são classificadas em diversas maneiras, com relação ao tipo de alimento: herbívoro, carnívoro ou onívoro. Pelo tipo de estratégia: pastadores, predadores e saprófagos. Pelo tamanho das partículas: micrófagos ou macrófagos, e, ainda, pela fonte do alimento: suspensívoros, comedores de depósitos ou detritívoros (BRUSCA; BRUSCA, 2013a). Sendo os suspensívoros e depositívoros categorias de onívoria que prevalecem entre os invertebrados (BRUSCA; BRUSCA, 2013a).

- Suspensívoria (figura 18): basicamente é a remoção de partículas de alimento do meio circundante utilizando algum mecanismo de captura, filtração ou aprisionamento. Primeiro, a água é transportada por alguma estrutura alimentar de maneira que faça com que as partículas circulem, depois as partículas são removidas da água e por fim transportadas para a boca. O tipo de alimento consumido costuma ser: bactéria, fitoplâncton, zooplâncton e alguns detritos. Tudo indica que eles possuem uma seletividade quimiossensorial para selecionar quais as partículas mais ricas em nutrientes. Além disso as estruturas corporais usadas para o processo podem ser cílios, flagelos, cerdas etc. Atualmente, representa o modo de alimentação principal de acídias, esponjas, apendiculares, braquiópodos, ectoproctos, foronídios, bivalves, crustáceos polichaetas e gastrópodes (BRUSCA; BRUSCA, 2013a).

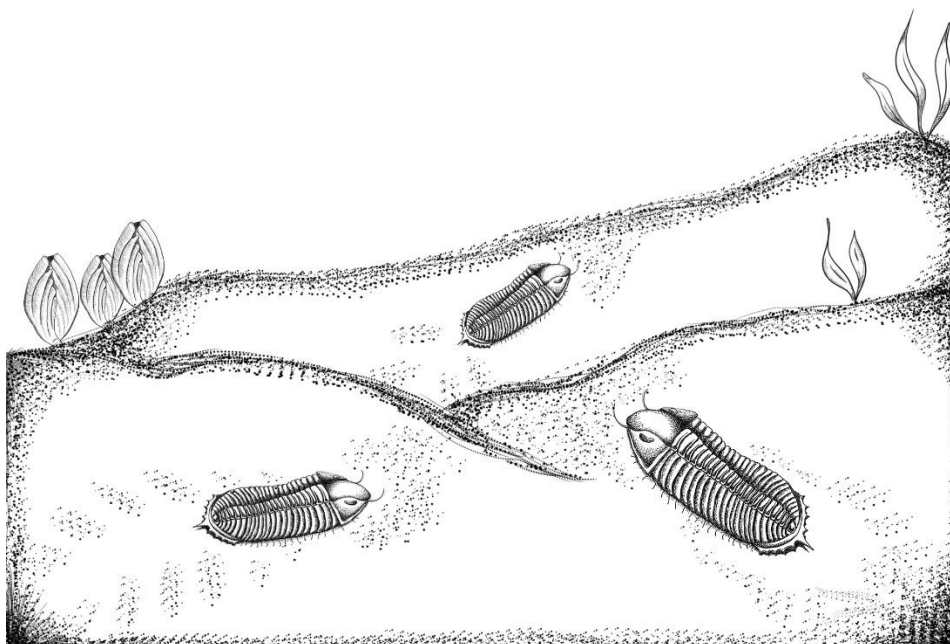
Figura 18- Representação de um Braquiópode se alimentando de matéria em Suspensão



Fonte: A autora.

- Comedores de depósitos (detritos) (figura 19): a obtenção de alimento nesse caso se dá por meio de sedimentos de *habitats* de fundo constituídos de lama ou areia, podendo ser diretos ou seletivos. No caso dos diretos, eles acabam engolindo grandes quantidades de sedimento, para em seguida, digerir a matéria orgânica e excretar o restante, podendo comer até 500 vezes os seus pesos corporais por dia. Esse tipo de alimentação costuma ser utilizado atualmente por poliquetas, gastrópodes e ouriços do mar. Alguns bivalves e poliquetas, por exemplo, utilizam tentáculos para consumir o sedimento que fica na superfície. Isto torna-se vantajoso, pois os permite consumir muito mais matéria orgânica que outros estrategistas, tais como, os seletivos que costumam ser escavadores. Além disso, muitos acabam se alimentando de material fecal até mesmo próprio (coprofagia) (BRUSCA; BRUSCA, 2013, cap. 3).

Figura 19- Trilobitas se alimentando de detritos no mundo oceânico.



Fonte: A autora.

- Herbivoria (figura 20): ao contrário dos outros citados anteriormente quando se tratando de macro-herbivoria, esse tipo de alimentação requer a capacidade de morder e mastigar, isto irá depender de dentes rígidos calcificados ou quitinosos e musculatura adequada para utilizá-los. Como exemplo na atualidade temos; moluscos, poliquetas, artrópodes e ouriços-do-mar (BRUSCA; BRUSCA, 2013a). Com relação aos moluscos, a rádula é o instrumento raspador com dentes quitinosos utilizado para conseguir o alimento, assim eles raspam algas das rochas ou ainda cortam pedaços

de algas ou plantas. Já alguns artrópodes possuem mandíbulas poderosos para abocanhar e mastigar a matéria vegetal. Na ausência de matéria vegetal, alguns destes podem se tornar carnívoros por um determinado período (BRUSCA; BRUSCA, 2013a).

Figura 20- Ilustração de gastrópodes herbívoros se alimentando de uma alga.



Fonte: A autora.

- Carnivoria (figura 21): dentro dessa categoria o método mais sofisticado refere-se à predação, mas em tempos de escassez muitos animais comem matéria morta ou moribunda. A predação envolve cinco estágios, são eles: a localização da presa, perseguição, captura, manuseio e ingestão. Isto dependerá de um sistema nervoso mais sofisticado e órgãos do sentido especializados, que possuam receptores olfativos e gustativos; ou ainda quimiorreceptores (BRUSCA; BRUSCA, 2013a).

Figura 21- Representação ilustrativa da Classe Asterozoa carnívora predando um bivalve.



Fonte: A autora.

A predação pode classificar-se em: caçadores móveis que capturam suas presas, tais como, gastrópodes, polvos e lulas; predadores furtivos que emboscam, a exemplo dos poliquetas, aranhas e caranguejos; oportunistas sésseis, sendo os protistas, cracas e cnidários e os pastejadores, representados pelos gastrópodes e camarões que se movem no substrato ciscando a epifauna. Ainda existem casos de predação intraespecífica (canibalismo) e relações entre invertebrados-bactérias (quimioautofagia) (BRUSCA; BRUSCA, 2013a).

A partir dessas noções atuais sobre o nicho dos invertebrados marinhos, já pode-se ter uma breve visão de como as faunas bentônicas extintas se comportavam e de que se alimentavam. Para um entendimento mais acurado, cada filo de invertebrado atual que também existiu em meio a fauna *Malvinoxhosan* será descrito de acordo com as suas particularidades. Isto tornará possível de que se possa fazer uma comparação entre a fauna contemporânea e extinta. Visto que esse trabalho tem como prioridade a fauna já extinta, as informações aqui contidas sobre a fauna atual são bastante superficiais, apenas citadas com o intuito de elucidar possíveis nichos para os indivíduos fósseis.

7.1 Filo Cnidaria

O mais antigo dos cnidários data de mais de 600 milhões de anos e faz parte da fauna de Ediacara, registro fóssil documentado no sul da Austrália (VAN ITEN *et al.*, 2016). Sua origem data do Neoproterozóico em fácies sedimentares variadas, águas rasas e ambientes siliciclásticos e carbonáticos (MCMENAMIN, 1987; JERRE, 1994; VAN ITEN, 1991; VAN ITEN *et al.*, 1996, 2005, 2013, 2014; IVANTSOV; FEDONKIN, 2002; YUAN *et al.*, 2011). A presença desse filo teve importância em cenários ecológicos diferentes no decorrer da história biológica, hoje, é muito diverso e tem grande sucesso, isso provavelmente é resultado de sua plasticidade evolutiva de sua história de vida dimórfica, o que os permitiu explorar diferentes ambientes e recursos (BRUSCA; BRUSCA, 2013b).

Atualmente, a maioria das espécies viventes são marinhas, os cnidários possuem duas características principais que os definem. Primeiro a tendência de formar colônias por reprodução assexuada, as quais podem atingir dimensões e formas grandiosas. Seguindo um ciclo de vida dimórfica, ou seja, duas formas adultas morfologicamente diferente, sendo elas: a forma polipoide e a medusoide. Se por acaso uma espécie apresentar as duas formas ao longo do seu ciclo, diz-se que ela apresenta alternância de gerações ou “metagênese” (BRUSCA; BRUSCA, 2013b).

Encontra-se com maioria carnívora, sésil (pólipo) ou planctônica (medusa), entretanto alguns podem ser suspensívoros e até abrigarem internamente algas simbiontes para a captação de energia (BRUSCA; BRUSCA, 2013b).

Tudo indica que os cnidários extintos da Bacia do Paraná eram suspensívoros, pelo seu posicionamento em águas rasas e plataformais, dividindo o *hábitat* com uma variedade pequena de espécies e hábito de vida sésil, tendo-se favorecido da captura de partículas na coluna d’água (*sensu*: LEME *et al.* 2004).

Sua forma polipoide é muito mais diversa que a medusoide, isso por conta da capacidade de se reproduzir assexuadamente e formar colônias. Os pólipos se caracterizam por serem formas tubulares pequenas com epiderme externa. (BRUSCA; BRUSCA, 2013b).

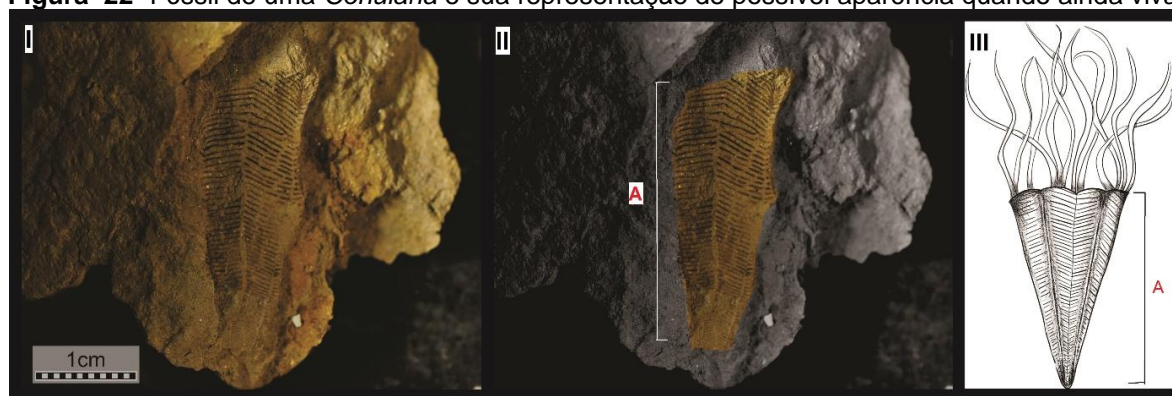
Com relação a forma Meduzoide, é possível de se observar em todas as classes atuais (exceto Anthozoa), estes são incapazes de formar colônias assexuadas e apenas participam das colônias quando em sua forma sésil bentônica, bastante

rara, no caso de se reproduzirem sexuadamente geram uma larva plânula (BRUSCA; BRUSCA, 2013b).

A Cnida é exclusiva dos cnidários e possui uma variedade de funções, dentre elas captura de presas, defesa, locomoção e fixação. Estão entre as maiores e mais complexas estruturas intracelulares conhecidas. São produzidas no interior de cnidoblastos que se desenvolvem de células intersticiais da epiderme e em muitos grupos na gastroderme (BRUSCA; BRUSCA, 2013b). Quando estimulados, a cápsula, na qual ela permanece, sofre uma eversão da célula e a cnida é disparada.

Na Bacia do Paraná, os Cnidários fósseis são representados pela classe Scyphozoa com os gêneros *Conularia* (figura 22) e *Paraconularia* e gênero *Sphenothallus* (figura 23) de classe indeterminada, ambos são bentônicos, sésseis e epifaunais. *Conularia* possui teca fosfática piramidal alongada normalmente com quatro fâcias (LEME, 2002) característica essa que não prevaleceu entre os Cnidários dos dias atuais que são todos de corpo mole não revestido. Já o *Sphenothallus* possui corpo mole, recoberto por uma periderme, constituída também de um tubo levemente piramidal e organo-fosfático, que termina aboralmente na expansão sub-colonial, fechado e pavimentado por uma fina membrana basal. Ademais o corpo mole possui dois ou mais tentáculos orais (VAN ITEN *et al.*, 1992) e compartilham a característica com alguns invertebrados atuais de se reproduzirem assexuadamente por brotamento ou reprodução clonal (VAN ITEN *et al.*, 2019).

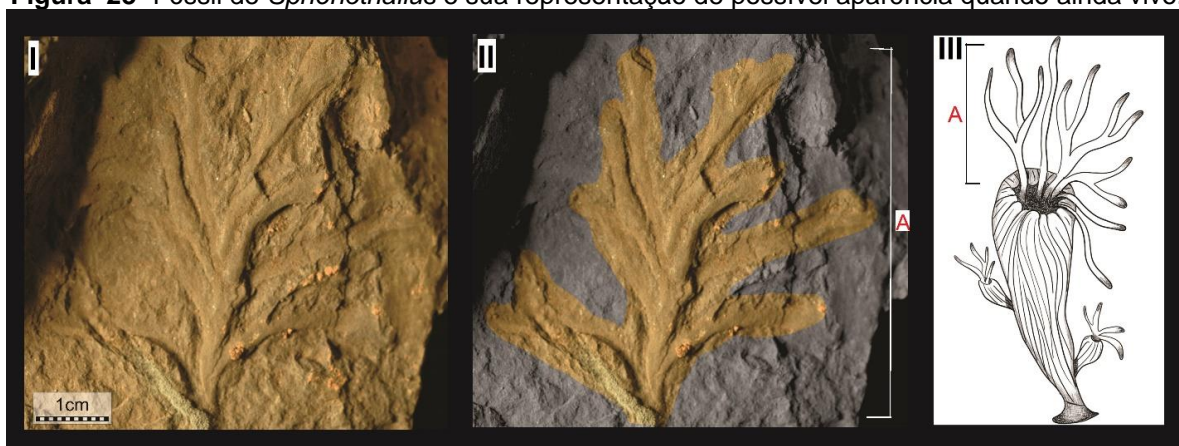
Figura 22- Fóssil de uma *Conularia* e sua representação de possível aparência quando ainda viva.



Legenda: I- Fóssil de *Conularia* (escala 1 cm); II- *Conularia* destacada com apenas a teca fosfática preservada (A); III- representação ilustrativa de como seria uma *Conularia* viva.

Fonte: A autora.

Figura 23- Fóssil de *Sphenothallus* e sua representação de possível aparência quando ainda vivo.



Legenda: I- Fóssil de *Sphenothallus* (escala 1 cm); II- *Sphenothallus* destacada com apenas os tentáculos orais preservados (A); III- representação ilustrativa de como supostamente seria um *Sphenothallus* vivo.
Fonte: A autora.

7.2 Filo Arthropoda

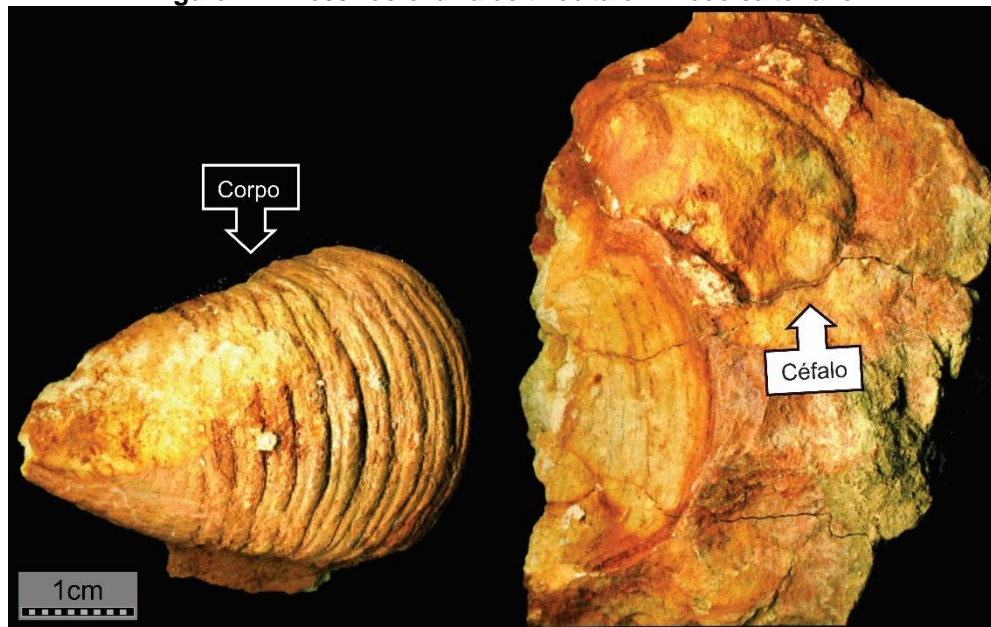
Os primeiros Artrópodes têm registro nos mares antigos Pré-Cambrianos a aproximados 600 milhões de anos (BRITO, 2010). Eles constituem 85% de todas as espécies animais descritas e apesar de serem extremamente diversos compartilham um *bauplan* unificado (BRUSCA; BRUSCA, 2013d). Existem evidências de que os Artrópodes, anelídeos, onicóforos e tardígrades compartilham laços evolutivos íntimos e que eles constituem um clado derivado de um ancestral em comum de origem Pré-Cambriana (BRUSCA; BRUSCA, 2013d).

No geral esse filo possui como sinapomorfia principal, o exoesqueleto duro e articulado (exúvia), característica que os distingue dos anelídeos de corpo mole. Além disso, esses animais desenvolveram um conjunto de adaptações bem-sucedidas, as quais os permitiram sobreviver e superar as limitações de locomoção e crescimento impostas pelo exoesqueleto. Essas adaptações são chamadas de artropodização, e apresentam, por exemplo: articulações corpóreas embebidas em proteína de elasticidade (resilina), apêndices diversos, sistema circulatório aberto e *ecdise* (BRUSCA; BRUSCA, 2013d).

Na paleontologia grande parte dos achados, na verdade, correspondem as *exúvias* abandonadas pelos seus donos, os Trilobitas, por exemplo. Há um modo muito particular de realizar a muda (i.e. *ecdise* para invertebrados atuais), que se diz “salteriano” (figura 24). Quando o Trilobita saía de seu exoesqueleto por uma abertura entre o céfalo e o tórax, geralmente, essas duas partes acabavam se desligando, por

isso é comum encontrar o céfalo um pouco distante do tórax ou até virado devido a movimentação que se sucedeu a *ecdise* ou *diagênese* (GHILARDI, 2004).

Figura 24- Fóssil de *exuvia* de trilobita em modo salteriano.



Legenda: Na imagem é possível de se visualizar uma *exuvia* fossilizada do corpo (tórax + pigídio) separado do céfalo após a realização da muda pelo trilobita (escala 1 cm).

Fonte: Adaptado do acervo do Grupo Palaios/Cnpq.

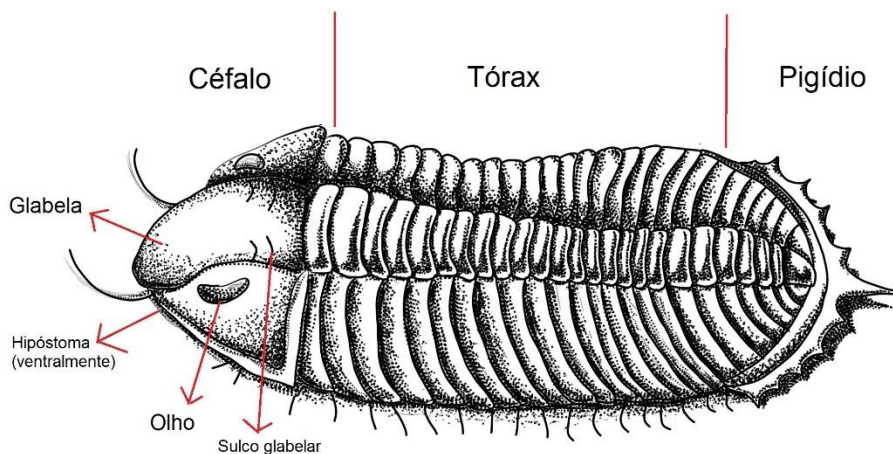
Com relação a alimentação, atualmente nesse grupo há uma variedade de alimentos e os métodos possíveis de consegui-los, exceto por cílios externos funcionais. Seu trato digestivo é completo e em geral reto, ademais podem possuir diferentes apêndices responsáveis pelo processamento e levada do alimento até a boca (BRUSCA; BRUSCA, 2013d).

Dentro do Filo Arthropoda existem 5 subfilos, dos quais um deles, de grande interesse para essa pesquisa, é o Trilobitomorpha (classe Trilobita) (figura 25) completamente extinto (BRUSCA; BRUSCA, 2013d).

Seu nome se dá pela demarcação corporal por dois sulcos longitudinais, definindo um lobo mediano e dois laterais (figura 24), além disso possui segmentação tripartida entre céfalo, tórax e pigídio; antenas pré-orais e o resto dos apêndices pós-orais; a maioria com olhos compostos (WRIGHT; COOPER, 2011). Foram mais facilmente preservados por conta de seu esqueleto duro e tinham sido exclusivamente marinhos, porém com uma variada gama de habitats e estilos de vida. Em sua maioria

eram bentônicos, ou rastejantes sobre o fundo do mar ou fazendo sulcos na camada superficial do sedimento (WRIGHT; COOPER, 2011).

Figura 25- Anatomia corporal de trilobita.



Fonte: A autora.

Os trilobitas foram os artrópodes marinhos mais diversificados e abundantes do Paleozoico (figura 26) (SILVA; FONSECA, 2005). Já, inicialmente, em sua história evolutiva apresentavam hábitos alimentares diversificados, tornando-os capazes de explorar diferentes nichos, isto explica o seu grande sucesso adaptativo. Um dos hábitos alimentares primevos seria o epibentônico predador (JENSEN, 1990), porém, hábitos alimentares detritívoros já se faziam presentes no Cambriano (FORTEY; OWENS, 1999).

Há evidências de trilobitas escavadores, pelágicos, filtradores e planctônicos (FORTEY; OWENS, 1999). Fortey e Owens (1999) identificaram cinco tipos de hábitos alimentares (predador/necrófago, detritívoro, suspensívoro, filtrador e parasita), fundamentados na morfologia externa dos céfalos e hipostômios dos mesmos. Olhos com grande superfície ocular latero-frontalmente permitindo uma boa visão por sobre o escudo cefálico, tendo-lhe favorecido o hábito de predação (SILVA; FONSECA, 2005).

Fortey e Owens (1999) sugerem que as características trilobitas de portarem glabela pouco inflada e os lobos e sulcos glabulares laterais pouco visíveis (definidos) indicam uma área estomacal não extensa, ou seja o trilobita ingere pouca comida, propícia para hábito alimentar detritívoros. Porém em casos de o lobo glabular frontal

bem diferenciado, embora pouco inflado, espera-se que a área estomacal seja maior do que de um trilobita detritívoro, sendo assim, estando mais próximo a um trilobita predador/necrófago, esses também costumam possuir pares de projeções como espinhos no hipóstoma (FORTEY; OWENS, 1999).

Uma informação extra é que Glabela convexa e com tubérculos indica uma provável lentidão para escavação (FORTEY; OWENS, 1999).

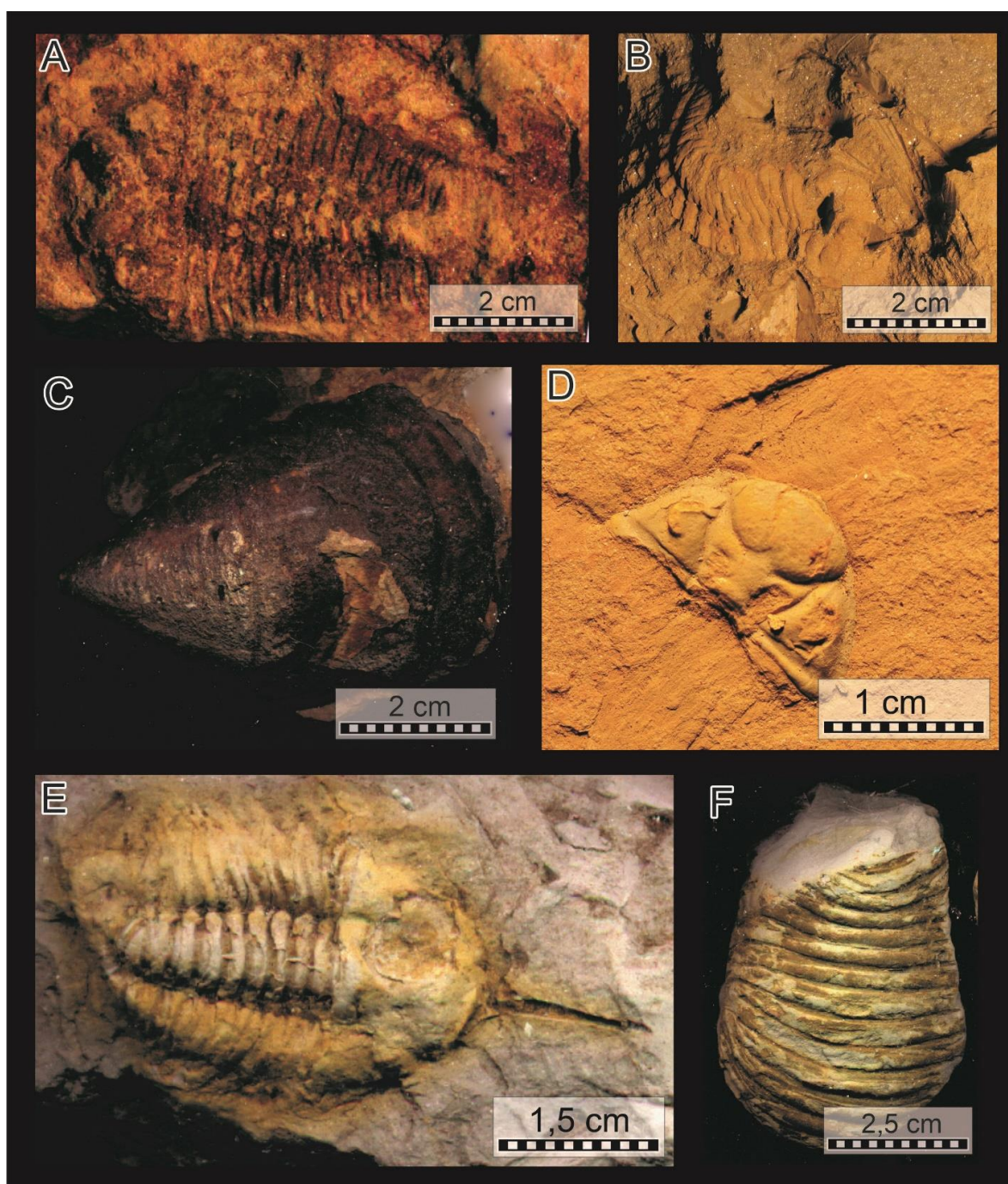
Espécimes articuladas ou parcialmente articuladas são mais comuns em fácies arenosas da Formação Ponta Grossa, como é o caso da *Burmeisteria notica* encontrados em depósitos de água rasa, acima do nível da ação de ondas de tempo bom. Estes, também, podem ocorrer em argilitos maciços em águas mais profundas abaixo do nível de ondas de tempestade (SOARES, 2007), já *Burmeisteria hershelii* se encontra em depósitos junto ao nível de base de ondas de tempo bom (SOARES, 2007);

A família Homalonotidae, em geral, encontra-se mais comumente em águas rasas, acima do nível de base de ondas de tempestade, sendo potenciais indicadores de paleoambientes (SOARES, 2007). Em compensação, membros da família Calmonidae como o *Metacryphaeus rondatus* (KOZLOWSKI, 1923) preferem fundos argilosos ricos em matéria orgânica em águas plataformais, abaixo do nível de ondas de tempestade (SOARES, 2007).

Os definidos acima, são encontrados juntamente com braquiópodes, moluscos, briozoários, crinóides, conulatas e tentaculitoides, sendo essa a tafocenose de macroinvertebrados marinhos mais diversificada do devoniano brasileiro (FONSECA, 2001).

Seu ciclo de vida apresentava padrão misto e passava por pelo menos três estágios larvais, bem representados no registro fóssil. A primeira larva a emergir era a *protaspis*, uma fusão de todos os segmentos cefálicos e protopigídeo de 1mm coberto por um escudo dorsal. Em seguida a larva *merapsis*, passava por várias mudas que possibilitava distinguir melhor cada um dos três seguimentos até atingir o último estágio *holapsis*. *Este estágio de desenvolvimento* consistia em uma versão miniatura de um trilobita adulto, que novamente passava por diversas mudas para chegar ao tamanho adequado e atingir o estágio juvenil e posteriormente, o adulto (BRUSCA; BRUSCA, 2013d).

Figura 26- Filo Trilobitomorpha, classe Trilobita, famílias Homalonotidae e Calmonoidae.



Legenda: A- *Calmonia* (escala 2 cm); B- Calmonídeo semienrolado (escala 2 cm); C- Pigídio de *Homalonotus* (escala 2 cm); D- Céfaló (escala 1 cm); E- *Paracalmonia* (escala 1,5 cm); F- tórax de *Homalonotus* (escala 2,5 cm).

Fonte: Fotos do acervo do Grupo Palaios/Cnpq, Foto B- Goltz (2020).

7.3 Filo Molusca

O primeiro animal referido como molusco e nomeado de *Polyplacophoran* data do Cambriano (PARKHAEV, 2018). Esse filo é um dos mais diversificados morfologicamente e se caracteriza por possuir em geral cabeça, pé e massa visceral

(BRUSCA; BRUSCA, 2013e). O corpo é revestido com uma espessa camada epidérmica cuticular, denominada manto, que por sua vez possui glândulas secretoras de estruturas calcárias da concha, como espículas epidérmicas ou concha de uma ou mais placas, ademais seu pé é espesso, muscular e possui tal qual uma sola rastejante achatada. Já a região bucal é provida de rádula para a raspagem do alimento e sua larva pode ser trocófora ou véliger (BRUSCA; BRUSCA, 2013e). Essas são as características básicas, entretanto pode haver modificações de uma classe a outra. Para esse trabalho duas classes são relevantes: Gastrópoda e Bivalvia (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

A classe Gastrópoda consiste em moluscos assimétricos com conchas, também, em uma única peça. Possuem um pé rastejador muscular, podendo ser modificado para táxons nadadores ou escavadores, além de uma rádula complexa. Terrestres, marinhos ou de água doce, seus representantes mais comuns são caramujos, caracóis e lesmas (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

A classe Bivalvia possui concha com duas valvas articuladas dorsalmente por um ligamento elástico e dentes da charneira; as valvas são fechadas por músculos adutores; seu pé é comprimido lateralmente e sem sola; sua cabeça é rudimentar, não possui olhos ou rádula, portanto sua alimentação se dá por correntes ciliares. Seus representantes podem ser marinhos ou de água doce, e, primariamente micrófagos ou suspensívoros (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

O mecanismo de alimentação deles ocorre por meio de uma cavidade entre o manto e a parede do corpo, na qual a água circula por ação ciliar ou muscular que por sua vez, nos suspensívoros, traz o alimento pela corrente. Os Bivalves possuem sífões inalantes e exalantes, é por eles que a água circula na cavidade do manto e flui através dos ctenídios, e os quais filtram partículas de alimento em suspensão (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

O fato de os bivalves serem animais bentônicos e, portanto, intimamente relacionados ao substrato torna-os particularmente suscetíveis às mudanças no regime sedimentar (e.g., taxa de sedimentação). Não apenas os indivíduos vivos são afetados por tais mudanças, mas também as conchas de animais mortos, já incorporados ou não ao substrato (GHILARD; SIMÕES, 2000).

Exceto os Aplacophora, todos os Moluscos detêm concha calcária sólida, de aragonita ou calcita. O que interessa aqui é que existem diferentes padrões de concha para diferentes habitats e comportamentos. À exemplo, as conchas de espira baixa,

ideais para ambientes com fortes choques de ondas ou superfícies verticais de rochas, como é o caso da concha baixa da lapa. Por outro lado, as conchas espessas ou infladas dos bivalves, com muitas costelas e valvas que se abrem pouco, representam uma maior proteção contra predadores. A concha de alguns gastrópodes, em compensação, possui costelas em forma de calha que os ajudam a pousar em posição de vida, caso desalojados de seu ambiente de fixação. Outros gastrópodes e bivalves bentônicos de substrato não consolidado possuem espinhos na concha para melhor fixação em substrato moles (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

Apesar de diversos estudos realizados com invertebrados recentes confirmarem a hipótese de que realmente existe uma relação entre a morfologia das conchas e os hábitos de vida dos organismos e o meio ambiente (SIGNOR, 1982; WAGNER; ERWIN, 2006), diversos fatores poderiam influenciar o tipo de hábito adotado por estes moluscos, como o tipo de locomoção (propulsão ciliar ou ondas de contração muscular), a pressão evolutiva devido à predação e a colonização oportunista de novos nichos ecológicos (PONCIANO *et al.*, 2007).

Geralmente em gastrópodes, o pé forma uma sola ciliada com células glandulares para a produção de muco sobre o qual o animal desliza. Moluscos muito pequenos usam propulsão ciliar (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

Em bivalves, o pé é laminar e comprimido lateralmente (em forma de machado “pelecípode”) usado em ancoragem e escavações, isso porque a maioria é bentônico de sedimento não consolidado (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

A alimentação dos Moluscos possui dois tipos, eles podem ser macrófagos, herbívoros ou predadores; ou são micrófagos, podendo ser suspensívoros (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

Acredita-se que a rádula, por ter sido encontrada em moluscos antigos, pode ter estado presente desde os estágios mais iniciais da evolução desses animais. Essa esteira de dentes quitinosos pode ter várias formas. Em alguns aplacóforos, por exemplo, é possível de não se encontrar uma esteira, mas, sim, uma extensão basal do epitélio da região anterior do tubo digestivo (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

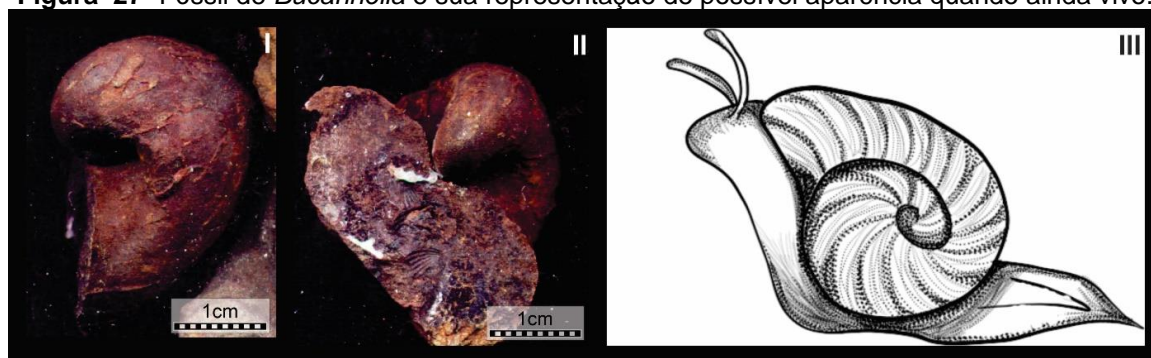
Gastrópodes modernos são herbívoros e presume-se que seus ancestrais também tinham sido. Portanto zonas fólicas rasas seriam mais adequadas para esses organismos, já que permitem o estabelecimento de uma larga flora algau, servindo de alimentação (BLODGETT *et al.*, 2019).

Para os micrófagos e suspensívoros, apenas uma corrente de água já serve para a alimentação e trocas gasosas, além disso os cílios, que antes serviam apenas para mexer no fundo, agora também ajudam a levar as partículas de alimento até a boca. Outros gastrópodes vermiformes que desenvolveram conchas não-enroladas, depois de adultos costumam secretar muco que serve de armadilha para o plâncton (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

Os Bivalves perderam a rádula no início de sua evolução, portanto a maioria usa seus ctenídios para a suspensívoros (BRUSCA; BRUSCA, 2013e). A subclasse Protobranchia considerada primitiva se alimenta de detritos ao invés de suspensão e vivem enterrados no substrato marinho não consolidado, mantendo contato direto ou por sífões com a coluna d'água (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

Na biorregião *Malvinoxhosan*, o gênero *Plectonotus* é o gastropoda mais característico, bivalves Nuculidae também dominaram no mesmo período (BOUCOT; RACHEBOEUF, 1993). Blodgett *et al.* (2019) comentam que por conta da baixa diversidade na biorregião, apenas *Plectonotus* e *Tropidodicus* aparecem com frequência, porém alguns outros gêneros como *Bucannella* (figura 27), *Ptomatis* e *Bellerophon* (PONCIANO *et al.*, 2007) também são citados em trabalhos voltados ao Período Devoniano. Gastrópodes são comumente abundantes em ambientes de águas rasas e *nearshore* como zonas entre-marés, lagunas e recifes (BLODGETT *et al.*, 2019).

Figura 27- Fóssil de *Bucannella* e sua representação de possível aparência quando ainda vivo.



Legenda: I- Visão lateral de fóssil de concha de *Bucannella* (Escala 1 cm); II- Visão ventral de fóssil de concha de *Bucannella* (Escala 1 cm); III- Representação ilustrativa de como *Bucannella* seria ainda vivo.

Fonte: A autora. Fotos do acervo do Grupo Palaios/Cnpq.

Dentre os bivalves (figura 28), a classe Pelecypode se destaca com os gêneros *Palaeoneilo*, *Nucula*, *Nuculites* e *Nuculana* (CLARKE, 1913). Ao contrário dos gastrópodes que costumam ser epifaunais, os bivalves *Malvinoxhosan* são infaunais,

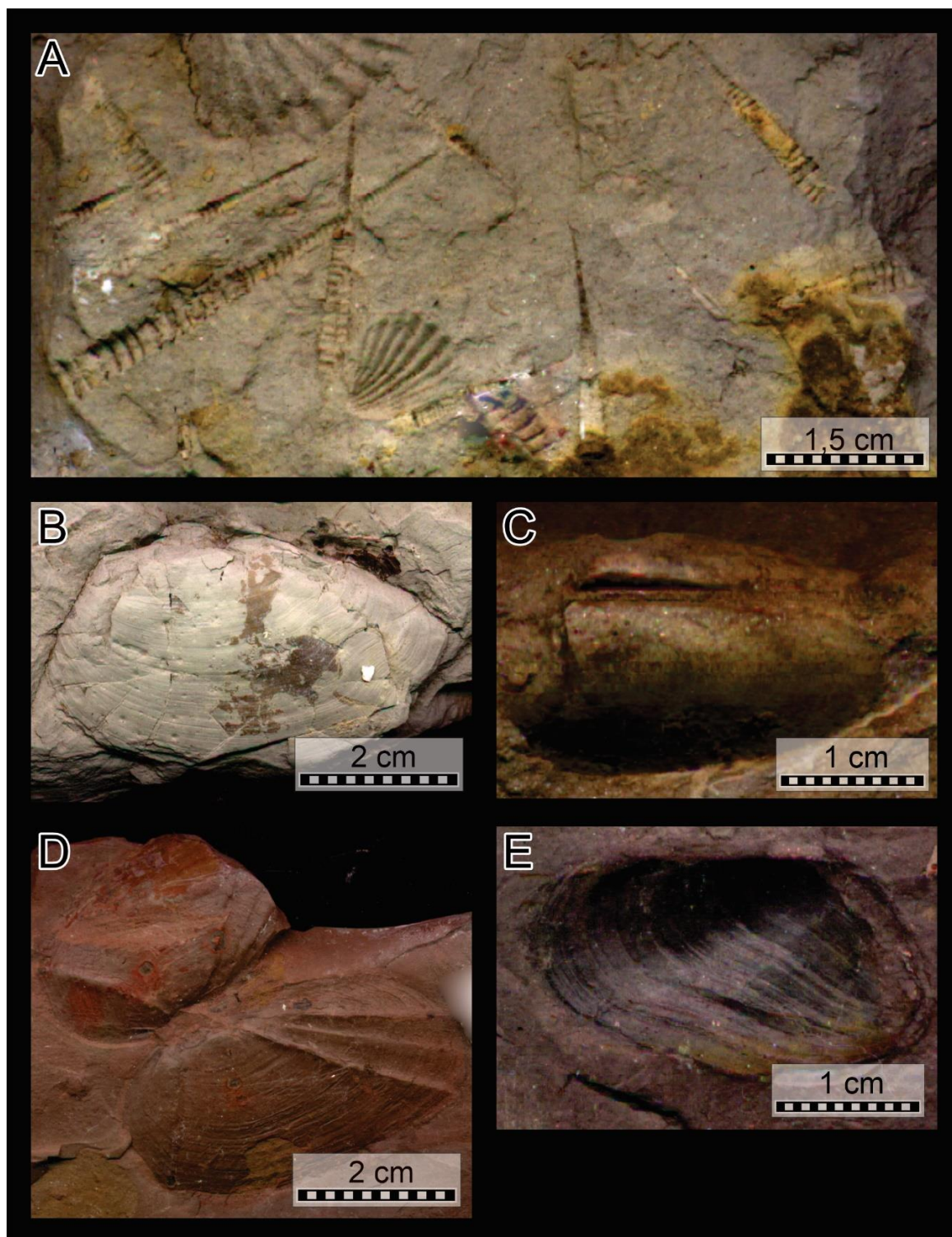
representados por escavadores rasos, intermediários e profundos (GHILARDI; SIMÕES, 2000) e aparentam possuir adaptações distintas para a sobrevivência em substratos que estavam expostos a eventos de tempestades (KONDO, 1997, 1998).

Além disso na Bacia do Paraná, existe a Classe Tentaculitoidea (figura 28) caracterizada por concha coniforme carbonática, geralmente reta de tamanho milimétrico a centimétrico (CLARKE, 2013; CIGUEL, 1989; AZEVEDO-SOARES, 1999; SCHINDLER, 2012). Dentro dessa classe, apenas a ordem Tentaculitida é considerada bentônica epifaunal e as outras duas Homoctenida e Dacryoconarida plactônicas (WITTMER; MILLER, 2011; SCHINDLER, 2012; WEI *et al.*, 2012). Eles já passaram por diversas discussões taxonômicas, porém aqui adota-se a hipótese de Farsan (1994) que os coloca como moluscos.

Acerca da alimentação, mencionou-se anteriormente a possibilidade de gastrópodes extintos terem sido herbívoros, mas também há estudos que apontam para hábitos suspensívoros (PONCIANO *et al.*, 2007). Já os bivalves, devido a sua condição infaunal, só poderiam ser suspensívoros, enquanto os Tentaculitoides têm hábito alimentar incerto.

Com relação ao desenvolvimento, dentre os gastrópodes, somente os arqueogastrópodes de fecundação externa detiveram uma larva trocófora livre-natante, pois, nos outros, ela não ocorre ou é um estágio rápido antes da eclosão do ovo. A maioria restante eclode como véliger e nos cefalópodes já não há mais estágio larval (BRUSCA; BRUSCA, 2013e).

Figura 28- Filo Molusca, classes Tentaculitoide (A) e Bivalvia (B, C, D, E).



Legenda: A- Classe Tentaculitoidea em associação com braquiópodes (escala 1,5 cm); B- *Palaeoneilo* (escala 2 cm); C- *Nuculites* (escala 1 cm); D- *Pleurodapis* (escala 2 cm); E- *Schizodus* (escala 1 cm).

Fonte: Fotos do acervo de Grupo Palaios/Cnpq.

7.4 Lofoforados (Filo Brachiopoda)

São animais que possuem uma estrutura de alimentação chamada “lofóforo”, uma apomorfia que é basicamente uma “crista”, ou seja, uma projeção tentacular

ciliada que circunda a boca. Todos pertencentes a esse grupo tem o corpo tripartido em prossomo, mesossomo e metassomo e possuem exoesqueletos ou conchas. Ademais, com exceção de alguns ectoproctos de água doce, eles são exclusivamente marinhos e bentônicos (BRUSCA; BRUSCA, 2013f).

Esse grupo é composto de 3 filis: Phoronida, Brachiopoda e Ectoprocta (Bryozoa) (BRUSCA; BRUSCA, 2013f). Aqui, nos interessa apenas o Brachiopoda (figura 29). Apesar de Bryozoários serem constantemente encontrados no registro fóssil e abundantes em diferentes sedimentos, desde o Ordoviciano ao Permiano, seu tamanho diminuto (milímetros) dificulta sua visualização e posicionamento nas paleocomunidades. Apesar disto, o que se pode afirmar sobre eles é que possuem esqueleto calcítico estável e interagem muito bem com o ambiente, características o que os torna ótimos indicadores paleobiogeográficos, além de serem parte da alimentação de vários animais, tais como peixes, artrópodes, gastrópodes e equinodermas (ERNST, 2013).

Voltando aos Braquiópodes (figura 29), sabe-se que esse filo é bem estabelecido desde o Cambriano, atingindo sua maior diversidade e abundância do Ordoviciano ao final do Carbonífero, deixando um registro fóssil bastante amplo (CARVALHO, 2010), contudo, mais de 95% dos seus gêneros já estão extintos (MOORE, 1997).

Costumavam se dividir nas classes Inarticulata e Articulata (HUXLEY, 1869), mas elas foram desmembradas em 8 novas classes: Lingulata, Paterinata, Craniforma, Chileata, Obolletata, Kutorginata, Strophomenata e Rhynchonellata (BRUSCA; BRUSCA, 2013f).

Seu corpo possui um par de valvas dorsoventralmente orientadas, as quais se prendem ao substrato por meio de um pedículo carnoso. As poucas espécies que não o possuem cimentam-se diretamente ao substrato duro ou, ainda, há aquelas que não se fixam permanentemente com o pedículo, vivendo livremente e se ancorando a areia fofa eventualmente (BRUSCA; BRUSCA, 2013f).

Habitam todas as profundidades, mas preferencialmente a plataforma continental, a maioria dos autores, as posicionam em águas rasas ou próximas a costa (*sensu*: BOUCOT *et al.* 1983; MUNIZ, 1978; PONCIANO; MACHADO, 2007).

Suas valvas normalmente se posicionam com a parte ventral voltada para cima que é de onde sai o pedículo (valva pedicular) e a parte dorsal para baixo (valva

braquial), elas costumam ser desiguais, exceto por Lingulídeos e Glottidia, podendo se prender uma à outra pela charneira ou músculos (BRUSCA; BRUSCA, 2013f).

Nas assembleias fósseis, muitos foram fixos ao longo da vida em razão da divisão segmentada do pedículo (MOORE *et al.* 1952). As formas infaunais são raras, apenas Lingulídeos tem esse modo de vida; já os Strophomenata viveram parte de sua existência enterrados ou semi-infaunais usando aparatos como espinhos (ainda em discussão, ver GOLTZ *et al.*, 2022) (ELLIOT, 2010 *apud* PEREIRA, 2012).

A concha é composta de um perióstraco orgânico externo e uma camada interna de carbonato de cálcio, fosfato de cálcio, escleroproteínas e quitinofosfato., além disso, algumas espécies possuem espinhos para melhor ancoragem (BRUSCA; BRUSCA, 2013f).

O lofóforo, por sua vez, é um par de braços com tentáculos que se estende para frente, dentro da cavidade do manto, podendo variar sua forma dentro do grupo. Ele é utilizado para a captura de partículas, na qual os cílios do lofóforo geram correntes de alimentação. O alimento pode ser qualquer partícula orgânica de tamanho apropriado, especialmente fitoplâncton (BRUSCA; BRUSCA, 2013f).

Em fundos lodosos predominam detritívoros; enquanto, em arenosos, os suspensívoros, ou seja, o tipo de alimentação se relaciona diretamente com o tipo do substrato (STANLEY, 1970). Porém, de acordo com Sepkoski (2002) dentre os Braquiópodes todos tem hábito suspensívoro.

Dentre a fauna fóssil, os Lingulídeos merecem uma atenção especial, pois em comparação são os outros braquiópodes, são bastante distintos em comportamento e fisiologia, suas conchas têm contorno oval alongado, suavemente biconvexas, com um longo e flexível pedúnculo (MOORE, 1965), características tais que os auxiliam no momento da escavação e fixação respectivamente. Estes animais são preservados até os dias de hoje sendo considerados “fósseis vivos” (EMIG, 2003).

Além disso, Lingulídeos não possuem dentes ou fossetas como os outros do mesmo filo, e, por isso, é mais vantajoso viverem enterrados, mantendo-se alinhados, apenas com a ajuda dos músculos. Tais observações separava os braquiópodes em duas antigas classes: os Articulatas, com dentes ou fossetas; e os Inarticulatas sem estas características biológicas. (MOORE, 1965).

Pertencentes a Inarticulata, hoje denominada Lingulata, também, se encontram os Discinídeos portadores de conchas subcirculares apresentando linhas concêntricas ao redor do ápice e hábito epifaunal fixo por pedículo em ambientes

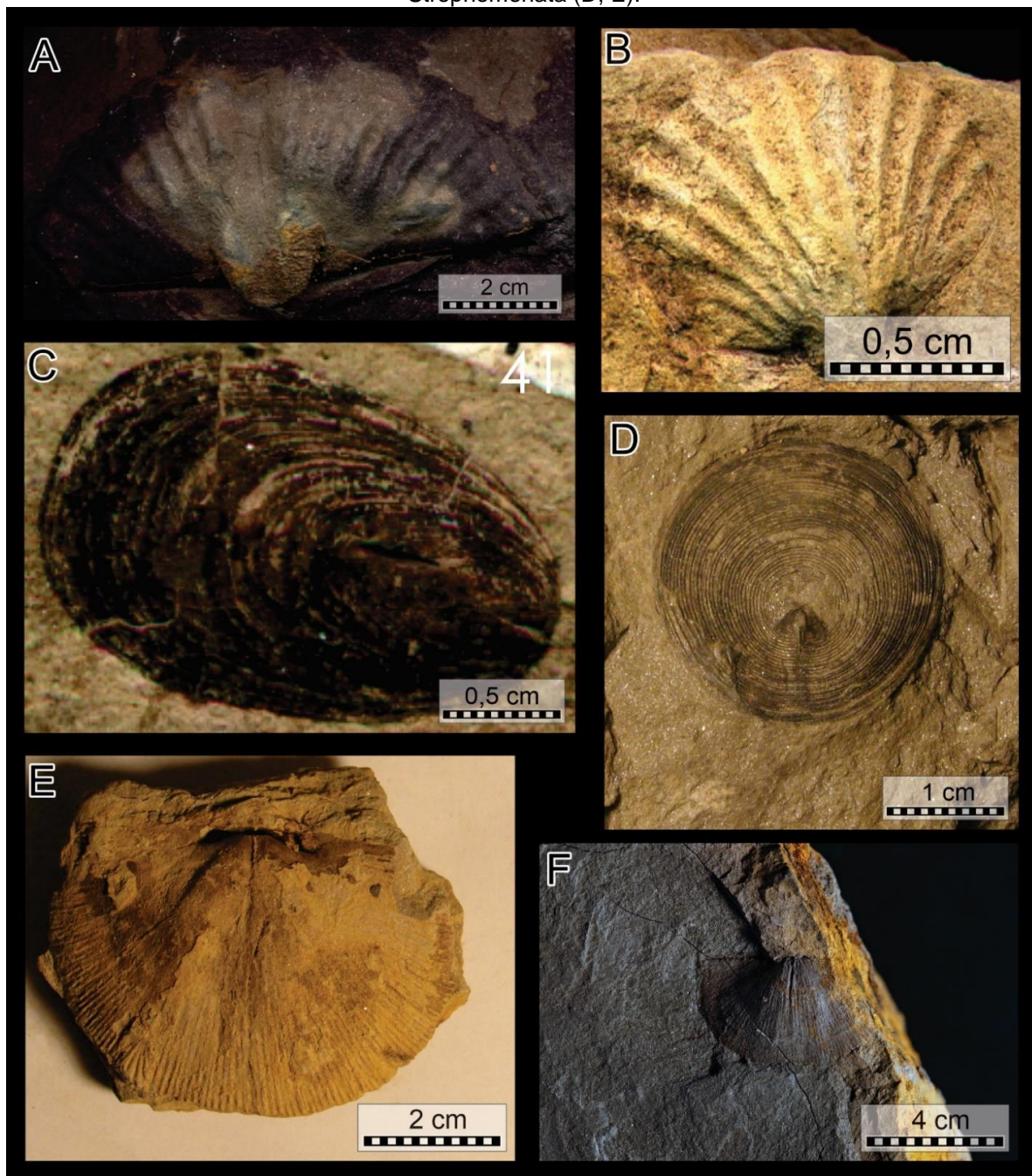
marinhos poucos profundos de salinidade normal (COMNISKEY; BOSETTI, 2017; MUNIZ, 1978).

Com relação aos antigos Articulatas, hoje Rhynchonellata, sabe-se que são representados na Bacia do Paraná, principalmente pelos gêneros *Australospirifer*, *Australocoelia* e *Derbiyna*. No Devoniano *Tropidoleptus carinatus* é considerado cosmopolita (QUEIROZ *et al.*, 2013).

Já os Strophomenata também cosmopolitas no Devoniano, tem como característica principal, além dos espinhos para fixação já comentados, um par de *anderídea* no interior da valva dorsal (RACHEBOEUF, 2000). Apenas os gêneros *Australostrophia mesembria* (CLARKE, 1913) e *Pleurochonetes falklandicus* (MORRIS; SHARPE, 1846) são reconhecidos formalmente até o momento (AMMON, 1893; CLARKE, 1913; ISAACSON, 1977; FONSECA, 1998).

Independente de desenvolvimento direto ou indireto, todos os braquiópodes passam por estágio larval livre-natante, sendo que os inarticulados têm uma vida larval mais longa, a larva denomina-se lobada e com o tempo passa a produzir a concha e aumentar de peso para pôr fim afundar e liberar o pedículo (BRUSCA; BRUSCA, 2013f; TORSVIK; COCKS, 2012).

Figura 29- Filo Brachiopoda com as classes Rhynchonellata (A, B), Lingulata (B, C) e Strophomenata (D, E).



Legenda: A- *Australospirifer* (Escala 2 cm); B- *Australocoelia* (Escala 0,5 cm); C- Lingulídeo infaunal (Escala 0,5 cm); D- *Orbiculoidea* (Escala 1 cm); E- *Schuchertella* (Escala 2 cm); F- *Pleurochonetes* (Escala 4 cm).

Fonte: Fotos do acervo do Grupo Palaios/Cnpq. Fotos E e F- Goltz (2020).

7.5 Filo Equinodermata

Seus primeiros registros datam do Eocambriano (CARVALHO, 2010). São estritamente marinhos, ocupando diversas profundidades excetuando-se algumas espécies de água salobra. Além disso, sua maioria é bentônica e podem ter um papel

importante na cadeia alimentar como predadores de topo (BRUSCA; BRUSCA, 2013g).

Adicionalmente, possuem um endoesqueleto com ossículos de calcário, seu sistema nervoso é descentralizado o que os permite interagir igualmente com o ambiente. Possuem sistema vascular aquífero, que está associado a movimentação dos pés ambulacrais e esses por sua vez, tem diversas funções como locomoção, trocas gasosas, alimentação, fixação e recepção sensorial (BRUSCA; BRUSCA, 2013g).

Dentre as classes relevantes para esse trabalho temos a Crinoidea e a Asteroidea.

A Classe Crinoidea tem o corpo em forma de cálice ou taça, a superfície oral é voltada para cima com boca e ânus, pode ter pendúnculo aboral e se ramificar em ambulácos, que por sua vez, se ramificam em diminutas pínulas. Pódios sem ventosas ocorrem ao longo das pínulas e esses pódios são bastante móveis com papilas adesivas em sua superfície, que os ajuda na parte sensorial e na alimentação. Com exceção dos lírios-do-mar sésseis, grande parte dos crinóides vivos são capazes de rastejar ou nadar (BRUSCA; BRUSCA, 2013g).

Eles se alimentam removendo matéria orgânica particulada, suspensa na água circunvizinha, os braços e pínulas ficam esticados de maneira que formem uma grande superfície de captura perpendicular ao fluxo da corrente (BRUSCA; BRUSCA, 2013g).

A Classe Asteroidea possui corpo com cinco ou mais braços que surgem a partir do disco central (usados para locomoção), a boca, ao contrário de Crinoidea, é voltada para o substrato e o ânus fica na face aboral, seus pés ambulacrais são usados principalmente para locomoção e para capturar presas (BRUSCA; BRUSCA, 2013g).

A maior parte das estrelas-do-mar é predadora, oportunista de uma variedade de invertebrados ou comedora de carniça. Exceto pelas espécies suspensívoras, que consomem plâncton e detritos orgânicos, os coletando por muco e os levando para a boca por meio de cílios. A alimentação se dá pela eversão estomacal sobre a superfície do alimento e secretando enzimas primárias, que se transformam em caldo parcialmente digerido (BRUSCA; BRUSCA, 2013g).

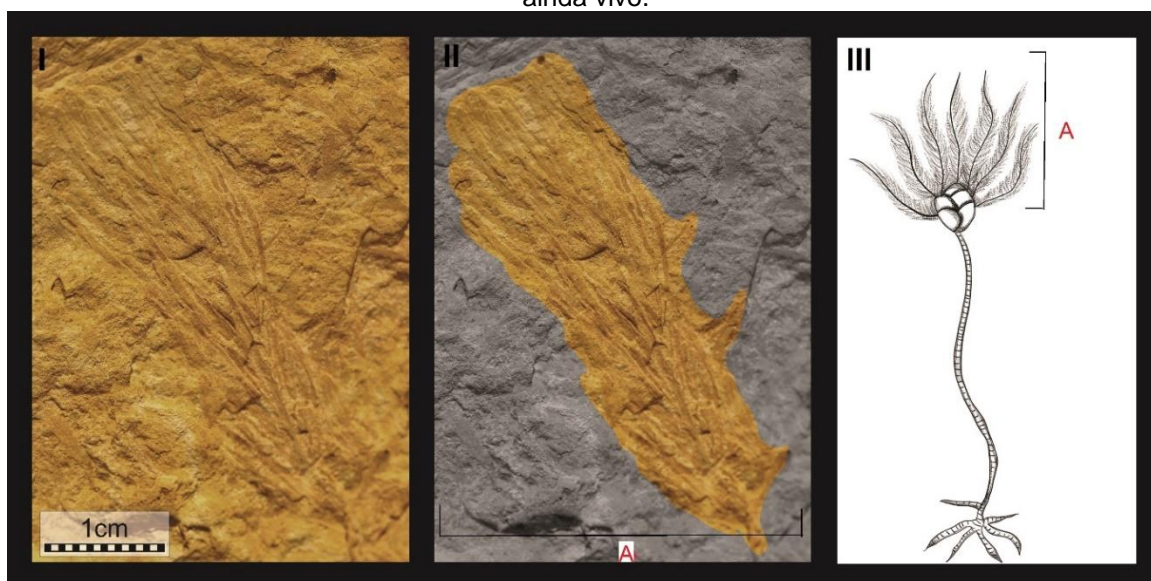
Os equinodermos em geral têm a capacidade de regenerar partes perdidas, Crinoidea, por exemplo, quando perturbados autotomizam braços inteiros ou

fragmentos deles, e, então, os regeneram (BRUSCA; BRUSCA, 2013g), o que explica encontrá-los fragmentados no registro fóssil.

A reprodução assexuada de alguns Asteróidea é feita por cissiparidade, na qual o disco central divide-se em dois, sendo que cada metade gera um novo indivíduo por regeneração. Quando a reprodução é sexuada, após a união dos gametas e postura dos ovos, um embrião livre natante é liberado e vai se desenvolvendo até se tornar uma larva livre natante, que se locomove e se alimenta por meio de bandas de cílios. Após várias transformações, ela perde a maior parte de suas estruturas larvais, e, enfim, assume uma vida jovem bentônica (BRUSCA; BRUSCA, 2013g).

Crinoidea (figura 30) é componente importante das paleocomunidades bentônicas do paleozoico, em alguns locais é dominante, porém a maioria acaba se desarticulando após a morte (HOLTERHOFF, 1997). Isso porque, equinodermos são os únicos detentores de endosqueletos multielementares, que se consistem em placas de carbonato de cálcio individuais, conectadas umas com as outras por tecido mole. Isto lhes aproxima mais de artrópodes e vertebrados na desarticulação do esqueleto (NEBELSICK, 2004). Sabe-se que eles chegaram a formar espessos depósitos sedimentares de detritos crinoidais em variados lugares do mundo, alcançando espessuras consideráveis (MOORE *et al.*, 1978).

Figura 30- Fóssil de um cálice de crinoide e a representação de sua possível aparência quando ainda vivo.



Legenda: I- Cálice fossilizado de Crinoidea (Escala 1 cm); II- Cálice isolado (A); III- Representação ilustrativa de um Crinoidea vivente.

Fonte: A autora, fóssil do acervo Palaios/Cnpq.

McIntosh (1984) menciona que os membros da família Botryocrinidae, por exemplo, são registrados com sulco adoral (canal ambulacral) largo, o que indica alimentação baseada em presas maiores que maioria dos crinóides.

A respeito do pedúnculo, a estrutura de ancoragem com cirros ramificados na dististele sugere maior estabilidade em substratos moles, permitindo a estes ficarem elevados a alturas consideráveis do substrato para a captura de suas presas (MCINTOSH, 1984; BRETT, 1981).

Brett (1984, 1985) ainda comenta que crinóides de leque aberto e de ambulacra curta seriam mais limitados com relação a eficiência respiratória e alimentar se comparados com os de leque mais denso.

Crinóides com malha de filtração mais densa se alimentam melhor em fluxos rápidos; enquanto crinóides com malhas mais abertas se alimentam melhor em fluxos lentos (HOLTERHOFF, 1997). Crinóides de malha densa devem ser mais adaptados a altas energias; como *nearshore*, por sua vez, os crinóides de malha aberta provavelmente são mais adaptados a energia baixa como ambientes de *offshore* (KAMMER, 1985; HOLTERHOFF, 1997). Além disso, crinóides de cálice pequeno ocorrem em intervalos siliciclásticos finos e os de cálice grande em intervalos de grãos grossos (HOLTERHOFF, 1997).

Outra peculiaridade encontrada no registro fóssil trata do gênero *Costalocrinus* (Devoniano inferior da Europa e Estados Unidos), o qual tem aparência bastante delicada e longilínea possibilitando uma grande flexibilidade na região aboral-adoral, permitindo uma postura alimentar com captura ativa de grandes presas em ambiente de substrato mole (SCHEFFLER *et al.* 2013), também podendo ser generalista, capturando zooplâncton em uma gama de ambientes (KAMMER, 2001).

Portanto, Guildas de crinóides podem ser definidas pela morfologia, já que crinóides morfologicamente parecidos usam os recursos de maneira similar (HOLTERHOFF, 1997).

No que concerne a Asterozoa (figura 31), comumente pode-se encontrá-los associados a conchas e outros macroinvertebrados na Bacia do Paraná (FRAGA; VEGA, 2020), seus exemplares são bons indicadores de tipo de substratos e consequentemente, a partir de seus achados é possível se fazer uma reconstrução paleoambiental (SOUZA- LIMA; MANSO, 2010). Asterozoas podem ser bastante versáteis em termos de ecologia e comportamento (SHACKLETON, 2005). Segundo Fraga e Vega (2020), os hábitos de asterozoas ainda são deveras especulativos, mas

se reconhece uma ligação deles com restos desarticulados de invertebrados, o que permite aferir alguns comportamentos alimentares.

A espécie *Paranaster crucis* (estrela-do-mar) de sulco ambulacral largo e abobadado pode ter suportado um longo pé tubular, usado para capturar e levar o alimento a boca. Essa espécie exibe extensiva cobertura lateral espinhosa, funcionando, talvez para se agarrar e se proteger, logo um modo infaunal parece ser favorável a ela (FRAGA; VEGA, 2020).

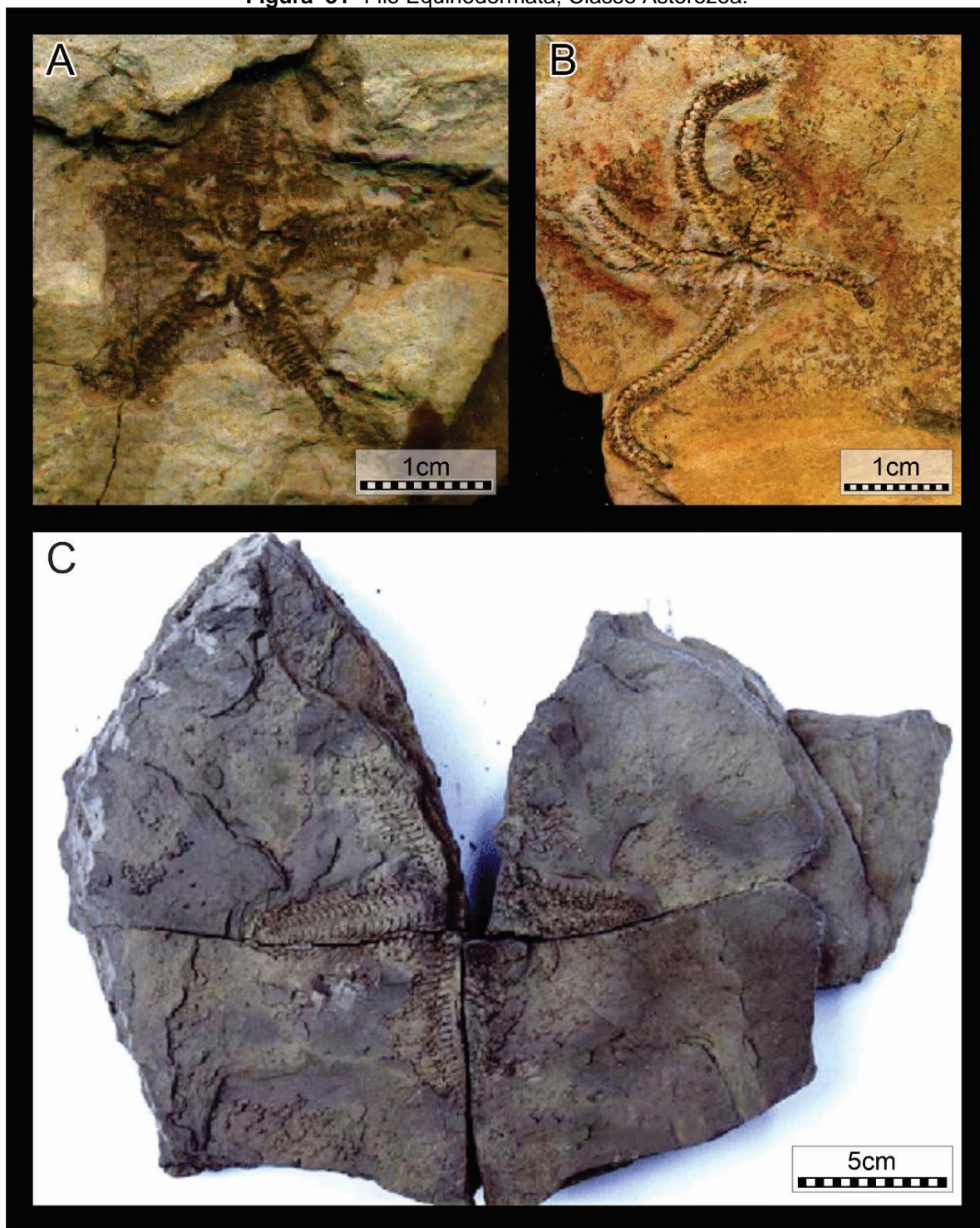
Fraga e Vega (2020), ao analisarem o registro de *Magnasterella darwini* (estrela-do-mar), notaram que seu movimento lateral deveria ser bem limitado, o que dificultaria a vida infaunal mesmo que dispendo de um delicado esqueleto e musculatura, isto impossibilitaria sua sobrevivência no substrato. Além disso, o largo sulco ambulacral e podios extensivos suportam um pé tubular com grande capacidade funcional. Seus neotipo e paraneotipo foram encontrados associados com restos de esqueletos, o que infere o hábito de escavador epifaunal. Porém o modo de alimentação costuma ser facultativo entre asterozoas e por isso devido a formas juvenis, o hábito depositívoro também é apropriado. Entretanto, a dúvida permanece, pois há também a possibilidade de hábito carnívoro por conta de um espécime de proporções maiores, encontrada com restos desarticulados de crinóides e bivalves (FRAGA; VEGA, 2020).

Para *Encrinaster pontis* (ophiuroides) especula-se hábito oportunista ou depositívoro, devido aos espinhos curtos, longos podios e braços semelhantes a chicotes (FRAGA; VEGA, 2020).

Com seu corpo alargado *Marginix notatus* (ophiuroides) sugere alimentação epifaunal variada, seu holotipo mostra evidências de modo escavador oportunista por conta da associação extensiva com restos desarticulados de crinóides, grandes bivalves e pequenos braquiópodes como *Australocoelia* (FRAGA; VEGA, 2020).

Por fim, dentre braquiópodes, apenas orbiculoidea se encontra associada com Ophiuroides, enquanto *Australocoelia* é incomum e *Lingula* extremamente raro (FRAGA; VEGA, 2020).

Figura 31- Filo Equinodermata, Classe Asterozoa.



Legenda: A- *Marginix jaguariensis* (escala 1 cm); B- *Encrinaster pontis* (escala 1 cm); C- *Magnasterella darwini* (escala 5 cm).
Fonte: Adaptado de Grupo Palaios/Cnpq.

7.6 Filo Annelida

Os anelídeos compreendem uma diversidade de tipos que são bem-sucedidos virtualmente em ocupar todos os ambientes aquáticos ou que tenham água suficiente, sendo os protostômios arquétipos, frequentemente utilizados como modelos desta linhagem de Metazoa (BRUSCA; BRUSCA, 2013c).

Seu sucesso se dá a plasticidade evolutiva do *bauplan* segmentado e a capacidade de explorar variadas estratégias de vida como parasitismo, mutualismo e comensalismo, além de serem encontrados em ambientes marinhos, de água doce e terrestres úmidos (BRUSCA; BRUSCA, 2013c).

Para essa pesquisa, a classe Polychaeta é a mais relevantes e consiste em diversos vermes, dentre eles os de areia tubícolas (produtores de tubos) (BRUSCA; BRUSCA, 2013c), mais comuns para o Devoniano da Bacia do Paraná. Caracterizam-se por diversas cerdas nos segmentos do corpo, grande parte com parapódios bem desenvolvidos, prostômios e peristômios, comumente com órgãos sensoriais (palpos, tentáculos, cirros), grandes estruturas tentaculares para alimentação e trocas gasosas, probóscide (faringe estomacal eversível), estruturas reprodutoras simples, estas costumam ser temporárias, também são dióicos de desenvolvimento indireto (larva trocófora) e maioria marinha escavadora ou planctônica (BRUSCA; BRUSCA, 2013c).

Sua estrutura corporal os permite viverem em zonas de marés e entre-marés a profundidades extremas, podem variar muito em comprimento, alcançando de um milímetro até mais de três metros. Porém seu arranjo corpóreo frequentemente está ligado aos seus hábitos de vida, os de construção corporal homônoma costumam ser caçadores ativos, os de construção heterônoma (estruturas corporais particulares especializadas em funções diferentes) são descritos comumente como suspensívoros ou depositívoros, habitantes de galerias permanentes. Com relação a sua locomoção, além de cavar, encontram-se outros três padrões de deslocamento epibentônico: rastejamento rápido, rastejamento lento e natação ineficiente (BRUSCA; BRUSCA, 2013c).

Adicionalmente, as espécies Devoniana (figura 32) são capazes de produzirem seus tubos de diversos materiais, dentre eles: calcário, mucoso, enlameado e aglutinado (HARTMAN, 1951; DAY, 1967; FAUCHALD 1977; HUTCHINGS; PEART, 2000; RUPPERT; BARNES, 2005; BERKE; WOODIN, 2008;

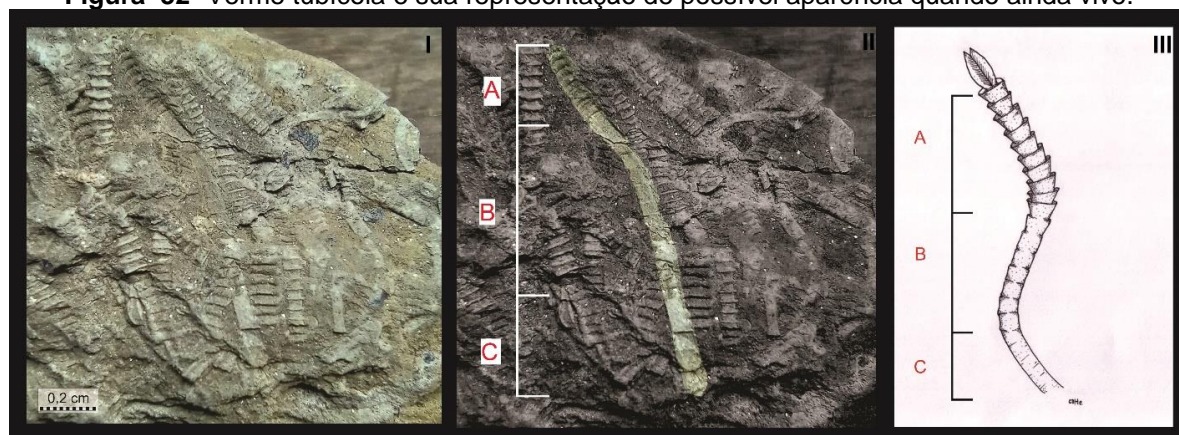
ASSIS, 2013; RADASHEVSKY; PANKOVA, 2013; SHCHERBAKOVA; TZETLIN, 2016; SHCHERBAKOVA *et al.*, 2017; GEORGIEVA *et al.*, 2015).

Existem variadas fontes alimentares e estratégias de obtenção de alimento. A exemplo de predadores que permanecem em seus tubos a espera de uma presa para, então, capturá-la por sucção; ou depositívoros que constroem tubos em L para que a areia liquefeita adentre o tubo e seja consumida; ou ainda suspensívoros que usam tentáculos para capturar partículas na água (BRUSCA; BRUSCA, 2013c).

Com relação aos vermes tubícolas devonianos existe a possibilidade destes serem quimiossimbiontes (TAVARES, 2022). Os estudos, ainda, são muito pontuais, mas alguns trabalhos comentam sobre vermes tubícolas atuais, que transferem o enxofre capturado na forma de sulfeto, e CO² das águas circundantes para bactérias (produtoras de compostos orgânicos a partir de sulfeto e CO²), das quais são hospedeiros, estabelecendo assim uma relação de quimiossíntese (DUBILIER *et al.*, 2008; RICKLEFS; RELYEA, 2016).

Para o Devoniano da Bacia do Paraná, alguns táxons foram propostos como *Serpulites sica* (CLARKE, 1913), *Polychaeta aglutinante* (BOSETTI *et al.*, 2014), *Cornulites* sp. (BOSETTI *et al.*, 2016) e *Annulitubus mutveii* (VINN *et al.*, 2015), entretanto sua taxonomia ainda está em discussão (ver TAVARES, 2022).

Figura 32- Verme tubícola e sua representação de possível aparência quando ainda vivo.



Legenda: Adaptado de Tavares (2022), ilustração de G. Goltz. I- Fóssil contendo um tubo completo de *Annulitubus* sp. (escala 0,2 cm); II- Tubo completo isolado com porção final do tubo com anéis bem-marcados, com a forma característica de copos encaixados (A), Porção medial do tubo com anéis rasos (B) e porção inicial lisa do tubo (C); III- Esboço inicial da representação artística do tubo completo de *Annulitubus* spp.

8 RESULTADOS E DISCUSSÃO

8.1 Paleoambientes

Já é de conhecimento do meio acadêmico que na Bacia do Paraná espera-se ambientes de águas pouco profundas. Isso se explica pela sua definição como intracratônica, ou seja, já que não possui talude, existe pouca inclinação, logo o seu *timing* de subsidência é muito gradual e de baixos valores. Deste modo, não se desenvolveram expressivos depósitos de turbiditos, devido à falta de declive para disparar eficientemente as correntes de turbidez. Por conta disso, a profundidade da água será sempre pequena em comparação a de outras bacias e as fácies de água rasas serão abundantes, assim como, superfícies de erosão transgressiva causada pelas ondas (HOLZ, 2012).

O panorama geral da bacia segundo Bergamaschi (1999) possui o seguinte cenário: Iniciando-se pela Sequência A temos um ambiente litorâneo/marinho-costeiro associado a um estuarino, onde consta espacialmente fácies de *shoreface* (praia e ante-praia), porém em sua porção superior há registro de fácies deltaico-lagunares. Na sequência B, o contexto se enquadra em marinho-raso de *shoreface* inferior a *offshore*. Em seguida a Sequência C se destaca por ser marcada em topo e base por truncamentos abruptos de arenitos de *shoreface* sobre pelitos de *offshore*. A Sequência D encontrada em subsuperfície está associada às areias de *shoreface* bacia adentro, que progradam sobre superfícies geradas por regressões forçadas. Já a sequência E registra um afogamento da seção devoniana. Por fim, a sequência F, sua base é marcada por picos expressivos, sobrepondo a superfície de inundação máxima de E.

Além disso, para uma melhor compreensão desses cenários, utilizou-se a riqueza de registros icnológicos, que possibilita não só entender as interações e comportamentos desses animais, mas também inferir paleoambientes, níveis de oxigenação e salinidade. Esses icnofósseis possuem algumas particularidades, tais como, longa ocorrência temporal, restrição de fácies, ausência de transporte, presença em rochas sem fósseis corporais, produção por fauna de corpo mole (que raramente fica registrada corporalmente) e inferências etológicas (BUATOIS *et al.*, 2002). Ademais, a aplicação de traços fósseis para inferir oxigenação e curvas paleobatimétricas é muito útil para entender a colonização do ecoespaço ao longo do

tempo (SEILACHER, 1967; SAVRDA; BOTTJER, 1989a, b; EKDALE; MASON, 1988; GAILLARD; RACHEBOEUF, 2006; MÁNGANO; BUATOIS, 2016).

Em vista disso, ao analisar o cenário paleoambiental da bacia, temos os seguintes paleoambientes:

- *Shoreface* emerso (litorais e sub-litorais)

Ambiente, que como o próprio nome já explicita, é referente a ambientes voltados para a praia, sua composição costuma ser de arenitos finos a médios (HORODYSKI *et al.* 2019). É um ambiente raso que está sob a ação da maré, logo está em constante mudança e depende de uma fauna mais adaptada a maior energia hidrodinâmica. Nesse ambiente é comum a presença do suíte *Macaronichnus* como uma icnofábrica monoespecífica que representa atividade de organismos depositívoros em camadas profundas (SEDORKO; NETTO; HORODYSKI, 2019).

- *Shoreface* superior a médio (ante-praia)

Composto normalmente de arenitos finos (HORODYSKI, 2019), o *Shoreface* superior ao médio é onde a zona de ação de ondas de tempestade ocorre registrada normalmente pela presença de *Hummocky* (KÜCHLE; HOLZ, 2002). Nesse tipo de espaço sobrevivem apenas taxa adaptado a ambiente de alta energia, que possuem aparatos para se prenderem às rochas, um corpo pesado que os mantenha presos ao fundo ou hábito infaunal como alguns tipos de braquiópodes e bivalves. A separação em *shoreface* superior se dá quando ocorrem *hummockys* amalgamados (*swaley cross stratification*), sem a presença de lama *inter-set* e em *shoreface* médio, quando ocorrem *hummocky* com gradação normal e lama *inter-set* (DOTT; BOURGEOIS, 1982).

Nessas porções mais proximais, icnofósseis são localmente comuns, mas raramente abundantes e pouco diversos, pois a movimentação contínua das formas de leito dificulta a permanência de organismos endobentônicos (SEDORKO *et al.* 2017). A presença das icnofácies *Skolithos*, também, corrobora para a identificação de *shoreface* superior, pois representam ambiente de alta-energia bem oxigenados (SEDORKO; NETTO; HORODYSKI, 2019). Nesta icnofácies predominam estruturas verticais produzidas por animais suspensívoros, tais como, *Arenicolites*, *Ophiomorpha*,

Thalassinoides, *Skolithos* e *Diplocrathium*, podendo ocorrer também *Macaronichnus* (BUATOIS; MÁNGANO, 2011).

- *Shoreface* inferior (nível de base de ondas de tempo bom)

Litologicamente possui arenitos finos e siltitos (HORODYSKI, 2019). Encontra-se na porção mais distal da zona de ação de ondas de tempestade, onde a ação da onda sobre o fundo é bem incipiente, sendo caracterizado por pelitos com arenito gerando estruturas do tipo *wavy* e *linsen* (KÜCHLE; HOLZ, 2002). Logo, os animais viventes sob o fundo nessa zona devem ser capazes de suportar fortes correntes, isto requer se fixar ao fundo por meio de pedúnculos, ou usar o peso do próprio corpo para permanecerem intactos. O suíte *Arenicolites-Skolithos* indica condições ecológicas ótimas para marcadores de traços no *shoreface* inferior, bem como, no *offshore* transicional (SEDORKO; NETTO; HORODYSKI, 2019).

- *Offshore* transicional (nível de base de ondas de tempestade)

Águas rasas de arenitos e siltitos com a presença de *Hummocky Cross Stratification*, estratificação *swaley*, estratificação cruzada de baixo ângulo e laminações cruzadas por ondas e *wave ripples* (HORODYSKI, 2019; SEDORKO *et al.*, 2017). É ambiente posicionado entre o *shoreface* inferior e o *offshore* superior. Nesse ambiente há uma diminuição da energia hidrodinâmica e as ondas de tempestade passam a ser importantes processos físicos de controle deposicional (READING, 1996). Zona boa para *taxa* capaz de se adaptar a algumas mudanças ambientais bruscas como *Orbiculoidea* e *Lingulepis* (BOSETTI *et al.*, 2010). A quantidade de bioturbações nestas camadas depende da intensidade de influência dos eventos de alta energia, quanto mais intensos e frequentes menor a preservação das bioturbações (FREY, 1990; SEDORKO *et al.*, 2017).

Os grupos *Asterosoma-Teichchinus* e *Planolites-Chondrites* indicam colonização preferencial abaixo de baixas taxas de sedimentação, moderada a baixa condição energética e substratos oxigenados em *offshore* transicional (SEDORKO; NETTO; HORODYSKI, 2019).

- *Offshore*

É a zona da plataforma onde não ocorrem mais processos relacionados a regimes de ondas, e as correntes são relativamente fracas, gerando assim uma sedimentação por decantação de argilas e silte, geralmente com alto conteúdo de matéria orgânica (KÜCHLE; HOLZ, 2002). A presença de abundante material de grão fino em fácies de *offshore* permite melhor preservação das conchas. A maioria das conchas e dos fragmentos de conchas ficam em cápsulas isoladas flutuando na matriz de silte arenosos e areia siltosa altamente bioturbada. Em alguns casos as conchas estão restritas a intervalos específicos, mas camadas de conchas definidas ou restos de camadas não ocorrem. Isso reflete o alto grau de bioturbação do meio. Certas acumulações de conchas são ditas "*shell nests*", um termo descritivo pelo qual se indica lentes de conchas orientadas aleatoriamente. Tubos abertos de sedimentos também são comuns no *offshore* e presume-se que os responsáveis por elas são provavelmente Polychaeta (HOWARD; REINECK, 1981).

O *Offshore* superior apresenta siltitos, com lentes de arenito muito finas e a presença de icnofósseis: *Planolites*, *Asterosoma*, *Teichichnus*, *Rosselia*, *Rhizocorallium*, *Chondrites* e *Zoophycos*. que comprovam um ambiente bastante bioturbado (HORODYSKI, 2019). Ambientes fortemente bioturbados dificultam a sobrevivência de alguns animais infaunais, o que torna uma zona limitante quanto a presença de taxa como Lingulideos e certos bivalves.

Nesse ambiente a distribuição das estruturas biogênicas é amplamente influenciada pela disponibilidade de alimento, oxigenação e consistência do substrato (BUATOIS; MÁNGANO, 2011). Neste contexto, as partículas alimentares estão fundamentalmente depositadas no interior das camadas e os substratos são geralmente coesos, levando ao acréscimo de competição interespecífica e um correspondente acréscimo de especialização nas estratégias alimentares, que resulta em comunidades bentônicas diversas dominadas por depositívoros e pastadores produtores de icnofácies *Cruziana* e *Zoophycos* (PEMBERTON *et al.* 2012).

O *offshore* dominado por deposição de tempo bom possui uma icnodiversidade mais alta e icnogêneros característicos de comportamento equilíbrio, havendo grande potencial de que a bioturbação homogeneíze o sedimento e favoreça o processo de dano tafonômico. Já os depósitos de *offshore* influenciados por tempestades apresentam um grau de bioturbação moderado a alto, próximo ao topo de camada, e tipicamente exibem grau de retrabalhamento alto, devido a atividade

biogênica, com icnodiversidade alta. Neste contexto destacam-se escavações produzidas por depositívoros, tais como: *Cruziana*, *Asterosoma*, *Chondrites*, *Planolites*, *Rhizocoralium*, *Teichichnus* e *Thalassinoides* (SEDORKO *et al.*, 2017).

Iconofácies como *Zoophycos* também aparecem nesse ambiente com o predomínio de estruturas de alimentação, na forma de *spreiten*, e de pastagem subordinada, ação de organismos depositívoros ou comportamento de cultivo (BROMLEY, 1996).

Por fim, o *offshore* inferior é representado por águas profundas de baixa energia, que sofriam, eventualmente, tempestades, responsáveis por depositarem finas lentes de areia (HORODYSKI *et al.*, 2019). Zonas com fauna pouco diversa, pois animais bentônicos preferem zonas mais rasas, pois costumam ser mais bem oxigenadas. Esses depósitos disaeróbicos e alguns anaeróbicos são tipificados por uma grande densidade, pouco diversa (se não monoespecífica) de associações de traços fósseis criadas por organismos depositívoros. Comumente, esses são sistemas de bioturbação complexos, como *Chondrites* ou *Zoophycos*, criados por animais que sistematicamente escavam o sedimento por comida em um lugar específico (EKDALE; MASON, 1988).

O quadro 3, a seguir, traz os afloramentos da Bacia do Paraná conforme suas devidas litologias, formações e paleoambientes inferidos nos diversos trabalhos referentes à Bacia do Paraná.

Quadro 2- Afloramentos devonianos da Bacia do Paraná.

(continua)

Seção/Afloramento	Sedimento	Formação	Paleoambiente
Seção Mosteiro	Base com siltitos muito grossos que gradam ascendente para arenitos conglomeráticos avermelhados, com seixos irregulares mal selecionados. Em 42m ocorrem intercalações de camadas de siltitos finos a grossos predominantemente maciços, sendo sucedidos por finas camadas de arenito médio. Em 47m ocorre uma camada de um metro de folhelho preto laminado. Acima aparecem arenitos grossos com fração siltosa e argilosa. Em direção ao topo apresenta padrão granocrescente ascendente, sendo capeada por argilitos maciços com entradas de finas lentes de areia.	Formação Ponta Grossa	Ambientes distais no <i>offshore</i>

Quadro 2- Afloramentos devonianos da Bacia do Paraná.

(continuação)

Seção/Afloramento	Sedimento	Formação	Paleoambiente
Lambedor	Camadas de siltito intercalando camadas de arenito muito fino.	Formação São Domingos	<i>Shoreface</i> ao <i>offshore</i>
Metalúrgica Água	Siltito na base e no meio, folhelho escuro no topo.	Formação São Domingos	<i>Offshore</i> transicional
Boa Vista	Na base e no meio siltito intercalado com lentes de arenitos muito fino, seguido de folhelho escuro no topo.	Formação Ponta Grossa	<i>Shoreface</i> inferior a <i>offshore</i> transicional
Vendrami	Siltito na base e no meio, folhelho escuro no topo.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i> transicional
Desvio Ribas- Tibagi	Na base e no meio siltito intercalado com lentes de arenitos muito fino seguido de folhelho escuro no topo.	Formação Ponta Grossa, base da Formação São Domingos	<i>Offshore</i> transicional
Caça e Pesca	Base, 2m de folhelho siltico cinza-escuro, apresentando estruturas lenticulares milimétricas e centimétricas de arenito muito fino. Sobrepostos ao folhelho, ocorrem 6m de siltito fino a grosso, cinza-claro, maciço.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i> transicional
Colônia Sutil	Pacote sedimentar cuja base inicia com 1m de argilito cinza-escuro finamente laminado. Acima, encontra-se 0,4m de siltito fino cinza-claro e 0,6m de siltito médio. Sobrepostos a estes estratos, ocorrem 2m de siltito médio, micáceo, cinza-claro.	Formação Ponta Grossa	<i>Shoreface</i> inferior, <i>offshore</i> transicional
Rio Caniú	Base- siltito. Meio- se inicia com siltito seguido de arenito muito fino. Topo- siltito.	Formação São Domingos	<i>Shoreface</i> inferior, <i>offshore</i> transicional
Casa de Pedra	Sobreposição de siltitos grossos e arenitos médios.	Formação Ponta Grossa e Membro Tibagi (Formação São Domingos)	<i>Shoreface</i> superior a médio

Quadro 2- Afloramentos devonianos da Bacia do Paraná.

(continuação)

Seção/Afloramento	Sedimento	Formação	Paleoambiente
Estrada de ferro Jaguariaíva-Arapoti	Base com folhelhos cinza escuro laminados, siltito e arenitos interlaminados com intensa bioturbação.	Formação Ponta Grossa e Membro Tibagi (Formação São Domingos)	<i>Shoreface e offshore</i>
Rivadavia	Base com siltitos laminados finos, cinza médio, recoberto por um siltito muito fino, em direção ao topo arenitos muito finos, amarelo-avermelhados, como capeamento ocorre um folhelho escuro argiloso.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i>
Bosque Mistral	12m de espessura de arenitos finos a médios, predominantemente maciços, acima ocorrem 28m de siltitos com laminação plano paralela, intercalados na porção mediana da seção por folhelhos pretos e laminados e em direção ao topo, por arenitos finos a médios. Secundariamente ocorrem lentes de areia fina a grossa, com espessura submétrica.	Base Formação Furnas e topo Formação Ponta Grossa	<i>Shoreface inferior, offshore transicional e offshore</i>
Curva I	Argilitos e argilitos siltosos de cor cinza-escura, sobrepostos por folhelhos cinza escuro negros.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i>
Franco da Rocha	Argilitos e argilitos siltosos de cor cinza-escura, sobrepostos por folhelhos cinza escuro negros.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i>
Curva II	Camadas de ~0,5m de arenito fino e finas lentes de siltito; 3º metro, fina camada aproximadamente 0,3m de arenito fino; 3º ao 7º metro, folhelhos sílticos cinza-amarelado e físsil, com intercalações de siltitos finos a médios, maciços.	Formação Ponta Grossa	<i>Shoreface a offshore</i>
Vila Placidina	Na base siltito intercalado com lentes de arenitos muito fino, seguido de folhelho escuro no topo.	Formação Ponta Grossa (Membro Jaguariaíva)	<i>Offshore</i>
Francelina 1	Siltito grosso, maciço, com intercalações de delgadas lentes de areia muito fina a média, frequentemente ocorrem nódulos ferruginosos e concreções contendo fósseis bem preservados.	Formação Ponta Grossa (Membro Jaguariaíva)	<i>Shoreface, offshore transicional e offshore</i>

Quadro 2- Afloramentos devonianos da Bacia do Paraná.

(continuação)

Seção/Afloramento	Sedimento	Formação	Paleoambiente
Francelina 2	3m de espessura, 2m de folhelho argiloso, preto, finamente laminado, com presença de nódulos piritosos esféricos, centimétricos. Sobreposto ocorre 0,6m de folhelho siltico micáceo, de coloração cinza-clara, e 0,4m de siltito argiloso, maciço, de coloração amarela.	Formação Ponta Grossa (Membro Jaguariaíva)	<i>Shoreface, offshore</i> transicional e <i>offshore</i>
Francelina 3	2m de siltito fino a grosso, com incrementos locais na taxa de argiloidade.	Formação Ponta Grossa (Membro Jaguariaíva)	<i>Shoreface, offshore</i> transicional e <i>offshore</i>
Campus UEPG	Folhelho preto argiloso sobreposto por folhelho siltico argiloso, micáceo, de coloração amarela e siltito argiloso de coloração cinza-clara a cinza-escura.	Formação Ponta Grossa (Membro Jaguariaíva)	<i>Shoreface, offshore</i> transicional e <i>offshore</i>
Cescage	Base - pacote de 1,5m de siltito cinza-escuro fino, micáceo, sobreposto por uma camada de 0,9m de siltito cinza-claro fino a médio. Porção média - nível de siltito cinza-claro fino intercalado por dois níveis de argilito amarelo claro, todos com aproximadamente 0,6m de espessura. Capeando a seção ocorre uma camada de arenito muito fino, maciço, bastante intemperizado no topo.	Formação Ponta Grossa	<i>Shoreface a offshore</i>
Km 60- Contato Furnas-Ponta Grossa (PR 340)	Arenito fino com estratificação de baixo ângulo, siltitos cinza-médios, micáceos.	Formações Furnas e Ponta Grossa	Depósitos litorâneos de <i>foreshore</i> e <i>shoreface</i> .
Km 266- Tibagi I (PR 340)	A partir da base 0,40m de argilito cinza-escuro a preto, sobreposto por 1,60m de siltito cinza-escuro finamente laminado.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i> transicional a <i>offshore</i>
Km 270- Tibagi II (PR 340)	Folhelho siltico e siltito fino cinza claro e cinza escuro, no topo ocorre um pacote espesso de folhelho negro piritoso.	Formação Ponta Grossa	<i>Shoreface</i> inferior, <i>offshore</i> transicional
Km 277- Ponto 90 (PR 340)	Base de pacote arenítico, acima assenta-se uma camada centimétrica de siltito grosso, maciço, sobreposto encontra-se uma camada de arenito grosso, maciço, micáceo, onde também, acima deste, ocorre uma camada com aproximadamente 1,5m de siltito grosso, plano-paralelo. Ocorrem em direção ao topo, uma camada centimétrica de arenito grosso e lentes de arenito fino portador de estrutura micro-hummocky.	Formação Ponta Grossa	<i>Shoreface</i> superior ao inferior

Quadro 2- Afloramentos devonianos da Bacia do Paraná.

(continuação)

Seção/Afloramento	Sedimento	Formação	Paleoambiente
Br 153- Km 211/ 211,5 – Barriga	Siltito grosso maciço intensamente bioturbado sobreposto com siltito médio a grosso. Folhelho siltico, físsil.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i>
Br 153- Km 214	Parte basal possui cerca de 4,4m de siltito médio a grosso. Nela ocorrem camadas decimétricas de arenitos finos intercaladas com siltito médio folhelhoso e escuro. Acima desta aproximadamente 4,6m de arenito fino. A partir do 9º metro insere-se um extenso pacote com 16m de siltito fino a médio com lentes centimétricas de arenito fino. No topo uma camada de 1,9m de argilito, com intercalações de camadas decimétricas de siltito fino a médio.	Formação São Domingos	<i>Shoreface</i> médio a inferior
Br 153- Km 217	Base inicia-se com um pacote de 2 m de folhelho siltico cinza-escuro, muito bioturbado. Acima, ocorre uma camada de argilito esbranquiçado, folhelhoso.	Formação Ponta Grossa e São Domingos	<i>Offshore</i>
Br 153- Km 220- Ponto Estrela	Base siltito fino de coloração cinza-claro, acima uma camada de argilito siltoso, seguida de uma camada de siltito fino cinza seguido de arenitos finos amarelados, acima uma camada espessa de siltito fino cinza escuro. Pacote intercalado por arenitos e arenitos finos.	Base da Formação São Domingos	<i>Offshore</i> transicional
Br 153- Km 223	Base inicia-se com uma camada de arenito médio, amarelado, micáceo com estrutura HCS. Acima desse pacote, é registrada uma camada de arenito grosso, maciço. Sobreposta, encontra-se uma camada de folhelho silticos.	Formação São Domingos	<i>Shoreface</i> superior
Br 153- Km 236	Uma camada de argilito, finamente laminado, de coloração cinza-escuro.	Base da Formação São Domingos	<i>Offshore</i>
Br 153- Km 237- Xaxim	Folhelhos pretos.	Formação São Domingos	<i>Offshore</i>
Br 153- Km 238	Base por uma camada de siltito fino a médio, laminado e fraturado. Sobreposta ocorre uma camada de arenito grosso, maciço, conglomerático, com pequenos seixos. Acima desse pacote são registrados siltitos grossos fraturados. Capeando toda a seção, os arenitos do Grupo Itararé encontram-se em contato discordante e erosivo.	Formação São Domingos	<i>Shoreface</i> médio a inferior

Quadro 2- Afloramentos devonianos da Bacia do Paraná.

(continuação)

Seção/Afloramento	Sedimento	Formação	Paleoambiente
Estrada Tibagi-Telêmaco Borba	Base com folhelhos ou siltitos cinza-médio a escuro, laminados a bioturbados, que gradam para siltitos com interlaminanças delgadas de arenito muito fino. No topo, há o aparecimento de estratos de arenitos muito fino e fino, com estratificação cruzada tipo hummocky.	Formação Ponta Grossa e São Domingos	<i>Shoreface</i> inferior a <i>Offshore</i> transicional
Seção Tibagi- Alto do Amparo	Base com folhelhos argilosos, siltitos e finas camadas de arenito, com a predominância de siltitos cinza-médios, bioturbados. A SIM é composta por folhelho preto siltico, micáceo, com concreções e níveis piritosos.	Formação Ponta Grossa	<i>Shoreface</i> inferior a <i>offshore</i>
Fazenda da Guarda	Siltitos e folhelhos.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i> transicional
Sítio Wolf	Base com arenitos mal selecionados que variam de médios a grossos, maciços conglomeráticos, acima uma camada com intercalações de siltitos e folhelhos silticos, bioturbados. No meio uma camada de folhelho preto, muito duro e laminado, sobreposto há uma camada de arenito conglomerático, no topo folhelhos silticos, duros, micáceos, amarelo-ocre intensamente fraturados e uma sucessão de siltitos médios a grossos fraturados.	Formação São Domingos	Ambiente disóxico
Fazenda Fazendinha	Argilitos siltosos e siltitos argilosos, geralmente maciços localmente gradando para siltitos arenosos finos em tons de cinza claro e escuro.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i> transicional a <i>offshore</i>
Vila Vilela	Argilitos siltosos e siltitos argilosos localmente gradando para siltitos arenosos.	Membro Tibagi (Formação São Domingos)	<i>Offshore</i> transicional a <i>offshore</i>
Seção Barreiro	Seq 1- Fácies conglomeráticas sobrepostas por lamito; Seq 2- Arenitos basais gradando para arenitos finos, siltitos e lamitos, folhelho escuro (<i>Kačák</i>); Seq 3- Arenito fino, seguido de siltitos e em grande parte lamitos escuros; Seq 4- Arenitos grossos fluviais.	Formação São Domingos	Seq 1- ambientes costais rasos sobrepostos por <i>offshore</i> ; Seq 2- <i>foreshore/shoreface</i> . Seq 3- <i>foreshore/shoreface</i> superior. Seq 4- ambiente fluvial (Carbonífero).
Seção São Bento	Correspondente aos folhelhos escuros (<i>Kačák</i>) e Seq 3 do Barreiro.	Formação São Domingos	<i>Foreshore/shoreface</i> superior

Quadro 2- Afloramentos devonianos da Bacia do Paraná.

(continuação)

Seção/Afloramento	Sedimento	Formação	Paleoambiente
Seção Ventania	a- Arenito com uma pequena porção de siltito no meio; b- Siltito seguido de arenito; c- Siltito intercalado com folhelho; d- Siltito intercalado com uma pequena porção de folhelho; e- Siltito; f- Base de arenito intercalado com folhelho, meio com folhelhos e lentes de areia, topo com siltito intercalado com arenito; g- Arenito com lentes de folhelho. h- Siltito intercalado com arenito; i- Base siltito, meio arenito com uma pequena lente de folhelho no topo, topo com siltito e dique; j- Correlato a base e meio de i; k-Siltito.	Formação São Domingos	<i>Shoreface</i> inferior a <i>offshore</i> transicional e águas profundas de <i>offshore</i>
Itáytyba	Arenitos sub-glaciais.	Formação São Domingos	Pró-Delta, <i>Shoreface</i> superior
Aldeia dos Pioneiros	Siltitos e argilitos com lentes de areia.	Formação São Domingos	<i>Shoreface</i> inferior a <i>offshore</i> transicional
Arapoti- Seção CEPP	Argilitos, siltitos finos a médias e delgadas camadas de arenito muito fino a fino.	Formação Ponta Grossa	<i>Shoreface</i> inferior e <i>offshore</i> transicional
Rio Guaricanga	1,90m- Siltitos argilosos amarelados com intercalações de estratos arenosos, secundariamente folhelhos sílticos, presença de mica. 1,90 a 5,40m- siltitos argilosos localmente micáceos, cor amarelada, camadas de folhelhos sílticos com espessura menor que 30 cm. 5,40 a 9,90m- folhelhos pouco sílticos, raramente micáceos com cor cinza, folhelhos puros gradam para folhelhos sílticos.	Formação Ponta Grossa	<i>Offshore</i> transicional

Quadro 22- Afloramentos devonianos da Bacia do Paraná.

(conclusão)

Seção/Afloramento	Sedimento	Formação	Paleoambiente
Seção Mutuca	1- Arenitos finos a médios, maciços, intercalados a finas camadas de siltitos e argilitos; 2- Arenitos grossos; 3- Arenitos finos a médios, maciços, intercalados a finas camadas de siltitos e argilitos. 4, 5, 6- Ocorrem siltitos com laminação plano-paralela, intercalados por arenitos muito finos com <i>ripples</i> simétricas a localmente maciços; 7, 8, 9, 10- Argilitos e folhelhos sucedidos por intercalações de siltitos em níveis argilosos; 11- (Afloramento Romário Martins) - camadas de arenitos que compreendem intercalações que variam de arenitos finos a conglomeráticos, amarelados ou avermelhados, maciços e friáveis, com grãos mal selecionados e subangulosos e clastos facetados e estriados.	Formações Furnas e Ponta Grossa	<i>Shoreface</i> a <i>Offshore</i> superior
Seção Tipo do membro Tibagi	Arenito grosso a fino seguido de siltito e uma pequena porcentagem de argilito, arenito varia de cor cinza-claro, amarelo-ocre ou avermelhada, na base o arenito apresenta-se micáceo-laminado, acima ocorre folhelho micáceo duro.	Membro Tibagi (Formação São Domingos)	<i>Shoreface</i> , <i>offshore</i> transicional
Seção Tipo de Euzébio de Oliveira	Folhelho cinzento arenosos com pequenos seixos, arenito amarelo micáceo com nódulos de pirita de ferro e concreções de limonito.	São Domingos	<i>Shoreface</i>

Fonte: Informação verbal Bosetti (2023); Bosetti *et al.* (2009, 2010, 2013, 2021a, 2021b); Bosetti e Horodyski (2008); Comniskey *et al.* (2016); Comniskey (2011); Goltz *et al.* (2022); Grahn, *et al.* (2013); Horodyski *et al.* (2019); Lange e Petri (1967); Matsumura (2010); Myszynski *et al.* (2017, 2018, 2021); Oliveira (1912); Soares e Leme (2008); Zabini (2007); Zabini *et al.* (2010).

8.2 Paleocomunidades

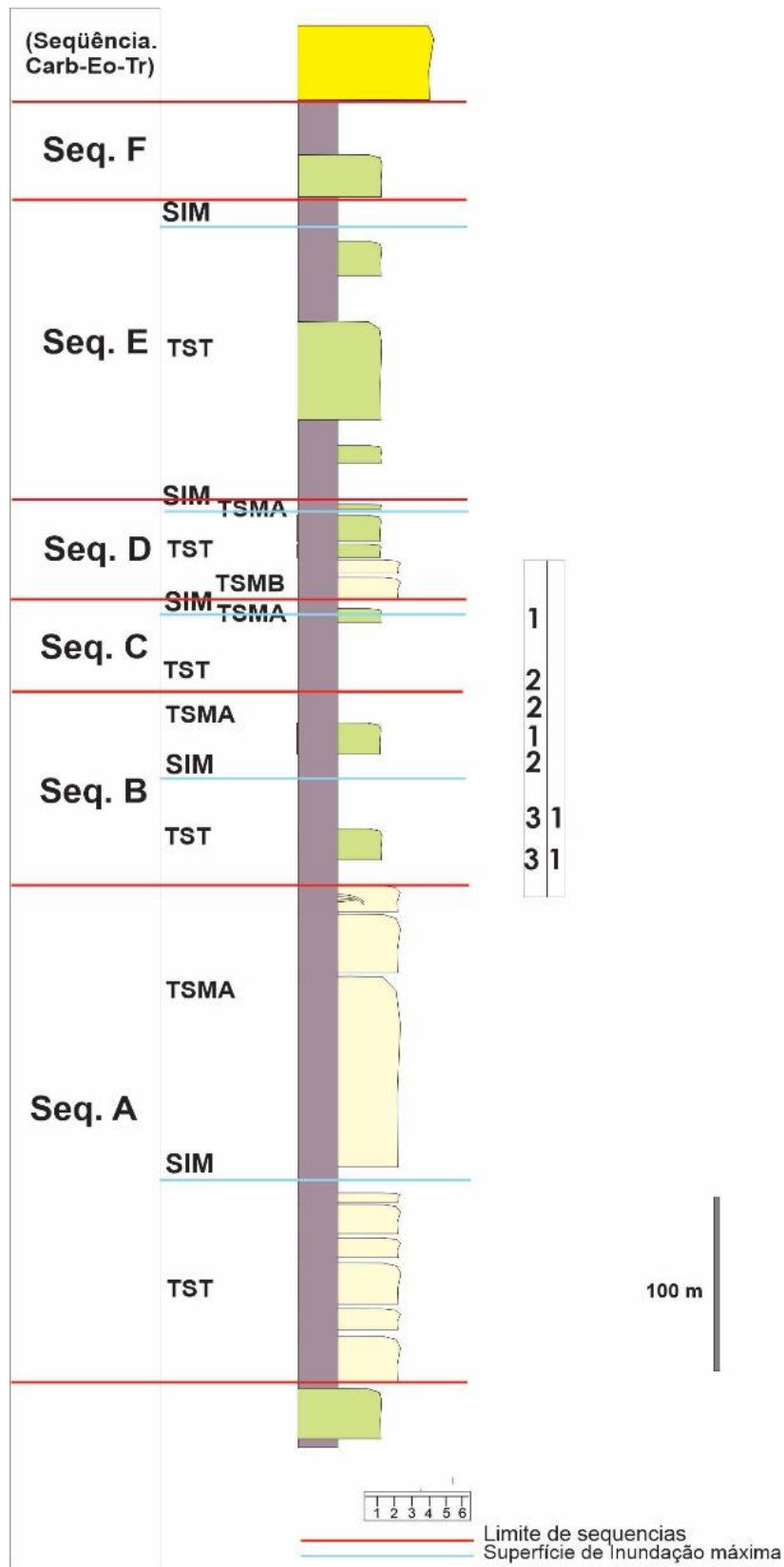
Dentro dos paleoambientes, mencionados acima, propõe-se a presença de 3 paleocomunidades descritas em detalhes no quadro 3, identificadas nos estratos devonianos na figura 33 e em seus devidos paleoambientes na figura 34:

Quadro 3- Paleocomunidades e suas definições.

Paleocomunidades	Táxons	Modos de vida	Paleoambientes	Sequência
<i>Australospirifer</i>	<i>Rynchonellata</i> (e.g. <i>Australospirifer</i> , <i>Australocoelia</i> e <i>Derbyina</i>); Bivalvia; Gastrópoda; Trilobita (e.g. Homalonotidae); Crinoidea; e Polychaeta (e.g. <i>vermes tubícolas</i>).	Epifaunal e infaunal	<i>Shoreface</i> superior	Base e topo da Seq. B e topo da da Seq. C
Lingulídeos Infaunais	<i>Lingulata</i> (e.g. <i>lingulídeos infaunais</i> ; Discinídeos); <i>Rynchonellata</i> (e.g. <i>Australocoelia</i>); Bivalvia; Gastrópoda; Scyphozoa (e.g. <i>Conularia</i>); Trilobita (e.g. Homalonotidae) e Polychaeta (e.g. <i>vermes tubícolas</i>).	Infaunal, epifaunal	Entre <i>shoreface</i> superior e inferior	Topo da Seq. B e base da Seq. C
<i>Pleurochonetes</i> + <i>Australocoelia</i>	Strophomenata (e.g. <i>Pleurochonetes</i> e <i>Strophomenata</i>); <i>Rynchonellata</i> (e.g. <i>Australocoelia</i> e <i>Derbyina</i>); Crinoidea; Scyphozoa (e.g. <i>Conularia</i>) e Polychaeta (e.g. <i>vermes tubícolas</i>).	Epifaunal, semi-infaunal e infaunal	<i>Shoreface</i> inferior a <i>offshore</i> transicional	Base da Seq. B

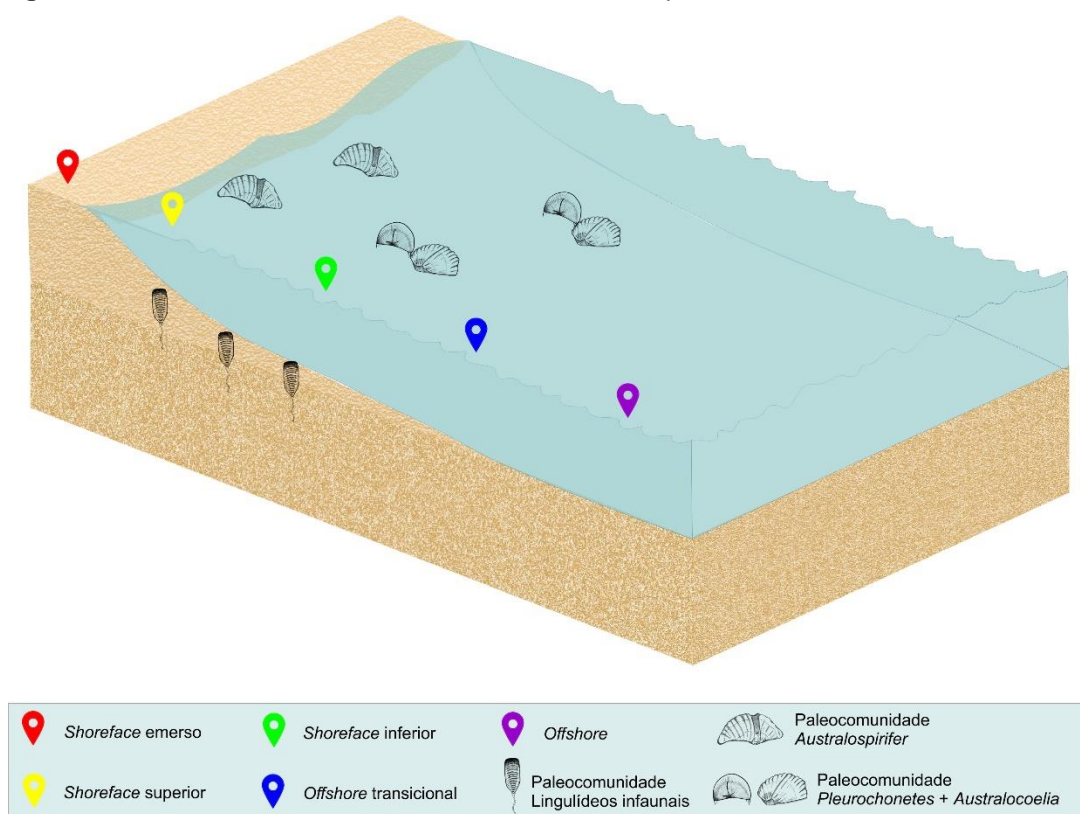
Fonte: A autora.

Figura 33- Posição das paleocomunidades nas Sequências Depositionais de Bergamaschi (1999).



Legenda: 1- Paleocomunidade *Australospirifer*; 2- Paleocomunidade Lingúldeos infaunais; 3- Paleocomunidade *Pleurochonetes* + *Australocoelia*.

Figura 34- Paleocomunidades distribuídas em meio aos paleoambientes da Bacia do Paraná.



Fonte: A autora.

- Paleocomunidade *Australospirifer*

Analisando essa paleocomunidade sob um óptica tafonômica, algumas questões podem ser levantadas.

Primeiro, segundo Ghilardi e Simões (2000), dentro de agrupamentos ecológicos o grau de abrasão, fragmentação e desarticulação dos Bivalves podem indicar o verdadeiro paleoambiente; e isso, também, pode ser aplicado para alguns braquiópodes. Conchas articuladas abertas, por exemplo, indicam um rápido soterramento, já a junção de desarticulação, abrasão e fragmentação indicam erosão de fundo. A posição com relação ao plano de acamamento, também, pode indicar o modo de vida, sendo que o plano de comissura pode estar vertical ou horizontal em relação a ele (GHILARDI; SIMÕES, 2000).

Organismos infaunais ou semi-infaunais costumam estar em posição vertical em relação ao acamamento, quando preservadas em seu modo de vida. Por outro lado, conchas de animais epifaunais não necessariamente vão se encontrar em posição vertical, mas costumam apresentar como indicador de posição de vida a

charneira bem preservada e a linha de comissura fechada (MOORE, 1965). O *Treatise On Invertebrate Paleontology* ainda afirma:

Todos os esperiferídeos parecem ter vivido presos ao substrato ou uns aos outros pelo pedículo muscular. Elas são encontradas em muitas rochas marinhas sedimentares de origem rasa a moderada. Elas são raras ou ausentes, na maioria das bacias sedimentares profundas, como em folhelhos pretos e são cosmopolitas em distribuição por meio de sua faixa de distribuição, ocorrendo em muitas biotas marinhas (MOORE, 2006).

Somado a isso, a presença de organismos fora do plano ou em posição oblíqua em relação ao acamamento reflete três possibilidades para a sua origem: (i) o organismo encontra-se depositado *in situ* e sua posição representa uma tentativa de escape, após um evento de rápida deposição (valido especialmente para organismos infaunais); (ii) o organismo pode ter sido previamente soterrado paralelo ao acamamento e a atividade biogênica pode ter causado a reorientação do esqueleto (MYSZYNSKI *et al.* 2021); (iii) os organismos característicos de *shoreface* foram transportados após evento de tempestade, sendo depositados em *offshore*.

Em saídas de campo e análise de material nota-se a presença dos componentes dessa paleocomunidade, tanto na base quanto no topo da Sequência B (Curva II, Cescage, Francelina, Campus), quanto no topo da Sequência C.

Somado a isso, no topo da seção Curva II (Seq. B), ocorrem agrupamentos distintos de *Australospirifer* spp. e *Australocoelia palmata* em aparente posição de vida, preservados em folhelho sílticos com *Hummocky Cross Stratification*. Em associação, são encontradas valvas desarticuladas de braquiópodes, crinóides, pigídio completo de trilobita homalonotídeo e “conulárias rasgadas e achatadas”, todos paralelos ao plano de acamamento. Segundo Simões *et al.* (1999), agrupamentos de invertebrados bentônicos epifaunais em posição de vida são raros nos sedimentitos paleozoicos da Bacia do Paraná. O mesmo autor identificou agrupamentos de *Australospirifer iheringi* em modo de vida com corpo sustentado (*i.e. corp-supportive*) no Devoniano da Bacia do Paraná (BOSETTI *et al.* 2013).

Na seção Cescage (Seq. B), em particular, além da ocorrência de exúvias de trilobitas homalonotídeos (também pertencentes a Paleocomunidade de *Australospirifer*), em modo salteriano de preservação, tal assertiva aponta proximidade ao seu ambiente de preferência. Encontrou-se ainda *Zoophycos* e valvas articuladas fechadas de *Australocoelia palmata* (BOSETTI *et al.* 2013).

Segundo Eldredge e Orminston (1979), trilobitas homalonotídeos são indicadores de águas mais rasas. Conforme os autores, esses trilobitas são invertebrados dependentes de fácies, os quais, preferencialmente, ocorrem em depósitos siliciclásticos de plataforma rasa, o que condiz com a preferência do táxon principal representante da paleocomunidade (*Australospirifer*).

Simões *et al.* (2006) assinalaram que, embora dados batimétricos absolutos não possam ser determinados com base na presença de homalonotídeos, dados sedimentológicos, estratigráficos e tafonômicos indicam que esses trilobitas viveram e/ou ficaram preservados em depósitos de águas rasas acima do NBON (nível de base de ondas normais/tempo bom). Nesses pacotes, os trilobitas encontram-se associados aos braquiópodes do gênero *Australospirifer* e *Australocoelia*, em aparente posição de vida. Segundo Boucot (1983), os esperiferídeos, de modo geral, apresentam anatomia indicativa de suporte adaptativo a ambientes com maior energia (BOSETTI *et al.* 2013). Logo apresenta-se aqui um forte indício de uma verdadeira paleocomunidade de *Australospirifer*.

Outrossim, o conjunto das características sedimentológicas e tafonômicas do material estudado das seções Francelina e Campus UEPG (Seq. B) permite reconhecer a associação tafonômica 3 como situação de autoctonia, onde os bioclastos foram preservados no NBON ou acima deste.

No caso em especial do afloramento Cescage, as assinaturas tafonômicas dos invertebrados (homalonotídeos preservados em modo salteriano e braquiópodes articulados fechados), em conjunto com os dados sedimentológicos (siltito) sugerem que os bioclastos são autóctones. Nesse pacote sedimentar, é possível reconhecer trilobitas e braquiópodes que foram soterrados *in situ* junto ou abaixo do NBON (BOSETTI *et al.* 2013), isto indicaria depósitos de *obrutition* comumente responsáveis por preservar as associações fossilíferas exatamente como se encontravam no passado.

Segundo Zabini *et al.* (2012) depósitos de *obrutition*, com organismos (bentos infaunal ou epifaunal, suspensívoro de macroinvertebrados) preservados em posição de vida, são notavelmente comuns na porção média do TST (correspondente ao posicionamento, tanto da paleocomunidade de *Australospirifer* quanto de *Pleurochonetes + Australocoelia*). Isto ocorre quando da característica de baixo teor de oxigênio dissolvido, o que evita a ação de organismos decompositores e remobilizadores de substratos (HORODYSKI, *et al.* 2017).

A partir disso, constata-se a existência da paleocomunidade de *Australospirifer* (figura 37) nas Sequências B e C, sendo, dentre todas, a que possui melhor distribuição com preferência por ambientes arenosos de alta energia e águas claras (*shoreface superior*) (BOUCOT, 1983). Portanto, Boucot (1971) interpretou corretamente os agrupamentos fósseis formadores dessa paleocomunidade, entretanto a falta de interpretação tafonômica não permitiu elucidar com nitidez a totalidade dela.

Com isso, aqui optou-se pela manutenção da Paleocomunidade *Australospirifer* (figura 38) como proposta pelo autor, em 1971, porém com o acréscimo de alguns táxons antes não mencionados, como Crinoidea e vermes tubícolas, os quais serão discutidos, respectivamente, nos itens 8.3 e 8.6 deste trabalho.

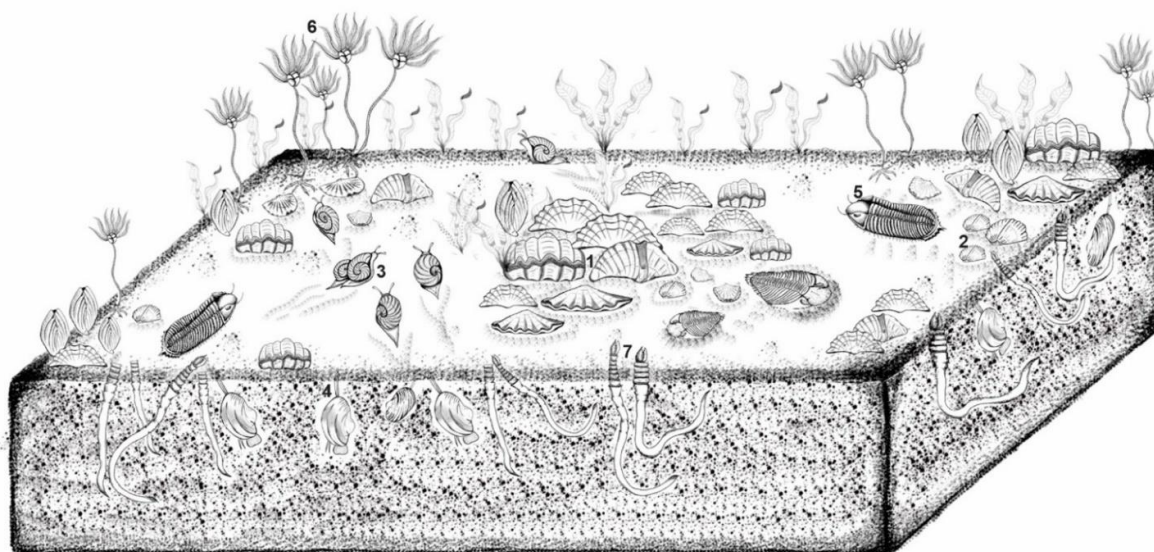
Figura 35- Associações fossilíferas possíveis representantes da Paleocomunidade *Australospirifer*.



Legenda: A- Clusters de *Australospirifer* em aparente posição de vida (escala 3 cm); B- *Australospirifer* em posição de vida aparente associadas com bivalves (escala 4 cm); C- *Australospirifer* em aparente posição de vida associada a Crinoidea (escala 3 cm); D- *Australospirifer* em posição aparente de vida associadas a bivalve preservado com molde externo inteiro (escala 4 cm).

Fonte: A autora.

Figura 36- Representação ilustrativa da Paleocomunidade *Australospirifer*.



Legenda: 1- *Australospirifer*, 2- *Australocoelia* e *Derbyina*; 3- Gastrópoda; 4- Bivalvia; 5- Trilobita Homalonotidae; 6- Crinoidea; 7- Polychaeta (vermes tubícolas).

Fonte: A autora.

- Paleocomunidade Lingúlídeos Infaunais

Na análise da comunidade de “*Lingula*”, criada por Boucot (1971), é necessário levar em conta alguns fatores:

Primeiro, o próprio Boucot (1975) enfatizou que os Lingúlídeos raramente encontravam-se em posição de vida (perpendiculares ao plano de acamamento) e que pode ter havido uma suposta “remoção” de seu local original; e, posterior, depósito em áreas distantes, mas havendo manutenção da biodiversidade original (BOSETTI, 2004).

Entretanto, como a tafonomia era pouco utilizada na época, Boucot (1971) não considerou que formas exumadas em intervalos de tempo diferentes podem ter sido novamente soterradas com outras não coevas no tempo, configurando um suposto *time averaging* (i.e. mistura temporal) e aparentando ser uma paleocomunidade (BOSETTI, 2004; HOLZ; SIMÕES, 2002). Na área de estudo o *time averaging* é enfatizado pelos fragmentos coocorrendo com fragmentos desarticulados e valvas completas (ZABINI *et al.*, 2010).

Diante disso, existem três tipos de padrões tafonômicos em Lingúlídeos: 1- as conchas permanecem enterradas depois da morte, se decompõe e seus restos

orgânicos não ficam menos de um ano nem mais que uma década enterrados; 2- a concha é removida da sua toca imediatamente, após a morte, pode sofrer diagênese e se realocar; 3- tempestades depositam lingúlídeos mortos recentemente na zona supramaré e as partes moles sofrem mumificação, essa última não tem registros de visualização em campo (ZABINI *et al.*, 2010).

Zabini *et al.* (2010) também comenta que essas associações de lingúlídeos com vários tamanhos de valvas e fragmentos indicam que o transporte foi mínimo, isso porque a classificação hidráulica não é evidente nessas associações. Além disso, o transporte incipiente previne que os bioclastos sejam transportados para fora da sua área original de distribuição ou hábitat, portanto apesar de não se encontrarem em suas posições de vida, há uma possibilidade de seu verdadeiro hábitat ser não muito distantes de onde já foram encontrados, representando uma assembleia parautóctone (ZABINI *et al.*, 2010).

Lingúlídeos tem a capacidade de sobreviver, após eventos ambientais estressantes, que envolvam variações de salinidade e oxigenação, mesmo após serem carregados por certas distâncias, podendo até mesmo regenerar seu pedículo e reescavar sedimento (YATSU, 1902; SAVAZZI, 1991; ZONNEVELD; GREENE, 2010). Bosetti (2004) aponta esta mesma hipótese não somente para lingúlídeos, mas também para os gêneros *Australocoelia*, *Australospirifer*, *Notiochonetes* e *Australostrophia* (apesar de esses não terem a necessidade de reescavar, pois não são infaunais), ocorrentes em porções de *offshore*, em posição de vida.

A família Discinidae presente nessa paleocomunidade, também, apresenta ocorrência marcante em fácies de *offshore*, com organismos isolados ou associados a lingúlídeos infaunais (COMNISKEY, 2011). Fernández López (1990) denominou de “condição subprimária”, esses casos de “aloctonia”, no qual os organismos foram transportados em vida e depositados em outras regiões. Isso explica a ocorrência desses braquiópodes em aparente posição de vida ao longo do *offshore* transicional, e o *offshore*. Assim é possível de se terem apresentado dificuldades à interpretação em períodos anteriores a consagração da tafonomia.

Terceiro, Bosetti (2004) discute em seu trabalho o *taphonomic feedback* (*i.e.* retroalimentação), indica que o acúmulo de bioclastos endurece o substrato, impedindo a sobrevivência da fauna, isto sugere a substituição de organismos escavadores por bissados, pedunculados ou cimentados (visível no afloramento

Desvio Ribas-Tibagi). Essa ocorrência pode ter levado as interpretações equivocadas quanto a presença desses novos gêneros, junto de Lingulídeos na mesma coluna.

Quarto, o alto número de lingulídeos preservados em porções do *offshore*, este pode ser explicado pela preservação preferencial de bioclastos quitinofosfáticos nestes locais (ZABINI; BOSETTI, 2011). Algumas porções de *offshore*, analisadas em Zabini e Bosetti (2011), apresentam lingulídeos preservados em concreções. Logo, por mais que haja um alto grau de preservação destes clastos no paleoambiente, isto não significa que eles eram os mais abundantes nem os únicos.

Quinto, em Myszynski *et al.* (2017) *Australocoelia* e Lingulídeos infaunais ocorrem pontualmente em posição aparente de vida em camadas bioturbadas (Seção CEEP- Arapoti), fato que pode ter sido causado pela reorientação das conchas soterradas previamente pela TAZ (Zona Tafonomicamente Ativa).

Sexto e último, em algumas camadas é possível distinguir dois eventos sucessivos: (i) os lingulídeos infaunais estão em condição subprimária, como já mencionado anteriormente (FERNANDÉS LÓPES, 1990; ZABINI; BOSETTI, 2011; ZABINI *et al.* 2010; 2012); (ii) posteriormente, após a subida do nível de base, esses níveis foram bioturbados pelo organismo produtor de *Zoophycos*, que reorientou o posicionamento original dos lingulídeos infaunais (GODOY *et al.* 2005; ZABINI, 2011; ZABINI *et al.* 2010; 2012). Ou seja, tanto o transporte, quanto os organismos bioturbadores tiveram parte na movimentação da fauna, processos esses que ainda não eram pautados quando as primeiras paleocomunidades foram definidas.

Ao averiguar registros feitos por outros pesquisadores em artigos científicos e observar pessoalmente em campo, verifica-se a presença da Paleocomunidade de “*Lingula*” *in situ* nas camadas superiores da Sequência B, logo acima da sua superfície de inundação máxima (SIM) e na base da Sequência C (Ponto 90), a qual é comprovada pela presença de *Lingulichnus* (figura 35).

Nessa hipótese, Zabini e Bosetti (2016) afirmam que lingulídeos em posição de vida ocorrem tanto nos arenitos quanto nos siltitos com laminação plano-paralela, que correspondem a litologia das sequências supracitadas.

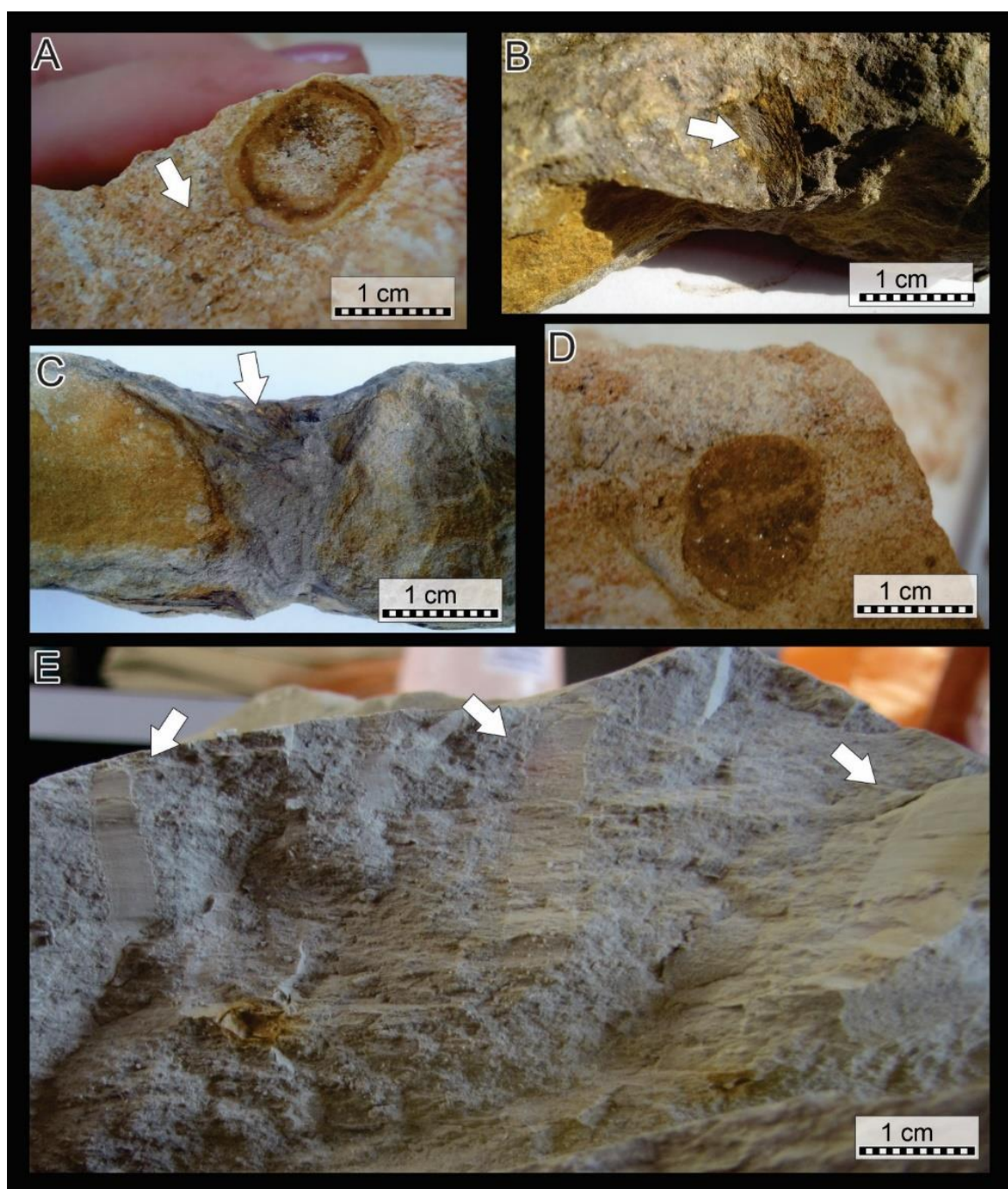
Em Bosetti *et al.* (2009) na seção média dos afloramentos Campus e Francelina 2 constata-se a presença de Lingulídeos em posição de vida ou ainda, inclinados em relação ao plano de acamamento, e neste caso, provavelmente devido à intensa atividade biogênica intraestratal (icnofábrica) ali presente, localizados também na base da Sequência B.

Em Zabini *et al.* (2012), a Tafofácies 2 (PR-340) apresenta lingúlídeos em posição de vida, articulados com valvas completas, podendo estar associados com seus icnofósseis e costumam ser encontrados em TST (Seq. B). Horodyski *et al.* (2019). Afirma ainda que associações icnológicas (Seção Tibagi-Ventania), dominadas por tocas verticais (incluindo *Lingulichnus* isp.), indicam o hábito de vida inferido do taxa preservado (suspensívoros infaunais e escavadores rasos), além de água oxigenada rica em matéria orgânica suspensa. Alguns *Lingulichnus* estão preservados com restos de lingúlídeos articulados no topo, e isto sugere uma tentativa falha de escape, depois de pulsos de enterramento. Também indica que o enterramento final aconteceu rapidamente durante um evento de tempestade. Esse registro se encontra em zonas de *shoreface* inferior a *offshore* transicional.

Em vista disso, o que foi estabelecido por Boucot (1971) não é uma paleocomunidade; e, sim, uma tanatocenose, mas isso não significa que a sua existência seja inválida. Suas observações de fauna associada condizem com o que é visto em campo, entretanto muito do material observado por ele pode ser fruto de uma das hipóteses apontadas acima. Além disso, por conta do possível transporte ainda em vida, do *shoreface* ao *offshore* e subsequente re-escavação, tudo indica que o paleoambiente preferencial dessa paleocomunidade seja entre o *shoreface* superior e o inferior.

A nomenclatura “Paleocomunidade de *Lingula*”, proposta anteriormente não mais condiz com a composição de fauna, pois estudos realizados por Emig (2003) apontam que o gênero *Lingula sensu strictu* apareceu apenas no começo do Terciário ou talvez Neocretáceo, não fazendo parte do Paleozóico, logo não podendo representar essa organização paleoecológica. Assim, sugere-se a utilização provisória “Paleocomunidade Lingúlídeos Infaunais” para se referir a essa associação faunística. Na figura 36 pode-se observar a composição da nova paleocomunidade aqui proposta e como ela se organizava, além do acréscimo de alguns *taxas* antes não inseridos por Boucot (1971) na paleocomunidade, como *Conulata* e vermes tubícolas que serão melhor discutidos nos itens 8.4 e 8.6 respectivamente.

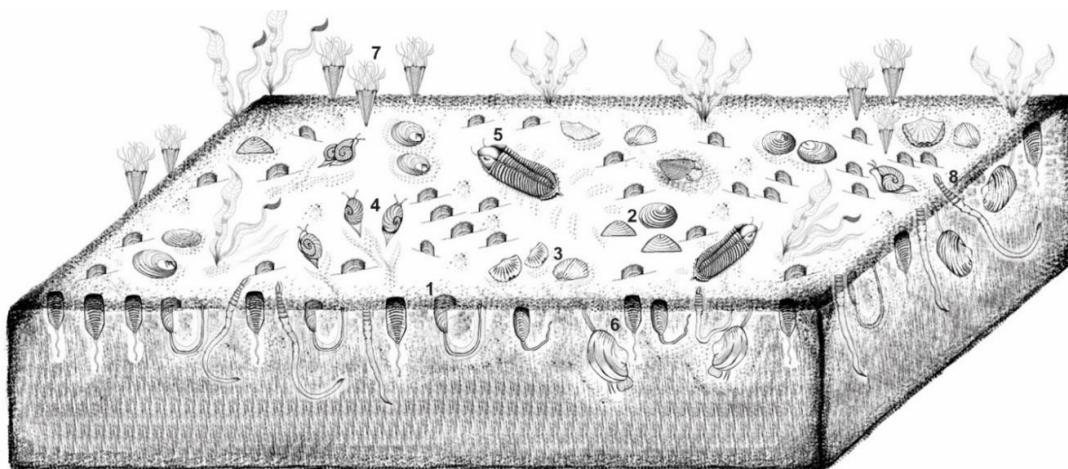
Figura 37- Lingulídeos infaunais em posição de vida com seus *Lingulichnus*.



Legenda: A- Lingulídeo inclinado perpendicular ao plano de acamamento junto de seu *Lingulichnus*; B e C- *Lingulichnus*; D- Lingulídeo infaunal em aparente posição de vida; E- Três *Lingulichnus* distintos. Escala 1 cm.

Fonte: Adaptado de Zabini e Bosetti (2010).

Figura 38- Representação ilustrativa da Paleocomunidade Lingulídeos infaunais.



Legenda: 1- Lingulídeos infaunais; 2- Discinídeos, 3- *Australocoelia*; 4- Gastropoda; 5- Trilobita Homalonotidae; 6- Bivalvia; 7- *Conularia* 8- Polychaeta (vermes tubícolas).
Fonte: A autora.

- Paleocomunidade *Pleurochonetes* + *Australocoelia*.

A paleocomunidade de *Australocoelia*, definida por Boucot (1971), possui representantes fósseis que são possíveis de se visualizar em todos os afloramentos fossilíferos da região. Boucot (1971) comenta que esse gênero está desassociado de qualquer elemento chave das outras paleocomunidades, porém, é possível de encontrar essas associações de Rynchonelata, juntamente com outros representantes das paleocomunidades de *Pleurochonetes* e *Australospirifer*, inclusive em posição de vida, tal observação levanta questionamentos quanto a elas, realmente, serem paleocomunidades separadas segundo Boucot (1971) havia proposto.

Além disso, nessas associações, nota-se a formação de clareiras, assim como em associações de mexilhões atuais, (TANAKA; MAGALHÃES, 2002), nas quais determinadas espécies se aglomeram em algumas partes do ambiente e em outras não, isso pode se explicar pela existência de algum fator biótico limitador da presença de certas espécies, acarretando conclusões incertas a respeito desses animais no ambiente estudado.

Ao observar os componentes dessas paleocomunidades em campo pode-se constatar que ambas se encontram na base da Sequência B (figura 39) (Ponto 90,

Bosque Mistral, Curva II), sendo assim se apresenta outra confirmação de que elas podem estar relacionadas e compor, na verdade, uma única paleocomunidade.

Somado a isso, *Pleurochonetes* associados com *Schuchertella*, ambos considerados suspensívoros, indicam ambiente de energia baixa, com fracas correntes em águas mais profundas plataformais (VIEIRA *et al.* 2007). Goltz *et al.* (2022), ao analisar a presença de estrofomenídeos na região, onde se encontram os afloramentos Bosque Mistral, Campus, Curva I e II, Francelina I e II e Franco da Rocha notou a preferência do táxon por ambientes mais profundos de *shoreface* inferior a *offshore* transicional, no qual são encontrados em provável posição de vida (ainda em discussão) nos depósitos de *obrution* ou inteiros paralelos ao plano de acamamento em *butterfly*, sugerindo pouco transporte.

Em vista disso, as associações de *Pleurochonetes* estão em um ambiente marinho raso de *shoreface* inferior a *offshore* que estava passando por um momento transgressivo, logo o ambiente se torna menos propício para esses animais e favorece a ocorrência de depósitos de sufocamento (*obrution*). Ocasionalmente o registro fóssil de comunidades marinhas proporciona "instantes" que capturam com grande nitidez momentos no passado geológico e vinhetas de "comportamento congelado" (REID *et al.*, 2019), permitindo que paleocomunidades inteiras sejam preservadas, exatamente como estavam em vida.

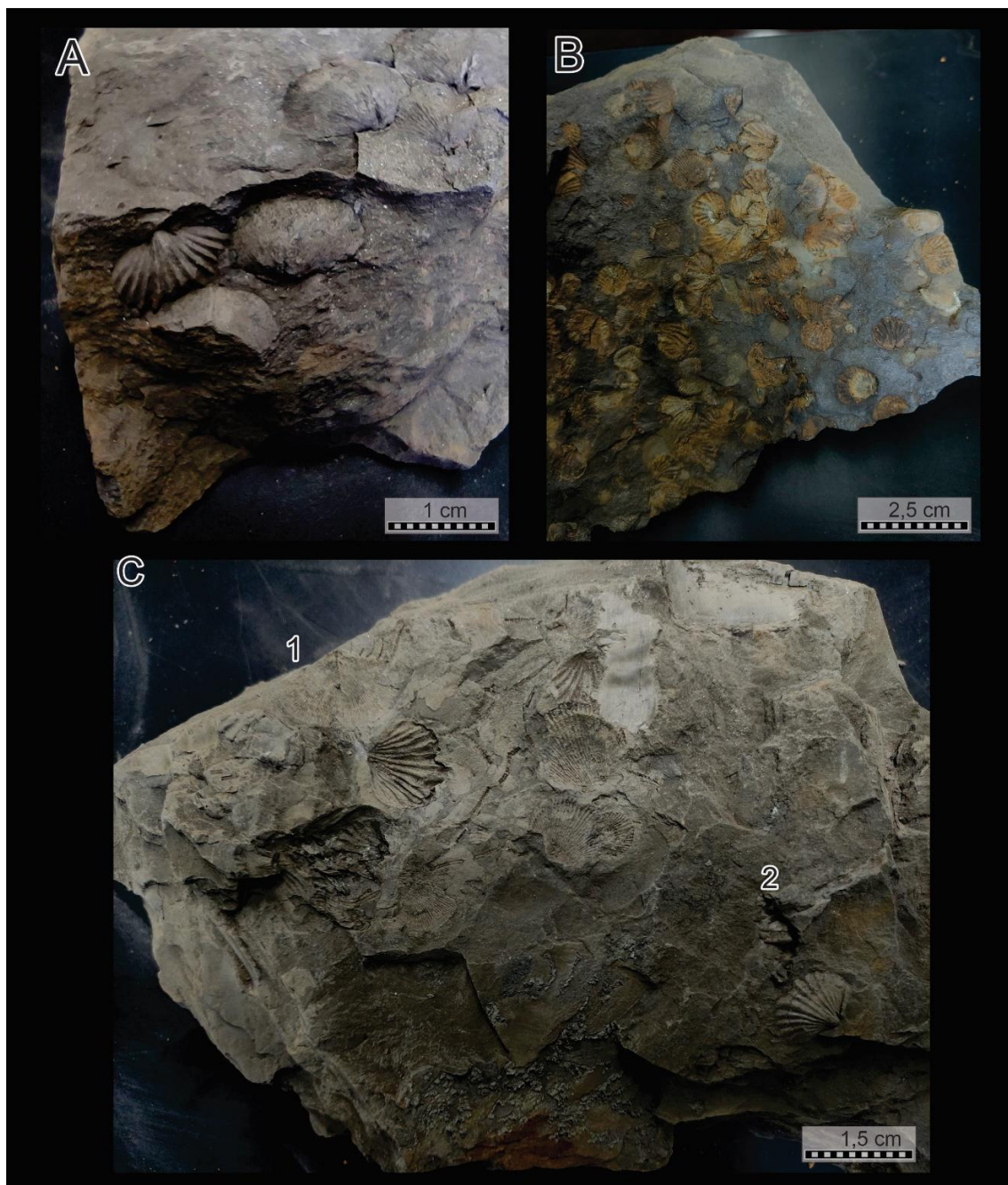
Além disso, estudos como o de Horodyski *et al.* (2019) (Br 153) apontam para uma tafofácies (T2) que consiste em bivalves desarticulados e articulados, incluindo alguns em posição de vida em arenitos finos e siltitos em ambientes entre *shoreface* inferior e *offshore* transicional, e isto indica ambiente semelhante à paleocomunidade *Pleurochonetes + Australocoelia*, apontando para a presença de bivalves dentro dela.

Contudo, apesar de o gênero *Australocoelia* ser um dos representantes dessa paleocomunidade e habitar preferencialmente e abundantemente ambientes menos energéticos, é possível de encontrá-lo associado a membros de outras paleocomunidades demonstrando sua adaptabilidade a diferentes ambientes.

Logo, a partir do que foi observado em campo e em pesquisas anteriores, há grandes chances das antigas paleocomunidades *Eocoelia* e *Notichonetes* comporem, na verdade, uma única paleocomunidade, aqui denominada de *Pleurochoneste + Australocoelia*, hipótese essa também já levantada em Bosetti (2004). A nomenclatura segue as mudanças nomenclaturais taxonômicas para os dois gêneros. Na figura 40, a sua composição e novos membros, recém adicionados, como os táxons Crinoidea,

Conulata e vermes tubícolas podem ser observados, esses últimos sendo discutidos mais profundamente a seguir, nos itens 8.3, 8.4 e 8.6 respectivamente.

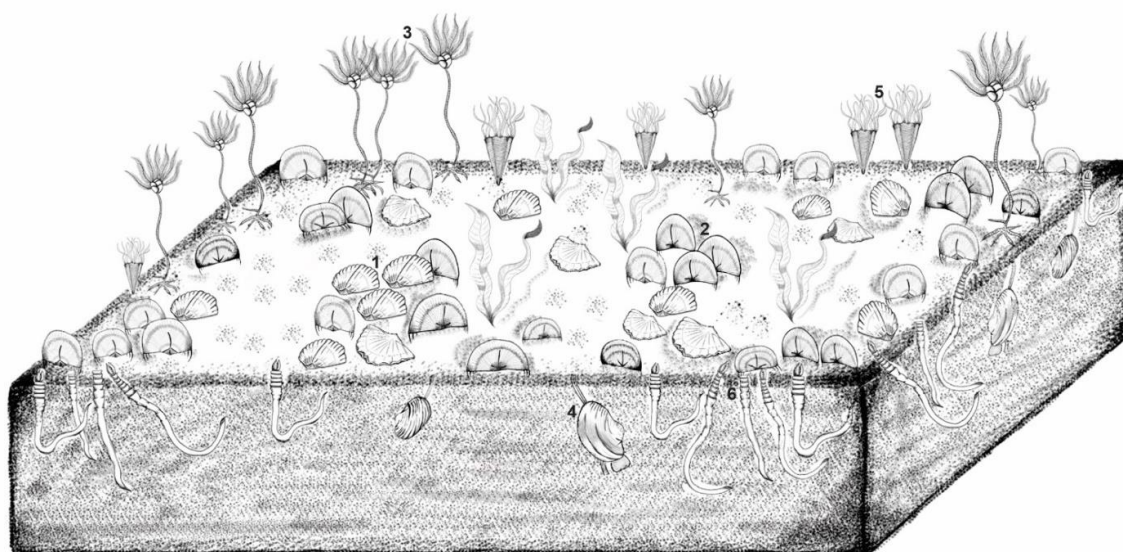
Figura 39- Associações fóssilíferas possíveis representantes da Paleocomunidade Pleurochontes + Australocoelia.



Legenda: A- *Australocoelia* e *Pleurochonetes* associadas em aparente posição de vida (escala 1 cm); B- Aglomerado de animais do gênero *Australocoelia* (escala 2,5 cm); C- Em 1 *Pleurochonetes* preservado com seus “espinhos” e em 2 na mesma facie *Australocoelia* em aparente posição de vida (escala 1,5 cm).

Fonte: A autora.

Figura 40- Representação ilustrativa da Paleocomunidade Pleurochonetes + Australocoelia.



Legenda: 1- *Australocoelia* e *Derbyina*; 2- *Pleurochonetes* e *Strophomenata*; 3- Crinoidea; 4- Bivalvia; 5- *Conularia*; 6- Polychaeta (vermes tubícolas).

Fonte: A autora.

8.3 Qual a paleocomunidade mais adequada para Crinoidea?

Apesar de ser difícil inferir quanto a posição de vida e se o Crinóide se encontra *in situ* devido à forte fragmentação que o animal sofre pós-morte e a fragilidade do táxon, levou-se em consideração a presença de cálice inteiro, o nível de fragmentação e a abundância para inferir seu posicionamento em meio as paleocomunidades e seu paleoambiente.

Após análise de trabalhos tafonômicos e de material em laboratório, Crinoidea poderá, enfim, ser destinada as suas possíveis paleocomunidades. No caso da Bacia do Paraná, as classes se encontram associados a duas paleocomunidades: *Australospirifer* e *Pleurochonetes + Australocoelia*. Porém como se trata de uma classe ampla e já que, aqui, não se analisou esse táxon em nível de espécie, é necessário levar em consideração suas características tafonômicas e anatômicas.

Esses crinóides costumam indicar os níveis de energia do ambiente a partir da forma de preservação dos seus pedúnculos. Logo a presença de crinóides pluricolunais e colunais associados indica maior energia do meio e retrabalhamento, enquanto apenas pluricolunais indicam menor energia; ao passo que ambientes com

somente colunais indicam energia intermediária (SCHEFFLER, 2000). Segundo o próprio autor:

Esta diferença é fundamental tafonomicamente. Colunais desarticuladas foram expostas por tempo prolongado antes do soterramento, já grandes pluricolunais (muitas vezes com várias dezenas ou centenas de colunais articuladas), foram soterradas relativamente rápido. Colunais isoladas são quase sempre preservadas deitadas sobre a superfície articular, ou seja, paralelas ao acamamento. (informação verbal SCHEFFLER, 2023).

Ao analisar amostras com a presença de crinóides nota-se, então, a associação deles tanto com *Pleurochonetes*, quanto *Australocoelia* e *Australospirifer*. As referências expostas dessas diferenças de ambientes, dependendo da tafonomia nos crinóides, leva-nos a indicar que eles podem fazer parte tanto da paleocomunidade de *Australospirifer* quanto *Pleurochonetes* + *Australocoelia*. Em amostras observadas em laboratório grande parte se refere a colunais desarticuladas ou isoladas (MPI 13849 A; MPI 15262) e algumas associações de colunais e pluricolunais (MPI 14443 A; MPI 16411; MPI 16919 A; MPI 14088; MPI 18591), tal assertiva nos leva a inferir que houve um transporte. Também é possível de se encontrar pluricolunais associados (MPI 14377; MPI 14625; MPI 15767) a ambos os representantes dessas paleocomunidades, o que indica material autoctone ou paraautoctone.

Além dos pedúnculos, Holterhoff (1997) também usa as malhas de filtração para definir os paleoambientes, aos quais crinóides do Paleozoico podem ser encontrados. Segundo o autor, aqueles com malha de filtração mais densa se alimentam melhor em fluxos rápidos (*shoreface*), enquanto outros com malhas mais abertas se alimentam melhor em fluxos lentos (*offshore*). Somado a isso, Holterhoff (1997) também acrescenta que crinóides de malha aberta adaptados a condição de energia baixa devem ser mais bem distribuídos entre gradientes de *nearshore* e *offshore*, enquanto crinóides de malha densa são restritos a locais de alta energia.

Autores como Watkins e Hurst (1977) também indicam que a anatomia de Crinóides do Siluriano pode influenciar em sua presença no ambiente, sendo Crinóide de cálice pequeno ocorrendo em intervalos siliciclásticos finos (*offshore*) e os de cálice grande em intervalos de grãos grossos (*shoreface*).

Diante disso, apesar de as amostras laboratoriais frequentemente estarem fragmentadas e sem o cálice (figura 41), assume-se que a paleocomunidade de

Australospirifer é mais provável de conter Crinóides de malha densa e cálice grande, enquanto a paleocomunidade de *Pleurochonetes* + *Australocoelia* apresentaria Crinóides de malha mais aberta e cálice menor. Logo, ecologicamente crinóides, viventes em ambientes de maior energia, precisariam de um cálice maior para suportar a força das correntes e uma malha mais densa para fazer uma melhor filtração; enquanto os de ambiente menos energético não precisariam de aparatos tão fortes, sendo, portanto, justificado a presença de os cálices pequenos e malhas abertas.

Figura 41- Crinoidea em associação com outros táxons pertencentes as classes Rhynchonellata (A, B) e Strophomenata (C).



Legenda: A- Crinóides colunais e pluricolunais associados ao gênero *Derbyina* (MPI 18591) (escala 1,5 cm); B- Crinóide colunais associado ao gênero *Australospirifer* (MPI 18591) (escala 3 cm); C- Crinóides colunais e pluricolunais associados aos gêneros *Pleurochonetes* e *Australocoelia* (MPI 14443 A) (escala 2 cm).

Fonte: A autora.

8.4 Qual a paleocomunidade mais adequada para *Conulata*?

Segundo Rodrigues (2002), ao analisar o nível de energia e a posição em relação ao nível de base de ondas de tempestade, Conularias ocorrem em uma ampla variedade de fácies sedimentares. Entretanto suas ocorrências *in situ*, indicando preservação em posição de vida (orientados verticalmente ou inclinados em relação ao plano) se limitam a substratos finos não perturbados por correntes tracionais. Além disso, a partir de dados estratigráficos, a autora chegou à conclusão de que as espécies de conularias distribuem-se nos fundos, desde o nível de base de ondas de tempo bom até abaixo do nível de base de ondas de tempestade, sendo preservadas em maior número nesse último, isto tendo ocorrido pelo maior potencial de fossilização sob condições menos energéticas.

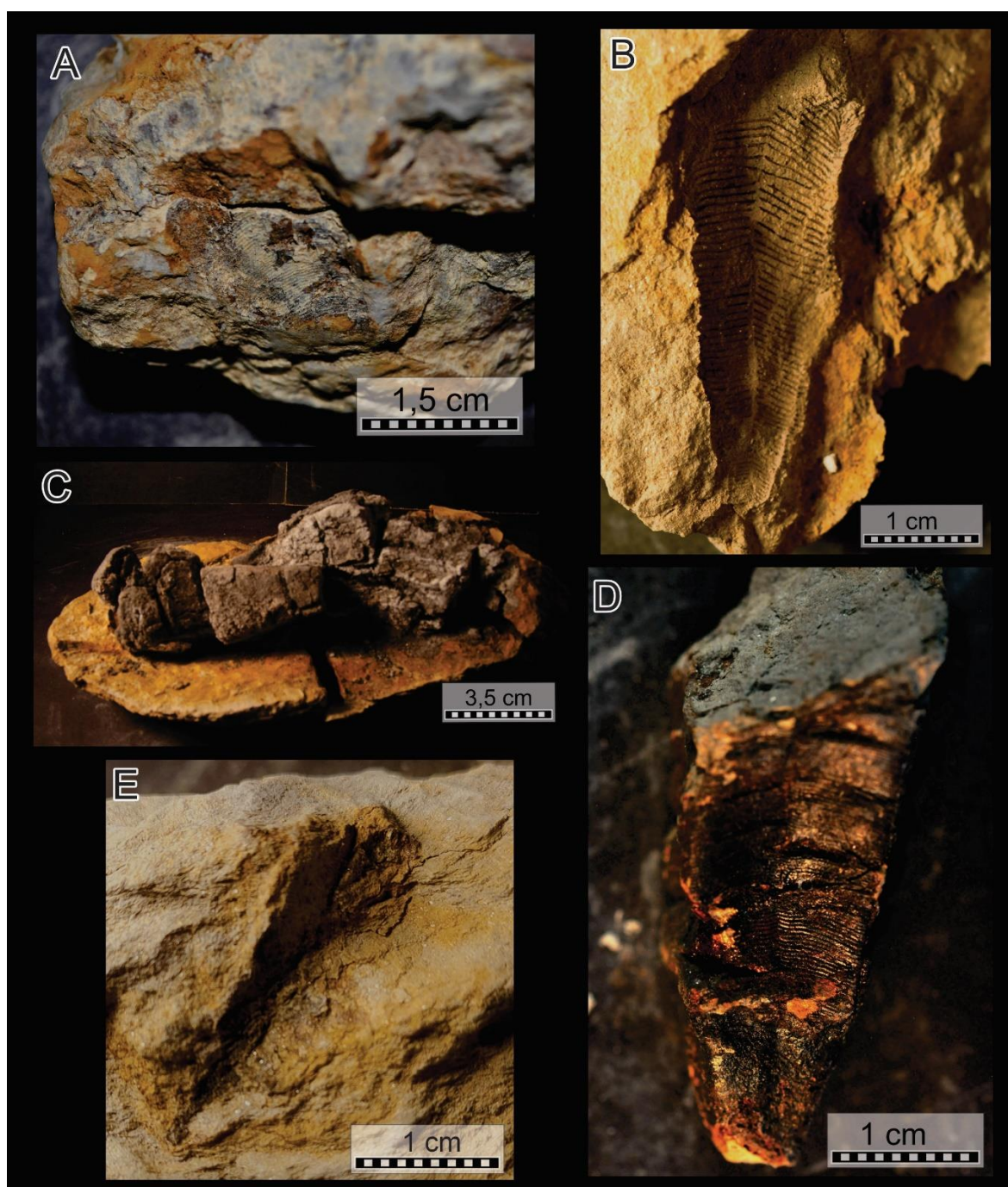
Somado a isso, no mesmo tema, Rodrigues (2002) notou que a espécie *Conularia quíchua* é mais bem adaptada a ambientes com baixas taxas de oxigenação, devido a sua preservação constante em depósitos gerados sob condições de águas mais profundas, como de sufocamento e base de parassequências. Adicionalmente a classe tafonômica 2, apresenta Conulários inclinados (20° a 60°), associados a *Orbiculoidea* e moldes de *Schuchertella sp.* e *Australocoelia touterlotti*, assim como, icnofósseis isolados (e.g. *Zoophycus*).

Rodrigues *et al.* (2003), também, observou a presença desses conulários em afloramentos no município de Jaguariaíva, referentes a Sequência B, caracterizado por depósitos marinhos rasos de face praial inferior a costa afora, respectivamente *shoreface* e *offshore*. Segundo os autores, estes foram detectados em áreas referentes a depósitos de *obrution*. A classe tafonômica 1, definida por eles, consta com espécimes em posição de vida orientadas verticalmente de 70° a 90°, associadas a icnofósseis. Sendo a classe tafonômica 3 a única que os associa com *Australospirifer inheringi* desarticuladas, porém ambos não estando em posição de vida. Na pesquisa, Rodrigues *et al.* (2003) inferiu que os dados disponíveis para os conulários estudados indicam ocorrência preferencialmente em siltitos, depositados abaixo do nível de base de ondas de tempestades ou entre esse e o nível de base de ondas de tempo bom (*offshore*). As ocorrências *in situ* indicam a preservação de conularias em posição de vida, em substratos finos, não perturbados por correntes transicionais.

Entretanto, ambos os trabalhos de Rodrigues se limitam a seção Jaguariaíva o que leva a um tendenciamento dos resultados, além disso, os conulárias são considerados animais suspensívoros, logo sua permanência em ambientes mais profundos, tal qual offshore, não permitiria sua sobrevivência, devido à escassez de matéria em suspensão.

Em laboratório e campo as amostras observadas contendo fósseis de colunarias em posição de vida (MPI 13854; MPI 0696; MPI 13853) (figura 42) não se encontram associadas com nenhum outro táxon, porém sua litologia aponta para siltito arenoso com a presença de ondulações, tais constatações não corroboram a hipótese desses animais serem pertencentes a ambientes profundos. Apesar de as amostras observadas não possuírem associações fossilíferas e ainda que as informações sejam muito vagas a respeito da ecologia desse táxon, assume-se que eles não poderiam habitar ambientes muito rasos e energéticos, como *shoreface* superior, pois isso dificultaria a manutenção de sua posição no ambiente (ou são difíceis de serem preservados em posição de vida nesses locais), mas também não poderiam habitar em ambientes muito profundos e pobres de matéria suspensa, como o *offshore*. Diante disso, seu posicionamento esperado pode ser entre *shoreface* médio a inferior. As paleocomunidades presentes nesses ambientes correspondem a Lingulídeos infaunais e *Pleurochonetes* + *Australocoelia*, respectivamente. Porém, para se chegar a respostas conclusivas, mais investigações voltadas para esse táxon precisam ser realizadas.

Figura 42- Cnidários representantes da classe Scyphozoa.



Legenda: A- Conularia inclinada perpendicular ao plano de acamamento (MPI 13853) (escala 1,5 cm); B- Conularia preservada paralela ao plano de acamamento (escala 1 cm); C- associação de Conularias preservadas com seus moldes externos inteiros (escala 3,5 cm); D- Conularia encontrada perpendicular ao plano de acamamento, em aparente posição de vida, com molde externo e interno preservados (MPI 0696) (escala 1 cm); E- Conularia perpendicular ao plano de acamamento, levemente inclinada em possível posição de vida (MPI 13854) (escala 1 cm).

Fonte: A autora.

8.5 Qual a paleocomunidade mais adequada para a classe Tentaculitoidea?

Comniskey e Ghilardi (2013) apontam para a presença de associações entre membros da classe Tentaculitoidea com Lingulídeos infaunais, *Orbiculoidea*, *Gigadiscina*, *Nuculites*, *Derbyina*, *Australospirifer*, *Australocoelia* e *Schuschertella*, mas não indicam se os animais estavam em posição de vida. Entretanto, os autores levantam uma discussão relacionando o direcionamento dos Tentaculitoidea preservados no substrato com as correntes. Quando agrupados unidirecionalmente podem indicar a ocorrência de correntes unidirecionais que influenciaram nesse padrão de preservação; já quando os organismos se encontram sem uma direção definida aponta-se para um fluxo energético oscilatório. Sendo assim, pode-se supor que as correntes influenciavam facilmente no posicionamento desse táxon no sedimento.

Além disso, com relação ao seu modo de vida, que ainda está em discussão, Lyashenko (1959) sugere modo de vida nectônico e em posição vertical com a abertura voltada para a superfície da água, afirma, ainda, que poderiam ser encontrados em diversos ambientes. Fisher (1962) considera a existência deles em ambiente pelágico paralelos ao substrato, descartando o hábito bentônico pelo argumento de que não há desgaste suficiente nos anéis e nem a presença de um opérculo. O autor aponta, ainda, para a preferência do táxon por ambientes com siltito argiloso e folhelho, entretanto considera que eles podem existir em diferentes ambientes, sendo a ordem Dacryocorarída mais provável de ser pelágica planctônica.

Bouček (1962) acreditava que os Tentaculita de águas rasa e claras seriam bentônicos, enquanto os Dacryocorarída seriam planctônicos. Lardeux (1969) sugere modo de vida necto-bentônico e descarta o modo de vida nectônico, devido a presença de anéis. Blind (1969, 1970) considera-os semi-infaunais quando adultos, com posição perpendicular ao sedimento atentado pela presença de briozoários na área de abertura da concha. Além disso, o autor também levantou a possibilidade da existência de tentáculos na abertura para a alimentação. Walker e Laporte (1970) acreditavam que esses animais eram bentônicos vágeis com alimentação detritívora. Yoder e Erdtman (1979) também acreditavam no hábito necto-bentônico para os tentaculitoides.

Já Ciguel (1989) aponta para um possível hábito vágil ativo indicando alimentação detritívora ou até mesmo carnívora em ambiente nectônico. Farsan (1994)

interpreta que o táxon tinha preferência por ambientes iluminados, bem oxigenados e de pouca energia (*shoreface?*). Por fim, Wittmer e Miller (2011), Schindler (2012) e Wei *et al.* (2012) acreditam no hábito de vida bentônico, e Schindler (2012), ainda, acrescenta que os tentaculitidas podem ser encontrados em ambiente siliciclástico, arenoso e siltoso, enquanto os Homoctenida e Dacryoconarida são plactônicos de ambiente profundo.

Ao analisar material em campo e depositado no Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da UEPG, poucas amostras se encontram em associações fossilíferas de diferentes espécies e quando há, normalmente os tentaculideos se encontram sobrepostos em outros táxons (MPI 19036 A e B) (figura 43) indicando que eles não eram coevos. Além disso, material unidirecional também raramente se encontra associado a outros fósseis (MPI 19027 A e B) (figura 43). As amostras observadas têm litologia que varia entre arenito e siltito.

Comniskey e Ghilardi (2013, 2018) apontam para sua existência em arenito principalmente na Formação Ponta Grossa e em depósitos de folhelhos pretos givetianos, depositados depois da crise do *Kačák*. Ciguel *et al.* (1987) também comenta que seu material foi coletado em folhelho cinza escuro.

Diante disso, levando em consideração o hábito de vida bentônico para os Tentaculitida, e hábito planctônico para os Homoctenída e Dacryoconarída, assume-se que os tentaculitidas, devido as diferentes disposições e diferentes tipos de substrato aos quais são encontrados, poderiam se adaptar a condições (do dia a dia) presentes no meio. Sem contar que seu tamanho diminuto facilitaria o transporte entre ambientes. Enquanto Homoctenída e Dacryoconarída, por serem plactônicos, dificilmente entrariam em contato com a fauna bentônica. Somado a isso, sua presença em folhelhos escuros pode denotar (i) resistência a ambientes disóxicos ou (ii) deposição pós morte nesse tipo de ambiente.

Portanto, levando em conta que as correntes do meio poderiam alterar seu posicionamento, e, assim, dificultar a permanência fixa nos paleoambientes. Vale lembrar, entretanto que essas suposições precisam de análises tafonômicas mais aprofundadas.

Figura 43- Tentaculitoides em diferentes tipos de preservação.



Legenda: A- Associação de Tentaculitoidea unidirecionados (MPI 19027 A) (escala 3 cm); B- Tentaculitoidea isolado (MPI 19036 A) (escala 1,5 cm); C- Tentaculitoidea incrustados em restos de bivalves (MPI 19036 A) (escala 2 cm).

Fonte: A autora.

8.6 Qual a paleocomunidade mais adequada para os vermes tubícolas?

Até então pouco se discute sobre a interação dos vermes tubícolas com o restante das espécies. Com exceção dos trabalhos de Tavares (2022), Bosetti *et al.* (2014), Clarke (1913) e Vinn *et al.* (2005, 2009, 2010, 2013, 2015), raramente se

discute sobre a biologia desses bichos, menos ainda sobre a ecologia, já que, na maioria dos trabalhos, o enfoque é taxonômico. Porém como já foi apontado anteriormente, eles possuem a capacidade de formar tubos de diversas composições e habitar diferentes ambientes, sendo bastante diversos e bem adaptados a mudanças ambientais. Logo, se supõe que a partir dessas diferentes composições pode-se levantar o ambiente de preferência e estabelecer uma conexão com o restante da fauna.

Até então, uma hipótese considerável, é que esses vermes são organismos oportunistas, que se sobressaem em ambientes disóxicos e anóxicos. Segundo Ekdale e Mason (1988), ambientes bentônicos disaeróbicos tipicamente suportam comunidades esparsamente populadas por organismos de corpo mole depositívoros, o que se enquadra na definição dos vermes tubícolas. Entretanto, os mesmos autores comentam que em substratos totalmente oxigenados, que tipificam alta energia, muitos comportamentos de traços fósseis são comuns, mas icnos de habitação (*i.e. dwelling burrows*) de suspensívoros predominam (EKDALE; MASON, 1988), ou seja, apesar de os autores não definirem com exatidão quais organismos foram responsáveis pela produção desses icnos, há fortes indícios de serem pertencentes a vermes que escavavam o solo, com um comportamento recorrente.

Sobre a Família Serpulide (tubos calcários) Vinn *et al.*, (2012) acredita que o grupo é bem-sucedido, tendo ampla distribuição batimétrica, desde regiões mais rasas às zonas abissais, bem como distribuição geográfica cosmopolita.

Bosetti *et al.* (2014) comenta que tubos de vermes produzidos por Polychaeta tubícola aglutinante são registrados para o Givetiano inicial da Bacia do Paraná (Figura 44). Eles ainda acrescentam que Polychaetas tubícolas não incrustantes possuem maior grau de independência de sedimentos instáveis, podendo ocorrer em *softgrounds*. A ocorrência identificada representa contexto de *shoreface* inferior a *offshore* transicional (BOSETTI *et al.* 2014).

Em Vinn *et al.* (2015), os autores comentam que *Annulitubus mutveii* sp. (tubos de composição orgânica) (figura 44) quando vivos provavelmente formavam *clusters*. Esses animais podem ter formado gregários, mas não eram ligados uns aos outros. Além disso, eles ainda acrescentam que por enquanto é impossível determinar se eles ficavam enterrados em *softgrounds*, como poliquetas atuais, ou em *hardgrounds*. Entretanto, a falta de sedimento mais duro na Sub-bacia Apucarana, que é em grande parte composta por silte e quase não possui coquinas, indica para a

possibilidade de esses animais serem parcialmente infaunais, ficando enterrados nesse substrato mais mole. Tavares (2022) ainda afirma que 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.

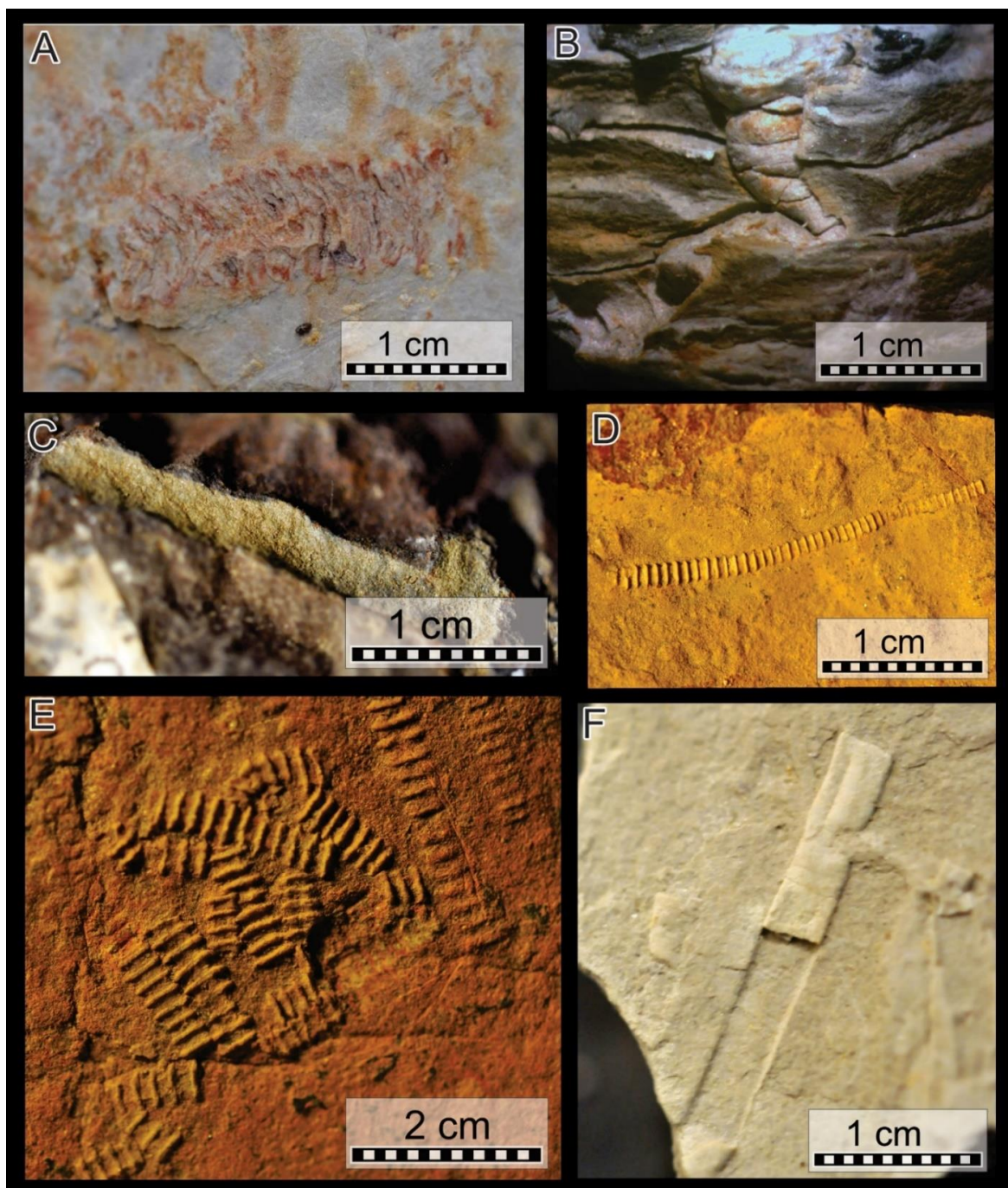
Bright e Lallier (2010) atestam que componentes do táxon Vestimentífera (tubos quitinosos) são encontrados principalmente em infiltrações de hidrocarbonetos e aberturas hidrotermais.

Com relação aos Cornulitida (tubos calcários) (figura 44), embora suas afinidades biológicas sejam ainda controversas, Vinn e Mõtus (2012) reiteram que estes vermes possuem maiores afinidades aos lofoforados, como braquiópodes e briozoários. Além disso, de forma geral são registrados em sedimentos marinhos rasos (ZATOÑ; BORSZCZ, 2013; VINN; WILSON, 2013).

Vinn (2010) descreveu estratégias adaptativas no modo de vida dos Cornulitida, que poderiam viver solitários ou em agregados, incrustados no substrato, cimentados ou não ao substrato, mantendo a posição de vida e sendo 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).

Diante disso, evidencia-se que eles eram passíveis de habitar diferentes ambientes com variados níveis de oxigenação, salinidade e sedimentação. Logo, espera-se encontrar esses poliquetas presentes em todas as paleocomunidades. Entretanto, visualiza-se em especial, uma abundância crescente conforme a profundidade das águas aumenta. Isso acontece principalmente porque esses vermes são considerados animais oportunistas, portanto, em ambientes menos propícios a sobrevivência de outros táxons, eles são mais passíveis de prosperar. Por outro lado, também deve-se levar em consideração o viés de fossilização preferencial para esses animais em determinados locais, o que pode afetar a interpretação paleoecológica. Portanto, o que foi levantado aqui não passam de suposições que necessitam de maior aprofundamento para serem comprovadas.

Figura 44- Diferentes espécies da classe Polychaeta (Vermes tubícolas).



Legenda: A- *Polychaeta aglutinante* (escala 1 cm); B- *Cornulites* (escala 1 cm); C- *Tubícola indefinido* (escala 1 cm); D (escala 2 cm), E e F- *Annulitubus* sp. (escala 1 cm).

Fonte: Adaptado de Tavares (2022).

9 GUILDAS TRÓFICAS E GRUPOS FUNCIONAIS

Dentro dessas palecomunidades, as seguintes guildas com seus grupos funcionais foram identificadas:

9.1 Guildas Tróficas

- Suspensívoros - composta por cnidários como *Colunária*, *Paracolunária* e *Sphenotallus*, mollusca como gastrópodos e bivalves; lofoforados como espécies de *Lingulata*, *Rynchonellata* (Figura 45) e *Strophomenata*; equinodermas como alguns gêneros de Crinoidea e Asterozoa e por fim alguns trilobitas e vermes tubícolas. Possuindo sua maior abundância em sedimentitos referentes às porções anteriores ou iniciais às superfícies de inundação marinha (HORODYSKI; ERTHAL, 2017).
- Detritívoros- composta por alguns trilobitas (figura 45); equinodermas como Asterozoa e alguns vermes tubícolas. Possuem seus picos de abundância nos sedimentos relacionados às superfícies de inundação marinha, pois o ambiente com baixa energia e rico em matéria orgânica é favorável para o estabelecimento desse tipo de associação fóssilífera (HORODYSKI; ERTHAL, 2017). Podem ser onívoros devido a mistura de matéria orgânica animal e vegetal nos detritos. Alguns autores se referem a esse grupo alimentar como depositívoros ou comedores de depósitos.
- Herbívoros macrófagos- alguns gêneros de gastrópodes. Apesar de existirem poucos estudos que tratam de invertebrados herbívoros durante o Devoniano, assume-se que com o aparecimento da flora nesse período algumas espécies provavelmente se alimentavam dela. Somada a isso, há evidências de comportamento pastador pela icnofábrica *Psammichnites* (figura 45), no afloramento Itaytyba (figura 46) juntamente com o registro de restos de plantas fósseis (*phytodebris*) provenientes de um sistema deposicional costeiro, com marcante influência de fluxos de sistemas continentais (BOSETTI *et al.* 2014). A abundância de fragmentos de plantas (maioria “*phytodebris*”) indica influência de água fresca na transição do *offshore* (BOSETTI *et al.* 2021).
- Carnívoros - Apesar de muitos autores discutirem a possibilidade da existência de carnívoros entre trilobitas e equinodermos como Crinoides e Asterozoa

(FORTNEY; OWEN, 1999; GHILARDI, 2004; SCHEFFLER *et al.*, 2013; FRAGA; VEGA, 2020), até agora os achados não delimitam sua presença em meio as associações fossilíferas bentônicas da Bacia do Paraná, entretanto, há real possibilidade de sua existência. Em meio aos carnívoros pode haver predação, mas também alimentação com matéria morta ou moribunda. Alguns carnívoros atuais (moluscos) apresentam rádula que usam para rasgar, puxar ou cortar e outros fazem furos em conchas calcáreas e ainda há os que as engolem inteiras ou as parasitam (BRUSCA; BRUSCA, 2013). Contudo, como depende de sistema nervoso mais sofisticado e órgão do sentido especializados, nem todos os animais são capazes de possuí-lo (BRUSCA; BRUSCA, 2013), isso explica a escassez de carnívoros predadores em meio aos invertebrados marinhos bentônicos do Devoniano.

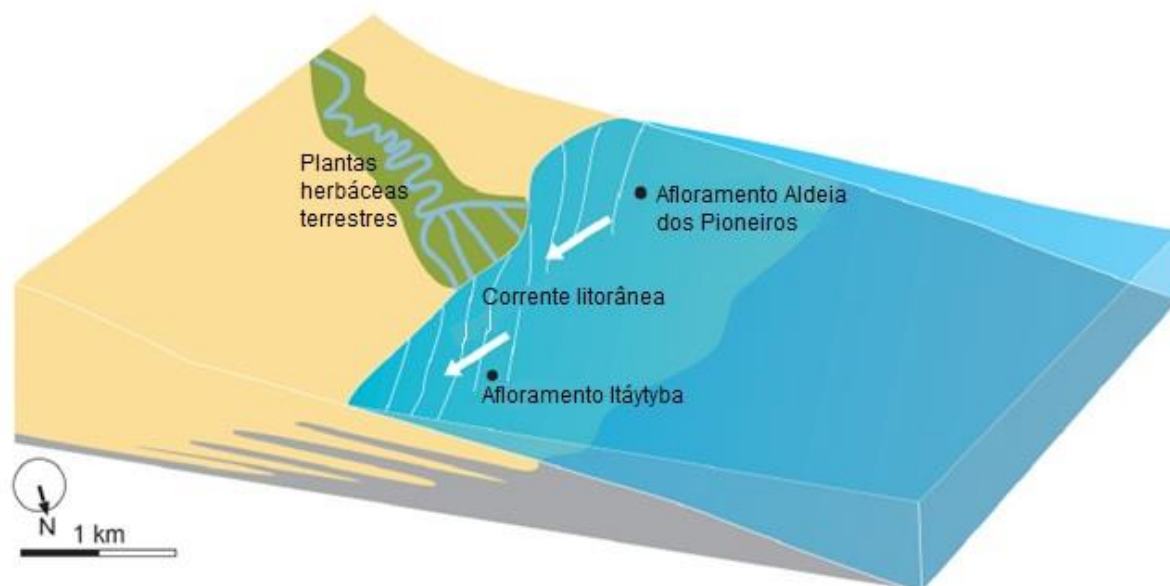
Figura 45- Possíveis representantes das guildas tróficas.



Legenda: A- *Australospirifer* suspensívora (escala 1 cm); B- *Encrinaster*, hábito possivelmente oportunista ou detritívoro (escala 2 cm); C- *Australocoelia* suspensívora (escala 0,25 cm); D- Trilobita Calmonídeo possivelmente detritívoro (escala 2 cm); E- Gastropóde possível herbívoro (escala 1 cm); F- Rastros da icnofábrica *Psammichnite*, no afloramento Itaytyba (escala 2 cm).

Fonte: A autora. Fotos B, D e E acervo do Grupo Palaios/Cnpq.

Figura 46- Distribuição paleoambiental do afloramento Itátyba demonstrando a influência continental no registro deposicional e o afloramento correlato Aldeia dos Pioneiros menos impactado por fluxos continentais.



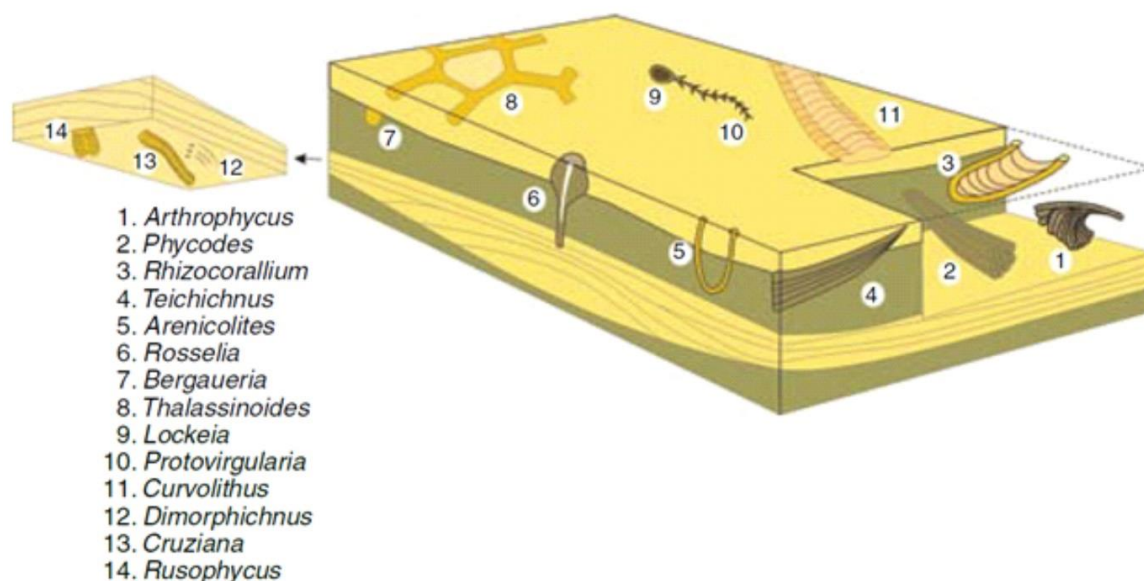
Fonte: Bosetti *et al.* (2021).

9.2 Grupos Funcionais

Pode-se assumir que existiam alguns grupos funcionais divididos conforme o seu comportamento alimentar que possuíam funções específicas dentro da guilda ajudando na manutenção do ambiente e da comunidade. São eles:

- Escavadores- Representam a atividade bioturbadora de comunidades endobentônicas clímax que possuem alto potencial de retrabalhamento do substrato, aumentando a oxigenação na TAZ e favorecendo a dissolução de conchas previamente soterradas, sendo a que mais auxilia no processo destrutivo com ação direta na fauna bioturbadora (SEDORKO *et al.*, 2017). A Icnofácies *Cruziana* (figura 47), por exemplo, possui escavações horizontais e verticais subordinadas, representando várias categorias etológicas, mas predominando hábito alimentar depositívoro e detritívoro (BUATOIS *et al.* 2002). Além disso, alguns bivalves e os Lingulídeos infaunais (figura 48) também se enquadram na categoria de escavadores. Presente dentro da guilda de suspensívoros e detritívoros.

Figura 47- Representação esquemática da Icnofácies Cruziana.



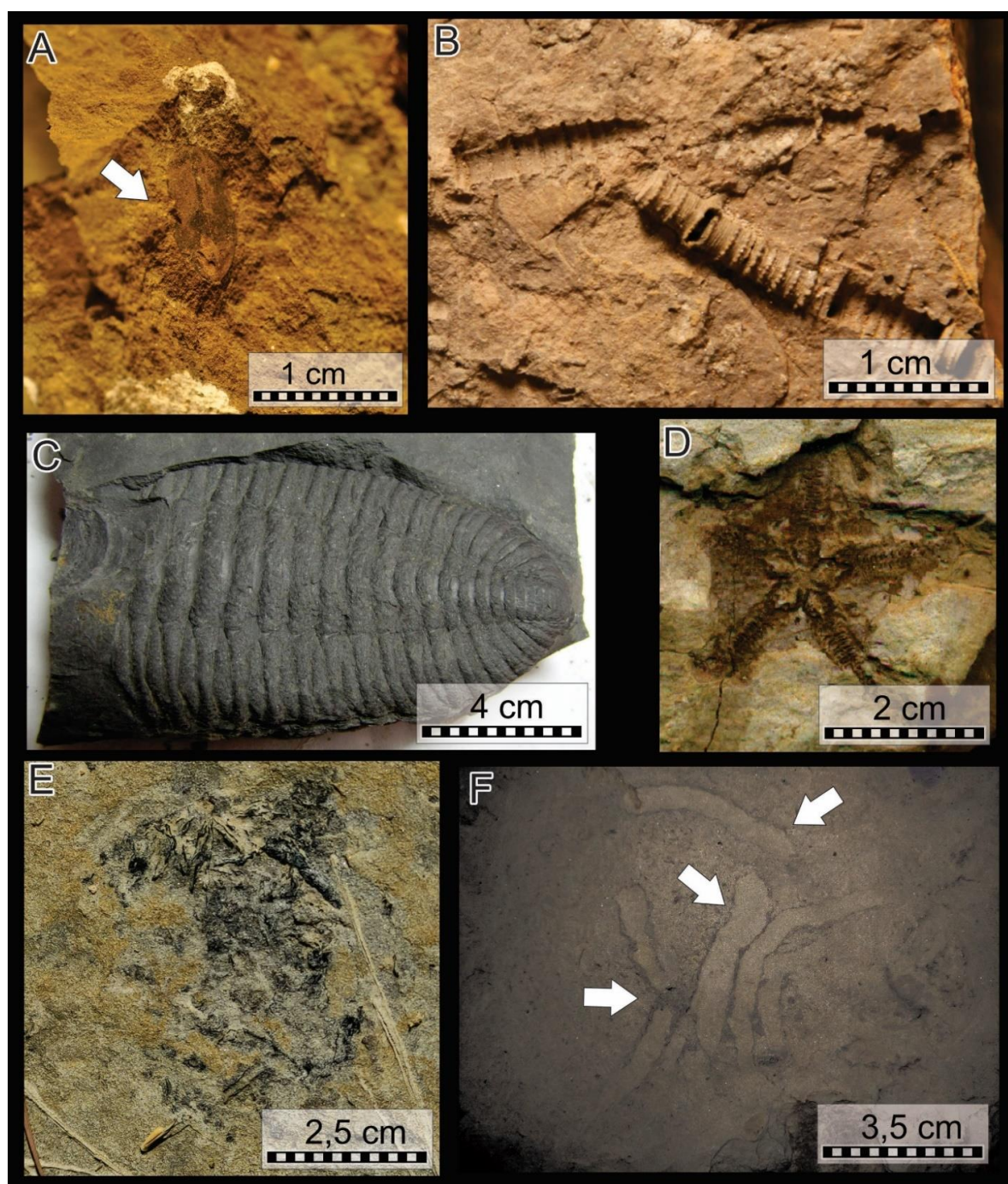
Fonte: Adaptado de Buatois e Mángano (2011)

- Filtradores- removem partículas em suspensão na coluna d'água (figura 48). Possuem brânquias e cerdas modificadas para coletar as partículas ou constroem redes capazes de capturar o alimento. São menos frequentes em superfícies de inundação marinha (ambientes mais estagnados), necessitando de maior energia do meio para que o aporte de partículas em suspensão possa ser filtrado por seus sífões (RUPPERT; BARNES, 1996). Presente dentro da guilda de suspensívoros.
- Decompositores- fauna responsável pela decomposição dos restos orgânicos. Estes depositívoros (figura 48) têm um papel muito importante na reciclagem dos nutrientes, sem eles, restos orgânicos se acumulariam e o oxigênio subsuperficial se esgotaria pela decomposição bacteriana. (BRUSCA; BRUSCA, 2013, cap. 3). Presente dentro da guilda de detritívoros.
- Predadores - consumidores secundários responsáveis pela manutenção da teia alimentar e da abundância de determinadas espécies. Considerados limitadores da distribuição local (KREBS, 1985). Se existentes, provavelmente estariam presentes dentro da guilda de carnívoros, porém, como já discutido anteriormente, existe a possibilidade da existência de predadores, mas não há evidência fóssil ou icnológica concreta dentro do ambiente bentônico devoniano, até o momento. Ecólogos consideram herbivoria (animais que se alimentam de

plantas inteiras) e parasitismo (quando leva a morte do hospedeiro) como atividade de predação (ver capítulo 15 de KREBS, 1985 e capítulo 4 de KREBS; DAVIES, 1966), mas nesse trabalho considera-se apenas animais que se alimentam de outros animais usando estratégias de caça e captura, pois em material fóssil é difícil inferir até que ponto herbívoros e parasitas interferem na abundância de suas presas/hospedeiros.

- Pastadores - consumidores primários que se alimentam de produtores como algas, bactérias e plantas verdes, incluindo restos e detritos de plantas. São responsáveis pela limitação de suas abundância e distribuição (KREBS, 1985). *Psammichnites* (figura 48) é uma trilha de moluscos pastadores comum em sítios marinhos cotinentais a rasos e zonas de *offshore* transicional influenciados por delta no paleozoico (e.g., MÁNGANO *et al.*, 2002a, b, 2003; SEILACHER, 2007; ALONSO-MURUAGA *et al.*, 2013). A presença da icnofábrica *Psammichnites* monotípica no topo de acamamento lamoso contendo as icnofábricas *Taenidium* e *Chondrites* indicam o aumento em atividade de pastação nesses substratos de locais calmos, possivelmente engatilhado pela frequente entrada de *phytodebris* (BOSETTI *et al.* 2021) (figura 48). Presente dentro da guilda de herbívoros.

Figura 48- Possíveis representantes dos grupos funcionais.

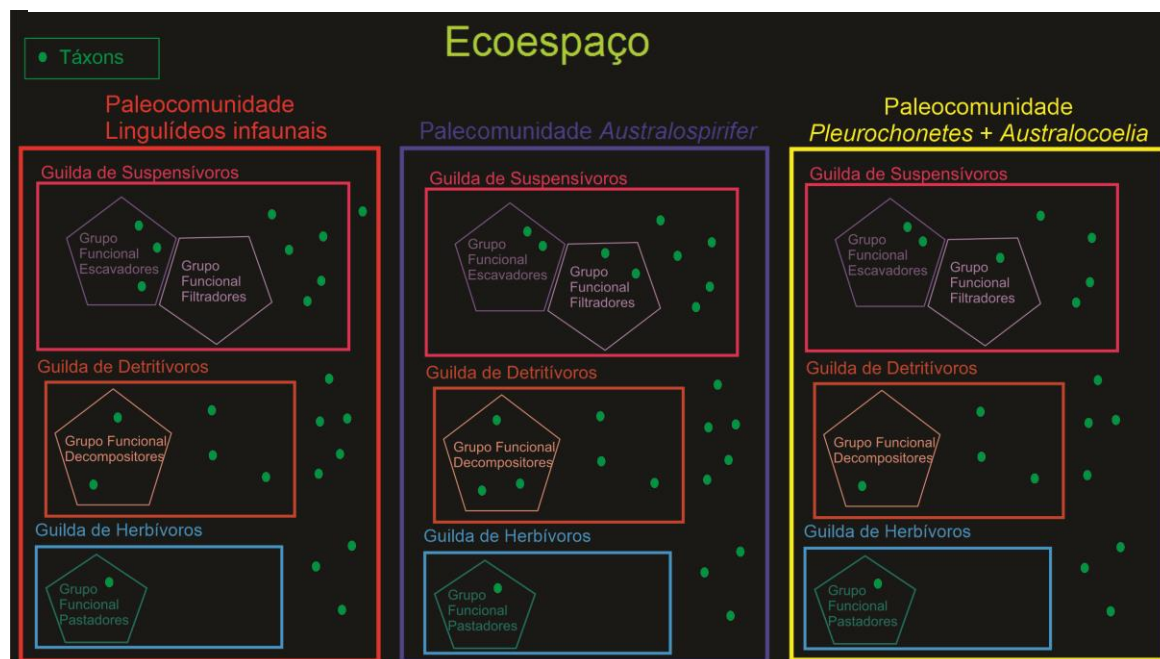


Legenda: A- Lingulídeo infaunal em aparente posição de vida, usa escavação para adentrar o substrato (escala 1 cm); B- Crinoidea usa seus cirros para filtração (escala 1 cm); C- Trilobita Calmonida depositívoro (decompositor) (escala 4 cm); D- Asterozoa oportunista ou decompositor (escala 2 cm); E- *Phytodebris* acumulados no afloramento Itáytyba (escala 2,5 cm); F- rastros da icnofábrica *Psammichnites* (pastadores) (escala 3,5 cm).

Fonte: A autora, Fotos C e D, acervo do Grupo Palaios (Cnpq).

A organização desses conjuntos paleoecológicos pode ser observada na figura 49.

Figura 49- Conjuntos paleoecológicos da Bacia do Paraná organizados hierarquicamente.



Legenda: Na figura pode-se visualizar o ecoespço sendo o conjunto de ambientes onde as paleocomunidades se distribuem, nele se encontram as três paleocomunidades propostas: Lingulídeos infaunais; Australospirifer e Pleurochonetes + Australocoelia. As quais apresentam as seguintes guildas: Suspensívoros (com os grupos funcionais de Escavadores e Filtradores); Detritívoros (com o grupo funcional de Decompositores) e Herbívoros com o grupo funcional de Pastadores), as três paleocomunidades apesar de apresentarem as mesmas guildas e grupos funcionais compõem paleoambientes diferentes e sua composição faunística varia de uma para a outra, sendo a quantidade hipotética de táxons dentro dos agrupamentos representada pelos círculos verdes.

Fonte: A autora.

10 CONCLUSÃO

- 1- Ao investigar as paleocomunidades de Boucot em seu trabalho de 1971, observou-se a falta de análises tafonômicas, incomuns para época. Ao aplicar essas análises concluiu-se que dentre as paleocomunidades bentônicas propostas por ele (*Lingula*, *Australospirifer*, *Eocoelia* e *Notichonetes*) a paleocomunidade *Lingula* configura uma possível tanatocenose, não caracterizando uma verdadeira associação e sim uma mistura de elementos transportados (*shoreface* ao *offshore*) ou característicos de *time-averaging*.
- 2- Três possíveis paleocomunidades constituintes da Biorregião *Malvinohosan* são encontradas na Bacia do Paraná: Lingulídeos infaunais em *shoreface* superior ao inferior, visíveis no topo da Sequência B e base da Sequência C; *Australospirifer* presente do *shoreface* superior ao médio na base e topo da Sequência B e base da Sequência C e *Pleurochonetes* + *Australocoelia* encontrada do *shoreface* inferior ao *offshore* transicional na base da Sequência B.
- 3- As três paleocomunidades são resultado da observação em campo de material *in situ* e em posição de vida, armazenado no laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da UEPG e seguem princípios da tafonomia.
- 4- Decidiu-se manter o tipo de nomenclatura das paleocomunidades (gênero mais abundante dentro da comunidade) escolhida por Boucot (1971) devido a consagração por uso no meio acadêmico.
- 5- A mudança de nome de *Lingula* para Lingulídeos infaunais se justifica pelo argumento de que o gênero *Lingula* não é mais considerado Paleozoico.
- 6- A paleocomunidade *Pleurochonetes* + *Australocoelia* é uma junção das paleocomunidades de *Notichonetes* (*Pleurochonetes*) e *Eocoelia* (*Australocoelia*) criadas por Boucot (1971), a mudança na nomenclatura segue as mudanças de nomenclatura taxonômicas para os gêneros *Pleurochonetes* e *Australocoelia*.
- 7- Optou-se por manter a Paleocomunidade *Australospirifer* como proposta por Boucot (1971) visto que foi possível identificá-la em campo e em laboratório como proposto pelo autor, exceto por algumas ressalvas quanto a material transportado.
- 8- Dentro das paleocomunidades existem guildas tróficas, sendo a guilda de suspensívoros, a guilda de detritívoros e a guilda de herbívoros presentes nas três paleocomunidades propostas. A guilda de herbívoros é mais propensa a ambiente raso caracterizado pela presença de plantas e resto de plantas continentais. Além

disso, existe possibilidade da existência da guilda de carnívoros dentro das paleocomunidades, mas não há evidências fósseis ou icnológicas concretas até o momento.

9- Seguindo a hierarquia ecológica, dentro das guildas existem alguns grupos funcionais responsáveis pela manutenção dos paleoambientes, são eles: Escavadores (suspensívoros e detritívoros) produtores de tubos que ajudam na oxigenação do substrato; Filtradores (suspensívoros) que removem partículas da coluna d'água evitando seu acúmulo; Decompositores (detritívoros) que fazem a reciclagem de restos orgânicos; Pastadores (herbívoros) que removem plantas e restos de plantas do ambiente; Predadores (carnívoros) que fazem o controle da abundância de algumas espécies (ainda não comprovados icnológica ou fossilíferamente).

10- Crinoidea foi identificada tanto na paleocomunidade de *Australospirifer*, quanto na paleocomunidade de *Pleurochonetes + Australocoelia*. Sendo divididos de acordo com a tafonomia de seus pedúnculos e anatomia de sua malha de filtração e cálices. Logo, a presença de crinóides pluricolunais e colunais associados indica maior energia do meio e retrabalhamento, enquanto apenas pluricolunais indicam menor energia e ambientes com somente colunais indicam energia intermediária. Crinóides de malha aberta adaptados a condição de energia baixa devem ser mais bem distribuídos entre gradientes de *nearshore* e *offshore* enquanto crinóides de malha densa são restritos a locais de alta energia (*shoreface*). Crinóides com cálice pequeno ocorrem em intervalos siliciclásticos finos (*offshore*) e os de cálice grande em intervalos de grãos grossos (*shoreface*). Presume-se que os com malhas densas e cálice grande são mais prováveis de fazerem parte da paleocomunidade de *Australospirifer*, enquanto os de malhas abertas e cálice pequeno fazem mais sentido na paleocomunidade de *Pleurochonetes + Australocoelia*.

11- Conulata, apesar de haver trabalhos que apontam para a sua presença no *offshore*, são mais prováveis de estarem em ambiente de *shoreface* médio ao inferior longe de ambiente muito energéticos que poderiam removê-las do fundo ou ambientes menos energéticos e pouco oxigenados que prejudicariam sua sobrevivência, sendo mais viáveis nas paleocomunidades de Lingulídeos Infaunais e *Pleurochonetes + Australocoelia*.

12- A classe Tentaculitoidea provavelmente está desassociada de qualquer uma das paleocomunidades, pois presume-se que o tamanho diminuto da ordem

Tentaculita impossibilitaria a manutenção desses animais por muito tempo no mesmo ambiente, sendo carregados por correntes para outras áreas, enquanto as ordens Homoctenída e Dacryoconarída dificilmente teriam contato com a fauna bentônica por serem plactônicas de ambiente profundo. Entretanto essas suposições precisam de maiores investigações.

13- Vermes tubícolas, por se tratar de animais oportunistas possuem grandes chances de serem encontrados em qualquer uma das três paleocomunidades, apresentando maior abundância em ambientes difíceis para a sobrevivência de outras espécies, como ambientes disóxicos ou pobres em nutrientes.

14- Por fim, a utilização da paleoecologia em conjunto com a tafonomia auxiliaram satisfatoriamente para uma maior compreensão dos paleoambientes e paleocomunidades dentro da biorregião *Malvinohosan*, que apresenta grande importância num contexto global.

REFERÊNCIAS

- ABERHAN, M. Guild-Structure and Evolution of Mesozoic Benthic Shelf Communities. **Palaios**, v. 9, n. 6. p. 516-545, dec. 1994.
- ALGEO, T.J., BERNER, R.A., MAYNARD, J.B., SCHECKLER, S.E. Late Devonian oceanic anoxic events and biotic crises: “Rooted” in the evolution of vascular landplants? **GSA Today**, n. 5, p. 45-66, 1995.
- ALONSO-MURUAGA, P.J.; BUATOIS, L.A.; LIMARINO, C.O. Ichnology of the late carboniferous hoyada verde formation of western Argentina: exploring postglacial shallow-marine ecosystems of Gondwana. **Palaeogeography, palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 369, p. 228–238, 2013.
- AMMON, L. Devonianische Versteinerungen von Lagoinha in Matto Grosso (Brasilien). **Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin**, v. 28, p.1-15, 1893.
- ASSINE, M. L. **Aspectos da estratigrafia das seqüências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil**. 1996, 206 f. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996.
- 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.
- AZEVEDO-SOARES, H. L. C. **Classe Tentaculita na Formação Ponta Grossa: uma proposta de sistematização**. 1999, 117 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 1999.
- BAHR, L.M.J. Functional taxonomy: an immodest proposal. *Ecol. Modelling*, v. 15, p. 211-233, 1982
- BAMBACH, R. K. Ecospace Utilization and Guilds in Marine Communities through the Phanerozoic. In: TEVESZ, M. J. S. *et al.* **Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities**. New York: Springer Science+Business Media, 1983, cap. 15, p. 719-744.
- BAMBACH, R. K.; KNOLL, A. H.; JR. SEPKOSKI, J. J. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. **PNAS**, v. 99, n. 10, p. 6854-6859, 2002.
- BARBAULT, B. *et al.* Conceptual Framework and Research Issues for Species Diversity at the Community Level. In: SOLBRIG, O. T. (eds.) **From genes to ecosystems: A research agenda for biodiversity**. Cambridge, Massachusetts: International Union of Biological Science, 1991, p.37-71.
- 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 em Geologia Sedimentar) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.

BERGAMASCHI, S., PEREIRA, E.,. Caracterização de seqüências deposicionais de 3ª ordem para o Siluro-Devoniano na Sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. In: MELO, J.H.G., Terra, G.J.S. (Eds.). **Correlação de seqüências Paleozóicas Sul-Americanas**. Ciência e Técnica e Petróleo. Seção: Exploração de Petróleo, 2001, v. 20, p. 63-72.

BERKE, S. K. WOODIN, S. A. Tube decoration may not be cryptic for Diopatra cuprea (Polychaeta: Onuphidae). **Biology Bulletin**, v. 214, p. 50–56, 2008.

BLODGETT, R. B.; ROHR D. M.; BOUCOT, A.J. Early And Middle Devonian Gastropod Biogeography. **Palaeogeography and Biogeography, Geological Society Memoir**, n. 12, p. 277-284, 1990.

BLONDEL, J. Guilds or functional groups: does it matter? **Oikos**, v. 100, p. 223-231, 2003.

BLAUM, N. *et al.* How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. **Biodivers Conserv**, v. 20, p. 2333–2345, 2011.

BLIND, W. Die systematische Stellung der Tentakuliten. **Palaeoritographica**, v. A133, p. 101-145, 1969.

BLIND, W. Epizoen als Anzeiger der Lebenstellung. **Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen, v. 136, p.243–261,1970.

BORGHI, L. **Caracterização e análise faciológica da Formação Furnas (Prídoli Devoniano Inferior) em afloramentos do bordo leste da Bacia sedimentar do Paraná, Estado do Paraná, Brasil**.1993, 227 f. Dissertação (Mestrado em Geologia) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1993.

BOSETTI, E. P. **Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da Região de Ponta Grossa, Paraná, Brasil**. 2004, 112 f. Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, 2004.

BOSETTI, E. P.; HORODYSKI, R. S. 2008. Distribuição da macropaleofauna devoniana na Seção Colunar Tibagi - Alto do Amparo, Tibagi, Estado do Paraná, Brasil. In: Sociedade Brasileira de Geologia, Congresso Brasileiro de Geologia, 44. Curitiba, **Anais...** Curitiba: Chermá, p. 787.

BOSETTI, E. P. *et al.* Interpretação paleoambiental na sequência basal da formação Ponta Grossa (devoniano) do município de Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Terr@Plural**, Ponta Grossa, v.3, n.1, p.137-156, jan./jul. 2009.

BOSETTI, E. P. *et al.* Primeira ocorrência de Lingulepis (Brachiopoda-Obolidae) no Devoniano do estado do Paraná, Brasil. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.**, Belém, v. 5, n. 2, p. 151-164, maio/ago. 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. **Paläontologische Zeitschrift**, v.85, p. 49-65, 2011.

BOSETTI, E. P.; GRAHN, Y.; HORODYSKI, R. S.; MAULLER, P. M. The First Recorded Decline of The Malvinokaffric Devonian Fauna in The Paraná Basin (Southern Brazil) And Its Cause; Taphonomic and Fossil Evidences. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 37, p. 228-241, 2012.

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., 2014, Ponta Grossa. **Resumos...** Ponta Grossa: UEPG, 2014, p. 108.

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.

BOSETTI, E. P. *et al.* Continental input on shelfal deposits unveiled by integration of ichnology, sedimentology, and taphonomy: A case study in Givetian beds of the Paraná basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v.110, p. 1-12, 2021a.

BOSETTI, E. P. *et al.* Salvamento paleontológico, ambiente deposicional e correlação estratigráfica de uma seção da Formação Ponta Grossa (Bacia do Paraná). **Terr@Plural**, Ponta Grossa, v.15, p. 1-16, 2021b.

BOTKIN, D. B. Functional groups of organisms in model ecosystems. In: LEVIN, S.A. (ed.) **Ecosystem Analysis and Prediction**. Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics, 1975, pp. 98-102.

BOUCOT, A. J.; JOHNSON, J. G.; TALENT, J. A. Early devonian brachiopod zoogeography. **Special Paper of the Geological Society of America**, v. 119, p. 1-59, 1969.

BOUCOT, A. J. Malvinokaffric Devonian Marine Community Distribution- and Implications for Gondwana. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 43, p. 23- 49, 1971.

BOUCOT, A. J. **Evolution and extinction rate controls: Developments in paleontology and Stratigraphy**. 1. ed. New York, Amsterdam: Elsevier, 1975. 427 p.

BOUCOT, A. J. **Principles of Benthic Marine Paleoecology**. New York: Academic Press. 1983. 405p.

BOUCOT, A. J.; GRAY, J. A. Paleozoic Pangea. **Science**, v. 222, n. 4624, p. 571-781, 1983.

BOUCOT, A. J. Late Silurian-Early Devonian Biogeography, Provincialism, Evolution and Extinction. **Phil. Trans. R. Soc. Lond.**, v.B 309, p. 323-339, 1985.

BOUCOT, A. J.; RACHEBOEUF, P. R. Biogeographic Summary of The Malvinocaffrik Realm Silurian and Devonian Fossils. **Revista Tecnica de Yacimientos Petroliferos Fiscales Bolivianos**, v. 13-14, n. 1-4, p. 71-75, dec. 1993.

BOUCOT, A. J. Ecostratigraphy's Basis, using Silurian and Devonian Examples, with Consideration of the Biogeographic Complication. In: KOUTSOUKOS, E. A. M. **Applied Stratigraphy**. Dordrecht: Springer, 2005. cap. 3, p. 55-71.

BOUCOT, A. J.; XU, C.; SCOTese, C.; MORLEY, R. J. Phanerozoic Paleoclimate: An Atlas of Lithologic Indicators of Climate. **Sepm.**, v. 11, 2013.

BOUČEK, B. V. The Tentaculites of Bohemia: Their Morfology, Taxonomy, Ecology, Phylogeny and Bioestratigraphy. **Czechoslovak Academy of Sciences**. 215p., 1962.

BRETT, C. E. Terminology and functional morphology of attachment structures in pelmatozoan echinoderms. **Lethaia**, v. 14, p. 343-370, 1981.

BRETT, C. E. Autecology of Silurian Pelmatozoan Echinoderms. In BASSETT M.G.; LAWSON J.D. (eds.). **Autecology of Silurian Organisms**. The Palaeontological Association Special Papers in Palaeontology, 1984, v. 32, p. 87- 120.

BRETT, C. E. Pelmatozoan echinoderms on Silurian bioherms in western New York and Ontario. **Journal of Paleontology**, v. 59, p.820- 838, 1985.

BRIAND, F.; COHEN, J. E. Environmental Correlates of Food Chain Length. **Science**, v. 238, p.956-960,1987.

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

BRITO, I.M.; *et al.* *Artrópodes*. In: CARVALHO: I. S. (eds.). **Paleontologia**, Interciência, 2010, p. 423-451.

BRODIE, J.F. *et al.* Functional differences within a guild of tropical mammalian frugivores. **Ecology**, v. 90, p.688–698, 2009.

BROMLEY, R.G. **Trace Fossils: Biology, Taphonomy and Applications**. London: Chapman and Hall, 1996. 361 p.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. Arquitetura Animal e o Conceito de Bauplan. In: BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013a. cap. 3. p. 42-95.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. Filo Cnidaria. In: BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J.

Invertebrados. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013b. cap. 8. p. 227-278.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. Filo Annelida. In: BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013c. cap. 13. p. 401-460.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. A Emergência dos Artrópodes: Onicóforos, Tardígrades, Trilobitas e o bauplan dos Artrópodes. In: BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013d. cap. 15. p. 476-530.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. Filo Mollusca. In: BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013e. cap. 20. p. 731-804.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. Lofoforados. In: BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013f. cap. 21. p. 805-835.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. Filo Echinodermata . In: BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013g. cap. 22. p. 836-873.

BUATOIS, L.A.; MÁNGANO, M.G.; ACEÑOLAZA, F.G. **Trazas fósiles: Señales de comportamiento em el registro estratigráfico**. Chubut: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, 2002. 382 p.

BUATOIS, L.; MÁNGANO, M. G. **Ichnology: Organism-substrate interactions in space and time**. 1. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. 358 p.

CARVALHO: I. S. (eds.). **Paleontologia**, 3. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2010. 379 p.

CERTAIN, G.; DORMMAN, C. F.; PLANQUE, B. Choices of abundance currency, community definition and diversity metric control the predictive power of macroecological models of biodiversity, **Global Ecology and Biogeography**, p. 1-11, 2013.

CHANG, C. Y.; MARSHALL, D. J. Spatial pattern of distribution of marine invertebrates within a subtidal community: do communities vary more among patches or plots? **Ecology and Evolution**, v. 6, p. 8330-8337, ago. 2016.

CHRISTOFFERSEN, M. L.; ARAÚJO, M. E.; BRANCO, J. O. Um panorama sobre os estudos de ecologia trófica em ambientes marinhos: Resultados e perspectivas. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 6, n. 3, p. 143-155, set. /dez. 2011.

CHLUPÁČ, I.; KUKAL, Z. Reflection of possible global Devonian events in the Barrandian area, CSSR. In: WALLISER, O.H. (Ed.), **Global Bio-events**. Berlin: Springer, 1986. p. 171-179.

CIANCIANRUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A.. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, p.93-103, 2009.

CIGUEL, J.H.G.; ROSLER, O.; HOFMEISTER, R.M. Preservação parcial da concha de *Tentaculites crotalinus*, da Formação Ponta Grossa (Devoniano). **Boletim Ig-USP, Série Científica**, v.18, p.17-26,1987.

CIGUEL, J. H. G. **Bioestratigrafia dos Tentaculoidea no flanco oriental da Bacia do Paraná e sua ocorrência na América do Sul (Ordoviciano-Devoniano)**. 1989, 237 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1989.

CLARKE, J. M. **Fosseis Devonianos do Paraná**. 1. ed. Rio de Janeiro: MINISTÉRIO DA AGRICULTURA, INDÚSTRIA E COMÉRCIO, 1913. 352 p.

CLARKE, J. M. Falklandia. Albany: **State Museum**, 1919. 102 p.

COCKS, L. R. M.; TORSVIK, T. H. Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review. **Journal of the Geological Society**, v. 159, p. 631–644, 2002.

COMNISKEY, J. C. **Paleontologia dos Discinidae (Brachiopoda: Linguliformea) da sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Estado do Paraná, Brasil: Revisão sistemática, distribuição geográficas e estratigráficas**. 2011, 182 f. Dissertação (Mestrado em Gestão do Território) – Programa de Pós-Graduação em Geografia, Universidade Estadual de Ponta Grossa, Ponta Grossa, 2011.

COMNISKEY, J.C.; GHILARDI, R.P. Levantamento histórico da Classe Tentaculitoidea no Devoniano brasileiro: principais características e padrões de preservação. **Terr@ Plural**, v. 7, p.115-126, 2013.

COMNISKEY, J. C.; BOSETTI, E. P.; HORODYSKI, R. S. Taphonomic aspects and the Lilliput Effect on Devonian discinoids of the Paraná Basin, Apucarana Sub-basin, Brazil. **Journal of Geoscience**, v. 9, n. 1, p. 55-64, jan/jun. 2016.

COMNISKEY, J. C.; BOSETTI, E. P. Discinoids of the Malvinokaffric Realm: Stratigraphic, Paleogeographical Distribution and Systematic Review. **Terra Plural**, Ponta Grossa, v.11, n.2, p. 175-192, jul./dez. 2017.

COMNISKEY, J.C.; GHILARDI, R. P. Devonian Tentaculitoidea of the Malvinokaffric Realm of Brazil, Paraná Basin. **Palaeontologia Electronica**, p. 1-14, 2018.

COPPER, P. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian—Famennian mass extinction. **Palaeo** 3, v. 21, p.165-207, 1977.

CROONQUIST, M. J.; BROOKS, R. P. Use of avian and mammalian guilds as indicators of cumulative impacts in riparian wetland areas. **Environ Manag**, v. 15, p. 701–714, 1991.

CUMMINS, K. W. Structure and function of stream ecosystems. **BioScience**, v. 24, p. 631–641, 1974.

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

DEGRAAF, R. M.; CHADWICK, N. L. Habitat classification: A comparison using avian species and guilds. **Environmental Management**, v. 8, p. 511–518, 1984.

DERBY, O. A. Geologia da região diamantífera da província do Paraná, no Brasil. **Archivos do Museu Nacional**. Rio de Janeiro, v. 3, p. 89-96, 1878.

DIAZ, S., CABIDO, M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends Ecol Evol**, v.16, p.646–655, 2001.

DOMINGUES, M.L. **Efeito das variações de salinidade na taxa de sobrevivência de *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) encontrados na Região da Marina da Glória, Rio de Janeiro, Brasil**. 2003, 73 f. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas) – Universidade do Rio de Janeiro, 2003.

DOTT, R. H.; BOURGEOIS, J. Hummocky stratification: Significance of its variable bedding sequences. **Geological Society of America Bulletin**. v. 93, p. 663-680, aug.1982.

DOWDING, E. M.; EBACH, M. C. Evaluating Devonian bioregionalization: quantifying biogeographic areas. **Paleobiology**, p. 1–16, 2019.

DOWDING, E. M.; EBACH, M. C.; MADROVIEV, E. D. Validating Marine Devonian Biogeography: A Study in Bioregionalization. **Palaeontology**, p. 1–15, 2021.

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.

DU TOIT, J.T.; CUMMING, D.H.M. Functional significance of ungulate diversity in African savannas and the ecological implications of the spread of pastoralism. **Biodiversity and Conservation**, v. 8, p.1643–1661, 1999.

ELDREDGE, N.; ORMISTON, A.R. Biostratigraphy of Silurian and Devonian trilobites of the Malvinokaffric Realm. In: GRAY, J. AND BOUCOT, A.J. (eds.), **Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment**. Corvallis: Oregon State University Press, 1979. p. 146-167.

EMIG, C. C. Ecology of Inarticulated Brachiopods. In: KAESLER, R. L. (eds.). **Treatise on Invertebrate Paleontology Part H Brachiopoda Revised**. Boulder, Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas. 1997, p. 473-495.

EMIG, C. C. Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae. **Carnets de Géologie/ Notebooks on Geology-Letter**. 2003.

EKDALE, A.A., MASON, T.R. Characteristic trace-fossil associations in oxygen-poor sedimentary environments. **Geology**, v.16, p. 720–723, 1988.

ERNST, A. Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa. **Palaeobio Palaeoenv**, v. 93, p.45–63, 2013.

FABER, J. H. Functional Classification of Soil Fauna: A New Approach. **OIKOS**, v. 62, n. 1, p. 110-117, oct. 1991.

FAIRCHILD, T. R.; BOGGIANI, P. C. A Vida Primitiva: Do Criptozoico (Pré-Cambriano) ao Início do Fanerozoico. In: CARVALHO, I. S. **Paleontologia: Conceitos e Métodos**, 3 ed. Interciência, 2010, cap. 17. 756 p.

FARIAS, A. A.; JAKSIC, F. M. Assessing the relative contribution of functional divergence and guild aggregation to overall functional structure of species assemblages. **Ecological Informatics**, v. 1, p. 367–375, 2006.

FARSAN, N. M. Tentaculiten: Ontogenese, Systematik, Phylognese, Biostratonomie 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.

FAUTH, J. E.; *et al.* Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. **The American Naturalist**. v. 147, p. 282-286, feb.1996.

FERNÁNDEZ LÓPEZ, S.R. El significado de la autoctonía / aloctonía tafonómica. **Com. Reunión de Tafonomía y Fosilización**, p. 115-124, 1990.

FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. R. **Temas de Tafonomía**. Madrid: Departamento de Paleontología Facultad de Ciencias Geológica, 2000, 167 p.

FISHER, D.W. Small conoidal shells of uncertain affinities. In: MOORE, R.C. **Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W**. Boulder, Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press, 1962. p. 98-130.

FONSECA, V. M. M. A ocorrência de *Pleurochonetes falklandicus* (Morris & Sharpe) (Brachiopoda) no Devoniano da Bacia do Paraná. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 70, n. 2, p. 377-378, 1998.

FONSECA, V. M. M. **Brachiopoda (Strophomenoidea, Chonetoidea, Delthyridoidea) do Devoniano Médio das bacias do Amazonas e Parnaíba**. 2001, 130 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2001.

FORTNEY, R. A.; OWENS R. M. Feeding Habits in Trilobites. **Palaeontology**, v.42, n. 3, p. 429–465, 1999.

FRAGA, M. C.; VEGA, S. C. Asterozoans from the Devonian of the Parana Basin, South Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 97, p. 2-21, 2020.

FREST, T. J.; WITZKE, B. J.; BRETT, C. E. Caradocian-Gedinnian echinoderm associations of central and eastern North America, In: BOUCOT, A. J.; LAWSON, J. D. **Paleocommunities – A Case Study from the Silurian and Lower Devonian**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p. 638–783.

FREY, R.W. Trace fossils and hummocky cross-stratification, Upper Cretaceous of Utah. **Palaios**, v. 5, p. 203–218, 1990.

FRIDEL, M.H.; BASTIN, G.N.; GRIFFIN, G.F. Range assessment & monitoring in arid lands: the derivation of functional groups to simplify data. **Journal of Environmental Management**, v. 27, p. 85-97, 1988.

GAILLARD, C.; RACHEBOEUF, P.R. Trace fossils from nearshore to offshore environments: lower Devonian of Bolivia. **J. Paleontol.** v. 80, p.1205–1226, 2006.

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.

GHILARDI, R. P.; SIMÕES, M. G. Bivalves Fósseis Como Indicadores Da Dinâmica Sedimentar: Um Estudo De Casos Do Paleozóico Superior Da Bacia Do Paraná, Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 23, n. 51, p. 3-20, 2000.

GHILARDI, R. P. **Tafonomia Comparada e Paleocologia dos macroinvertebrados (ênfase em Trilobites), Da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub- Bacia Apucarana), Estado do Paraná Brasil**. 2004, 113 f. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar) – Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

GODOY, L. C.; BOSETTI, E. P.; HOROYDSKI, R. S. Ichnitos do gênero *Zoophycus* na Sequência Devoniana da Bacia do Paraná, Ponta Grossa, paraná, Brasil. In: **Paleo**, 2005, Ponta Grossa. **Boletim...**Ponta Grossa, 2005. p. 29.

GOLTZ, G.; BOSETTI, E. P.; KUROVSKI, I. P. A Classe Strophomenata (Brachiopoda) em depósitos devonianos do estado do Paraná: um estudo de caso. **Terr@Plural**, Ponta Grossa, v.16, p. 1-22, 2022.

GRAHN, Y. *et al.* 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. **Rev. bras. Paleontol.**, v.13, n. 2, p. 89-102, may./aug. 2010.

GRAHN, Y. *et al.* Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Subbasin (Paraná Basin, south Brazil): Additional data and correlation. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 198, p. 27-44, nov. 2013.

GRIME, J.P.; HODGSON, J.G.; HUNT, R. **Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species**. London: Unwin Hyman Ltd.,1988, 741 p.

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

HILLER, N.; THERON, J. N. Benthic Communities in the South African Devonian. **Canadian Society of Petroleum Geologists**, v. 14, p. 229-242, 1988.

HOLTERHOFF, P. F. Paleocommunity and Evolutionary Ecology Of Paleozoic Crinoids. **Paleontological Society Papers**, v. 3, p. 69-106, 1997.

HOLZ, M. e SIMÕES, M. G. **Elementos Fundamentais de Tafonomia**. 1. ed. Porto Alegre: Editora da Universidade/ UFRGS, 2002. 231p.

HOLZ, M. **Conceitos Básicos da Estratigrafia de Sequências**. In: HOLZ, M. ESTRATIGRAFIA DE SEQUÊNCIAS Histórico, Princípios e Aplicações, 1. Ed. Editora Interciência, 2012. p. 83-137.

HOUSE, M. R. Strength, timing, setting and cause of mid-Palaeozoic Extinctions. **Palaeo** 3, v. 181, p. 5-25, 2002.

HORODYSKI, R. S.; ERTHAL, F. Tafofácies e tafonomia estratigráfica em ambientes marinhos rasos. In: HORODYSKI, R. S. *et al.* cap. 5 **TAFONOMIA: Métodos, Processos, Aplicação**. 1. ed. Curitiba: Editora CRV, 372 p. 2017.

HORODYSKI, R.S. *et al.* Storm-related taphofacies and paleoenvironments of Malvinokaffric assemblages from the lower/Middle Devonian in southwestern Gondwana. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* v. 514, p. 706–722, 2019.

HOWARD, J. D.; REINECK, H. E. Depositional Facies of High-Energy Beach-to-Offshore Sequence: Comparison with Low-Energy Sequence. **The American Association of Petroleum Geologists**, 1981.

HUTCHINSON, G. E. *Concluding Remarks*. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v.22, p. 415–427, 1957.

HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia of why are there so many kinds of animals? **Am. Nat.** v. 93, p.145–159, 1959.

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

HUXLEY, T. H. **Physical bases of Life**, Harvard College Library, 1869.

ISAACSON, P. E. Devonian stratigraphy and bachiopod paleontology of Bolivia; part B: Spiriferida and Terebatulida. **Paleontographica**, Stuttgart, v. 155, p. 133-92, feb.1977.

ISAACSON, P. E.; SABLOCK, P. E. Devonian palaeogeography and palaeobiogeography of the Central Andes. **Geological Society Memoir**, v.12, p. 431-435, 1990.

IVANTSOV A.Y.; FEDONKIN M.A. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/ Palaeozoic boundary. **Palaeontology**, v. 45, p.1219-1229, 2002.

JAKSIĆ, F. M. Abuse and Misuse of the Term "Guild" in Ecological Studies. **Oikos**, v. 37, n. 3, p. 397-400, dec.1981

JENSEN, S. Predation by Early Cambrian trilobites on infaunal worms - evidence from Swedish Mickwitzia Sandstone. **Lethaia**, v.23, p.29-42, 1990.

JERRE, F. Anatomy and phylogenetic significance of *Eoconularia loculata*, a conulariid from the Silurian of Gotland. **Lethaia**, v. 27, p.97- 109, 1994.

KAMMER, T. W. Aerosol filtration theory applied to Mississippian deltaic crinoids. **Journal of Paleontology**, v. 59, p.551- 560, 1985.

KAMMER, T. W. Phenotypic bradytely in the *Costalocrinus-Barycrinus* lineage of Paleozoic cladid crinoids. **Journal of Paleontology**, v. 75, n. 2, pp. 383-389, 2001.

KAUFFMAN, E. G. Cretaceous Bivalvia. In: HALLAM, A. **Atlas of Palaeobiogeography**. Amsterdam: Elsevier, 1973. p. 353-383.

KEARNEY, M.; SIMPSON, S. J.; RAUBENHEIMER, D.; HELMUTH, B. Modelling the ecological niche from functional traits. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 365, p. 3469-3483, 2010.

KEDDY, P. A. Assembly, and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, p. 157-164, 1992.

KESLING, R.V.; CHILMAN, R.B. Strata and megafossils of the Middle Devonian Silica Formation. **Papers on Paleontology**, v. 8, p.1-408, 1975.

KONDO, Y. Inferred bivalve response to rapid burial in a Pleistocene shallow-marine deposit from New Zealand. **Palaeo** 3, v. 128, p. 87–100, 1997.

KONDO, Y. *et al.* The relationship between shellbed type and sequence architecture: examples from Japan and New Zealand. **Sedimentary Geology**, v. 122, p. 109-127, 1998.

KORNAN, M.; KROPIL, R. What are Ecological Guilds? Dilemma of Guild Concepts. **Russian Journal of Ecology**, v. 45, n. 5, p. 445–447, set. 2014.

KOZŁOWSKI, R. faune Dévonienne de Bolivie. **Annales de Paleontologie**, v. 12, n. 1/2, p.1-112, 1923.

KREBS, C. J. Interacciones entre Especies: Herbívoros. In: KREBS, C. J. **Ecología: Análisis Experimental de la Distribución y Abundancia**. 3. ed. Madrid: Ediciones Pirámide, S. A.,1985. p. 307-327.

KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. Predadores Versus Presas: Corrida Armamentista Evolutiva. In: KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. **Introdução à Ecologia Comportamental**. 3. ed. São Paulo: Atheneu Editora, 1966. p. 77-101.

KÜCHLE, J.; HOLZ, M. Aplicação da Estratigrafia de Seqüências para Caracterização em Multiescala de Reservatórios no Grupo Guatá (Eopermiano da Bacia do Paraná) na Região de São Gabriel - RS, Brasil. **Pesquisas em Geociências**. v. 29, n. 2, p. 3-20, 2002.

KUROSAWA, R. Disturbance-induced bird diversity in early successional habitats in the humid temperate region of northern Japan. **Ecol Res**, v.24, p.687–696, 2009.

KUROVSKI, I. P.; BOSETTI, E. P.; GOLTZ, G. Paleocomunidades e guildas: conceitos chave para a compreensão da fauna de invertebrados marinhos bentônicos fósseis. **Terr@ Plural**, Ponta Grossa, v. 16, p. 1-23, 2022.

LANGE, F. W.; PETRI, S. The Devonian of the Paraná Basin. **Boletim Paranaense de geociências**, v. 21, n. 22, p. 5-55, 1967.

LARDEUX, H. Nouvelles données sur la morphologie des Tentaculitoidea. **Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique**, v. 258, p. 5939-5942, 1969.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Funct Ecol**, v.16, p. 545–556, 2002.

LEME, J. M. **Revisão sistemática dos Conulatae Collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano- Frasniano), Bacia do Paraná, Brasil: implicações paleobiogeográficas e comentários sobre as relações filogenéticas entre os Conulatae**. 2002, 100 f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, 2002.

LEME, J. M.; RODRIGRES, S. C.; SIMÕES, M. G.; VAN ITEN, H. Sistemática Dos Conulários (Cnidaria) Da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado Do Paraná, Bacia Do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7, n. 2, p.213-222, jul/ago. 2004.

LYASHENKO, G.P. Devonian Conoconchia of the central and eastern parts of the Russian Platform. **The All-Russian Research Institute of Oil, Moscow (VNIGN1)**, 120 p. 1959.

MAACK, R. Breves notícias sobre a geologia dos Estados do Paraná e Santa Catarina. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**. Curitiba, v. 2, p. 63-154, 1947.

MACMAHON, J. A. *et al.* An Organism-centered Approach to some Community and Ecosystem Concept. **Journal of Theoretical Biology**, v. 88, p. 287-307, 1981.

MÁNGANO, M.G.; BUATOIS, L.A.; RINDSBERG, A.K. Carboniferous Psammichnites: systematic re-evaluation, taphonomy and autecology. **Ichnos**, v. 9, p. 1–22, 2002a.

MÁNGANO, M.G.; BUATOIS, L.A.; WEST, R.R.; MAPLES, C.G. Ichnology of a Pennsylvanian Equatorial Tidal Flat: the stull shale member at waverly, eastern Kansas. **Bulletin of the Kansas Geological Survey**, v.9, 2002b.

MÁNGANO, M.G.; BUATOIS, L.A. The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary events. *Top. Geobiol.* v. 39, n. 40 (v1-2), **Springer Science Business Media Dordrecht 2016**, 2016.

MATSUMURA, W. M. K. **Roteiro Geológico nos Municípios de Castro e Tibagi, PR-Brasil**. 193 f. 2010, Tese (Mestrado em Gestão do Território) – Universidade Estadual de Ponta Grossa, Ponta Grossa, 2010.

MCMENAMIN, M.A.S. The fate of Ediacaran Fauna, the nature of conulariids, and the basal paleozoic predator revolution. **Geol. Soc. Amer., Abstracts with Programs**, v.19:29, 1987.

MACNALLY, R. C. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. **Ecology**, v.64, p.1646–1652, 1983.

MCINTOSH, G. C. Devonian Cladid Inadunate Crinoids: Family Botryocrinidae Bather, 1899. **Journal of Paleontology**, v. 58, n. 5, p. 1260-1281, 1984.

MELO, J. H. G. DE. **A Província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil: Estado Atual dos Conhecimentos**. 1985, 637 f. Tese (Mestrado em Ciências) – Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1985.

MELO, J. H. G. The Malvinokaffric Realm in The Devonian of Brazil. **The Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir**, v. 14, p. 669-703, jan. 1988.

MENGE, B. A. *et al.* Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. **J. Exp. Mar. Biol. Eco!**, v. 100, p.225-69, 1986.

MILANI, E.J. **Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana Sul-ocidental**. 1997, 255 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1997.

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, dez. 1998.

MILANI, E. J. Comentários sobre a origem e a evolução tectônica da Bacia do Paraná. In: MANTESSO-NETO V., BARTORELLI, a., CARNEIRO C.D.R., BRITO-NEVES B.B. (org). **Geologia do Continente Sul-Americano: Evolução da Obra de Fernando Flavio Marques de Almeida**, BECA, 2004. Rio de Janeiro. cap. 16. p. 265-279.

MILANI, E. J. Bacias Sedimentares Brasileiras - Cartas Estratigraficas. **Boletim de Geociencias – Petrobras**. Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 183-205, maio/nov. 2007.

MOORE, R.C.; LALICKER, C.G.; FISCHER, A. G. Invertebrate fossils. **Mcgraw-Hill Company**, New York, p. 197-264, 1952.

MOORE, R.C. **Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H Brachiopoda**. New York, Lawrence: The Geological Society of America & The University of Kansas Press, 1965. 927 p.

MOORE, R. C.; LANE, N. G.; STRIMPLE, H. L. Echinodermata. In: MOORE, R. C.; TEICHERT, C. (eds.). **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Lawrence: The University of Kansas Printing Service, 1978. p. 578-759.

MOORE, R.C. **Treatise on Invertebrate Paleontology Revised Edition, Part T Brachiopoda**. New York, Lawrence: The Geological Society of America, nov.1997

MOORE, R.C. **Treatise on Invertebrate Paleontology Revised Edition, Part H Brachiopoda**. New York, Lawrence: The Geological Society of America, nov.2006.

MORRIS, P. H.; SHARPE, E. N. Falklands Islands Fossils. **Quart. Jour. Geol. Soc. London**, v.1, p.276- 277, 1846.

MUNIZ, G. C. B. Braquiópodes Devonianos da Formação Inajá no Estado de Pernambuco. In: XXX Congresso Brasileiro de Geologia. 30., 1978, Recife. **Anais...** Recife, 1978. p.975-985.

MYSZYNSKI, L. J. Jr.; BOSETTI, E. P.; SEDORKO, D. Tafofácies como ferramenta auxiliar na caracterização paleoambiental para o Devoniano da Bacia do Paraná (Arapoti). In: XXV Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2017, Ribeirão Preto. **Boletim de Resumos...**Ribeirão Preto, 2017. p. 2013.

MYSZYNSKI, L. J. Jr. *et al.* Reconstrução Paleoambiental E Correlação Estratigráfica da Seção Mosteiro, Eifeliano-Givetiano, Pontagrossa, Paraná. In: IV Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados, 2018, Rio de Janeiro. **Anais...** Rio de Janeiro, 2018, p. 37.

MYSZYNSKI, L. J. Jr. *et al.* Tafofácies e Correlação Estratigráfica de Afloramentos Devonianos na Região Nordeste do Estado do Paraná, Brasil. **Terr@Plural**, Ponta Grossa, v.15, p. 1-16, 2021.

NEBELSICK, J.H., Taphonomy of echinoderms: introduction and outlook. In: HEINZELLER, T.; NEBELSICK, J.H. (eds.). **Echinoderms**. London: Balkema, 2004. p. 471–477.

NETTO, S. A. *et al.* Benthic Estuarine Assemblages from the Southern Brazilian Marine Ecoregion: A Benthic Perspective. In: LANA, P. DA C.; BERNARDINO, A. F. **Brazilian Estuaries**. 1. ed. SPRINGER, cap. 6. p. 179-212.

NEWSOME, S. D.; DEL RIO, C. M.; BEARSHOP, S.; PHILLIPS, D. L. A niche for isotopic ecology. **Frontiers in Ecology and Environment**, Washington DC, v. 5, p. 429-436, 2007.

NOBLE, J. C. Fire studies in mallee (*Eucalyptus* spp.) communities of western New South Wales: The effects of fires applied in different seasons on herbage productivity and their implications for management. **Austral Ecology**, v.14, n. 2, p. 169–187, 1989.

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

PAINE, R. T. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. **J. Anim. Ecol.** v. 49, p. 667-685, 1980.

PARKHAEV, P. Y. The Early Cambrian Radiation of Mollusca Phylogeny and Evolution of the Mollusca. In: PONDER, W. F.; LINDBERG, D. R. (eds.). **The Early Cambrian Radiation of Mollusca**. California: University of California Press Editors, 2008. cap. 3. p. 33-69.

PEMBERTON, S. G.; MACEACHERN, J. A., DASHTGARD, S. E., BANN, K. L., GINGRAS, M. K., & ZONNEVELD, J. P. SHOREFACES. In: KNAUST, D.; BROMLEY, R. G. **Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments**, v. 64. ScienceDirect, 2012. cap. 19. p. 563–603.

PENN-CLARKE, C. R. The Malvinokaffric Realm in the Early-Middle Devonian of South Africa. **Journal of African Earth Sciences**, v. 158, p. 1-19, 2019.

PENN-CLARKE, C. R.; HARPER, D. A. T. Early–Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitudes: A case study from southwestern Gondwana. **The Geological Society of America**, v. 133, n. 3/4, p. 819-836, 2021.

PEREIRA, P. A.; ALMEIDA, J. A. C.; BARRETO, A. M. F. Paleoecologia Dos Bivalves E Braquiópodes Da Formação Inajá (Devoniano), Bacia Do Jatobá (Pe), Brasil. **Estudos Geológicos**, v.22, n. 1, p. 37-53, 2012

PETRI, S. **Contribuições ao Estudo do Devoniano Paranaense**. 1948, 126 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Rio de Janeiro, 1948.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v.9, p.741-758, 2006.

PONCIANO, L. C. M. O.; MACHADO, D. M. C. Hábitos de Vida da Associação “*Schuchertella*” *agassizi* – *Pthychopteria eschwegei*, Formação Maecuru, Devoniano, Bacia do Amazonas, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 30, n. 1, p. 135-144, 2007.

PONCIANO, L. C. M. O. *et al.* Hábitos de Vida dos Gastropoda e Bellerophontida da Formação Maecuru, Devoniano Médio, Bacia do Amazonas, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 30, n.1, p. 197-203, 2007.

PUENTE, M. A. A. *et al.* A Biosfera e os Ecossistemas. In: E. J. Redal (Orgs.). **Enciclopédia do Estudante: Ecologia e Desenvolvimento Sustentável**. São Paulo: Moderna, 2008, p.16-58.

QUEIROZ, J. P.; JUNIOR, J. M. G.; PIRES, E. F. Ocorrência de braquiópodes fósseis no entorno do Rio Balsas, Município de Santa Teresa, Estado do Tocantins, em estratos da Formação Pimenteira, Devoniano da bacia do Parnaíba. **Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium**, Ituiutaba, v. 4, n. 1, p. 191-212, jan./jun. 2013.

RACHEBOEUF, P. R. Chonetidina. In: KAESLER, R. L. (eds.). **Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, Revised 2**. The Geological Society of America e The University of Kansas, 2000. p. 362-423.

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.

RAMOS, A. N.. Aspectos páleo-estruturais da Bacia do Paraná e sua influência na sedimentação. **Boi. Técn. Petrobrás**, v. 13, p. 85-93, 1970.

READING, H.G. **Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy**. 3. ed. Oxford: Blackwell, 1996. 689 p.

REID, M.; TAYLOR, W. L.; BRETT, C. E.; HUNTER A.W.; BORDY E. M. Taphonomy And Paleocology of An Ophiuroid-Stylophoran Ostracod Deposit from The Lower Devonian Bokkeveld Group, South Africa. **PALAIOS**, v. 34, p. 212–228, 2019.

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

RICHTER, R.; RICHTER, E. Die Trilobiten der Weismes-Schichten am Hohen Venn, mit Bemerkungen über die Malvinocaffrische Provinz. **Seckenbergiana**, Frankfurt, 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.

RODRIGUES, S. C. **Tafonomia Comparada dos Conulatae Collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (? Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná: Implicações Paleoautoecológicas e Paleoambientais**. 2002, 100 f. Dissertação (Mestrado em Geologia Sedimentar) – Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.

RODRIGUES, S. C.; SIMÕES, M. G.; LEME, J. M. Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná, Estado do Paraná. **Brazilian Journal of Geology**, v. 33, n. 4, p. 381-390, 2003.

ROOT, R. B. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. **Ecological Society of America**, v. 37, n. 4, p. 317-350, 1967.

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

SAVAZZI, E. Constructional morphology of strombid gastropods. **Lethaia**, v. 24, n.3, p. 311-331, 1991.

SAVRDA, C.E., BOTTJER, D.J. Anatomy and implications of bioturbated beds in 'black shale' sequences: examples from the Jurassic Posidonienschiefer (southern Germany). **Palaios**, v. 4, p. 330–342, 1989a.

SAVRDA, C.E., BOTTJER, D.J. Trace fossil model for reconstructing oxygenation histories of ancient marine bottom waters: application to Upper cretaceous Niobrara Formation, Colorado. **Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.** v. 74, p. 49–74, 1989b.

SHACKLETON, J. D. Skeletal homologies, Phylogeny and classification of the earliest asterozoan echinoderms. **J. Syst. Palaeontol**, v. 3, p. 29-114, 2005.

SCHEFFLER, S. M. **Os Crinóides do Afloramento Rio Caniú (Devoniano, Formação Ponta Grossa), no Estado do Paraná, Brasil**, 2000, 52 f. Monografia (Graduação em Ciências Bilógicas) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2000.

SCHEFFLER, S. M.; FERNANDES, A. C. S.; FONSECA, V. M. M. Alguns Crinóides da Formação Ponta Grossa e suas afinidades paleobiogeográficas (Devoniano Inferior, Bacia do Paraná, Brasil). **Terr@Plural**, Ponta Grossa, v.7, Número Especial, p. 85-115, jul /dez. 2013.

SCHIMPER, A. F. W. Pflanzen-Geographie auf physiologis- cher Grundlage. **Fischer**, Jena, 1898.

SCHINDLER, E. Tentaculitoids: An Enigmatic group of Paleozoic Fossils. **Earth and Life**, p. 479-490, 2012.

SCHOENER, T. W. Mechanistic Approaches to Community Ecology: A New Reductionism. **American Zoologist**, v. 26, p.81-106, 1986.

SCOTESE, C. R.; BOUCOT, A.J.; MCKERROW, W.S. Gondwanan paleogeography and paleoclimatology. **Journal of African Earth Sciences**, v. 28, p. 99-114, 1999.

SCHWARZ, E. H. L. Tre Rocks Of Tristan D'acunha, Brought Back By H.M.S. Odin, 1904, With Their Bearing On The Question Of The Permanence Of Ocean Basins. **Transactions of the South African Philosophical Society**, v. 16, p. 9-51, oct. 1905

SCHWARZ, E. H. L. The Former Land Connection Between Africa and South America. **The Journal of Geology**, v. 14, n. 2, p. 81-90, fev. /mar. 1906.

SEDORKO, D., *et al.* Chronostratigraphy and environment of Furnas Formation by trace fossil analysis: Calibrating the lower Paleozoic Gondwana realm in the Paraná Basin (Brazil). **Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.** 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, p.81-95, abr. 2018.

SEDORKO, D.; NETTO, R.G.; HORODYSKI, R.S. Tracking Silurian-Devonian events and paleobathymetric curves by ichnologic and taphonomic analyzes in the southwestern Gondwana. **Global and Planetary Change**. v. 179, p. 43–56, 2019.

SEDORKO, D. *et al.* Paleoecologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 109, p. 1-14, 2021.

SEILACHER, A. Bathymetry of trace fossils. **Marine. Geology**. v. 5, p. 413–428, oct.1967.

SEILACHER, A. **Trace Fossil Analysis**. Berlin: Springer-Verlag, 2007, p. 226.

SEPKOSKI, J. J. *et al.* Phanerozoic marine diversity and the fossil record, **Nature**, v. 293, p. 435-437, 1981.

SEPKOSKI, J. J. A compendium of fossil marine animalgenera. **Bulletins of American Paleontology**, n. 363, p. 1- 560, 2002.

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. 2016.

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.

SCHINDLER, E. Tentaculitoids - An Enigmatic Group of Palaeozoic Fossils. In TALENT, J.A. Earth and Life: Global Biodiversity, Extinction Intervals and Biogeographic Perturbations Through Time. New York: Springer, 2012. p. 470-490.

SIGNOR, P. W. Resolution of Life Habits Using Multiple Morphologic Criteria: Shell Form and Life Mode in Turritelliform Gastropods. **Paleobiology**, v. 8, n. 4, p. 378-388, 1982.

SILVA, C.F.; FONSECA, V.M.M. Hábitos De Vida Dos Trilobitas Das Formações Maecuru E Ererê, Devoniano Da Bacia Do Amazonas, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v.8, n. 1, p.73-82, jan./abr.2005.

SIMBERLOFF, D; DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological Communities. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 22, p. 115-43, 1991.

SIMÕES, M., G.; KOWALEWSKI, M.; TORELLO, F. F.; GHILARDI, R. P. Devonian and Permian benthic marine invertebrates preserved in life position: taphonomic feedback in a Paleozoic epeiric sea. In: XVI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 1999, Crato. **Boletim de Resumos...Crato**, 1999. p.109-110.

SIMÕES, M. G.; SOARES, S. P.; BOSETTI, E. P.; HOLZ, M.; LEME, J. M.; RODRIGUES, S. C. Sequence stratigraphy and taphonomic data as indicators of narrow water depth range for homalonotid trilobites (phacopida) in the Devonian of

Paraná Basin, Brazil. In: IX CONGRESSO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA. **Resúmenes...** Córdoba, 2006. p. 268.

SOARES, S. P. **Sistemática, tafonomia e paleoecologia de Trilobita, Phacopida (Homalonotidae, Calmonidae) Formação Ponta Grossa (Devoniano), Sub- Bacia Apucarana, Estado do Paraná, Brasil.** 2007, 174 f. Tese (Mestrado em Geologia Sedimentar) – Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências, São Paulo, 2007.

SOARES, S. P.; SIMÕES, M. G.; LEME, J. M. O Papel da Fossilização e do Intemperismo na Sistemática de Trilobites Phacopida (Calmoniidae e Homalonotidae) do Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. **Rev. bras. Paleontol.**, v.11, n. 2, p.117-128, mai./ago. 2008.

SOUZA-LIMA, W., MANSO, C.L.C. Equinodermas. In: CARVALHO, I.S. (eds.), **Paleontologia - Microfósseis Paleoinvertebrados 2.** Rio de Janeiro: Interciência, 2010. p. 163–192.

STANLEY, S. M. **Relation of Shell Form to Life Habits of the Bivalvia (Mollusca).** Colorado: The Geological Society of America, 1970. 296 p.

STENECK, R. S. Functional groups. In: LEVIN, S. A. (eds.), **Encyclopedia of biodiversity.** Academic Press, 2001. p. 121–39

SZARO, R. C. Guild management- an evaluation of avian guilds as a predictive tool. **Environ Manag**, v.10, p.681–688, 1986.

TANAKA, M. O.; MAGALHÃES, C. A. Edge effects and succession dynamics in Brachidontes mussel beds. **Mar Ecol Prog Ser**, v. 237, p.151–158, 2002.

TAVARES, I. **Vermes Tubícolas: Revisão Taxonômica, Distribuição Geográfica E Estratigráfica No Devoniano Da Bacia Do Paraná Brasil,** 2022, 83 f. Dissertação (Mestrado em Geografia) – Universidade Estadual de Ponta Grossa, Ponta Grossa, 2022.

TAYLOR, T. N.; TAYLOR, E. L. **The Biology and Evolution Of Fossil Plants.** New Jersey: Prentice Hall, 1993. 982 p.

TILMAN, D. Functional diversity. **Encyclopedia of diversity**, v.3, p.109-121, 2001.

TORSVIK, T.H.; COCKS, L.R.M. From Wegener until now: the development of our understanding of Earth's Phanerozoic evolution. **Geologica Belgica**, v.15, p. 181–192, 2012.

TORSVIK, T. H.; COCKS, L. R. M. Gondwana from Top to The Base In Space And Time. **Gondwana research**, v. 24, p. 999–1030, 2013.

URBANEK, A. Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: A Palaeobiological model. **Historical Biology**, v. 7, n.1, p. 29–50, 1993.

VALKENBURGH, B. V. Tracking ecology over geological time: evolution within guilds of vertebrates. **TREE**, v. 10, n. 2, p. 71-76, fev. 1995.

VAN ITEN, H. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid schott. **Palaeontology**, v. 34, p. 939-954, 1991.

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.; FITZKE, J.A.; COX, R.S. Problematical fossil cnidarians from the Upper Ordovician of the north-central USA. **Palaeontology**, v. 39, p.1037–1064,1996.

VAN ITEN, H.; J. M. LEME; S. C. RODRIGUES; M. G. SIMÕES. Reinterpretation of a conulariid-like fossil from the Vendian of Russia. **Palaeontology**, v. 48, n.3, p. 619-622, 2005.

VAN ITEN, H.; MUIR, L.A.; BOTTING, J.P.; ZHANG, Y.; LI, J. Conulariids and *Sphenothallus* (Cnidaria, Medusozoa) from the Tonggao Formation (Lower Ordovician, China). **Bulletin of Geosciences**, v.88, p. 713–722, 2013.

VAN ITEN, H.; MARQUES, A.C.; LEME, J. M.; SIMÕES, M.G. Origin and early evolution of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic–Cambrian history. **Palaeontology**, v. 3, p. 1–14, 2014.

VAN ITEN, H. *et al.* Origin And Early Diversification Of Phylum Cnidaria: Key Macrofossils From The Ediacaran System Of North And South America. In: GOFFREDO S.; DUBINSKY Z. (eds.). **The Cnidaria, Past, Present and Future**. Switzerland: Springer International Publishing, 2016. p. 31–40.

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

VERNER, J. The guild concept applied to management of bird populations. **Environ. Manage**, v. 8, p.1-14, 1984.

VIEIRA, C. A. M. *et al.* Distribuição Estratigráfica E Geográfica Das Famílias Palaeoneilidae Babin, Jouoen & Racheboeuf, 2001 E Nuculitidae Bradshaw, 1999 Mollusca/Bivalvia! No Devoniano Brasileiro. **Interciência: Paleontologia: Cenários Da Vida**, v.2, p. 93-100, 2007.

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.; 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.; MÕTUS 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.; WILSON, M. A. Silurian cornulitids from Estonia (Baltic). **Carnets de Géologie, Brest**, v. 21, p. 357-368. 2013.

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. 2015.

WAGNER, P. J.; ERWIN, D. H. Patterns of convergence in general shell form among Paleozoic gastropods. **Paleobiology**, v. 32, n. 2, p. 316–337, 2006.

WALKER, K. R.; LAPORTE, L. F. Congruent Fossil Communities from Ordovician and Devonian Carbonates of New York. **Journal of Paleontology**, v. 44, n. 5, p. 928-944, sep. 1970

WATKINS, R.; HURST, J. M. Community relations of Silurian crinoids at Dudley. **Paleobiology**, England, v.3, p.207- 217, 1977.

WEI, F.; YIMING, G.; HAO, Y. Biogeography, ecology and extinction of Silurian and Devonian tentaculitoids. **Palaeo** 3, v. 358, n. 360, p. 40–50, 2012.

WILSON, J. B.; GITAY, H. Alternative classifications in the intrinsic guild structure of a New Zealand tussock grassland. **OIKOS**, Copenhagen, v. 86, p.566-572, 1999.

WITTMER, J. M., MILER, A. Dissecting the global diversity trajectory of an enigmatic group: The paleogeographic history of tentaculitoids. **Palaeo** 3, v. 312, p. 54-65, 2011.

WRIGHT, A. J.; COOPER, R. A. Phylum Arthropoda, Subphylum Trilobitomorpha: Trilobites. In: GORDON D. P. (eds.). **New Zealand Inventory of Biodiversity - Volume Two: Kingdom Animalia**. Christchurch, New Zealand: Canterbury University Press, 2011. p. 45-49.

XIMENES, L. Q. L. *et al.* Variação temporal e espacial na composição de guildas alimentares da ictiofauna em lagoas marginais do Rio Cuiabá, Pantanal Norte. **Biotaneotropica**, v. 11, n.1, p. 205-216, mar. 2011.

YATSU, N. On the Development of *Lingula anatine*. **College of Science, Imperial University**, p. 1–112 ,1902.

YODER, R, L.; ERDTMAN, B. D. *Tentaculites attenuatus* Hall and *T. Bellullus* Hall; a Redescription and Interpretation of these Species as Dimorphs. **Journal of Paleontology**, v. 49, n. 2, p. 374-386, 1979.

YODZIS, P. The compartmentation of real and assembled ecosystems. **Am. Nat.**, v. 120, n. 55, p. 1-70, 1982

YUAN, X.; CHEN, Z.; XIAO, S.; ZHOU, C.; HUA, H. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. **Nature**, v. 470, p. 390-393, 2011.

ZABINI, C. **Lingúlídeos da Sucessão Devoniana da bacia do Paraná, Região dos Campos Gerais, Brasil: Revisão de Conceitos Biológicos-Ecológicos e Análise Tafonômica Básica**. 2007, 186 f. Tese (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociência, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

ZABINI, C.; BOSETTI, E.P. Devonian *Lingulichnus* in the Paraná Basin. In: Simpósio Latinoamericano de Icnologia, 2010, São Leopoldo. **Anais...** São Leopoldo, 2010.

ZABINI, C.; BOSETTI, E.P.; HOLZ, M. Taphonomy and taphofacies analysis of lingulid brachiopods from the Devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil. **Palaeo** 3, v. 292, p. 44-56, 2010.

ZABINI, C.; BOSETTI, E. P. **Paleoambientes Revelados: Lingúlídeos Como Paleoindicadores Em Mares Paleozoicos**, 2011. In: CARVALHO, I.S.; SRIVASTAVA, N.K.; STROHSCHOEN, JR., O.; LANA, C.C. (Eds.), Cenários da Vida, Editora Interciência, 2011. 289-299 p.

ZABINI, C. Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: A Devonian (Pragian/Eifelian) example of the Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 33, p. 8-20, 2012.

ZONNEVELD, J. P.; GREENE, S. E. Lingulide Response to Severe Storms Recorded in Middle Triassic Strata of Northeastern British Columbia. **PALAIOS**, v. 25, n.12, p. 807–817, 2010.

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