UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**TAFONOMIA COMPARADA E PALEOECOLOGIA DOS
MACROINVERTEBRADOS (ênfase em Trilobites), DA FORMAÇÃO
PONTA GROSSA (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), ESTADO DO
PARANÁ**

RENATO PIRANI GHILARDI

Orientador: Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

TESE DE DOUTORAMENTO

COMISSÃO JULGADORA

	Nome
Presidente:	Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões
Examinadores:	Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli
	Prof. Dr. Michael Holz
	Prof. Dr. Sérgio Bergamaschi
	Prof. Dr. Setembrino Petri

Assinatura

SÃO PAULO
2004

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

**Tafonomia Comparada e Paleoecologia
dos Macroinvertebrados (ênfase em
Trilobites), da Formação Ponta Grossa
(Devoniano, Sub-bacia Apucarana),
Estado do Paraná, Brasil**

DEDALUS - Acervo - IGC

30900015205

RENATO PIRANI GHILARDI

Orientador: Prof. Dr. MARCELLO GUIMARÃES SIMÕES

TESE DE DOUTORADO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOLOGIA SEDIMENTAR

SÃO PAULO

2004

"One of the main problems of analysis of ancient communities is overinterpretation. Paleontologists are often tempted to extract more information from a set of data that can be realistically done"
Fürsich & Aberhan, 1990

*"Quem conhece sua ignorância revela a mais profunda sapiência.
Quem ignora a sua ignorância vive na mais profunda ilusão"*
Lao-Tse

"Não há fatos eternos, como não há verdades absolutas"
Nietzsche

ÍNDICE

Índice de Figuras e Tabelas.....	i
Agradecimentos.....	iv
Resumo.....	vi
Abstract.....	ix
1. Introdução.....	1
1.1 Problemática Envolvida.....	4
1.2 Objetivos.....	5
2. Materiais e Métodos.....	7
2.1 Geologia da área.....	7
2.2 Arcabouço Estratigráfico Adotado.....	8
2.3 Seções Analisadas.....	11
2.4 Morfologia Geral de Trilobites.....	19
2.5 Material de Estudo.....	22
2.6 Coleções Examinadas.....	23
2.7 Metodologia de Coleta.....	23
2.8 Banco de Dados.....	27
2.8.1 Tratamento e Avaliação de Caracteres.....	27
2.8.2 Análises Estatísticas.....	29
3. Resultados.....	31
3.1 Tafonomia Comparada de Trilobites.....	31
3.1.1 Tafonomia de Trilobites, uma Revisão da Literatura.....	31
3.1.2 Tafonomia de Trilobites da Formação Ponta Grossa.....	35
3.2 Análise Estatística e Distribuição Vertical dos Macrofósseis de Invertebrados ao longo das Seções.....	39
3.2.1 Análises Quantitativas e Qualitativas.....	39
3.2.2 Análises Estatísticas Multivariadas.....	58
4. Discussão.....	67
4.1 Tafonomia.....	67
4.1.1 Tafonomia Comparada dos Trilobites da Formação Ponta Grossa.....	67
4.1.2 Padrão de Preservação de Trilobites ao longo de um TST.....	72
4.1.3 Padrões de Preservação de Macrofósseis de Invertebrados ao longo de Tratos de Sistemas.....	76
4.2 Paleoautoecologia.....	86
4.2.1 Considerações Gerais sobre a Morfologia Funcional de Trilobites.....	86
4.2.2 Hipóstoma X Hábito Alimentar.....	88
4.2.3 Ecdise.....	90
5. Conclusões.....	98
6 Referências Bibliográficas.....	102

ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

Figura 1- Região aflorante (em verde) da Formação Ponta Grossa (Devoniano) na Bacia do Paraná.	2
Figura 2- Diagrama espaço-tempo para o intervalo “Furnas-Ponta Grossa”, na sub-bacia Apucarana, associada a uma estimativa de variação relativa do nível do mar, segundo Bergamaschi (1999).	10
Figura 3- Mapa de localização dos afloramentos da Formação Ponta Grossa, mostrando a faixa de afloramentos devonianos, na borda leste da Bacia do Paraná.	12
Figura 4- Coluna estratigráfica da seção aflorante na estrada de rodagem Jaguariaíva-Arapoti (PR-092), entre os Km 224 e 231. Legenda: SIM= Superfície de Máxima Inundação; TST= Trato de Sistemas Transgressivo; SI= Superfície de Inundação Marinha; A= Argilito; S= Siltito; AF= Arenito fino; AM= Arenito médio; AG= Arenito grosso. Os números, precedidos pela sigla Jr, se referem às quadriculas elaboradas ao longo da seção.	13
Figura 5- Coluna estratigráfica da seção aflorante ao longo do ramal ferroviário Jaguariaíva-Arapoti, entre os Km 2,2 e 6,0. Legenda: SIM= Superfície de Máxima Inundação; TST= Trato de Sistemas Transgressivo; SI= Superfície de Inundação Marinha; A= Argilito; S= Siltito; AF= Arenito fino; AM= Arenito médio; AG= Arenito grosso. Os números, precedidos pela sigla Jt, se referem às quadriculas elaboradas ao longo da seção. (Modificado de Bergamaschi, 1999).	15
Figura 6- <i>Micro-hummockies</i> associados aos sedimentos basais e medianos das parasequências da seção 2 de Jaguariaíva, PR.	16
Figura 7- Coluna estratigráfica parcial da seção aflorante entre os municípios de Tibagi e Telêmaco Borba, PR. Legenda: Seq.= Sequência; SIM= Superfície de Máxima Inundação; TST= Trato de Sistemas Transgressivo; SI= Superfície de Inundação Marinha; TSMA=Trato de Sistemas de Mar Alto; A= Argilito; S=Siltito; AF= Arenito fino; AM= Arenito médio; AG= Arenito grosso. Os números, precedidos pela sigla Ti, se referem às quadriculas elaboradas ao longo da seção. (Modificado de Bergamaschi, 1999).	18
Figura 8- Limite entre as seqüências B e C da Formação Ponta Grossa aflorante na estrada que parte de Tibagi em direção a NW, rumo a Telêmaco Borba (A). Reparar no detalhe do contato (B) o pacote sedimentar arenoso que limita as seqüências.	19
Figura 9- Esquema geral da morfologia de um trilobite Calmoniídeo. Retirado de Whittington (1997).	21
Figura 10- Metodologia de coleta fossilífera utilizada na confecção das diferentes quadriculas pelas seções. A= delimitação da quadrícula de 3m de largura, 2m de altura e 20cm de profundidade. B= Início da coleta de dados tafonômicos e paleoecológicos dos fósseis encontrados na quadrícula. C= término da coleta de dados.	26
Figura 11- Principais modos de preservação dos trilobitas da Formação Ponta Grossa. A= Exemplar DZP 3744 Articulado Completo (classe tafonômica I-1), B= Exemplar UNG-TPG 51 Enrolado (classe tafonômica I-2); C= Exemplar UNG-TPG 32 Enrolado (classe tafonômica I-2); D= Exemplar UNG-TPG 26 Torcido (Classe tafonômica I-3); E= Exemplar GP-1E 2592 Tóraco-pigídio e céfalo (classe tafonômica II-1); F= Exemplar GP-1E 4709 Tóraco-pigídio (classe tafonômica II-1); G= Exemplar GP-1E 4709 Tóraco-pigídio (classe tafonômica II-1); H= Exemplar DZP 17110 Céfalo (classe tafonômica II-2). Escala geral equivalente a 1 cm	

- (exceto em G e H onde equivale a 2 cm). 37
- Figura 12- Gráfico de setor com a distribuição da frequência dos diferentes táxons encontrados pelas diferentes seções analisadas. Os percentuais 0% representam ausência ou número insignificante de espécimes dessa classe sistemática. 40
- Figura 13- Gráfico de setor com a distribuição da frequência das diferentes guildas encontradas pelas diferentes seções analisadas. Os percentuais 0% representam ausência ou número insignificante de espécimes dessa classe. Legenda: IRMP-S = suspensívoros da infauna rasa a moderadamente profunda; IR-D=detritívoros da infauna rasa; EL-S= suspensívoros da epifauna livre; ES-S= suspensívoros da epifauna sésil; EV-D/H= detritívoros ou herbívoros vágéis da epifauna; EV-C= carnívoros vágéis da epifauna. 41
- Figura 14- Gráfico da distribuição dos grupos biológicos nas diferentes quadrículas elaboradas pela Seção 1 de Jaguaraiá (A), seção 2 de Jaguaraiá (B) e seção de Tibagi (C). A leitura da esquerda para a direita representa o sentido da base para o topo da seção estudada. 42
- Figura 15- Gráfico da distribuição das guildas nas diferentes quadrículas elaboradas pela Seção 1 de Jaguaraiá (A), seção 2 de Jaguaraiá (B) e seção de Tibagi (C). A leitura da esquerda para a direita representa o sentido da base para o topo da seção estudada. 43
- Figura 16- Distribuição percentual da fragmentação (NF= não fragmentados, linha azul e F= fragmentados, linha vermelha), dos tipos esqueléticos (C= carbonático, linha azul e Q-F= quitino-fosfáticos, linha vermelha) e numérico do total de fósseis coletados pela Seqüência B da seção 1 de Jaguaraiá, PR. 44
- Figura 17- Distribuição percentual da fragmentação (NF= não fragmentados, linha azul e F= fragmentados, linha vermelha), dos tipos esqueléticos (C= carbonático, linha azul e Q-F= quitino-fosfáticos, linha vermelha) e numérico do total de fósseis coletados pela Seqüência B da seção 2 de Jaguaraiá, PR. 45
- Figura 18- Distribuição percentual da fragmentação (NF= não fragmentados, linha azul e F= fragmentados, linha vermelha), dos tipos esqueléticos (C= carbonático, linha azul e Q-F= quitino-fosfáticos, linha vermelha) e numérico do total de fósseis coletados pela Seqüência B e Seqüência C de Tibagi, PR. 46
- Figura 19- Distribuição das classes tafonômicas dos trilobites, total de trilobites por quadrícula e distribuição preferencial dos trilobites pelas quadrículas da Seqüência B da seção 1 de Jaguaraiá. Legenda: I-1= trilobites articulados, linha azul; II-1= trilobites parcialmente desarticulados, linha vermelha e II-2= trilobites desarticulados, linha verde. 55
- Figura 20- Distribuição das classes tafonômicas dos trilobites, total de trilobites por quadrícula e distribuição preferencial dos trilobites pelas quadrículas da Seqüência B da seção 2 de Jaguaraiá. Legenda: I-1= trilobites articulados, linha azul; II-1= trilobites parcialmente desarticulados, linha vermelha e II-2= trilobites desarticulados, linha verde. 56
- Figura 21- Distribuição das classes tafonômicas dos trilobites, total de trilobites por quadrícula e distribuição preferencial dos trilobites pelas quadrículas da Seqüência B e Seqüência C de Tibagi, PR. Legenda: I-1= trilobites articulados, linha azul; II-1= trilobites parcialmente desarticulados, linha vermelha e II-2= trilobites desarticulados, linha verde. 57
- Figura 22- Análise de agrupamento das guildas, considerando as quadrículas da seção 2 de Jaguaraiá (A) e seção Tibagi (B). 59
- Figura 23- Análise de agrupamento tafonômico, considerando as quadrículas da seção 2 de Jaguaraiá (A) e seção Tibagi (B). 60
- Figura 24- Análise de agrupamento, considerando as variáveis de guilda de todas as quadrículas

analisadas.	61
Figura 25- Análise de agrupamento, considerando as variáveis tafonômicas de todas as quadrículas analisadas.	62
Figura 26- Análise de agrupamento, considerando as variáveis tafonômicas de trilobites de todas as quadrículas analisadas.	63
Figura 27- Análise de agrupamento, considerando os grupos taxonômicos de alto grau hierárquico de todas as quadrículas analisadas.	64
Figura 28- Análise de agrupamento, considerando os gêneros de todas as quadrículas analisadas.	65
Figura 29 -Vista ventral de céfalos de trilobites. Os céfalos A, B e C possuem o hipóstoma (área em salmão) ligado à dobra cefálica (áreas em cinza), sendo considerados pertencentes à guilda de trilobites predadores. Por outro lado, os céfalos D e E não possuem o hipóstoma ligado à dobra cefálica pertencendo, provavelmente, à guilda de trilobites comedores de partículas (retirado de Fortey & Owens, 1999).	89
Figura 30- Processo de ecdise salteriano encontrado em trilobites calmoniídeos da Bacia do Paraná, Brasil. A, B e C- o céfalo é flexionado para cima e o tórax é arqueado, D- A sutura entre o céfalo e o tórax é rompida, E e F- emergência do novo animal invertendo, ou não, o céfalo.	95
Figura 31-Mudas de trilobites da Formação Ponta Grossa. A= Exemplar IBB/DZ 2845 de um calmoniídeo. Reparar o céfalo dissociado do tórax-pigídeo e invertido, indicando padrão Salteriano de muda. B= Exemplar IBB/DZ 3360 de <i>Burmeisteria notica</i> . Reparar a presença de 10 somitos torácicos diferindo do padrão típico de 11 somitos (maiores explicações no texto).	96
Figura 32- Processo de ecdise salteriano encontrado em trilobites homalonotídeos da Bacia do Paraná, Brasil. A- o céfalo é flexionado para cima e o tórax é arqueado, B- A sutura entre o céfalo e o tórax é rompida, C- emergência do novo animal invertendo, ou não, o céfalo.	97
Tabela 1- Quadrículas confeccionadas pela Formação Ponta Grossa, com suas principais feições associadas.	25
Tabela 2- Classes tafonômicas dos trilobites da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná. A categorização não difere das classes descritas por Speyer (1985) e Speyer e Brett (1986).	36
Tabela 3- Principais atributos tafonômicos e paleoecológicos, em números totais, dos fósseis de trilobitas e de macroinvertebrados associados, coletados pelas diferentes quadrículas da seção 2 de Jaguariaíva, PR. Legenda: T/T= relação entre o número de trilobitas pelo total de organismos por quadrícula; Q/T= relação entre os fósseis da quadrícula pelo total de fósseis coletados pela seção; Car= Carbonático; Q-F= Quitino-Fosfático; N-F= Não fragmentado; F= Fragmentado; IRMP-S= Animais da infauna rasa a moderadamente profunda, suspensívoros; IR-D= animais da infauna rasa, detritívoros; EL-S= animais da epifauna livre, suspensívoros; ES-S= animais da epifauna sésil, suspensívoros; EV-D/H= animais da epifauna vágeis, detritívoros ou herbívoros; EV-C= animais da epifauna vágeis, carnívoros.	47

AGRADECIMENTOS

Gostaria de expressar minha profunda gratidão às diversas pessoas e instituições que contribuíram para a realização deste documento

Ao Professor Doutor Marcello Guimarães Simões pela orientação sempre precisa e pertinente. Sua confiança e incentivo, sem dúvida, formaram o profissional que hoje sou.

À FAPESP (Proc. 99/11763-6) pelo incentivo, em forma de bolsa, em parte do doutoramento.

Ao Laboratório de Paleozoologia Evolutiva do Departamento de Zoologia da UNESP/BOTUCATU e ao Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental do Instituto de Geociências da USP, por permitirem o uso de suas instalações e recursos durante a realização deste trabalho.

À Faculdade de Ciências da UNESP/BAURU, em especial à Professora Doutora Elaine Sbroggio de Oliveira Rodini, Professor Doutor Jehud Bortolozzi, Professor Doutor Carlos Alberto Vicentini, Professor Doutor Reginaldo Donatelli e Professor Doutor Hugo Medeiros Garrido de Paula pelo incentivo ao término deste trabalho e permissão na utilização de suas dependências para confecção desse volume.

Aos funcionários Ana Paula Cabanal, Magali Rizzo, Ivone Casseb, Jaime Vasconcelos (GSA/USP), Maria Aparecida Nunes de Oliveira, Juliana Ramos, Hamilton Antonio Rodrigues (IB/UNESP/Botucatu), Edson José Benetti, Neuza Medina, Dimas, Roberto Marono e Fátima Schroeder (FC/UNESP/Bauru) pela ajuda e amizade no decorrer do doutoramento.

Ao Professor Doutor Mario Sergio de Melo e Professor Doutor Setembrino Petri, que participaram na minha qualificação e que, pela leitura cuidadosa e comentários, ajudaram na melhoria na minha tese de doutoramento.

Ao Professor Doutor Michel Holz, pela valiosa contribuição na participação de trabalhos de campo e no entendimento do arcabouço de seqüências da seção de Tibagi, PR.

Aos Professores Doutores Thomas Rich Fairchild, Cláudio Riccomini e Luis Eduardo Anelli do GSA do Instituto de Geociências da USP pela ajuda,

tanto intelectual como material, na confecção deste documento e valioso coleguismo.

Aos Professores Doutores Gilson Burigo, Luiz Carlos Godoy, Élvio Bosseti (UEPG), Judith Garcia (UnG) e Rita de Cássia Cassab (DNPM) pela possibilidade de visita, estudo e confecção de moldes dos fósseis pertencentes às suas instituições científicas.

Aos colegas Professor Doutor Antonio Carlos Marques, Fernanda de Freitas Torello, Luiz Henrique Cruz de Mello, Marcos César Bissaro Júnior, Ricardo Watanabe, Sabrina Pereira Soares, Sabrina Coelho Rodrigues, Rafaela Falaschi, Juliana Moraes Leme, Hélio Kushima, Fawaz Ali Jammal Filho e Hamilton Antonio Rodrigues pela prestimosa ajuda nas coletas em Jaguariaíva e Tibagi, PR, pela amizade e coleguismo; aos colegas de pós-graduação Renata Hidalgo, Juliana Nunes, Paula de Almeida, Alexandre Tomio, Ivo Trosdorff, André Sawakushi, Ulrich Schwaier (GSA-USP), Maria José de Jesus Silva, Carolina Bertolotto, Tais Machado, Yukie Sato, Roberto Vilela, Rodrigo Santos (IB-USP); aos meus alunos das turmas de biologia da UNESP/Bauru e outros amigos, visíveis e invisíveis, que me permitiram momentos intensos de aprendizado, reflexão e alegria.

Ao grande amigo Alexandre Magno Sales pela inestimável ajuda em campo, tanto em coleta como no levantamento geológico das seções estudadas.

Ao amigo Gino Nobilione, pela paciência, e professor Luis Maria Martes, pela correção do texto em inglês.

Ao amigo Cristiano Andreazza, pelos desenhos de trilobites.

À querida amiga Eliane Regina Dore pela correção gramatical do texto.

Ao Professor Doutor Antonio Carlos Pedroso de Lima, Luciana Xarim Mendes, Lúcio Franchi Cruz (IME-USP) e Professor Doutor Carlos Padovani (IBB-UNESP/Botucatu) pelas análises estatísticas realizadas.

À minha família, em especial meus pais João Batista Ghilardi e Márcia Pirani Ghilardi e meus irmãos, por sempre acreditarem e me amarem.

À minha esposa e companheira Renata Cecília Amaro-Ghilardi pela paciência, compreensão, carinho e amor. Sempre quis retribuí-la na sua dedicação mas, tamanha sua intensidade, nunca consegui alcançar meu objetivo.

RESUMO

Foi realizado um minucioso estudo tafonômico e paleoecológico para os trilobites (Calmoniidae, Homalonotidae) e outros macroinvertebrados da Formação Ponta Grossa (?Lochkoviano a Frasniano), do Estado do Paraná. Esse estudo foi fundamentado no arcabouço de estratigrafia de seqüências pré-estabelecido, abrangendo nível de detalhamento de quarta a quinta ordens. Três seções colunares, englobando rochas das seqüências B e C da Formação Ponta Grossa foram examinadas: a- seção 1 (estrada de rodagem entre os quilômetros 224 e 231,5 da PR-092, Jaguariaíva), b- seção 2 (ramal ferroviário Jaguariaíva-Arapoti, entre os quilômetros 2,2 e 6,0) e c- seção 3 (quilômetro 60 da PR-340, que liga Castro a Tibagi, município de Tibagi e afloramentos na estrada que parte de Tibagi em direção a NW, rumo a Telêmaco Borba). Em virtude da escala de detalhe da análise proposta, foi estabelecida uma metodologia inovadora para a coleta dos fósseis. Nas seções estudadas foram elaboradas 27 quadrículas que equivalem, cada uma, a um volume de rocha analisado de cerca de 1,2 m³. Para cada fóssil coletado nessas são registradas, quando possível, até 60 diferentes informações (tafonômicas, paleoecológicas, estratigráficas e taxonômicas, dentre outras). As análises estatísticas feitas incluíram a técnica exploratória de análise de agrupamento, com a metodologia de Ward (para o agrupamento dentro de cada seção) e SLM (*Single Linkage Method*), no caso de agrupamentos de fósseis de diferentes seções. No total, foram analisados 660 trilobites, tendo sido reconhecidas duas classes tafonômicas principais: a- Classe I, trilobites articulados, onde todos os segmentos do corpo estão associados formando, assim, um único esclerito. Essa classe inclui as seguintes sub-classes: restos de carcaças estendidas, restos de carcaças enroladas e, restos de carcaças torcidas, e b- Classe II, desarticulados, onde ao menos um dos escleritos corpóreos está dissociado do restante, incluindo as sub-classes: a- restos de carcaças parcialmente desarticuladas, onde ao menos dois escleritos permanecem articulados e b- restos de carcaças desarticuladas, onde há a preservação de apenas um dos escleritos. Os trilobites articulados com a carcaça estendida são restos de organismos mortos fora do processo de muda ou restos de mudas preservados imediatamente após o processo de ecdise sendo seu soterramento rápido e, provavelmente, associado a depósitos de sufocamento, abaixo do nível de base de ondas de tempestade. Os trilobites calmoniídeos articulados com a carcaça enrolada representam uma resposta do organismo ao estresse causado pela sedimentação episódica. Os trilobites desarticulados são grande maioria entre os fósseis analisados, sendo que os parcialmente desarticulados podem ser interpretados como bioclastos ainda nas primeiras etapas de desarticulação. Os trilobites totalmente desarticulados representam o último estágio de desarticulação dos trilobites da Formação Ponta Grossa. Contudo, o grau de desarticulação destes bioclastos não pode ser interpretado como um indicativo apenas da duração de exposição ou de transporte físico, pois o controle básico destes pode ser sedimentológico e/ou morfológico. Em relação à paleoecologia dos trilobites, a ausência de hipóstoma dentre esses organismos da Formação Ponta Grossa indica que essa estrutura não era fundida à dobra cefálica. Essa característica denota hábito alimentar de comedores de partículas orgânicas de fundo. Ainda, é possível distinguir padrão de muda

salteriano para os trilobites calmoniídeos, assim como para os homalonotídeos. Os calmoniídeos são encontrados, muitas vezes, preservados dessa forma. Já os homalonotídeos, apesar de não possuírem registro desse hábito, demonstram, em muitos espécimes, quebra de somitos torácicos. Tal fato é um forte indício de que esses animais utilizavam como escape corpóreo à junção entre o céfalo e tórax, tipicamente caracterizado, num padrão salteriano. Por sua vez, com relação às classes tafonômicas e sua distribuição ao longo das seções estudadas, nota-se que os trilobites desarticulados têm seu registro preferencialmente associado a depósitos relativamente mais proximais (porções basais do Trato de Sistemas Transgressivo – TST - da Seqüência B). Já os indivíduos articulados são encontrados também nas porções basais do TST, porém em sedimentitos das porções inferiores das parasseqüências (Superfícies de Inundação Marinha - SI). Trilobites completos não são encontrados nos depósitos de sufocamento típicos, pois, com o aumento na taxa de deposição de finos, organismos vágeis ainda têm seu escape possibilitado. Os depósitos referentes às SI, por serem seções mais condensadas temporalmente tendem a preservar elementos de ambas as classes tafonômicas, em grande quantidade e possivelmente com acentuada mistura temporal, com bioclastos autóctones a parautóctones. Em se tratando da Seqüência C, nota-se a ausência de fósseis de trilobites, o que pode representar um artefato tafonômico. Essa seqüência está associada a ambientes mais proximais e, portanto, supostamente menos favoráveis à preservação dos trilobites, especialmente sob condições de baixa taxa de sedimentação. A análise em conjunto dos trilobites com os outros macroinvertebrados também revela padrões de distribuição interessantes ao longo das seções analisadas. A análise paleoecológica dos organismos macrofósseis da Formação Ponta Grossa mostra, por exemplo, que os invertebrados detritívoros, como os da infauna rasa, possuem seus picos de abundância justamente juntos às SI. Possivelmente, isso é decorrência do ambiente menos energético e rico em matéria orgânica que caracteriza as SI. Já os invertebrados suspensívoros, como os bivalves de infauna rasa a moderadamente profunda, são menos freqüentes nas SI, pois esses necessitam, dentre outras, de maior energia do meio para que o aporte de partículas, em suspensão, possa ser filtrado por seus sifões. Os TST da Seqüência B contêm, na sua maioria invertebrados suspensívoros, da epifauna livre. Na Seqüência C, os TST são caracterizados por possuírem uma grande proporção de invertebrados suspensívoros, da infauna rasa a moderadamente profunda, o que demonstra uma alteração da estratégia ecológica entre ambas as seqüências. Os Tratos de Sistemas de Mar Alto da Seqüência B não possuem, até o momento, registro fóssilífero enquanto que os da Seqüência C apresentam registro de alto número de *Tentaculites*. Já na Superfície de Máxima Inundação – SIM - da seção 2 de Jaguariaíva são encontrados apenas fósseis com carapaças quitino-fosfáticas, preferencialmente no interior de concreções carbonáticas. As SIM das Seqüências B e C da seção de Tibagi apresentam sua composição faunística mais rica e diversificada apresentando organismos suspensívoros da epifauna livre (*Australocoelia* sp., *Orbiculoidea* sp.), invertebrados suspensívoros da infauna rasa a moderadamente profunda (*Lingula* sp.) e organismos detritívoros da epifauna vágeis (calmoniídeos e homalonotídeos). Representam, assim, pulsos

de oxigênio, indicando períodos menos anóxicos, e condições um pouco mais energéticas. Deste modo, a distribuição dos macrofósseis de invertebrados nas seqüências B e C da Formação Ponta Grossa está, como um todo, relacionada à variação do nível de base da bacia. Outrossim, o registro pode estar indicando mudanças tafonômicas e não exatamente apenas tróficas. Finalmente, esse estudo reforça a idéia de que a tafonomia e a paleoecologia constituem ambas importantes ferramentas às análises estratigráficas, especialmente quando trabalhando em escalas de extremo detalhe (terceira, quarta e quinta ordens).

ABSTRACT

A detailed taphonomical and paleoecological study was carried out for the trilobites (Calmoniidae, Homalonotidae) and other macroinvertebrates of the Ponta Grossa Formation (?Lochkovian-Frasnian), Paraná Basin (Apucarana Sub-basin), from the Paraná State. The study was based on the available sequence stratigraphy framework, in a scale of fourth to the fifth orders. Three columnar surface sections, including rocks of the Sequences B and C of the Ponta Grossa Formation were examined: a- section 1 (kilometers 224 to 231.5 of the PR-092 highway, Jaguariaíva county), b- section 2 (kilometers 2.2 to 6.0 of the Jaguariaíva-Arapoti railroad, Jaguariaíva county) and c- section 3 (kilometer 60 of the PR-340, Castro to Tibagi, Tibagi county), and outcrops in the (Tibagi-Telêmaco Borba highway, Tibagi county). Because of the scale of detail of the proposed analysis, a new fossil collecting strategy was employed, including the exam of fossil content of 27 squares, each one corresponding equally to the rock volume of 1.2 m³. Up to sixty different taphonomical, paleoecological, stratigraphical and taxonomical information, were recorded for each collected fossil. Statistical analyses included the exploratory technique of grouping analysis, with the methodology of Ward and SLM (Single Linkage Method). In a total, 660 trilobites were analyzed, and two main taphonomical classes were recognized: a- Class I, articulate trilobites, where all of the segments of the body are associated forming a single sclerite. This class includes the following sub-classes: 1- remains of outstretched carcasses; 2- remains of coiled carcasses, and 3- remains of twisted carcasses. b- Class II, disarticulate trilobites, where at least one of the corporal sclerites is dissociated from the remaining, including the following sub-classes: 1- partially disjointed remains, where at least two sclerites are articulated, and 2- disjointed remains, preserving just one of the sclerites. The articulate trilobites with extended carcasses are remains of dead organisms out of ecdysis process or remains of exuviae preserved immediately after the ecdysis process. The burial of these remains was rapid, and associated with obrution deposits, below storm wave base probably. The articulated calmonioid trilobites with the enrolled carcasses represent a response of the organism to the stress caused by the episodic sedimentation. The great majority of the analyzed fossils are disjointed trilobites, and the partially disjointed ones can be interpreted as bioclasts in the first stages of disarticulation. The totally disjointed trilobites represent the last stage of disarticulation of Ponta Grossa trilobites. However, the degree of disarticulation of these bioclasts cannot be interpreted as a proxy of physical transport or residence time in the sediment/water interface (or TAZ, Taphonomically Active Zone), because the basic control of these can be sedimentary and/or morphologic. As far as the paleoecology, the absence of hipostome among the studied trilobites indicates that this structure was not fused to the cephalic doublure, suggesting a deposit feeding behavior. It is still possible to distinguish salterian pattern of molting for both group of examined trilobites (calmoniids and homalonotids). Commonly, the calmoniids are preserved according to this pattern. Although this type of molding (Salterian) is unknown among the homalonotids in many of studied specimens the thoracic somites are broken. This is a strong evidence that during the molding process, the new

organism broken the junction between the cephalon and thorax, which characterize the salterian pattern of molding. The obtained results indicate that regarding the taphonomical classes and the distribution along the studied sections, disarticulated trilobites are preferentially recorded in the basal portions of the Transgressive Systems Tracts (TST) of Sequence B. The articulated trilobites are also found in basal portions of TST, but in rocks of the basal portions of the parasequences (Marine Flooding Surfaces –FS, for example). Complete trilobites are not found in obrution deposits, since their escape of the rapid burial that characterizes that deposits is favored by their vagile mode of life. Deposits of Marine Flooding Surfaces (FS) are condensed; preserving trilobites from the above define taphonomic classes. This is a time-averaged record, including parautochthonous to autochthonous remains. On the other hand, the absence of trilobites in rocks of Sequence C may be a taphonomic artifact. This sequence is associated to more proximal environments and, therefore supposedly less favorable to the preservation of the trilobites especially under conditions of low net sedimentation rate. The simultaneously analysis of the trilobites with the other fossil macroinvertebrates also reveal interesting distribution patterns along the analyzed sections. The paleoecological analysis of the macrofossils of the Ponta Grossa Formation shows, for example, that the abundance peaks of the shallow infaunal and the deposit feeding invertebrates are recorded at the FS. This is because the less energetic environmental conditions and organic rich bottoms that prevail during FS. Conversely, shallow infaunal to moderately deep, suspension-feeding bivalves are less frequent in FS. Epifaunal, suspension-feeding invertebrates are the main constituents of the TST of Sequence B. However, in the TST of the Sequence C, the great majority of fossils are shallow to moderately deep infaunal, suspension-feeding invertebrates, demonstrating differences in the ecological pattern from both sequences. Considering the data gathered, the deposits of the Highstand Systems Tracts of Sequence B are unfossiliferous, whereas those from Sequence C have evidence of abundant *Tentaculites*. In addition, in the Maximum Flooding Surfaces - MFS - from section 2 of Jaguariaíva, chitinous-phosphatic shells are just found, preferentially inside carbonate concretions. However, the MFS of sequences B and C of the section of Tibagi have a far more rich and diversified fauna, including epifaunal, free-lying, suspension-feeding invertebrates (*Austalocoelia* sp., *Orbiculoidea* sp.), shallow to moderately deep infaunal, suspension-feeding brachiopods (*Lingula* sp.) and vagile, epifaunal, deposit feeders (calmoniids and homalonotids). Hence, they represent oxygen pulses, suggesting less anoxic intervals during the MFS. These results indicate that the distribution of the invertebrate macrofossils in rocks of the Sequence B and C of the Ponta Grossa Formation is, as a whole, controlled by changes in water column. Likewise, those records can be indicative of taphonomic and not necessarily trophic changes, alone. Finally, this research reinforces the idea that both taphonomy and paleoecology are complementary tools to the stratigraphical analyses, especially when working in extreme detail scales (fourth and fifth orders, for example).

1. INTRODUÇÃO

Os sedimentitos aflorantes da Formação Ponta Grossa (?Lochkoviano a Frasniano), na porção brasileira da Bacia do Paraná, estão restritos aos estados do Paraná, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás (Petri & Fúlfaro, 1983) (fig. 1). Os primeiros trabalhos de cunho paleontológico para essa unidade datam do séc XIX (von Ammon, 1893; Derby, 1896), para exposições da parte norte da bacia e já demonstravam a natureza diversificada da fauna de invertebrados (*e.g.*, trilobites, braquiópodes, bivalves, gastrópodes, conularídeos, tentaculites e crinóides). Entretanto, posteriormente, houve a tendência em estudar com mais profundidade as ocorrências fossilíferas relacionadas aos sedimentitos do Estado do Paraná (*e.g.*, Clarke, 1911, 1913a, 1913b; Popp, 1985; Ciguel, 1989, para citar alguns).

Assim, até meados da década de 1990, o estudo da macrofauna de invertebrados da Formação Ponta Grossa esteve, mormente, restrito aos bivalves (Morsch, 1984a, b, 1986, 1987; Kotzian, 1995; Machado, 1999), braquiópodes (Quadros, 1987; Bosetti, 1989a, b, c) e tentaculites (Ciguel, 1989; Azevedo-Soares, 1999). Trilobites também são encontrados nesses sedimentitos e seus estudos, assim como o da maioria do restante da fauna de macroinvertebrados, estão voltados à sistemática (*e.g.*, Clarke, 1913a; Popp, 1985; Carvalho *et al.*, 1987; Carvalho & Edgecombe, 1991; Popp *et al.*, 1996).

A despeito dos avanços obtidos com relação à sistemática da fauna devoniana da Bacia do Paraná, é notável que o estudo tafonômico e paleoautoecológico dos trilobites da Formação Ponta Grossa tem sido negligenciado. Entretanto, estudos recentes (Lima & Simões, 1998; Simões *et al.*, 2000a, b; Simões *et al.*, 2001, 2002a, b; Ghilardi & Simões, 2000, 2001a, b; Leme, 2002 e Rodrigues, 2002) abordaram, ao menos para os trilobites e conulários desta fauna, aspectos tafonômicos e paleoautoecológicos. Além disso, esses estudos procuraram integrar, pioneiramente, as características tafonômicas das assembléias fósseis ao arcabouço de estratigrafia de seqüências, disponível para a Formação Ponta Grossa. Contudo, é vasta a literatura tafonômica relacionada a esses organismos (Speyer, 1985, 1987; Speyer & Brett, 1986, 1988; Hesselbo, 1987; Westrop, 1992; Lask, 1993; Westrop & Rudkin, 1999; Simões *et al.*, 2003). Adicionalmente, esses invertebrados têm sido largamente empregados, com sucesso, como ferramenta na análise paleoambiental, podendo fornecer dados abióticos importantes a respeito dos ambientes por eles colonizados (*e.g.*, energia do

Figura 1- Região aflorante (em verde) da Formação Ponta Grossa (Devoniano) na Bacia do Paraná.

meio, taxa de sedimentação) (ver, por exemplo, Westrop & Rudkin, 1999) com importantes implicações paleoecológicas (Westrop, 1985).

Parafraseando Holland (2001), “... a paleontologia continua a empurrar as fronteiras do conhecimento dos padrões e processos evolutivos no registro fóssil, (assim) a compreensão da qualidade do registro fóssil por si, torna-se deveras importante”. O entendimento e reconhecimento, portanto, dos padrões de preservação, assim como suas tendências no registro fossilífero, são fundamentais para a melhor compreensão dos processos evolutivos, servindo, também, como uma ferramenta de auxílio de trabalho na estratigrafia de seqüências (Holland, 1995, 1996). A tafonomia, nesse contexto, é a peça de ligação entre os padrões de preservação e os arcabouços estratigráficos (estratigrafia de seqüências), uma vez que a análise tafonômica identifica e quantifica tendências de registro introduzidas pelos processos intrínsecos e extrínsecos, responsáveis pela gênese das concentrações fossilíferas (Holz & Simões, 2002). Em relação a sua ligação com o arcabouço estratigráfico, vários são os trabalhos que associam a distribuição vertical dos fósseis e sua posição dentro de trato de sistemas (Holland, 1995, 1996, 2001; Brett, 1998). De maneira geral, o surgimento e desaparecimento de táxons está intimamente ligado aos limites de parasseqüência. Isso se deve ao fato de que o ambiente deposicional influencia o registro faunístico a eles associados (Holland, 2001).

Complementando esse raciocínio, os atributos tafonômicos ou assinaturas tafonômicas (e.g., grau de desarticulação, fragmentação, bioerosão, etc.) das ocorrências fossilíferas estão intimamente associadas às taxas de sedimentação e soterramento, além da energia do meio (Holz & Simões, 2002; Simões *et al.*, 2002a, b, c). Não só os dados tafonômicos e faciológicos podem indicar o ambiente de sedimentação associado às acumulações fossilíferas. A estrutura trófica dos animais está intimamente relacionada com o ambiente de vida desses. Dessa maneira, o entendimento das relações entre as guildas ecológicas (*sensu* Aberhan, 1994) e seus ambientes preferenciais de vida, podem fornecer importantes dados que, integrados aos tafonômicos, podem auxiliar em reconstruções paleoambientais mais fidedignas.

1.1. PROBLEMÁTICA ENVOLVIDA

O presente estudo visa preencher uma importante lacuna no estudo não apenas dos trilobites da Formação Ponta Grossa mas do grupo como um todo, tais como:

a- abranger a análise tafonômica de táxons (*e.g.*, Homalonotidae) que têm sido negligenciados na literatura nacional que versa apenas sobre sua sistemática (Castro, 1968; Carvalho *et al.*, 1987);

b- tratar da tafonomia de trilobites que viveram e foram fossilizados sob condições tipicamente de águas plataformais, em mar epicontinental;

c- focar a tafonomia e paleoautoecologia de trilobites que viveram em ambientes de alta latitude, durante o Devoniano.

De acordo com os preceitos da Tafonomia Comparada (Brett & Baird, 1986, 1997) que abrange, entre outros, o estudo da preservação diferencial dos restos esqueléticos de invertebrados marinhos, envolvendo tanto aspectos bioestratinômicos como diagenéticos, os estudos tafonômicos podem fornecer importantes informações sobre a gênese de concentrações fossilíferas, sendo, portanto, uma importante ferramenta na análise paleoambiental (Fürsich & Oschmann, 1993; Fernandez-Lopez, 1995; Martin, 1999; Martin *et al.*, 1999).

Trilobites podem ser considerados fósseis ideais para análises tafonômicas, pois seu exoesqueleto segmentado (esqueleto multielemento, Brett & Baird, 1986) é constituído por escleritos com formas, densidades e tamanhos distintos (Westrop & Rudkin, 1999). Além disso, os trilobites ocupam diversos ambientes siliciclásticos ou carbonáticos de águas rasas e profundas apresentando-se preservados de diferentes maneiras ao longo de um gradiente de águas rasas/profundas, refletindo histórias tafonômicas distintas (veja Speyer & Brett, 1986, para ocorrências do Grupo Hamilton, Givetiano). Em adição, muitos trilobites apresentam-se preservados de forma muito peculiar (*e.g.*, enrolados), refletindo tanto aspectos de seu comportamento como do regime sedimentar (Speyer, 1987), incluindo-se aí as taxas de sedimentação e o tempo de soterramento.

Adicionalmente, foi constatado em sucessões de rochas devonianas, ricas em fósseis de trilobites e bem estudadas do ponto de vista estratigráfico (Grupo Hamilton), da América do Norte (Brett & Baird, 1997), que esses organismos não estão aleatoriamente distribuídos tanto na vertical, como na horizontal (Speyer, 1985; Speyer & Brett, 1985, 1986, 1988, 1991). A presença desses elementos esqueléticos

articulados está vinculada a horizontes de soterramento episódico, associado a eventos de alta energia (e.g., tempestades). Dessa forma, esses auxiliam no reconhecimento de horizontes isócronos (Brett & Baird, 1986, 1993; Speyer, 1985, 1987; Speyer & Brett, 1986), constituindo verdadeiros marcos estratigráficos úteis à correlação regional e análise de bacias.

Pelas razões expostas acima, fica claro que importantes questões tafonômicas, de caráter mais geral, podem ser suscitadas como, por exemplo: por que trilobites completos ou mesmo desarticulados parecem estar ausentes dos horizontes de rápida deposição (*obruption deposits*) reconhecidos para o Membro Jaguariaíva (Simões *et al.*, 1998a, b)?

Adicionalmente, a compreensão dos padrões de distribuição dos trilobites e outros macrofósseis de invertebrados, pelos diferentes tratos de sistemas de uma seqüência deposicional, ainda é irrisória. De fato, são poucos os trabalhos que relacionam padrões de preservação e seu ambiente deposicional (Brett & Baird, 1986; Speyer & Brett, 1986, 1991; Holland, 2001) e uma outra questão importante poderia ser suscitada: haveria diferenças nas assinaturas tafonômicas e paleoecológicas das ocorrências de trilobites e outros macroinvertebrados fósseis encontrados nas diferentes seqüências deposicionais da Formação Ponta Grossa, uma vez que seus sedimentos foram depositados em condições ambientais distintas ao longo de um ciclo transgressivo-regressivo (Assine *et al.*, 1994; Bergamaschi, 1999)?

1.2. OBJETIVOS

O presente estudo está fundamentado nos métodos e conceitos da tafonomia de alta resolução (Simões, 1998; Simões & Kowalewski, 1998) que, em combinação com dados paleoautoecológicos (Ghilardi, 1999), constituem importantes ferramentas na reconstrução paleoambiental, sendo amplamente complementares aos estudos de natureza sedimentológica e estratigráfica (Simões *et al.* 2002a, b, 2003). A hipótese a ser verificada, refere-se à variação nas assinaturas tafonômicas e paleoecologia dos trilobites e de outros macrofósseis de invertebrados da Formação Ponta Grossa, segundo sua posição junto às diferentes porções que caracterizam o Trato de Sistemas Transgressivo. Em particular, procura-se verificar se a tafonomia e paleoecologia de tais ocorrências é variável ou constante, em termos de suas assinaturas e guildas ecológicas, quando dados de fósseis de duas seqüências geneticamente similares,

mas que se sucedem na vertical, são analisados. Em teoria, por exemplo, dados comparados de Superfícies de Inundação Marinha temporalmente distintas deverão ser tafonomicamente similares, pois a despeito do tempo transcorrido, processos sedimentares e tafonômicos muito particulares ocorrem sob tais condições ambientais.

Para a verificação das hipóteses acima deverão ser cumpridos os seguintes objetivos específicos:

a- desenvolvimento de metodologia para o estudo da tafonomia comparada dos trilobites calmoniídeos e homalonotídeos da Formação Ponta Grossa que ocorrem em sucessão estratigráfica nas seqüências B e C (*sensu* Bergamaschi & Pereira, 2001), no Estado do Paraná;

b- descrição das concentrações fossilíferas de trilobites e outros macroinvertebrados fósseis que ocorrem em associação, no que se refere às assinaturas tafonômicas e qualidade de preservação (Fürsich & Oschmann, 1993) e suas feições sedimentológicas, estratigráficas;

c- estabelecimento da paleoautoecologia (modo de vida) das espécies de trilobites da Formação Ponta Grossa;

d- verificação da natureza, resolução temporal e tendências ecológicas nos diferentes depósitos fossilíferos encontrados ao longo dos tratos de sistemas estudados;

e- integração dos dados tafonômicos e paleoecológicos obtidos com os sedimentológicos e de estratigrafia de seqüências já disponíveis (Bergamaschi, 1999; Bergamaschi & Pereira, 2001), visando contribuir para o melhor entendimento das condições ambientais vigentes, durante a deposição de certos intervalos (seqüências B e C) da Formação Ponta Grossa.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. GEOLOGIA DA ÁREA

Na porção brasileira, a Bacia do Paraná cobre uma área maior que 1 milhão de Km², sendo preenchida por espessa seqüência sedimentar, predominantemente siliciclástica, Paleozóica e Mesozóica, também incluindo extensos horizontes basálticos de idade juro-cretácica, além de sedimentitos arenosos mais recentes (Terciário) (Petri & Fúlfaro, 1983). Essas rochas são incluídas em cinco grandes seqüências não conformacionais (Zalán *et al.*, 1991). As rochas pré-Carboníferas (Ordoviciano-Siluriano-Devoniano) dessa bacia são atribuídas às formações Alto Garças, Iapó, Vila Maria (Grupo Rio Avaí), Furnas e Ponta Grossa (Grupo Paraná). A Formação Ponta Grossa, contudo, foi depositada em período de reativação tectônica da bacia que proporcionou a formação de altos sindeposicionais no Eifeliano (Assine, 1999). Desse modo, a Formação Ponta Grossa foi depositada em duas sub-bacias: Apucarana, que abrange os sedimentitos depositados no Estado do Paraná e Alto Garças, que envolve os sedimentitos depositados nos estados de MS, MT e GO (Melo, 1988).

O conteúdo fossilífero da Formação Ponta Grossa, especialmente no que tange aos macrofósseis de invertebrados, é rico e bem conhecido a partir da clássica monografia de Clarke (1913a). Revisões posteriores confirmaram tratar-se de uma diversificada fauna bentônica, composta por trilobites (Popp, 1985; Carvalho *et al.*, 1987; Carvalho & Edgecombe, 1991; Popp *et al.*, 1996; Ghilardi & Simões, 2000, 2001a, b), conularídeos (Leme *et al.*, 2000, 2001; Rodrigues *et al.*, 2000a, b; Simões *et al.*, 2000a, 2001, 2002; Leme, 2002; Rodrigues, 2002), bivalves (Morsch, 1984a, b, 1986, 1987; Kotzian, 1995; Machado, 1999), tentaculídeos (Ciguel, 1989; Azevedo-Soares, 1999), gastrópodes e braquiópodes (Quadros, 1987; Bosetti, 1989a, b, c), entre outros.

Parece haver consenso entre os diversos autores que estudaram a Formação Ponta Grossa (Oliveira, 1912; Maack, 1947) de que esta unidade litoestratigráfica foi depositada em condições marinhas (Lange & Petri, 1967; Petri & Fúlfaro, 1983). Essas interpretações estão, grande parte, fundamentadas na presença de trilobites e outros invertebrados, tais como os braquiópodes e os equinodermas (ver revisão em Melo, 1985). No geral, durante a deposição da Formação Ponta Grossa, devem ter prevalecido condições de águas rasas (Lange & Petri, 1967) em torno de 50 metros

(Copper, 1977) ou 90 metros de profundidade (Ciguel, 1989). Divergências existem com respeito à salinidade das águas que, para alguns, deve ter sido normal (Copper, 1977) enquanto que relativamente baixa, para outros (Rodrigues & Quadros, 1976).

Quanto à idade da Formação Ponta Grossa, Lange (1967), Lange & Petri (1967) e Daemon *et al.* (1967), com base em quitinozoários, acritarcas e esporos, propuseram um zoneamento bioestratigráfico onde reconheceram 5 intervalos denominados, da base para o topo, de D₁, D₂, D₃, D₄ e D₅. O Membro Jaguariaíva está inserido no intervalo D₂, pertencendo ao Emsiano (Devoniano Inferior). O Membro Tibagi, por outro lado, está inserido no intervalo D₃ e tem idade Eifeliana (Devoniano Inferior/Médio) enquanto o Membro São Domingos está inserido no intervalo D₄, possuindo idade Eoeifeliana/Givetiana (Devoniano Médio) a Frasniana (Devoniano Superior). Entretanto, Boucot (1971), com base em microfósseis, em especial braquiópodes, posiciona a Formação Ponta Grossa entre o Emsiano e Givetiano. Tentaculídeos, por outro lado, delimitam a Formação Ponta Grossa entre o Lochkoviano e Frasniano (Ciguel, 1989). Dados estratigráficos mais recentes com base em microfósseis, porém, confirmam uma idade Neoeifeliano a Neofrasniano ao pacote sedimentar da Formação Ponta Grossa (Oliveira, 1997; Bergamaschi & Pereira, 2001). Grahn *et al.* (2000, 2002), fundamentados em dados obtidos em estudo de quitinozoários, confirmam uma idade Lochkoviana-Pragiana para o pacote da Formação Furnas além de idades Eoemsiana ou Neoeifeliana para a base e idade Eofrasniana, para o topo do pacote sedimentar da Formação Ponta Grossa, correspondente litoestratigraficamente ao Membro São Domingos. Alguns autores (Assine *et al.*, 1998; Assine, 2001), contudo, consideram a Formação Ponta Grossa como de idade Neoemsiana a Neofrasniana.

2.2. ARCABOUÇO ESTRATIGRÁFICO ADOTADO

O histórico tratamento litoestratigráfico (*e.g.*, Membros Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos) é ainda utilizado no estudo estratigráfico da Formação Ponta Grossa (*e.g.*, Assine *et al.*, 1994). Contudo, novas propostas, embasadas nos conceitos de estratigrafia de seqüências, também começam a ser empregadas nas bacias sedimentares brasileiras (vide Della Favera, 2000; Ribeiro, 2001, para exemplos). O estudo da Formação Ponta Grossa, mais recentemente, também está recebendo esse enfoque (Bergamaschi, 1999; Bergamaschi & Pereira, 2001; Assine, 2001). Preferiu-se, neste documento, utilizar os arcabouços estabelecidos para a Formação Ponta Grossa,

por Bergamaschi (1999) e Bergamaschi & Pereira (2001), por serem os únicos a trabalharem em nível de seqüências de terceira e, muitas vezes, em seções específicas, de quarta e quinta ordens. O detalhamento da coleta e o refinamento das análises tafonômicas dependem dessa escala de trabalho que se mostra a mais adequada para o teste das hipóteses aqui erigidas.

Assim, Bergamaschi (1999) e Bergamaschi & Pereira (2001) reconhecem 6 seqüências deposicionais de 3ª ordem para as formações Furnas e Ponta Grossa (fig. 2). Nesse contexto, os depósitos deltáicos, transicionais e marinho-raso (Seqüência A, Pridoliano a meso-Lochkoviano) da Formação Furnas constituem o Trato de Sistemas de Mar Baixo (TSMB), enquanto os depósitos de costa-a-fora e marinhos rasos dominados por ondas (Seqüência B, Meso-Lochkoviano a Neo-Emsiano), os corpos arenosos de costa-a-fora (Seqüências C e D, Neo-Emsiano a Eo-Eifeliano) e os depósitos de fundo mais protegidos (Seqüências E e F, Eo-Eifeliano a Neo-Frasniano) da Formação Ponta Grossa constituem o Trato de Sistemas Transgressivo (TST) (Bergamaschi, 1999; Bergamaschi & Pereira, 2001). Em termos de seqüências de 2ª ordem, os depósitos das formações Furnas e Ponta Grossa estão agrupados em uma mesma seqüência deposicional, sendo que os depósitos da Formação Ponta Grossa constituem um espesso Trato de Sistemas Transgressivos (Bergamaschi, 1999).

A seqüência A de Bergamaschi (1999), por exemplo, teria como correspondente litoestratigráfico a Formação Furnas. A seqüência B, de maneira geral, poderia ser correlacionada ao Membro Jaguariaíva, enquanto as seqüências C e D teriam como correspondente o Membro Tibagi. Finalmente, as seqüências E e F seriam correlacionáveis ao Membro São Domingos. A seqüência F, que corresponderia ao máximo de inundação destes tratos de sistema, não possui exposição em superfície. Bergamaschi (1999) e Bergamaschi & Pereira (2001), contudo, em suas interpretações, não consideram que os folhelhos do topo da Formação Ponta Grossa contêm intercalações de lentes arenosas indicando um provável sistema transgressivo/regressivo, como previamente proposto por vários autores (*e.g.*, Petri, 1948, Mello, 1988, Assine 2001). Apesar desse modelo de seqüências ser ainda discutido e não totalmente aceito pela comunidade científica (Assine, 2001, para outra interpretação em relação às idades dos depósitos, por exemplo), a escala de detalhamento dos afloramentos utilizados para a proposta das seqüências

Figura 2- Diagrama espaço-tempo para o intervalo "Furnas-Ponta Grossa", na sub-bacia Apucarana, associada a uma estimativa de variação relativa do nível do mar, segundo Bergamaschi (1999).

deposicionais (Bergamaschi, 1999) é a única cabível ao tipo de análise proposta nesse estudo.

2.3. SEÇÕES ANALISADAS

O material coletado provém, em grande parte, das mesmas seções geológicas estudadas por Bergamaschi (1999) e Bergamaschi & Pereira (2001) nos municípios de Jaguariaíva e Tibagi, Paraná (fig. 3). O arcabouço estratigráfico, conforme já explicado, segue o proposto por Bergamaschi (1999) e Bergamaschi & Pereira (2001) com pequenas alterações justificadas neste documento. São as seguintes as seções utilizadas neste estudo:

a- Seções 1 e 2 de Jaguariaíva, PR:

Foram analisados macrofósseis de invertebrados coletados em duas seções estratigráficas relacionadas ao Trato de Sistemas Transgressivos da Seqüência B (Bergamaschi & Pereira, 2001) da Formação Ponta Grossa, na região do município de Jaguariaíva, Paraná.

A seção aqui informalmente designada de 1 (fig. 4) situa-se ao longo da estrada de rodagem (PR-092) que liga os municípios de Jaguariaíva e Arapoti, entre os quilômetros 224 e 231,5. A seção é composta por um pacote de rocha de 100 metros de espessura de siltitos arenosos, bioturbados, por vezes intercalados por finas lentes de arenito fino (Lange & Petri, 1967). Nesse documento considera-se esse pacote como um Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B (*sensu* Bergamaschi & Pereira, 2001).

Acerca de 42 metros da base da seção colunar encontra-se um pacote com 20 metros de espessura de siltitos finos e argilitos escuros finamente laminados, por vezes bioturbados. O mesmo litótipo se repete entre os 75 e 110 metros da seção colunar. Ambos são interpretados, aqui, como Superfícies de Inundação Marinha (vide também Rodrigues, 2002). O pacote superior de argilitos é afossilífero.

Figura 3- Mapa de localização dos afloramentos estudados da Formação Ponta Grossa, mostrando a faixa de afloramentos devonianos, na borda leste da Bacia do Paraná.

Figura 4- Coluna estratigráfica da seção aflorante na estrada de rodagem Jaguariaíva-Arapoti (PR-092), entre os Km 224 e 231. Legenda: SIM= Superfície de Máxima Inundação; TST= Trato de Sistemas Transgressivo; SI= Superfície de Inundação Marinha; A= Argilito; S= Silito; AF= Arenito fino; AM= Arenito médio; AG= Arenito grosso. Os números, precedidos pela sigla Jr, se referem às quadrículas elaboradas ao longo da seção.

O contato inferior com a Seqüência A (Formação Furnas) aparentemente é transicional, apesar da cobertura vegetal presente prejudicar a observação das feições estratigráficas, sedimentológicas e tafonômicas. O limite superior com sedimentitos arenosos do Subgrupo Itararé é erosivo. Fósseis de trilobites são encontrados próximos dos níveis situados aos 31,4 e 46,2 metros, nas Superfícies de Inundação.

Anelli *et al.* (1997) e Simões *et al.* (1998a) descrevem depósitos de sufocamento (*obruption deposits*) para esta seção. Tais depósitos são caracterizados pela decantação rápida de sedimentos finos abaixo do nível de onda de tempestade de uma bacia, ocasionada pela grande ação energética de agentes esporádicos (tempestades). Em Jaguariaíva, esperiferídeos e lingulídeos são preservados em posição de vida (Anelli *et al.*, 1997 e Simões *et al.*, 1998a), como o esperado para esses depósitos.

A seção aqui designada 2 (fig. 5) corresponde aos sedimentitos aflorantes ao longo do ramal ferroviário Jaguariaíva-Arapoti, entre os quilômetros 2,2 e 6,0 desta ferrovia, correspondendo à seção tipo proposta por Lange & Petri (1967). Aqui, também, seu contato inferior com a Seqüência A (Formação Furnas) pode ser interpretado como transicional (Lange & Petri, 1967). Contudo, na interpretação de Bergamaschi (1999) e Bergamaschi & Pereira (2001), entre as seqüências A e B ocorre um limite erosivo associado a uma regressão forçada, de difícil reconhecimento em campo.

A Seqüência B aflorante logo acima da Formação Furnas (incluindo as camadas de transição) é constituída por siltitos arenosos cinza claro a cinza médio, entremeada com arenito muito fino amarelado que exhibe um aspecto mosqueado pela acentuada bioturbação que obliterou a trama original (Bergamaschi, 1999). A porção mediana da seção colunar (entre 27 e 100 metros) é caracterizada por siltitos arenosos cinza médio a escuro, laminado, por vezes contendo delgadas intercalações de arenito muito fino, podendo exhibir estratificação cruzada *micro-hummocky* (Bergamaschi, 1999). Finalmente, a porção superior da seção colunar é composta por argilitos finos, por vezes folhelhos, cinza escuro a negro, finamente laminados (Bergamaschi, 1999) (fig. 5).

Figura 5- Coluna estratigráfica da seção aflorante ao longo do ramal ferroviário Jaguariaíva-Arapoti, entre os Km 2,2 e 6,0. Legenda: SIM= Superfície de Máxima Inundação; TST= Trato de Sistemas Transgressivo; SI= Superfície de Inundação Marinha; A= Argilito; S= Siltito; AF= Arenito fino; AM= Arenito médio; AG= Arenito grosso. Os números, precedidos pela sigla Jt, se referem às quadrículas elaboradas ao longo da seção. (Modificado de Bergamaschi, 1999).

De fato, a seção 2 de Jaguariaíva apresenta quatro parasseqüências granocrescentes ascendentes de terceira ordem (estabelecidas com critérios litológicos e geoquímicos), em 113 metros de espessura de rocha aflorante (Bergamaschi, 1999) (fig. 5). Coletas foram realizadas ao longo da seção (veja quadrículas confeccionadas em item 2.7), sendo que os trilobites são encontrados, preferencialmente, nas porções basais (SI) e medianas das parasseqüências.

Figura 6- Micro-hummockies associados aos sedimentos basais e medianos das parasseqüências da seção 2 de Jaguariaíva, PR.

Os siltitos arenosos escuros encontrados a 33 e 45 metros correspondem a limites entre parasseqüências (Superfícies de Inundação Marinha), enquanto os siltitos arenosos apresentam evidências de ações de ondas como estratificações cruzadas do tipo *micro-hummockies* (fig. 6). A parte superior da seção (74 a 86 metros do contato com a seqüência A), constituída por argilitos e folhelhos finamente laminados, escuros, oleígenos, com presença de nódulos calcáreos-argilosos e níveis com presença de pirita, representa a Superfície de Máxima Inundação (SIM) da Seqüência B e não possui registro de fósseis de trilobites.

Ambas seções de Jaguariaíva (seções 1 e 2), que representam depósitos da Seqüência B, apesar de estarem relativamente próximas (cerca de 1,0 quilômetro), não são facilmente correlacionáveis. A região é marcada por intensa atividade tectônica pretérita geradora de falhas (Petri, 1948), dificultando correlações litoestratigráficas fidedignas. Adicionalmente, as associações fossilíferas encontradas nas duas seções são distintas (trilobites homalonotideos, típicos da seção 1 não são encontrados pela seção 2, por exemplo) aumentando a dificuldade de correlação. Desse modo, o material fossilífero analisado e coletado na seção 1 é apenas considerado para as análises tafonômicas mais gerais. A presença de depósitos de sufocamento (depósitos distais formados pela decantação de finos) ainda permite classificá-los como sedimentitos depositados próximos à Superfícies de Inundação, porém, sem correlação estratigráfica evidente com depósitos coevos da seção 2.

b) Seção Tibagi, PR

A seção estudada refere-se aos afloramentos encontrados no quilômetro 60 da PR-340 (Castro-Tibagi), na entrada de Tibagi e pelos afloramentos da estrada que parte de Tibagi em direção a NW, rumo a Telêmaco Borba. Esta, aflorante por 15 quilômetros da estrada, possui cerca de 240 metros de espessura e foi utilizada por Bergamaschi & Pereira (2001) para definir, em superfície, as seqüências B, C e D da Formação Ponta Grossa, nessa região. Na seção colunar aqui utilizada (fig. 7), afloram rochas das seqüências B e C da Formação Ponta Grossa. O controle estratigráfico das ocorrências fóssilíferas da Seqüência D é difícil de ser estabelecido, pois vários diques recortam os sedimentitos dos perfis estudados, indicando possíveis falhas. Desse modo, na presente pesquisa, preferiu-se amostrar as ocorrências das seqüências B e C, onde tem-se melhor controle estratigráfico, que servirão de termos comparativos aos dados já obtidos e previamente analisados para a Seqüência B, aflorante, como já visto, em Jaguariaíva, Paraná.

A seção inicia-se com o contato erosivo com a Formação Furnas, subjacente. Seguem-se sedimentitos sílticos e argilosos, pouco bioturbados, da porção basal do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B aflorante (Bergamaschi, 1999) (fig. 7). Esse pacote possui cerca de 70 metros e é constituído por 2 ciclos com predominância de siltitos arenosos, capeados por folhelhos. Fósseis de trilobites são encontrados a 20 metros, na primeira Superfície de Inundação Marinha e 65 metros nos sedimentitos representativos da Superfície de Máxima Inundação. Acima da SIM aflora um pacote de cerca de 20 metros constituído de siltitos arenosos, por vezes bioturbados, mascarando a laminação original pertencente ao Trato de Sistemas de Mar Alto da Seqüência B. Esse pacote apresenta granocrescência ascendente que culmina com a camada, de difícil reconhecimento, de arenitos grossos interpretados como regressivos (Bergamaschi, 1999) (fig. 8). Essa porção superior da Seqüência B é afossilífera.

Figura 7- Coluna estratigráfica parcial da seção aflorante entre os municípios de Tibagi e Telêmaco Borba, PR. Legenda: Seq.= Sequência; SIM= Superfície de Máxima Inundação; TST= Trato de Sistemas Transgressivo; SI= Superfície de Inundação Marinha; TSMA=Trato de Sistemas de Mar Alto; A= Argilito; S=Siltito; AF= Arenito fino; AM= Arenito médio; AG= Arenito grosso. Os números, precedidos pela sigla Ti, se referem às quadrículas elaboradas ao longo da seção. (Modificado de Bergamaschi, 1999).

Figura 8- Limite entre as seqüências B e C da Formação Ponta Grossa aflorante na estrada que parte de Tibagi em direção a NW, rumo a Telêmaco Borba (A). Reparar no detalhe do contato (B) o pacote sedimentar arenoso que limita as seqüências.

Siltitos arenosos bioturbados, intercalados por finas camadas lenticulares de argilitos, são encontrados aos 90 metros e representam a Seqüência C. Essa Seqüência apresenta a 140 metros do contato com a Formação Furnas sua Superfície de Máxima Inundação, com cerca de 10 metros de espessura, composta predominantemente por argilitos-siltitos arenosos. Fósseis de *Orbiculoidea*, lingulídeos e possíveis *Sphenotallus* são encontrados apenas na Superfície de Máxima Inundação.

2.4. MORFOLOGIA GERAL DE TRILOBITES

Os caracteres morfológicos de trilobites utilizados neste documento seguem os propostos e descritos por Whittington (1997), na segunda revisão do *Treatise of Invertebrate Paleontology* de Trilobites. Estes se referem, principalmente, a características cefálicas que são as diagnósticas quando da análise taxonômica.

A figura 9 mostra os principais caracteres encontrados na porção dorsal mineralizada da cutícula (exoesqueleto quitinoso) de um trilobite calmoniídeo na sua forma ontogenética holáspida. Todas as feições descritas podem também ser utilizadas para trilobites homalonotídeos, uma vez que ambos os grupos pertencem à Família Phacopidea.

De maneira geral, o exoesqueleto é dividido em articulações transversais que separam um grupo de somitos fundidos na porção anterior (céfalo), uma série de segmentos formando o tórax e um grupo de somitos também fundidos na porção posterior (pigídio). Entende-se aqui como somito (ou metâmero ou ainda esclerito) cada parte segmentada com origem embrionária distinta (Stormer, 1959).

O céfalo possui forma triangular muitas vezes apresentando proeminências em seus vértices denominadas espinhos (espinho frontal e espinhos genais). É no céfalo que encontramos, na sua região axial, a glabella (fig. 9) limitada posteriormente pelo anel occipital. Ainda no céfalo encontramos os olhos do artrópode e sua gena. Esta pode ser dividida pela sutura facial que limita a fixígena (porção mais interna) e a librígena (porção mais externa), sendo esta última relacionada ao evento de muda do organismo (os calmoniídeos e homalonotídeos são exceções como será visto posteriormente). Na porção ventral do céfalo ainda é possível distinguir uma dobra da região anterior cefálica que reveste a boca do organismo. O hipóstoma, com sua importante relação ecológica, que será discutida mais à frente, pode ser fundido a dobra cefálica ou ter sua ligação mais flexível, o que, em muitos casos, não permite sua preservação associada ao corpo principal do artrópode.

O tórax é formado pela união de vários segmentos torácicos limitados pelos sulcos interanelares. O gênero homalonotídeo *Burmeisteria*, utilizado nesse estudo, possui 11 segmentos torácicos em sua forma adulta, enquanto os calmoniídeos, de maneira geral, apresentam 13 segmentos torácicos em sua forma adulta.

Finalmente, o pigídio é formado por somitos de número variável e fundido. Em alguns casos, é possível distinguir na porção terminal do organismo um espinho pigidial com importância na classificação sistemática do grupo dos calmoniídeos.

Figura 9- Esquema geral da morfologia de um trilobite calmoniídeo. Retirado de Whittington (1997).

2.5. MATERIAL DE ESTUDO

O material de estudo inclui cerca de 660 espécimes de trilobites, englobando os espécimes coletados ao longo das exposições de rochas das seqüências B e C (111 espécimes), bem como os exemplares já depositados em coleções científicas (549 exemplares). Preferiu-se separar estes em dois grandes grupos: homalonotídeos e calmoniídeos, seguindo sua divisão sistemática no nível hierárquico de família (veja exemplos desta metodologia em Speyer & Brett, 1986; Westrop & Rudkin, 1999 e Sandford, 2000). Ambas as famílias pertencem à Ordem Phacopida.

No material estudado, a Família Homalonotidae é representada por um gênero monoespecífico (*Burmeisteria notica*) caracterizado por ser uma forma expandida, achatada que se adelga rapidamente e bruscamente em sua metade posterior; com lobo axial extremamente largo e com sulcos dorsais muito fracos, com exceção do céfalo (Harrington *et al.*, 1959). Por sua vez, a família Calmoniidae, na Formação Ponta Grossa, está representada por 9 gêneros: *Acaste*, *Bainella*, *Paracalmonia*, *Dalmanites*, *Gamonedaspis*, *Calmonia*, *Pennaia*, *Tibagya*, *Metacryphaeus* (Jell & Adrain, 2003; Ghilardi & Simões, no prelo). O material estudado é de difícil reconhecimento, em termos de espécies, devido ao estado de preservação, em geral com alto índice de desarticulação (veja Popp, 1985; Carvalho & Edgecombe, 1991). Contudo, todos calmoniídeos apresentam exoesqueleto tipicamente compacto de pequeno a médio porte, com o céfalo subtriangular e pigídio curto, mostrando tendência ao desenvolvimento de processos espinais (Harrington *et al.*, 1959).

A taxonomia dos calmoniídeos e homalonotídeos, entretanto, não é o escopo deste trabalho (veja Best & Kidwell, 2000) por esse motivo e considerando:

a- a impossibilidade, muitas vezes, de classificar os fósseis em níveis sistemáticos inferiores a gêneros, devido à conservação dos mesmos;

b- a irrelevância desse nível de detalhamento para o estudo tafonômico (Speyer & Brett, 1986; Sandford, 2000; Best & Kidwell, 2000).

Nas análises tafonômicas aqui realizadas, seus restos foram categorizados nesses dois grupos. Além dos trilobites, cerca de 2300 fósseis de braquiópodes dos sub-filos Linguliformea e Rhynchonelliformea, bivalves, gastrópodes, tentaculídeos e conulários foram coletados, analisados e utilizados, quando apropriado, como complemento às análises tafonômicas aqui apresentadas. Preferiu-se e utilizou-se aqui,

também, a nomenclatura genérica desses táxons, segundo recomendações em Best & Kidwell (2000).

2.6. COLEÇÕES EXAMINADAS

Todo material coletado para elaboração deste documento foi depositado na Coleção Científica de Fósseis do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva do Instituto de Biociências da UNESP/Botucatu (385 exemplares com a sigla DZP). Também foram utilizados espécimes previamente depositados nessa instituição.

Adicionalmente, coleções científicas de várias instituições de pesquisa foram também examinadas. Contudo, apenas para a quantificação dos modos de preservação para o estabelecimento de classes tafonômicas pode ser empregado, pois muitos dados estratigráficos, sedimentológicos e tafonômicos, relevantes à pesquisa em desenvolvimento, não puderam ser resgatados, a partir dessas coleções.

Foram as seguintes, as coleções utilizadas na pesquisa deste documento:

a- coleção Científica de Paleontologia do Departamento de Geologia Sedimentar do Instituto de Geociências da USP, com 57 exemplares (sigla GP/1E);

b- coleção Científica do Departamento de Geociências da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), com cerca de 30 exemplares (sem catalogação);

c- coleção Paleontológica do Laboratório de Geociências da Universidade de Guarulhos/SP, com 134 exemplares (sigla TPg);

d- coleção do Museu da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM/RJ) com 81 exemplares (sigla DGM-I ou DNPM-I);

e- coleção particular de trilobites do Prof. Élvio Bosetti da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG/PR), com 26 exemplares (sem catalogação).

2.7. METODOLOGIA DE COLETA

Segundo Simões & Ghilardi (2000), a mistura temporal e espacial entre fósseis é um dos principais fatores que podem conduzir a erros em análises paleoambientais. O protocolo tafonômico proposto por Simões & Ghilardi (2000) padroniza alguns dos procedimentos de campo e laboratório, podendo ser adaptado, segundo o escopo da pesquisa e escala de análise. Por exemplo, Simões & Ghilardi (2000), a partir de exemplos de coletas de bivalves no Permiano da Bacia do Paraná, propõem a coleta, ainda em campo, de blocos orientados. No caso da Formação Ponta Grossa, não há

feições bi ou tridimensionais (lentes ou camadas) com concentrações fossilíferas bem definidas. Preferiu-se, assim, a utilização de quadrículas de coleta como explicado abaixo.

Foram confeccionadas 27 quadrículas, conforme tabela 1. Cada quadrícula, na verdade, é a delimitação de um volume de rocha, extraído do afloramento, tendo as seguintes dimensões: 3 metros de largura, por 2 metros de altura e 20 centímetros de profundidade, compreendendo, assim, um total de 1,2 metros cúbicos. Esse volume de rocha coletada tem que se manter constante independentemente do posicionamento espacial do afloramento, ou seja, estando o afloramento numa parede vertical (fig. 10A), numa parede inclinada (fig. 10B) ou mesmo numa superfície horizontal (fig. 10C). Vale lembrar que, a princípio, a coleta visa volume de rocha e não período de tempo de deposição pois, muitas vezes, como no caso de Superfícies de Inundação, os estratos representam superfícies temporalmente condensadas.

Dessa maneira, as quadrículas foram posicionadas dentro do arcabouço estratigráfico pré-estabelecido e seguido nesse trabalho (Bergamaschi, 1999), de modo que abrangesse a maior quantidade possível de variações dentro dos tratos de sistemas estabelecidos. Contudo, muitas vezes, em campo, é impossível delimitar quadrículas nesses tratos de sistemas específicos devido à precariedade da preservação do afloramento ou por cobertura vegetal. Assim, aqui, as seqüências B e C (Bergamaschi & Pereira, 2001) possuem todos seus tratos, assim como suas superfícies de inundação registrados e amostrados, quando possível de fazê-lo em superfície.

Os dados extraídos dessas quadrículas, de fato, registram as variações ambientais nos processos tafonômicos ocorridas ao longo dos Tratos de Sistemas Transgressivos e Tratos de Sistemas de Mar Alto, aqui abordados (veja discussão mais adiante). Dentro das quadrículas a coleta dos macrofósseis de invertebrados é realizada centímetro a centímetro (fig. 10) tanto na vertical, como na horizontal. Para cada macrofóssil coletado é anotada em apostilas sua posição tridimensional na quadrícula assim como seus dados tafonômicos e paleoecológicos para posterior descrição no laboratório (veja também Bosetti, 2004 para metodologia similar).

Tabela 1- Quadriculas confeccionadas pela Formação Ponta Grossa, com suas principais feições associadas.

Denominação da quadricula	Seção Correspondente	Localização pelo Trato de Sistemas	Comentários
Jr01	Seção 1, Jaguariaíva, Paraná	Superfície de Inundação da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Presença de trilobitas homalonotídeos
Jr02	Seção 1, Jaguariaíva, Paraná	Superfície de Inundação da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Presença de trilobitas homalonotídeos
Jr03	Seção 1, Jaguariaíva, Paraná	Superfície de Inundação da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Grande quantidade de trilobitas homalonotídeos. Presença de depósitos de sufocamento preservando associações corpo-sustentadas de Esperiferídeos
Jr04	Seção 1, Jaguariaíva, Paraná	Superfície de Inundação da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Presença de trilobitas homalonotídeos
Jt01	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Porção mediana da primeira parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Próxima ao limite com a Seqüência A (Formação Furnas) apresenta poucos fósseis, porém com boa diversidade de braquiópodes.
Jt02	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Superfície de Inundação da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Representa uma superfície de inundação indicada por Bergamaschi (1999), por dados geoquímicos. Única quadricula da seção onde a fauna de detritívoros é superior a de suspensívoros. Primeiro registro de trilobitas pela seção.
Jt03	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Porção inferior da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Nítido aumento da fauna de detritívoros com queda do número de organismos suspensivos. Presença de trilobitas
Jt04	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Porção superior da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Acentuada queda do número de organismos suspensívoros e detritívoros.
Jt05	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Superfície de Inundação da terceira parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Novo aumento na abundância e diversidade fóssilífera inclusive com presença de bivalves escavadores de infauna detritívoros. Presença de trilobitas, sendo a quadricula com maior quantidade desses artrópodes.
Jt06	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Porção inferior da terceira parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Pequena diminuição na abundância de fósseis neste ponto. Presença de lentes centimétricas arenosas com conchas de <i>Australocoelia</i> . Presença de trilobitas
Jt07	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Porção superior da terceira parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Nível próximo a Superfície de Inundação. Presença de conulariídeos em depósitos de sufocamento. Presença de trilobitas.
Jt08	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Porção superior da terceira parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Nível próximo a Superfície de Inundação. Presença de conulariídeos em depósitos de sufocamento. Presença de trilobitas.
Jt09	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Superfície de Inundação da quarta parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Novo aumento na diversidade fóssilífera, sendo a quadricula com maior abundância de fósseis. Presença de lentes centimétricas arenosas com conchas de <i>Australocoelia</i> . Último registro de trilobitas pela seção.
Jt10	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Porção inferior da quarta parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Diminuição acentuada na abundância da fauna fóssilífera prevalecendo <i>Lingula</i> e <i>Australocoelia</i> .
Jt11	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Porção média da quarta parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Fauna pobre e pouco diversificada
Jt12	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Fauna pobre e pouco diversificada
Jt13	Seção 2, Jaguariaíva, Paraná	Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Ausência de fauna fóssilífera
Ti01	Seção Tibagi, Paraná	Porção mediana da primeira parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Próximo ao contato com a Formação Furnas subjacente. Baixa abundância fóssilífera
Ti02	Seção Tibagi, Paraná	Superfície de Inundação da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Grande quantidade de trilobitas associados a organismos de epifauna suspensívora livre (<i>Australocoelia</i>). Presença de trilobitas calmoniídeos e homalonotídeos
Ti03	Seção Tibagi, Paraná	Porção mediana da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Sedimentito com certo grau de bioturbação. Presença apenas de <i>Australocoelia</i>
Ti04	Seção Tibagi, Paraná	Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Grande quantidade de trilobitas associados a organismos da epifauna suspensívora livre e lingulídeos. Presença de trilobitas calmoniídeos e homalonotídeos
Ti05	Seção Tibagi, Paraná	Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B	Diminuição brusca da quantidade de fósseis
Ti06	Seção Tibagi, Paraná	Porção mediana do Trato de Sistemas de Mar Alto da Seqüência B	Ausência de fauna fóssilífera. Sedimentito altamente bioturbado
Ti07	Seção Tibagi, Paraná	Porção mediana da primeira parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência C	Baixa diversidade de organismos
Ti08	Seção Tibagi, Paraná	Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência C	Presença apenas de organismos de esqueleto quitino-fosfático (<i>Lingula</i> e <i>Orbiculoidea</i>)
Ti09	Seção Tibagi, Paraná	Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência C	Presença apenas de organismos de esqueleto quitino-fosfático (<i>Lingula</i> e <i>Orbiculoidea</i>)
Ti10	Seção Tibagi, Paraná	Porção mediana do Trato de Sistemas de Mar Alto da Seqüência C	Baixa diversidade de organismos com presença maciça de organismos vageis, carnívoros e com esqueleto carbonáticos (<i>Tentaculites</i>)

A

B

C

Figura 10- Metodologia de coleta fóssilífera utilizada na confecção das diferentes quadriculas pelas seções. A= delimitação da quadricula de 3m de largura, 2m de altura e 20cm de profundidade. B= Início da coleta de dados tafonômicos e paleoecológicos dos fósseis encontrados na quadricula. C= término da coleta de dados.

2.8. BANCO DE DADOS

2.8.1 Tratamento e Avaliação de Caracteres

Em laboratório, esses dados são transferidos a planilhas eletrônicas Excel, onde as informações dos fósseis são registradas em ordem crescente em relação ao seu aparecimento na quadrícula. Em alguns casos, fez-se necessário a preparação física e química do fóssil, seguindo metodologia adequada descrita na literatura (Rocha-Campos, 1969; Mendes, 1988; Simões, 1992; Anelli, 1994), sendo usuais ao tipo de estudo proposto.

Para os cerca de 3000 espécimes de diferentes grupos de fósseis coletados foram reunidos até, quando possível, 60 informações tafonômicas e paleoecológicas individualizadas. Nenhum táxon ou informação é renegado nesse processo. Essas informações são divididas em 5 grandes grupos para facilitar a compreensão, quais sejam: dados de coleta e estratigráficos; dados taxonômicos; dados sedimentológicos; dados paleoautoecológicos e, dados tafonômicos. Dessa maneira, tem-se um controle da disposição espacial e temporal dos fósseis, assim como de atributos tafonômicos e paleoecológicos.

A seguir são listados os grandes grupos de informações com os complementos possíveis de serem realizados (caracteres):

1- Dados de Coleta e Estratigráficos

Nesse grande grupo obtêm-se os dados referentes à data de coleta; posição estratigráfica (em metros) da quadrícula analisada em relação ao perfil total; posição (em centímetros) do fóssil no interior da quadrícula e o posicionamento deste fóssil num contexto de tratos de sistemas.

2- Dados Taxonômicos

O gênero ao qual o fóssil pertence é determinado nesse grupo. Nesse contexto, os seguintes gêneros são discernidos: *Australocoelia*, *Schuchertella*, *Australospirifer*, *Orbiculoidea*, *Lingula*, *Calmonia*, *Burmeisteria*, *Tentaculites*, *Grammysioidea* e *Nuculites*. Adicionalmente, os táxons hierarquicamente maiores, aos quais esses gêneros pertencem, também são registrados para análises tafonômicas posteriores dos grandes grupos taxonômicos. Assim, os táxons braquiópodes articulados; braquiópodes inarticulados; bivalves; trilobites; conulários; tentaculites; equinodermatas e gastrópodes também são considerados para análise.

3- Dados Paleoautoecológicos

A classificação feita aqui segue, em grande parte, às diferenciações em guildas ecológicas proposta por Aberhan (1994). Desse modo, grandes grupos ecológicos são diferenciados. Esse fato pode simplificar as análises, pois distingue não a taxonomia, mas os hábitos ecológicos dos táxons e, conseqüentemente, ambientes preferenciais de vida. Não se deve esquecer, entretanto, que esse agrupamento é taxonomicamente artificial e os animais desses conjuntos são, na maior parte das vezes, polifiléticos entre si. As guildas descritas são:

- animais suspensívoros de infauna rasa a moderadamente profunda (alguns bivalves anomalodesmatas e *Lingula* sp.) (IRMP-S);
- animais detritívoros de infauna rasa (alguns bivalves nuculóides) (IR-D);
- animais suspensívoros de infauna profunda (alguns bivalves) (IP-S);
- animais suspensívoros endobissados (semi-infauna) (alguns bivalves) (SIEN-S);
- animais suspensívoros epibissados (alguns bivalves) (Ep-S);
- animais suspensívoros de epifauna livre (e.g., *Australocoelia* sp., *Schuchertella* sp., *Australospirifer inheringe*, *Orbiculoidea* sp.) (EL-S);
- animais suspensívoros de epifauna sésil (e.g., *Conularia quichua*) (ES-S);
- animais detritívoros e herbívoros de epifauna móvel (e.g., trilobites, gastrópodes, *Tentaculites* sp.) (EV-D/H);
- animais carnívoros de epifauna móvel (alguns equinodermatas asteracea) (EV-C).

4- Dados Tafonômicos

Os dados referentes à bioestratinomia e à diagênese, quando possíveis, são aqui catalogados. Esses dados podem indicar se o espécime coletado, por exemplo, estava completo ou fragmentado. No caso de organismos produtores de bioclastos, como nos bivalves e nos braquiópodes, a convexidade dos clastos, se para cima (CC) ou se para baixo (CB), é obtida. Ainda, no caso de organismos com conchas, é registrado se o fóssil foi preservado com sua valva pedial ou braquial (no caso de braquiópodes); com sua valva direita (RV) ou esquerda (LV) (no caso de bivalves), se o organismo estava articulado fechado ou aberto; se estava em posição de vida (autóctone, *sensu* Kidwell *et al.*, 1986); se o clasto está concordante, perpendicular ou

obliquo em relação ao acamamento e, finalmente, quando encontrado em acumulações, se está aninhado ou empilhado (*stacked*). Para organismos univalves (e.g., tentaculites) são ainda coletados, quando presentes, os dados referentes à sua distribuição azimutal em planta preferencial (unimodal ou bimodal) e se estão apresentando padrão de encaixe (*telescoping*) entre as conchas. Finalmente, dados tafonômicos dos trilobites também são coletados. Padrões de preservação (enrolados, rasgados, céfalo, tórax, pigídio, tóraco-pigídio (T/P), céfalo-tórax (C/T) e somitos), identificação de hipóstoma no exemplar e se esse exemplar é uma muda ou indivíduo completo são os dados de registro para esses artrópodes.

2.8.2 Análises Estatísticas

Adicionalmente, análises qualitativas e quantitativas (veja para exemplos em estudos fossilíferos Kowalewski, 1996a, b; Simões & Kowalewski, 1998a, b) foram realizadas nos dados coletados em campo. Os gráficos empregados no estudo foram confeccionados a partir do programa Excel 2000, utilizando o banco de dados (planilhas eletrônicas) geradas em campo e laboratório.

Também foi utilizada análise estatística multivariada através de pacotes estatísticos (SAS). Utilizou-se a técnica exploratória de análise de agrupamento, com a metodologia de Ward, para o agrupamento de características dentro de cada seção e SLM (*Single Linkage Method*), no caso de agrupamentos entre quadrículas de diferentes seções. A estratégia utilizada é a SAHN (Seqüencial-Aglomerativo-Hierárquico-Não Superpostos), com algoritmo SLM e coeficiente de distância euclidiana.

As quadrículas foram analisadas formando seus agrupamentos DENTRO de cada seção e ENTRE as seções. Para isso, separaram-se grupos de estudos principais, a saber:

- a- grupo com dados taxonômicos de gênero;
- b- grupo com dados taxonômicos de grandes níveis hierárquicos;
- c- grupo com dados de guildas;
- d- grupo com dados tafonômicos gerais;
- e- grupo com dados tafonômicos exclusivos de trilobites.

Nesses grupos foram utilizadas as variáveis dos fósseis como caracteres e as quadrículas como unidades de análise (unidades taxonômicas operacionais). As

análises de quadrículas DENTRO de cada seção utilizaram apenas o grupo de dados tafonômicos gerais e o de guildas, devido a uma maior representatividade desses com a análise utilizada.

Alguns problemas relacionados à polarização de caracteres para análise de DENTRO de cada quadrícula foram encontrados. Os caracteres taxonômicos ou de guildas não apresentaram dificuldades para serem utilizados. Entretanto, os caracteres referentes à tafonomia dos espécimes tiveram que ser reinterpretados. De fato, tais caracteres não são universais para os elementos utilizados. Por exemplo, presença de valvas esquerdas ou direitas só pode ser relatada a espécimes do grupo Bivalvia. Desse modo, preferiu-se polarizar os caracteres da seguinte maneira:

Variáveis braquiópodes:

(articulado) < (braquial CB < braquial CC) < (pedicular CB < pedicular CC)

Variáveis bivalves:

(articulado) < ((LV e/ou RV CB) < (LV e/ou RV CC))

Variáveis trilobites:

(completo) < (C/T e T/P) < (céfalo e tórax e pigídio) < (somitos)

Variáveis comuns:

(posição de vida) < (desarticulado concordante < desarticulado perpendicular < desarticulado obliquo) < (fragmentado qualquer situação)

Tal fato permitiu agrupar, de maneira mais consistente, o conjunto de caracteres na análise final, além de refletir, de maneira simplista, os estados tafonômicos em relação à energia geradora do meio deposicional e o tempo de exposição, pré-soterramento, do bioclasto.

Ainda assim, a seção 1 de Jaguariaíva não pode ser estudada, em algumas análises, com a metodologia de análise multivariada proposta. Isso ocorreu devido ao baixo número de unidades taxonômicas operacionais (OTU), ou seja, com as quatro quadrículas dessa seção não é possível estabelecer relações fidedignas entre as variáveis estudadas. Contudo, por serem todas as quadrículas posicionadas numa Superfície de Inundação Marinha (SI) do TST da Sequência B, não houve restrições de seu uso nas relações com as outras quadrículas de outras seções.

3. RESULTADOS

3.1. TAFONOMIA COMPARADA

3.1.1 Tafonomia de trilobites, uma revisão da literatura

Guardadas as devidas proporções, os trilobites estão para a paleontologia de invertebrados, como os dinossauros para a paleontologia de vertebrados. Grande é o interesse pelo grupo que, desde os primórdios da paleontologia, recebe atenção especial de estudiosos. Contudo, os principais trabalhos referentes a esse grupo no último século primaram, basicamente, pela descrição puramente sistemática dos fósseis (veja, para exemplos, Harrington *et al.*, 1959), sendo renegado ao segundo plano, muitas vezes, o contexto evolutivo e ecológico do grupo.

A tafonomia de artrópodes, de maneira geral, é bem explorada pela literatura. Plotnick (1990) e Mikulic (1990) relatam que a história de preservação dos artrópodes pode ser delineada, basicamente, em uma seqüência de fatores (seqüência de desarticulação):

- a- morte (ou ecdise), com a introdução da cutícula do organismo como uma partícula sedimentar no sistema de deposição;
- b- deterioração das partes moles do organismo por agentes necrolíticos e bacterianos;
- c- desarticulação dos escleritos e somitos com a dissociação do indivíduo em grupos de escleritos;
- d- desintegração química e biológica dos escleritos, como função de fatores ambientais de dissolução e/ou bioerosão;
- e- alteração diagenética dos restos.

Adicionalmente, Brett & Baird (1986) e Speyer (1987) sugerem que a desarticulação de artrópodes ocorre rapidamente, em cerca de duas semanas após a muda devido à separação mecânica, decomposição bacteriana ou por ação de macrofauna bioturbadora. Mikulic (1990) complementa os fatores de desarticulação com a inclusão de organismos predadores.

Os trilobites podem ser considerados fósseis ideais para análises tafonômicas, pois seu exoesqueleto segmentado (esqueleto multielemento, Brett & Baird, 1986) é constituído por escleritos com forma, densidade e tamanho distintos (Westrop & Rudkin, 1999). Além disso, os trilobites ocupam diversos ambientes siliciclásticos ou carbonáticos de águas rasas a profundas, apresentando-se preservados de diferentes

maneiras, refletindo, assim, histórias tafonômicas distintas (veja Speyer & Brett, 1986, para ocorrências do Grupo Hamilton). Speyer & Brett (1986), por exemplo, enfaticamente discutem que esqueletos multielementos articulados são excelentes indicadores do grau de energia do meio. É importante ressaltar, entretanto, que mesmo em condições de baixa energia é possível encontrar concentrações de organismos, com esqueleto multielemento desarticulado, formadas, exclusivamente, por mudas (exúvias).

No caso dos trilobites, o controle tafonômico, tanto da carcaça como de restos de mudas, parece estar basicamente relacionado a quatro fatores (Speyer, 1991):

- a- químicos (tanto ambiental como esquelético);
- b- comportamentais (modo de vida, padrão de muda etc.);
- c- sedimentológicos (aspectos de energia da corrente, taxas de sedimentação e bioturbação);
- d- morfológicos (incluindo aspectos de *Bauplan* com diferentes respostas a agentes extrínsecos).

A relação entre esses quatro fatores constitui as complexas respostas tafonômicas apresentadas pelas carapaças de artrópodes (inclusive trilobites) em diferentes tipos de ambientes sedimentares. Contudo, em relação especificamente a estes fatores tafonômicos (Speyer, 1991), o grupo dos trilobites apresenta escasso material na literatura. O primeiro registro da tentativa de relacionar padrões de preservação às mudanças do ambiente de deposição e a processos comportamentais do grupo foi feito por Henningsmoen (1975), que consegue identificar mudas (exúvias) desses artrópodes no registro fóssil. De fato, Speyer (1985) também identifica exúvias de trilobites Phacopidae do Grupo Hamilton e considera, muitas vezes, que o registro fóssil desses organismos não representa o retrato de vida dos mesmos, pois na mistura entre mudas e carcaças o número original de indivíduos da comunidade é alterado.

Muitos padrões tafonômicos observados em trilobites são decorrentes de sua estrutura comportamental. Babcock & Speyer (1987) e Speyer (1988), por exemplo, descrevem padrões de enrolamento em Phacopidae associados às condições redutoras do ambiente de águas mais profundas onde esses organismos viviam e foram preservados. Muitos grupos de trilobites, entretanto, são incapazes de apresentar o comportamento de enrolamento devido a sua morfologia, como é o caso dos trilobites agnostidas. É possível, contudo, identificar ambientes de sedimentação

redutores através de análises geoquímicas das rochas que contêm os fósseis. Schovsbo (2001), utilizando-se de tal metodologia, indica que agrupamentos de trilobites olenídeos e agnostidas de idade ordoviciana da República Tcheca, apesar de não possuírem indivíduos enrolados, contêm elementos mortos e preservados em condições redutoras.

O comportamento de muda dos trilobites, muitas vezes, também é preservado no registro fóssil. Speyer e Brett (1985), utilizando mudas de phacopídeos formando agregados monoespecíficos e com a mesma ontogenia, em depósitos de sufocamento típicos, concluem que, analogamente a artrópodes atuais, essas concentrações seriam o registro de um evento coletivo de ecdise prévio a uma copulação em massa.

De fato, esse comportamento gregário parece ter sido comum entre os vários grupos de trilobites, independentemente do ambiente no qual viviam. Westrop & Rudkin (1999), por exemplo, descrevem escleritos de trilobites Scutelluínos e Illaenídeos recifais (veja Slavickova, 1999, para outro exemplo com Illaenídeos) em concentrações sugestivas desse comportamento. Suzuki & Bergstrom (1999), por outro lado, relatam em carbonatos pequenas cavidades com grande concentração de Proetídeos que, provavelmente, as utilizavam em períodos de ecdise. Outro exemplo é o de Karim & Westrop (2002) que descrevem em dois horizontes, relacionados a depósitos de sufocamento, concentrações de Asaphina e Phacopida. O horizonte inferior contendo librígenas e hipóstomas desses táxons e o horizonte superior contendo moldes desarticulados dos trilobites, são ambos descritos como retratos fossilíferos do processo de muda e/ou reprodução desses organismos (Karim & Westrop, 2002).

Outro interessante caso de associação tafonômica com o registro comportamental de trilobites é dado por Davis *et al.* (2001) que relatam níveis de cefalópodes nautilóides com trilobites preservados no interior de suas conchas. As análises tafonômicas demonstram que o tempo de exposição das conchas, antes de seu soterramento final, aparenta ser maior que o dos artrópodes, indicando que os trilobites utilizavam essa estrutura como refúgio de predadores (Davis *et al.*, 2001). Fica evidente, portanto, que os registros de comportamento não poderiam ser detectáveis sem prévia análise tafonômica.

É o fator sedimentológico de controle tafonômico sobre as carcaças de trilobites (Speyer, 1991) que melhor é descrito pela literatura, principalmente quando relacionado aos depósitos de sufocamento tanto em ambientes de sedimentação clástica, como

carbonática (Hohensee & Stitt, 1989; Brandt, 1992; Hickerson, 1997; Zhou *et al.*, 1998; Suzuki & Bergstrom, 1999; Brett *et al.*, 1999; Karim & Westrop, 2002), formando, por vezes, verdadeiras concentrações do tipo Lagerstätten (Speyer, 1987). Hughes & Cooper (1999), por exemplo, relatam agrupamentos de carcaças de trilobites do gênero *Flexicalymene* indicando rápido soterramento dos mesmos. Segundo os autores (Hughes & Cooper, 1999), esses agrupamentos contêm elementos com classes selecionadas de tamanho que, em conjunto com os dados sedimentológicos (*e.g.*, ausência de *hummockies* associados), indicariam associações biológicas e não agrupamentos por seleção mecânica. Curiosamente, muitos dos trilobites descritos encontram-se com a convexidade para cima, provavelmente registrando o processo de escape pós-soterramento por depósitos de sufocamento.

Descrições de acumulações de trilobites formando verdadeiras coquinas são raras na literatura (veja, para exemplo, Li & Droser, 1999). Bean *et al.* (2000), descrevem tais acumulações de escleritos desarticulados gerados por tempestades (tempestitos) em sedimentitos clásticos do Cambriano Superior dos Estados Unidos. Porém, é o trabalho de Speyer & Brett (1986), sobre os trilobites do Grupo Hamilton dos Estados Unidos, que apresenta a descrição de concentrações de trilobites verdadeiramente bioclasto-suportadas.

Speyer & Brett (1986) foram os pioneiros no reconhecimento e utilização do conceito de tafofácies. Estudando sedimentos carbonáticos e clásticos do Grupo Hamilton, Speyer & Brett (1986) estabelecem nove diferentes tafofácies condicionadas pelo regime de sedimentação, bioturbação e eventos de retrabalhamento. A tafofácies 1, por exemplo, representa condições ambientais de águas rasas, próximo do nível de base das ondas de tempo bom, e incluem acumulações ricas em escleritos desarticulados e fragmentados, preservados em posição hidrodinamicamente estável. Contrariamente, a tafofácies 4, gerada em condições de águas profundas, abaixo do nível de base das ondas de tempestade, contém acumulações esqueléticas dominadas por carapaças articuladas de trilobites. O modelo por eles proposto, assim, forneceu uma base conceitual para a avaliação das características ambientais de habitats particulares constituindo-se uma ferramenta adicional ao estudo tafonômico na análise dos processos sedimentares e entendimento das fácies e seqüências deposicionais (Holz & Simões, 2002). Brett & Taylor (1997), por exemplo, utilizam trilobites no reconhecimento de tafofácies associadas a depósitos de sufocamento onde fósseis

estruturalmente mais delicados são encontrados articulados. Sandford (no prelo), estudando trilobites silurianos/devonianos da Formação Melbourne, Austrália, estabelece 4 distintas tafofácies de trilobites baseadas na articulação e fragmentação, relacionando-as ao progressivo aumento da profundidade da lâmina de água e da distância da linha de costa. A associação dessas tafofácies com as biofácies previamente estabelecidas (Sandford, no prelo) possibilitou uma reconstrução batimétrica e paleoambiental detalhada para a seqüência estudada.

3.1.2. Tafonomia dos Trilobites da Formação Ponta Grossa

Como já visto, compreende-se como esclerito, neste documento, cada parte do organismo articulável entre si (Harrington *et al.*, 1959). Assim, o resto esquelético completo de um organismo pode ser classificado como esclerito, assim como cada parte articulável dissociada (hipóstoma, céfalo, tórax, pigídio ou mesmo somitos torácicos isolados).

Neste subitem, os resultados são decorrentes de análises realizadas nos trilobites coletados pelas diferentes quadrículas das seções 1 e 2 de Jaguariaíva- PR e seção 1 de Tibagi-PR, acrescidos dos dados obtidos na análise das coleções científicas.

Assim, dois modos de preservação foram reconhecidos para os trilobites estudados. Ambos os modos estão fundamentados no grau de articulação entre os escleritos, assim como na sua disposição na matriz sedimentar. Desse modo, as seguintes classes tafonômicas foram estabelecidas:

I- Articulados (n= 44), onde todos os segmentos do corpo estão associados formando, assim, um único esclerito.

II- Desarticulados (n=616), onde ao menos um dos escleritos corpóreos está dissociado do restante.

É possível ainda distinguir, entre os exemplares pertencentes à classe dos articulados, três modos distintos de preservação. Preferiu-se, desse modo, agrupá-los em subclasses informais (tabela 2 e fig. 11):

Tabela 2- Classes tafonômicas dos trilobites da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná. A categorização não difere das classes descritas por Speyer (1985) e Speyer e Brett (1986).

Classes Tafonômicas		Descrição	Condição Ambiental Associada	Posição no Trato
I- Articulados	1- Restos de carcassas estendidas	Exemplares completos paralelos ao plano de acamamento, sem rasgos ou torções	Soterramento rápido, sem distúrbios pré-soterramento, não podem ser consideradas mudas	Limites de parassequências, relacionando-se mais a base destas
	2- Restos de carcassas enroladas	Exemplares cuja parte anterior do céfalo está em contato com o último somito do pigídio	Distúrbio pré-soterramento (anoxia, ação de toxinas, turbidez) seguida por soterramento rápido, comportamento de ecdise	Superfícies de Máxima Inundação (anoxia), limites de parassequências (muda)
	3- Restos de carcassas torcidas	Exemplares que apresentam a carcassa rotacionada em seu eixo central do corpo ou que apresentam dobramento entre os escleritos	Relacionado ao processo de ecdise do animal, soterramento rápido formando depósitos de sufocamento	Porção inferior de parassequências, relacionando-se mais a depósitos de sufocamento
II- Desarticulados	1- Escleritos parcialmente desarticulados	Tóraco-pigídios e céfalo-tórax ainda associados	Deposição de sedimentos relativamente rápida pós morte ou longos períodos de acumulação em ambientes de baixa energia, ou/e ação de agentes bioturbadores. Relacionado a condição pós ecdise	Encontrados por toda seqüência, mais associados ao topo de parassequências (porções mais rasas)
	2- Escleritos totalmente desarticulados	Tórax, céfalos, pigídios e hipóstomas isolados como unidades de tergitos	Deposição de sedimentos relativamente rápida pós morte ou longos períodos de acumulação em ambientes de baixa energia ou/e ação de agentes bioturbadores	Encontrados por toda seqüência, mais associados ao topo de parassequências (porções mais rasas)

Figura 11- Principais modos de preservação dos trilobites da Formação Ponta Grossa. A= Exemplar DZP 3744 Articulado Completo (classe tafonômica I-1), B= Exemplar UNG-TPG 51 Enrolado (classe tafonômica I-2); C= Exemplar UNG-TPG 32 Enrolado (classe tafonômica I-2); D= Exemplar UNG-TPG 26 Torcido (Classe tafonômica I-3); E= Exemplar GP-1E 2592 Tóraco-pigídio e céfalo (classe tafonômica II-1); F= Exemplar GP-1E 4709 Tóraco-pigídio (classe tafonômica II-1); G= Exemplar GP-1E 4709 Tóraco-pigídio (classe tafonômica II-1); H= Exemplar DZP 17110 Céfalo (classe tafonômica II-2). Escala geral equivalente a 1 cm (exceto em G e H onde equivale a 2 cm)

1- restos de carcaças estendidas ($n= 39$), onde os exemplares estão paralelos ao plano de acamamento, totalmente articulados e sem torções de seu corpo;

2- restos de carcaças enroladas ($n= 3$). Apesar de não ser nítido, considera-se aqui que os espécimes são representados por restos esqueléticos cuja margem posterior do pigídio se adequa numa cavidade na dobra cefálica, que corre paralela e junta à margem cefálica (enrolamento tipo phacopídeo, *sensu* Harrington, 1959). Todos os exemplares parecem pertencer ao grupo Calmoniídeo;

3- restos de carcaças torcidas ($n= 2$), onde os elementos são caracterizados por apresentarem seu corpo redirecionado em seu eixo central, apresentando, algumas vezes, dobramento entre seus escleritos.

Dentre os organismos da classe tafonômica de organismos desarticulados também foi possível distinguir modos distintos de preservação, categorizados como subclasses informais (fig. 11):

1- restos de carcaças parcialmente desarticuladas, onde ao menos dois escleritos permanecem articulados ($n= 113$). Esta subclasse contém, em sua maioria, tóraco-pigídios ($n=103$). Dentro dessa categoria podem ser encontrados organismos onde o esclerito está dissociado entre os somitos em pontos diferentes do da junção céfalo e tórax ou tórax e pigídio, mantendo, contudo, ainda a articulação. É notório que alguns exemplares (*e.g.*, DZP/17068, DZP/2845 e GP/1E 2598) são representados por espécimes, onde o tóraco-pigídio encontra-se dissociado do céfalo, que se encontra próximo e sempre com a convexidade contrária em relação à do tóraco-pigídio;

2- restos de carcaças desarticuladas ($n=503$), onde há a preservação de apenas um dos escleritos. Considera-se aqui o tórax isolado como pertencente a esta categoria, apesar de ser formado por vários somitos articuláveis, pois nas seqüências de desarticulação dos trilobites (item 4.2.3), os somitos torácicos demandam um tempo maior para se desarticularem. Em alguns casos os exemplares são descritos como somitos isolados quando o número encontrado nos espécimes é menor que o característico do grupo, ou seja, 11 somitos para os homalonotídeos e 13 somitos para os calmoniídeos.

3.2. ANÁLISE ESTATÍSTICA E DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DOS MACROFÓSSEIS DE INVERTEBRADOS AO LONGO DAS SEÇÕES

3.2.1 Análises Quantitativas e Qualitativas

As 27 quadrículas elaboradas nas seções 1 e 2 de Jaguariaíva e seção Tibagi demonstram padrões diversos de preservação e conteúdo fóssilífero. As figuras 12 e 13 representam as variações percentuais faunísticas e de guildas, dentro de cada seção estudada.

Por sua vez, as figuras 14, 15, 16, 17 e 18 demonstram as variações ocorridas nas feições tafonômicas e paleoecológicas pelas quadrículas estabelecidas.

Abaixo, cada quadrícula é discriminada em seus principais atributos (tabela 3).

Seção 1 Jaguariaíva:

Quadrícula Jr01: Posicionada a 43 metros da base da seção colunar, corresponde à Superfície de Inundação Marinha da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Dos 159 fósseis coletados e analisados nessa quadrícula, 132 possuem esqueleto carbonático sendo 27 os organismos com esqueleto quitino-fosfático. Desses, não há registro de fragmentação. Dois trilobites são descritos, sendo eles pertencentes à classe tafonômica II. Em relação às guildas ecológicas, 25 espécimes pertencem à classe IRMP-S, 124 à EL-S, 2 à EV-DH e 8 à EV-C (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jr02: localizada a 47 metros da base da seção colunar, refere-se à Superfície de Inundação Marinha da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Dos 71 fósseis analisados, 46 possuem esqueleto carbonático e 25 quitino-fosfático. Não há registro de fragmentação. São encontrados 5 trilobites pertencentes à classe tafonômica I. Em relação às guildas ecológicas, 20 indivíduos pertencem à classe IRMP-S, 15 à EL-S, 5 à EV-DH e 31 à EV-C.

Seção 1 Jaguariaíva

Seção 2 Jaguariaíva

Seção Tibagi

LEGENDA

■ Australocoelia	■ Orbiculoidea	■ Burmeisteria	■ Nuculacea	■ Equinodermata
■ Schuchertella	■ Lingula	■ Tentaculites	■ Conularia	
■ Australospirifer	■ Calmonia	■ Grammysoidea	■ Gastropoda	

Figura 12- Gráfico de setor com a distribuição da freqüência dos diferentes táxons encontrados pelas diferentes seções analisadas. Os percentuais 0% representam ausência ou número insignificante de espécimes dessa classe sistemática.

Seção 1 Jaguariaíva

Seção 2 Jaguariaíva

Seção Tibagi

LEGENDA

- IRMP-S
- IR-D
- EL-S
- ES-S
- EV-D/H
- EV-C

Figura 13- Gráfico de setor com a distribuição da frequência das diferentes guildas encontradas pelas diferentes seções analisadas. Os percentuais 0% representam ausência ou número insignificante de espécimes dessa classe. Legenda: IRMP-S = suspensívoros da infauna rasa a moderadamente profunda; IR-D= detritívoros da infauna rasa; EL-S= suspensívoros da epifauna livre; ES-S= suspensívoros da epifauna sésil; EV-D/H= detritívoros ou herbívoros vágeis da epifauna; EV-C= carnívoros vágeis da epifauna.

Figura 14- Gráfico da distribuição dos grupos biológicos nas diferentes quadrículas elaboradas pela Seção 1 de Jaguariaíva (A), seção 2 de Jaguariaíva (B) e seção de Tibagi (C). A leitura da esquerda para a direita representa o sentido da base para o topo da seção estudada.

Figura 15- Gráfico da distribuição das guildas nas diferentes quadrículas elaboradas pela Seção 1 de Jaguariaíva (A), seção 2 de Jaguariaíva (B) e seção de Tibagi (C). A leitura da esquerda para a direita representa o sentido da base para o topo da seção estudada.

Figura 16- Distribuição percentual da fragmentação (NF= não fragmentados, linha azul e F= fragmentados, linha vermelha), dos tipos esqueléticos (C= carbonático, linha azul e Q-F= quitino-fosfáticos, linha vermelha) e numérico do total de fósseis coletados pela Sequência B da seção 1 de Jaguariaíva, PR.

Figura 17- Distribuição percentual da fragmentação (NF= não fragmentados, linha azul e F= fragmentados, linha vermelha), dos tipos esqueléticos (C= carbonático, linha azul e Q-F= quitino-fosfáticos, linha vermelha) e numérico do total de fósseis coletados pela Sequência B da seção 2 de Jaguariaíva, PR.

Figura 18- Distribuição percentual da fragmentação (NF= não fragmentados, linha azul e F= fragmentados, linha vermelha), dos tipos esqueléticos (C= carbonático, linha azul e Q-F= quitino-fosfáticos, linha vermelha) e numérico do total de fósseis coletados pela Seqüência B e Seqüência C de Tibagi, PR.

Tabela 3- Principais atributos tafonômicos e paleoecológicos, em números totais, dos fósseis de trilobites e de macroinvertebrados associados, coletados pelas diferentes quadriculas das seções 1 (Jr) e 2 (Jt) de Jaguariaíva e seção Tibagi (Ti), PR. Legenda: T/T= relação entre o número de trilobitas pelo total de organismos por quadricula; Q/T= relação entre os fósseis da quadricula pelo total de fósseis coletados pela seção; Car= Carbonático; Q-F= Quitino-Fosfático; N-F= Não fragmentado; F= Fragmentado; IRMP-S= Animais da infauna rasa a moderadamente profunda, suspensívoros; IR-D= animais da infauna rasa, detritívoros; EL-S= animais da epifauna livre, suspensívoros; ES-S= animais da epifauna sésil, suspensívoros; EV-D/H= animais da epifauna vageis, detritívoros ou herbívoros; EV-C= animais da epifauna vageis, carnívoros.

Quadrícula	Trilobites Coletados		T/T	Fósseis Coletados	Q/T	Posição de vida	Tipos de Esqueleto		Fragmentação				Guilda				
	Classe I	Classe II					Car	Q-F	N-F	F	IRMP-S	IR-D	EL-S	ES-S	EV-D/H	EV-C	
Jr01	-	02	1,3%	159	38,7%	11	83,0%	17,0%	100%	0%	15,7%		78,0%	-	1,3%	5,0%	
Jr02	-	05	7,0%	71	17,3%	11	64,8%	35,2%	100%	0%	28,2%		21,1%	-	7,0%	43,7%	
Jr03	-	09	6,7%	134	32,6%	08	79,1%	20,9%	100%	0%	18,7%		73,9%	1,5%	5,9%	-	
Jr04	-	-	0%	47	11,4%	03	83,0%	17,0%	97,9%	2,1%	17,0%		74,5%	-	-	8,5%	
Total	0	16		411		53											
Jt01	-	-	0%	33	2,8%	-	91,0%	9,0%	72,7%	27,3%	-	-	97,0%	-	3,0%	-	
Jt02	-	05	3,9%	128	10,7%	01	95,3%	4,7%	95,9%	4,1%	3,9%	1,6%	38,3%	-	56,2%	-	
Jt03	01	07	4,4%	354	15,3%	-	94,0%	6,0%	81,1%	18,9%	7,1%	8,7%	63,4%	-	20,2%	0,5%	
Jt04	-	-	0%	71	5,9%	02	83,0%	17,0%	67,6%	32,4%	-	-	98,6%	-	1,4%	-	
Jt05	02	13	6,6%	229	19,1%	-	90,8%	9,2%	56,2%	43,8%	4,8%	6,11%	64,2%	-	24,9%	-	
Jt06	01	05	4,5%	132	11,1%	04	85,7%	14,3%	82,7%	17,3%	8,3%	3,0%	75,9%	0,7%	11,3%	0,7%	
Jt07	-	01	1,3%	79	6,6%	01	86,0%	14,0%	88,5%	11,5%	1,3%	1,3%	91,1%	2,5%	5,0%	-	
Jt08	-	-	0%	148	12,3%	03	90,5%	9,5%	81,2%	18,8%	3,4%	2,1%	89,1%	-	4,7%	0,7%	
Jt09	06	02	5,9%	135	11,3%	-	93,3%	6,7%	89,8%	10,2%	5,2%	6,7%	57,0%	-	30,4%	0,7%	
Jt10	-	-	0%	40	3,3%	01	45,0%	55,0%	87,5%	12,5%	52,5%	-	45,0%	-	2,5%	-	
Jt11	-	-	0%	15	1,3%	-	60,0%	40,0%	80,0%	20,0%	40,0%	-	60,0%	-	-	-	
Jt12	-	-	0%	04	0,3%	-	50,0%	50,0%	75,0%	25,0%	-	-	100%	-	-	-	
Jt13	-	-	0%	0	0%	-	0%	0%	0%	0%	-	-	-	-	-	-	
Total	10	33		1368		12											
Ti01	-	-	0%	04	0,4%	-	100%	0%	50,0%	50,0%	-	-	100%	-	-	-	
Ti02	-	32	22,5%	142	12,7%	01	59,2%	40,8%	82,7%	17,3%	16,2%	4,9%	46,6%	2,1%	22,5%	7,7%	
Ti03	-	-	0%	27	2,4%	-	100%	0%	81,5%	18,5%	-	-	92,6%	-	-	7,4%	
Ti04	02	18	8,7%	231	20,7%	16	36,4%	63,6%	62,3%	37,8%	41,5%	-	32,5%	13,4%	8,7%	3,9%	
Ti05	-	-	0%	67	6,0%	-	1,5%	98,5%	91,0%	8,9%	98,5%	-	-	-	-	1,5%	
Ti06	-	-	0%	0	0%	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ti07	-	-	0%	114	10,2%	-	2,6%	97,4%	62,3%	37,7%	80,7%	-	2,6%	16,7%	-	-	
Ti08	-	-	0%	123	11,0%	-	0,8%	99,2%	73,0%	27,0%	53,7%	-	0,8%	44,7%	0,8%	-	
Ti09	-	-	0%	236	21,2%	-	0,4%	99,6%	64,1%	36,9%	79,7%	-	-	19,9%	-	0,4%	
Ti10	-	-	0%	172	15,4%	-	99,4%	0,6%	100%	0%	0,6%	-	-	-	-	99,4%	
Total	02	50		1116		17											

Quadrícula Jr03: posicionada a 53 metros da base da seção colunar, corresponde à Superfície de Inundação Marinha da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. São 134 fósseis coletados nessa quadrícula, sendo 106 com esqueleto carbonático e 28 com esqueleto quitino-fosfático. Não há registro de fragmentação. Dos fósseis, são descritos 9 trilobites da classe tafonômica II. Em relação às guildas ecológicas, 25 são classificados como IRMP-S, 99 EL-S, 2 ES-S e 8 como EV-DH.

Quadrícula Jr04: localizada a 57 metros da base da seção colunar, corresponde à Superfície de Inundação Marinha da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Dos 47 fósseis coletados, 39 possuem esqueleto carbonático e 8 esqueleto quitino-fosfático. Desses, apenas 1 exemplar apresenta fragmentação. Não há registro de trilobites. A análise das guildas ecológicas mostra que 8 exemplares pertencem à categoria IRMP-S, 35 à EL-S e 4 à EV-C.

Seção 2 Jaguariaíva:

Quadrícula Jt01: Localizada a 11 metros do contato com a Formação Furnas, subjacente, representa a parte basal do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B, sendo a porção mediana da primeira parassequência desse trato. São registrados 33 fósseis, sendo 30 constituídos por esqueleto carbonático e 3 por esqueleto quitino-fosfático. Não há registro de trilobites nessa quadrícula. Os espécimes podem ser encontrados completos (n=9) ou fragmentados (n=24). Quanto à disposição em relação ao substrato, 10 espécimes estão preservados com a convexidade para cima e 12 com a convexidade para baixo, não havendo nenhum exemplar preservado em posição de vida. Em relação às guildas encontradas nessa quadrícula, 32 espécimes pertencem à categoria EL-S e 1 a EV-D/H (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt02: situada a 17 metros da base da seção colunar, está posicionada junto a Superfície de Inundação Marinha da segunda parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Apresenta acumulações de braquiópodes, formando pavimentos, em pequenas lentes arenosas e decimétricas dispersas. Marca ainda o primeiro registro de trilobites pela seção, sendo os 5 exemplares analisados pertencentes à classe tafonômica II (Desarticulados). Do total de 128 fósseis coletados, 122 são representativos de organismos com esqueleto carbonático e 6 organismos de esqueleto quitino-fosfático. Destes, 118 exemplares não

possuem fragmentação, estando o restante (5 exemplares), fragmentados. Em relação as guildas ecológicas, 5 espécimes pertencem à categoria IRMP-S, 2 a IR-D, 49 a EL-S e 72 a EV-D/H (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt03: situada a 20 metros da base da seção colunar, é localizada na porção inferior da segunda parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Foram reconhecidos, nessa quadrícula, 8 trilobites, sendo 1 representativo da classe tafonômica I (articulado) e 7 da classe tafonômica II (desarticulado). Adicionalmente, foram obtidos 172 espécimes de fósseis constituídos por esqueleto carbonático e 10 com esqueleto quitino-fosfático, além de 1 fóssil de equinodermata, totalizando 183 fósseis analisados. Destes, 142 não estão fragmentados e 33 apresentam fragmentação. Considerando-se as guildas ecológicas, 13 espécimes pertencem à classe IRMP-S, 16 à IR-D, 116 à EL-S, 37 à EV-D/H e 1 à EV-C (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt04: posicionada a 30 metros da base da seção colunar, é referente à porção superior da segunda parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Não foram encontrados trilobites nessa quadrícula. Dos 71 fósseis analisados, 59 fósseis possuem esqueleto carbonáticos e 12 espécimes esqueleto quitino-fosfático, sendo, desses, 48 exemplares não fragmentados e 23 fragmentados. Sobre as guildas ecológicas, 70 espécimes pertencem à categoria EL-S, 6 a ES-S e 1 a EV-D/H (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt05: localizada a 33 metros da base da seção colunar, é posicionada junto à Superfície de Inundação da terceira parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Apresenta acumulações de braquiópodes *Rhynchonelliformea*, formando pavimentos, em pequenas lentes arenosas e decimétricas dispersas pela quadrícula. São discriminados 15 espécimes de trilobites, sendo 13 espécimes pertencentes à classe tafonômica II (desarticulados) e 2 à classe tafonômica I (articulados). Dos 229 fósseis coletados e analisados, 208 possuem esqueleto carbonático e 21 espécimes esqueleto quitino-fosfático. Exemplares sem fragmentação perfazem 127 espécimes e 99 fósseis são encontrados fragmentados. Em relação às guildas ecológicas, 11 espécimes pertencem à categoria IRMP-S, 14 à IR-D, 147 à EL-S e 57 à EV-D/H (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt06: posicionada a 38 metros da seção colunar, é localizada na porção inferior da terceira parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da

Seqüência B. Também apresenta acumulações de braquiópodes, formando pavimentos, em pequenas lentes arenosas e decimétricas dispersas pela quadrícula. O total de 6 trilobites é descrito nessa quadrícula, sendo 1 pertencente à classe tafonômica I (articulado) e 5 à classe tafonômica II (desarticulado). 133 fósseis foram analisados, sendo 1 equinodermata, 114 organismos com esqueleto carbonático e 18 espécimes com esqueleto quitino-fosfático. Desses, 105 espécimes não apresentam fragmentação e 22 estão fragmentados. Ainda, 4 bivalves foram preservados em sua posição de vida. Em relação às guildas ecológicas, 11 exemplares pertencem à classe IRMP-S, 4 à IR-D, 101 à EL-S, 1 à ES-S, 15 à EV-D/H e 1 à EV-C (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt07: localizada a 44 metros da base da seção colunar, é posicionada na porção superior da terceira parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Há o registro de apenas 1 trilobite pertencente à categoria tafonômica II (desarticulado). Dos 79 fósseis coletados, 68 apresentam esqueleto carbonático e 11 contendo esqueleto quitino-fosfático. Adicionalmente, 9 exemplares são fragmentados e 68 não apresentam fragmentação. Apenas 1 espécime de bivalve foi preservado em posição de vida. Utilizando-se da classificação em guildas ecológicas, tem-se que 1 organismo pertence à classe IRMP-S, 1 à IR-D, 72 à EL-S, 2 à ES-S e 4 à EV-D/H (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt08: posicionada a 45 metros da base da seção colunar, representa a porção superior da terceira parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Nenhum trilobite foi encontrado. Foram obtidos 148 espécimes, sendo 134 organismos possuidores de esqueleto carbonático e 14 contendo esqueleto quitino-fosfático. Desses, 121 não apresentam fragmentação e 28 possuem fragmentação. Adicionalmente, são descritos 3 fósseis de bivalves preservados em sua posição de vida. Em relação às guildas ecológicas, 5 exemplares pertencem à categoria IRMP-S, 3 à IR-D, 132 à EL-S, 7 à ES-S e 1 à EV-D/H (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt09: posicionada a 48 metros da base da seção colunar, é referente à Superfície de Inundação Marinha da quarta parasseqüência, do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência. Foram encontrados 8 espécimes de trilobites, sendo 6 espécimes pertencentes à classe tafonômica II (desarticulados) e 2 à classe tafonômica I (articulados). Dos 135 fósseis coletados e analisados, 126 possuem esqueleto

carbonático e 9 espécimes esqueleto quitino-fosfático. Exemplares sem fragmentação perfazem 115 espécimes, sendo 13 fósseis fragmentados. Em relação as guildas ecológicas, 7 espécimes pertencem à categoria IRMP-S, 9 à IR-D, 77 à EL-S, 41 à EV-D/H e 1 à EV-C (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt10: localizada a 53 metros da base da seção colunar, representa a porção inferior da quarta parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Sequência B. Apresenta acumulações de braquiópodes, formando pavimentos, em pequenas lentes arenosas e decimétricas dispersas pela quadrícula. Nenhum trilobite é descrito pela quadrícula. No total, 40 fósseis foram descritos, sendo 18 possuidores de esqueleto carbonático e 22 contendo esqueleto quitino-fosfático. Desses, 35 exemplares apresentam-se sem fragmentação e 5 são fragmentados. Em relação às guildas ecológicas, 21 espécimes pertencem à categoria IRMP-S, 18 à EL-S 1 à EV-D/H (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt11: situada a 60 metros da seção colunar, representa a porção média da quarta parassequência do Trato de Sistemas Transgressivo da Sequência B. Nenhum trilobite foi encontrado. Dos 15 fósseis descritos, 9 apresentam esqueleto carbonático e 6 contêm esqueleto quitino-fosfático, sendo que 12 espécimes não estão fragmentados e 3 apresentam fragmentação. Utilizando-se das guildas ecológicas, 6 exemplares pertencem à classe IRMP-S e 9 à classe EL-S (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt12: posicionada a 74 metros da base da seção colunar, representa a Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Sequência B. Apenas 4 fósseis foram encontrados (3 não fragmentados e 1 fragmentado), não havendo o registro de trilobites. É descrita a presença apenas da classe ecológica EL-S (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Jt13: localizada a 81 metros da base da seção colunar, representa a porção final da Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Sequência B. Não há registro de macrofósseis.

Seção Tibagi:

Quadrícula Ti01: posicionada a 3 metros da base da seção colunar, é referente à porção mediana da primeira parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. São descritos apenas 04 espécimes fósseis, sendo todos possuidores de esqueleto carbonático. Ainda, em relação às guildas ecológicas, todos pertencem a categoria EL-S (veja explicação na tabela 3).

Quadrícula Ti02: localizada a 15 metros da base da seção colunar, representa a Superfície de Inundação Marinha da segunda parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Foram encontrados 32 espécimes de trilobites, sendo todos pertencentes à classe tafonômica II (desarticulados). Dos 142 fósseis coletados e analisados, 84 possuem esqueleto carbonático e 58 espécimes esqueleto quitino-fosfático. Exemplares fragmentados perfazem um total de 19 espécimes enquanto os não-fragmentados somam 91 indivíduos. Em relação às guildas ecológicas, 23 espécimes são categorizados como IRMP-S, 7 como IR-D, 66 como EL-S, 3 como ES-S, 32 como EV-DH e 11 como EV-C.

Quadrícula Ti03: situada a 43 metros da base da seção colunar, corresponde à porção mediana da segunda parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. São descritos 27 espécimes nesta quadrícula, sendo todos com esqueleto carbonático. Desses, 22 são encontrados não-fragmentados, sendo apenas 5 os fragmentados. Em relação às guildas ecológicas, 25 espécimes pertencem a categoria EL-S e 2 a categoria EV-C.

Quadrícula Ti04: localizada a 47 metros da base da seção colunar, refere-se à Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. São descritos 20 trilobites nessa quadrícula, sendo 2 pertencentes à classe tafonômica I (articulados) e 18 à classe tafonômica II (desarticulados). Dos 231 exemplares coletados e analisados, 84 possuem esqueleto carbonático e 147 contêm esqueleto quitino-fosfático. Desses, 80 indivíduos são fragmentados e 132 não apresentam essa característica. Em relação às guildas ecológicas, 96 espécimes pertencem à classe IRMP-S, 75 à classe EL-S, 31 à classe ES-S, 20 à classe EV-DH e 9 à classe EV-C.

Quadrícula Ti05: posicionada a 53 metros da base da seção colunar, corresponde à porção superior da Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B. Foram coletados 67 exemplares sendo apenas 1 com esqueleto carbonático e 65 com esqueleto quitino-fosfático. Apenas 6

espécimes são classificados como fragmentados sendo 61 o número de indivíduos sem fragmentação. Analisando as guildas ecológicas são descritos 66 espécimes pertencentes à classe IRMP-S e 1 indivíduo à classe EV-C.

Quadrícula Ti06: localizada a 62 metros da base da seção colunar, corresponde à porção mediana do Trato de Sistemas de Mar Alto da Seqüência B. Nenhum macrofóssil foi coletado nessa quadrícula.

Quadrícula Ti07: posicionada a 84 metros da base da seção colunar, refere-se à porção mediana da primeira parasseqüência do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência C. Dos 114 fósseis coletados e analisados apenas 3 possuem esqueleto carbonático sendo 111 espécimes com esqueleto quitino-fosfático. Desses, 43 estão fragmentados e 71 não apresentam essa característica. Em relação às guildas ecológicas, 92 espécimes são categorizados como IRMP-S, 3 como EL-S e 19 como ES-S.

Quadrícula Ti08: localizada a 107 metros da base da seção colunar, corresponde à porção basal da Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência C. Dos 123 exemplares coletados e analisados, apenas 1 possui esqueleto carbonático, sendo o restante (122) com esqueleto quitino-fosfático. 89 espécimes não possuem nenhum tipo de fragmentação enquanto 33 são fragmentados. Em relação às guildas ecológicas, 66 espécimes pertencem à classe IRMP-S, 1 à classe IR-D, 55 à ES-S e 1 à EV-DH.

Quadrícula Ti09: posicionada a 112 metros da base da seção colunar, corresponde à porção superior da Superfície de Máxima Inundação do Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência C. Dos 236 fósseis coletados, 235 apresentam esqueleto quitino-fosfático sendo apenas 1 o exemplar com esqueleto carbonático. Em relação às guildas ecológicas, 188 exemplares pertencem à classe IRMP-S, 47 à ES-S e apenas 1 à EV-C.

Quadrícula Ti10: localizada a 120 metros da base da seção colunar, corresponde à porção final do Trato de Sistemas de Mar Alto da Seqüência C. Dos 172 exemplares coletados e analisados, apenas 1 possui esqueleto quitino-fosfático sendo o restante (171) com esqueleto carbonático. Nenhum exemplar é encontrado fragmentado. Em relação às guildas ecológicas, 1 exemplar pertence à classe IRMP-S e 171 à EV-C.

Em se tratando, portanto, apenas dos trilobites descritos pelas seções analisadas, teremos um total de 111 espécimes, sendo 8 pertencentes à classe tafonômica I-1 (1 exemplar na quadrícula Jt03, 2 na quadrícula Jt05, 1 na quadrícula Jt06, 2 na quadrícula Jt09 e 2 na quadrícula Ti04), 25 à classe tafonômica II-1 (1 exemplar na quadrícula Jr01, 2 na quadrícula Jr02, 2 na quadrícula Jr03, 1 na quadrícula Jt02, 2 na quadrícula Jt03, 4 na quadrícula Jt05, 3 na quadrícula Jt06, 1 na quadrícula Jt07, 3 na quadrícula Jt09, 2 na quadrícula Ti02 e 4 na quadrícula Ti04) e 78 à classe tafonômica II-2 (1 exemplar na quadrícula Jr01, 3 na quadrícula Jr02, 7 na quadrícula Jr03, 4 na quadrícula Jt02, 5 na quadrícula Jt03, 9 na quadrícula Jt05, 2 na quadrícula Jt06, 3 na quadrícula Jt09, 30 na Ti02 e 14 na Ti04) (figs. 19, 20 e 21). É a quadrícula Ti02 que apresenta o maior número de trilobites entre as quadrículas (28,8% do total de trilobites descritos) como também a do maior volume comparativo desse artrópode em relação à quantidade de fósseis descritos por cada quadrícula (os trilobites perfazem 22,5% do total de 142 fósseis descritos na quadrícula Ti02) (fig. 21).

Adicionalmente, os exemplares da subclasse I-1 são encontrados, na sua maioria, em sedimentitos pelíticos pouco bioturbados, associados a organismos das guildas ES-S (*Conularia quichua*), EL-S (*Australocoelia* sp., *Australospirifer inheringe*), IRMP-S (*Lingula* sp., bivalves anomalodesmatas), EV-C (*Tentaculites*) e IR-D (bivalves nuculóides);

Por outro lado, os restos pertencentes à classe tafonômica II são encontrados, em sua maioria, em sedimentitos mais bioturbados associados às guildas EL-S (*Australocoelia* sp., *Orbiculoidea* sp.) e IRMP-S (*Lingula* sp.). Muitas vezes são encontrados juntos a pavimentos lenticulares de conchas de *Australospirifer inheringe* (EL-S) ou *Conularia quichua* (ES-S), em posição de vida (Simões *et al.*, 1999). Estruturas sedimentares, geradas por fluxo oscilatório, tais como estratificações cruzadas do tipo *micro-hummocky* podem ser encontradas em associação aos sedimentitos desta classe tafonômica.

Figura 19- Distribuição das classes tafonômicas dos trilobites, total de trilobites por quadrícula e distribuição preferencial dos trilobites pelas quadrículas da Seqüência B da seção 1 de Jaguaraiá. Legenda: I-1= trilobites articulados, linha azul; II-1= trilobites parcialmente desarticulados, linha vermelha e II-2= trilobites desarticulados, linha verde.

Figura 20- Distribuição das classes tafonômicas dos trilobites, total de trilobites por quadrícula e distribuição preferencial dos trilobites pelas quadrículas da Sequência B da seção 2 de Jaguariá. Legenda: I-1= trilobites articulados, linha azul; II-1= trilobites parcialmente desarticulados, linha vermelha e II-2= trilobites desarticulados, linha verde.

Figura 21- Distribuição das classes tafonômicas dos trilobites, total de trilobites por quadricula e distribuição preferencial dos trilobites pelas quadriculas da Sequência B e Sequência C de Tibagi, PR. Legenda: 1-1= trilobites articulados, linha azul; 11-1= trilobites parcialmente desarticulados, linha vermelha e 11-2= trilobites desarticulados, linha verde.

A análise, quando em conjunto com o arcabouço de estratigrafia de seqüências, indica que os restos esqueléticos da classe tafonômica I são encontrados nas Superfícies de Inundação Marinha das parasseqüências depositadas na Seqüência B (Quadrículas Jt03, Jt05, Jt09 e Ti04) (figs. 20 e 21). Indivíduos da classe tafonômica II são descritos preferencialmente em Superfícies de Inundação Marinha da Seqüência B (*e.g.*, quadrículas Jr03 e Ti02), podem ser encontrados dispersos pelo Trato de sistemas Transgressivo da Seqüência B, podendo ser também encontrados, contudo, em porções mais basais e medianas das parasseqüências de 3ª ordem definidas (quadrículas Jt02 e Jt06) (fig. 20).

3.2.2 Análises Estatísticas Multivariadas

A análise estatística das quadrículas, quando tratada na forma de agrupá-las em conjuntos similares, dentro dos grupos de táxons (gêneros e grupos hierárquicos maiores), guildas, características tafonômicas gerais e características tafonômicas de trilobites, demonstra padrões de agrupamento que podem refletir ambientes deposicionais similares ao longo das seções examinadas.

Para isso, foram realizadas análises de agrupamento entre as quadrículas de CADA seção colunar (figs. 22 e 23) e análises das quadrículas ENTRE as seções colunares (figs. 24 a 28). De maneira geral, a similaridade das quadrículas é dada pela proximidade que elas possuem nas representações gráficas geradas pela análise (fig. 22). Contudo, as figuras 23 a 27 representam o grau de dissimilaridade. Assim, quadrículas que possuem menor porcentagem de dissimilaridade são mais similares entre si do que em relação a qualquer outra. Por exemplo, na figura 27, as quadrículas Jt01 e Ti03 possuem um grau de dissimilaridade de cerca de 8,0% (similaridade de 92,0%) e são mais similares entre si do que em relação às outras quadrículas.

Preferiu-se utilizar um nível de dissimilaridade próximo aos 25% (similaridade 75%). Tal fato faz com que apenas as quadrículas com características realmente similares sejam agrupadas e consideradas. Contudo, deve-se tomar cuidado nas interpretações. Por exemplo, na análise de características tafonômicas de trilobites (fig. 24), o grupo formado pela associação das quadrículas Jt01, Jt04, Jt07, Jt08, Jt10, Jt11, Jt12 e Jt13, assim como o grupo das quadrículas Ti01, Ti03, Ti05, Ti06, Ti07, Ti08, Ti09 e Ti10 não podem ser tomados como grupos de análise reais, pois nenhuma dessas quadrículas possui trilobites coletados, ou seja, na verdade, juntou-se no

A

B

Figura 22- Análise de agrupamento das guildas, considerando as quadrículas da seção 2 de Jaguariaíva (A) e seção Tibagi (B).

A

B

Figura 23- Análise de agrupamento tafonômico, considerando as quadrículas da seção 2 de Jaguariaíva (A) e seção Tibagi (B).

Figura 24- Análise de agrupamento, considerando as variáveis de guilda de todas as quadrículas analisadas.

Figura 25- Análise de agrupamento, considerando as variáveis tafonômicas de todas as quadrículas analisadas.

Figura 26- Análise de agrupamento, considerando as variáveis tafonômicas de trilobites de todas as quadrículas analisadas.

Figura 27- Análise de agrupamento, considerando os grupos taxonômicos de alto grau hierárquico de todas as quadriculas analisadas.

Figura 28- Análise de agrupamento, considerando os gêneros de todas as quadrículas analisadas.

mesmo grupo a característica “ausência de trilobites”. O mesmo vale para as quadrículas Jt13 e Ti06 que se agrupam com alto grau de similaridade nas análises. Na verdade, em nenhuma dessas quadrículas foram coletados fósseis. Já as quadrículas Jt12 (SI da Seqüência B) e Ti01 (TST da Seqüência B) também se associam nas diferentes análises. Contudo essa associação é decorrente do baixo número de fósseis coletados nelas. Mesmo assim, é possível reconhecer associações dentre as diferentes análises, como será visto mais adiante.

4. DISCUSSÃO

4.1. TAFONOMIA

4.1.1. Tafonomia Comparada dos Trilobites da Formação Ponta Grossa

A tabela 2 mostra os padrões tafonômicos observáveis, a partir dos trilobites, em diferentes condições ambientais para a Formação Ponta Grossa. Algumas dessas classes seguem Speyer (1985) e Speyer & Brett (1986), tendo, contudo, algumas adições, conforme discutido abaixo. De maneira geral, as classes tafonômicas seguem a seqüência de desarticulação daqueles invertebrados, como será visto.

Na seqüência de rochas devonianas americanas do Grupo Hamilton, ricas em fósseis de trilobites, a estratigrafia local é bem conhecida e é notório que determinados tipos de preservação (*e.g.*, trilobites enrolados, articulados) não estão aleatoriamente distribuídos na vertical ou horizontal (Speyer, 1985; Speyer & Brett, 1985, 1986, 1988, 1991). Por exemplo, em relação aos restos articulados sua presença pode indicar soterramento rápido e episódico (Speyer, 1987). A presença desses elementos esqueléticos articulados está vinculada a horizontes de soterramento episódico, associado a eventos de alta energia (*e.g.*, tempestades). Dessa forma, eles podem auxiliar no reconhecimento de horizontes isócronos (Brett & Baird, 1986, 1993; Speyer, 1985, 1987; Speyer & Brett, 1986), constituindo verdadeiros marcos estratigráficos úteis à correlação regional e análise de bacias. Esses critérios, em associação com os índices relativos que medem a abundância dos restos articulados (*mudas versus* carcaças), fornecem as bases para as inferências paleoambientais (Speyer, 1991).

Nesse contexto, para a Formação Ponta Grossa, foram estabelecidos, basicamente, três modos de ocorrência para a classe tafonômica I (formas articuladas), aqui informalmente designadas de subclasses tafonômicas I-1, I-2 e I-3, ou seja, restos de carcaças estendidas (subclasse I-1), restos de carcaças enroladas (subclasse I-2), restos de carcaças torcidas (subclasse I-3). Apesar desses três modos também representarem aspectos biológicos específicos dos trilobites (resposta a anoxia ambiental ou padrão de muda), a predominância de um ou outro modo sugere condições ambientais específicas (tabela 2).

Os organismos da subclasse I-1 são, indubitavelmente, carcaças de organismos mortos fora do processo de muda ou restos de mudas preservados imediatamente após o processo de ecdise. Interpreta-se, pelo excelente estado de preservação de

muitos destes exemplares, que seu soterramento foi rápido e, provavelmente, associado a depósitos de sufocamento, abaixo do nível de base de ondas de tempestade. De fato, indivíduos dessa subclasse são encontrados em lentes pelíticas com pouca ou nenhuma bioturbação, associados a depósitos gerados em lâminas de água mais profundas (horizontes abrangidos pelas quadrículas Jt05, Jt09 e Ti02, por exemplo).

Essas concentrações indicam um caráter autóctone (*sensu* Kidwell *et al.*, 1986) a essa subclasse, apesar dos conulários associados descritos na literatura (Rodrigues, 2002) indicarem uma história deposicional mais complexa, com exposição e perda de parte do esqueleto na interface água-sedimento, o que aponta para uma mistura temporal desarmoniosa (veja Simões, 1998 e Holz & Simões, 2002, para discussão sobre mistura temporal). Bivalves detritívoros articulados fechados, em posição de vida, por sua vez, também são encontrados associados aos trilobites (horizontes nas quadrículas Jt05 e Jt09), e reforçam a interpretação de uma sedimentação episódica e rápida para parte dessa acumulação.

Além dos trilobites estendidos, são raros os indivíduos enrolados ($n=3$) (subclasse I-2). É interessante lembrar que o enrolamento em trilobites se dá em condições biológicas e/ou ambientais especiais, como proteção a predação ou proteção às mudanças ambientais bruscas em relação à alteração da taxa de oxigênio. Por exemplo, Babcock & Speyer (1987) demonstraram que os trilobites enrolados do Grupo Hamilton não ocorrem de maneira aleatória na vertical, sendo encontrados, preferencialmente, em concreções de pirita singenética, originadas durante períodos de condições anóxicas durante, ou diretamente após, eventos de rápido soterramento. O padrão de enrolamento reflete provável resposta do organismo ao estresse causado pela sedimentação episódica, associada aos depósitos de sufocamento onde são encontrados. Os exemplares enrolados são calmoniídeos e, apesar de não terem seu posicionamento de coleta demarcado pela seção, uma vez que os exemplares são procedentes de coleções científicas (*e.g.*, Tpg 32 e Tpg 51), é sugestivo supor que eles provêm de níveis onde depósitos de sufocamento são comuns (Superfícies de Inundação Marinha) ou onde a falta de oxigenação ocasionou esse comportamento (Superfícies de Máxima Inundação). A predação não pode ser desconsiderada, apesar dos espécimes não apresentarem sinais dessa relação ecológica como injúrias no exoesqueleto (Morris & Jenkins, 1985; Pratt, 1998). A ausência desse hábito entre os

homalonotídeos estudados não pode ser interpretada como a falta desse comportamento entre eles. São conhecidos casos onde esse grupo apresenta esse padrão de comportamento. Por exemplo, há exemplares do DNPM de *Burmeisteria notica* provindos de Picos, PI (Formação Pimenteiras, Devoniano, Bacia do Parnaíba) (DNPM-I 5007a, b, c, d, e) que se apresentam enrolados. Adicionalmente, Wenndorf (1990) descreve esse hábito para homalonotídeos do devoniano alemão.

São os trilobites da classe tafonômica II, contudo, que ocorrem em maior quantidade na Formação Ponta Grossa. Existem restos esqueléticos parcialmente desarticulados (subclasse II-1) e totalmente desarticulados (subclasse II-2). Os restos esqueléticos da subclasse II-1 podem ser interpretados como bioclastos ainda nas primeiras etapas de desarticulação. Após a dissociação do céfalo, o tórax permanece um tempo maior unido ao pigídio (Brett & Baird, 1986; Speyer, 1987; Mikulic, 1990), formando a maioria dos restos esqueléticos encontrados nessa subclasse. Alguns espécimes, ainda, são representados por restos de carcaças em padrão Salteriano de muda (*e.g.*, GP/1E 2592, DZP 17068), sugerindo soterramento logo após a ecdise (veja discussão item 4.2.3). A preservação desse tipo de comportamento de muda indica ausência ou raridade de distúrbios pré-deposicionais.

Adicionalmente, a ação remobilizadora ocasionada por organismos bioturbadores e decompositores pode ser decisiva sobre o processo de formação dos restos atribuídos à subclasse tafonômica II-2, como um todo. Independentemente de o bioclasto ser uma muda, a carcaça abandonada no sedimento passa a sofrer processos tafonômicos de decomposição. Inicialmente, após a morte do animal, ela se mantém coesa pelas membranas articulatórias e a cutícula ventral. A deterioração da cutícula não mineralizada pode levar ao desmembramento da exúvia. A ligação mais fraca e a primeira a se dissociar é entre o céfalo e o primeiro segmento torácico. A separação da librígena, placas rostrais e hipóstoma e o desmembramento do tóraco-pigídio seriam as fases seguintes (seqüência de decomposição *sensu* Whittington, 1997). O tempo de desarticulação dessas partes, contudo, é de difícil determinação, pois está relacionado a fatores tanto morfológicos, entre os grupos de trilobites, quanto tafonômicos (maior oxigenação da água, por exemplo) que podem ter agido com diferentes taxas de intensidade durante a gênese das acumulações (Lask, 1993).

Devido à desarticulação e decomposição serem processos relativamente rápidos entre os artrópodes, em geral (Speyer, 1987, para exemplos em trilobites, e Babcock,

1994, para exemplo com *Limulus*) e à ausência de feições bioestratinômicas, como fragmentação e corrosão, os restos referentes à classe tafonômica II, como um todo, podem ser interpretados como bioclastos que permaneceram por pouco tempo na interface água/sedimento. Afinal, períodos longos de tempo de exposição na superfície do substrato resultariam na rápida deterioração e desarticulação das carcaças e a conseqüente ausência do registro de trilobites. Assim, aparentemente, o registro indicaria apenas eventos episódicos de sedimentação.

Contudo, trilobites possuem uma constituição do seu exoesqueleto muito particular, sendo considerada mais robusta e resistente do que a dos artrópodes atuais (Mikulic, 1990). Desse modo, a interpretação de que esses restos esqueléticos foram gerados em ambientes com baixa energia e baixa taxa sedimentar, tendo sofrido considerável exposição na interface água/sedimento e soterrados por eventos esporádicos de deposição pode ser utilizada, sem restrições.

Assim, os organismos inclusos na subclasse II-2 representam o último estágio de desarticulação dos trilobites da Formação Ponta Grossa. Todavia, é importante observar que o grau de desarticulação desses bioclastos não pode ser interpretado como um indicativo da duração de exposição ou de transporte físico (Allison, 1986), pois o controle básico desses pode ser fisiológico ou morfológico (Mikulic, 1990). Adicionalmente, Simões *et al.* (2003) e Carrol *et al.* (2003) demonstraram, utilizando braquiópodes do litoral brasileiro, que o tempo de exposição não está vinculado necessariamente às feições bioestratinômicas dos fósseis. De fato, Brett & Baird (1997) já apontavam que essas feições não dependem do tempo de exposição mas sim da intensidade do processo atuante no bioclasto. É importante observar que fatores pós-deposicionais (bioturbação) podem ajudar na desarticulação dos escleritos, modificando sua disposição na matriz sedimentar, como ocorre para o registro dos conularídeos (Simões *et al.*, 2000a, b; Rodrigues, 2002).

Resumindo, portanto, o que foi até aqui exposto, indivíduos representativos da classe tafonômica I foram, possivelmente, soterrados rapidamente, ainda em vida, muitas vezes com o registro de padrões ecológicos associados (padrão de enrolamento). Os organismos da classe tafonômica II, por outro lado, representam restos esqueléticos já parcialmente desarticulados, com padrões ecológicos também associados (padrão de muda). Estes representam seqüências de desarticulação mais tardias e alguma exposição na interface água/sedimento.

É curioso observar que no material analisado não há real predominância de nenhum tipo de resto esquelético desarticulado sobre outro (e.g., céfalo em relação ao pigídio). Contudo, é nítida a predominância de restos desarticulados em relação aos articulados (figs. 19 a 21). De fato, a separação mecânica e a decomposição bacteriana estariam intrinsecamente ligadas ao processo de muda sofrido por estes artrópodes. Isso ainda pode explicar o maior número, mas não a predominância, de segmentos torácicos em relação aos outros restos esqueléticos.

Outro aspecto interessante que pode ser observado é a quase total ausência de trilobites homalonotídeos na seção 2, de Jaguariaíva. Já a seção de Tibagi apresenta homalonotídeos preservados, entretanto em baixo número e sem representatividade nos sedimentitos estudados. Esse baixo número pode ser interpretado por duas diferentes vias:

a- esse padrão de preservação é um reflexo da estrutura ecológica das antigas comunidades;

b- esse padrão é artificial, ou seja, o agente controlador da preservação desses organismos é exclusivamente tafonômico, devido a diferenças no potencial de preservação desses dois grupos.

A associação das duas hipóteses parece explicar o problema relacionado. Na seção 1 de Jaguariaíva, os trilobites, na sua grande maioria homalonotídeos, estão distribuídos em depósitos de sufocamento característicos, inclusive associados a agrupamentos de *Australospirifer inheringe*, do tipo corpo sustentados (Simões *et al.*, 1998a, b).

É interessante, contudo, que calmoniídeos possuem níveis minerais distintos dos outros trilobites em seu exoesqueleto (Sandford, no prelo). A maior taxa desses compostos pode conferir uma maior durabilidade às carcaças de calmoniídeos, permitindo sua sobrevivência por maior tempo de exposição na interface água/sedimento (Sandford, no prelo). Parece, assim, que calmoniídeos eram, de fato, raros ou ausentes na assembléia encontrada na seção 1, uma vez que seus restos não são encontrados em associação com as carcaças de homalonotídeos, comparativamente mais delicadas.

Vale destacar que o hábito ecológico de homalonotídeos é sempre associado a condições de águas relativamente mais rasas (Eldredge & Ormiston, 1979; Sandford, 2000, no prelo). Entretanto, pelas seções analisadas (Seção 1 de Jaguariaíva e Seção

de Tibagi), é possível identificar homalonotídeos em condições de águas mais profundas, como nos limites das Superfícies de Inundação Marinhas. Como nenhum desses pertence à classe tafonômica I (articulados) é possível inferir uma condição parautóctone a alóctone a esses bioclastos, sendo algum fator energético, como ondas de tempestades, o possível agente acumulador e gerador das acumulações fossilíferas.

4.1.2 Padrões de Preservação dos Trilobites ao longo de um Trato de Sistemas Transgressivo

A relação entre os padrões de preservação dos fósseis com um arcabouço de estratigrafia de seqüências ainda é recente na literatura e pode ajudar na compreensão dos ambientes deposicionais, assim como no entendimento de padrões evolutivos e paleoecológicos (Brett & Baird, 1986, 1993; Holland, 1995, 1996, 2001; Ghilardi & Simões, 2000a, 2000b, 2001 e Simões *et al.*, 2000a, b, c, 2001, 2002b, c, 2003).

Holland (1995), por exemplo, prediz que a probabilidade de coleta de fósseis marinhos é dependente, além da profundidade da coluna de água, a três variáveis: profundidade preferencial de vida do organismo, profundidade de tolerância e pico de abundância do fóssil pela ao longo do gradiente batimétrico investigado. Esse modelo revela que encontrar-se-ão mais facilmente, tanto as primeiras (origem), como as últimas (extinção), ocorrências dos táxons próximos à Superfície de Máxima Inundação, num Trato de Sistemas Transgressivo, e nos limites entre seqüências. Esses agrupamentos, teoricamente, não são encontrados nos Tratos de Sistema de Mar Alto.

Assim, os modelos existentes (Holland, 2001) predizem que nas análises de seções estratigráficas isoladas haverá períodos de poucas modificações faunísticas nos Tratos de Sistemas de Mar Alto e Tratos de Sistemas de Mar Baixo e grandes mudanças nas associações faunísticas nos limites das seqüências e na Superfície de Máxima Inundação associadas (Holland, 2001). Adicionalmente, nos TST (Trato de Sistemas Transgressivos) podem ocorrer a predominância de extinção (ou não preservação) de espécies de águas rasas e a origem (ou melhores condições de preservação) de espécies de água profunda (Holland, 1996). Apenas a análise de diferentes seções estratigráficas da Formação Ponta Grossa pode nos dar uma visão mais próxima da realidade dos eventos geológicos e biológicos ocorridos.

A seqüência B da Formação Ponta Grossa teve como principal agente de transporte e deposição de seus sedimentos as tempestades (Bergamaschi, 1999; Bergamaschi & Pereira, 2001), fato esse confirmado, adicionalmente, por dados tafonômicos (Anelli *et al.*, 1997; Simões *et al.*, 1998a, b, 1999, 2000a, b, c, 2001, 2002a, b, c; Rodrigues *et al.*, 2000a, b). É importante notar que, possivelmente, os modos de ocorrência dos restos fossilíferos estão intimamente associados ao nível de base da bacia durante seu soterramento (Simões *et al.*, 2000a e Rodrigues, 2002). De fato, as seqüências deposicionais da Formação Ponta Grossa resultam de alterações desse nível de base numa seqüência regressiva-transgressiva (em uma escala de segunda ordem). Os padrões de preservação dos trilobites, assim, tendem a seguir essas mudanças. Desse modo, os trilobites analisados podem ser associados a rochas depositadas sob as seguintes condições ambientais:

- a- substratos de águas caracteristicamente plataformais, com presença de delgadas camadas de arenitos finos depositados entre os níveis de base de ondas de tempo bom e de tempestade sob influência de correntes de alta energia, durante as tempestades;
- b- substratos em águas mais distais, com pelitos depositados abaixo do nível de base de ondas de tempestade.

É notável que a classe tafonômica II, tem seu registro preferencialmente associado a depósitos relativamente mais proximais. De fato, trilobites com seus escleritos dissociados são mais facilmente encontrados nas porções basais do Trato de Sistemas Transgressivo (TST) da Seqüência B, em sedimentitos referentes às porções medianas e superiores das parasseqüências estabelecidas por Bergamaschi (1999), tanto nas seções de Jaguariaíva, como na de Tibagi, onde as condições predominantes foram de águas rasas. Por outro lado, indivíduos da classe tafonômica I (restos articulados), são encontrados também nas porções mais basais do TST, porém em sedimentitos das porções superiores das parasseqüências (Superfícies de Inundação Marinha), como no caso das seções de Jaguariaíva e mesmo em porções superiores do Trato de Sistemas Transgressivo (Superfícies de Máxima Inundação), como na seção Tibagi, onde as condições predominantes são de águas mais profundas.

As figuras 19, 20 e 21 representam, nas seções e quadriculas amostradas, onde são encontradas as diferentes classes tafonômicas dos trilobites. Claramente observa-se que, no caso da classe tafonômica II, os sedimentitos referentes ao intervalo

estratigráfico das quadrículas Jt03 (no caso da sub-classe II-2) e Jt06 (no caso da subclasse II-1) contêm grandes proporções de trilobites desarticulados. O fato de essas quadrículas estarem associadas a intervalos de parassequências distintas das Superfícies de Inundação Marinha reforça a validade do padrão esperado. É notório, também, maior registro de restos desarticulados nos sedimentitos referentes ao intervalo estratigráfico das quadrículas pertencentes às Superfícies de Inundação Marinha (horizontes nas quadrículas Jt02, Jt05, Jt09, Ti02 e Ti04). Contudo, a análise do número total de trilobites encontrados, assim como a da relação entre os trilobites e o total de fósseis por quadrícula (figs. 19, 20 e 21), revela que justamente são os sedimentitos dessas quadrículas que contêm a maior quantidade desses artrópodes, sendo esperado, portanto, um aumento na quantidade de todas as classes tafonômicas.

De fato, os sedimentitos referentes ao intervalo estratigráfico das quadrículas Jr02, Jr03, Jr04, Jt02, Jt05, Jt09, Ti02 e Ti04 representam fácies de ambientes com menor energia e com melhores condições para preservação de trilobites. A classe tafonômica I (articulados), por exemplo, contém seus picos de abundância em algumas dessas quadrículas (figs. 20, 21, 22 e 23).

Nesse contexto, uma importante questão emerge: por que os restos completos de trilobites, relacionados a indivíduos e não a mudas, não são encontrados preferencialmente em depósitos de sufocamento típicos, como nos sedimentitos referentes ao intervalo estratigráfico das quadrículas Jr02, Jr03, Jr04, Jt04 e Jt06, nos sedimentitos depositados abaixo do nível de base de ondas de tempestade?

Os depósitos de sufocamento parecem ocorrer preferencialmente ao longo do Trato de Sistemas Transgressivo, nas porções basais a médias das parassequências, representando depósitos mais distais (Simões *et al.*, 2000a, b, c, 2001, 2002b, c). Assim, correntes tracionais de fundo raramente afetam e remobilizam o substrato permitindo que animais de epifauna, como conularídeos, sejam preservados, muitas vezes, em posição de vida (Simões *et al.*, 2001; Rodrigues, 2002; Rodrigues *et al.*, no prelo). Nesse tipo de depósito, a maior parte da sedimentação deriva da decantação de finos provenientes dos eventos de tempestades que erodem as porções mais proximais.

A questão acima suscitada pode ser mais bem compreendida se analisarmos dois pontos principais: 1- as taxas de sedimentação do ambiente; 2- o hábito de vida dos trilobites.

Os registros referentes às Superfícies de Inundação Marinha, onde os depósitos de sufocamento são mais facilmente encontrados, representam seções mais condensadas temporalmente (longa exposição na interface água/sedimento antes da deposição final) que preservam elementos de ambas as classes tafonômicas em grande quantidade e com grande mistura temporal, com restos, porém, autóctones a parautóctones. Contudo, a velocidade do aumento na taxa de deposição de finos, provavelmente, ainda possibilita organismos vágeis (como os trilobites) escaparem. É notório que nesse tipo de depósito, apenas restos desarticulados (principalmente exúvias), por terem sua taxa de preservação aumentada devido à sedimentação rápida, são preservados.

Fato interessante é a presença exclusiva de trilobites calmoniídeos nas Superfícies de Inundação Marinha da seção 2 de Jaguariaíva e seção Tibagi. Conforme já discutido, esse grupo de trilobites parece ter seu exoesqueleto mais mineralizado quando comparado aos outros grupos (Sandford, no prelo), aumentando a sobrevivência da carcaça perante os agentes decompositores, com conseqüente aumento na taxa de preservação. As Superfícies de Inundação Marinha apresentam taxas de carbono orgânico total (COT) relativamente mais elevadas do que as das outras fácies (Bergamaschi, 1999), indicando condições de fundos sem oxigenação, ricos em matéria orgânica, proporcionando condições ainda mais ideais para a preservação desse grupo.

Finalmente, vale ressaltar a ausência total de restos de trilobites na Seqüência C analisada na seção Tibagi. Num contexto de terceira ordem, a Seqüência C representa depósitos mais proximais e, portanto, mais rasos (Bergamaschi, 1999). Novamente, duas hipóteses surgem para tentar explicar esse fato:

- a- os trilobites calmoniídeos e homalonotídeos foram extintos no término da Seqüência B ;
- b- os trilobites não foram preservados nessa Seqüência deposicional por fatores tafonômicos.

Na verdade, trilobites calmoniídeos (*Tibagya parana*) são descritos na literatura como encontrados em sedimentitos correlatos à Seqüência C de idade Emsiana

(Clarke, 1913; Struve, 1958), demonstrando que o grupo não se extinguiu durante esse período. Aparentemente, a ausência desses organismos reflete uma mudança ambiental e, conseqüentemente, preservacional. De fato, a contribuição de arenitos finos nessa parte da seção colunar é maior. Assim, é de se esperar uma menor taxa de preservação do esqueleto multi-elemento desses artrópodes nas condições mais oxigenadas e energéticas da Sequência C. Trabalhos de campo focalizando essa sequência poderão, no futuro, esclarecer melhor essas questões.

4.1.3. Padrões de Preservação de Macrofósseis de Invertebrados ao longo de Tratos de Sistemas

A integração dos dados de trilobites com o do restante da fauna associada também revela importantes considerações tafonômicas. A comparação entre as faunas, por exemplo, das Superfícies de Inundação Marinha (SI) das seções estudadas, revela interessantes padrões na preservação e estrutura ecológica dos organismos, conforme será agora discutido.

Conforme já visto previamente, os depósitos de sufocamento são formados abaixo do nível de onda de tempestade e são preservados, preferencialmente, próximos às Superfícies de Inundação Marinha, num Trato de Sistemas Transgressivo (TST). As Superfícies de Inundação Marinha, por sua vez, são depósitos onde as taxas de sedimentação e a energia do meio são baixas. A preservação dos organismos nessa fácies é condicionada ao baixo teor de oxigênio dissolvido, evitando a ação de organismos decompositores e remobilizadores do substrato. De fato, foram nas Superfícies de Inundação Marinha que o maior número de fósseis foi coletado, assim como também são nelas que a razão entre os fósseis coletados e o total dos fósseis coletados pelas diferentes quadrículas é maior (figs. 16, 17 e 18).

É curioso observar que, de fato, os dados provenientes das rochas abrangidas pelas coletas na seção 2 de Jaguariaíva, nos horizontes das quadrículas Jt05 e Jt09 (Superfície de Inundação Marinha, segundo Bergamaschi, 1999), possuem grande quantidade de fósseis (fig. 17). Contudo, nos sedimentitos abrangidos pela quadrícula Jt02 e interpretados como pertencentes a uma Superfície de Inundação Marinha (Bergamaschi, 1999), não possui essa característica. São os sedimentitos amostrados na quadrícula Jt03, imediatamente superior estratigraficamente à Jt02, que reservam essas feições. Adicionalmente, conforme discutido mais abaixo, outros padrões

tafonômicos, além dos observados na análise específica de trilobites, são exclusivos apenas dos sedimentitos das quadrículas Jt03, Jt05 e Jt09. Não é de se estranhar que os sedimentitos da quadrícula Jt03, na realidade, representem rochas também pertencentes a uma Superfície de Inundação Marinha. Assim, prefere-se, nesse momento, considerá-los como também posicionados numa Superfície de Inundação Marinha, apenas com base nos dados tafonômicos, contribuindo para o refinamento do arcabouço de seqüências pré-estabelecido (Bergamaschi, 1999).

São os sedimentitos representativos das Superfícies de Inundação Marinha, de fato, que contêm o maior número de fósseis coletados em relação ao total analisado (quadrículas Jt05, Jt09, Ti02 e Ti04) (figs. 17 e 18). Nesse caso, os sedimentitos das quadrículas Jt02 e Jt03, assim como os da Ti07 apresentam características semelhante às das Superfícies de Inundação Marinha.

Analisando-se, contudo, os picos de fragmentação, nota-se que nos sedimentitos das quadrículas Jt05 e Ti04 e Ti09 é grande também a quantidade de bioclastos fragmentados. Novamente, o tempo de exposição desses antes de seu soterramento final pode ter permitido a acumulação de organismos com essa feição tafonômica. Os sedimentitos da quadrícula Jt09, ao contrário, não apresentam grande quantidade de organismos fragmentados. São os sedimentitos abaixo, isso é, os amostrados na quadrícula Jt08, que possuem um maior pico percentual para essa feição. As condições ambientais de deposição entre as rochas das quadrículas Jt05 e Jt09, assim como as das Ti02 e Ti04, parecem ter sido distintas. Provavelmente, os sedimentitos das quadrículas Jt09 e Ti02 foram depositados em ambiente mais distal aonde não chegariam correntes tracionais de fundo, esporádicas, trazendo bioclastos fragmentados de regiões mais proximais. De fato, os sedimentitos das quadrículas Jt05 e Ti04 apresentam lentes decimétricas de arenitos finos contendo fósseis, indicando a atuação de correntes ocasionais nesse ambiente de deposição.

O interessante aqui é que as rochas das quadrículas Jt01 e Jt02 apresentam o mesmo comportamento que as das quadrículas Jt08 e Jt09, ou seja, uma maior taxa de fragmentação de seus fósseis com posterior diminuição dessa feição (aumento brusco de organismos não fragmentados) (fig. 17).

Os sedimentitos amostrados nas quadrículas da seção 1 de Jaguariaíva são todos representativos de Superfícies de Inundação Marinha. De fato, as características tafonômicas das rochas dessas quadrículas são homogêneas entre si (fig. 16). Todas

possuem baixos índices de fragmentação, assim como uma tendência à preservação de organismos com esqueleto carbonático. As condições de preservação de depósitos de sufocamento (como discutido anteriormente), confirmam um ambiente de baixa energia com incursões esporádicas de pelitos.

As guildas ecológicas dos fósseis analisados também indicam importantes padrões de deposição, pois as estruturas tróficas dos organismos estão diretamente associadas ao seu meio-ambiente. Animais detritívoros, como os pertencentes à guilda de animais de infauna rasa detritívora (IR-D), possuem seus picos de abundância justamente nos sedimentitos relacionadas às Superfícies de Inundação Marinha (quadrículas Jt03, Jt05, Jt09 e Ti02), pois o ambiente com baixa energia e rico em matéria orgânica é favorável para o estabelecimento deste tipo de associação fossilífera.

Já os organismos de hábito alimentar suspensívoro, como os bivalves de infauna rasa a moderadamente profunda (IRMP-S), por outro lado, são menos freqüentes nas Superfícies de Inundação Marinha. Esses animais necessitam de maior energia do meio para que o aporte de partículas, em suspensão, possa ser filtrado por seus sífões (Ruppert & Barnes, 1996). Assim, os ambientes mais estagnados encontrados na deposição das Superfícies de Inundação Marinha não seriam ideais para o estabelecimento desses organismos. De fato, os organismos da infauna rasa a moderadamente profunda têm seu maior pico de abundância, na seção 2 de Jaguariaíva, nos sedimentitos referentes ao intervalo estratigráfico da quadrícula Jt10, posterior a uma Superfícies de Inundação Marinha e os indivíduos da guilda de animais suspensívoros de epifauna livre (EL-S) têm seus picos de abundância nos sedimentitos referentes ao intervalo estratigráfico das quadrículas Jt01, Jt04, Jt08 e Jt12 (porções anteriores ou iniciais às Superfícies de Inundação Marinha) (fig. 15).

A comparação geral dos organismos detritívoros com os suspensívoros demonstra picos dos primeiros nas Superfícies de Inundação Marinha (horizontes das quadrículas Jt05, Jt09 e Ti02), como esperado. Os sedimentitos referentes ao intervalo estratigráfico da quadrícula Jt03 também indicam uma alta proporção de organismos detritívoros. Porém, é na quadrícula Jt02 que, dentre todas, há o maior percentual desses organismos por quadrícula (figs. 17 e 18), na seção 2 de Jaguariaíva. Novamente, aqui, esse padrão está relacionado com a dificuldade de se estabelecer o

posicionamento da Superfície de Inundação Marinha nessa porção particular do trato de sistemas.

Dessa maneira, os dados obtidos na Seqüência B de Tibagi corroboram os dados encontrados em Jaguariaíva, em ambas as seções. De fato, animais detritívoros, como trilobites calmoniídeos, são mais facilmente encontrados nas Superfícies de Inundação Marinha que organismos suspensívoros de infauna ou epifauna (fig. 15).

Versando sobre Trato Transgressivo como um todo, entretanto, de maneira geral, organismos da guilda de animais suspensívoros da epifauna livre (EL-S) são maioria na Seqüência B. Contudo, esse padrão difere quando é analisada a Seqüência C. Nesta, o Trato de Sistemas Transgressivo (representado pelos sedimentitos da quadrícula Ti07) é caracterizado por possuir uma grande proporção de animais da guilda de suspensívoros da infauna rasa a moderadamente profunda (IRMP-S) (*Lingula* sp.). Adicionalmente, os Tratos de Sistemas de Mar Alto (TSMA) de ambas as seqüências também diferem quando analisados. Na Seqüência B o TSMA não registra fósseis (sedimentitos da quadrícula Ti06). Os depósitos de um TSMA são caracterizados por serem gerados em condições gradativamente prográdantes como consequência da subida relativa do nível do mar decrescer numa taxa na qual o fluxo de sedimento disponível é igual ou maior que a taxa que produz a acomodação (regressão marinha) (DellaFavera, 2000). Dessa maneira, a ausência de fósseis nos sedimentitos dessa quadrícula pode tentativamente ser explicada pela associação de fatores sedimentares e tafonômicos. A ação inicialmente agradacional e posteriormente prográdacional condiciona taxas erosivas maiores, diminuindo o potencial de preservação dos fósseis. Já nos sedimentitos da quadrícula Ti10 (TSMA da Seqüência C), observa-se grande quantidade de indivíduos preservados (figs. 14 e 18). Contudo, é interessante notar que todos os organismos são *Tentaculites* (fig. 14), com o esqueleto carbonático, portanto. De fato, esses organismos foram interpretados como carnívoros vágeis (Azevedo-Soares, 1999) e representam, novamente, o controle sedimentar e tafonômico de preservação dos fósseis nos TSMA, pois, necessariamente, haveria de ter organismos com níveis tróficos menores do que o dos carnívoros na cadeia alimentar (herbívoros e detritívoros, por exemplo).

As Superfícies de Inundação Marinha, vale lembrar, são registros de condições de lâminas de águas mais profundas, porém não são os depósitos de maior nível

relativo do mar da bacia. São as Superfícies de Máxima Inundação (SIM) que representam os depósitos mais distais de uma seqüência (Della Favera, 2000).

A seção 2 de Jaguariaíva, litologicamente, é constituída por folhelhos e siltitos laminados com camadas de piritita associadas (Bergamaschi, 1999). Faunisticamente, segundo nossas análises é composta apenas por *Lingula* sp. (IRMP-S), preservadas no interior de concreções carbonáticas e, como demonstrado nos dados obtidos nas rochas da quadrícula Jt12 (fig. 17), espécimes pertencentes à categoria EL-S (*Australocoelia tourtelloti*). Há o registro, também, de conulários (ES-S) nesta parte da seção (Petri, 1948, p. 62).

A fauna nessa porção do trato de sistemas mostra-se abundante, porém, pouco diversificada, conforme deveria ser esperado. O próprio ambiente redutor é um dos fatores que determinam esse padrão. Entretanto, parece também haver um controle tafonômico na preservação fossilífera. A figura 14 mostra que acima dos sedimentitos representativos da quadrícula Jt09 há um aumento considerável na preservação de fósseis com esqueleto quitino-fosfáticos (e.g., *Orbiculoidea* e *Lingula*), em relação àqueles de esqueleto carbonático. Os fatores diagenéticos, ou mesmo bioestratinômicos, como a dissolução preferencial de conchas carbonáticas na ausência de oxigênio, dessa maneira, estão relacionados a esse padrão de preservação e merecem estudos mais aprofundados futuramente.

A seção de Tibagi mostra-se diferenciada no registro dos padrões tafonômicos e ecológicos de suas Superfícies de Máxima Inundação. Os horizontes das quadrículas Ti04 e Ti05 pertencem às Superfícies de Máxima Inundação da Seqüência B, enquanto que os das quadrículas Ti08 e Ti09 registram a Superfícies de Máxima Inundação da Seqüência C.

Os sedimentitos das quadrículas Ti04 e Ti05 são formados por siltitos maciços, intercalados por finas lâminas de areia. A composição faunística de ambas, entretanto, difere. Os sedimentitos da quadrícula Ti04 apresentam composição faunística mais rica e diversificada, apresentando organismos suspensívoros da epifauna livre (EL-S) (*Australocoelia* sp., *Orbiculoidea* sp.), suspensívoros da infauna rasa a moderadamente profunda (IRMP-S) (*Lingula* sp.) e detritívoros da epifauna vágeis (EV-D/H) (trilobites Calmoniídeos e Homalonotídeos). Os trilobites deste intervalo pertencem à classe tafonômica I (articulados) e II (desarticulados). Já os sedimentitos da quadrícula Ti05 apresentam apenas indivíduos IRMP-S (*Lingula* sp.)

É notável, portanto, que os padrões tafonômicos e ecológicos do horizonte da quadrícula Ti04 são distintos dos daqueles encontrados pela seção 2 de Jaguariaíva e nos sedimentitos da quadrícula Ti05 da seção de Tibagi. Duas alternativas podem ser propostas:

- a- as camadas indicadas como depósitos de Superfícies de Máxima Inundação da seção de Tibagi, na verdade, representam apenas uma Superfície de Inundação Marinha, marcadora de parasseqüência;
- b- pulsos de oxigênio indicando períodos menos anóxicos e condições um pouco mais energéticas, podendo explicar a maior diversidade de guildas encontrada.

A segunda hipótese parece melhor se adequar ao encontrado, pois os fósseis dos sedimentitos da quadrícula Ti05 apresentam os mesmos padrões de preservação dos encontrados em Jt12, indicando que o padrão de Ti04 é decorrente de algum fenômeno incomum.

Por fim, a comparação entre as Superfícies de Máxima Inundação da Seqüência B com a da Seqüência C também revela interessantes considerações. Apesar da Superfície de Máxima Inundação da Seqüência C possuir maior quantidade de lentes de arenitos finos, indicando um ambiente mais proximal, os padrões de preservação e ecológicos se mantêm constantes em relação às Superfícies de Máxima Inundação da Seqüência B. De fato, os sedimentitos das quadrículas Ti08 e Ti09 apresentam baixa diversidade de organismos (apenas organismos suspensívoros da infauna rasa a moderadamente profunda), com esqueleto quitino-fosfático e sem fragmentação.

Desse modo, a distribuição dos fósseis nas seqüências B e C e, por extensão, à Formação Ponta Grossa está, como um todo, relacionada com a variação isostática e do nível de base da bacia sedimentar. Tais variações condicionaram ambientes preservacionais ciclicamente repetitivos pelas sucessões sedimentares. A fauna fóssil associada reflete as mudanças ambientais, pois também ciclicamente (por suas guildas) se repetem pelos tratos deposicionais. Outrossim, o registro pode estar indicando mudanças tafonômicas e não exatamente apenas tróficas.

Finalmente, é possível distinguir associações faunísticas fossilíferas refletindo ambientes deposicionais, principalmente nas análises estatísticas multivariadas.

A seção 2 de Jaguariaíva possui padrões de guildas semelhantes nos sedimentitos das quadrículas Jt01 e Jt11 (Tratos de Sistemas Transgressivos da

Seqüência B), Jt12 e Jt13 (Superfícies de Máxima Inundação da Seqüência B), Jt04, Jt07 e Jt08 (TST, pré-superfícies de inundação marinha da Seqüência B), Jt02, Jt05, Jt09, Jt03 e Jt06 (Superfícies de Inundação Marinha e Trato de Sistemas Transgressivos da Seqüência B) (fig. 22).

De fato, as associações das guildas refletem o arcabouço deposicional pré-estabelecido por Bergamaschi (1999). Vale destacar o agrupamento da quadrícula Jt02 às quadrículas Jt05 e Jt09, pois mesmo sem comprovação de litofácies para essa Superfície de Inundação Marinha, os dados de guilda a agruparam com as outras Superfícies de Inundação Marinha (propostas por suas litofácies). Isso é interessante e importante, pois quando, em campo, há dificuldades de reconhecimento de Superfícies de Inundação Marinha fundamentadas apenas em características litológicas, assinaturas tafonômicas podem ser utilizadas em associação, no seu reconhecimento.

Já a seção de Tibagi tem seus agrupamentos de guildas mais complexos (fig. 22). A união das quadrículas Ti01 e Ti06 é artificial devido ao baixo número de indivíduos nos sedimentitos dessa quadrícula.

O grupo formado por Ti 03, Ti 05 e Ti 07 possui elementos pertencentes a um Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B e C, demonstrando a similaridade de guildas entre as diferentes seqüências. A presença de rocha de uma quadrícula referente a uma Superfície de Máxima Inundação (SIM) da Seqüência B (Ti05), nesse grupo, reforça a idéia de que o posicionamento dessa SIM devesse ser revisto.

Já as quadrículas Ti08 e Ti09 são agrupadas de maneira coerente, uma vez que ambas são representativas de sedimentitos da SIM da Seqüência C. A esse grupo pode ser adicionado a quadrícula Ti04 (horizonte na Superfície de Inundação Marinha da Seqüência B) que, com seus dados de guilda, é a mais similar àquelas. A quadrícula Ti10 não é agrupada a nenhuma outra. Isso não é incoerente visto que nessa quadrícula estão representados sedimentitos que materializam um Trato de Sistemas de Mar Alto (TSMA) da Seqüência C, não tendo correlato estratigráfico pela seção. Já o agrupamento das quadrículas Ti02 e Ti04 caracteriza a diferenciação dessas Superfícies de Inundação Marinha da Seqüência B, com o restante da seção colunar.

Com relação à análise tafonômica (fig. 23) dos sedimentitos das quadrículas da seção 2 de Jaguariaíva nota-se o agrupamento das quadrículas Jt01, Jt11, Jt12 e Jt13 (Tratos de Sistemas Transgressivos e Superfícies de Máxima Inundação), Jt07, Jt10, Jt04, Jt08 e Jt06 (Tratos de Sistemas Transgressivos) e Jt03, Jt05 e Jt09 (Superfícies

de Inundação Marinha) (fig. 23). De fato, os grupos formados são semelhantes àqueles formados pela análise de guilda. Os Tratos de Sistemas Transgressivos formam um grupo bem consistente com exceção da presença da quadrícula Jt02 (horizonte de Superfície de Inundação Marinha) associada àqueles. Fato interessante é o agrupamento da quadrícula Jt03 às outras quadrículas, interpretadas como horizontes de Superfícies de Inundação Marinha (Jt05 e Jt09), reforçando a idéia de considerar essa porção da coluna como associada a uma Superfície de Inundação Marinha.

A análise tafonômica da seção de Tibagi difere pouco da análise ecológica. As quadrículas representativas de Superfícies de Inundação Marinha (SI) da Seqüência B (Ti02 e Ti04) formam um grupo com as representativas de Superfícies de Máxima Inundação (SIM) da Seqüência C (Ti08 e Ti09). Associada a esse grupo ainda pode ser encontrada a quadrícula Ti05 (SIM) que, contrariamente aos dados de guildas, é mais similar às Superfícies de Máxima Inundação da Seqüência C do que as Superfícies de Inundação. A quadrícula Ti07 (horizonte de Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência C) também é associada a esse grupo.

As quadrículas referentes aos Tratos de Sistemas Transgressivos da Seqüência B (Ti01 e Ti03) formam um grupo coerente ao se associarem. Em adição a esse grupo, as quadrículas com horizontes dos Tratos de Sistema de Mar Alto das Seqüências B e C também são agrupadas. Esse fato se deve, na realidade, à ausência de dados nessas quadrículas, tornando-o um falso grupo.

Assim, é possível estabelecer padrões de distribuição das guildas fossilíferas e características tafonômicas pelo arcabouço de estratigrafia de seqüências pré-existente. Contudo, em alguns casos (como o da seção Tibagi) é notório que o arcabouço necessita de melhor refinamento, pois, por vezes, os agrupamentos não refletem a interpretação estabelecida pela estratigrafia.

Quando as quadrículas são analisadas entre as seções colunares, os padrões de distinção e de agrupamento são de maior dificuldade de definição, porém possíveis de serem estabelecidos. De fato, os padrões associativos entre as quadrículas quando analisadas as características tafonômicas e de guilda indicam alguns agrupamentos relacionáveis aos diferentes tratos de sistema.

A análise de guilda (fig. 24), por exemplo, associa as quadrículas Ti06, Ti10 e Jt 13. As duas primeiras são relacionáveis ao Trato de Sistemas de Mar Alto da Seqüência B e C, respectivamente. A última, entretanto, é composta por sedimentitos

da Superfície de Máxima Inundação da Seqüência B. Novamente, o que pode estar agrupando essas quadrículas é o seu baixo número de exemplares. Contudo, a associação de Jt09 e Ti02 é interessante, pois ambas são representativas de Superfícies de Inundação Marinha da Seqüência B. O grupo formado por Jt04 e JT07, assim como Jt01 e Ti03 também são associações válidas, pois representaria o Trato de Sistemas Transgressivo (TST) da Seqüência B. Fato interessante é que as quadrículas da seção 1 de Jaguariaíva, apesar de serem interpretadas, todas, como horizontes de Superfícies de Inundação Marinha da Seqüência B, têm seu registro de associação variando em diferentes grupos, como, no caso, onde Jr02 se agrupa a Jt10 que é representativa de um Trato de Sistemas Transgressivo da Seqüência B.

A análise tafonômica (fig. 25) também revela grupos interessantes como o formado pelas quadrículas Jr02 e Jr04 (ambas representativas de Superfícies de Inundação Marinha da Seqüência B), assim como o formado pelas quadrículas Jt01 e Ti03 (ambas, horizontes de Tratos de Sistemas Transgressivos). Novamente, a ausência de espécimes em algumas quadrículas forma grupos artificiais, como o estabelecido pela quadrícula Jt12 (sedimentitos de Superfície de Inundação Marinha) e Ti01 (sedimentitos de Trato de Sistemas Transgressivo). Quando analisados apenas os caracteres tafonômicos dos trilobites (fig. 25), algumas quadrículas que apresentam em seu registro esse artrópode, também são associadas. Há um grupo formado por Jr04 e Jr01 (ambas Superfícies de Inundação Marinha da Seqüência B), outro formado por Jt02 (Superfície de Inundação Marinha) e Jt03 (Trato de Sistemas Transgressivo) e esses são associados Jt09 (Superfície de Inundação Marinha), 02 (Superfície de Inundação Marinha) e Jt06 (Trato de Sistemas Transgressivo). De fato, as assinaturas tafonômicas dos trilobites agruparam quadrículas com sedimentitos pertencentes às Superfícies de Inundação Marinha. Um fato interessante é que a rocha da quadrícula Jt03 que, como visto, possui várias características de uma Superfície de Inundação Marinha (características ecológicas e tafonômicas), é agrupada junto a verdadeiras Superfícies de Inundação Marinha. Isso demonstra que os sedimentitos da quadrícula Jt03 talvez sejam representativos de uma outra Superfície de Inundação Marinha da seção colunar não detectada pela análise estratigráfica nem por dados geoquímicos (Bergamaschi, 1999, não possui registro geoquímico desse ponto). Outro fato digno de nota é a ausência do agrupamento de quadrículas da seção de Tibagi a esses grupos anteriormente citados. Isso reforça a idéia da complexidade maior da disposição dos

tratos de sistemas na seção de Tibagi e a necessidade de estudos futuros para essa parte da seção.

O agrupamento de quadriculas utilizando grupos hierárquicos taxonômicos também revela associações interessantes (figs. 27 e 28). Quando analisados apenas os gêneros dos organismos, grupos referentes a sedimentitos de Tratos de Sistemas Transgressivos (como o grupo formado pelas quadriculas Jt04 e Jt07, Jt03 e Jt08, Jt01 e Ti03) e Superfícies de Inundação Marinha (quadriculas Jr01 e Jr03) da Seqüência B, são formados. A análise de grupos hierárquicos maiores, por sua vez, possibilita o agrupamento de quadriculas com sedimentitos pertencentes apenas a Tratos de Sistemas Transgressivos (TST) (Jt01 e Ti03, Jt04 e Jt07). Interessante é o agrupamento entre as quadriculas Ti07 (horizonte de Superfície de Máxima Inundação da Seqüência C) e Ti08 (horizonte de TST da Seqüência C). De qualquer forma, algumas associações são recorrentes, caracterizando a validade dos grupos. Novamente vale lembrar que alguns grupos são artificiais devido à ausência de caracteres nas quadriculas (como no exemplo da recorrente associação entre as quadriculas Jt12 e Ti01).

Assim, é possível utilizar análises de agrupamento para associar diferentes quadriculas. Contudo, é imprescindível uma análise estratigráfica refinada para esse tipo de associação. No caso da seção 2, de Jaguariaíva, o arcabouço de seqüências utilizado é refletido nas associações paleoecológicas e tafonômicas identificadas. Já na seção de Tibagi, algumas incoerências são encontradas entre o arcabouço e os dados paleoecológicos e tafonômicos.

4.2. PALEOAUTOECOLOGIA

4.2.1. Considerações Gerais sobre Morfologia Funcional de Trilobites

Devido à grande diversificação de espécimes entre os trilobites, não é estranho associar, a esses organismos, diferentes hábitos de vida. Entretanto, algumas formas são de difícil interpretação morfofuncional. Trilobites Agnostida, por não terem analogias com formas de invertebrados atuais, são clássicos exemplos onde diversos modos de vida são propostos, tais como: pelágicos (Robison, 1972), parasitas (Bergström, 1973), bentônicos, de vida livre (Jago, 1973), da epifauna, fixados a esteiras algáticas (Pek, 1977) ou, ainda, bentônicos mimetizados com os sedimentos do fundo oceânico (Pek, 1977).

A classificação e interpretação do modo de vida, portanto, é um assunto de difícil tratamento entre esses invertebrados. Isso se deve, em grande parte, ao fato de algumas hipóteses dos hábitos de vida dos trilobites não poderem ser testáveis. Associado a isso, há o problema de que muitas hipóteses morfofuncionais são tautológicas, devido à circularidade “escondida” nos argumentos que procuram atribuir função a uma dada forma.

O método paradigmático de análise morfológica, amplamente utilizado e estabelecido em trabalhos com braquiópodes, por Rudwick (1961, 1964), também é utilizado entre os trilobites. Tal método, entretanto, se mostra ineficaz em sua plenitude devido à alta subjetividade interpretativa que apresenta, além de utilizar premissas ultradarwinistas, já discutidas em Ghilardi (1999). Adicionalmente a esses problemas morfológicos, as análises morfofuncionais (e.g., Rudwick, 1961, 1964, para braquiópodes; Campbell, 1975; Fortey, 1975, 1986; Hughes & Chapman, 1995, para trilobites) não utilizam evidências geológicas em suas interpretações (veja Seilacher, 1985, para uma exceção).

A metodologia empregada por Seilacher (1970, 1991), por sua vez, utiliza quatro fatores independentes para a análise morfofuncional — Fator Histórico-Filogenético, Fator Funcional, Fator Estrutural e Fator Ecofenotípico —, que abrangeriam todas as possibilidades existentes, inerentes ou não a um organismo, para o desenvolvimento de uma estrutura.

É nítido que tanto a análise paradigmática, como a análise funcional de Seilacher (1970, 1991), possuem um consenso. A análise de Seilacher é apenas mais abrangente do que a paradigmática. Ambas, entretanto, demonstram que a morfologia

interpretacional/funcional é caracterizada por complexas relações entre fatores que controlam a forma e, ainda, que muitos aspectos dessa forma são originados de interações desses processos, os quais estão ligados em níveis diferentes.

No estudo de fósseis, devido aos fatores de preservação, o uso do triângulo de Seilacher (1970) é de difícil aplicação em sua plenitude. A análise morfofuncional em fósseis está fundamentada, principalmente, nos métodos direcionados ao fator funcional da metodologia de Seilacher (1970, 1991) que, basicamente, representa o paradigma de Rudwick (1964).

Haja vista o acima exposto, emergem três principais áreas de informação que são aceitáveis cientificamente para a dedução do hábito de vida dos trilobites (Fortey, 1985):

critério 1: o argumento vindo da analogia, que pode facilmente tornar-se circular;

critério 2: argumentos fundamentados na adequação da forma do organismo que pode discernir entre diferentes hábitos de vida, mas pode ainda falhar em chegar à resposta certa;

critério 3: evidências geológicas (sedimentológicas e estratigráficas) que podem tirar a exclusiva responsabilidade do organismo na interpretação de sua morfologia.

Evidentemente, respostas conflitantes ainda podem surgir na interpretação paleoecológica do hábito de vida dos organismos fósseis. Porém, a utilização, em conjunto, desses três critérios, diminui a possibilidade de erro numa análise morfofuncional. Uma hipótese morfológica, portanto, somente será corroborada se preencher os três critérios analisados.

Embora os trilobites sejam bem conhecidos do ponto de vista taxonômico (Harrington *et al.*, 1959; Bergström, 1973; Martinson, 1975; Levi-Seti, 1993), poucos grupos (*e.g.*, phacopídeos, proetídeos, nileídeos) têm sido objeto de estudos paleoautoecológicos (morfofuncionais) (Campbell, 1975; Fortey, 1975, 1986; Hughes & Chapman, 1995).

A morfologia funcional é uma ferramenta que auxilia o entendimento das relações ecológicas dos organismos fósseis (Ghilardi, 1999). Bambach (1983), utilizando-se de tal ferramenta, classificou os trilobites em 5 guildas ecológicas: trilobites com céfalo assimétricos em relação ao pigídio; com o céfalo simétrico em relação ao pigídio; com ornamentação elaborada; cegos e os de forma agnostídea. Por exemplo, trilobites com o céfalo assimétrico, em relação ao pigídio, deveriam possuir

hábito pelágico. Estudos mais recentes, todavia, correlacionaram as características do meio ambiente diretamente com as informações da morfologia funcional de trilobites. Dessa maneira, Fortey & Wilmot (1991) relacionaram a espessura da cutícula dos trilobites com o seu paleoambiente de vida, demonstrando, de um modo geral, que quanto mais espessa fosse a cutícula, maior a energia do meio. Por outro lado, McCormick & Fortey (1998) relacionaram o desenho óptico de trilobites pelágicos com a batimetria do habitat de vida. De fato, trilobites com visão “bem desenvolvida” são característicos da fácies sedimentar gerada junto ou logo abaixo do nível das ondas de tempestade (Brett *et al.*, 1993). Essa questão, porém, não está isenta de ceticismo e o leitor interessado deve se reportar a Brett *et al.* (1993), para uma discussão detalhada da utilização do sistema visual dos trilobites na análise paleoambiental.

4.2.2. Hipóstoma x Hábito Alimentar

O céfalo dos trilobites é o órgão que contém maior número de adaptações aos seus diferentes costumes, principalmente no que se refere aos seus hábitos alimentares (Fortey & Owens, 1999). O hipóstoma (segundo esternito), por exemplo, recobre a região bucal dos trilobites, que se localiza na sua região ventral anterior (Harrington, 1959). Sua morfologia e preservação têm estreita ligação com o hábito alimentar.

No que se refere às estratégias alimentares, os trilobites podem ser classificados em 5 categorias principais, a saber:

- a- predadores (incluindo os necrófagos);
- b- comedores de partículas;
- c- suspensívoros;
- d- filtradores (adotada principalmente pelos trilobites em estágio ontogenético larval);
- e- parasitas.

Todas essas estratégias alimentares podem ser discernidas por uma análise morfofuncional do céfalo (Fortey & Owens, 1999). Por exemplo, formas predadoras possuem o hipóstoma fortemente ligado à dobra cefálica (*doublure*) e olhos mais desenvolvidos, geralmente voltados à parte dorsal do animal. Em contraposição, formas comedoras de partículas não possuem seus hipóstomas ligados à dobra cefálica (fig. 29).

Figura 29 -Vista ventral de céfalos de trilobites. Os céfalos A, B e C possuem o hipóstoma (área em salmão) ligado à dobra cefálica (áreas em cinza), sendo considerados pertencentes à guilda de trilobites predadores. Por outro lado, os céfalos D e E não possuem o hipóstoma ligado à dobra cefálica pertencendo, provavelmente, à guilda de trilobites comedores de partículas (retirado de Fortey & Owens, 1999).

Os trilobites (Calmoniídeos e Homalonotídeos, Ordem Phacopida) estudados na Formação Ponta Grossa (Sequências B e C) revelam ausência do registro do hipóstoma no conteúdo fossilífero, fato de importância relevante na análise da morfologia funcional cefálica. Entretanto, na análise da descrição sistemática de calmoniídeos, em especial aos gêneros *Calmonia* e *Metacryphaeus* da Bacia do Paraná, realizada por Harrington *et al.* (1959, p. O484) no *Treatise of Invertebrate Paleontology*, nota-se a descrição de hipóstoma para esses táxons. O trabalho de Clarke (1913a), contudo, de onde proveio a descrição para a sistemática de Harrington *et al.* (1959) não relata a presença de hipóstoma a essas formas. Parece haver um erro infortúnio na catalogação realizada por Harrington *et al.* (1959), dos táxons descritos por Clarke (1913a) já que seu trabalho demonstra que apenas algumas formas de calmoniídeos argentinos são encontradas em associação com o hipóstoma. O fato é que, dos dados compilados da literatura e das coletas de campo realizadas na região de Jaguariaíva e Tibagi, desde 1997, hipóstomas não foram encontrados. Os trilobites

homalonotídeos, contudo, apresentam hipóstomas depositados em coleções científicas (e.g., DGM-I 01 da coleção DNPM), porém, sempre dissociados do corpo principal.

A ausência de hipóstoma entre os restos fossilíferos dos calmoniídeos e homalonotídeos da Bacia do Paraná pode ser explicada por fatores tafonômicos de preservação, uma vez que vários outros gêneros das famílias Calmoniidae e Homalonotidae possuem tal estrutura. Por ser uma peça de tamanho relativamente menor, seu comportamento hidrodinâmico, em relação ao corpo do organismo, é distinto. Não obstante, as concentrações dos restos esqueléticos de trilobites não apresentam seleção hidrodinâmica estando preservados, em conjunto, restos morfológicamente díspares entre si, como céfalos e tórax.

Ainda pode ser considerado que os trilobites calmoniídeos, de fato, não apresentassem tal estrutura. Muitos trilobites possuem a redução do hipóstoma como inovação evolutiva (Fortey & Owens, 1999). A maioria dos phacopídeos, contudo, foge dessa tendência evolutiva. Mesmo considerando a presença dessa estrutura, é pouco provável que o hipóstoma tivesse forte ligação à dobra cefálica nos trilobites da Formação Ponta Grossa, uma vez que nunca são encontrados em associação com os restos de trilobites. A ausência do hipóstoma, independente má preservação dessa estrutura, tem relevância na análise paleoecológica (Ghilardi & Simões, 2000).

Trilobites comedores de partículas orgânicas não apresentam o hipóstoma fundido à dobra cefálica. Assim, essa estrutura não é preservada na sua conexão orgânica, forçando, quando da morte do organismo, a liberação deste em relação ao corpo. A ausência de hipóstoma nos espécimes analisados na Formação Ponta Grossa é, desse modo, compatível com o hábito alimentar de comedores de partículas orgânicas de fundo.

4.2.3. Ecdise

Artrópodes e, por inclusão, trilobites apresentam comportamentos ecológicos que são potencialmente preservados no registro fóssil: ecdise (muda), escape (enrolamento), organização social e migração (Pek, 1977; Fortey & Owens, 1979; Speyer, 1985, 1991; Speyer & Brett, 1985). Desses, a ecdise é de grande importância para os artrópodes, pois está relacionada ao seu crescimento e desenvolvimento.

Nos artrópodes, em geral, o exoesqueleto é secretado pela camada tegumentar mais subjacente de células epiteliais - embriologicamente, a hipoderme. É composta

por duas camadas: uma delgada epicutícula externa formada por proteínas e ceras, em alguns artrópodes, e a camada mais interna e espessa, denominada procutícula. A procutícula, por sua vez, pode ainda ser dividida em endocutícula, formada por quitina e proteínas, e a exocutícula, também formada por quitina e proteínas com a adição de fenóis, configurando complexas ligações químicas. A exocutícula é ausente nas articulações e ao longo das linhas de quebra durante a ecdise. Algumas vezes, durante o desenvolvimento destes organismos, o exoesqueleto sofre dobras na sua procutícula (apódemas) direcionando-a para o interior do animal facilitando a inserção de músculos.

O processo de muda nos artrópodes pode ser sintetizado em seis passos (Ruppert & Barnes, 1996):

- a - a hipoderme se desprende do esqueleto e secreta nova epicutícula;
- b - a hipoderme secreta enzimas (quitinases e proteases) que passam através da nova epicutícula e vão até a endocutícula;
- c - as enzimas digerem a endocutícula;
- d - a hipoderme secreta a nova endocutícula, fazendo com que o animal, neste momento, fique alojado em 2 esqueletos;
- e - o esqueleto velho se rompe nas linhas de muda e o animal sai do envoltório antigo;
- f - o animal, com o esqueleto mole e maleável, se estira para se adaptar ao novo tamanho do organismo.

Os artrópodes, na verdade, estão em processo contínuo de crescimento, sendo o processo de muda ou ecdise a reação que o organismo utiliza para adaptar seu exoesqueleto ao seu novo tamanho. Os estágios entre as mudas são chamados de *instars* e têm seu período mais prolongado à medida que o animal envelhece (Ruppert & Barnes, 1996). Nos crustáceos, o processo de muda ocorre durante todo o seu desenvolvimento (com exceção feita aos Brachiura) e é controlado por alterações sazonais. Os insetos e aracnídeos, por outro lado, são organismos com número quase constante de *instars*, sendo que o último representa a maturidade sexual. Todo processo de muda, porém, apresenta o controle hormonal da ecdisona que circula pela hemolinfa e, através de reações fisiológicas, determina toda a ecdise (Ruppert & Barnes, 1996).

Nos trilobites, o processo de muda é de difícil estudo, pois eles representam um grupo extinto, sem possibilidade da aplicabilidade do princípio do atualismo para essa questão. Entretanto, sabe-se que a cutícula dos trilobites é extremamente calcificada (Speyer, 1991), diferentemente dos crustáceos (os ostrácodes são importantes exceções) e os quelicerados, que são grupos que contêm maior afinidade aos trilobites e possuem uma cutícula caracterizada por proteínas e quitina. A cutícula dos trilobites continha, provavelmente, uma camada adicional externa fosfática (Tiegler & Towe, 1975; Speyer, 1987; McAllister & Brand, 1989; Wilmot & Fallick, 1989).

Adicionalmente, os trilobites aparentam ser um grupo que não reabsorve metabolicamente compostos da muda após o processo de ecdise, como é comum entre os crustáceos decápodos. Esses fatos reforçam a idéia de que as mudas de trilobites possuem pouca matriz orgânica em sua cutícula fortemente mineralizada e que isso pode contribuir para um maior potencial de fossilização dos restos esqueléticos pós-muda ou pós-morte dos trilobites.

Particularmente, os trilobites apresentam padrões típicos em relação ao seu processo de muda (exuviação). O padrão comumente identificado no grupo é o chamado Salteriano, onde o céfalo do trilobite é encontrado dissociado do toracopigídio. Esse padrão é tipicamente encontrado nos phacopídeos (*e.g.*, calmoniídeos e homalonotídeos), pois a sutura facial desse grupo, ao menos nos organismos mais ontogeneticamente desenvolvidos (holáspidas), se encontra fundida (Whittington, 1997). Essa fusão sugere que a exuviação pode se iniciar com a abertura da sutura hipostomal facilitando a separação do céfalo e pigídio após uma inflexão anterior do corpo (Speyer, 1985). Wenndorf (1990) é o primeiro a relatar esse padrão de muda a homalonotídeos. Contudo, a maior parte dos grupos de trilobites provavelmente apresentava as suturas faciais funcionais e tinham sua exuviação iniciada por seu rompimento e abertura. Assim, o corpo mole pós exuviação se direcionava anteriormente liberando-se da carapaça. Desse modo, as partes cefálicas moles vitais, assim como os espinhos genais e pleurais, quando presentes, seriam preservados (Whittington, 1997).

Vários são os estudos que tratam do tempo de decomposição de mudas de artrópodes pós-ecdise (Allison, 1986, 1988; Plotnick, 1986; Plotnick *et al.*, 1988). De maneira geral, aceita-se que a quitina e outras proteínas da cutícula são totalmente decompostas, tanto em água como lama, em cerca de 40 dias (Allison, 1988). A porção

mineralizada da cutícula, típica de trilobites, contudo, é mais estável (Pouliceck *et al.*, 1986). Plotnick *et al.* (1988), por exemplo, descrevem indivíduos de *Panopeus* (Brachiura, Crustacea) soterrados de forma desarticulada (pós-muda) que mantêm sua integridade física no sedimento, por mais de 10 anos. Não é de se descartar, portanto, a idéia que restos de trilobites pós-muda permanecessem por semanas na interface água/sedimento previamente ao seu soterramento.

Um extenso registro fóssil, por diferentes fácies ambientais, indica que as cutículas pré-mudas (*instars*) e as exúvias descartadas são tafonomicamente idênticas (Speyer & Brett, 1988; Speyer, 1991). Restos completos de indivíduos são, claramente, indícios de animais mortos que não sofreram processo de muda durante o soterramento final. Já os restos desarticulados podem provir de organismos pré-muda ou mesmo serem resquícios de ecdises. Apenas análises ultra-estruturais de organismos bem preservados poderiam diferenciar as duas possibilidades. Mudanças manteriam apenas a cutícula externa e a procutícula preservadas, enquanto carcaças manteriam níveis tegumentares em associação (Whittington, 1997). Feldman & Tshudy (1987), estudando decápodes (Nephropidae) do Cretáceo diferenciaram mudas de restos mortais pela presença, nestes, de laminações endocuticulares e constataram que, naquelas concentrações fossilíferas, a quantidade de carcaças era maior que de organismos mortos, apesar de ambos sofrerem os mesmos processos tafonômicos. De fato, Henningsmoen (1975) assume que os fósseis de trilobites encontrados dissociados, em sua maioria, caracterizam indivíduos em muda, sendo os padrões menos comuns (inteiros, enrolados) os verdadeiros restos mortais dos organismos. Plotnick (1990) considera que, como os artrópodes realizam muitas mudas durante sua vida, é maior o potencial dos fósseis serem representados por este tipo de resto esquelético do que por organismos de fato já que ambos sofrem o mesmo processo de decomposição.

Os trilobites desarticulados analisados, portanto, provavelmente representam mudas de organismos que viveram em ambientes de águas mais profundas, sem ação energética. Entretanto, tempestades ocasionais, que alcançavam regiões abaixo do nível de ondas de tempestade, traziam sedimentos pelíticos geradores de depósitos de sufocamento. Apenas restos de muda que, devido à natureza mineral da cutícula poderiam ter uma taxa de sobrevivência de meses, seriam preservados, uma vez que elementos vivos, por serem vágeis, escapariam do soterramento final.

Outro importante questionamento sobre os trilobites da Formação Ponta Grossa seria qual o tipo de exuviação que eles apresentariam. Por serem phacopídeos, provavelmente, teriam um padrão salteriano para seu processo de muda. De fato, como já apontado por Lima (1997) e Lima & Simões (1998), esse padrão é encontrado nos calmoniídeos da Bacia do Paraná (fig. 30). Contudo, como visto, não há descrição consistente desse processo entre homalonotídeos. Apenas nas coleções científicas podem ser diferenciados espécimes completos com possível comportamento de muda para ambos táxons.

Os calmoniídeos, nessas coleções, podem ser preservados com o céfalo flexionado para baixo com a porção anterior do tórax arqueada, num estado de torção (exemplares UNG-Tpg 26, Tpg 48 e Tpg 13). Este padrão é típico da fase da ecdise próxima da abertura da sutura entre o céfalo e o tórax (fig. 31A). Outros, entretanto, (e.g., DZP 2845), são preservados com o céfalo invertido em relação ao tórax. Interpreta-se esse comportamento como o registro da emergência de um animal pós muda pela sutura aberta entre o céfalo e o tórax. É importante lembrar que este espécime, um calmoniídeo, foi descrito próximo a uma superfície de inundação, o que sugere ser este *habitat* o provável local de vida desse indivíduo e, extrapolando, desse táxon. Ambos os padrões, portanto, estão representando fases de uma exuviação do tipo salteriana e denotam esse hábito aos trilobites calmoniídeos.

Os homalonotídeos, por sua vez, são preservados, em muitos casos, na forma de céfalos isolados de tóraco-pigídios e tórax. São raros os exemplares preservados na forma de céfalo-tórax e que, provavelmente, representam indivíduos articulados inteiros que não preservaram seus pigídios. Adicionalmente, em muitos tóraco-pigídios e tórax preservados (fig. 31B) o primeiro segmento torácico está ausente, ou seja, o número padrão para holáspidas de *Burmeisteria notica* de 11 segmentos torácicos não é encontrado. Além disso, os céfalos preservados mantêm o cranídio e as librígenas associadas. Esses fatos caracterizam que a abertura, durante o processo de exuviação, se dava na sutura hipostomal, característica, portanto, do padrão salteriano. Os raros exemplares preservados na forma de céfalo-tórax são atribuídos a processos pós deposicionais que não permitiram a preservação, em molde, do pigídio dos organismos completos.

Figura 30- Processo de ecdise salteriano encontrado em trilobites calmoniídeos da Bacia do Paraná, Brasil. A, B e C- o céfalo é flexionado para cima e o tórax é arqueado, D- A sutura entre o céfalo e o tórax é rompida, E e F- emergência do novo animal invertendo, ou não, o céfalo.

Figura 31-Mudas de trilobites da Formação Ponta Grossa. A= Exemplar IBB/DZ 2845 de um calmoniídeo. Reparar o céfalo dissociado do tóraco-pigídeo e invertido, indicando padrão Salteriano de muda. B= Exemplar IBB/DZ 3360 de *Burmeisteria notica*. Reparar a presença de 10 somitos torácicos diferindo do padrão típico de 11 somitos (maiores explicações no texto).

A caracterização deste padrão em indivíduos pertencentes à subfamília Homalonitinae (fig. 32), como os Homalonotídeos, reveste-se de importância, pois esse comportamento não possui relatos relevantes na literatura internacional consultada, com exceção do trabalho de Wenndorf (1990).

Figura 32- Processo de ecdise salteriano encontrado em trilobites homalonotídeos da Bacia do Paraná, Brasil. A- o céfalo é flexionado para cima e o tórax é arqueado, B- A sutura entre o céfalo e o tórax é rompida, C- emergência do novo animal invertendo, ou não, o céfalo.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos no presente estudo permitiram concluir que:

1) A tafonomia de trilobites e outros macroinvertebrados fósseis é uma importante ferramenta para o estabelecimento de padrões preservacionais e seu confronto com arcabouços estratigráficos pré-estabelecidos.

2) Podem ser reconhecidas duas classes tafonômicas de preservação para o registro dos trilobites da Formação Ponta Grossa:

a- os articulados, onde todos os segmentos do corpo estão associados formando, assim, um único esclerito;

b- os desarticulados, onde ao menos um dos escleritos corpóreos está dissociado do restante.

Dentro da classe dos articulados (Classe I) é possível ainda distinguir:

a- restos de carcaças estendidas;

b- restos de carcaças enroladas;

c- restos de carcaças torcidas.

Dentro da classe dos desarticulados (Classe II) é possível distinguir:

a- restos de carcaças parcialmente desarticuladas, onde ao menos dois escleritos permanecem articulados;

b- restos de carcaças desarticuladas, onde há a preservação de apenas um dos escleritos.

3) Os trilobites articulados, com seus restos de carcaças estendidas (subclasse I-1) são, indubitavelmente, carcaças de organismos mortos fora do processo de muda ou restos de mudas preservados imediatamente após o processo de ecdise. Interpreta-se, pelo excelente estado de preservação de muitos desses exemplares, que seu soterramento foi rápido e, provavelmente, associado a depósitos de sufocamento abaixo do nível de base de ondas de tempestade.

4) São poucos trilobites calmoniídeos atribuídos à subclasse I-2 (articulados, com sua carcaça enrolada). Esse padrão reflete provável resposta do organismo ao estresse causado pela sedimentação episódica, associada aos depósitos de sufocamento onde possivelmente são encontrados.

5) Os trilobites desarticulados são grande maioria entre os fósseis analisados. Os restos esqueléticos da subclasse II-1 (parcialmente desarticulados) podem ser interpretados como bioclastos ainda nas primeiras etapas de desarticulação.

6) Os organismos inclusos na subclasse II-2 (trilobites totalmente desarticulados) representam o último estágio de desarticulação dos trilobites da Formação Ponta Grossa. É importante observar que o grau de desarticulação destes bioclastos não pode ser interpretado como um indicativo da duração de exposição ou de transporte físico, pois o controle básico destes pode ser sedimentológico e/ou morfológico.

7) Os trilobites desarticulados analisados representam mudas de organismos que viveram em ambientes de águas mais profundas, sem ação energética. Tempestades ocasionais, que alcançavam regiões abaixo do nível de ondas de tempestade, traziam sedimentos pelíticos geradores de depósitos de sufocamento. Fósseis completos articulados, representando organismos e não mudas, não são encontrados com frequência devido ao seu hábito vágil.

8) Trilobites homalonotídeos são praticamente ausentes na seção 2 de Jaguariaíva e seção de Tibagi. Esse padrão de preservação pode ser interpretado como um reflexo da estrutura ecológica das antigas comunidades associado ao agente controlador da preservação desses organismos que é tafonômico devido a diferenças no seu potencial de preservação em relação aos trilobites calmoniídeos.

9) Os padrões de preservação dos trilobites nas seções tendem a seguir as mudanças de nível de base da bacia. Trilobites desarticulados têm seu registro preferencialmente associado a depósitos relativamente mais proximais (porções basais do Trato de Sistemas Transgressivo da Sequência B). Indivíduos articulados são encontrados também nas porções mais basais do TST, porém em sedimentitos das porções superiores das parassequências (Superfícies de Inundação Marinha).

10) Trilobites não são encontrados nos depósitos de sufocamento típicos, pois com o aumento na taxa de deposição de finos organismos vágeis ainda têm seu escape possibilitado.

11) Os depósitos referentes às Superfícies de Inundação Marinha, por serem seções mais condensadas temporalmente, tendem a preservar elementos de ambas as classes tafonômicas em grande quantidade e possivelmente com acentuada mistura temporal com restos, porém, autóctones a parautóctones.

12) A ausência de trilobites na Sequência C é um artefato tafonômico. Essa sequência está associada a ambientes mais proximais e, portanto, desfavoráveis à preservação dos trilobites, especialmente sob condições de baixa taxa de sedimentação.

13) É nas Superfícies de Inundação Marinha que há o maior número de macrofósseis de invertebrados, assim como também é nelas que a razão entre os fósseis coletados e o total dos fósseis coletados pelas diferentes quadrículas, é maior.

14) Animais detritívoros, como os pertencentes à categoria IR-D (organismos detritívoros da infauna rasa), possuem seus picos de abundância justamente nas quadrículas relacionadas às Superfícies de Inundação Marinha, pois o ambiente com baixa energia e rico em matéria orgânica é favorável para o estabelecimento desse primeiro tipo de associação fossilífera.

15) Já os organismos de hábito alimentar suspensívoro, como os bivalves de infauna (IRMP-S, organismos suspensívoros da infauna rasa a moderadamente profunda), são menos freqüentes nas Superfícies de Inundação Marinha. Esses animais necessitam de maior energia do meio para que o aporte de partículas, em suspensão, possa ser filtrado por seus sífões. Assim, os ambientes mais estagnados encontrados na deposição das Superfícies de Inundação Marinha não seriam ideais para o estabelecimento desses organismos.

16) Os Tratos de Sistemas Transgressivos (TST) da Seqüência B contêm, na sua maioria, organismos EL-S (suspensívoros da epifauna livre). Na Seqüência C, os TST são caracterizados por possuírem uma grande proporção de IRMP-S (*Lingula* sp., organismos suspensívoros da infauna rasa a moderadamente profunda), o que demonstra uma alteração da estratégia ecológica preferencial.

17) Os Tratos de Sistemas de Mar Alto da Seqüência B não possuem, até o momento, registro fossilífero. Na Seqüência C, os TSMA apresentam registro de alto número de *Tentaculites*, demonstrando controle tafonômico na preservação dessa fácies.

18) Há controle tafonômico na preservação de macrofósseis nas Superfícies de Máxima Inundação, devido ao seu ambiente redutor. Na seção 2 de Jaguariaíva são encontrados apenas fósseis com carapaças quitino-fosfáticas, preferencialmente no interior de concreções carbonáticas singenéticas, sendo abundante, mas pouco diversificada.

19) A Superfície de Máxima Inundação das Seqüências B e C da seção de Tibagi apresenta sua composição faunística mais rica e diversificada apresentando organismos EL-S (organismos suspensívoros da epifauna livre - *Australocoelia* sp., *Orbiculoidea* sp.), IRMP-S (organismos suspensívoros da infauna rasa a

moderadamente profunda - *Lingula* sp.) e EV-D/H (organismos detritívoros da epifauna vágeis - trilobites Calmoniídeos e Homalonotídeos). Representam, assim, pulsos de oxigênio indicando períodos menos anóxicos e condições um pouco mais energéticas.

20) Desse modo, a distribuição dos fósseis nas seqüências B e C e, por extensão, à Formação Ponta Grossa está, como um todo, relacionada à variação do nível de base da bacia. Tais variações condicionaram ambientes preservacionais ciclicamente repetitivos. A fauna fóssil associada reflete as mudanças ambientais, pois também ciclicamente (por suas guildas) se repetem pelos tratos de sistemas. Outrossim, o registro pode estar indicando mudanças tafonômicas e não exatamente apenas tróficas.

21) É possível utilizar análises de agrupamento para associar diferentes quadrículas nas diferentes seções analisadas. Contudo, é imprescindível uma análise estratigráfica refinada para esse tipo de associação, pois, em muitos casos, como na seção Tibagi, os tratos de sistemas estabelecidos não possuem registro tafonômico e ecológico compatível ao seu ambiente gerador.

22) A ausência de hipóstoma nos trilobites da Formação Ponta Grossa indica que essa estrutura não era fundida à dobra cefálica. Essa característica denota hábito alimentar de comedores de partículas orgânicas de fundo.

23) Tanto trilobites calmoniídeos, como homalonotídeos apresentam padrão de ecdise salteriano. Os calmoniídeos são encontrados, muitas vezes, preservados dessa forma. Já os homalonotídeos, apesar de não possuírem registro desse hábito, demonstram, em muitos espécimes, quebra de somitos torácicos. Tal fato é um forte indício de que esses animais utilizavam como escape corpóreo a junção entre o céfalo e tórax, tipicamente caracterizado, num padrão salteriano.

24) A associação entre tafonomia, paleoecologia e estratigrafia de seqüências mostra-se uma importante ferramenta para definições de fina resolução como as de terceira ou quarta ordem. Mostram-se também complementares quando da impossibilidade da utilização de uma destas. Assim, apenas o uso, em conjunto, de todos os dados passíveis de serem analisados, pode fornecer confiabilidade maior aos arcabouços estratigráficos propostos.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABERHAN, M. 1994. Guild-structure and Evolution of Mesozoic Benthic Shelf Communities. *Palaos*, 9 (6): 516-545.
- ALLISON, P. A. 1986. Soft bodied animals in the fossil record: the role of the decay in fragmentation during transport. *Geology*, 14: 979-981.
- ALLISON, P. A. 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils. *Paleobiology*, 14: 139-154.
- AMMON, L. von 1893. Devonische Versteinerungen von Lagoinha in Mato Grosso (Brasilien). *Z. Ges. Erdk. Berlin*, XXVIII: 1-15
- ANELLI, L. E. 1994. *Pelecípodes da Formação Piauí (Pensilvaniano Médio), Bacia do Parnaíba, Brasil*. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências, inédita), 148p.
- ANELLI, L.E.; SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. 1997. Life mode of some brazilian Upper Paleozoic Anomalodesmatans. In: P.A. JOHNSTON & J.W. HAGGART (eds.) *Bivalves-An Eon of evolution- paleobiological studies honoring Norman D. Newell*, University of Calgary Press, pp. 69-74.
- ASSINE, M. L. 1999. Fácies, icnofósseis, paleocorrentes e sistemas deposicionais da Formação Furnas no flanco sudeste da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, 29 (3): 357-370
- ASSINE, M. L. 2001. O Ciclo Devoniano na Bacia do Paraná e correlações com outras bacias gondwanicas. In: MELO, J. H. & TERRA, G. J. S. (eds.) *Correlação de Seqüências Paleozóicas Sul-Americanas, Ciência Técnica Petróleo, Seção Exploração de Petróleo*, 20: 55-62.
- ASSINE, M. L.; SOARES, P. C. & MILANI, E. J. 1994. Seqüências tectono-sedimentares Mesopaleozóicas da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, 24 (2): 77-89.
- ASSINE, M. L.; PERINOTTO, J. A. J.; FULFARO, V. J. & PETRI, S., 1998. Progradação deltaica Tibagi no Devoniano Médio da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, 28: 125-134.
- AZEVEDO-SOARES, H.L.C. 1999. *Classe Tentaculita na Formação Ponta Grossa: uma proposta de sistematização*. Universidade Estadual do Rio de Janeiro (Dissertação de Mestrado, Faculdade de Geologia), 118p.
- BABCOCK, L. E. 1994. Taphonomy of *Limulus*; implications for the fossil record of horseshoe crabs and trilobites. In: Geological Society of America, North-Central Section, 27th annual meeting. Kalamazoo, MI, EUA. *Abstracts with Programs - GSA*. 26; 5. p.3.
- BABCOCK, L. E. & SPEYER, S. E. 1987. Enrolled trilobites from the Alden Pyrite Bed, Ledyard Shale (Middle Devonian) of western New York. *Journal of Paleontology*, 61: 539-548.
- BAMBACH, R. K. 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. 719-746. In: TEVESZ, M. J. S. & MCCALL, P. L. (eds.) *Biotic interactions in Recent and fossil benthic communities*. Plenum Press, 1045p.
- BEAN, J. R.; ADRAIN J. M. & WESTROP, S. R. 2000. Trilobite paleoecology and taphonomy of the Steptoean (Upper Cambrian) Dunderberg Formation, Cherry Creek Range, Nevada. In: Geological

- Society of America, North-Central Section, 35th annual meeting. *Abstracts with Programs - GSA* 33; 4. p. 22.
- BERGAMASCHI, S. 1999. *Análise Estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da Sub-Bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil.* USP, São Paulo, SP (Tese de Doutorado, Instituto de Geociências), 168p.
- BERGAMASCHI, S. & PEREIRA, E. 2001. Caracterização de Seqüências Depositionais de 3ª Ordem para o Siluro-Devoniano na Sub-Bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. In: MELO, J. H. & TERRA, G. J. S. (eds.) *Correlação de Seqüências Paleozóicas Sul-Americanas, Ciência Técnica Petróleo, Seção Exploração de Petróleo*, 20: 63-72.
- BERGSTROM, J. 1973. Organization, life and systematic of trilobites. *Fossils and Strata*, 2, 69p.
- BEST, M.M.R. & KIDWELL, S.M. 2000. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology* 26 (1): 80-102.
- BOSETTI, E. P. 1989a. Proposição de uma sistemática artificial para lingulídeos fósseis, baseada no estudo de lingulídeos da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil. In: XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba, *Anais ...*, p.53.
- BOSETTI, E. P. 1989b. Revisão sistemática dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado do Paraná, Brasil. In: XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba, *Anais...*, p.73.
- BOSETTI, E. P. 1989c. Análise da estrutura e diversidade morfológica de lingulídeos em algumas paleocomunidades fossilizadas *in situ* na Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil. In: XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba, *Anais...*, p.91.
- BOSETTI, E. P. 2004. *Tafonomia de Alta Resolução das Fácies de Offshore da Sucessão Devoniana na Região de Ponta Grossa, Paraná, Brasil.* UFRGS, Porto Alegre, RS (Tese de Doutorado-Instituto de Geociências), 2vol.
- BOUCOT, A. J. 1971. Malvinokaffric Devonian marine distribution and implications for Gondwana. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 43 (Suplemento): 23-49.
- BRANDT, D. S. 1992. Comparative taphonomy of two Cincinnati (Late Ordovician) trilobites. In: Geological Society of America, 1992 annual meeting. *Abstracts with Programs - GSA*. 24; 7. p. 345.
- BRETT, C.E. 1998. Sequence Stratigraphy, paleoecology, and evolution: biotic clues and responses to sea-level fluctuations. *Palaos*, 13 (3): 241-262.
- BRETT, C.E. & BAIRD, G.C. 1986. Comparative taphonomy: A key for paleoenvironmental reconstruction. *Palaos*, 4: 303-309.
- BRETT, C.E. & BAIRD, G.C. 1993. Taphonomic approaches to temporal resolution in stratigraphy: examples from Paleozoic marine mudrocks. In: KIDWELL, S. M. & BEHRENSMEYER, A. K. (eds.) *Taphonomic approaches to time-resolution in fossil assemblages*, Short Course in Paleontology, 6: 250-274.
- BRETT, C.E. & BAIRD, G.C. 1997. *Paleontological Events: stratigraphic, ecological, and evolutionary implications.* Columbia University Press, New York, 604p.
- BRETT, C. E. & TAYLOR, W. L. 1997. The Homocrinus beds; Silurian crinoid Lagerstätten of western New York and southern Ontario. In: BRETT, C. E. & BAIRD, G. C. (eds.) *Paleontological events*;

- stratigraphic, ecological, and evolutionary implications.* Columbia University Press. New York, NY, EUA. p. 181-223.
- BRETT, C.E.; BOUCOT, A. J. & JONES, B. 1993. Absolute depths of silurian benthic assemblages. *Lethaia*, 26: 25-40.
- BRETT, C. E.; WHITELEY, T. E.; ALLISON, P. A. & YOCHELSON, E. L. 1999. The Walcott-Rust Quarry; Middle Ordovician trilobite Konservat-Lagerstaetten. *Journal of Paleontology*, 73 (2): 288-305.
- CAMPBELL, K. S. W. 1975. The functional anatomy of phacopid trilobites: musculature and eyes. *Journal and Proceedings of the Royal Society New South Wales*, 108: 168-188.
- CARVALHO, M. G. P. & EDGECOMBE G. D. 1991. Lower-Early Middle Devonian Calmonioid Trilobites from Mato Grosso, Brazil, and Related Species from Paraná. *American Museum Novitates*, 3022: 1-13.
- CARVALHO, M. G. P.; MELO, J. H. G. & QUADROS, L. P. 1987. Trilobitas devonianos do flanco noroeste da Bacia do Paraná. In: X CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Rio de Janeiro. *Anais...*, 2: 545-565.
- CARROLL, M., KOWALEWSKI, M., SIMOES, M. G., RODLAND, D. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations. *Paleobiology*, 29 (3): 382-403
- CASTRO, J. S. 1968. Trilobitas da Formação Pimenteiras, devoniano do estado de Piauí. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 40 (4): 481-489
- CIGUEL, J. H. G. 1989. *Bioestratigrafia dos Tentaculitoidea no flanco oriental da Bacia do Paraná e sua ocorrência na América do Sul. (Ordoviciano-Devoniano)*. USP, São Paulo, SP (Dissertação de Mestrado-Instituto de Geociências), 2vol.
- CLARKE, J. 1911. The devonian faunas of the Falkland Islands. *Bulletin of Geological Institute University Uppswalla*, 11: 127-130.
- CLARKE, J. 1913a. Fósseis devonianos do Paraná. *Monografias do Serviço Geológico do Brasil*, 1: 1-353.
- CLARKE, J. 1913b. Illustrations of the devonic fossils of southern Brazil and the Falkland Islands. *New York State Museum Buletin*, 164 (538): 140p.
- COPPER, P. 1977. Paleolatitudes in the devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. *Paleogeography, Palaeoclimatology and Palaeocology*, 21: 165-207.
- DAEMON, R. F.; QUADROS, L. P. & SILVA, L. C. 1967. Devonian palinology and biostratigraphy of Paraná Basin. *Boetim Paranaense de Geociências*, 21/22: 99-132.
- DAVIS, R. A.; FRAAYE, R. H. B. & HOLLAND, C. H. 2001. Trilobites within nautiloid cephalopods. *Lethaia*, 34 (1): 37-46
- DELLA FÁVERA, J. C, 2000. *Fundamentos de Estratigrafia Moderna*. Eduerj, Rio De Janeiro, 278p.
- DERBY, O. A. 1896. Nota sobre a Geologia e Paleontologia de Mato Grosso. *Archivos do Museu Nacional*, 9: 59-88
- ELDRIDGE, N. & ORMISTON, A. R. 1979. Biogeography of Silurian and Devonian Trilobites of the Malvinokaffric real. In: GRAY, J. & BOUCOT, A. J. (eds.) *Historical biogeography, platetectonics and the changing environment*. Oregon State Univ. Press

- FELDMAN, R. M. & TSHUDY, D. 1987. Ultrastructure in cuticle from *Haploparia stokesi* (Decapoda: Nephropidae) from the Lopez de Bertodano Formation (Late Cretaceous-Paleocene) of Seymour Island, Antarctica. *Journal of Paleontology*, 61 (6): 1194- 1203.
- FORTEY, R. A. 1975. Early Ordovician trilobite communities. *Fossils and Strata*, 4: 331-352.
- FORTEY, R. A. 1985. Pelagic trilobites as an example of deducing the life habits of extinct arthropods. *Transactions of the Royal Society Edinburgh: Earth Sciences*, 76: 219-230
- FORTEY, R. A. 1986. The type species of the Ordovician trilobite *Symphysurus*: systematic, functional morphology and terrace ridges. *Paläont. Zeit.*, 60: 255-275.
- FORTEY, R. A. & OWENS, R. M. 1999. Feeding habits in trilobites. *Palaeontology*, 42 (3): 429-465.
- FORTEY, R. A. & WILMOT, N. V. 1991. Trilobite cuticle thickness in relation to palaeoenvironment. *Paläont. Zeit.*, 65: 141-151.
- FÜRSICH, F.T. & OSCHMANN, W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. *Journal of Geological Society of London*, 150:169-185.
- GHILARDI, R. P. 1999. *Paleoautoecologia dos bivalves do Grupo Passa Dois (Neopermiano) no Estado de São Paulo: bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar*. USP, São Paulo, SP (Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências), 160p.
- GHILARDI, R. P. & SIMÕES, M. G. 2000 Taphonomy of the Devonian trilobites (Paraná Basin), Brazil) in a sequence stratigraphy framework: some preliminary observations. *In: Third International Conference of Trilobites and their Relatives*, Oxford, UK, 2001, *Abstracts...*, p. 36
- GHILARDI, R. P. & SIMÕES, M. G. 2001a. Taphonomy and Paleoautoecology of the Devonian Trilobites, Ponta Grossa Formation, Paraná Basin, Brazil. *In: I Simpósio Brasileiro de Paleoartropodologia/ I Simpósio Sulamericano de Paleoartropodologia/ I International Meeting on Palearthropodology*, Ribeirão Preto, 2000, *Abstracts...*, 65-66.
- GHILARDI, R. P. & SIMÕES, M. G. 2001a? achar no texto...
- GHILARDI, R. P. & SIMÕES, M. G. 2001b. Devonian trilobites (Ponta Grossa Formation), Paraná Basin, Brazil): Paleoeecology, Taphonomy and Sequence Stratigraphy *In: XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Rio Branco. *Resumos...* p.120
- GHILARDI, R. P. & SIMÕES, M. G. (no prelo) History and Development of trilobites research in Brazil. *In: MIKULIC, D. (ed.) Trilobites researchs in the world. Geological Society of America Special Paper.*
- GRAHN, Y. G.; PEREIRA, E. & BERGAMASCHI, S. 2000. Silurian and lower Devonian Chitinozoan Biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. *Palinology*, 24: 147-176.
- GRAHN, Y. G.; BERGAMASCHI, S. & PEREIRA, E. 2002. Middle and Upper Devonian Chitinozoan Biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. *Palinology*, 26: 135-165.
- HARRINGTON, H. J. 1959. General description of trilobite. *In: HARRINGTON, H. J. et al. (ed.) Artropods, Part O, Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America & University of Kansas Press. Pp O 40- O 126.
- HARRINGTON, H. J.; HENNINGSMOEN, G.; HOWELL, B. F.; JAANUSSON, V.; LOCHMAN-BALK, C.; MOORE, R. C.; POULSEN, C.; RASSETI, E.; RICHTER, E.; RICHTER, R.; SCHMIDT, H.; SDZUY, K.; STRUVE, W.; STORNER, L.; STUTBBLEFIELD, C. J.; TRIPP, R.; WELLER, J. M. &

- WHITTINGTON, H. B. 1959. *Artropods, Part O, Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America & University of Kansas Press, 560p.
- HENNINGSMOEN, G. 1975. Moulting in trilobites. *Fossils and Strata*, 4: 1-14.
- HESSELBO, S. P. 1987. The biostratigraphy of *Dikelocephalus* sclerites: Implications for the use of trilobite attitude data. *Palaaios*, 2: 605-608.
- HICKERSON, W. J. 1997. Middle Devonian (Givetian) trilobite clusters from eastern Iowa and northwestern Illinois. In: BRETT, C. E. & BAIRD, G. C. (eds.) *Paleontological events; stratigraphic, ecological, and evolutionary implications*. Columbia University Press. New York, NY, EUA. p. 224-246.
- HOHENSEE, S. R. & STITT, J. H. 1989. Redeposited Elvinia zone (Upper Cambrian) trilobites from the collier shale, Ouachita Mountains, west-central Arkansas. *Journal of Paleontology*, 63 (6): 857-879.
- HOLLAND, S. M. 1995. The Stratigraphic distribution of fossils. *Paleobiology*, 21 (1): 95-109.
- HOLLAND, S. M. 1996. Recognizing artifactually generated coordinated stasis: implications of numerical models and strategies for field tests. *Paleogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 127: 147-156.
- HOLLAND, S. M. 2001. The quality of the fossil record: a sequence stratigraphic perspective. In: Erwin, D. H. e Wing, S. L. (eds.) *Deep Time- paleobiology's perspective*. Special Volume of Paleobiology. Pp. 149-168.
- HOLZ, M. & SIMÕES, M. G. 2002. *Elementos Fundamentais de Tafonomia*. Editora da UFRGS. 231p.
- HUGHES, N. C. & CHAPMAN, R. E. 1995. Growth and variation in the Silurian proetide trilobite *Aulacopleura konincki* and its implications for trilobite paleobiology. *Lethaia*, 28: 333-354.
- HUGHES, N. C. & COOPER, D. L. 1999. Paleobiologic and taphonomic aspects of the "granulosa" trilobite cluster, Kope Formation (Upper Ordovician, Cincinnati region). *Journal of Paleontology* 73 (2): 306-319.
- JAGO, J. B. 1973. Cambrian agnostid communities in Tasmania. *Lethaia*, 6: 405-421.
- JELL, P. A. & ADRAIN, J. M. 2003. Available Generic names for trilobites. *Memoirs of the Queensland Museum*, 48 (2): 331-553.
- KARIM, T. & WESTROP, S. R. 2002. Taphonomy and paleoecology of Ordovician trilobite clusters, Bromide Formation, south-central Oklahoma. *Palaaios*, 17 (4): 394-403.
- KIDWELL, S. M.; FÜRSICH, F. T. & AIGNER, T. 1986. Conceptual framework for the analyses of fossil concentration. *Palaaios*, 1: 228-238.
- KOTZIAN, C. 1995. *Estudo Sistemático e Morfo-funcional de bivalves (Mollusca) das Formações Vila Maria (Siluriano) e Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil: Interpretação do Regime Hidrodinâmico-sedimentar*. UFRGS, Porto Alegre, RS (Tese de Doutorado, Instituto de Geociências), 378p.
- KOWALEWSKI, M. 1996a. Taphonomy of living fossil: The lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico. *Palaaios*, 11: 244-265.
- KOWALEWSKI, M. 1996b. Taphonomic megabias in the fossil record of lingulid brachiopods. In: COOPER, P & JIN, J. (Eds.) *Brachiopods: proceeding of the third International Brachiopod Congress*. pp 145- 150.

- LANGE, F. W. 1967. Biostratigraphic subdivision and correlation of the devonian in the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências*, 21/22: 63-98.
- LANGE, F. W. & PETRI, S. 1967. The devonian of the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências*, 21/22: 5-55.
- LASK, P. B. 1993. The hydrodynamic behavior of sclerites from *Flexicalymene meeki*. *Palaos*, 8: 219-225.
- LEME, J. M. 2002. *Sistemática de Conulariida Babcock & Feldmann, 1986, da Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná e suas implicações Paleobiogeográficas e comentários sobre as relações filogenéticas entre os Conulatae*. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências), 100p.
- LEME, J. M.; RODRIGUES, S. C. & SIMÕES, M. G. 2000. Systematic of the Conulatae (Cnidária) of the Ponta Grossa formation (?Lochkovian-Frasnian), from Paraná Basin, Brazil. *In: Reunião da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Paleo 2000, SP, Boletim de Resumos*, p. 9.
- LEME, J. M.; RODRIGUES, S. C. & SIMÕES, M. G. 2001. First occurrence of *Paraconularia africana* (Sharpe) 1856 in sediments of the Ponta Grossa formation (Lochkovian-Frasnian), Jaguariaíva region, Paraná Basin, Brazil. *In: Reunião da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Paleo 2001, SP, Boletim de Resumos*, p. 13.
- LEVI-SETTI, R. 1993. *Trilobites* (2nd ed.). University of Chicago Press, 342p.
- LI, X. & DROSER, M. L. 1999. Lower and Middle Ordovician shell beds from the Basin and Range Province of the Western United States (California, Nevada, and Utah). *Palaos*, 14 (3): 215-233
- LIMA, A. P. 1997. *Tafonomia comparada de trilobitas Calmoniideos e Homalonotideos, da Formação Ponta Grossa (Devoniano), região de Jaguariaíva, PR: implicações paleobiológicas e paleoecológicas*. UNESP, Botucatu, SP (Monografia de conclusão de curso, Instituto de Biociências), 46p.
- LIMA, A.P. & SIMÕES, M.G., 1998. Comparative taphonomy of Calmoniid and Homalonotiid trilobites from Ponta Grossa Formation (Devonian), Jaguariaíva Member, Paraná Basin, Brazil: paleobiological and paleoecological implications. *In: XL CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Belo Horizonte, Anais...*, p. 445.
- MAACK, R. 1947. Breves notícias sobre a geologia dos estados do Paraná e Santa Catarina. *Argentina Biologia e Tecnologia*, 2: 63-154.
- MACHADO, D. M. C. 1999. *Nuculites Conrad, 1841 (Mollusca, Bivalvia): Sistemática e Implicações Paleobiogeográficas*. UFRGS, Porto Alegre, RS (Tese de Doutorado - Instituto de Geociências), 298p.
- MARTINSONN, A. (ed.) 1975. Evolution and Morphology of the Trilobita, Trilobitoidea and Merostomata. *Fossils and Strata*, 4, 467p.
- MCALLISTER, J. E. & BRAND, U. 1989. Primary and diagenetic microstructures in trilobites. *Lethaia*, 22 (1): 101-111.
- MCCORMICK, T. & FORTEY, R. A. 1998. Independent testing of a paleobiological hypothesis: the optical design of two Ordovician pelagic trilobites reveals their relative paleobathymetry. *Paleobiology*, 24: 235-253.

- MELO, J. H. G. 1985. *A província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil- Estado atual de conhecimentos*. UFRJ, Rio de Janeiro, RJ (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geologia), 4 vol.
- MELO, J. H. G. 1988. The malvinokaffric realm in the Devonian of Brazil. In: MCMILLAN, N. J.; EMBRY, A.F. & GLASS, D.J. (eds.), *Devonian of the World*. Canadian Society of Petroleum Geologists (Memoir 14), p. 669-703.
- MENDES, J. C. 1988. *Paleontologia Básica*. In: QUEIROZ, T. A. (ed.). Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo, SP, Brasil. 347 p.
- MIKULIC, D. G. 1990. The Arthropod Fossil Record: Biologic and Taphonomic Controls on its Composition. In: CULVER, S. J. (ed.) *Arthropod Paleobiology, Short Courses in Paleontology*, 3: 1-23.
- MORRIS, S. C. & JENKINS, R. J. F. 1985. Healed injuries in Early Cambrian trilobites from South Australia. *Alcheringa*, 9 (3-4): 167-177.
- MORSCH, S.M. 1984a. Nova ocorrência de moluscos (Bivalvia) no Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. In: III CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, México, *Mem...*, 96-102.
- MORSCH, S.M. 1984b. *Revisão sistemática de bivalves (Mollusca) provenientes de estratos da Formação Ponta Grossa - Devoniano no estado do Paraná*. UFRGS, Porto Alegre, RS (Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências), 106p.
- MORSCH, S.M. 1986. Bivalves (Mollusca) na Formação Ponta Grossa (Bacia do Paraná-Devoniano). Revisão Sistemática. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 58 (3):403-431.
- MORSCH, S.M. 1987. *Pholadella* (?) *jaguariaivensis* sp. n. e *Pholadella* (?) *epops* (Clark). n. com. (Mollusca-Bivalvia) na Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná, Devoniano (Brasil). In: IV CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, Santa Cruz de la Sierra, *Anales...*, 1:193-199.
- OLIVEIRA, E. P. 1912. Terreno devoniano do sul do Brasil. *Anais da Escola de Minas, Ouro Preto*, 14: 31-41.
- OLIVEIRA, S. F. 1997. *Palinologia da seqüência devoniana da Bacia do Paraná no Brasil, Paraguai e Uruguai: implicações biocronoestratigráficas, paleoambientais e paleogeográficas*. USP, São Paulo, SP (Tese de Doutorado - Instituto de Geociências), 189p.
- PEK, I. 1977. Agnostid trilobites of the central Bohemian Ordovician. *Sbornik Geologichych Ved Praha*, 1977 (19): 7-44.
- PETRI, S. 1948. Contribuição ao estudo do Devoniano Paranaense. *Boletim DNPM-DGM*, 129: 1-125.
- PETRI, S. & FÚLFARO, V.J. 1983. *Geologia do Brasil: Fanerozóico*. EDUSP, São Paulo, SP, 631p.
- PLOTNICK, R. E. 1986. Taphonomy of modern shrimp: implications for the arthropod fossil record. *Palaos*, 1: 286-293.
- PLOTNICK, R. E. 1990. Paleobiology of arthropod cuticle. In: MIKULIC, D. (ed) *Arthropod Paleobiology, Short Courses in Paleontology*. Paleontological Society, University of Tennessee. p. 177-196.
- PLOTNICK, R. E. , BAUMILLER, T. & WETMORE, K. L. 1988. Fossilization potential of the mud crab, *Panopeus* (Brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 63: 27-44.

- POPP, M. T. B. 1985. *Revisão dos trilobites calmoniídeos e comunidades faunísticas da Formação Ponta Grossa, Devoniano do Estado do Paraná.* UFRGS, Porto Alegre, RS (Tese de Doutorado - Instituto de Geociências), 112 p
- POPP, M. B.; COIMBRA, J. C. & HAUCH, A. 1996. Revisão do gênero *Paracalmonia* Struve, 1958 (Pro *Proboloides* Clarke, 1913), trilobita - um ensaio de sistemática filogenética. *Gaia*, 12: 19-32.
- POULICEK, M.; GOFFINET, G.; VOSS-FOUCART, M. F.; BUSSERS, J. C.; JASPAVERSALI, M. F. & TOUSSAINT, C. 1986. Chitin degradation in natural environment (mollusk shells and crabs carapaces). In: MUZZARELLI, R.; JEUNIEUX, C. & GOODAY, G. W. (eds.), *Chitin in Nature and Technology*. Plenum Press, Nova Iorque. p. 547-550.
- PRATT, B. R. 1998. Probable predation on Upper Cambrian trilobites and its relevance for the extinction of soft-bodied Burgess Shale type animals. *Lethaia*, 31: 73-88.
- QUADROS, R. 1987. *Paleontologia dos Brachiopoda- Lingulida, Strophomenida, Spiriferida, Terebratulida- Devonianos, da Serra de Atimã e Arredores Mato Grosso - Brasil.* UFRGS, Porto Alegre, RS (Tese de Doutorado - Instituto de Geociências), 86p.
- RIBEIRO, H. J. P. S. (ed.) 2001. *Estratigrafia de Seqüências - Fundamentos e aplicações.* Editora Unisinos. 428p.
- ROBISON, R. A. 1972. Mode of life of agnostid trilobites from western Utah. *Journal of Paleontology*, 38: 510-566.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. 1969. *Moluscos e braquiópodes Eogondvânicos do Brasil e Argentina.* Universidade de São Paulo, São Paulo, SP (Tese de Livre-Docência - Instituto de Geociências), 158p.
- RODRIGUES, R. & QUADROS, L. P. de. 1976. Mineralogia das argilas e teor de boro das formações paleozóicas da Bacia do Paraná. In: XXVIII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Ouro Preto, *Anais...*, 2:351-370.
- RODRIGUES, S. C. 2002. *Tafonomia Comparada dos Conulatae Collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná: Implicações Paleoautoecológicas e Paleoambientais.* Universidade de São Paulo, São Paulo, SP (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências), 100p.
- RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M. & SIMÕES, M. G. 2000a. Paleoecology of conulariids (Cnidária) of the Ponta Grossa formation (Lochkovian-Frasnian), from Paraná Basin, Brazil. In: VII SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA USP, *Boletim de Resumos*, sem paginação, versão CD.
- RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M. & SIMÕES, M. G. 2000b. The role of taphonomy in the taxonomic study of the devonian Conulatae: some examples from Ponta Grossa Formation (?Lochkovian-Frasnian), Paraná Basin, Brazil. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Paleo-2000, SP, *Boletim de Resumos*, p.15.
- RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M. & SIMÕES, M. G. no prelo. *Tafonomia Comparada dos Conulatae Collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná: Implicações Paleoautoecológicas e Paleoambientais.* *Revista Brasileira de Geociências*.

- RUDWICK, M. J. S. 1961. The feeding mechanism of the Permian Brachiopod *Prorichtofenia*. *Paleontology*, 3: 450-471.
- RUDWICK, M. J. S. 1964. The function of zigzag deflections in the commissures of fossil brachiopods. *Paleontology*, 7: 135-171.
- RUPPERT E. E. & BARNES, R. D. 1996. *Zoologia do Invertebrados*. Sexta Edição. Editora Roca. 1027p.
- SANDFORD, A. C. 2000. Trilobite faunas and paleoenvironmental setting of the Silurian (early Ludlow) Melbourne Formation, central Victoria. *Alcheringia*, 24: 153-206.
- SANDFORD, A. C. (no prelo). Systematics, biostratigraphy and paleoenvironments of *Echidnops*, a new genus of phacopid trilobites from late Silurian-Early Devonian of south eastern australia: Phacopidae of Victoria, Part 1. *Alcheringia*.
- SAUL, J. M. 1967. *Burmeisteria (Digonus) accraensis*, a new homalonotid trilobite from the Devonian of Ghana. *Journal of Paleontology*, 41 (5):1126-1136
- SCHOVSBO, N. H. 2001. Why barren intervals? A taphonomic case study of the Scandinavian Alum Shale and its faunas. *Lethaia*, 34 (4): 271-285
- SEILACHER, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie. *Lethaia*, 3: 393-396.
- SEILACHER, A. 1985. The Jeram model: event condensation in a modern intertidal environment. In: FRIEDMANN, G. (ed.) *Sedimentary and evolutionary cycles, Lectures Notes in Earth Sciences*, 1: 336-342.
- SEILACHER, A. 1991. Self-Organizing morphogenetic mechanisms as processors of evolution. *Revista Española de Paleontología*, n° Extraordinário: 5-11.
- SIMÕES, M.G. 1992. *Pelecípodes da Formação Palermo (Permiano) de São Sepé (RS) e Guiratinga (MT): implicações na evolução da fauna neopaleozóica da Bacia do Paraná, Brasil*. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP (Tese de Doutorado - Instituto de Geociências), 286p.
- SIMÕES, M.G. 1996. Pelecypod taphofacies of Corumbataí Formation (Late Permian), in central São Paulo State, Paraná Basin, Brazil. In: XXXIX CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Salvador, *Anais...*, pp.298-300.
- SIMÕES, M.G. 1998. *Tafonomia, time-averaging e resolução espacial de concentrações fossilíferas internamente complexas: um estudo de casos do Permiano, Bacia do Paraná - Brasil e suas implicações paleoecológicas*. UNESP, Botucatu, SP (Tese de Livre - Docência- Instituto de Biociências), 160p.
- SIMÕES, M. G. & GHILARDI, R. P. 2000. Protocolo tafonômico/paleoautoecológico como ferramenta nas análises paleossinecológicas: exemplos de aplicação em concentrações fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Pesquisas em Geociências* 27 (2): 3-13.
- SIMÕES, M. G. & KOWALEWSKI, M. 1998. Shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Upper Permian on the Paraná Basin, Brazil. *Facies*, 38:175-196.
- SIMÕES, M. G. & TORELLO, F. F. 2003. Modelo de tafofácies para os moluscos bivalves do Grupo Passa Dois (Formações Serra Alta, Teresina e Corumbataí), Permiano Superior, Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 33 (3):.1-10.

- SIMÕES, M.G.; KOWALESKI, M.; TORELLO, F.F. & ANELLI, L.E. 1998a. Long-term time-averaging despite abrupt burial: Paleozoic obrution deposits from epeiric settings of Parana Basin, Brazil. *In: THE GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Abstracts with Program*, p. A-384.
- SIMÕES, M.G.; TORELLO, F.F.; KOWALEWSKI, M.; KLEIN, C.; MELLO, L.H.C. & GHILARDI, R.P. 1998b. Are the Obrution Deposits the most precise and best resolved beds in event stratigraphy? Some Paleozoic examples from the Parana Basin, Brazil. *In: XL CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Belo Horizonte, Anais...*, p. 444.
- SIMÕES, M.G.; KOWALEWSKI, M.; TORELLO, F.F. & GHILARDI, R. P. 1999. Devonian and Permian benthic marine invertebrates preserved in life position: taphonomic feedback in a Paleozoic epeiric sea. *In: XVI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Crato, Resumos...*, p.109.
- SIMÕES, M. G.; GHILARDI, R. P.; SALES, A. M. F.; RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M. & MELLO, L. H. C. de. 2000a. Taphonomy and Genesis of the "Conularia Beds" from Ponta Grossa Formation (Devonian) within a Sequence Stratigraphy Framework. *In: Paleo/2000, SP, Botucatu, Boletim de Resumos...*, 20.
- SIMÕES, M. G.; MELLO, L. H. C. de; RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M. & MARQUES, A. C. 2000b. Conulariids as a tool in Paleoenvironmental Analysis. *In: XXXI Congresso Internacional de Geologia, Rio de Janeiro, resumos disponíveis em CD.*
- SIMÕES, M. G.; KOWALEWSKI, M.; TORELLO, F. F.; GHILARDI, R. P. & MELLO, L. H. C. de. 2000c. Archaic and Modern Shell Beds in a Permian Epeiric Sea: implications for the Long-term Trends in Nature and Genesis of Bioclastic Concentrations. *In: XXXI Congresso Internacional de Geologia, Rio de Janeiro, resumos disponíveis em CD.*
- SIMÕES, M. G.; GHILARDI, R. P.; SALES, A. M. F.; RODRIGUES, S. C. & LEME, J. M. 2001. Taphonomy and sequence stratigraphy as integrated tools in paleoenvironmental analysis: some examples from the Paraná (Devonian) and Araripe (Cretaceous) basins, Brazil. *In: XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio Branco, AC, Boletim de Resumos...*, p.31.
- SIMÕES, M. G.; SALES, A. M. F.; GHILARDI, R. P.; HOLZ, M.; RODRIGUES, S. C. & LEME, J. M. 2002a. Assinaturas tafonômicas como marcadoras de limites de parasseqüências em *offshore settings*: um exemplo do Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil. *In: XLII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, João Pessoa, PB, Boletim de resumos...*, p. 680-681.
- SIMOES, M. G.; GHILARDI, R. P.; SALES, A. M. F.; HOLZ, M.; RODRIGUES, S. C. & LEME, J. M. 2002b. Taphonomic signatures marking parasequence boundaries in offshore settings: an example from Devonian, Parana Basin, Brazil. *In: GONDWANA ELEVEN, New Zealand, 2002, Abstracts...*, p. 77.
- SIMOES, M. G.; GHILARDI, R. P.; SALES, A. M. F. & HOLZ, M. 2002c. Sequence stratigraphic controls on the pattern of vertical distribution of taphonomic signatures: the Devonian of the Parana Basin, Brazil. *In: GONDWANA ELEVEN, New Zealand, 2002, Abstracts...*, p.78.
- SIMÕES, M. G.; GHILARDI, R. P.; RODRIGUES, S. C.; SALES, A. M. F. & LEME, J. M. 2003. Taphonomy and Paleoecology of two marine Flooding Surfaces in a Transgressive Systems Tract: a Devonian example from the Paraná Basin, Brazil. *In: THIRD LATINAMERICAN CONGRESS OF SEDIMENTOLOGY, Belém-PA. Abstracts...*p.55.

- SLAVICKOVA, J. 1999. Remarks to the palaeobiology and taphonomy of illaenid trilobites (Ordovician, Barrandian area, Czech Republic). *Journal-of-the-Czech-Geological Society*, 44 (1-2): 93-96.
- SPEYER, S E. 1985. Enrollment strategies in Middle Devonian trilobites. *Abstracts with Programs - GSA*, 17 (7), p.724.
- SPEYER, S E. 1987. Comparative taphonomy and palaeology of trilobite Lagerstätten. *Alcheringa*, 11 (2);205-232.
- SPEYER, S. E. 1988. Biostratinomy and functional morphology of enrollment in two Middle Devonian trilobites. *Lethaia*, 21 (2): 121-138.
- SPEYER, S E. 1991. Trilobites taphonomy: a basis for comparative studies of arthropod preservation, functional anatomy and behaviour. In: DONOVAN, S. K. (ed.) *The Process of Fossilization*. Belhaven Press, Londres. p. 194-219.
- SPEYER, S. E. & BRETT, C. E. 1985. Clustered trilobites assemblages in the Middle Devonian Hamilton Group. *Lethaia*, 18: 85-103.
- SPEYER, S. E. & BRETT, C. E. 1986. Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaaios*, 1: 312-327.
- SPEYER, S. E. & BRETT, C. E. 1988. Taphofacies Models for Epeiric Sea Environments: Middle Paleozoic Examples. *Paleogeography, Palaeoclimatology and Palaecology*, 63: 225-263.
- SPEYER, S. E. & BRETT, C. E. 1991. Taphonomic controls: backgrounds and episodic process in fossil assemblage preservation. In: ALLISON, P. A. & BRIGGS, D. E. G. (eds.) *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, pp.501-545.
- STORMER, L. 1959. Arthropoda – General Features. In: HARRINGTON *et al.* (eds.) *Arthropods, Part O, Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America & University of Kansas Press, p. 3-15.
- STRUVE, W., 1958 Über einige Fälle von Homonymie bei Gattungen der Phacopacea: Senckenbergiana, *Lethae*, 39: 301-302.
- SUZUKI, Y. & BERGSTROM, J. 1999. Trilobite taphonomy and ecology in Upper Ordovician carbonate buildups in Dalarna, Sweden. *Lethaia* 32 (2): 159-172.
- TIEGLER, D. J. & TOWE, K. M. 1975. Microstructure and composition of the trilobite exoskeleton. *Fossils and Strata*, 4: 137-149.
- TORELLO, F.F. 1999. *Bioestratinomia de concentrações fossilíferas da assembléia de Pinzonella neotropica (Reed), da Formação Corumbataí (Permiano), Tambaú, SP.* USP, São Paulo, SP (Dissertação de Mestrado- Instituto de Geociências), 121p.
- WENNDORF, K. W. 1990. Homalonotinae (Trilobita) aus dem Rheinischen Unter-Devon. *Palaeontographica (Abt. A)*, 211: 1-184.
- WESTROP, S. R. 1985. Taphonomic versus ecologic controls on taxonomic relative abundance patterns in tempestites. *Lethaia*, 19: 123-132.
- WESTROP, S. R. 1992. Upper Cambrian (Marjuman-Steptotean) trilobites from the Port au Port Group, western Newfoundland. *Journal of Paleontology*, 66: 228-255.

- WESTROP, S. R. & RUDKIN, D. M. 1999. Trilobite Taphonomy of a Silurian Reef: Attawapiskat Formation, Northern Ontario. *Palaos*, 14: 389-397.
- WHITTINGTON, H. B. 1997. Mode of Life, Habits, and Occurrences *In*: KAESLER, R. L. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, part O, Arthropoda 1, Trilobites, Revised*, Geological Society of America and Kansas Press. p. 137- 170.
- WILMOT, N. V. & FALLICK, A. E. 1989. Original mineralogy of trilobites exoskeletons. *Paleontology*, 32: 297-304.
- ZÁLAN, P.V.; WOLFF, S.; VIEIRA, I.S.; ASTOLF, M.A.; CONCEIÇÃO, J.C.J.; ZANOTTO, O. & APPI, V.T. 1991. Tectônica e Sedimentação da Bacia do Paraná. *In*: International Gondwana Symp., 7, São Paulo, *Proceedings*, 83-117.
- ZHOU, Z.; DEAN, W. T.; YUAN, W. & ZHOU, T. 1998. Ordovician trilobites from the Dawangou Formation, Kalpin, Xinjiang, north-west China. *Palaeontology*, 41 (4): 693-735.