UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**PELECÍPODES DA FORMAÇÃO PALERMO
(PERMIANO) DE SÃO SEPÉ (RS) E GUIRATINGA
(MT): IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DA FAUNA
NEOPALEOZÓICA DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL**

Marcello Guimarães Simões

Orientador: Prof. Dr. Antonio Carlos Rocha-Campos

TESE DE DOUTORAMENTO

Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar

SÃO PAULO
1992

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

DEDALUS - Acervo - IGC

30900005682

**PELECÍPODES DA FORMAÇÃO PALERMO
(PERMIANO) DE SÃO SEPÉ (RS) E GUIRATINGA
(MT): IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DA FAUNA
NEOPALEOZÓICA DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL**

Marcello Guimarães Simões

Orientador: Prof. Dr. Antonio Carlos Rocha-Campos

TESE DE DOUTORAMENTO

COMISSÃO JULGADORA

	nome	ass.
Presidente:	<u>Dr. A.C.Rocha-Campos</u>	<u><i>A.C. Rocha-Campos</i></u>
Examinadores:	<u>Dr. N.Bernardi</u>	<u><i>Nelson Bernardi</i></u>
	<u>Dr. C.S.Ferreira</u>	<u><i>Candido Ferreira</i></u>
	<u>Dr. T.R.Fairchild</u>	<u><i>T.R. Fairchild</i></u>
	<u>Dr. P.R.dos Santos</u>	<u><i>P.R. dos Santos</i></u>

**São Paulo
1992**

INDICE

Pág.

SUMARIO	I-V
SUMMARY.....	VI-IX
AGRADECIMENTOS.....	X-XIII
1. INTRODUÇÃO	1
1.1 Justificativa.....	6
1.2 Objetivos.....	9
2. TERMINOLOGIA EMPREGADA.....	11
2.1 Bivalvia vs. Pelecypoda.....	11
2.2 Tafonomia.....	11
2.3 Paleoecologia.....	12
2.4 Citação dos nomes de autores de táxons.....	12
2.5. Morfologia comparada.....	12
3. ESTRATIGRAFIA.....	14
3.1 Afloramento de São Sepé, RS.....	14
3.1.1 Posição estratigráfica dos fósseis.....	17

3.1.2 Sedimentos da Formação Palermo na área de São Sepé, RS.....	20
3.1.3 Interpretação paleoambiental.....	37
3.2 Afloramento de Guiratinga, MT.....	41
3.3 Afloramento da Chácara Lara, SP.....	44
3.4 Correlação e idade.....	51
4. PELECIPODES DO GRUPO TUBARAO: SINOPSE BIBLIOGRAFICA.....	53
4.1 Evolução do conhecimento.....	53
4.2 Análise crítica da bibliografia.....	69
5. PALEONTOLOGIA.....	73
5.1 Assembléia de São Sepé, RS.....	73
5.2 Assembléia de Guiratinga, MT.....	74
5.3 Morfologia comparada dos megadesmídeos.....	75
5.3.1 Musculatura.....	76
5.3.2 Dentição.....	88
5.3.3 Ligamento.....	90
5.3.4 Composição da concha.....	91

5.3.5 Estrutura da concha.....	93
5.3.6 Microornamentação da concha.....	96
6. PALEOECOLOGIA.....	99
6.1 Morfologia funcional e modo de vida.....	99
6.2 Prováveis habitats de vida.....	103
6.3 Estrutura trófica.....	106
6.4 Características paleossinecológicas das assembléias de pelecípodes de São Sepé, RS e Guiratinga, MT.....	108
7. TAFONOMIA.....	114
8. PALEOBIOGEOGRAFIA.....	128
8.1 Modelos evolutivos.....	129
8.2 Paleoambientes e evolução.....	130
8.3 Flutuações ambientais na Bacia do Paraná, durante o Neopaleozóico.....	132
8.4 Características das assembléias de pelecípodes neopaleozóicos da Bacia do Paraná.....	137
8.5 História evolutiva das assembléias de pelecípodes neopaleozóicos da Bacia do Paraná.....	158
8.6 Análise filogenética e paleobiogeografia.....	169

9. PALEOBIOGEOGRAFIA E EVOLUÇÃO DOS PELECIPODES NEOPALEOZOICOS DA AMERICA DO SUL.....	173
9.1 Provincialismo no Neopaleozóico.....	173
9.2 Modelos paleobiogeográficos.....	182
10. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	195
10.1 Conclusões.....	195
10.2 Recomendações e estratégia.....	200
11. SISTEMÁTICA.....	203
<i>Astartila clossi</i> sp. n.....	219
<i>Megadesmus bortoluzzii</i> sp. n.....	223
<i>Jacquesia guataensis</i> sp. n.....	228
<i>Pyramus</i> cf. <i>P. cowperesioides</i> (Mendes), 1962.....	231
<i>Pyramus mendesi</i> (Petri & Fúlfaro), 1966.....	234
<i>Myonia riograndensis</i> sp. n.....	240
Gen. et sp. indet. A.....	243
<i>Edmondia</i> sp.....	245
<i>Stutchburia sepeensis</i> sp. n.....	248
Gen. et sp. indet. B.....	252
12. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	254

SUMARIO

Em sua clássica revisão taxonômica dos pelecípodes do Grupo Passa Dois (Neopermiano) da Bacia do Paraná, Runnegar & Newell (1971) concluíram que, do ponto de vista evolutivo, a malacofauna sofreu uma irradiação adaptativa intrabacinal, em condições de águas salobras e de extremo isolamento geográfico, de modo semelhante a das faunas de moluscos do Neógeno do Paratétis. Embora, nesse trabalho, Runnegar & Newell (1971) tenham resolvido grande parte dos problemas taxonômicos da malacofauna, persistia uma antiga objeção ao modelo de evolução associado ao isolamento geográfico progressivo da Bacia do Paraná (Leanza, 1948; Mendes, 1949, 1952a, 1954, 1967; Beurlen, 1954), em razão da inexplicável ausência de pelecípodes morfologicamente intermediários na porção superior do Grupo Tubarão, subjacente ao Grupo Passa Dois. Além disso, haveria grande dificuldade de sobrevivência da fauna bentônica, durante o episódio euxínico da Bacia do Paraná, representado pelos folhelhos negros da Formação Irati, situados na base do Grupo Passa Dois. Para explicar essas questões, Runnegar & Newell (1971), compararam a distribuição dos pelecípodes da Bacia do Paraná, no "tempo" Irati, com a dos invertebrados bentônicos do Mar Negro, onde condições anaeróbicas restringem os organismos do fundo às partes marginais do mar. Assim, se a malacofauna do Grupo Passa Dois tivesse tido uma distribuição similar, no decorrer da deposição da Formação Irati, é provável que a maior parte, senão todo registro sedimentar, tivesse sido perdido por erosão das margens da bacia.

Os sedimentos fossilíferos da região de São Sepé, RS, conhecidos desde a década de 1950, foram atribuídos à Formação Rio Bonito (Zingano & Cauduro, 1959; Cauduro & Zingano, 1965; Cauduro, 1970) e, mais recentemente, com base em mapeamento geológico de semi-detálhe (Sartori, 1978; Bortoluzzi & Veiga, 1981), à Formação Palermo. Grande parte dessa controvérsia surgiu, dada à situação isolada das rochas portadoras dos fósseis dificultar a sua correlação com os sedimentos neopaleozóicos que ocorrem na área de São Sepé. Aparentemente, contudo, esses sedimentos fossilíferos podem ser atribuídos à Formação Palermo ou ao "tempo" Palermo por comparação litológica e pelo domínio de grãos bissacados estriados e dos micrósporos *Lueckisporites*, *Striatopodocarpites*, *Protohaploxypinus* e *Vittatina* no siltito de São Sepé, que são comuns na Zona de *Lueckisporites virkkiae* (Toigo, 1988) e no intervalo K de Daemon & Quadros (1970). Esta interpretação, porém, não é destituída de dúvidas, já que conglomerado arcossiano do tipo presente nos afloramentos de São Sepé não constitui litologia comum da Formação Palermo.

Além da malacofauna de São Sepé, outra fauna de pelecípode em posição estratigráfica possivelmente intermediária entre a da assembléia da Formação Rio Bonito e a da clássica assembléia "endêmica" do Grupo Passa Dois, é a que ocorre no calcário pisolítico da região de Guiratinga, MT, atribuído por Schneider et al. (1974) à Formação Palermo.

As malacofaunas de São Sepé e Guiratinga são importantes para o esclarecimento da história evolutiva das faunas de pelecípodes do Grupo Passa Dois porque possuem formas similares às

deste encontradas na porção norte da Bacia do Paraná. Desse modo, podem representar assembléias em parte predecessoras das faunas de pelecípodes do Grupo Passa Dois, intermediárias entre estas e os estoques marinhos encontrados no Grupo Tubarão (Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito) e em outras sequências neopaleozóicas mais antigas da Bacia do Paraná e de outras partes da América do Sul.

A malacofauna de São Sepé é composta por pelecípodes marinhos, escavadores rasos [*Astartila clossi* sp. n., *Megadesmus bortoluzzii* sp. n., *Jacquesia guataensis* sp. n., *Myonia riograndensis* sp. n., *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* (Mendes), *Edmondia* sp.], escavadores intermediários (gen. et sp. indet. A) e da semi-infauna bissada (*Stutchburia sepeensis* sp. n., gen. et sp. indet. B). A assembléia de Guiratinga é monoespecífica, sendo representada por *Pyramus mendesi* (Petri & Fúlfaro), comb. n., uma forma escavadora rasa. Os pelecípodes estudados devem ter ocupado habitats de águas rasas, relativamente agitadas, de fundo inconsolidado (mole) de inframaré a plataforma rasa.

Os pelecípodes de São Sepé são encontrados preferencialmente em arenitos finos, sendo que a semelhança entre a porcentagem de valvas esquerdas (34%) e direitas (32%), o número relativamente alto de valvas articuladas (34%), as diversas classes de tamanho presentes, a distribuição caótica de bioclastos na matriz, a ausência de incrustação e bioerosão, sugerem que estes sofreram rápida seleção, reorientação e redeposição, provavelmente durante um evento de sedimentação episódica. O pelecípode de Guiratinga ocorre em calcário pisolítico coquinóide, possivelmente depositado em ambiente de alta energia.

Embora as formas presentes na fauna de São Sepé e Guiratinga não sejam diagnósticas do ponto de vista geocronológico, a composição da assembléia é compatível com uma idade neopermiana.

A análise da distribuição, composição e possíveis afinidades dos pelecípodes presentes nas assembléias dos grupos Tubarão e Passa Dois demonstra que a sua evolução ocorreu em um mar epicontinental, cuja história neopaleozóica compreendeu fases de sedimentação glacial (terrestre/glácio-marinha), flúvio-deltáica, marinha e continental, associadas a um grande ciclo transgressivo - regressivo. As variações ambientais envolveram, também, um aquecimento geral em direção ao final do Permiano e flutuações nos ambientes bentônicos disponíveis, na salinidade das águas, na disponibilidade de alimentos etc.

Durante o "tempo" Tubarão, foram particularmente importantes para o desenvolvimento da malacofauna, os pulsos transgressivos que favoreceriam a imigração de diferentes gêneros, inicialmente com marcante caráter cosmopolita (parte média do Subgrupo Itararé, assembléias de Capivari, SP, Hortolândia, SP, Itaporanga, SP, Mafra, SC) e, posteriormente, com acentuado caráter gondvânico (formações Rio Bonito e Palermo, assembléias de Taió, SC, e São Sepé, RS, respectivamente). As assembleias da parte superior do Subgrupo Itararé, Formação Rio do Sul, intercaladas entre as da parte média do Itararé e as das formações Rio Bonito e Palermo, apresentam mistura de elementos cosmopolitas e gondvânicos. Um padrão oposto é apresentado pelas assembléias de pelecípodes que se desenvolveram na Bacia do Paraná, durante a fase regressiva da parte final do Permiano (Grupo Passa Dois) e que, em parte, parecem ter

evoluído in situ. É curioso notar que muitos processos e fatores envolvidos na evolução dos pelecípodes neopaleozóicos da Bacia do Paraná (e.g., presença de uma malacofauna reliquial, originada a partir de estoques marinhos; certo grau de endemismo; evolução in situ, com diversificação, durante períodos de caráter regressivo, associada ao isolamento geográfico), particularmente do Grupo Passa Dois, são similares aos já descritos para outros mares epicontinentais do Cretáceo da América do Norte (Kauffman, 1977) e do Cenozóico da URSS (Nevesskaya et al., 1987).

Após o "tempo" Palermo nota-se um acentuado aumento no grau de endemismo das assembléias do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. Embora não se disponha ainda de metodologia adequada para se propor províncias paleobiogeográficas, Bambach (1990) sugere um índice de 30% de endemismo ao nível genérico para a subdivisão das unidades biogeográficas do Paleozóico. Assim, a Bacia do Paraná poderia ter constituído uma província paleobiogeográfica distinta, no Neopaleozóico, somente após o "tempo" Palermo. Contudo, os pelecípodes da assembléia de *Palaeomutela? platinensis*, da porção média da Formação Rio do Rasto, parecem não ter pertencido a essa província, pois abrangem formas de água doce, restritas aos ambientes continentais da época (Simões & Rocha-Campos, 1992). Torna-se evidente, pois, que os esquemas paleobiogeográficos de Archbold (1983), Runnegar (1984) e Gonzalez (1989), "comprimem" temporalmente a informação paleobiogeográfica.

SUMMARY

The taxonomic description and revision of pelecypods from São Sepé, RS, and Guiratinga, MT, have furnished important evidence for the understanding of the evolution of the Late Paleozoic fauna of the Paraná Basin. Both assemblages occur in sediments assigned to the Palermo Formation and are thus stratigraphically intermediate between the marine pelecypod fauna of the Tubarão Group (Late Carboniferous-Early Permian) and the classical endemic pelecypod assemblages of the Passa Dois Group (Late Permian).

Pelecypods described from the São Sepé assemblage include: *Astartila clossi* sp. n., *Megadesmus bortoluzzii* sp. n., *Jacquesia guataensis* sp. n., *Myonia riograndensis* sp. n., *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* (Mendes), *Stutchburia sepeensis* sp. n., *Edmondia* sp., gen. et sp. ind. A and B. *Pyramus mendesi* (Petri & Fúlfaro), comb. n., is the only taxon yet identified from the Guiratinga assemblage.

The São Sepé assemblage is dominated by shallow burrowing pelecypods (*Astartila clossi*, *Myonia riograndensis*, *Pyramus* cf. *P. cowperesioides*, *Megadesmus bortoluzzii*, *Jacquesia guataensis*, *Edmondia* sp.). Bissally attached semi-infaunal forms (*Stutchburia sepeensis*, gen. et sp. ind. B) are common, and intermediate burrowing species (gen. et sp. ind. A) are rare. The São Sepé pelecypods probably occupied shallow marine subtidal to inner shelf, unstable silty bottoms. The pelecypods are found concentrated in fine sandstone exhibiting biostratigraphic characteristics indicative of deposition under high energy

conditions. *Pyramus mendesi* from Guiratinga was probably also a shallow, silty bottom burrowing animal. It is found as an allochthonous element in silicified oolite deposited under high energy.

The two assemblages include taxa belonging to marine genera also recorded in faunas from the underlying Itararé Subgroup and Rio Bonito Formation (e.g., *Stutchburia*, *Myonia*), and are associated as well with typical components of the Passa Dois Group assemblages (*Pyramus* cf. *P. cowperesioides*). Additionally, *Astartila clossi* and *Megadesmus bortoluzzii* strongly resemble *Casterella* and *Plesyociprinella*, respectively. These affinities and predominance of megadesmids in the two faunas suggest their common ancestry from a megadesmid stock. Comparative study of the Paraná Basin and other Permian megadesmids, particularly from Australia, improved the knowledge of such important morphological features as the pedial musculature with important implications for the systematics of the group.

Several of the components of the assemblages studied, such as *Pyramus*, *Myonia*, *Astartila*, *Megadesmus* and *Stutchburia*, are typical elements in the Carboniferous-Permian marine faunas from Australia and Argentina. Although none of these elements is truly geochronologically diagnostic, the composition of the assemblages is compatible with the Late Permian age assigned to the Palermo Formation on palynological grounds.

Analysis of the distribution, composition, and possible affinities of the pelecypods from assemblages of the Tubarão and Passa Dois groups show that they have evolved in an epicontinental

sea with a Late Paleozoic history comprising glacial (terrestrial/glacial-marine), fluvial-deltaic, marine and continental sedimentation, associated with a broad transgressive-regressive cycle. The environmental alterations also included a general warming towards the end of the Permian and fluctuations in ecologically important factors such as the availability of benthic habitats, water salinity and food resources.

During Tubarão Group time, transgressive pulses favored the immigration of different genera initially remarkably cosmopolitan (assemblages from Capivari, Hortolândia, Itaporanga and Mafra; middle part of the Itararé Subgroup). Assemblages from the upper portion of the Itararé Subgroup (Rio do Sul Formation) and those of the Rio Bonito (Taió) and Palermo (São Sepé and Guiratinga) Formations already show a mixture of cosmopolitan and gondwanic elements. These assemblages are dominated by shallow burrowing pelecypods, but epifaunal species are also common. A contrasting pattern is shown by the pelecypods assemblages that developed in the Paraná Basin during the Late Permian regressive phase (Passa Dois Group) which seem to have in great part evolved in situ. It is noteworthy that many processes and factors involved in this evolution (e.g., the presence of a relict molluscan fauna derived from marine stocks; presence of endemics; in situ evolution with diversification during regressive periods associated with geographical isolation), are similar to those already described for other epicontinental seas from the Cretaceous of North America and the Cenozoic of the former USSR. Shallow burrowing pelecypods dominated the Passa Dois assemblages together with rare epifaunal,

bissally attached species. They commonly form dense concentrations as coquinas, possibly deposited by storm waves.

After Palermo time, a significant increase in the number of endemics is noted in the assemblages. In spite of the fact that available methodologies are still inadequate for the discrimination of paleobiogeographic provinces, data on hand suggest that the Paraná Basin could have been a distinct paleobiogeographical province during the Late Paleozoic only after Palermo time. Pelecypods of the *Palaeomutela? platinensis* assemblage, from the middle portion of the Rio do Rasto Formation, however, do not belong to this province since they include freshwater forms restricted to continental environments. It becomes evident from this analysis that previous paleobiogeographical schemes have overly simplified and temporally compressed available paleobiogeographical information.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de consignar meus sinceros agradecimentos ao professor e amigo Dr. Antonio Carlos Rocha-Campos, pela orientação no desenvolvimento da presente tese, bem como pelas oportunidades e treinamento profissional (docência e pesquisa) conferidos.

Ao Prof. Dr. Norman D. Newell (American Museum of Natural History, USA), pelas discussões a respeito da taxonomia dos pelecípodes de São Sepé, RS, e Guiratinga, MT, assim como sobre a paleobiogeografia e evolução dos pelecípodes neopaleozóicos da Bacia do Paraná.

Ao Dr. J. M. Dickins (Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Australia), pelo valioso e paciente auxílio na identificação de alguns pelecípodes de São Sepé.

Ao Prof. Dr. Thomas R. Fairchild (IG/USP) e ao Dr. Sérgio Mezzalira (Instituto Geológico), pela leitura crítica de parte do texto e pelas sugestões apresentadas.

Ao Prof. Dr. Paulo Roberto dos Santos (IG/USP), pelas críticas e sugestões apresentadas, em especial no que se refere à estratigrafia da área de São Sepé.

Ao Prof. Dr. Fernando C. Fittipaldi (Univ. Mackenzie), pelo estímulo constante e amizade sincera, assim como pela criteriosa revisão de alguns capítulos.

A paleontóloga Vilma A. Campanha (IPT), um agradecimento especial, pelo estímulo e colaboração em diferentes etapas deste estudo.

A Profa. Dra. Dina C. Araujo-Barberena (IG/UFRGS), pelas facilidades conferidas durante nossa estada no Rio Grande do Sul, por ocasião dos trabalhos de campo em São Sepé.

A Diretoria do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, pelo empréstimo de veículo para realização dos trabalhos de campo na região de São Sepé.

Ao Prof. Dr. Péricles Veiga e ao pessoal técnico do Departamento de Geologia da Universidade Federal de Santa Maria, pelo apoio logístico durante os trabalhos de campo em São Sepé.

Ao Sr. Adair Scherer e família por permitirem o acesso às suas propriedades para realização dos trabalhos de campo em São Sepé.

A Profa. Rosemarie Rohn Davies (IGCE-UNESP/Rio Claro), pela discussão de diversos tópicos referentes à estratigrafia e paleontologia do Grupo Passa Dois.

Ao Prof. Dr. Nelson Papavero (Instituto de Estudos Avançados/USP), pelas sugestões apresentadas, em particular no que se refere ao emprego do método da Sistemática Filogenética e Biogeografia Vicariante.

Ao Prof. Dr. Dalton de Souza Amorim (FFCL-USP/Ribeirão Preto), pelas discussões a respeito do modelo evolutivo proposto e da utilização da Sistemática Filogenética e Biogeografia Vicariante no estudo dos pelecípodes neopaleozóicos do Gondvana.

Ao Prof. Dr. Nelson Bernardes (IB-UNESP/Botucatu), pela leitura crítica de diversos capítulos, assim como pelas sugestões apresentadas referentes à análise cladística.

Ao Prof. Francisco Assis G. de Mello (IB-UNESP/Botucatu), pelas críticas e sugestões apresentadas, em especial no que se refere à análise cladística.

A Profa. Dra. Margot Guerra-Sommer (IG/UFRGS), pelo empréstimo de amostras de fósseis de São Sepé.

A Profa. Jussara Zacarias Rondinel (Depto. Geociências/UFSM), pela cessão de exemplares de pelecípodes fósseis de São Sepé.

Ao Prof. Alexandre Perinotto (IGCE-UNESP/Rio Claro), pelo empréstimo de bibliografia e pelas discussões referentes à Formação Palermo.

Ao Departamento de Zoologia e à Diretoria do Instituto de Biociências (UNESP/Botucatu), pela concessão de afastamento parcial, no período de 1990 a 1992, para o desenvolvimento deste projeto.

Aos funcionários do Departamento de Zoologia (IB/UNESP), em especial à Maria Aparecida Nunes de Oliveira, pelos trabalhos de digitação do manuscrito.

Aos funcionários do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, especialmente à Maria Lucia Belisário Cicconi e Luzia Sonia Candeo, pelo auxílio prestado em diversas ocasiões.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio de pesquisa de campo (Processo nº 402219/89-9).

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro (Bolsa-Deslocamento), no período de 1990 a 1992.

Ao Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (IG/USP), por franquear a utilização de suas instalações, laboratórios e coleções científicas, para o desenvolvimento do projeto.

A minha esposa Ligia, não apenas pelos trabalhos de digitação de partes do manuscrito e auxílio na preparação de fotografias, mas também pelo apoio constante e paciência.

1. INTRODUÇÃO

Em 1918, o paleontólogo austríaco Karl Holdhaus realizou o primeiro estudo dos pelecípodes fósseis do Grupo Passa Dois (Neopermiano) da Bacia do Paraná. Posteriormente, diversos pesquisadores brasileiros e estrangeiros voltaram suas atenções para essa malacofauna, tendo em vista a sua diversidade e, em alguns casos, seu excelente estado de preservação (Simões & Fittipaldi, 1987, 1989a, 1992). Entretanto, desde o trabalho pioneiro de Holdhaus (1918), sua origem e evolução vêm se constituindo em um dos temas mais controvertidos da paleontologia do Gondvana da Bacia do Paraná.

Diversos autores, dentre os quais Leanza (1948), Mendes (1949, 1952a, 1954, 1967) e Beurlen (1954) sugeriram que a clássica assembléia "endêmica" de pelecípodes do Grupo Passa Dois desenvolveu-se em condições de águas salobras ou doces (não marinhas), durante o Permiano, em consequência do progressivo isolamento geográfico da Bacia do Paraná.

Até 1967, conheciam-se 24 nomes genéricos e 57 nomes específicos aplicados aos pelecípodes do Grupo Passa Dois. Destes, nenhum era então conhecido fora da Bacia do Paraná. Desta forma, a maioria dos autores concordava quanto ao caráter altamente endêmico da fauna.

Em 1971, Runnegar & Newell publicaram uma revisão da taxonomia da fauna do Grupo Passa Dois, exceto dos gêneros *Maackia* Mendes e *Oliveiraia* Mendes, concluindo que pelo menos dez nomes

genéricos conhecidos deveriam ser rejeitados como sinônimos, e atribuindo uma das espécies mais comuns da fauna, *Cowperesia anceps* Reed, ao gênero *Pyramus* Dana, de ocorrência comum no Permiano marinho da Austrália. Esses mesmos autores interpretaram as afinidades da maioria dos táxons, referindo-os a famílias marinhas do Neopaleozóico.

Deste modo, a lista faunística do Grupo Passa Dois ficou assim constituída:

Família Megadesmidae Vokes, 1967

- (1) *Casterella* Mendes, 1952
- (2) *Ferrazia* Reed, 1932
- (3) *Jacquesia* Mendes, 1944
- (4) *Plesiocyprinella* Holdhaus, 1918
- (5) *Pyramus* Dana, 1847

Família Astartidae d'Orbigny, 1843

- (6) *Pinzonella* Reed, 1932

Família Mytilidae Rafinesque, 1815

- (7) *Coxesia* Mendes, 1952

Família Modiomorphidae Miller, 1877

- (8) *Naiadopsis* Mendes, 1952

Família Pholadomyidae? Gray, 1847

- (9) *Roxoa* Mendes, 1952

Familia *Incertae*

- (10) *Terraia* Cox, 1934
- (11) *Leinzia* Mendes, 1949

Incertae sedis

- (12) *Astartellopsis* Beurlen, 1954
- (13) *Barbosaia* Mendes, 1952
- (14) *Rioclaroa* Mezzalira, 1957

Runnegar & Newell (1971) referiram-se também ao fato de a maioria das formas acima ser, na verdade, relativamente rara na fauna, sendo somente seis gêneros (*Jacquesia*, *Plesiocyprinella*, *Pyramus*, *Pinzonella*, *Terraia* e *Leinzia*) de ocorrência mais comum.

Os autores acima voltaram a referir-se ao caráter estritamente endêmico, já que da lista revisada, somente *Pyramus* era conhecido fora da América do Sul. Notaram, contudo, que várias das formas listadas eram afins a táxons comuns nos depósitos marinhos permianos do Gondvana, particularmente da Austrália. Os gêneros *Casterella*, *Ferrazia*, *Plesiocyprinella*, por exemplo, seriam morfologicamente relacionados aos gêneros *Megadesmus* Sowerby e *Astartila* Dana, e *Jacquesia* aparentada a *Myonia* Dana.

A origem dos outros gêneros era de interpretação menos óbvia, podendo, contudo, terem derivado de estoques marinhos neopaleozóicos das famílias Astartidae, Modiomorphidae, Mytilidae, Pholadomyidae, registrados em sedimentos do Grupo Tubarão, subjacente ao Grupo Passa Dois (Reed, 1930; Rocha-Campos, 1970b), na Formação Bonete, das Sierras Australes de Buenos Aires (Harrington,

1955; Rocha-Campos & Carvalho, 1975). Estas faunas caracterizam-se pela presença de gêneros marinhos de distribuição ampla no Neopaleozóico do Gondvana, sendo, pois, representativos das assembléias predecessoras da fauna do Grupo Passa Dois.

Em resumo, os autores concluíram, com base na revisão taxonômica realizada e nas informações sedimentológicas e estratigráficas então disponíveis, que a fauna do Grupo Passa Dois teria realmente sofrido uma radiação adaptativa intrabacial, em condições de águas salobras e de extremo isolamento geográfico comparável ao da história evolutiva dos moluscos do Mar Cáspio, durante o Cenozóico.

Portanto, tendo sido resolvido em grande parte, o problema das afinidades taxonômicas da fauna persistia, ainda, uma antiga objeção ao modelo da evolução associado ao isolamento geográfico progressivo da Bacia do Paraná. Esta dificuldade consistia na inexplicável ausência de formas morfológicamente intermediárias, na parte superior do Grupo Tubarão, subjacente ao Grupo Passa Dois, e nas óbvias dificuldades de sobrevivência de uma fauna bentônica nas condições generalizadamente euxínicas que deveriam ter ocorrido na Bacia do Paraná, durante a deposição dos folhelhos negros da Formação Irati, que se intercalam entre o Grupo Tubarão e as formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí.

Runnegar & Newell (1971) sugeriram uma possível explicação para essas questões, através da comparação entre a Bacia do Paraná e a distribuição atual dos organismos bentônicos do Mar Negro, no qual condições anaeróbicas prevaescentes abaixo da profundidade de 150 m, restringem os organismos do fundo às partes marginais do mar,

onde ocupam 24% da área total. Se a fauna da Bacia do Paraná tivesse tido uma distribuição similar, no tempo de deposição da Formação Irati, é possível que a maior parte, senão todo registro sedimentar, tivesse sido perdido por erosão das margens da bacia. Os autores argumentaram ainda que os pelecípodes das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí habitavam águas rasas, sendo razoável supor-se ter sido este também o habitat dos seus ancestrais. Consequentemente, os melhores locais para a procura dos predecessores das formas presentes no Grupo Passa Dois seriam as facies marinhas marginais da Formação Irati, onde uma fauna de águas rasas poderia ter sobrevivido.

Mais recentemente, novos dados sobre o provável ambiente de sedimentação do Grupo Passa Dois mostram-se, no geral, consistentes com o modelo evolutivo adotado por Runnegar & Newell (1971). Contudo, Cooper & Kensley (1984) registraram na Formação Waterford, Bacia do Karoo, Africa do Sul, a presença de alguns pelecípodes típicos da fauna permiana da Bacia do Paraná, ou seja: *Jacquesia elongata* (Holdhaus), *Naiadopsis lamellosus* Mendes, *Casterella* cf. *C. gratiosa* Mendes, *Leinzia* cf. *L. froesi* Mendes e um provável fragmento de uma valva de *Pyramus cowperesioides* (Mendes).

Apesar da presença de alguns gêneros típicos das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí, (e.g., *Pinzonella*, *Plesiocyprinella*, *Terraia*) não ter sido ainda registrada na Formação Waterford, esse achado evidenciou que a distribuição geográfica de alguns pelecípodes do Grupo Passa Dois não era tão restrita como se supunha anteriormente, embora ainda limitada a áreas relativamente próximas, nas reconstruções pré-deriva.

1.1. JUSTIFICATIVA

Os afloramentos fossilíferos da área de São Sepé, situados na faixa de afloramentos neopaleozóicos da região centro-oeste do Rio Grande do Sul, são conhecidos desde a década de 1950 (Bortoluzzi & Veiga, 1981). Zingano & Cauduro (1959), no seu levantamento dos afloramentos fossilíferos do Rio Grande do Sul, catalogaram o afloramento de São Sepé dentre os da Formação Rio Bonito, ao que tudo indica em razão da presença de plantas fósseis, então atribuídas preliminarmente a gêneros neopaleozóicos (*Lepidodendron* sp., *Calamites* sp.). Não se referem, contudo, à ocorrência de pelecípodes fósseis associados aos vegetais.

Posteriormente, Cauduro & Zingano (1965) e Cauduro (1970) descreveram assembléias de megásporos e micrósporos presentes nas rochas fossilíferas. Em ambos os casos, consideraram que os fósseis ocorrem na Formação Rio Bonito.

Informações adicionais publicadas sobre os afloramentos de São Sepé aparecem em Rosler (1970), Sartori (1978) e em Bortoluzzi & Veiga (1981). O primeiro autor atribuiu à *Lycopodiopsis* sp., as formas referidas por Zingano e Cauduro (1959) a *Lepidodendron* sp., contestando a ocorrência de *Calamites*.

Sartori (1978) cartografou os sedimentos neopaleozóicos que rodeiam o granito de São Sepé, incluindo os afloramentos fossilíferos na Formação Palermo.

Bortoluzzi & Veiga (1981), igualmente com base em mapeamento geológico e levantamentos estratigráficos, concluíram que

os pelecípodes fósseis ocorrem em litologias atribuíveis à Formação Palermo. Os autores não fazem qualquer menção ao trabalho de Sartori (1978), que se refere à mesma área estudada por eles. Mencionam ainda que, no geral, os pelecípodes de São Sepé estariam mal preservados e, portanto, de difícil identificação. Bortoluzzi & Veiga (1981) parecem, pois, não terem tido conhecimento da excelente coleção de pelecípodes obtida, na década de 1960, pelo Prof. Dr. Darcy Closs, nos mesmos afloramentos de São Sepé.

Outras informações a respeito da ocorrência de pelecípodes em sedimentos equivalentes aos da Formação Palermo estão contidas em Schneider et al. (1974), Almeida & Melo (1981) e em Gonzalez (1989). Os primeiros autores correlacionam à Formação Palermo, os calcários da região de Guiratinga, MT, que contêm o pelecípode "*Guiratingia mendesi* Petri & Fúlfaro e que foram atribuídos ao Grupo Aquidauana de Mato Grosso e Goiás por Petri & Fúlfaro (1966). Já Almeida & Melo (1981), no texto explicativo do mapa geológico do Estado de São Paulo, referem-se à presença de pelecípodes fósseis na Formação Tatui, unidade litoestratigráfica do Estado de São Paulo equivalente às formações Rio Bonito e Palermo. Infelizmente, porém, os autores não descrevem e nem ilustram os fósseis. Por sua vez, Gonzalez (1989) cita a ocorrência do gênero "*Leda*" Schumacker, no Paraguai, em estratos correlacionáveis aos da Formação Palermo.

Adicionalmente, evidências indiretas da presença de pelecípodes na Formação Palermo têm sido constatadas através do estudo dos icnofósseis. Netto & Gonzaga (1985), por exemplo, atribuem à atividade de pelecípodes certos icnofósseis representados por escavações verticais, preenchidos por sedimentos diferentes da

matriz, encontrados em sedimentos da Formação Palermo, da região de Cachoeira do Sul, RS.

As coleções provenientes de São Sepé e de Guiratinga, revestem-se de grande importância no quadro da história evolutiva das faunas de pelecípodes do Grupo Passa Dois, por dois motivos: a) tendo em vista a presença de formas similares às do Grupo Passa Dois, da parte norte da Bacia do Paraná; e b) em razão de sua posição estratigráfica em sedimentos neopaleozóicos atribuíveis, embora com dúvidas, à formação Rio Bonito ou Palermo. Desse modo, poderiam representar assembléias predecessoras das faunas do Grupo Passa Dois e intermediárias entre estas e os estoques marinhos encontrados no Grupo Tubarão, e em outras sequências neopaleozóicas mais antigas da Bacia do Paraná e América do Sul.

A coleção de pelecípodes fósseis de São Sepé, obtida pelo Prof. Dr. Darcy Closs, então da UFRG, foi enviada ao Prof. Dr. Josué Camargo Mendes para estudo. Este reconheceu a importância do achado, porém, por várias circunstâncias, não pode realizar o seu estudo pormenorizado.

Esse material, juntamente com as amostras provenientes de Guiratinga, permaneceu depositado na Coleção Científica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do IG/USP, tendo-me sido entregue em 1988, para estudo, então dentro de um projeto de iniciação científica, orientado pelo Prof. Dr. A. C. Rocha-Campos (IG/USP), financiado pelo CNPq e posteriormente transformado no tema de tese de doutoramento.

Durante o desenvolvimento da pesquisa, tornou-se necessário estender o estudo paleontológico a elementos das

assembléias dos grupos Tubarão e Passa Dois, possivelmente afins às espécies da Formação Palermo.

1.2 OBJETIVOS

A pesquisa desenvolvida baseia-se na premissa de que os pelecípodes do Grupo Passa Dois podem, em parte, ter se originado de estoques marinhos presentes no Grupo Tubarão e em outras sequências neopaleozóicas do Gondvana, ao contrário do postulado por autores prévios (e.g., Beurlen, 1954). Assim, o principal objetivo desta tese de doutoramento é a obtenção de subsídios para o esclarecimento dos problemas que ainda persistem, relacionados à hipótese vigente sobre a origem e evolução da clássica assembléia "endêmica" de pelecípodes do Grupo Passa Dois, através de:

- a) estudo paleontológico da fauna de pelecípodes de São Sepé e Guiratinga, incluindo a identificação e descrição das formas presentes;
- b) comparação das formas descritas com outras das assembléias do Grupo Tubarão e do Grupo Passa Dois, e de outros setores do Gondvana;
- c) trabalhos de campo visando estabelecer a posição estratigráfica da assembléia de São Sepé;

d) análise global das características paleoecológicas e afinidades paleobiogeográficas das malacofaunas do Neopaleozóico da Bacia do Paraná, para que se possa estabelecer um modelo evolutivo para essas faunas;

e) estudo comparativo da evolução das faunas de pelecípodes que se desenvolveram em mares epicontinentais, visando verificar a hipótese de que as assembléias do Grupo Passa Dois evoluíram de forma semelhante às do Neógeno do Paratétis, conforme sugerido por trabalhos prévios (Newell & Runnegar, 1970; Runnegar & Newell, 1971; Simões & Rocha-Campos, 1988, 1990a);

f) análise sucinta do quadro paleobiogeográfico dos pelecípodes neopaleozóicos da América do Sul, face à história evolutiva dos pelecípodes aqui tratados.

2. TERMINOLOGIA EMPREGADA

2.1 BIVALVIA VS. PELECYPODA

Embora o nome Bivalvia Linné, 1758, tenha prioridade sobre o nome Pelecypoda Goldfuss, 1820, tendo sido adotado como nome de Classe no Treatise on Invertebrate Paleontology, o conceito de prioridade não é do ponto de vista formal, aplicável no caso. Autores renomados (i.a., B. Runnegar, J. Pojeta) utilizam modernamente o nome Pelecypoda, alegando, entre outras coisas, evitar assim confusão com outros grupos de invertebrados providos de carapaça bivalve. Essa confusão acentua-se sobremaneira em estudos de cunho tafonômico, nos quais vê-se frequente mistura no uso dos termos bivalve (nome de classe) e bivalve (esqueleto). É por esse motivo que o nome Pelecypoda é empregado nessa tese. Para uma ampla revisão dos problemas nomenclaturais mencionados acima, consulte Pojeta (1966).

2.2 TAFONOMIA

A terminologia utilizada na descrição tafonômica das assembléias de pelecípodes estudados segue a proposta por Kidwell et al. (1986), pois os termos propostos são precisos e de fácil

aplicação, inclusive nas descrições de campo (fig. 1).

2.3 PALEOECOLOGIA

A nomenclatura paleoecológica empregada é a mesma adotada por Stanley (1970, 1972) e Runnegar (1974) para estudos de anatomia funcional e modo de vida de pelecípodes marinhos fósseis e viventes.

2.4 CITAÇÃO DOS NOMES DOS AUTORES DE TAXONS

Os nomes de autores de famílias, gêneros e espécies de pelecípodes serão citados apenas quando mencionados pela primeira vez no texto.

2.5 MORFOLOGIA COMPARADA

Os termos empregados nas descrições apresentadas no capítulo 5 são os utilizados por Runnegar (1965, 1966, 1967, 1968, 1974), Cox et al. (1969, in Moore et al., 1969), Aller (1974) e Carter & Aller (1975).

Figura 1 - Terminologia empregada na descrição dos bioclastos na matriz sedimentar, segundo Kidwell et al. (1986).

3. ESTRATIGRAFIA

3.1 AFLORAMENTO DE SÃO SEPE, RS

O afloramento fossilífero de onde provêm os fósseis estudados, descoberto em 1950, situa-se cerca de 8 km a oeste da cidade de São Sepé, aproximadamente a 30° 9' S e 53° 40' W (fig. 2). Outras ocorrências fossilíferas referidas por Bortoluzzi & Veiga (1981) na rodovia BR-392, junto a São Sepé, não foram localizadas durante os trabalhos de campo.

No afloramento de São Sepé, litologias variadas, incluindo conglomerado arcossiano de fragmentos angulosos de granito, quartzo e feldspato, siltito cinza-escuro, arenito fino com laminação plano-paralela ou ondulada, arenito muito fino com laminação cruzada e arenito coquinóide, extensivamente silicificados, distribuem-se esparsamente sobre uma "mancha" do granito de São Sepé, exposto por erosão, com aproximadamente 0,25 km² de área, a cerca de 3 km do corpo ígneo principal (fig. 2). O conteúdo fossilífero do afloramento inclui mega- e microfósseis vegetais e pelecípodes. Plantas, fragmentos vegetais incarbonizados e palinomorfos ocorrem geralmente no conglomerado e siltito, enquanto os pelecípodes são encontrados preferencialmente no arenito.

Os megafósseis vegetais incluem troncos silicificados de licófitas (*Lycopodiopsis* sp.), impressões de folhas de *Noeggerathiopsis* e *Glossopteris*, além de restos de *Calamites* sp.

Figura 2 - Mapa geológico da região de São Sepé, RS, modificado de Sartori (1978).

A assembléia palinológica de São Sepé, por sua vez, é bastante rica e diversificada. Cauduro & Zingano (1965) descreveram inicialmente, no siltito, os megásporos *Trileites trivedii*, *T. vulgatus*, *T. nitens*, *T. trivalis*, *Lagenosporites brasiliensis*, *L. brasiliensis* var. *minor*, *L. sinuatus*, *Setosporites furcatus* e *Duosporites endosporitiferus*.

Em trabalho posterior, Cauduro (1970) demonstrou a presença nessa mesma litologia de uma microflora diversificada de micrósporos, incluindo: *Punctatisporites gretensis*, *Deltoidospora directa*, *D. sinuata*, *Granulatisporites trisinus*, *Raistrickia multicapitata*, *Neoraistrickia baculiramosa*, *N. capilosa*, *Horriditriletes curvibaculosus*, *H. triquetrus*, *H. grandibaculus*, *Horriditriletes* sp., *H. grossobaculatus*, *Reticulatisporites* sp., *Kraeuselisporites sommeri*, *K. noduspiniferus*, *Vallatisporites vallatus*, *V. volutus*, *V. spinosus*, *Densosporites coniferus*, *D. filamentosus*, *Plicatipollenites paranaensis*, *Virkkipollenites obscurus*, *V. methae*, *Barakarites riograndensis*, *Florinites* sp., *Protohaploxypinus grandisaccus*, *Striatopodocarpites fusus*, *S. rhombicus*, *S. pintoii*, *S. octostriatus*, *Lueckisporites brasiliensis*, *L. densus*, *Vittatina subsaccata*, *V. saccata*, *V. vittifera*, *Vittatina* sp., *Hamiapollenites bullaeformis*, *Distriatites bilateralis*, *Piceapollenites sepensis*, *Pityosporites intermedius*, *Vesicaspora potoniei*, *Illinites nitellus*, *Vestigisporites gondwanensis*, *V. thomasi*, *V. methoris*, *Crustaesporites* sp., *Cycadopites glaber*, *Tetraporina horologia*. Dentre os gêneros de ocorrência mais comum destacam-se *Punctatisporites*, *Kraeuselisporites*, *Vallatisporites*, *Densosporites*, *Plicatipollenites*, *Labiipollenites*,

Striatopodocarpites, *Lueckisporites* e *Illinites*, sendo rara a presença de *Neoraistrickia*, *Raistrickia*, *Horriditriletes*, *Striatoabietites*, *Vittatina*, *Cycadopites* e *Tetraporina* (Cauduro, 1970).

3.1.1 POSIÇÃO ESTRATIGRAFICA DOS FOSSEIS

Bortoluzzi & Veiga (1981), através de mapeamento geológico e levantamento de quatro perfis geológicos na área de São Sepé (três na área da fazenda do Sr. Adair Scherer e um ao longo da rodovia Santa Maria-São Sepé, BR- 392, a aproximadamente 400 m a SE do Lageado da Laura) analisaram as relações estratigráficas entre os sedimentos neopaleozóicos e o embasamento cristalino. Essas seções geológicas foram em parte revisadas durante os trabalhos de campo que precederam à confecção da presente tese (figs. 3,4).

Adicionalmente, Bortoluzzi & Veiga (1981) realizaram um levantamento estratigráfico pormenorizado do local de ocorrência dos pelecípodes fósseis visando esclarecer o problema da posição estratigráfica do jazigo fossilífero, em relação às formações sedimentares presentes na área.

As três unidades neopaleozóicas aflorantes na área de São Sepé (formações Rio Bonito, Palermo, Irati) são encontradas em contato discordante e/ou falhado sobre rochas ígneas e metamórficas mais antigas do embasamento cristalino local, pertencentes aos grupos Bom Jardim e Porongos (Eopaleozóico). Afloramentos menores e

Figura 3 - Seções geológicas esquemáticas na área da fazenda do Sr. Adair Scherer, modificado de Bortoluzzi & Veiga (1981).

Figura 4 - Seção geológica esquemática ao longo da BR-392 a cerca de 4,5 km a NW do trevo de São Sepé, RS, modificado de Bortoluzzi & Veiga (1981).

isolados de rochas do embasamento, particularmente de granitos, aparecem dentro das faixas sedimentares. Da mesma forma, remanescentes erosivos das formações sedimentares neopaleozóicas recobrem os corpos ígneos eopaleozóicos, como é o caso dos sedimentos fossilíferos (fig. 2).

Em decorrência das circunstâncias acima, a correlação dos afloramentos fossilíferos com as formações neopaleozóicas circundantes constituiu, desde o início, um problema de difícil resolução. Conforme já mencionado, Sartori (1978) e Bortoluzzi & Veiga (1981) correlacionaram os sedimentos fossilíferos à Formação Palermo. Esses últimos autores demonstraram que na seção aflorante na rodovia BR-392, a 4,3 km a NW do trevo de São Sepé, a partir do Lageado da Laura (figs. 2, 4), uma sequência de siltito cinza, arenito conglomerático e conglomerado arcossiano, contendo fragmentos de troncos silicificados, semelhantes aos dos afloramentos da fazenda do Sr. Adair Scherer, provavelmente recobrem o granito do embasamento. Alguns metros adiante (fig. 4), aparece um pacote de pelitos intensamente bioturbados, intercalados com lentes delgadas de arenitos semelhantes aos do afloramento da fazenda do Sr. Adair Scherer, e que são mais claramente atribuíveis à Formação Palermo. Esta interpretação não é, entretanto, destituída de dúvidas, pois algumas litologias associadas aos fósseis, como as brechas ou conglomerados de fragmentos de granito, não são conhecidas na Formação Palermo. Igualmente, as plantas fósseis encontradas nos afloramentos de São Sepé não foram registradas nessa unidade, em outras partes da Bacia do Paraná.

Bortoluzzi & Veiga (1981) utilizaram, adicionalmente, argumentos paleontológicos em apoio a correlação adotada. A composição da microflora do siltito fossilífero, com predominância de grãos sacados e monossacados, sobre os esporos triletes (Cauduro, 1970), e a presença dos gêneros *Protohaploxipinus* e *Vittatina*, dentre outros, indicaria a sua equivalência com os intervalos bioestratigráficos mais altos do esquema proposto por Daemon & Quadros (1970), provavelmente, I-J ou K, litoestratigraficamente correspondentes às formações Rio Bonito e Palermo. Pelo menos um gênero de palinomorfo, *Lueckisporites*, só aparece a partir do intervalo K, o qual em grande parte da Bacia do Paraná ocorre na base da Formação Palermo (Daemon & Quadros, 1970).

Dados recentes sobre a palinoestratigrafia do Neopaleozóico da região centro-leste do Rio Grande do Sul (Toigo, 1988), corroboram essa correlação. Toigo (1988) propôs a subdivisão do Gondvana do Rio Grande do Sul, em duas zonas de intervalo denominadas Zona de *Cannanoropollis korbaensis* e Zona de *Lueckisporites virkkiae*. A Zona de *Cannanoropollis korbaensis* subdivide-se em três subzonas de intervalo (Subzona *Protohaploxypinus goraiensis*, Subzona *Caheniasaccites ovatus* e Subzona *Hamiapollenites karrooensis*) e é litoestratigraficamente correspondente ao Subgrupo Itararé e à Formação Rio Bonito. A Zona de *Lueckisporites virkkiae*, por sua vez, seria equivalente às formações Palermo e Irati. Nessa zona há um predomínio dos Disaccites Striatiti sobre os Disaccites não-estriados e os Monosaccites, além de acentuado declínio de esporos triletes e aletes (Toigo, 1988).

Na associação esporopolínica de São Sepé nota-se também predomínio de grãos bissacados estriados, que caracteriza a Zona de *Lueckisporites virkkiae* e o intervalo K de Daemon & Quadros (1970). Além de *Lueckisporites*, alguns gêneros presentes em São Sepé (e.g., *Striatopodocarpites*, *Protohaploxypinus*, *Vittatina*) são também comuns na Zona de *Lueckisporites virkkiae*.

3.1.2 SEDIMENTOS DA FORMAÇÃO PALERMO NA ÁREA DE SÃO SEPE, RS

A ausência de boas exposições da Formação Palermo na área de São Sepé dificulta o correto empilhamento vertical das litologias abaixo descritas, bem como a observação de sua variação lateral. Apesar disso, as seções levantadas por Bortoluzzi & Veiga (1981), em parte revisadas durante nossos trabalhos de campo, dão uma idéia generalizada do comportamento dos sedimentos da Formação Palermo, em relação ao embasamento cristalino, e sua provável sucessão vertical (figs. 3, 4). A seguir, são descritas as principais litologias da Formação Palermo na área estudada:

A) Área da fazenda do Sr. Adair Scherer.

.Conglomerado. Corresponde a ortoconglomerado arcossiano, silicificado, constituído por grânulos e seixos de composição variada, predominantemente de granito, quartzo hialino e feldspato rosa, angulosos a subangulosos, às vezes mais densamente

concentrados de modo irregular ou paralelamente, sugerindo estratificação, ou dispersos em matriz silto-argilosa (figs. 5, 6). Estão presentes, também, intraclastos de siltito cinza-escuro (fig. 7) e fragmentos vegetais. Em certos casos, conchas de pelecípodes estão caoticamente misturadas com grânulos de quartzo hialino e feldspato, subangulosos, dispersos em matriz fina (fig. 8). Em lâmina, os grânulos de quartzo exibem pequeno crescimento secundário, estando separados dos grânulos de feldspato por uma fina película de limonita. O ortoconglomerado assenta-se discordantemente sobre o embasamento cristalino. Seu contato superior com o siltito é irregular (fig. 9).

.Siltito. Ocorre intercalado entre o ortoconglomerado arcosiano e o arenito com laminação cruzada do tipo "hummocky". O siltito é cinza-escuro (fig. 10) a claro (fig. 11), maciço, com fratura conchoidal, constituído por um agregado de sílica microcristalina com esparsos grãos de quartzo angulosos a subangulosos, abundantes palhetas de muscovita e raros grãos de feldspato. Segundo Bortoluzzi & Veiga (1981), observa-se, em lâmina, a presença de restos vegetais incarbonizados e micrósporos. Quando ferrificado, o siltito apresenta cor marrom-amarelado, em superfície fresca, e marrom-avermelhado, quando intemperizado (Bortoluzzi & Veiga, 1981).

.Arenito muito fino com laminação cruzada do tipo "hummocky". Ocorre associado ao pelito cinza-escuro formando camadas de aproximadamente 3,5 cm de espessura. O arenito exhibe laminação ondulada ou plano-paralela, em contato basal irregular sobre o siltito, passando acima a laminação ondulada e laminação cruzada do

Figura 5 - Conglomerado constituído por denso acúmulo de fragmentos de granito, quartzo e feldspato. Note a ausência de estratificação interna.

Figura 6 - Conglomerado de grânulos de quartzo e feldspato dispersos em matriz silto-argilosa.

Figura 7 - Conglomerado contendo intraclasto de siltito cinza-escuro.

A

B

Figura 8 - Conchas desarticuladas de pelecípodes (A) e fragmentos vegetais incarbonizados (B), associados a grânulos angulosos de quartzo e feldspato (seta), caoticamente distribuídos em matriz silto-argilosa.

Figura 9 - Detalhe do contato irregular do siltito cinza-escuro com o conglomerado subjacente.

Figura 10 - Siltito cinza-escuro, fitofossilífero, sucedido por arenito muito fino com laminação ondulada ou plano-paralela, passando a laminação ondulada e laminação cruzada do tipo "hummocky". Note o contato basal irregular do arenito com o siltito. No topo, o arenito exibe marcas onduladas possivelmente simétricas.

Figura 11 - Siltito cinza-claro sucedido por arenito muito fino com incipiente laminação plano-paralela.

tipo "hummocky", com baixo ângulo de truncamento (fig. 10). No topo, estão presentes marcas onduladas, possivelmente simétricas. Infelizmente, não foi possível medir o comprimento de onda das laminações cruzadas do tipo "hummocky".

.Arenito fino. É um arenito fino, marrom-amarelado, com laminação plano-paralela ou ondulada (fig. 12). Dispersos no arenito ocorrem grânulos de quartzo hialino e feldspato, angulosos a subangulosos (fig. 13). As relações de contato com as outras litologias de São Sepé são desconhecidas.

.Arenitos coquinóides. Trata-se de arenito fino, contendo densa acumulação de conchas de pelecípodes escavadores rasos e da semi-infauna bissada, incluindo diversas classes de tamanho. As conchas estão na sua maioria desarticuladas (fig. 14). Em seção, os bioclastos apresentam-se empilhados ("stacked"), aninhados ("nested") ou em posição oblíqua ao acamamento. Os bioclastos distribuem-se de maneira caótica, sustentados por matriz arenosa fina, não exibindo claros sinais de bioerosão ou corrosão. O arenito pode assentar-se discordantemente sobre o embasamento cristalino ou estar intimamente relacionado ao conglomerado. Sua relação com o arenito com laminação cruzada do tipo "hummocky" é desconhecida. Bortoluzzi & Veiga (1981) comentam que o arenito fossilífero, em alguns casos, jaz sobre o embasamento, aparentemente, preenchendo irregularidades da superfície do granito de São Sepé, situação não verificada nos trabalhos de campo.

Figura 12 - Arenito fino, marrom-amarelado, exibindo laminação plano-paralela ou ondulada, com grânulos dispersos de quartzo e feldspato.

Figura 13 - Detalhe de grânulos de quartzo e feldspato, subangulosos, dispersos em arenito fino, com laminação plano-paralela ou ondulada.

A

B

Figura 14 - Arenito com denso acúmulo de conchas desarticuladas mostrando (A) valvas em posição oblíqua em relação ao plano de acamamento (seta) e (B) valvas de diferentes dimensões dispostas caoticamente.

B) Seção geológica ao longo da margem direita da BR-392, sentido Santa Maria-São Sepé, a cerca de 4,3km a NW do trevo de acesso a última cidade, próximo a mata de eucaliptos.

Nessa seção (figs. 4, 15), orientada de SE-NW e com aproximadamente 200 m de extensão, o contato dos sedimentos da Formação Palermo com o embasamento cristalino está encoberto.

Na parte mais baixa da seção (ponto 0), ocorrem arenitos muito finos e siltitos argilosos de cor bege, com estratificação plano-paralela a irregular. Essas litologias estão intensamente bioturbadas. Os icnofósseis incluem tubos verticais e tubos horizontais. Os tubos verticais possuem aproximadamente 2 cm de comprimento e 6 mm de largura máxima, enquanto os tubos horizontais apresentam diâmetros variáveis, com as formas maiores atingindo cerca de 5 mm. São comuns também nesse intervalo, lentes de arenito muito fino com microlaminação cruzada. Intercalados ocorrem ainda camadas ou lentes irregulares de arenito grosso, feldspático (ponto 1/superior), com base erosiva e topo ondulado, e espessura de 10-15 cm. Lateralmente, abaixo da intercalação arenosa, os sedimentos são mais siltico-argilosos, com intercalações de lentes milimétricas de arenito.

Segue-se (ponto 2), uma sequência de siltitos e siltitos-argilosos, intercalados com arenito fino de estratificação plano-paralela ou formando lentes com microlaminação cruzada, intensamente bioturbados. Sobrepõe-se uma lente de arenito grosso, feldspático, com intercalações milimétricas de siltito, com contato basal erosivo sobre a litologia pelítica. Acima dessa lente ocorre uma

Figura 15 - Seção colunar da Formação Palermo ao longo da BR-392, cerca de 4,3 km a NW do trevo de São Sepé.

intercalação de arenito mal selecionado, de aspecto diamictítico, com clastos de argila. Os grãos são angulosos a subangulosos, com granodecrescência ascendente.

Na parte média da seção (ponto 3), a aproximadamente 1,20 m da intercalação de diamictito arenoso, ocorre siltito cinza-amarelado, intercalado com lentes milimétricas de arenito, intensamente bioturbado e com microlaminação cruzada. Superiormente, aparece uma intercalação de 50 cm de espessura de arenito fino, com microlaminação cruzada. Logo acima, ocorre uma camada de arenito muito fino, com intercalações de lâminas de argila e estratificação irregular a plano-paralela, bastante bioturbada (ponto 4). Superiormente, podem aparecer lentes de arenito entre os estratos plano-paralelos.

Na porção superior da seção (ponto 5) os sedimentos estão decompostos, mas aparentemente são semelhantes aos do ponto 4. O topo da seção (ponto 6) caracteriza-se pela intercalação de arenito maciço, com cerca de 6 a 10cm, feldspático, com grãos angulosos a subangulosos.

3.1.3 INTERPRETAÇÃO PALEOAMBIENTAL

As esparsas observações sedimentológicas e estratigráficas feitas permitem somente uma interpretação preliminar das condições de deposição dos sedimentos fossilíferos.

Durante o intervalo correspondente aos sedimentos estudados, a área de São Sepé constituía, provavelmente, uma paisagem costeira, de relevo no geral baixo, porém, com alguns terrenos elevados, sustentados por rochas ígneas, como, por exemplo, o granito São Sepé. Essas áreas constituíram elementos importantes na sedimentação local, conforme indicado pela ocorrência generalizada de ortoconglomerado junto ao embasamento cristalino. Fragmentos de quartzo, feldspato e granito incluídos no conglomerado podem ter se formado a partir do intemperismo do granito de São Sepé, constituindo uma espécie de regolito. A presença de matriz argilosa, o baixo grau de seleção granulométrica e imaturidade mineralógica, a ausência de acentuada estratificação interna e imbricação sugerem deposição através de fluxo denso de sedimento. É digno de nota a imaturidade mineralógica desse ortoconglomerado, caracterizada pela alta proporção de feldspatos bastante alterados sugerindo condições climáticas úmidas na área fonte. Portanto, sua preservação poderia estar relacionada a um rápido soterramento.

Nas áreas litorâneas protegidas, adjacentes aos granitos, corpos d'águas calmas estariam sujeitos à sedimentação predominantemente fina, formando o siltito fitofossilífero. A íntima associação deste com o ortoconglomerado, arenito com laminação cruzada do tipo "hummocky" e arenito coquinóide, indica a ocorrência episódica, na bacia de deposição, de dois tipos de eventos de sedimentação. O primeiro, relaciona-se ao aporte do material coluvionar, grosso (conglomerado). Este ao descer as encostas graníticas, desprendia e transportava os vegetais ali presentes, bem como os que viviam nas áreas marginais dos corpos d'águas calmas.

Essa vegetação poderia ser constituída, em parte, por licófitas. De fato, estudos paleoecológicos realizados por Cúneo (1986) em sedimentos do Neopaleozóico da Argentina, demonstraram que certas licófitas ocuparam regiões litorâneas. A vinculação desses vegetais a ambientes influenciados por condições marinhas costeiras também parece ocorrer nos depósitos de planície de maré das formações Terezina e Corumbataí (Sousa, 1985). Ao adentrarem à bacia de sedimentação, as correntes densas lançavam suas cargas de detritos e erodiam a litologia pelítica já depositada, fato evidenciado pela inclusão de intraclastos de siltito cinza-escuro no ortoconglomerado. Por outro lado, a associação dos arenitos coquínóides ao ortoconglomerado e siltito, e a intercalação deste com arenito muito fino, exibindo laminação cruzada do tipo "hummocky", indica que, durante certos períodos, as áreas litorâneas, eram invadidas por areia, possivelmente, transportada por ondas de tempestade. O deslocamento lateral de material arenoso e de bioclastos (e.g., conchas de pelecípodes) até áreas costeiras onde estavam se depositando sedimentos finos não é fenômeno incomum nos ambientes litorâneos atuais. Yeo & Risk (1979), por exemplo, notaram, durante a passagem de ondas de tempestade na Baía de Fundy, que grandes quantidades de areia fina foram depositadas junto à costa. Fenômeno semelhante foi verificado também por Peterson (1985), que constatou o acúmulo de cerca de 10 cm de espessura de sedimento siltico no substrato argilo-arenoso da laguna de Mugu, California, por aumento na taxa de sedimentação, após a passagem de ondas de tempestade.

Os pelecípodes de São Sepé pertencem a gêneros marinhos, comuns nos ambientes litorâneos do Gondvana. Foram na sua maioria formas escavadoras rasas ou de semi-infauna, suspensívoras. Por esse motivo, eles não devem ter ocupado preferencialmente as áreas onde se depositavam os pelitos, cujas condições ambientais, de fundos muito moles, ricos em matéria orgânica, são mais favoráveis aos pelecípodes detritívoros. Se os pelecípodes estudados tivessem ocupado esses fundos pelíticos, era de se esperar que alguns deles estivessem preservados em posição de vida, em decorrência do aumento na taxa de sedimentação, durante a deposição dos arenitos finos. Embora fossem formas escavadoras ativas ("active burrowers"), a maioria dos pelecípodes de São Sepé, com conchas normalmente obesas, deveriam escavar lentamente o substrato, estando fisicamente incapacitados para se locomover rapidamente até superfície dos sedimentos, atingindo sua posição "normal" de vida, após terem sido soterrados. Assim, não é improvável que esses organismos tenham vivido em ambientes litorâneos, de fundo mais siltico-arenoso, que poderiam se desenvolver nas proximidades dos corpos de águas calmas. Suas conchas poderiam, desse modo, ser exumadas, remobilizadas e rapidamente redepositadas nos locais d'águas calmas, junto ao granito, por ação de ondas de tempestade. A presença de sedimentos da Formação Palermo sobre o granito de São Sepé evidencia o seu caráter transgressivo. Condições semelhantes a essa foram verificadas também por Santos et al. (1981), na Formação Palermo de Pantano Grande, RS, onde conglomerado e pelito assentam-se discordantemente sobre o embasamento cristalino.

3.2 AFLORAMENTO DE GUIRATINGA, MT

Apesar de os afloramentos fossilíferos de Guiratinga serem conhecidos desde 1947, existem poucos dados na literatura a seu respeito (Caster, 1947; Almeida, 1948, 1954; Petri & Fúlfaro, 1966; Schneider et al., 1974; Petri & Fúlfaro, 1983). O afloramento de onde foram coletados os fósseis examinados, localiza-se no ribeirão da Taboca, a 20 m acima do nível do ribeirão, distante 21 km de Guiratinga (figs. 16, 17). O afloramento é constituído de calcário pisolítico silicificado, disposto em camada lenticular.

A posição estratigráfica dos sedimentos fossilíferos de Guiratinga, contendo *Pyramus mendesi* (Petri & Fúlfaro, 1966) comb. n., ainda não foi estabelecida com precisão. Almeida (1954) e Petri & Fúlfaro (1966) atribuem a litologia fossilífera ao Grupo Aquidauana. Já Schneider et al. (1974) e Schobbenhaus et al. (1984) correlacionaram os horizontes que contêm os pelecípodes fósseis à Formação Palermo. Mais recentemente, contudo, Petri & Fúlfaro (1983) atribuíram o calcário fossilífero de Guiratinga à Formação Tatui, entretanto, sem discutirem quais foram as evidências utilizadas nessa correlação.

De acordo com Petri & Fúlfaro (1966), os horizontes fossilíferos estariam situados 100 m abaixo do contato com o Grupo Passa Dois. Almeida (1954) havia, entretanto, localizado as ocorrências fossilíferas na porção superior do Grupo Aquidauana. Além disso, faltam dados para situar os horizontes fossilíferos em relação ao contato basal com outros sedimentos neopaleozóicos

Figura 16 - Localização do afloramento fossilífero de Guiratinga, MT.

Figura 17 - Seção geológica entre as localidades de Guiratinga e Taboca, MT, modificado de Petri & Fúlfaro (1966).

presentes na área.

3.3 AFLORAMENTO DA CHACARA LARA, SP

Foram executados também trabalhos de campo na região de Rio Claro, SP, com a finalidade de coletar pelecípodes da Formação Corumbataí para comparação com os espécimes de São Sepé. As coletas foram realizadas na seção aflorante no leito da antiga ferrovia que ligava Rio Claro a Analândia, no trecho entre Ajapi e Ferraz, e cujos aspectos estratigráficos, sedimentológicos e paleontológicos já foram tratados por Mendes (1952a), Landim (1970), Ragonha (1980) e Perinotto & Rosler (1985), dentre outros.

Na região de Rio Claro, as litologias características da Formação Corumbataí são siltitos maciços, lamitos laminados, com gretas de contração, marcas onduladas, intercalados com lentes de arenito e bancos de calcarenito, não atingindo, no seu conjunto, mais de 130 m de espessura (Ragonha, 1980).

No local de coleta dos fósseis, localizado 2km ao norte da antiga estação de Ferraz, junto à Chácara Lara (fig. 18), a Formação Corumbataí apresenta, na base, arenito fino, claro, aparentemente maciço, não totalmente exposto, seguido de lamito arroxeadado escuro, às vezes esverdeado, com laminação irregular a plano-paralela, laminação ondulada, fratura conchoidal e cerca de 1,60 m de espessura. Esta litologia é bruscamente sucedida por 30 a 50 cm de arenito fino a siltico, maciço, bem a moderadamente

Figura 18 - Localização do afloramento fossilífero (seta) da Formação Corumbatai, no município de Rio Claro, SP, modificado de Perinotto & Rösler (1985).

selecionado, com grãos foscos (Ragonha, 1980) (fig. 19), contendo glauconita. Na base do arenito, ocorrem lentes centimétricas com denso acúmulo de fragmentos de conchas e intraclastos silticos milimétricos (figs. 20, 21), exibindo granocrescência ascendente. Os pelecípodes presentes fazem parte da chamada assembléia de *Pinzonella illusa* Reed, localmente situada na parte média da Formação Corumbataí (Mendes, 1952a). Comumente, estão dispostos caoticamente na matriz, com as conchas, às vezes empacotadas ("stacked") ou aninhadas ("nested") (fig. 22), exibindo grande variação nas classes de tamanho. Predominam na assembléia conchas desarticuladas, embora conchas articuladas fechadas sejam frequentes. Conchas articuladas abertas ("butterflied") são raras. Normalmente, as conchas não exibem claros sinais de bioerosão, corrosão e incrustação. Do ponto de vista paleoecológico, há mistura de elementos da epifauna bissada (e.g., *Coxesia*) (Simões & Rocha-Campos, 1990c, 1991b; Simões & Costa, 1992), com formas escavadoras rasas (e.g., *Plesiocyprinella*, *Jacquesia*, *Pinzonella*, *Terraia*) (Simões & Rocha-Campos, 1990c, 1991b, 1991d) e formas escavadoras intermediárias e profundas (e.g., *Casterella*, *Pyramus* e *Roxoa*) (Simões & Rocha-Campos, 1990b). Na porção superior da camada de arenito, os pelecípodes ocorrem com as valvas silicificadas estando, portanto, bem preservados. Na porção inferior, entretanto, os fósseis não estão silicificados, ocorrendo sob a forma de moldes internos e externos. As feições bioestratinômicas e paleoecológicas descritas acima indicam que essa concentração fossilífera foi gerada em condições de águas marinhas, relativamente rasas e que durante a sua gênese houve remobilização do substrato, curto transporte

Figura 19 - Seção colunar da Formação Corumbatai a cerca de 2 km ao norte da antiga estação de Ferraz, SP.

A

B

Figura 20 - Lente com denso acúmulo de fragmentos de conchas e intraclastos sílticos milimétricos (A), na base de arenito coquinóide. Note que, na figura 20 B, o arenito assenta-se diretamente sobre o siltito.

Figura 21 - Seção da amostra da figura 20, mostrando fragmento de concha concordante ao plano de acamamento e convexidade para baixo, juntamente com intraclastos silticos. Note o contato basal irregular com o siltito.

Figura 22 - Valva direita de *Plesiochyprinella carinata*, fragmentada, com três valvas de *Pinzonella illusa* aninhadas ("nested").

lateral, reorientação das conchas e rápido soterramento, possivelmente durante eventos de sedimentação episódica.

3.4 CORRELAÇÃO E IDADE

As evidências estratigráficas e paleontológicas disponíveis indicam que a malacofauna de São Sepé situa-se acima da fauna marinha do Grupo Tubarão (Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito) e abaixo da clássica assembléia de pelecípodes do Grupo Passa Dois (formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí), com as quais possui alguns vínculos. A malacofauna da Formação Palermo não parece estar relacionada, porém, com outras faunas neopaleozóicas brasileiras. A alta porcentagem de representantes da Família Megadesmidae nessa assembléia, sugere, entretanto, algumas afinidades com as faunas do Permiano da Austrália e Nova Zelândia.

Quanto ao problema da idade, é importante ressaltar que as formas presentes em São Sepé não são diagnósticas do ponto de vista geocronológico. Embora a maior parte dos gêneros da assembléia de São Sepé apresente ampla distribuição estratigráfica no Neopaleozóico, eles são característicos das assembléias marinhas permianas. O gênero *Astartila*, por exemplo, tem sua distribuição restrita ao Permiano (Runnegar, 1965). *Pyramus*, por sua vez, também é uma forma típica do Permiano, com exceção apenas de *P. tehuelchis* Gonzalez e *P. primigenius* Gonzalez, do Carbonífero médio da Argentina (Gonzalez, 1972), e *Pyramus barringtonensis* Runnegar, do

Namuriano da Austrália (Runnegar, 1972a). Do mesmo modo, os gêneros cosmopolitas *Myonia* e *Stutchburia* Etheridge Jr. têm sido considerados elementos característicos do Permiano, principalmente do hemisfério sul (Rocha-Campos, 1970a). Contudo, mais recentemente, Rocha-Campos et al. (1977) assinalaram a possível presença desses gêneros em sedimentos do Neocarbonífero da Bolívia, ampliando assim, sua distribuição estratigráfica.

A composição da assembléia de São Sepé é compatível com uma idade provavelmente neopermiana, conforme indicado pela presença de *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* e pela semelhança entre *Jacquesia guataensis* e *Jacquesia* das formações Terezina e Corumbataí. Da mesma forma, a similaridade entre *Pyramus mendesi* e *Pyramus anceps*, da parte média do Grupo Passa Dois, sugere também uma idade permiana, provavelmente neopermiana, para a assembléia de Guiratinga.

4. PELECIPODES DO GRUPO TUBARÃO: SINOPSE BIBLIOGRAFICA

4.1 EVOLUÇÃO DO CONHECIMENTO

A primeira menção à ocorrência de pelecípodes no Grupo Tubarão aparece em Woodworth (1912) que se referiu a uma carta de E.B. Oliveira, relatando a descoberta de pelecípodes indeterminados, em folhelhos obtidos da sondagem de Passinho, a 12 km de Imbituvo, PR. Os espécimes obtidos foram considerados por Oliveira (1927) similares à *Leda* e posteriormente descritos como *Leda woodworthi* (Oliveira, 1930).

Ainda na década de 30, F.R.C. Reed descreveu uma nova coleção de fósseis provenientes do arenito de Taió (Formação Rio Bonito), SC, propondo as seguintes espécies: *Aviculopecten* (*Deltopecten*) *catharinae*, *Aviculopecten* (*Deltopecten*) *relegatus*, *Aviculopecten* (*Deltopecten*) *miscellus*, *Aviculopecten* (*Deltopecten*) *unicus*, *Aviculopecten* (*Deltopecten*?) *crassicostatus*, *Stutchburia brasiliensis*, *Spathella tayoensis*, *Schizodus occidentalis*, além de outras atribuíveis a *Myonia*, *Edmondia* de Koninck, *Schizodus*? Verneuil & Murchison, *Solenopsis* McCoy, *Allorisma*? King e *Pseudamussium*? Murchison. Reed (1930) destacou o caráter distinto da fauna de Taió em relação às assembléias conhecidas do Neopaleozóico da América do Sul e suas afinidades com as das camadas marinhas ("Upper and Lower Marine Beds") do Neopaleozóico da Austrália.

Duas novas ocorrências de fósseis marinhos na sequência glacial do Grupo Tubarão (Formação Rio do Sul) foram localizadas por Lange (1944) na rodovia Teixeira Soares-Palmeira, PR. Na primeira, denominada Baitaca, situada 2,2 km a SE de Teixeira Soares, foram encontrados em sedimentos argilo-arenosos espécimes referíveis ao gênero *Aviculopecten* Mc Coy, além de outros pelecípodes não identificados, então desconhecidos na sequência glacial do sul da Bacia do Paraná. No outro afloramento (Rio da Areia), localizado no leito e ao longo das margens do rio da Areia, Lange (1944) constatou a presença de uma malacofauna que considerou similar à de Taió, tendo em vista a presença dominante de espécimes de *Aviculopecten*, além de formas não assinaladas em Taió.

As relações estratigráficas entre os afloramentos fossilíferos de Rio da Areia, Baitaca e Passinho foram discutidas por Almeida (1945), que procurou correlacioná-los com outros do sul do Brasil. Segundo o autor, as faunas de Baitaca e Rio da Areia, embora não idênticas, seriam sincrônicas; a fauna de Baitaca, entretanto, seria correlacionável à da sondagem de Passinho, com a qual teria espécies em comum, contidas em litologias idênticas. Em função das relações observáveis no campo, interpretou a fauna de Teixeira Soares como de idade equivalente às das assembléias de Baitaca e Rio da Areia (Almeida, 1945), todas relacionadas à fase transgressiva de Teixeira Soares.

Pesquisas realizadas por Barbosa & Almeida (1949) na bacia do rio Tietê, levaram à descoberta, em sedimentos do Subgrupo Itararé de Capivari, SP, de pelecípodes atribuídos por eles a *Aviculopecten* sp., que consideraram diferentes dos registrados em

Taió.

Em sedimentos então atribuídos à "Formação Maricá" (=Subgrupo Itararé) Martins & Sena Sobrinho (1950) descobriram três novas localidades fossilíferas no Rio Grande do Sul. No afloramento de Cambai Grande, situado na rodovia São Gabriel-São Sepé, registraram a presença de *Aviculopecten*. Com base nesse achado e em outras evidências paleontológicas e estratigráficas, Martins & Sena Sobrinho (1950) atribuíram uma idade permo-carbonífera para os sedimentos da "Formação Maricá". Os espécimes de Cambai Grande foram descritos por Martins (1951) como *Aviculopecten cambayensis*, considerando-os diferentes dos pectinídeos de Taió, descritos por Reed (1930), pelo menor tamanho e ornamentação distinta. Martins (1951) destacou, ainda, que por suas próprias características, as espécies de Santa Catarina não devem ser mantidas no gênero *Aviculopecten* nem no gênero *Deltopecten* Etheridge Jr.

Novas espécies da Família Aviculopectinidae McCoy, coletadas em sedimentos do Neopaleozóico da Bacia do Paraná (Formação Rio Bonito) em Taió, SC, e na Bacia do Parnaíba (Formação Piauí), foram estudadas por Kegel & Costa (1951). Do mesmo modo que Martins (1951), verificaram que os aviculopectinídeos de Taió, descritos por Reed (1930), não pertenciam ao gênero *Aviculopecten*, nem ao gênero *Deltopecten*, diferindo destes por várias características bem definidas, tais como: ornamentação, maior aurícula anterior, valva direita chata e muito menor que a esquerda, área ligamentar mais ou menos sulcada, estrutura do ostracum interno folheada e imbricada, dentre outros. Estas características levaram-nos a estabelecer um novo gênero denominado *Heteropecten* Kegel &

Costa, ao qual pertenceria a maioria se não todas as formas de Taió. Kegel & Costa (1951) descreveram as seguintes espécies: *H. platicosta*, *H. bastosi*, *H. cf. unicus* e *H. catharinae* var. nov. *diglypha*. Finalizaram, destacando o acentuado desenvolvimento dos aviculopectinídeos do Gondvana do Brasil e da Austrália.

Lange (1952) revisou a fauna do folhelho Passinho, propondo a reclassificação de algumas formas de braquiópodes e gastrópodes descritas por Oliveira (1930, 1936). Em relação aos pelecípodes, Lange (1952) ressaltou que todas as formas, com exceção de *Leda woodworthi*, haviam sido corretamente identificadas, devendo, por este motivo, ser mantida a classificação original de Oliveira (1930). O autor lembra que o gênero *Leda* é considerado sinônimo de *Nuculana* Link. Assim, por uma questão de prioridade, deve ser adotada a designação de *Nuculana woodworthi* (Oliveira).

A assembléia de Capivari, descoberta em 1947 por O. Barbosa, F.F.M. de Almeida e S. Petri, foi descrita por Mendes (1952b). De acordo com ele, a posição estratigráfica da fauna é "a do meio pacote permo-carbonífero pré-Irati", onde o horizonte fossilífero marinho ocorre entre sedimentos glaciais. Foram identificados os seguintes pelecípodes: *Nuculana?* sp., uma nova espécie de aviculopectinídeo, denominada *Aviculopecten capivariensis*, além de um pelecípode indeterminado. Quanto à idade da fauna, Mendes (1952b) sugere uma idade carbonífera superior-permiana.

Ainda em 1952, Kegel & Costa realizaram um estudo preliminar da fauna da parte superior do Subgrupo Itararé, na localidade do Rio da Areia. Kegel & Costa (1952) verificaram que as

espécies de aviculopectinídeos encontradas naquela localidade diferem das formas de Taió. Embora lembrem *Heteropecten catharinae*, essas espécies, devido às diferenças na margem cardinal, são afins ao gênero *Aviculopecten*. Além deste, estão presentes na fauna, espécimes do gênero *Promytilus* Newell e do subgênero *Myalinella* Newell.

Quanto à idade da fauna, os autores concluíram que "os aviculopectinídeos desiguais de formas conhecidas, não permitem correlação decisiva". Porém, "a mencionada espécie de *Promytilus* e do mesmo modo a pequena forma de *Myalinella* exigem uma idade relativamente antiga; Carbonífero Superior (Namuriano ou base do Westfaliano), se não Carbonífero Inferior (Viseano)" (Kegel & Costa, 1952).

Em seu trabalho sobre as assembléias de pelecípodes do Gondvana do Estado do Paraná, Beurlen (1954) reconheceu as seguintes faunas no Grupo Tubarão:

ITARARE: A- Fauna de Rio da Areia e Baitaca, PR - Beurlen (1954) constatou que na fauna de Rio da Areia os aviculopectinídeos são os elementos dominantes, estando representados pelos gêneros *Aviculopecten*, *Prosopecten* Beurlen e *Limipecten* Girty. Fazem parte da fauna, ainda, os gêneros *Sanguinolites* Mc Coy, *Solenomorpha* Cockerell, *Allorisma* e *Promytilus*. Os outros elementos da fauna estão representados por uma espécie de *Chaenomya* Dickins, uma de *Nuculana* e alguns fragmentos indeterminados de *Schizodus*. Segundo Beurlen (1954), os poucos elementos da Família Aviculopectinidae presentes em Baitaca pertencem às mesmas espécies desse gênero, de

Rio da Areia, assim como, os fragmentos de *Schizodus* das duas localidades, possivelmente, pertencem à mesma espécie. Através desta análise, o autor concluiu que as duas faunas não pertencem a horizontes estratigráficos distintos, existindo, apenas, uma diferença faciológica entre as duas localidades. Os sedimentos de Rio da Areia foram depositados próximo à costa, em litoral de fundo arenoso e duro, enquanto que os de Baitaca foram depositadas sob condições de águas calmas, com fundo argiloso (Beurlen, 1954).

B- Fauna do Folhelho Passinho, PR - De acordo com Beurlen (1954), *Nuculana* é a forma típica desta fauna, embora ocorram, também, espécies dos gêneros *Limipecten* e fragmentos de *Allorisma*. Para Beurlen (1954), a fauna do folhelho Passinho é a mesma da assembléia de Baitaca, apesar de muito empobrecida e reduzida.

C- Fauna de Capivari, SP - Nesta fauna, encontram-se alguns braquiópodes e raros pelecípodes, que estão representados pelos gêneros *Limipecten* e *Nuculana* (Beurlen, 1954). Na opinião do autor "o mar interglacial de Capivari tinha as mesmas relações paleogeográficas e zoogeográficas que o mar pós-glacial de Rio da Areia, Baitaca e do folhelho Passinho".

GUATA: D- Fauna de Taió, SC - Na assembléia de Taió, o elemento predominante é *Heteropecten*, embora os gêneros *Myonia* e *Stutchburia* Etheridge Jr. também sejam comuns (Beurlen, 1954). De acordo com ele, a semelhança entre as faunas de Rio da Areia (Itararé), e Taió (Guatá), corresponde a uma semelhança de facies, pois, do mesmo modo que os pelecípodes da assembléia de Rio da Areia, os de Taió habitavam uma região litorânea de fundo arenoso, de um mar

epicontinental, de águas salobras.

Em siltitos cinzentos encontrados entre 24 e 46 m de profundidade, ao sul da cidade de Itaporanga, SP, e aflorantes ao longo da margem direita do rio Verde, e a aproximadamente 1.400 m à jusante da ponte localizada na rodovia Itaporanga-Taquarituba, Mezzalira (1956) registrou a ocorrência de novos jazigos fossilíferos marinhos no Itararé. Segundo a Profa. Dra. M.R.C. Chang (IGCE/UNESP, informação verbal, 1991), a assembléia de Itaporanga está situada no topo da parte média do Itararé do sudoeste de São Paulo. Neste trabalho, uma nova espécie de pelecípode (*Nuculana limai*) é descrita. De acordo com o autor, *Nuculana limai* assemelha-se a certas espécies da Austrália e da Europa. Por fim, Mezzalira (1956) destacou que a presença de *Nuculana* e de braquiópodes inarticulados (Orbiculoidea) na assembléia de Itaporanga sugere relações com as assembléias de Teixeira Soares, e, possivelmente, com a do afloramento de Budó, RS.

Beurlen (1957a) ressaltou que todas as assembléias de invertebrados do Grupo Tubarão caracterizam-se por gêneros tipicamente marinhos, que se desenvolveram, do ponto de vista paleoecológico, de forma similar à fauna sarmatiana de Viena.

Zingano & Cauduro (1959) realizaram um levantamento dos afloramentos fossilíferos do Rio Grande do Sul, onde assinalaram a presença de *Aviculopecten cambayensis* em camadas de arenitos dos afloramentos de Cambai-Grande e Acampamento Velho, correlacionados por eles à "Formação Teixeira Soares".

Rocha-Campos (1961) comentou a respeito dos pelecípodes, principalmente pectinídeos, que compõem a fauna marinha de Taió.

Rocha-Campos (1961) verificou algumas divergências entre as formas dos pelecípodes de Taió, e os gêneros a que foram atribuídos por Reed (1930). Tal fato enfraqueceria a correlação proposta por Reed (1930) com as formas do Neopaleozóico da Austrália.

No Subgrupo Itararé do Rio Grande do Sul, Delaney & Goñi (1963) encontraram fósseis marinhos em siltitos arenosos, possivelmente formados nas bordas de vales pré-glaciais. De acordo com eles, a ocorrência de *Aviculopecten*, na fauna, sugere que os fósseis foram depositados em águas frias, rasas e salinas.

Rocha-Campos (1964) procurou esclarecer a posição estratigráfica do horizonte fossilífero marinho de Taió dentro da Formação Rio Bonito, bem como, revisar o seu conteúdo paleontológico. As diferentes espécies de *Heteropecten* descritas por Reed (1930) e Kegel & Costa (1951), foram consideradas como variantes morfológicas intraespecíficas de *H. catharinae*. A maioria das outras formas foram interpretadas como endêmicas da Bacia do Paraná e, portanto, não correlacionáveis a táxons do Permiano da Austrália, conforme sugerido por autores prévios. Quanto às características tafonômicas da assembléia de Taió, Rocha-Campos (1964) conclui que a mesma corresponde a uma tanatocenose, na qual o elemento predominante é *H. catharinae*.

Em seguida, Rocha-Campos (1966a) verificou que o tipo de preservação dos pelecípodes de Taió não se enquadra na classificação normal de molde interno e molde externo, considerando-o molde composto (Mc Alester, 1962). Segundo o autor, o entendimento desse tipo de preservação tinha implicações taxonômicas, já que "o não reconhecimento da possibilidade de variação das feições internas e

externas pela fossilização, frequentemente leva à proliferação de espécies novas".

Uma nova ocorrência fossilífera marinha incluindo braquiópodes e raros pelecípodes e gastrópodes foi registrada por Rocha-Campos (1966b), na porção superior do Subgrupo Itararé, no norte do Estado de Santa Catarina, em siltitos sobrepostos a sedimentos glaciogênicos, sugerindo "que a ingressão marinha constitui uma resposta quase que imediata à deglaciação, caso o diamictito represente realmente um depósito glacial continental, como suas características e estruturas associadas sugerem". Os pelecípodes, mal preservados, foram atribuídos a *Aviculopecten* (Rocha-Campos, 1966b). Estes e a ocorrência de *Crurithyris* constituíam pontos de similaridade com o horizonte marinho de Capivari.

Em 1966, Petri & Fúlfaro, descreveram um novo pelecípode, denominado *Guiratingia mendesi*, proveniente de um nível de calcário pisolítico atribuído ao Grupo Aquidauana, que se assemelha bastante, na forma e ornamentação, a *Pyramus*.

Tentativas de síntese do conhecimento paleontológico da fauna marinha do Grupo Tubarão foram publicadas por Rocha-Campos (1967a, 1967b). Embora, os horizontes fossilíferos do Grupo Tubarão sejam pouco espessos e as malacofaunas pouco diversificadas, as implicações geocronológicas e de correlação discutidas relativas aos sedimentos glaciais do Subgrupo Itararé constituíram subsídios significativos para o entendimento da paleogeografia da Bacia do Paraná, durante o Neopaleozóico (Rocha-Campos, 1967a). Segundo ele, a fauna de invertebrados do Grupo Tubarão é muito pobre,

compreendendo moluscos, braquiópodes, asteróides, ofiuróides e crinóides. Os moluscos, mais abundantes, incluem pelecípodes e gastrópodes. Apesar das afinidades das malacofaunas da sucessão glacial não estarem totalmente esclarecidas, Rocha-Campos (1967b) reconheceu suas prováveis relações com faunas do Neopaleozóico da Argentina e do Peru. Os pelecípodes da sucessão pós-glacial, por sua vez, possuem caráter gondvânico, demonstrado pela presença de *Myonia*, *Stutchburia* e *Oriocrassatella* Etheridge Jr., na malacofauna de Taió, (Rocha-Campos, 1967b).

Rocha-Campos (1968) constatou a presença de pelecípodes escavadores suspensívoros, em provável posição de vida, no siltito Baitaca (Subgrupo Itararé), da região de Teixeira Soares, PR. Os fósseis de *Vacunella* cf. *etheridgei* (de Koninck), "*Allorisma*" *barringtoni* Thomas e *Myonia?* sp., preservados com as valvas articuladas fechadas, estão dispostos obliquamente, em relação à estratificação do siltito, apresentando achatamento dorso-ventral, características bioestratinômicas indicativas de soterramento em posição de vida (Rocha-Campos, 1968).

Rocha-Campos (1969) apresentou uma revisão da taxonomia e correlações do significado estratigráfico das assembléias de pelecípodes, gastrópodes e braquiópodes do Subgrupo Itararé, Bacia de Paraná, da Formação Bonete das Sierras Australes da Província de Buenos Aires, Argentina.

Foram então identificadas, na fauna do Subgrupo Itararé, folhelho Passinho, siltito Baitaca e arenito Rio da Areia, novas espécies atribuídas a *VolSELLina* sp. n., *Leiopteria* sp. n., *Sanguinolites* sp. n., *Anthraconeilo* sp. n. associadas a

Aviculopecten multisculptus Thomas, *Aviculopecten* sp., *Limipecten capivariensis* (Mendes), *Limipecten* sp., *Streblopteria* sp., "*Allorisma*" *barringtoni*, *Vacunella etheridgei*, *Myonia?* sp., *Vacunella* cf. *V. etheridgei*, *Myonia* sp., *Praendulomya?* sp., *Selenimyalina* sp., *Myalina* (*Myalinella*) sp., *Atomodesma* sp., *Schizodus* sp., *Nuculana woodworthi*.

Embora as relações estratigráficas entre as assembléias abordadas não tenham sido totalmente esclarecidas, o autor chama a atenção para as suas possíveis afinidades, de um lado com a fauna da Formação Bonete (Eopermiano), nas Sierras Australes, Argentina, e de outro, com a fauna da Formação Cerro Prieto (Pensilvaniano), no norte do Peru. Desse modo, paleogeograficamente, era lícito supor-se uma ligação entre a Bacia do Paraná e a área andina durante o Neopaleozóico, concordantemente com estudos facirológicos e paleogeográficos. As assembléias do Subgrupo Itararé mostraram-se semelhantes às associações de pelecípodes do Permiano da Austrália, que ocorrem juntamente com sedimentos de origem glacial, sugerindo estarem eles limitados a um ambiente relativamente frio (Rocha-Campos, 1969).

Em revisão posterior da fauna de Taió (Formação Rio Bonito), Rocha-Campos (1970a) relaciona os seguintes táxons: *Myonia tayoensis* (Reed), *Schizodus occidentalis*, *Heteropecten catharinae*, *Myonia? costata* Rocha-Campos, *Solenomorpha?* sp. n. e *Oriocrassatella itajaiensis* Rocha-Campos.

A associação foi interpretada como uma tanatocenose "formada por concentração de conchas em ambiente de águas rasas aparentemente sujeito à exposição subaérea periódica sob a ação de

correntes ou ondas".

Bioestratigraficamente, o autor concluiu que as afinidades existentes entre as espécies de Taió e as do Permiano da Austrália indicam a mesma idade para a malacofauna da Bacia do Paraná.

Em um novo trabalho, Rocha-Campos (1970b) revisou as faunas de gastrópodes e pelecípodes do Neopaleozóico do Brasil (Subgrupo Itararé) e Argentina (formações Bonete e Santa Elena). Do Neopaleozóico da Bacia do Paraná foram estudadas as faunas da região de Capivari, SP, Teixeira Soares, Mafra e Bela Vista. Segundo Rocha-Campos (1970b), é a seguinte a composição das assembléias do Subgrupo Itararé:

TEIXEIRAS SOARES, PR

a- Assembléia de Rio da Areia

Aviculopecten multiscalptus

Permophorus? sp. n.

Volsellina sp. n.

Selenimyalina? sp.

Myalina (*Myalinella*) sp.

Atomodesma (*Atomodesma*) sp.

Leiopteria? sp. n.

b- Assembléia de Baitaca

Aviculopecten multiscalptus

Limipecten sp.

Streblopteria sp.

"*Allorisma*" *barringtoni*

Vacunella cf. *V. etheridgei*

Myonia (ou *Vacunella*)? sp.

Myonia? sp.

Sanguinolites sp. n.

Praeundulomya? sp.

Schizodus sp. A

c- Assembléia de Passinho

Nuculana woodworthi

Anthraconeilo sp. n.

MAFRA, PR - BELA VISTA, SC

a- Folhelho marinho próximo a Mafra e Rio Negro, PR

Nuculana woodworthi

b- Pedreira Butiá, SC

Aviculopecten sp.

CAPIVARI, SP

*Limipecten capivariensis**Nuculana?* sp.

Gen. et sp. indet. B (foladomídeo?)

Runnegar & Newell (1971), em trabalho voltado aos pelecípodes do Grupo Passa Dois, fizeram algumas referências à fauna da Formação Rio Bonito, de Taió. Os autores comentaram que a assembléia de Taió é comparável às do Permiano da Austrália e Nova Zelândia, constituindo uma associação marinha normal do Gondvana.

Em seu trabalho sobre os pelecípodes do Neopaleozóico da América do Sul, Runnegar (1972a) sugeriu que alguns dos espécimes de *Myonia tayoensis*, figurados por Rocha-Campos (1970a), poderiam pertencer a *Australomya sulcata* Runnegar, espécie que ocorre no Artinskiano inferior da Austrália. Runnegar (1972a) salientou, ainda, que um aviculopectinídeo do oeste australiano, figurado por Etheridge & Dun (1906) corresponde, provavelmente, a *Heteropecten*, lembrando alguns dos espécimes atribuídos a *H. catharinae* (Rocha-Campos, 1970a).

As sucessões faunística e florística do Neopaleozóico da bacia foram apresentadas por Rocha-Campos & Rosler (1978). Segundo eles, a sucessão da megafauna de invertebrados marinhos inicia-se com assembléias contendo proporção relativamente alta de elementos cosmopolitas, associados a formas gondvânicas, passando a outras assembléias de caráter mais tipicamente gondvânico. Neste trabalho, os autores reconhecem oito assembléias faunísticas no Subgrupo

Itararé e uma no Subgrupo Guatá, das quais seis contêm pelecípodes:

SUBGRUPO ITARARE

a- Assembléia de Capivari, SP

Limipecten capivariensis

Phestia sp.

Pelecípodes indeterminados

Na região de Hortolândia, SP, uma provável extensão dessas camadas contém:

Phestia sp.

Nuculopsis sp.

Edmondia? sp.

Foladomideo indeterminado

b- Assembléia de Mafra, PR

Nuculana woodworthi

c- Assembléia do Passinho, PR

Aviculopecten cf. *A. multiscalptus*

Aviculopecten sp.

Limipeecten sp.

Permophorus? sp.

Volsellina sp.

Selenimyalina sp.

Leiopteria sp.

"*Allorisma*" *barringtoni*

Myonia (ou *Vacunella?*) sp.

Vacunella cf. *V. etheridgei*

Atomodesma sp.

Nuculana woodworthi

Anthraconeilo sp. n.

d- Assembléia de Butiá, SC

Aviculopecten sp.

e- Assembléia de Budó, RS

Aviculopecten cambayensis

SUBGRUPO GUATA

a- Assembléia de Taió, SC

Myonia tayoensis

Myonia? *costata*

Stutohburia brasiliensis

Schizodus occidentalis

Solenomorpha sp. n.

Heteropecten catharinae

Oriocrassatella itajaiensis

4.2 ANALISE CRITICA DA BIBLIOGRAFIA

Conforme demonstrado pela revisão acima, a bibliografia sobre os pelecípodes do Grupo Tubarão é relativamente extensa. Contudo, restam ainda alguns problemas de ordem taxonômica, tafonômica, paleoecológica, paleobiogeográfica e bioestratigráfica, não devidamente solucionados.

Taxonomia. A maioria dos trabalhos sobre pelecípodes do Grupo Tubarão se deteve ao aspecto sistemático, várias assembléias conhecidas carecem de reestudo, em razão do enorme avanço ocorrido no conhecimento da paleontologia e bioestratigrafia dos invertebrados marinhos do Neopaleozóico da América do Sul e de outras regiões gondvânicas (Rocha-Campos & Archangelsky, 1985; Gonzalez, 1989). Esta é, por exemplo, a situação das assembléias da região de Teixeira Soares (Formação Rio do Sul) (Rocha-Campos, 1969), que permanecem ainda não descritas.

Tafonomia. Nos últimos anos, nota-se um renovado interesse no estudo tafonômico das concentrações fossilíferas, por três motivos:

a) esses depósitos contêm muitos dados sobre as comunidades biológicas que proliferam em certos intervalos de tempo;

b) pelo seu emprego em estratigrafia, no estabelecimento de facies tafonômicas ou tafofacies (*sensu* Speyer & Brett, 1986), cujo reconhecimento dentro de uma sequência sedimentar permite especular a respeito da frequência dos eventos de sedimentação episódica, sendo, portanto, de grande utilidade nas reconstruções paleoambientais e paleogeográficas;

c) pelo uso na bioestratigrafia, pois as facies tafonômicas podem se constituir em marcos isócronos úteis para correlações locais e análise de bacias (Brett & Baird, 1986).

Pouco se sabe, entretanto, sobre os processos bioestratinômicos e diagenéticos envolvidos na gênese das assembléias de pelecípodes do Grupo Tubarão (ver, por exemplo, Rocha-Campos, 1966b, 1968, 1970a). Desse modo, há a necessidade de se redescrever essas ocorrências fossilíferas, com base nos modernos conceitos da tafonomia (e.g., Kidwell et al., 1986; Brett & Baird, 1986). Os dados de Rocha-Campos (1970a) referentes ao número de valvas articuladas e desarticuladas, a proporção entre valvas esquerdas e direitas, variação das classes de tamanho, distribuição na matriz, litologias e estruturas sedimentares associadas e hábito de vida dos pelecípodes de Taió indicam que essa concentração fossilífera pode ter sido gerada sob a ação de ondas de tempestade em ambiente praial, o que se coaduna com estudos faciológicos realizados por Castro (1980, 1987), Castro & Medeiros (1980) e Sampaio (1987).

Paleoecologia. São raros os trabalhos que abordam os problemas paleoautoecológicos e paleossinecológicos das assembléias de pelecípodes do Grupo Tubarão (Rocha-Campos, 1969, 1970a, 1970b), inexistindo estudos sobre aspectos da morfologia funcional dos fósseis.

Conforme demonstrado por diversos trabalhos mais recentes (Stanley, 1970, 1972, 1975, 1977, 1981; Seilacher, 1972, 1973; Thomas, 1975, 1978; Savazzi 1982; Marsch, 1984; Nuttall, 1990), dentre outros, existe uma íntima relação entre a morfologia da concha, o hábito de vida do animal e o seu habitat. Assim, o estudo da morfologia funcional dos pelecípodes do Grupo Tubarão pode fornecer informações a respeito do tipo de substrato ocupado, energia do meio e espessura da lâmina d'água. Tais dados são complementares aos provenientes de estudos sedimentológicos e estratigráficos e podem auxiliar na reconstrução mais fidedigna dos ambientes sedimentares presentes durante o "tempo" Tubarão.

Correlação e datação. A utilização dos pelecípodes do Grupo Tubarão na datação das litologias fossilíferas, bem como do seu emprego em correlações bioestratigráficas, no âmbito da Bacia do Paraná, e sua extensão para outras regiões gondvânicas, são amplamente discutidos por Rocha-Campos (1967a, 1967b, 1970a, 1970b). As correlações propostas por esse autor, particularmente para as assembléias da Formação Rio do Sul, da região de Teixeira Soares, e da Formação Rio Bonito, de Taió, são importantes no que diz respeito à idade das litologias fossilíferas e à paleogeografia da Bacia do Paraná, no Permo-Carbonífero. Porém, o exame da literatura (Almeida, 1945; Maack, 1946; Rocha-Campos, 1969, 1970b) revela a existência de

controvérsias sobre as relações estratigráficas mútuas entre as litofacies fossilíferas da Formação Rio do Sul de Teixeira Soares (arenito, siltito, folhelho) e entre elas e os sedimentos glaciais da área estudados por Canuto (1985). Do mesmo modo, é impreciso o conhecimento das relações entre essas facies e as correspondentes à Formação Rio Bonito, suprajacente.

Paleobiogeografia. Aspectos paleobiogeográficos não solucionados referem-se à presença, na assembléia de Teixeira Soares, de espécies comuns à região andina peruano-boliviana (Grupo Tarma, Pensilvaniano). Da mesma forma que Frakes & Crowell (1968), Rocha-Campos (1970b) admite uma possível conexão entre essas regiões, através da porção sul do escudo pré-cambriano. Este ponto de vista é contestado por Loczy (1970) e Helwig (1972) já que, segundo eles, o arco pré-cambriano que se estendia de Cuiabá (Brasil), a Assunção (Paraguai), poderia ter separado, no Paleozóico, a Bacia do Paraná da précordilheira andina. Mais recentemente, Gonzalez (1989), com base em dados de subsuperfície, comenta que "el Cratógeno Central habia estado unido al escudo mediante una prolongación del Arco Pampeana", sendo possível, portanto, a conexão daquelas áreas. Obviamente, esse é um problema complexo, envolvendo não apenas aspectos paleontológicos, mas também de geologia estrutural etc. Parte da controvérsia poderia ser solucionada através da revisão taxonômica das assembléias de Teixeira Soares, já sugerida no início dessa discussão.

5. PALEONTOLOGIA

As malacofaunas estudadas (São Sepé, Guiratinga) são pouco diversificadas, especialmente se comparadas com outras assembléias da Formação Rio do Sul (Subgrupo Itararé), da Formação Rio Bonito (Subgrupo Guatá) e da parte média da Formação Corumbataí (Grupo Passa Dois). Os moluscos presentes incluem apenas pelecípodes, outros invertebrados não são conhecidos nas assembléias analisadas.

5.1 ASSEMBLEIA DE SÃO SEPE, RS

A malacofauna de São Sepé apresenta baixa diversidade, sendo composta por nove gêneros, incluindo: *Astartila*, *Megadesmus*, *Myonia*, *Jacquesia*, *Pyramus*, *Edmondia*, *Stutchburia* e duas formas de posição sistemática pouco clara.

Os membros da Família Megadesmidae são os elementos predominantes. Os táxons de ocorrência mais comum são *Astartila clossi* sp. n. e *Stutchburia sepeensis* sp. n.

De acordo com a classificação adotada, é a seguinte a composição da malacofauna de São Sepé (estampas 1 e 2):

Família Megadesmidae Vokes, 1967

Astartila clossi sp. n.

Megadesmus bortoluzzii sp. n.

Jacquesia guataensis sp. n.

Myonia riograndensis sp. n.

Pyramus cf. *P. cowperesioides* (Mendes)

?Familia Megadesmidae Vokes, 1967

Gen. et sp. indet. A

Familia Edmondiidae King, 1850

Edmondia sp.

Familia Permophoridae van de Poel, 1958

Stutchburia sepeensis sp. n.

Gen. et sp. indet. B

5.2 ASSEMBLEIA DE GUIRATINGA, MT

Familia Megadesmidae Vokes, 1967

Pyramus mendesi (Petri & Fúlfaro, 1966), comb. n.

5.3 MORFOLOGIA COMPARADA DOS MEGADESMIDEOS

Conforme mencionado anteriormente, nas assembléias de pelecípodes da Formação Palermo, aqui tratadas, predominam elementos da Família Megadesmidae. Espécies atribuíveis a esta família, de distribuição nitidamente gondvânica (Runnegar, 1965, 1967, 1972a), são também comuns nas faunas dos grupos Tubarão e Passa Dois. O estudo taxonômico realizado e, em especial, a análise filogenética das assembléias no contexto da evolução faunística dos invertebrados do Neopaleozóico da Bacia do Paraná, envolveu, portanto, uma familiarização com os aspectos sistemáticos mais amplos, dentre os quais, uma revisão do estado atual do conhecimento das características morfológicas e relações entre os táxons, atualmente atribuídos a esse grupo de pelecípodes.

A morfologia dos pelecípodes da Família Megadesmidae da Austrália e Nova Zelândia foi descrita em pormenores por Runnegar (1965, 1966, 1967, 1968, 1969) e por Waterhouse (1969a, 1969b, 1980), respectivamente. Na América do Sul, espécies dessa família foram estudadas por Mendes (1952a), Rocha-Campos (1970a), Runnegar & Newell (1971) e Gonzalez (1972, 1977). Algumas formas, provenientes de outros setores do Gondvana (Índia e África do Sul), foram descritas ou apenas figuradas por Reed (1932a) e Cooper & Kensley (1984). Já as espécies que ocorrem na província Boreal (União Soviética, Canadá e Japão), foram pesquisadas por Astaf'yeva-Urbaytis (1973, 1976, 1988, 1990), Waterhouse (1967) e Nakazawa & Newell (1968).

Na figura 23, mostram-se, de maneira generalizada, as principais feições morfológicas diagnósticas dos megadesmídeos. O contorno da valva, bem como a disposição e a forma de algumas impressões musculares, foram extraídos do lectótipo de *Myonia valida* Dana, (Waterhouse, 1965, 1967, 1969a). As outras feições musculares (e.g., músculos "a" e "b") seguem os trabalhos de Runnegar (1966, 1974), tendo sido extraídas de espécimes de *Megadesmus*, *Astartila*, *Myonia*, *Pyramus* e *Vacunella* Waterhouse. Nas figuras 24 e 25, observam-se as feições morfológicas internas dos pelecípodes estudados.

5.3.1 MUSCULATURA

Os moluscos exibem ampla gama de músculos, cujo arranjo e função estão relacionados, em parte, com o suporte esquelético (Kier, 1988). De uma maneira geral, reconhecem-se nos moluscos dois tipos de músculos (Wilber & Yonge, 1964, in Runnegar, 1967): a) músculos da concha ("shell muscles"), presentes em todos os moluscos; e b) músculos paliais ("pallial muscles"), cuja ocorrência tem sido verificada apenas nos pelecípodes. Os músculos da concha servem para fixar o corpo do animal à esta, enquanto os músculos paliais conectam a margem do manto à concha (Runnegar, 1967). Cox et al. (1969, in Moore et al., 1969) distingue quatro tipos de músculos nos pelecípodes: a) músculos adutores, b) músculos paliais, c) músculos de fixação do pé e bissus e d) músculo de fixação da concha. Esta

Figura 23 - Feições morfológicas diagnósticas dos megadesmídeos. AA- adutor anterior; AP- adutor posterior; "a", "b", "ava"- músculos de função desconhecida; C- carena umbonal; LP- linha palial; S- sinus; SP- sinus palial; PA- protrator anterior; PU- pontuação umbonal; RP- retrator pedial; RU- retrator umbonal.

Figura 24 - Feições morfológicas de: 1- *Pyramus mendesi*, impressões musculares da valva direita, GP/1T 7-1018; 2- detalhe da musculatura anterior do mesmo exemplar; 3- vista dorsal do espécime GP/1T 7-1019; 4, 5, 6- detalhe da musculatura anterior de *Astartila clossi*, GP/1E-1260, GP/1E-1268, GP/1E-1323, respectivamente; 7- *Astartila clossi*, vista lateral, GP/1E-1285; 8- vista dorsal do mesmo exemplar. D- dente; outras feições musculares, vide legenda da fig. 23.

Figura 25 - Musculatura e outras feições morfológicas de: 1- gen. et sp. indet. A, 2- *Stutchburia sepeensis*, 3- *Myonia riograndensis*, 4- *Pyramus* cf. *P. cowperesioides*, 5- *Megadesmus bortoluzzii*, 6- gen. et sp. indet. B. Vide legenda da fig. 23.

classificação é adotada na presente tese (ver, por exemplo, Kier, 1988, para uma classificação diferente).

Embora muitos desses músculos estejam fixados na parte interna da concha, deixando uma série de impressões, seu estudo nas conchas fósseis é complicado pela variação na sua qualidade de preservação. Além disso, no caso dos músculos pediais, um único músculo pode ter dois ou mais pontos de inserção em ambas as valvas ou estar, ainda, fixado ao adutor anterior e não à concha (Runnegar, 1967) (fig. 26).

As marcas da musculatura anterior dos megadesmídeos de São Sepé, estão, em geral, bem preservadas. Porém, as cicatrizes da musculatura posterior não puderam ser observadas com precisão, na maioria dos espécimes analisados. Por outro lado, o megadesmídeo da assembléia de Guiratinga, apresenta seus caracteres morfológicos internos muito bem preservados, possibilitando sua comparação com espécimes do Neopaleozóico da Austrália e da Bacia do Paraná.

Músculos Adutores: Nos megadesmídeos, as impressões dos músculos adutores (anterior e posterior) são bastante semelhantes na forma e no tamanho. Em certos gêneros, porém, a cicatriz do adutor anterior está mais profundamente marcada, sendo ligeiramente menor que a do adutor posterior.

Em *Astartila*, *Myonia riograndensis*, *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* e *Pyramus mendesi*, a cicatriz do adutor anterior é bem impressa, pequena, oval e está situada próximo à margem da concha. Tanto em *Astartila clossi* como em *Myonia riograndensis* e

Figura 26 - Esquemas mostrando a musculatura pedial em pelecípodes dimiários. Note o músculo protractor pedial anterior fixado no músculo adutor anterior. 1- *Tellina*, valva direita; 2- *Solemya*, valva direita; 3- *Cultellus pellucidus*; 4- *Donax vittatus*. Modificado de Runnegar (1967) e Moore et al. (1969). AA- adutor anterior; AP- adutor posterior; P- protractor; RPA- retrator pedial anterior; RPP- retrator pedial posterior; RU- retrator umbonal.

Pyramus mendesi a impressão do adutor anterior é suportada posteriormente por um espessamento da parede da concha, que é mais evidente em *Astartila clossi* e *Pyramus mendesi*. Nestas duas espécies, a margem da cicatriz do adutor apresenta o desenvolvimento de lobos.

Nos megadesmídeos australianos e em algumas formas da Bacia do Paraná (e.g., *Plesiocyprinella carinata* Holdhaus), a superfície da cicatriz do adutor anterior exhibe uma série de estrias concêntricas irregulares, correspondentes às linhas de crescimento do adutor, que nos exemplares australianos, podem se estender até as marcas dos músculos pediais (Runnegar, 1967), fato que não foi verificado nos espécimes de São Sepé e Guiratinga.

Quanto à cicatriz do adutor posterior, esta não foi observada em *Pyramus* cf. *P. cowperesioides*, estando pouco marcada em *Astartila clossi* e *Myonia riograndensis*. Em *Pyramus mendesi*, porém, a cicatriz do adutor posterior está bem impressa, sendo ligeiramente alongada e de dimensões semelhantes à da cicatriz do adutor anterior. Já em *Myonia riograndensis*, a impressão do adutor posterior está situada na área plana entre a carena umbonal e a margem dorsal. Frequentemente, as espécies de *Myonia* apresentam na margem do adutor posterior, o desenvolvimento de estruturas franjadas (e.g., *Myonia? costata*). Contudo, nos espécimes de *Myonia riograndensis* não existem evidências destas estruturas.

Músculos Pediais: Os megadesmídeos possuem quatro pares de músculos pediais, os retratores (anterior, posterior e umbonal) e o protrator (Runnegar, 1974), os quais estão relacionados à movimentação do pé.

Seu significado na sistemática do grupo foi discutido por Waterhouse (1965), Runnegar (1965, 1967) e Wass (1972). Runnegar (1965), por exemplo, organizou com base na presença e na disposição das cicatrizes dos músculos pediais, uma chave para distinção dos gêneros *Megadesmus* e *Astartila*, que são muito semelhantes quanto à morfologia externa. Entretanto, Runnegar (1967) destaca que, tanto o protrator como o retrator pedial estão, normalmente, situados juntos ao adutor anterior. Por este motivo, um terço das espécies que têm as impressões dos músculos pediais bem diferenciadas [*Megadesmus gryphoides* de Koninck, *Myonia carinata* (Morris), *Pyramus laevis* (Sowerby)], não apresentam, claramente, a cicatriz do protrator pedial. Além disso, este músculo pode estar, às vezes, completamente fundido no adutor anterior. Portanto, o número e o arranjo das cicatrizes dos músculos pediais só pode ser estabelecido a partir de moldes internos em excelente estado de preservação (Runnegar, 1967).

A cicatriz do retrator pedial anterior está bem marcada em todos os megadesmídeos estudados, com exceção de *Jacquesia guataensis* e *Megadesmus bortoluzzii*. Em *Astartila clossi*, *Myonia riograndensis* e *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* ela é grande e profundamente marcada. Já em *Pyramus mendesi* o retrator pedial anterior está representado por uma cicatriz pequena, ligeiramente alongada e pouco impressa. Nesta espécie, bem como em *Astartila clossi* e *Myonia riograndensis*, a impressão do retrator anterior está posicionada acima do adutor anterior, numa área elevada da superfície interna da valva, representada por um espessamento da parede da concha. Em *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* o retrator pedial também está situado acima do adutor anterior. Porém, nesta,

não há um expressivo espessamento da parede da concha no local de inserção deste músculo.

No que se refere ao músculo protrator pedial, Runnegar (1965) não verificou sua ocorrência nos espécimes de *Astartila*, provenientes de Queensland e New South Wales, Austrália. Em apenas um exemplar, Runnegar (1965, est. 15, fig. 13) observou uma projeção na margem do adutor anterior, que poderia corresponder ao ponto de fixação do músculo protrator. Contudo, como a margem do adutor anterior de *Astartila* é, frequentemente, lobada, aquela estrutura poderia corresponder ao desenvolvimento exagerado de um lobo, não representando, desta forma, o local de inserção do protrator pedial (Runnegar, 1965).

Wass (1972) apresentou um estudo detalhado da musculatura anterior de *Astartila*, do Permiano da Austrália. Muitos dos espécimes por ele analisados, possuem, acima do adutor, uma cicatriz alongada anteriormente. Wass (1972), interpretou tal estrutura como a área de inserção de dois músculos pediais distintos, onde a porção anterior alongada representaria o protrator pedial e a porção posterior corresponderia ao retrator pedial anterior. Porém, uma espécie da Formação Mulbring, exibe uma projeção na margem do músculo anterior e uma crista e um alongamento na margem posterior do retrator pedial anterior que, possivelmente, correspondem ao protrator pedial, representando uma fusão parcial deste músculo no adutor anterior (Wass, 1972, fig. 1). Assim, o trabalho de Wass (1972) demonstrou que, provavelmente algumas formas de *Astartila* tinham três pares de músculos pediais anteriores (retrator, protrator, umbonal), estando o protrator pedial, em algumas formas,

parcialmente fixado no adutor anterior, conforme suposto por Runnegar (1965, 1967). Características musculares semelhantes a estas ocorrem nos gêneros *Montacuta* Turton, *Tellina* Linné e *Donax* Linné, onde o protrator pedial está conectado no músculo adutor anterior e não à concha.

Segundo Simões & Rocha-Campos (1991e), os espécimes de *Astartila clossi* também apresentam alguma variação no modo de inserção dos músculos pediais anteriores. De fato, em todos os espécimes analisados a margem superior do adutor anterior possui pequenas projeções, que poderiam corresponder ao ponto de fixação do protrator pedial. Contudo, da mesma forma que nas espécies australianas, em *Astartila clossi* aquelas feições poderiam corresponder a lobos do músculo adutor anterior. Assim sendo, é possível que essas projeções correspondam a um desenvolvimento mais pronunciado de um lobo e não ao protrator pedial. Todavia, em três exemplares (GP/1E-1260, GP/1E-1268, GP/1E-1323) (fig. 24; est. 1), há evidências de que o protrator pedial não está completamente fundido no adutor anterior. Os espécimes GP/1E-1260 e GP/1E-1268, possuem entre a impressão do adutor anterior e a do retrator pedial, uma cicatriz pequena, circular, profundamente marcada (fig. 24; est. 1), que poderia corresponder ao protrator. No terceiro exemplar (GP/1E-1323), o adutor anterior apresenta, na sua extremidade, uma pequena projeção que poderia representar o ponto de fixação do protrator pedial (fig. 24; est. 1). Em *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* a cicatriz do protrator pedial é triangular, pequena, bem impressa, e está situada junto à margem superior do músculo adutor. De modo diverso, em *Myonia riograndensis* o ponto de fixação

do protrator pedial é representado por um ligeiro prolongamento da porção posterior do músculo adutor. Entretanto, esta cicatriz não é tão alongada quanto àquelas observadas nas espécies australianas de *Myonia* (e.g., Waterhouse, 1965, 1969a; Runnegar 1967, 1974), nem está unida ao retrator pedial anterior. Por sua vez, em *Pyramus mendesi*, a cicatriz do protrator pedial é grande, levemente alongada, bem impressa, estando posicionada acima do ápice do adutor anterior (fig. 24).

Nos megadesmídeos e formas afins, a cicatriz do elevador pedial pode estar posicionada na parte anterior do umbo, no ápice da cavidade umbonal, na carena umbonal ou entre esta e a charneira (Waterhouse, 1969a). A impressão do elevador pedial não foi observada em *Astartila clossi* e *Pyramus mendesi*. Entretanto, em *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* e *Myonia riograndensis* o ponto de inserção deste músculo corresponde a duas pequenas cicatrizes, dispostas lado a lado, que estão posicionadas na porção anterior do umbo. Em algumas espécies de *Pyramus* cf. *P. cowperesioides*, a segunda cicatriz pode ocorrer em posição relativamente próxima do ápice da cavidade umbonal.

Músculos Paliais: Os pelecípodes da Família Megasdesmidae possuem linha palial integropaliada (e.g., *Plesiocyprinella*), ou com sinus palial raso (e.g., *Pyramus*) ou profundo (e.g., *Vacunella* Waterhouse). Em nenhum gênero a linha palial se estende sobre os músculos adutores. Comumente, a linha palial é larga, radialmente estriada e afastada da margem da concha.

Nas espécies de São Sepé, a linha palial é aparentemente contínua, estreita e sem estrias radiais. Estas mesmas características se aplicam à linha palial de *Pyramus mendesi*. Neste pelecípode, contudo, a linha palial está muito afastada da margem da concha. Aparentemente, todas as formas estudadas são integropaliadas, sendo a única exceção o gen. et sp. indet. A, que, provavelmente, possui sinus palial raso.

Os megadesmídeos exibem, também, na superfície interna da concha, diversas áreas de inserção de músculos paliais e de outros músculos, cuja função ainda é desconhecida. Pontuações musculares, limitadas à área interna da linha palial, representando o ponto de inserção de músculos que fixam a superfície do manto à concha, são frequentes nos gêneros *Megadesmus*, *Myonia*, *Pyramus* e *Vacunella*. Contudo, elas não são verificadas em *Astartila*, *Casterella*, *Jacquesia*, *Plesiocyprinella* e *Pleurikodonta* Runnegar. Nos megadesmídeos estudados, as pontuações musculares ocorrem apenas em *Myonia riograndensis* e, com dúvidas, em *Pyramus mendesi*. Por outro lado, *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* apresenta na região do umbo uma série de estriações radiais (est. 2; figs. 7,8,12), que não são conhecidas em outras espécies de megadesmídeos. Estas podem estar relacionadas, inclusive, à estrutura interna da concha e não aos músculos paliais.

Além das pontuações musculares, muitos megadesmídeos (e.g., *Astartila*, *Megadesmus*, *Myonia*, *Pleurikodonta*, *Pyramus*, *Vacunella*) possuem uma cicatriz linear ou circular, situada junto do adutor anterior (fig. 23), e uma cicatriz linear localizada abaixo da margem inferior do músculo adutor posterior (fig. 23). Tais

impressões musculares, descritas por Runnegar (1966) e denominadas, respectivamente, cicatrizes "a" e "b", possuem função desconhecida, apesar da sua posição sugerir relações com os músculos paliais, mais do que com os músculos que estão associados à movimentação do pé (Runnegar, 1967). Posteriormente, Runnegar (1972b) notou a presença, em espécies atuais, de *Pholadomya* Sowerby, de um músculo acessório anterior similar àquele verificado nos megadesmídeos (músculo "a"), e que aparentemente controla as palpas labiais (Runnegar, 1972b, 1974). A ocorrência de uma segunda cicatriz linear, semelhante àquela do músculo acessório "b", foi constatada por Runnegar (1972b) em espécies jurássicas de *Pholadomya* e em formas de *Halicardia* Dall. Neste último gênero, este músculo está fixado no septo sifonal, servindo, provavelmente, de suporte para esta estrutura (Runnegar, 1974). Nos megadesmídeos da Bacia do Paraná, as cicatrizes dos músculos acessórios "a" e "b" estão bem preservadas em *Myonia tayoensis* (Reed) e *Myonia? costata* Rocha-Campos (ver, por exemplo, Rocha-Campos, 1970a) da Formação Rio Bonito. Curiosamente, entretanto, elas não foram observadas em *Pyramus mendesi*, nem nos exemplares de São Sepé e do Grupo Passa Dois.

5.3.2 DENTIÇÃO

A charneira dos megadesmídeos foi estudada em detalhe por Runnegar (1965, 1966, 1967) e Runnegar & Newell (1971), havendo quatro modos de conexão entre a margem cardinal das valvas:

a) refere-se à presença em *Astartila*, *Casterella*, *Ferrazia*, *Megadesmus*, *Plesiocyprinella* e *Pyramus*, de um "dente cardinal" proeminente no centro da valva direita e uma fosseta relativamente bem definida na valva esquerda. Este "dente cardinal", que não é homólogo aos do heterodontes (Runnegar, 1965), deriva de uma dobra em forma de "S" da margem da valva direita, alojando-se numa área deprimida da superfície exterior da margem dorsal da valva esquerda (Runnegar, 1965). *Plesiocyprinella*, entretanto, parece possuir uma charneira mais complexa do que a de outros megadesmídeos. Neste gênero, a superfície do dente apresenta uma pequena concavidade, correspondente a uma saliência no interior da fosseta. Já algumas formas de *Megadesmus*, *Myonia* e *Vacunella* possuem, ao invés de um proeminente "dente cardinal", um pequeno espessamento na charneira ("protuberância"), abaixo do bico, de uma ou de ambas as valvas (Runnegar, 1967). Outras espécies, entretanto, podem ser edentelosas.

b) diz respeito ao recobrimento da porção anterior da margem cardinal da valva direita ("valve overlap") sobre a margem cardinal da valva esquerda. Esta característica que é observada em *Megadesmus* (Runnegar, 1965, 1967) e *Pyramus* (Runnegar, 1967), possivelmente, ocorre em *Casterella*. De acordo com Runnegar (1967), este recobrimento está, associado ao dente e à fosseta, sendo, provavelmente, homólogo àquele verificado em *Ceratomya* Sandberger do Mesozóico (Runnegar, 1965).

c) é observado apenas nos gêneros *Myonia* e *Vacunella*, correspondendo a um sulco raso, pequeno, paralelo à margem dorsal da valva direita, que aloja um espessamento da margem da valva esquerda

(Runnegar, 1967). Tal estrutura é, possivelmente, homóloga ao recobrimento de *Megadesmus* e *Pyramus* (Runnegar, 1967).

d) ocorre em *Pleurikodonta*, onde plicas situadas na frente do bico se alternam em cada valva, funcionando como dentes que suplementam ou substituem o "dente cardinal" de *Astartila* (Runnegar, 1965).

Todos os megadesmídeos estudados apresentam um "dente cardinal" proeminente na valva direita, derivado de uma dobra da margem cardinal, sendo mais desenvolvido em *Astartila clossi* e *Pyramus mendesi*. Nesta última, como em *Pyramus anceps*, o "dente cardinal" é ligeiramente inclinado.

5.3.3 LIGAMENTO

Por se tratar de uma estrutura relativamente frágil, formada nos pelecípodes atuais por uma camada externa de proteínas fibrosas ("outer layer") e uma camada interna ("inner layer") de proteínas impregnadas de substâncias fibrosas de carbonato de cálcio (Trueman, 1949, in Runnegar, 1968), o ligamento raramente está preservado nos pelecípodes fósseis. Contudo, vários autores (Newell, 1956; Skwarko, 1963; McAlester, 1963; Ciriacks, 1963; Runnegar, 1965, 1967, 1968) fizeram referências à presença desta estrutura em pelecípodes paleozóicos e mesozóicos.

Todos os megadesmídeos têm um ligamento externo, opistodético, parivincular, que é fixado em ninfas curtas, arcadas e

robustas (fig. 27). Sua morfologia, modo de crescimento e método de fixação encontram-se descritos em Runnegar (1968). De acordo com este autor, o ligamento de *Pyramus laevis* e *Megadesmus nobilissimus* (de Koninck) possui forma de "C", estando unido às valvas em sulcos ligamentares profundos e arcados. É composto de três estruturas que, possivelmente, correspondem à camada interna ("inner layer"), externa ("outer layer") e à camada fundida ("fusion layer") (fig. 27), dos pelecípodes atuais (Runnegar, 1968).

Embora no material estudado estejam presentes espécimes com as valvas articuladas, especialmente no que se refere à *Astartila clossi*, o seu ligamento nunca está preservado. Na Bacia do Paraná, até o momento, a presença de ligamento preservado foi constatada apenas em *Plesiocyprinella carinata* (GP/1T-71), proveniente da Formação Corumbataí. Entretanto, por se tratar de uma espécie rara, seções transversais e "peels" de acetato do ligamento não puderam ser confeccionados. A sua morfologia externa e o seu modo de fixação, porém, são similares aos dos megadesmídeos australianos descritos por Runnegar (1968).

5.3.4 COMPOSIÇÃO DA CONCHA

Da mesma forma que as conchas de outros pelecípodes da Subclasse Anomalodesmata Dall, a dos megadesmídeos parecem ter sido aragoníticas (Runnegar 1965, 1967, 1974; Waterhouse, 1965, 1969a, 1980). Tal hipótese é fundamentada na destruição da microestrutura

Figura 27 - Esquemas do ligamento de *Pyramus laevis* (1); *Myonia valida* (2). 3- Seção do ligamento de *Pyramus laevis*, modificado de Runnegar (1968). CE- camada externa; CF- camada fundida; CI- camada interna; F- fosseta ligamentar secundária; L- ligamento; N- ninfas.

da concha, pela transformação da aragonita em calcita. Normalmente, as conchas dos megadesmídeos estão recristalizadas ou substituídas, dando origem, frequentemente, a moldes compostos (ver, por exemplo, Rocha-Campos, 1966a). De acordo com McAlester (1962), a formação destes moldes está relacionada, provavelmente, a uma maior quantidade de aragonita solúvel, do que calcita.

5.3.5 ESTRUTURA DA CONCHA

A parede da concha dos pelecípodes, quando completa, é composta por várias camadas de carbonato de cálcio, envoltas em uma matriz de escleroproteínas (conchiolina) denominada perióstraco, e que em alguns grupos de pelecípodes pode apresentar estruturas calcificadas (grânulos, pústulas) (Carter & Aller, 1975). Segundo Owen et al. (1953), o perióstraco é secretado como uma fina lâmina dentro de um sulco situado entre os lobos médios e externos da margem do manto, ao passo que as camadas calcárias externas ("outer calcareous layers") são produzidas pelo lobo externo da margem do manto, e as internas ("inner calcareous layers") pela superfície do manto. Entretanto, por serem quimicamente instáveis, tanto o carbonato de cálcio como a conchiolina são progressivamente destruídos no decorrer do tempo geológico (Newell & Boyd, 1985). Desta forma, com exceção de alguns exemplos (Stehli, 1956; Hallam & O'Hara, 1962; Runnegar, 1965, 1968, 1972b, 1974; Waterhouse, 1969a; Carter & Tevesz, 1978 e Newell & Boyd, 1985), são raros os casos

onde a microestrutura de conchas paleozóicas está preservada.

Com exceção dos trabalhos pioneiros de Runnegar (1965, 1968) e Waterhouse (1969a), são escassos ainda os dados referentes à estrutura das conchas dos megadesmídeos. De acordo com Runnegar (1967), as conchas de *Megadesmus*, *Myonia*, *Pyramus* e, possivelmente, *Vacunella* são compostos por duas camadas calcárias, espessas, recobertas, possivelmente, por um perióstraco fino. Waterhouse (1969a) estudando uma seção radial de um exemplar de *Astartila*, constatou, também, a ocorrência de três camadas, sendo uma delas correspondente ao perióstraco.

Em *Megadesmus nobilissimus* (fig. 28) a camada externa ("outer layer") consiste de lamelas de crescimento, tangenciais à camada interna ("inner layer") que se curvam para o lado externo da concha, produzindo a ornamentação (Runnegar, 1965, 1967). Já a camada interna ("inner layer") é formada por finas lâminas paralelas à superfície interna da concha (Runnegar, 1967), que são pouco espessas nos flancos das valvas e grossas abaixo do bico, onde formam o dente e a fosseta (Runnegar, 1965). A microestrutura desta camada é, geralmente, destruída pela recristalização. Porém, Runnegar (1965) constatou a presença de lamelas secretadas ao redor de um grão de quartzo, formando uma pequena pérola, que associada com a natureza laminar da camada interna ("inner layer"), indicariam a presença de uma camada de natureza nacarada (fig.28). Aparentemente, as estruturas das conchas de *Vacunella* e *Plesiocyprinella* se assemelham as de *Megadesmus*.

Tendo em vista o tipo de preservação (moldes internos e externos) dos pelecípodes de São Sepé, não foi possível estudar a

Figura 28 - Seções longitudinais de conchas de *Megadesmus nobilissimus* mostrando a estrutura da concha (A) e lamelas secretadas ao redor de um grão de quartzo (B), modificado de Runnegar (1965). CLE- camada lamelar externa; CLI- camada lamelar interna; LP- linha palial; P- perióstraco; Q- grão de quartzo (pérula?).

estrutura de suas conchas. Por outro lado, no que diz respeito a *Pyramus mendesi*, cujas conchas estão silicificadas, o número de exemplares disponíveis na Coleção Científica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do IG-USP é muito reduzido, não possibilitando a confecção de seções radiais, transversais e tangenciais. Contudo, conforme destaca Runnegar (1974) é provável que a maioria, se não todos os pelecípodes da Subclasse Anamalodesmata tenham tido conchas prismato-nacaradas, já que os poucos fósseis que possuem microestrutura bem preservadas (Kennedy et al., 1969; Runnegar, 1972b), têm uma camada externa prismática ("prismatic outer layer") e uma camada interna nacarada ("nacreous inner layer").

5.3.6 MICROORNAMENTAÇÃO DA CONCHA

A superfície das valvas de certos megadesmídeos (*Megadesmus*, *Myonia*, *Vacunella*) é recoberta por uma ornamentação granular ("granules") (Dickins, 1963; Runnegar, 1965, 1967 Waterhouse, 1965), similar à de *Euciroa* Dana, *Laternula* Roding, *Pholadomya*, *Poramya* Forkes. Sua ocorrência em determinados pelecípodes paleozóicos, parece confirmar a hipótese de Carter & Aller (1975), de que as estruturas calcificadas do perióstraco são feições primitivas, características de muitas superfamílias e, originadas nas suas linhagens ancestrais. Nos megadesmídeos, contudo, a estrutura dessa microornamentação não é conhecida. Assim,

as considerações apresentadas a seguir estão fundamentadas no estudo de seções de conchas de *Laternula*.

Embora Runnegar (1967) tenha se referido brevemente à microestrutura dos grânulos de *Laternula creccina* (Reeve), somente em 1974, Aller determinou a origem, a natureza e a arquitetura destas estruturas. De acordo com Aller (1974), os grânulos não são elementos irregulares, mas sim espinhos cônicos bem desenvolvidos, secretados através do crescimento da margem da concha e, conseqüentemente, incorporados à concha calcária. O seu processo de construção leva em conta a formação de uma ultraestrutura prismática espinhosa, distinta das outras camadas prismato-nacaradas da concha, compondo uma ornamentação, cuja superfície ventral é descalcificada (Aller, 1974). Sua microestrutura é formada por três camadas cristalinas descontínuas, incluindo: a) uma ornamentação espinhosa prismática; b) uma camada granular-prismática externa ("outer granular prismatic layer"), e c) uma camada nacarada interna ("inner nacreous layer"). Em seção longitudinal, os espinhos são formados por fibras prismáticas cristalinas alongadas, com formato hexagonal e paralelas ao eixo do espinho. Além destas estruturas (fibras primárias), existem, as fibras secundárias, que são formadas a partir das primárias (Aller, 1974).

Nos gêneros *Megadesmus* e *Myonia* os espinhos estão arranjados em fileiras radiais (Runnegar, 1967), como em *Wilkingia* Wilson (Runnegar, 1972b). Porém, em *Edmondia* e *Laternula* esta microornamentação não está uniformemente distribuída (Runnegar, 1967).

Até o momento, a presença de microornamentação não foi constatada nos megadesmídeos da Bacia do Paraná.

6. PALEOECOLOGIA

6.1 MORFOLOGIA FUNCIONAL E MODO DE VIDA

Embora os pelecípodes identificados nas assembléias de São Sepé e Guiratinga pertençam a famílias extintas, a forma de suas conchas, a reconstituição de sua morfologia interna e a analogia com formas atuais, fornecem importantes elementos para a interpretação do provável modo de vida desses pelecípodes.

A Subclasse Anomalodesmata, que inclui as famílias Megadesmidae e Edmondiidae, possui raros pelecípodes viventes (Runnegar, 1974). Entretanto, a despeito da sua raridade, elas são diversificadas, ocupando habitats do litoral a profundidades abissais, do Equador a latitudes polares, sendo análogos ecológicos de conchas da infauna e epifauna (Runnegar, 1974).

Segundo Runnegar (1965, 1966, 1967, 1974) e Runnegar & Newell (1971), os megadesmídeos foram pelecípodes escavadores rasos, assim como os edmondiídeos. De acordo com Stanley (1972), porém, o hábito de escavação não deveria ser exercido com eficiência pelos pelecípodes permianos.

Os megadesmídeos possuem algumas características morfológicas (e.g., concha alongada, sinus palial, fendas comissurais etc.) que sugerem que estes pelecípodes estavam anatomicamente equipados para escavar o substrato. A suposição de que os megadesmídeos foram invertebrados escavadores é corroborada

pela ocorrência de diversos gêneros (*Myonia*, *Pyramus*, *Vacunella*) preservados em posição de vida (Veevers et al., 1964; Rocha-Campos, 1968; Gonzalez, 1972; Runnegar, 1979). Nestes casos, as conchas estão sempre fossilizadas com as valvas conjugadas e seu plano de simetria em posição vertical, estando o eixo longitudinal anteroposterior inclinado em relação ao plano de acamamento.

Os edmondiídeos foram pelecípodes tipicamente marinhos (Runnegar, 1974; Runnegar & Newell, 1974). Entretanto, estes não possuem conchas alongadas, nem sinus palial, evidenciando que não estavam tão bem adaptados à vida na infauna quanto os megadesmídeos.

A paleoecologia dos permoforídeos, grupo que inclui *Stutchburia sepeensis* e o gen. et sp. indet. B, não é tão bem conhecida quanto a dos grupos mencionados anteriormente. Porém, estes pelecípodes parecem ter sido formas endobissadas.

Na opinião de Stanley (1970, 1972) os pelecípodes paleozóicos podem ser subdivididos ecologicamente em quatro grupos distintos: a) escavadores livres suspensívoros, b) escavadores livres sedimentívoros, c) endobissados e d) epifauna. Por sua vez, Runnegar (1974) subdividiu as formas escavadoras da Subclasse Anomalodesmata em:

1- formas escavadoras rasas: pelecípodes com conchas pouco alongadas e robustas, sem fendas comissurais ou com uma pequena descontinuidade sifonal, com adutores subiguais, músculos pediais relativamente grandes, sem sinus palial. Algumas espécies podem apresentar ainda um proeminente dente cardinal.

2- formas escavadoras intermediárias: pelecípodes com conchas curtas ou alongadas e finas, com fendas comissurais,

adutores subiguais, músculos pediais pequenos e um profundo sinus palial.

3- formas escavadoras profundas: pelecípodes com conchas alongadas e finas, com fendas comissurais, adutores subiguais, músculos pediais pequenos e um profundo sinus palial.

Com base nos critérios apresentados por Stanley (1970, 1972) e Runnegar (1974), estariam representados na fauna de São Sepé, pelecípodes escavadores rasos e intermediários, além de formas, possivelmente, endobissadas. Na assembléia de Guiratinga ocorrem apenas formas escavadoras rasas.

Astartila clossi deve ter sido uma espécie escavadora rasa, já que apresenta concha pouco alongada, músculos adutores subiguais, músculos pediais bem desenvolvidos e fortemente marcados e linha integropaliada. Estas mesmas considerações podem ser extrapoladas para *Megadesmus bortoluzzii*, *Pyramus* cf. *P. cowperesioides*, *Myonia riograndensis* e *Edmondia* sp. Em todas estas formas, com exceção de *Megadesmus bortoluzzii*, a impressão dos músculos retratores pediais, está fortemente marcada, evidenciando que estas formas eram escavadoras ativas ("active burrowers").

Jacquesia guataensis possui concha ligeiramente alongada, típica das formas escavadoras. Além disso, a porção anterior da concha é desenvolvida e ampla, denotando a presença de pés relativamente grandes. Essas feições são comuns nos pelecípodes escavadores, que necessitam estar continuamente se enterrando no substrato.

Já o gen. et sp. indet. A possui concha relativamente alongada, com um pequeno sinus palial. Tais características indicam

tratar-se, possivelmente, de uma forma escavadora intermediária.

A forma da concha de *Pyramus mendesi*, com a porção anterior bem desenvolvida e com acentuada compressão lateral, levam a interpretar este pelecípode como escavador raso. Stanley (1970) comenta que conchas muito infladas e globosas têm dificuldade de penetrar no substrato devido ao atrito destas com os sedimentos. Conchas muito ornamentadas possuem os mesmos problemas. Por outro lado, certos tipos de ornamentação (e.g., linhas de crescimento concêntricas e assimétricas em seção) facilitam a penetração da concha no substrato. Entretanto, conchas com linhas de crescimento concêntricas e simétricas em seção são mais dificilmente exumadas pelas correntes tracionais de fundo (Stanley, 1981). A concha de *Pyramus mendesi*, possui linhas de crescimento bem marcadas, características dos pelecípodes pequenos, de conchas delgadas e que, em muitos casos, ficam "flutuando" no substrato, principalmente, nos locais de fundos instáveis.

Newell (1957) sugeriu que *Stutchburia* foi uma forma bissada por analogia aos mitilídeos, onde há uma forte correlação entre o hábito de vida fixo e a redução da parte anterior do corpo. Segundo Stanley (1972), embora a designação genérica de determinadas espécies de permoforídeos seja incerta, a maioria destas conchas possui características que permitem classificá-las como formas endobissadas. De acordo com ele, a maioria dos táxons endobissados podem ser reconhecidos por apresentarem três das seguintes características: a) conchas alongadas, porção anterior lobada, porém reduzida, b) ausência de um achatamento ventral apreciável e c) sinus bissal bem desenvolvido.

Apesar de *Stutchburia sepeensis* não apresentar sinus bissal, ela exhibe feições morfológicas comuns aos táxons endobissados: a) concha alongada, com a porção anterior reduzida, porém lobada, b) largura máxima situada na região dorsal, e c) ausência de um achatamento ventral. A presença de um número considerável de exemplares de *Stutchburia sepeensis* preservados com as valvas conjugadas, pode corroborar esta suposição.

Quanto ao gen. et sp. indet. B, embora suas feições morfológicas internas ainda não sejam bem conhecidas, sua similaridade com *Stutchburia sepeensis*, pode sugerir que ambas possuíam modos de vida semelhantes.

6.2 PROVAVEIS HABITATS DE VIDA

Os megadesmídeos compõem um grupo de pelecípodes escavadores predominantemente marinhos. Durante o Neopaleozóico estes pelecípodes ocuparam diversos habitats de água rasa e fundo siliciclástico, sendo elementos comuns nos sedimentos que estão associados aos depósitos glaciais do Gondvana. Viviam tanto nos ambientes marinhos geossinclinais, como nos mares epicontinentais, sendo mais comuns neste último. Curiosamente, um elemento desta família parece ter se adaptado à vida em habitats de água doce (este assunto será retomado no capítulo 8).

Um problema paleoecológico de difícil solução diz respeito aos tipos de substratos colonizados por esses organismos. Isto

porque há fortes evidências (e.g., características bioestratinômicas e estruturas sedimentares associadas) de que muitas das concentrações fossilíferas que incluem os gêneros aqui tratados, do Neopaleozóico da Bacia do Paraná, Austrália e Argentina foram geradas por ondas de tempestade, não refletindo, portanto, o ambiente de vida dos pelecípodes. A despeito dessas dificuldades, algumas considerações de caráter mais geral podem ser efetuadas com reservas. Os gêneros estudados são encontrados em sedimentos representativos de ambientes litorâneos e de plataforma, caracterizados predominantemente por fundos arenosos e/ou silticos. Os megadesmídeos devem ter tido certa dificuldade para ocupar os fundos argilosos, ricos em matéria orgânica, por terem sido formas suspensívoras.

Nos ambientes praias arenosas do Neopaleozóico da Austrália, *Megadesmus* e *Pyramus* são de ocorrência comum. *Megadesmus*, *Myonia* e *Australomya* Runnegar se distribuem preferencialmente nas facies arenosas proximais, enquanto que *Myonia* ocorre também nas areias distais. No arenito de Taió, provavelmente depositado em ambiente praias, *Myonia* é um dos elementos predominantes.

Nos depósitos de planície de maré do Eocarbonífero e Neocarbonífero da Austrália, tem sido verificada a presença, de *Edmondia* e *Pyramus*. Já no Permiano, as planícies de maré australianas foram dominadas por *Myonia*, *Megadesmus*, *Pyramus*, *Astartila*, *Australomya* e *Stutchburia* (Runnegar & Campbell, 1976). Na Bacia do Paraná, ambientes de planície de maré do Grupo Passa Dois (Sousa, 1985) foram também dominadas pelos megadesmídeos (*Plesiocyprinella*, *Pyramus*, *Casterella*, *Ferrazia*).

Ambientes de plataforma rasa do Neopaleozóico da Austrália, próximos do nível de base das ondas, caracterizados por substratos arenosos e silticos, contêm uma fauna bentônica diversificada de pelecípodes da epifauna e infauna (Runnegar & Campbell, 1976). Dentre os elementos da infauna rasa, destacam-se *Myonia*, *Megadesmus* e *Stutchburia*.

Os megadesmídeos são encontrados, ainda, em ambientes deltáicos. No Neopaleozóico da Austrália, por exemplo, areias de prodelta foram habitadas predominantemente por *Myonia* e *Megadesmus* (Runnegar & Campbell, 1976). Na África do Sul, os depósitos de frente deltáica da Formação Waterford (Cooper & Kensley, 1984) foram ocupados por *Jacquesia* e *Casterella*.

No Neopaleozóico da URSS, *Myonia* parece ter vivido em locais de águas rasas de substrato siltico e inconsolidado, ao contrário de alguns elementos afins (*Praemyonia* Astaf'yeva-Urbaytis), que são encontrados em sedimentos carbonáticos, indicativos de águas pouco agitadas (Astaf'yeva-Urbaytis, 1988).

Pelo acima exposto, nota-se que *Myonia* e *Megadesmus* parecem ter se adaptado a vários habitats de águas rasas, o que é compatível com a sua ampla distribuição paleogeográfica, mostrando facilidade de adaptação às mudanças ambientais. Estes gêneros devem ter sido, portanto, euritópicos. A presença dos gêneros *Astartila*, *Pyramus*, *Megadesmus*, *Myonia* e *Stutchburia*, na Formação Palermo é compatível com um ambiente de águas marinhas rasas, possivelmente, de inframaré a plataforma interna.

6.3 ESTRUTURA TROFICA

A estrutura trófica de uma "comunidade fóssil" é de difícil reconstituição, tendo em vista, principalmente, o problema da preservação diferencial dos diversos grupos de organismos originalmente associados. Além disto, ambientes instáveis, caracterizados por situações de alto "stress" ambiental, podem ser ocupados por comunidades instáveis ("simples"), com estrutura trófica bastante complexa (Scott, 1976). Contudo, existe uma forte correlação entre a natureza do substrato, a distribuição dos organismos bentônicos e seus mecanismos de alimentação, o que, associado com algumas feições morfológicas (e.g., sinus palial), permite a reconstituição dos hábitos alimentares dos pelecípodes fósseis.

Os pelecípodes são considerados dentro da estrutura trófica das comunidades marinhas como consumidores. Algumas formas alimentam-se de matéria orgânica em suspensão na água, enquanto outras de matéria orgânica depositada nos substratos. A turbulência da água é um dos principais fatores que controlam a distribuição dos recursos alimentares. Em condições de águas agitadas, as partículas alimentares estão constantemente em suspensão, enquanto sob condições pouco energéticas, a matéria orgânica tende a se depositar no fundo. Estas condições são as mesmas que controlam a textura dos sedimentos. Assim, substratos argilosos ou siltico-argilosos são comumente ricos em matéria orgânica, ao passo que os fundos formados por partículas maiores, característicos de ambientes com alta

energia, contêm pouca matéria orgânica nos seus interstícios.

Diversos estudos com pelecípodes recentes e fósseis têm confirmado essa correlação, demonstrando que as formas da infauna ou da epifauna que vivem em águas rasas, são suspensívoras. Rhoads & Young (1970) notaram, inclusive, que substratos constituídos por partículas de argila não compactadas, podem entupir o aparato alimentar dos pelecípodes suspensívoros. Os pelecípodes detritívoros são encontrados, normalmente, nos habitats de águas mais profundas e substrato argiloso, rico em matéria orgânica. Estes pelecípodes pertencem, geralmente, à Superfamília Nuculanacea Adams & Adams, exibindo este mesmo padrão desde o Paleozóico. Entretanto, Stanton & Dodd (1976) recomendam cautela na utilização dos hábitos alimentares dos pelecípodes fósseis para inferir a espessura da lâmina d'água. Isto porque, embora exista certa correlação entre a profundidade da água e a energia do meio, ambientes marinhos do Recente, que apresentam águas rasas, mas que estão protegidos, podem conter alta proporção de formas detritívoras. De modo contrário, nos habitats profundos situados nas bordas das plataformas, comunidades dominadas por elementos suspensívoros são também encontradas (Stanton & Dodd, 1976).

Os dados coligidos da morfologia funcional dos pelecípodes estudados, a analogia com formas marinhas atuais e as características sedimentológicas da Formação Palermo de São Sepé e Guiratinga sugerem que todos os pelecípodes estudados foram organismos suspensívoros.

8.4 CARACTERÍSTICAS PALEOSSINECOLOGICAS DAS ASSEMBLEIAS DE PELECÍPODES DE SÃO SEPE, RS, E GUIRATINGA, MT

Certamente, o número de espécies originalmente presentes nas assembleias estudadas era maior, pois conforme tem sido demonstrado por trabalhos em comunidades bentônicas marinhas atuais, em locais de águas rasas, há uma perda percentual de indivíduos, tendo em vista o seu potencial de fossilização. Apesar deste problema, chama a atenção a ausência de invertebrados marinhos estenoalinos (e.g., briozoários, crinóides, braquiópodes) nas assembleias de São Sepé e Guiratinga. Além dos invertebrados marinhos estenoalinos, estão ausentes também outros organismos que suportam certa variação da salinidade, como os gastrópodes.

Comparando essas assembleias com outras conhecidas do Grupo Tubarão, nota-se uma redução drástica na diversidade de organismos. Nas assembleias do Subgrupo Itararé (e.g., Teixeira Soares), além dos pelecípodas estão presentes várias espécies de braquiópodes articulados, gastrópodes etc. Na assembleia de Taió, da Formação Rio Bonito, embora os pelecípodas sejam os indivíduos predominantes, ocorrem braquiópodes, gastrópodes, asteróides, ofiuróides.

A eliminação gradual dos invertebrados bentônicos estenoalinos parece um fenômeno natural dos mares epicontinentais que estão sujeitos a um progressivo confinamento. Os mares epicontinentais do Recente apresentam um regime hidrológico bastante complexo, podendo coexistir regiões com salinidades abaixo ou acima

do normal, dependendo da quantidade de rios que drenam a costa ou do índice de precipitação anual. Nesses mares, pelecípodes e gastrópodes estão dentre os invertebrados bentônicos mais comuns.

A ocorrência de assembléias bentônicas formadas quase exclusivamente por pelecípodes não é incomum no registro paleontológico do Neopaleozóico, nem em certos mares epicontinentais do Recente. Gonzalez (1976) argumenta que os pelecípodes em condições favoráveis "podem chegar a transformar-se em excelentes competidores e deslocar outros grupos com menores condições de adaptação", dando origem a assembléias constituídas em grande parte por estes invertebrados.

As duas malacofaunas estudadas apresentam baixa diversidade, mas grande número de indivíduos de tamanho reduzido. Nas faunas de invertebrados bentônicos marinhos do Recente a maturidade sexual destes organismos é reconhecida com certa facilidade. No caso dos fósseis, além do estágio de maturidade sexual ser de difícil reconhecimento, o tamanho reduzido de algumas formas pode estar relacionado a um transporte seletivo. Assim, há a necessidade de se estabelecer critérios para o reconhecimento da maturidade sexual. De acordo com Hallam (1965), este reconhecimento pode ser efetuado de duas formas: a) quando os fósseis considerados com tamanho anormalmente reduzido diferem somente no seu pequeno porte, em relação a outras formas da mesma espécie de mesma idade geológica, e b) nos casos em que as características das conchas fósseis (e.g., espaçamento das linhas de crescimento) é similar àquelas verificadas em organismos vivos, sexualmente maduros.

Utilizando-se o primeiro critério de Hallam (1965), nota-se que as espécies de São Sepé parecem não apresentar atributos morfológicos que não estão presentes nas formas dos mesmos gêneros que possuem grandes dimensões. As espécies de São Sepé, pertencentes a *Pyramus*, *Megadesmus*, *Astartila* e *Stutchburia*, por exemplo, são drasticamente menores em comparação com as formas do Neopaleozóico marinho da Austrália. Estas mesmas considerações podem ser aplicadas à malacofauna de Guiratinga.

Dentre os diversos fatores que contribuem para a redução do tamanho dos organismos marinhos viventes, destacam-se o suprimento de alimento, condições de hipo ou hipersalinidade, temperatura, quantidade de oxigênio dissolvido na água, turbidez, exposição às ondas, densidade populacional e tipo de substrato (Hallam, 1965).

Para Hallam (1965), o suprimento alimentar é o principal fator que controla as variações de tamanho. Moore (1958, in Hallam, 1965) destaca que *Mytilus edulis* Linné pode sobreviver várias semanas na ausência de oxigênio, mas não de alimento. Infelizmente, em muitos casos, este fenômeno é difícil de se detectar nos fósseis.

Segundo Eisma (1965), que estudou o desenvolvimento ontogenético de *Cardium edule* Linné, a razão de crescimento e a longevidade de certos pelecípodes seria diretamente proporcional à salinidade. Desse modo, o tamanho da concha seria controlado também por esta relação. Contrariamente, outros autores (Bateron, 1889; Rayer - Cherneossova, 1929, in Eisma, 1965), constataram uma diminuição no tamanho médio de certos pelecípodes, nas áreas que possuem salinidade muito elevada. Para Loppens (1923, in Eisma,

1965), porém, haveria um decréscimo no tamanho, quando os organismos estão submetidos a condições desfavoráveis de hipo ou hipersalinidade.

Os mares epicontinentais do Recente, incluindo o Báltico, o Negro e o Cáspio, apresentam águas salobras, possuindo caracteristicamente faunas de pelecípodes e gastrópodes com tamanho reduzido. Porém, certos pelecípodes do gênero *Mya* Linné que estão bem adaptados às condições de águas salobras apresentam grandes dimensões (Hallam, 1965).

A variação de tamanho em função da temperatura é outro aspecto difícil de ser reconhecido tanto nos invertebrados bentônicos vivos, como nos fósseis. No que se refere aos pelecípodes, algumas pesquisas têm demonstrado resultados discrepantes entre si. Devido à maior facilidade de precipitação do carbonato de cálcio nas regiões de águas quentes, algumas formas possuem conchas grandes nos mares tropicais. De outro lado, Coe & Fox (1944) relatam que os pelecípodes geralmente possuem dimensões acentuadas nas regiões de latitude elevada. De acordo com Hallam (1965), a temperatura não é um fator que contribui de maneira significativa para a redução do tamanho das espécies.

Durante a deposição da Formação Palermo do Rio Grande do Sul, devem ter predominado condições climáticas temperadas frias e úmidas (Bortoluzzi et al., 1980). Curiosamente, os gêneros identificados em São Sepé e Guiratinga apresentam grandes dimensões justamente nos fundos marinhos contemporâneos à glaciação neopaleozóica do Gondwana.

A oxigenação da água, ao contrário da temperatura, é um dos fatores abióticos mais importantes no controle do crescimento das conchas, sendo reconhecido com certa facilidade no caso dos fósseis. Nos ambientes anaeróbios a inibição do crescimento só não é notada nas espécies que estão bem adaptadas àquelas condições (Hallam, 1965). A ausência de oxigênio não parece ter sido o fator responsável pelo tamanho reduzido dos pelecípodes de São Sepé e Guiratinga, pois não existem evidências de ambientes anaeróbicos durante a deposição da Formação Palermo.

Outros fatores que poderiam ter contribuído para redução das dimensões das conchas dos pelecípodes aqui tratados, são a salinidade da água e o suprimento alimentar. Analisando a composição das assembléias de invertebrados do Grupo Tubarão nota-se que há uma redução gradual dos elementos marinhos em direção ao topo da sequência neopaleozóica (Grupo Passa Dois, sobrejacente). Até o momento, organismos tipicamente marinhos não foram encontrados em São Sepé e Guiratinga, embora a maioria dos pelecípodes identificados pertençam a gêneros marinhos. Este fato poderia sugerir condições de hipo ou hipersalinidade. Contudo, segundo Rodrigues & Quadros (1976) o teor médio de Boro da Formação Palermo ultrapassa a média da Formação Rio Bonito indicando aumento na paleossalinidade. Entretanto, essa formação contém fósseis de invertebrados (e.g., braquiópodes, ofiuróides) tipicamente marinhos. Quanto ao suprimento alimentar, é curioso notar que nos ambientes marinhos rasos, o provável habitat dos pelecípodes de São Sepé, a produtividade é geralmente alta e as populações constituídas por um número acentuado de indivíduos, pertencentes a poucas espécies

(Collinson & Thompson, 1982). A assembléia de São Sepé apresenta baixa diversidade, mas grande abundância de indivíduos, o que poderia refletir boa disponibilidade de recursos alimentares. Assim, a suposição de que a salinidade e os recursos alimentares tenham influenciado o desenvolvimento ontogenético dos pelecípodes de São Sepé e Guiratinga, reclama por estudos mais acurados.

7. TAFONOMIA

A Tafonomia sofreu um enorme avanço conceitual e metodológico nas duas últimas décadas (Kidwell, 1985, 1991; Kidwell et al., 1986; Brett & Baird, 1986), particularmente devido a sua grande contribuição em sedimentologia e estratigrafia, no reconhecimento de regimes hidráulicos e facies tafonômicas (Speyer & Brett, 1986, 1988; Kidwell & Bosence, 1991), em paleoecologia e bioestratigrafia na identificação do "bias *post-mortem*" (Fursich, 1978; Kidwell, 1986; Kidwell & Aigner, 1985; Kidwell & Jablonski, 1983; Kidwell & Behrensmeier, 1988) e no reconhecimento de assembléias condensadas (Kidwell, 1989; Kidwell & Bosence, 1991).

No Brasil, pouca ênfase tem sido dispensada aos estudos de cunho tafonômico, embora coquinas e outros tipos de concentrações fossilíferas sejam feições conspícuas do registro sedimentar do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. Seu estudo, de acordo com os critérios modernos da análise tafonômica, poderia contribuir para um melhor entendimento das condições ambientais e processos envolvidos durante a sedimentação de certos intervalos dos grupos Tubarão e Passa Dois.

O estudo tafonômico da assembléia de São Sepé é dificultado pela má qualidade dos afloramentos, que não permitem, por exemplo, a observação da geometria do leito fossilífero. Além disso, parte dos fósseis coletados pelo Prof. Dr. Darcy Closs já se encontrava separada da matriz. O estudo tafonômico da assembléia de Guiratinga é ainda mais complicado, pois as únicas informações

disponíveis provêm do trabalho de Petri & Fúlfaro (1966) e de uma pequena amostra, de dimensões centimétricas, da Coleção Científica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do IG/USP. Apesar desses problemas, algumas considerações de caráter geral podem ser feitas a partir desse material.

Do ponto de vista tafonômico, as concentrações fossilíferas estudadas são monotípicas, constituídas exclusivamente de carapaças bivalves de pelecípodes. Estas, porém, têm sido muito empregadas nos estudos tafonômicos, porque possuem propriedades que permitem identificar e quantificar os processos bioestratinômicos, físicos ou biológicos que atuaram na formação de concentrações de restos esqueléticos. Assim, por exemplo, o índice de articulação e fragmentação das conchas pode estar relacionado com a energia do meio, grau de transporte, predação, bioturbação e tempo de exposição na interface água/sedimento. Além disso, concentrações de conchas de pelecípodes são comuns em uma série de facies representativas de diversos ambientes de sedimentação de mares epicontinentais, onde fósseis de outros grupos de invertebrados tipicamente marinhos estão ausentes ou são raros. As tabelas 1 e 2 mostram a potencialidade de utilização das conchas dos pelecípodes, segundo os seus atributos morfológicos e modos de vida, no que concerne a identificação e quantificação dos processos hidráulicos, responsáveis pela gênese das concentrações fossilíferas.

O grau de seleção resultante do transporte e retrabalhamento de bioclastos pode ser quantificado segundo as classes de tamanho das conchas, o índice de valvas esquerdas *versus* direitas, o índice de valvas fragmentadas *versus* valvas completas e

CARACTERÍSTICAS			FRAGMENTAÇÃO	DESARTICULAÇÃO	PERFURAÇÃO	ABRASÃO
ESTRUTURA DA CONCHA	<i>Não Homogênea</i>		† †		† †	† †
	<i>Homogênea</i>		†		†	†
TIPO DE LIGAMENTO	<i>Externo</i>			†		
	<i>Interno</i>			† †		
TIPO DE CHARNEIRA	<i>Edentelosa</i>			† †		
	<i>Dentes/Fossetas</i>			†		
MODO DE VIDA	<i>Epifauna</i>		† †	† †	† †	† †
	<i>Infauna rasa</i>		† †	† †	† †	†
	<i>Infauna profunda</i>		†	†	†	†

Tabela 1 - Susceptibilidade dos diferentes tipos de conchas dos pelecípodos aos processos bioestratigráficos. † susceptível ao processo, † † muito susceptível ao processo.

	TRANSPORTE	TAXA DE SEDIMENTAÇÃO		
	(correntes/ondas) orientação azimuthal	Alta	Baixa	Retrabalhamento
<hr/>				
ATRIBUTOS				
MORFOLOGICOS				
Conchas anterior ou posteriormente alongadas, espessas ou finas	† †			
MODO DE VIDA				
Conchas da epifauna		† †	† †	†
Conchas da infauna rasa		†	† †	†
Conchas da infauna profunda		† †	†	† †
<hr/>				

Tabela 2 - Potencialidade das conchas dos pelecípodes como indicadores qualitativos dos parâmetros físicos do meio. † indicador utilizável, † † indicador muito importante.

a relação de valvas articuladas e desarticuladas. Quando o pelecípode está vivo, a contração dos músculos adutores mantém as valvas fechadas. Após a morte do animal, com a necrólise daqueles músculos, as valvas tendem a se abrir, ficando unidas pelo ligamento, que é uma estrutura bastante frágil. Sua movimentação lateral e/ou deriva por ação de correntes e ondas pode causar a desarticulação das valvas. Nos ambientes marinhos bem oxigenados, a desarticulação das valvas pode ocorrer em poucas semanas (Schafer, 1972). Entretanto, determinados tipos de denticção (e.g., heterodonte) podem ajudar as valvas a ficarem por mais tempo unidas. De acordo com Henderson & Frey (1986), valores muito discrepantes entre valvas conjugadas e desarticuladas indicam acentuado transporte e retrabalhamento. Na assembléia de São Sepé, predominam as valvas desarticuladas (66%), embora o número de valvas conjugadas não seja pequeno (34%). Comparando-se esses resultados com os obtidos por Runnegar & Newell (1971), para duas assembléias distintas da parte média do Grupo Passa Dois, constata-se que na assembléia de *Pinzonella illusa* Reed, 97,5% das valvas estão desarticuladas. Na assembléia de *Pinzonella neotropica* (Reed) não ocorrem valvas conjugadas. Segundo Runnegar & Newell (1971), essas duas assembléias resultariam da ação de ondas em ambiente intermaré. A porcentagem relativamente alta de valvas conjugadas em São Sepé reflete, assim, um baixo grau de transporte.

O número de valvas direitas e esquerdas também pode ser utilizado como indicador das condições hidrodinâmicas do meio. Behrens & Watson (1969) demonstraram que nas praias do Texas valores muito diferentes de valvas esquerdas e direitas resultam de uma

forte seleção, principalmente pela ação de ondas na região intermaré. Estes resultados, contudo, devem ser empregados com cautela, pois estudos experimentais com pelecípodes atuais (Chave, 1964), evidenciam que a durabilidade depende do tamanho, espessura e fábrica da concha. Na assembléia de São Sepé, a porcentagem de valvas esquerdas (34%) e direitas (32%) é praticamente a mesma. Novamente utilizando-se para comparação os dados disponíveis em Runnegar & Newell (1971), nota-se que 63% das valvas presentes na assembléia de *Pinzonella illusa* Reed são esquerdas, ao passo que 37% são direitas. Esses mesmos valores são encontrados na assembléia de *Pinzonella neotropica* (Reed). De acordo com os autores, esses valores discrepantes são similares aos encontrados por Behrens & Watson (1969), nos depósitos conchíferos atuais, presentes nos ambientes intermarés das praias do Texas.

A disposição das valvas na matriz fornece também, dados importantes sobre a dinâmica deposicional. Conchas com orientação concordante e convexidade para baixo denotam redeposição por tração associada a correntes de turbidez induzidas por ondas de tempestade (Allen, 1984) ou redeposição por migração de marcas onduladas (Clifton & Boggs, 1970; Clifton, 1971). Por sua vez, bioclastos com orientação concordante e convexidade para cima sugerem reorientação pela ação de correntes em ambientes de alta energia, indicando que as conchas atingiram equilíbrio hidrodinâmico. Na assembléia de São Sepé os fósseis estão arranjados tridimensionalmente na matriz, de forma concordante (paralela ou subparalela) ao acamamento. Alguns elementos, porém, estão situados em posição oblíqua em relação ao acamamento, coexistindo conchas com a convexidade voltada para baixo

e para cima, evidenciando que muitas não atingiram a sua máxima estabilidade. A presença de bioclastos com orientação concordante e convexidade voltada para baixo ou para cima, em associação com bioclastos em posição oblíqua, é verificada, normalmente, nas concentrações fossilíferas formadas por ondas de tempestade. Em seção, nota-se que certas conchas apresentam padrão de empacotamento do tipo empilhado ("stacked") e mais raramente, aninhado ("nested"). De acordo com Kidwell et al. (1986), conchas empilhadas ou aninhadas com a convexidade para cima ou para baixo refletem retrabalhamento por ondas de tempestade, possivelmente devido à interferência entre conchas de diferentes dimensões durante o transporte. Tanto na assembléia de São Sepé quanto na de Guiratinga, a concentração dos restos esqueléticos é relativamente densa, com muitas conchas exibindo contato físico umas com as outras. Contudo, a matriz da concentração fossilífera de São Sepé não é suportada pelos bioclastos ("bioclast-supported"). Não fica descartada, porém, a hipótese de haver variação lateral na densidade dos bioclastos.

Intensa bioturbação junto à interface água/sedimento (Emery, 1968) ou dentro do substrato (Salazar-Jimenex et al., 1982) pode modificar, também, o arranjo das valvas já incorporadas aos sedimentos. Em certas planícies de marés atuais, o retrabalhamento por intensa atividade biológica é o principal processo que atua na formação e estratificação das camadas conchíferas (Meldahl, 1987). Embora intensa bioturbação seja uma das características mais notáveis dos sedimentos da Formação Palermo, nas amostras que contêm os pelecípodes não existem evidências da atividade de organismos, sugerindo que a bioturbação não deve ter sido o principal agente que

contribuiu para a formação do jazigo fossilífero de São Sepé.

Na interface água/sedimento, a predação, a bioerosão, a incrustação e a corrosão podem atuar juntamente com os mecanismos de dissolução do carbonato na destruição das conchas, evidenciando exposição no fundo, antes de sua incorporação aos sedimentos (Brett & Baird, 1986). Denso acúmulo de conchas na interface água/sedimento causa profundas modificações na estrutura e dinâmica das comunidades bentônicas, tornando fundos inconsolidados e instáveis em ilhas de fundo duro e estável ("taphonomic feedback", *sensu* Kidwell & Jablonski, 1983). Tais características dificultam sua colonização pelos pelecípodes da infauna, sendo favoráveis, entretanto, às formas da epifauna bissada. Essas acumulações atuam também como refúgio contra o "stress" ambiental para uma série de outros invertebrados (e.g., crustáceos). Nas conchas de São Sepé, sinais de predação ou incrustação ainda não foram identificados, sugerindo que elas não devem ter permanecido expostas por longos períodos na interface água/sedimento.

Nos ambientes marinhos onde a seleção é muito elevada, pode haver formação de concentrações fossilíferas monoespecíficas ou com bioclastos exibindo classes de tamanho similares. A diversidade da malacofauna de São Sepé não é compatível com a acentuada seleção hidrodinâmica. Do mesmo modo, as diversas classes de tamanho encontradas, incluindo mistura de conchas de dimensões milimétricas até centimétricas, não evidenciam grande seleção por transporte. Contudo, Jackson (1968) sugere cautela no emprego de classes de tamanho das conchas de pelecípodes na quantificação do grau de seleção por transporte. Esse autor verificou importantes

alterações na curva de frequência de tamanho de espécies, de pelecípodes vivos, de uma mesma área, em função de diferenças na velocidade de crescimento e reprodução, e taxa de mortalidade, como resposta a alterações nas características físicas do meio.

Segundo Aigner (1985) e Fursich & Kirkland (1986), dentre outros, as concentrações fossilíferas formadas por ondas de tempestade exibem, geralmente, as seguintes características:

- a) base erosiva;
- b) bioclastos dispostos na matriz de forma oblíqua ou com a concavidade voltada para baixo;
- c) em seção, muitas formas apresentam-se de forma aninhada ("nested") ou empilhadas ("stacked");
- d) o número de valvas desarticuladas é comumente elevado, embora valvas conjugadas sejam frequentes;
- e) a proporção entre valvas esquerdas e direitas é semelhante;
- f) poucas conchas apresentam sinais de bioerosão;
- g) estão presentes conchas de diversas classes de tamanho, evidenciando baixa seleção granulométrica;
- h) geralmente, as conchas estão bem preservadas, sendo a sua fragmentação originada pela compactação do depósito e não por um grande transporte.

Normalmente, tais concentrações fossilíferas devem ocorrer associadas com outras feições diagnósticas, tais como: níveis bioturbados e arenitos finos com estratificação cruzada "hummocky"

etc.

Do ponto de vista ecológico, os efeitos da atuação de ondas de tempestade junto à comunidade bentônica marinha são bem conhecidos através dos trabalhos de Yeo & Risk (1979), Dobbs & Vozarik (1983) e Peterson (1985). Dentre as principais modificações ambientais induzidas pelas ondas de tempestade destacam-se a intensa erosão do substrato, o aumento na taxa de sedimentação e mudanças na salinidade da água. Yeo e Risk (1979) constataram acentuada alteração na densidade de populações de pelecípodes marinhos e aumento na sua taxa de mortalidade, por exumação e transporte, devido à intensa erosão do fundo. Dobbs e Vozarik (1983), entretanto, não notaram grandes modificações na densidade, número de espécies e táxons dominantes, após a passagem de ondas de tempestade nas comunidades bentônicas costeiras da região de Millstone Point, Connecticut. Observaram, contudo, intenso transporte lateral, por muitos quilômetros, de organismos da infauna. Peterson (1985) relata que durante eventos de tempestade as comunidades de pelecípodes marinhos que habitam locais de águas calmas apresentam aumento na taxa de mortalidade, particularmente devido ao aumento na taxa de sedimentação. O índice de mortalidade varia, contudo, dependendo do hábito alimentar e dimensões dos pelecípodes.

Pelecípodes com modos de vida distintos apresentam respostas diferentes à ação dos processos bioestratinômicos. Assim, o índice de pelecípodes da infauna *versus* da epifauna pode ser utilizado também como indicador de transporte diferencial e taxa de sedimentação. Alguns pelecípodes que escavam profundamente estão mais protegidos dos efeitos da erosão do substrato. Porém,

dependendo da intensidade do processo, durante a passagem de ondas de tempestade esses organismos são exumados. Por exemplo, pelecípodes escavadores profundos, como *Pholadomya candida* Sowerby, parecem ser encontrados nas praias somente após períodos de tempestade (Meek, 1876), quando são exumados pela ação junto ao substrato de ondas anormalmente grandes. Desse modo, pelecípodes escavadores preservados em posição de vida (in situ), como aqueles encontrados no Subgrupo Itararé (Rocha-Campos, 1968), e na Formação Rio do Rasto (Rohn, 1988) indicam rápido soterramento, sem grande remobilização do fundo (Alexander, 1986), por aumento na taxa de sedimentação devido, provavelmente, a ação de ondas de tempestade (Peterson, 1985). Em São Sepé, não foram, ainda, encontrados pelecípodes em posição de vida havendo associação de formas da infauna rasa e intermediária com elementos da semi-infauna bissada, demonstrando exumação das formas escavadoras, reorientação dos bioclastos e redeposição.

A semelhança entre a porcentagem de valvas esquerdas (34%) e direitas (32%), o número relativamente alto de valvas articuladas (34%), as diversas classes de tamanho presentes, a distribuição caótica dos bioclastos na matriz com espécies concentradas de forma empilhada ("stacked") ou aninhada ("nested"), o número de valvas não fragmentadas (62%), a ausência de incrustação e bioerosão nos pelecípodes da assembléia de São Sepé, sugerem que estes sofreram rápida seleção, reorientação e redeposição, provavelmente durante um evento de sedimentação episódica, não representando, assim, uma acumulação gradual de material bioclástico resultante da produção biológica de comunidade bentônica. A presença de arenito muito fino

com laminação cruzada do tipo "hummocky" no afloramento de São Sepé parece corroborar tal suposição.

Kidwell et al. (1986) sugeriram os termos "autóctone", "parautóctone" e "alóctone" para designar os diferentes tipos de assembléias fossilíferas. As assembléias autóctones são formados por elementos pertencentes a uma comunidade local e que são preservados em posição de vida. Já as assembléias parautóctones são compostas por elementos que sofreram certo retrabalhamento, mas que não foram transportados para fora do seu habitat. Por fim, as assembléias alóctones seriam aquelas formadas por espécimes que foram transportados para fora de seu habitat de vida. A mistura de formas escavadoras rasas (e.g., *Astartila clossi*) e da semi-infauna bissada (e.g., *Stutchburia sepeensis*), e outras feições bioestratinômicas (e.g., porcentagem de valvas esquerdas, direitas e articuladas), acima descritas, indicam tratar-se de uma assembléia do tipo parautóctone a alóctone.

Ao contrário da maioria das assembléias da parte média do Grupo Passa Dois, cujas conchas estão geralmente silicificadas, as de São Sepé apresentam-se na forma de moldes internos e externos, e mais raramente moldes compostos. De acordo com Brett & Baird (1986), quando diversas espécies de uma mesma assembléia apresentam tipos de fossilização distintos, é possível que isto reflita diferenças na composição mineralógica das conchas. Desta forma, é provável que a composição mineralógica original das conchas dos pelecípodes de São Sepé tenha sido similar.

A maioria dos pelecípodes de São Sepé pertence à Subclasse Anomalodesmata Dall, sendo suas conchas possivelmente aragoníticas

(Runnegar, 1974). No ambiente marinho essas conchas são as primeiras a serem dissolvidas, sendo seguidas pelas conchas calcíticas, ossículos de equinodermas e por esqueletos fosfáticos (apatita) (Seilacher, 1982). Desde que as conchas dos pelecípodes de São Sepé não parecem ter ficado expostas, por um longo tempo, à ação dos agentes de bioerosão e corrosão, é provável que a sua dissolução tenha ocorrido quando estas já estavam incorporadas aos sedimentos. Segundo Davies et al. (1989), devido à rápida dissolução das conchas que estão expostas na interface água/sedimento, no que eles denominaram de TAZ ("tafonomically-active zone"), estas raramente podem se acumular no fundo oceânico, exceto nos locais onde a produção biológica é muito grande ou as taxas de degradação da matéria orgânica são muito baixas.

Estudos realizados em ambientes estuarinos atuais com águas eurihalinas ou mesohalinas, por exemplo, evidenciam que a metade das conchas depositadas na superfície dos sedimentos é destruída em menos de um ano (Cummins et al., 1986; Powell et al., 1984). Este período é muito mais rápido do que o constatado por Davies et al. (1989), segundo o qual, a metade das conchas presentes nos ambientes praias e de baías são destruídas por dissolução em cinco anos. Por este motivo é que para a preservação do material conchífero há a necessidade de um rápido soterramento, comumente através de processos físicos (Davies et al., 1989).

Para que haja dissolução das conchas é necessário que a água seja rica em ácidos, que podem ser provenientes da decomposição da matéria orgânica (CO_2 , HNO_3 , H_2PO_4) e da oxidação de compostos, tais como o H_2S , produzindo H_2SO_4 . Assim, é provável que, durante um

certo período, as águas intersticiais que percolaram os sedimentos fossilíferos de São Sepé, tenham sido ácidas. Contudo, vale lembrar que estes sedimentos estão extremamente silicificados, devendo este processo ter ocorrido após a dissolução das conchas.

8. PALEOBIOGEOGRAFIA

Em contraste com as ricas e variadas faunas de invertebrados do Neopaleozóico da América do Sul, que se desenvolveram em regiões marinhas geossinclinais (Rocha-Campos & Archangelsky, 1985), as assembléias coevas da Bacia do Paraná, no geral pouco abundantes e diversificadas, evoluíram em um mar epicontinental, que ocupou uma extensa bacia intracratônica, sujeita a um gradual confinamento.

A história neopaleozóica da Bacia do Paraná compreendeu fases de sedimentação glacial (terrestre/glácio-marinha), flúvio-deltáica, marinha e continental, associadas a um ciclo maior transgressivo-regressivo (Santos, 1987; Zalan et al., 1988). As variações ambientais envolveram, também, um aquecimento geral em direção ao final do Permiano, flutuações nos ambientes bentônicos disponíveis, na salinidade das águas, na disponibilidade de alimentos etc. Essa evolução paleogeográfica e paleoambiental provavelmente influenciou a composição, distribuição, diversidade, afinidades e a história evolutiva dos invertebrados marinhos. Em particular, os fatores acima devem ter se refletido nas características e no desenvolvimento das assembléias de pelecípodes, que constituem os táxons predominantes nas faunas marinhas do Neopaleozóico da Bacia do Paraná.

8.1 MODELOS EVOLUTIVOS

Com relação aos pelecípodes do Neopaleozóico da Bacia do Paraná, alguns esquemas existem na literatura, relacionando as mudanças na paleogeografia da bacia e as suas possíveis implicações na origem, diversidade e caráter das assembléias. De maneira geral, os modelos evolutivos disponíveis restringem-se às faunas de uma ou mais unidades litoestratigráficas dos grupos Tubarão e Passa Dois (Carbonífero superior/Permiano superior), que têm sido examinadas de forma isolada.

Embora Beurlen (1954, 1957a) tenha realizado uma análise conjunta das diversas assembléias de pelecípodes do Gondvana da Bacia do Paraná, suas considerações ficaram, em parte, prejudicadas pelo precário conhecimento da taxonomia daquelas faunas e da própria história sedimentar neopaleozóica da bacia. De outro lado, com exceção dos trabalhos de Rocha-Campos (1967a, 1967b, 1970a, 1970b), Runnegar (1972a) e Rocha-Campos & Rosler (1978), pouca ênfase tem sido dada à interpretação da origem e afinidades dos pelecípodes do Grupo Tubarão. Maior atenção, nesse particular, tem sido dispensada à fauna do Grupo Passa Dois.

De acordo com os modelos propostos por Leanza (1948), Mendes (1944, 1952a, 1954) e Beurlen (1954), a fauna "endêmica" de pelecípodes do Grupo Passa Dois, ter-se-ia desenvolvido em condições de águas salobras ou doces (não marinhas) durante o Permiano, em consequência do progressivo isolamento geográfico da Bacia do Paraná. Runnegar & Newell (1971) analisaram o desenvolvimento da

fauna através de critérios paleoecológicos modernos. Segundo esses autores, a história evolutiva da malacofauna do Grupo Passa Dois assemelha-se a dos moluscos do Mar Cáspio, no decorrer do Cenozóico, particularmente no que se refere ao seu acentuado caráter endêmico.

Descobertas recentes (Cooper, 1979; Cooper & Kensley, 1984; Maranhão, 1986; Rohn, 1988; Simões & Fittipaldi, 1989a), porém, demonstraram não só que a distribuição de alguns táxons do Grupo Passa Dois era mais ampla do que se supunha anteriormente, mas também que a fauna apresentava certa quantidade de gêneros comuns a outras províncias paleobiogeográficas neopaleozóicas.

Paralelamente, novas pesquisas estratigráficas vieram a esclarecer aspectos da história paleogeográfica e paleoambiental neopaleozóicas (e.g., Gama Jr., 1979a, 1979b; Sousa 1985; Santos, 1987; Rohn, 1988; Zalan et al., 1988; Perinotto, 1992), com importantes implicações no entendimento da evolução das faunas de pelecípodes.

8.2 PALEOAMBIENTES E EVOLUÇÃO

Vários autores, dentre os quais Kauffman (1973, 1975, 1977) e Jackson (1977), discutiram as implicações evolutivas do "stress" ambiental, habitats e hábitos de vida de invertebrados marinhos fósseis e recentes. De um modo generalizado, pode-se dizer que o grau de "stress" (ou, em outras palavras, a intensidade da seleção natural) ao qual as populações estão submetidas, sob a forma

de alterações nos parâmetros biológicos, físicos e químicos, interfere nas suas mudanças evolutivas. O aumento nas pressões seletivas, por assim dizer, aceleraria o processo de evolução, pelo aumento das taxas de mortalidade entre indivíduos menos adaptados e através de uma seleção mais rápida das novas adaptações (Kauffman, 1977).

O problema é, obviamente, complexo. Adaptabilidade diferenciada de organismos estenotópicos e euritópicos, e a estratégia trófica dos diversos grupos são alguns dos fatores que podem interferir na resposta evolutiva dos organismos à ação dos fatores ambientais (Kauffman, 1977). Este autor propôs ainda que flutuações ambientais de grande escala, associadas, por exemplo, a ciclos transgressivos-regressivos, possam modular o processo evolutivo dos diversos grupos de organismos, de acordo com os seus diferentes padrões de respostas à ação do "stress" ambiental. Durante as transgressões, as condições ambientais sofreriam uma melhora geral, com a ampliação dos ecoespaços, aumento e diversificação dos habitats, culminando com o estabelecimento de condições marinhas mais normais e, eventualmente, maior produtividade e disponibilidade de recursos alimentares. Tais condições possibilitariam a migração, colonização e irradiação de organismos marinhos diversos. Os pulsos regressivos, por sua vez, resultariam em um quadro oposto, caracterizado pela diminuição dos ecoespaços, restrição, isolamento, eliminação de habitats primários e diminuição do nível do mar, com conseqüente mudança nos processos sedimentares etc., caracterizando uma situação de alto "stress" ambiental (Kauffman, 1977). Entretanto, Jablonski (1980) apresenta

um modelo oposto. Além disso, em geral, as fases regressivas estão melhor preservadas no registro sedimentar do que as fases transgressivas, podendo causar distorções na análise paleoecológica.

Conforme notado por Nevesskaya et al. (1987) altas taxas evolutivas, em certos intervalos geológicos, têm sido verificadas quando a estabilidade das biocenoses marinhas é quebrada, principalmente pelo isolamento das bacias intracontinentais, em que as mudanças bruscas no regime hidrológico levam à completa extinção da fauna marinha. O exemplo clássico desse tipo de evolução é oferecido pela história cenozóica das faunas do Mar Cáspio, durante o Terciário (Nevesskaya et al., 1987), envolvendo alterações paleoambientais associadas ao isolamento geográfico, e à eliminação gradual da fauna marinha normal seguida de rápida irradiação adaptativa intrabacial, especiação e morfogênese. A possível analogia entre esse modelo evolutivo e a história neopaleozóica da Bacia do Paraná foi já apontada por Newell & Runnegar (1970) e Runnegar & Newell (1971).

8.3 FLUTUAÇÕES AMBIENTAIS NA BACIA DO PARANÁ, DURANTE O NEOPALEOZOICO

Uma revisão sucinta da história geológica registrada na sequência neopaleozóica da Bacia do Paraná demonstra que diversas flutuações ambientais ocorreram nesse intervalo. De particular importância são as variações ocorridas nos padrões de sedimentação,

que produziram diferentes ambientes marinhos bentônicos, rasos, onde se desenvolveram as faunas de pelecípodes do Permo-carbonífero (Rocha-Campos, 1973).

No Carbonífero (Westfaliano-Estefaniano?), após um longo período erosivo pós-devoniano, sedimentação de natureza glacial, na Bacia do Paraná, teve início, a princípio na sua porção norte, em seguida estendendo-se a toda a bacia. Condições de deposição, no geral, terrestres, foram sucedidas por uma transgressão marinha no Neocarbonífero, que levou a uma progressiva inundação da área por um mar epicontinental raso.

Lobos glaciais deslocando-se para NW e N, a partir de centro glacial situado na África austral e de capa de gelo local sobre o escudo sul-riograndense atingiram a margem leste da bacia e adentraram-se nela, aterradas sobre o substrato terrestre e/ou subaquaticamente. A possibilidade de um lobo deslocando-se para leste, a partir da margem SW da bacia é ainda controvertida. A deposição inclui sedimentos glaciais terrestres, glácio-marinhos, interdigitados e intercalados com depósitos marinhos "normais", fluviais, deltáicos e lacustrinos. Estes e, particularmente, as extensas camadas de folhelhos marinhos, fossilíferos, e camadas de carvão locais podem estar relacionadas a variações glácio-eustáticas e a flutuações climáticas durante a glaciação. Ambientes bentônicos diversificados e variáveis devem ter caracterizado o intervalo glacial, particularmente nas regiões marginais da bacia, em contato com o gelo.

A sedimentação correspondente à parte final da glaciação e ao início das condições pós-glaciais, em parte penecontemporâneas,

no âmbito da bacia (Santos, 1987), envolve o recuo da maioria dos lobos glaciais, e a progradação de depósitos arenosos fluviais e deltáicos da Formação Rio Bonito, incluindo importantes camadas de carvão, configurando um pulso regressivo de menor monta, associado ao desenvolvimento de amplas áreas marinhas rasas, de fundo clástico, de frentes deltáicas e litoral. Após a deposição dos sistemas deltáicos, retorna o caráter transgressivo da sedimentação, possivelmente atingindo o seu clímax durante a deposição das formações Palermo e Irati (Castro, 1988; Perinotto, 1992). As condições ambientais, predominantemente marinhas rasas, tendem então a uma maior homogeneidade. A extensiva deposição de folhelhos negros da Formação Irati documenta a ocorrência de um amplo episódio euxínico na bacia, porém, contemporaneamente à existência de plataformas rasas, marginais, de deposição carbonática intercalada com a de folhelhos. Anidrita e feições de dessecação associadas a camadas espessas de carbonato indicam já certo grau de aridez climática (Castro, 1988).

Condições marinhas de plataforma rasa persistem ainda durante a deposição da Formação Serra Alta, sucedida, transicionalmente, pelos depósitos regressivos marinhos, rasos, de planície de maré e lagunares, das formações Terezina e Corumbataí (Sousa, 1985; Lavina, 1988). Uma variedade de ambientes bentônicos de fundos clásticos, provavelmente brejeiros e, eventualmente, sujeitos à exposição subaérea marcam essa fase da história da bacia, durante a qual se acentuaram as condições de aridez climática. O gradual confinamento da Bacia do Paraná, durante a deposição da seção permiana encerra-se com o desenvolvimento dos depósitos

continentais (Rohn, 1988) ou camadas vermelhas lacustrinas, fluviais e eólicas da Formação Rio do Rasto.

Em resumo, portanto, a análise do registro sedimentar neopaleozóico permite especular sobre a possibilidade de ocorrência de várias flutuações ambientais maiores, incluindo: a) um grande ciclo de sedimentação transgressivo-regressivo, contendo oscilações de menor monta; b) uma tendência de elevação gradativa da temperatura, desde glacial, no Neocarbonífero e Eopermiano, atingindo condições de aridez em direção ao final do Permiano; c) variações de salinidade das águas, provavelmente desde salinas normais, durante o máximo transgressivo, a salinas abaixo ou acima do normal, durante a fase glacial e após esta, e durante a fase regressiva; d) gradual isolamento geográfico da bacia (fig. 29).

O grande ciclo transgressivo-regressivo neopaleozóico provavelmente reflete mudanças globais, eustáticas, do nível do mar (Zalán et al., 1991), possivelmente em conexão com a movimentação da placa gondvânica; oscilações eustáticas menores e pulsos transgressivos-regressivos estariam relacionados a flutuações climáticas de menor escala, durante ou após a glaciação. O deslocamento do supercontinente do Gondvana, em direção a latitudes mais baixas, fornece também uma explicação para a tendência geral de aquecimento climático notado no registro sedimentar neopaleozóico da bacia.

8.4 CARACTERÍSTICAS DAS ASSEMBLEIAS DE PELECÍPODES NEOPALEOZOICOS DA BACIA DO PARANA

Tendo em vista o quadro das modificações paleoambientais e paleogeográficas acima discutido, serão examinadas a seguir as principais características das assembleias de pelecípodés neopaleozóicas conhecidas.

Análises mais recentes da distribuição, composição, diversidade, afinidades paleogeográficas e possível significado cronológico das faunas devem-se a Runnegar & Newell (1971), Runnegar (1972a), Rocha-Campos & Rosler (1978) e Gonzalez (1989). Novos e importantes dados surgidos desde então são aqui acrescentados. Embora várias coleções permaneçam ainda não descritas, o conhecimento taxonômico é considerado adequado para a presente análise. Vale ainda notar que a interpretação das relações filogenéticas, paleoecologia e paleobiogeografia dos pelecípodés neopaleozóicos da Bacia do Paraná são limitadas pela ocorrência estratigráfica e geográfica pontual das malacofaunas, restritas à faixa leste de afloramentos, e pelo estado de conservação nem sempre satisfatório de algumas formas.

Subgrupo Itararé - Pelecípodés, assim como outros invertebrados marinhos (e.g., gastrópodes, braquiópodes, equinodermas, crinóides etc.) são de distribuição esparsa, raros e muito pobremente diversificados dentro da sequência glacial neopaleozóica da Bacia do Paraná (Capivari, SP; Hortolândia, SP; Itaporanga, SP; Mafra, SC, etc.). Ocorrem geralmente em lamitos

siltico-argilosos, pouco espessos e extensos, sem ou com raros clastos dispersos ("caídos", sensu Santos et al., 1992). A relativa proximidade de diamictitos e, eventualmente, os clastos "caídos" sugerem a penecontemporaneidade das condições glaciais, mas o contexto faciológico e paleoambiental nem sempre é claro.

As espécies presentes são atribuídas a gêneros cosmopolitas (*Edmondia*, *Limipecten*, *Nuculana*, *Nuculopsis*, *Phestia*, *Streblopteria* Mc Coy). Incluem, pois, formas interpretadas como da epifauna e escavadoras da infauna, suspensívoras e detritívoras. Apesar das relações entre algumas das características acima e as condições glaciais, provavelmente inóspitas, nos fundos marinhos rasos existentes, sejam sugestivas, os elementos disponíveis ainda não são suficientes para permitir interpretações seguras. Entretanto, algumas características observadas nessas assembléias (baixa diversidade e número elevado de pequenos indivíduos de uma mesma espécie), têm sido verificados não apenas nos ecossistemas marinhos polares e temperados atuais (Dunbar, 1968, 1970, in Runnegar, 1984; Stehli et al., 1969), mas são reconhecidas também em outras faunas de invertebrados da província Gondvânica (Rocha-Campos, 1973; Runnegar, 1984). Assim, as escassas informações paleoecológicas disponíveis coadunam-se com as condições glaciais sugeridas pelos dados sedimentológicos.

Na porção superior do Subgrupo Itararé ocorrem cinco assembléias de invertebrados marinhos contendo pelecípodes: Rio da Areia, PR; Baitaca, PR; Passinho, PR; Butiá, SC (Rocha-Campos, 1966b) e Budó, RS (Martins & Sena Sobrinho, 1950). As assembléias de Butiá e Budó são pouco diversificadas, sendo os braquiópodes os

elementos mais importantes. Os pelecípodes estão representados apenas por elementos da epifauna-livre, atribuídos a *Aviculopecten* sp., em Butiá (Rocha-Campos & Rosler, 1978) e *Aviculopecten cambayensis*, em Budó (Martins, 1951).

Na parte superior do Subgrupo Itararé (Formação Rio do Sul) (fig. 29), as faunas de pelecípodes mais diversificadas (arenito Rio da Areia, siltito Baitaca e folhelho Passinho) ocorrem na região de Teixeira Soares, PR (Almeida, 1945; Maack, 1946; Beurlen, 1955). Estas assembléias registram o primeiro aparecimento, na Bacia do Paraná, de táxons típicos do Gondvana (*Vacunella*, *Myonia*), que se associam a formas cosmopolitas no Neopaleozóico (*Aviculopecten*, *Leptodesma*, *Limipecten*, *Myalina* Newell; *Nuculana*, *Permophorus*, *Sanguinolites*, *Schizodus*, *Streblopteria*).

As três diferentes litofacies de Teixeira Soares (fig. 30) contêm assembléias paleoecologicamente distintas (fig. 31). Na fauna do arenito Rio da Areia, por exemplo, predominam formas da epifauna [*Atomodesma* (*Atomodesma*) sp., *Aviculopecten multiscalptus*; *Myalina* (*Myalinella*) sp., *Selenimyalina?* sp., *VolSELLina* sp. n.], sendo a presença de elementos da semi-infauna [*Leptodesma* (*Leiopteria*)? sp.], pouco frequente (figs. 31, 32). Além disso, os pelecípodes de Rio da Areia estão preservados, na sua maioria, com as valvas desarticuladas. Estas características são compatíveis com as condições de fundo duro e águas movimentadas, que devem ter existido durante a deposição dos arenitos e que são desfavoráveis aos pelecípodes escavadores. Já na assembléia do siltito Baitaca, associada, provavelmente, a condições de fundo mais mole e águas relativamente calmas, as formas escavadoras [*Allorisma*]

Figura 30 - Seção geológica da Formação Rio do Sul junto ao rio da Areia, PR, modificado de Maack (1946).

ASSEMBLÉIA DE PASSINHO

ASSEMBLÉIA DE BAITACA

ASSEMBLÉIA DE RIO DA AREIA

Figura 31 - Hábitos de vida dos pelecípodas da assembléia de Teixeira Soares, PR, mostrando o predomínio dos elementos da epifauna no arenito Rio da Areia e da infauna no siltito Baitaca e folhelho Passinho.

Figura 32 - Reconstituição paleoecológica hipotética das assembléias da região de Teixeira Soares, PR, Formação Rio do Sul. 1- arenito Rio da Areia, 2- siltito Baitaca, 3- folhelho Passinho.

barringtoni, *Myonia* sp.; *Myonia* (ou *Vacunella*?) sp., *Sanguinolites* sp. n., *Schizodus* sp.], são dominantes. Algumas espécies estão preservadas, inclusive, em posição de vida (Rocha-Campos, 1968). A fauna de folhelho Passinho, por outro lado, ter-se-ia desenvolvido em um ambiente de águas mais profundas, possivelmente pouco oxigenadas, com fundo argiloso, rico em matéria orgânica e sulfetos. Na empobrecida fauna do Passinho predominam pequenos pelecípodes escavadores, detritívoros (*Nuculana woodworthi* e *Palaeoneilo* sp.) (figs. 31, 32), cujas conchas estão frequentemente substituídas por pirita, características de facies pouco oxigenadas ("dysaerobic fauna", sensu Kammer et al., 1986).

O arenito Rio da Areia, siltito Baitaca e folhelho Passinho, que aparentemente ocorrem em sucessão estratigráfica na área de Teixeira Soares (Almeida, 1945; Maack, 1946; Beurlen, 1955) (fig. 30), parecem representar facies associadas a um curto pulso transgressivo-regressivo, pós-glacial, documentado pela extensiva ocorrência do folhelho Passinho, no Estado do Paraná, sobre o qual superpõem-se os depósitos flúvio-deltáicos progradantes da Formação Rio Bonito.

Formação Rio Bonito - Na região centro-leste de Santa Catarina depósitos marinhos rasos, transgressivos, da parte média da Formação Rio Bonito (Membro Paraguaçu) contêm a assembléia de Taió, de caráter marcadamente gondvânico (Rocha-Campos, 1970a; Rocha-Campos & Rosler, 1978). A fauna inclui alguns táxons referidos a gêneros já registrados na Bacia do Paraná (*Myonia tayoensis*, *Myonia?* *costata*, *Schizodus occidentalis*) e novas formas (*Heteropecten catharinae*, *Oriocrassatella itajaiensis*, *Solenomorpha?* sp.,

Stutchburia brasiliensis). Vários dos elementos presentes na fauna são afins a espécies descritas do Permiano da Austrália. Os pelecípodes de Taió ocorrem sob a forma de concentrações densas, na base de arenito praial (tempestito?), onde misturam-se formas suspensívoras escavadoras (*Myonia*, *Solenomorpha?*, *Oriocrassatella*, *Schizodus*), com formas da semi-infauna bissada (*Stutchburia*) e da epifauna-livre (*Heteropecten*) (fig. 33). Outros invertebrados associados aos pelecípodes incluem gastrópodes, braquiópodes, ofiuróides e asteróides. Ramos (1967) refere-se à presença de moldes atribuídos a *Heteropecten?* sp., em arenitos silicificados da Formação Rio Bonito em sondagens efetuadas em Taquara Verde e Tangará, SC.

Formação Palermo - A descoberta em Guiratinga, MT, e São Sepé, RS, de pelecípodes atribuídos à Formação Palermo (Schneider et al., 1974; Sartori, 1978; Bortoluzzi & Veiga, 1981) e, deste modo, em posição estratigráfica intermediária entre a fauna marinha do Grupo Tubarão, acima descrita, e as assembléias típicas do Grupo Passa Dois, que a sucedem, fornece alguns novos elementos importantes para o entendimento da evolução da fauna de pelecípodes do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. *Pyramus mendesi*, o único pelecípode presente na assembléia de Mato Grosso, ocorre em concentrações coquinóides, silicificadas. Já as espécies atribuíveis aos gêneros (*Astartila*, *Pyramus*, *Jacquesia*, *Megadesmus*, *Myonia*, *Edmondia* e *Stutchburia*) identificadas em São Sepé, indicam o caráter tipicamente gondvânico da assembléia e afinidades com faunas permianas da Austrália, Nova Zelândia e dos grupos Tubarão e Passa Dois. Ao lado de representantes de gêneros já registrados no Grupo

Figura 33 - Reconstituição paleoecológica hipotética da assembléia de Taió, SC, Formação Rio Bonito. A- *Heteropecten catharinae*, B- *Myonia? costata*, C- *Stutchburia brasiliensis*, D- *Myonia tayoensis*, E- *Australomya* sp. n., F- *Oriocrassatella itajaiensis*, G- *Schizodus occidentalis*, H- *Solenomorpha* sp. n., I- gastrópode, J- icnofósseis, K- asteróide, L- ofiuróide.

Tubarão, a fauna de São Sepé assinala o primeiro aparecimento de espécies de *Astartila*, *Pyramus* e *Megadesmus*, no Neopaleozóico da Bacia do Paraná. As similaridades entre estas, respectivamente, com *Casterella gratiosa* e *Pyramus cowperesioides*, e *Plesiocyprinella carinata*, das formações Terezina e Corumbataí, discutidas no próximo item, sugerem que a assembléia da Formação Palermo inclui elementos ancestrais da linhagem dos megadesmídeos do Grupo Passa Dois, conforme previsto no modelo evolutivo de Runnegar & Newell (1971). As formas presentes incluem elementos suspensívoros, escavadores, da infauna (*Astartila*, *Pyramus*, *Megadesmus*, *Jacquesia*, *Edmondia*, *Myonia*) e semi-infauna bissada (*Stutchburia*) (fig. 34), preservados em sedimentos depositados possivelmente sob a ação de ondas de tempestades (fig. 13). Os gêneros acima são considerados restritos a sedimentos marinhos no Gondvana; outros fósseis marinhos, entretanto, não foram registrados em São Sepé.

Formação Irati - Em São Mateus do Sul, PR, folhelhos situados 30 m acima do limite inferior das camadas Irati (Beurlen, 1957b) contêm uma assembléia monotípica de pequenos pelecípodes (*Maackia iratiensis* Beurlen), escavadores rasos, suspensívoros (fig. 35), possivelmente afins aos megadesmídeos. Recentemente, Lavina et al. (1991) mencionam a ocorrência de pelecípodes e gastrópodes na Formação Irati, Membro Assistência, da localidade de Passo São Borja, Rio Grande do Sul. Os fósseis, entretanto, não são descritos, nem figurados.

Formação Serra Alta, Terezina e Corumbataí -As assembléias de pelecípodes das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí (Mendes, 1952a; Mezzalira, 1957; Runnegar & Newell, 1971; Maranhão,

Figura 34 - Reconstituição paleoecológica hipotética da assembléia de São Sepé, RS, Formação Palermo. A- *Megadesmus bortoluzzii*, B- *Astartila clossi*, C- *Pyramus* cf. *P. cowperesioides*, D- *Edmondia* sp., E- *Jacquesia guataensis*, F- *Myonia riograndensis*, G- *Stutchburia sepeensis*.

Figura 35 - Reconstituição paleoecológica hipotética da assembléia de *Maackia iratiensis* (A), Formação Irati.

1986) são as mais diversificadas do Neopaleozóico da Bacia do Paraná (fig. 29). Contudo, com exceção dos gêneros cosmopolitas *Kidodia* Cox e *Anthraconaia* Trueman & Wier, na Formação Serra Alta, e *Cypricardinia?* Hall (Simões & Fittipaldi, 1989b), na parte média da Formação Corumbataí, um expressivo número de pelecípodes associados têm sua distribuição geográfica, em grande parte, restrita à Bacia do Paraná.

Os pelecípodes da parte média do Grupo Passa Dois incluem, predominantemente, formas suspensívoras escavadoras [*Casterella gratioa*, *Ferrazia cardinalis* Reed, *Plesiocyprinella carinata* Holdhaus, *Pyramus anceps*, *P. cowperesioides*, *Jacquesia elongata* (Holdhaus), *J. brasiliensis* (Reed), *J. arcuata* (Mendes), *Roxoa intricans* (Mendes), *R. corumbataiensis* Mendes, *Terraia aequilateralis* Mendes, **Anhembia froesi* (Mendes), *Pinzonella illusa* Reed, *P. neotropica* (Reed), *Rioclaroa lefevrei* Mezzalira], juntamente com elementos da epifauna bissada (*Naiadopsis lamellosus*, *Coxesia mezzalirai* Mendes, *Barbosia angulata* Mendes) e da semi-infauna bissada (*Cypricardinia?* sp.) (figs. 36, 37, 38) que são encontrados dispersos nos sedimentos ou caracteristicamente concentrados, de maneira densa, através da ação de correntes e/ou ondas, em vários bancos coquinóides, extensivamente silificados desenvolvidos nas formações Terezina e Corumbataí.

*Recentemente, Mezzalira et al. (1990) revisaram o gênero *Leinzia* Mendes, atribuindo as espécies *L. froesi* Mendes e *L. gigantea* Mendes a um novo gênero, denominado *Anhembia*.

Figura 36 - Reconstrução paleoecológica hipotética da assembléia de *Anhembia froesi*, formações Serra Alta e Corumbataí. A- *Anhembia froesi*, B- *Casterella gigantea*, C- *Maackia contorta*, D- *Kidodia? expansa*.

Figura 37 - Reconstrução paleoecológica hipotética da assembléia de *Pinzonella illusa*, formações Terezina e Corumbataí. A- *Roxoa corumbataiensis*, B- *Casterella gratiosa*, C- *Pyramus anceps*, D- *Jacquesia elongata*, E- *Ferrazia cardinalis*, F- *Plesiocyprinella carinata*, H- *Pyramus cowperesioides*, *Terraia aequilateralis*, I- *Pinzonella illusa*, J- *Coxesia mezzalirai*.

Figura 38 - Reconstrução paleoecológica hipotética da assembléia de *Pinzonella neotropica*, formações Terezina e Corumbatai. A, F- *Pyramus anceps*, B- *Roxoa intricans*, C, E- *Pinzonella neotropica*, D- *Jacquesia brasiliensis*, G- *Naiadopsis lamellosus*.

Faunas problemáticas - Recentemente, uma nova assembléia de pequenos pelecípodes silicificados, relativamente diversificada, foi descoberta pelo geólogo S.L.F. Matos (pós-graduando do IG/USP), em calcário lenticular da parte superior da Formação Terezina, em corte da Rodovia Castello Branco (SP-280), aproximadamente 200 m antes do km 165.

A fauna é composta apenas por elementos escavadores, representados por *Pyramus anceps*, *Praeundulomya*? Dickins e por um pelecípode de afinidade pouco clara, aparentemente relacionado à Superfamília Pholadomyaceae Gray, e cuja forma lembra *Vacunella*. Juntamente com os pelecípodes ocorrem ostracodes, tubos cilíndricos de afinidade desconhecida, folhas de *Lycopodiopsis derbyi*, também silicificados, e icnofósseis (Rocha-Campos et al., 1990). A continuidade do estudo dessa assembléia tem revelado que a fauna é bem mais diversificada do que suposto anteriormente, incluindo também formas semelhantes aos gêneros *Casterella*, *Jacquesia* e *Terraia*.

A posição dessa fauna no esquema evolutivo aqui proposto é ainda difícil de ser estabelecida, porque suas relações estratigráficas com outras malacofaunas da Formação Corumbataí do Estado de São Paulo e de outras sequências da Bacia do Paraná, não são conhecidas. A proximidade dos calcários fossilíferos com a discordância entre as formações Terezina e Pirambóia, sobrejacente, sugere uma posição localmente elevada, na sequência neopermiana do Estado de São Paulo. Nesse sentido, vale lembrar que em Camaquã, SP, pelecípodes pertencentes aos gêneros *Pinzonella* e *Jacquesia*, dentre outros, ocorrem em coquinas situadas 4 m abaixo da referida

discordância.

Outro aspecto importante é a provável presença de elementos típicos do Permiano marinho da Austrália, que indicam a afinidade gondvânica dos pelecípodes da assembléia, divergindo do caráter predominante "endêmico", normalmente evidenciado pela malacofauna da Formação Terezina. Essa característica, ainda de interpretação pouco clara, constitui um ponto de similaridade entre o padrão evolutivo dos pelecípodes do Neopaleozóico da Bacia do Paraná, com os do Neógeno da porção sul da URSS (Paratétis Ocidental). No Mar Cáspio, por exemplo, a ocorrência esporádica de elementos imigrantes marinhos foi também verificada por Nevesskaya et al. (1987, p.3), dentro da sequência regressiva, que caracteriza o período Pontiano (Plioceno), e cujas faunas de pelecípodes comumente apresentam altas taxas de endemismo.

A presença de formas imigrantes na Formação Terezina poderia, pois, ser explicada de duas maneiras: a) apesar da ocorrência de diversos fatores de isolamento geográfico no decorrer da sedimentação dessa unidade litoestratigráfica, podem ter existido, em certos intervalos, condições favoráveis à imigração de novos elementos. É curioso notar que a provável presença desses elementos coaduna-se com evidências estratigráficas sugestivas de que a regressão do mar epicontinental durante a sedimentação da Formação Corumbataí, equivalente lateral da Formação Terezina, foi interrompida por pequenas transgressões marinhas (Sousa, 1985, p. 128-129), o que viabilizaria a imigração de gêneros típicos do Permiano marinho da Austrália, para a Bacia do Paraná; b) os pelecípodes poderiam ter imigrado para Bacia do Paraná durante a

fase de dispersão pós-Irati, ocupando os ambientes marginais da bacia (isolados periféricos). Em mares epicontinentais atuais, como no Mar Negro e de Azov, corpos de águas marginais, geralmente hipersalinos, cuja conexão com o mar varia, dependendo da situação das correntes, atuam como refúgios para certos elementos, particularmente, para aqueles que possuem caráter reliquial (Caspers, 1957).

Estas hipóteses, entretanto, devem ser interpretadas com as devidas reservas, pois o entendimento da origem da nova fauna de pelecípodes e de suas relações paleobiogeográficas só poderá ser alcançado quando as suas afinidades taxonômicas forem suficientemente conhecidas.

Formação Rio do Rasto - As assembléias das formações Terezina e Corumbataí são sucedidas por ocorrências de pelecípodes mal preservados e pouco diversificados (figs. 39,40), nos sedimentos continentais da parte inferior e média da Formação Rio do Rasto [assembléias de *Leinzia similis* (Holdhaus) e de *Palaeomutela? platinensis* (Reed)].

A primeira (fig. 39) contém espécies escavadoras rasas [*Terraia altissima* (Holdhaus), *Pyramus emerita* (Reed) e *Leinzia similis*] atribuídas a gêneros já registrados nos depósitos da parte média do Grupo Passa Dois, além de novas formas [*Oliveiraia pristina* (Reed)]. A assembléia de *Palaeomutela? platinensis* (Reed)] (fig. 40), desenvolveu-se em condições de águas calmas, não marinhas (Rohn, 1988). Trata-se da assembléia de pelecípodes de posição estratigráfica mais elevada no Neopaleozóico da Bacia do Paraná. Seu elemento predominante é *Palaeomutela? platinensis*, um pelecípode

Figura 39 - Reconstituição paleoecológica hipotética da assembléia de *Leinzia similis*, Formação Rio do Rasto. A- *Leinzia similis*, B- *Oliveiraia pristina*, C- *Terraia altissima*.

Figura 40 - Reconstituição paleoecológica hipotética da assembléia de *Palaeomutela? platinensis*, Formação Rio do Rasto. A, D- *Palaeomutela? platinensis*, B- *Relogiicola delicata*, C- *Nothoterraia acarinata*, E- *Dendropupa? sp.*, F- restos vegetais, G- conchostráceos.

provavelmente exclusivo de água doce, que ocorre comumente associado a conchostráceos, gastrópodes (cf. *Dendropupa* sp.) e restos de peixes (Rohn, 1988). Fazem, ainda, parte dessa assembléia os pelecípodes escavadores rasos "*Relogiicola*" *delicata* Rohn e "*Nothoterraia*" *acarinata* Rohn (fig. 40).

8.5 HISTORIA EVOLUTIVA DOS PELECIPODES NEOPALEOZOICOS DA BACIA DO PARANA

A análise da distribuição, composição e possíveis afinidades dos pelecípodes neopaleozóicos da Bacia do Paraná (grupos Tubarão e Passa Dois) indica que seu desenvolvimento ocorreu, provavelmente, sob a influência de fatores biogeográficos complexos, envolvendo períodos de caráter transgressivo e regressivo, e outras flutuações ambientais associadas, que acompanharam o gradual isolamento geográfico da Bacia do Paraná, conforme anteriormente descrito. O modelo básico que preconizamos envolveria, em linhas gerais, sucessivas introduções de formas imigradas, particularmente durante os episódios de caráter transgressivo, e evolução in situ e diversificação, principalmente sob condições de alto "stress" ambiental, quando pequenas e inacessíveis populações teriam sofrido uma acentuada e acelerada, irradiação intrabacial. Decorre daí a dificuldade em se reconstituir as origens de alguns gêneros e famílias das assembléias do Grupo Passa Dois.

As faunas de pelecípodes mais antigas do Neopaleozóico da Bacia do Paraná, na porção média do Subgrupo Itararé, apresentam

alta proporção de formas cosmopolitas (Rocha-Campos, 1967b, 1970b; Rocha-Campos & Rosler, 1978), provavelmente imigradas durante episódios transgressivos neocarboníferos e eopermianos (Santos, 1987), indicando, possivelmente, menor grau de isolamento geográfico da bacia. Sua baixa diversidade poderia resultar das condições glaciais então existentes.

Durante o curto episódio transgressivo-regressivo que marca o término da glaciação, novos elementos teriam ingressado na Bacia do Paraná, conforme sugerido pela ocorrência nas assembléias de Teixeira Soares, PR, de gêneros cosmopolitas ainda não registrados no Subgrupo Itararé (*Aviculopecten*, *Leptodesma*, *Permophorus*, *Sanguinolites*, *Schizodus* e pelo primeiro aparecimento de formas tipicamente gondvânicas, referíveis aos megadesmideos (*Vacunella*, *Myonia*).

As assembléias dos depósitos transgressivos da parte média da Formação Rio Bonito exibem acentuado caráter gondvânico. Nesta fase, novas formas, provavelmente imigrantes (*Heteropecten*, *Oriocrassatella*, *Solenomorpha?*, *Stutchburia*), são registradas na bacia se desenvolvendo na porção superior do Subgrupo Itararé.

Beurlen (1954), entretanto, afirma que *Heteropecten* é um descendente direto de *Aviculopecten* da fauna de Teixeira Soares. De acordo com Waterhouse (1982), porém, o primeiro aparecimento de *Heteropecten* ocorre no Neocarbonífero. Newell (comunicação pessoal, março de 1990) menciona que *Heteropecten* foi registrado no Neocarbonífero (Pensilvaniano) da América do Norte, em associação com *Aviculopecten*. Esses dados sugerem que *Heteropecten* é possivelmente, uma forma imigrante. Caso contrário, restariam

algumas questões, não solucionadas por Beurlen (1954), referentes à época e ao local, na Bacia do Paraná, onde ter-se-ia processado a evolução de *Aviculopecten* a *Heteropecten*.

A deposição das formações Palermo e Irati é geralmente tida como correspondente ao clímax da transgressão marinha neopaleozóica (Castro, 1988) na Bacia do Paraná. Segundo Rollins & Donahue (1975), no pico das transgressões marinhas, comunidades bentônicas maduras ("mature community") se desenvolvem, sendo caracterizadas pela presença de organismos estenotópicos e euritópicos e alta diversidade. Na Bacia do Paraná, entretanto, o clímax da transgressão representa um período desfavorável às comunidades bentônicas. Apesar disso novas formas (*Astartila*, *Pyramus*) parecem ter imigrado para a Bacia do Paraná, incluindo alguns prováveis ancestrais de linhagens de megadesmídeos do Grupo Passa Dois, conforme será discutido adiante. Entretanto, admitindo-se que a hipótese acima exposta está correta, restaria ainda o problema de se localizar a comunicação marinha da Bacia do Paraná, com outras áreas marinhas do Gondwana, que teriam possibilitado a imigração da fauna. Vale mencionar que o acentuado caráter gondwânico da malacofauna de São Sepé sugere realmente uma origem meridional para a fauna, corroborando a suposição de conexão marinha situada no flanco sul da bacia, no decorrer do "tempo" Palermo, conforme sugerido por Lavina & Lopes (1987).

O período euxínico representado pela Formação Irati constitui, até o momento, uma considerável lacuna no registro da evolução dos pelecípodes neopaleozóicos (figs. 29, 41). Embora possível, o confinamento destes às facies marginais rasas,

oxigenadas, posteriormente erodidas, conforme sugerido por Beurlen (1957a) e Runnegar & Newell (1971), carece de comprovação. *Maackia iratiensis*, atribuída à Formação Irati (Beurlen, 1957b) e os pelecípodes encontrados por Lavina et al. (1991) no afloramento de Passo São Borja, provavelmente, são os pelecípodes mais antigos da fauna do Grupo Passa Dois. *Maackia iratiensis* é encontrada em folhelhos negros, enquanto os pelecípodes de Passo São Borja, em calcarenitos. Em ambos os casos, porém, possivelmente associados a depósitos de costa-afora anóxico. Lavina et al. (1991) demonstraram que a concentração fossilífera de Passo São Borja foi gerada por ondas de tempestade, assim, é possível que a atuação dessas ondas junto à região costeira tenha transportado conchas de pelecípodes que poderiam ter vivido nas facies de águas mais rasas do "Mar Irati", redepositando-as a grandes distâncias da costa. Embora os espécimes de *Maackia iratiensis* figurados por Beurlen (1957b), estejam mal preservados, eles são semelhantes a *Maackia contorta* Mendes da Formação Serra Alta, sobrejacente.

O retorno às condições de águas mais oxigenadas durante a deposição das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí coincide com a principal fase de diversificação dos pelecípodes neopaleozóicos da Bacia do Paraná (fig. 29). A malacofauna apresenta acentuado caráter endêmico, sendo bastante difícil estabelecer a origem de vários gêneros, tais como, *Barbosia*, *Mendesia*, *Oliveiraia*, *Rioclaroa*. Contudo, muitas formas, dentre as quais, *Roxoa*, *Pinzonella*, *Coxesia*, *Naiadopsis*, *Terraia* e *Leinzia* têm relações distantes com estoques marinhos neopaleozóicos cosmopolitas das famílias Pholadomyidae ou Megadesmidae, Astartidae, Mytilidae,

Modiomorphidae e da Superfamília Crassatellacea, presentes no Grupo Tubarão, na Formação Bonete, das Sierras Australes de Buenos Aires e no Grupo Copacabana do Peru (Runnegar & Newell, 1971).

Outro aspecto típico refere-se ao número relativamente alto de megadesmídeos (*Casterella*, *Ferrazia*, *Plesiocyprinella*), na Formação Serra Alta. Esses gêneros apresentam muitos pontos em comum com *Astartila clossi* e *Megadesmus bortoluzzii*. É possível, portanto, que os táxons acima sejam formas ancestrais das linhagens que produziram, respectivamente, *Casterella*, *Ferrazia* e *Plesiocyprinella*. Deste modo, as similaridades morfológicas entre estes gêneros do Grupo Passa Dois indicam não apenas um certo parentesco entre eles, mas sugerem, também, sua descendência a partir de um estoque "astartilóide" ou "megadesmióide" comum (fig. 41). Ao contrário do que afirma Beurlen (1954), portanto, alguns grupos de pelecípodes podem ter-se desenvolvido de modo contínuo entre o Grupo Tubarão e o Grupo Passa Dois.

Durante o pulso regressivo maior, que compreende as formações Terezina e Corumbataí, em decorrência, provavelmente, das condições de alto "stress" ambiental, envolvendo a diminuição dos ecoespaços, restrição, eliminação dos habitats primários e escassez de recursos alimentares etc., alguns grupos, particularmente os megadesmídeos, apresentaram uma acentuada diversificação (figs. 29, 41). Outras formas (*Pinzonella* e *Terraia*) compreendem populações muito numerosas, com os elementos constituintes apresentando, às vezes, como no caso de *Pinzonella*, considerável variação intraespecífica.

Essas malacofaunas caracterizam-se ainda pelo predomínio de formas escavadoras suspensívoras, algumas (e.g., *Roxoa intricans*, *Roxoa corumbataiensis*) bastante especializadas (Simões & Rocha-Campos, 1990b), e pela ausência quase completa de formas típicas da epifauna, exceção feita à *Coxesia mezzalirai* e, possivelmente, à *Naiadopsis lamellosus* (figs. 37, 38, 42).

Segundo Elder (1989), durante a transição do Cenomaniano-Turoniano, pelecípodes da epifauna foram mais afetados pelo "stress" por estarem mais fisicamente expostos às flutuações ambientais, enquanto os pelecípodes da infauna, por escavarem o substrato, estavam mais protegidos dos efeitos da seleção natural (Kauffman, 1977; Elder, 1989). Pelo menos parcialmente, tal circunstância poderia explicar o número reduzido de formas da epifauna nas assembléias do Grupo Passa Dois, que estaria relacionado também à baixa disponibilidade de substratos duros, favoráveis ao desenvolvimento daqueles pelecípodes.

O predomínio de pelecípodes escavadores rasos na malacofauna do Grupo Passa Dois tem importantes implicações para o entendimento da origem e evolução da fauna, por dois motivos:

a) Em primeiro lugar, essa característica indica derivação a partir de formas também escavadoras rasas, o que se coaduna com o hábito de vida das formas que compunham os prováveis estoques ancestrais, já que estoques de pelecípodes escavadores rasos podem gerar periodicamente e, em intervalos curtos de tempo, formas escavadoras profundas (Runnegar, 1974). Como este processo é, pelo que se sabe, irreversível, esses pelecípodes, considerados mais especializados, não produzem descendentes sem essa adaptação

Figura 42 - Modo de vida dos pelecípodes do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. Note o marcante predomínio dos elementos da infauna, particularmente a partir da Formação Palermo.

(Runnegar, 1974). O modelo acima parece estar de acordo com o que tem sido verificado na Bacia do Paraná. *Astartila clossi* da Formação Palermo, conforme já referido, poderia compor o "stock" ancestral que deu origem a *Casterella*. Enquanto *Astartila clossi* teria sido uma forma escavadora rasa, *Casterella* apresenta algumas feições morfológicas, tais como: fenda comissural bem desenvolvida, sinus palial (Mendes, 1952a), charneira edentelosa ou com um pequeno dente, concha alongada, que permitem classificá-la como uma forma escavadora intermediária (sensu Runnegar, 1974). Outras formas escavadoras rasas, que parecem filogeneticamente relacionadas a elementos do Grupo Passa Dois são *Megadesmus bortoluzzii* e *Jacquesia guataensis*. O gênero *Megadesmus* assemelha-se morfológicamente a *Plesiocyprinella*. Esta, por sua vez, é similar a *Ferrazia*, particularmente quanto ao tamanho, forma e disposição da musculatura anterior, dentição e contorno da concha. É possível, portanto, que *Plesiocyprinella* e *Ferrazia* tenham derivado de um estoque megadesmóide comum. Ambos os gêneros incluem, do ponto de vista paleoecológico, pelecípodes escavadores rasos, que já aparecem bem diferenciados na assembléia de *Anhembia froesi*. O cálculo da obesidade (Stanley, 1970) de suas conchas, com índices médios em torno de 1,1 para *Ferrazia* e 1,4 para *Plesiocyprinella*, indicam tratar-se, respectivamente, de formas muito infladas a infladas. De acordo com Stanley (1970), poucas espécies de pelecípodes marinhos atuais, com índices de obesidade menores que 1,5 são formas escavadoras rápidas. Em algumas dessas formas, contudo, a ornamentação radial produz uma margem ventral serrada que pode auxiliar na escavação. A ornamentação de *Ferrazia* é constituída de

costelas radiais conspicuas, cujos ápices terminais dão origem a uma margem ventral serrada. Assim, é possível que em *Ferrazia* esta ornamentação compense a grande obesidade da concha. A semelhança entre *Casterella*, *Plesiocyprinella* e *Ferrazia* já foi apontada por Mendes (1952a) e Runnegar & Newell (1971). Ambos os gêneros apresentam semelhanças na estrutura da charneira, no ligamento e na forma da concha. Sendo assim, não fica descartada também a hipótese desses gêneros descenderem de um ancestral comum. Entretanto, parte dessa dúvida só poderá ser solucionada quando as musculaturas de *Casterella* e *Ferrazia* forem melhor conhecidas.

Jacquesia guataensis, por outro lado, é semelhante à *Myonia*, quanto à forma da concha, ao ligamento e, em alguns casos na estrutura da charneira. O gênero *Myonia* é bastante freqüente na assembleia de Taió (Formação Rio Bonito). Assim, é possível que *Jacquesia* tenha se originado de um estoque do gênero *Myonia* (fig. 41).

b) Em segundo lugar, o elevado número de formas escavadoras coaduna-se com o provável ambiente de águas rasas inferido para as formações Terezina e Corumbataí. Determinações de teores de boro (Rodrigues & Quadros, 1976), razões de isótopos de carbono (Keith, 1969, in Runnegar & Newell, 1971) e a petrografia, composição química e isotópica de alguns calcários da parte superior da Formação Terezina (Suguio et al., 1974), e a presença de fósseis possivelmente dulciaquícolas (Ragonha, 1984; Sohn & Rocha-Campos, 1990), sugerem que os pelecípodes desse intervalo estavam adaptados à vida em condições variáveis de hipo ou hipersalinidade. Portanto, por estarem submetidos a essas outras condições de alto "stress"

ambiental, pode-se supor que muitos pelecípodes desse período foram organismos euritópicos.

O caráter endêmico é bem mais acentuado na assembléia de *Leinzia similis* da Formação Rio do Rasto, cujos táxons desenvolveram-se provavelmente a partir de formas registradas nas formações Terezina e Corumbataí. E o caso, por exemplo, de *Leinzia similis* e *Pyramus emerita*. Quanto a *Oliveiraia pristina*, um novo pelecípode que surgiu nesse período, sua morfologia externa sugere afinidades com *Terraia*. A assembléia revela, entretanto, acentuado empobrecimento com o desaparecimento de várias formas (*Casterella*, *Jacquesia*, *Pinzonella*, *Plesiocyprinella*, *Roxoa*) das malacofaunas da parte média do Grupo Passa Dois, o que sugere um aumento das condições de "stress" ambiental nos habitats de águas rasas. Nessa fauna, não são conhecidas espécies da epifauna.

A acentuação do isolamento geográfico da Bacia do Paraná, durante a deposição da Formação Rio do Rasto é acompanhada da extinção da maioria das linhagens pré-existentes. Entretanto, embora Rohn (1988) considere a possibilidade de "*Nothoterraia*" *acarinata* e "*Relogiicola*" *delicata* serem formas imigradas, estes pelecípodes são, aparentemente, afins a crassateláceos e megadesmídeos encontrados na assembléia de *Leinzia similis* e nas formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí. "*Relogiicola*" *delicata* assemelha-se à *Pyramus cowperesioides*, enquanto "*Nothoterraia*" *acarinata* apresenta similaridades, na morfologia externa e na estrutura da charneira, com *Terraia*. Se isso for verdadeiro, é provável que raríssimas formas afins a gêneros pré-existentes tenham se adaptado às condições predominantemente continentais que encerram a sequência

sedimentar neopaleozóica, invadindo habitats de águas doces.

8.6 ANALISE FILOGENETICA E PALEOBIOGEOGRAFIA

A moderna literatura biológica e paleontológica registra um considerável aumento nas discussões referentes às teorias e bases filosóficas, fundamentos e conceitos das reconstruções filogenéticas. Essa abordagem, contudo, tem sido pouco utilizada no estudo dos pelecípodes neopaleozóicos do Gondvana. Referências a esse respeito são encontradas, por exemplo, em Runnegar (1967, 1969), em sua análise de linhagens de pelecípodes (*Myonia-Vacunella*) do Permiano da Austrália. Esse autor fundamentou sua análise no estudo das variações morfológicas dos megadesmídeos presentes no registro sedimentar do Neopaleozóico da Austrália. A classificação e agrupamento dos táxons, contudo, foi realizada, como é comum em Paleontologia, com base na semelhança morfológica, não estando necessariamente fundamentada em parentesco filogenético. Assim, a interpretação das relações de parentesco entre os táxons e o estabelecimento de sequências evolutivas (filogenias) são, de certa forma, "intuitivas".

A maior dificuldade encontrada nos estudos evolutivos dos pelecípodes neopaleozóicos refere-se ao reconhecimento dos grupos monofiléticos (e.g., megadesmídeos, edmondiídeos), tendo em vista a ocorrência comum de homeomorfia e paralelismo. Segundo o Prof. Dr. D. S. Amorim (USP/Ribeirão Preto) (informação verbal, fevereiro

de 1992), o reconhecimento dos grupos monofiléticos é de fundamental importância na análise paleobiogeográfica, pois em certos casos o desaparecimento ou extinção de um táxon (e.g., família) num determinado intervalo de uma sequência sedimentar pode ser apenas aparente. Excluindo-se os problemas tafonômicos e de coleta, na prática, um membro desse táxon poderia estar preservado em outros sedimentos, sendo, porém, atribuído erroneamente a uma família distinta. De acordo com ele, haveria "extinção de nomes" mas não de ramos filéticos, entre as sequências sedimentares analisadas. Dentre as classificações de pelecípodes neopaleozóicos do Gondwana a de Runnegar (1974) parece a mais adequada pois procura identificar características morfológicas que indiquem a monofilia de certos grupos de pelecípodes (e.g., megadesmídeos), separando-os de grupos homeomorfos (e.g., edmondiídeos). Esse assunto será retomado no capítulo 11.

Uma vez que através do emprego da análise cladística é possível identificar-se grupos monofiléticos e detectar os casos de paralelismo, o emprego dessa técnica poderia mostrar as várias filogenias possíveis para a Família Megadesmidae. Assim, foram discutidos com o Prof. Dr. N. Papávero (IEA/USP) (outubro de 1991) aspectos do emprego da análise cladística no estudo dos pelecípodes do Permiano da Bacia do Paraná. Na ocasião, foi tentativamente elaborada uma matriz com os atributos morfológicos dos megadesmídeos que serviria de base para a confecção de cladogramas. A matriz obtida (fig. 43), no entanto, mostrou-se de pouca utilidade, uma vez que: a) há grande dificuldade em se discernir se o grupo de pelecípodes estudados (megadesmídeos) é realmente monofilético;

Gêneros:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Morfologia:</i>														
Concha posteriormente alongada	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Concha anteriormente alongada	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Concha oval	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Retrator anterior	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?
Retrator posterior	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?
Retrator umbonal	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	?	+	-
Protrator	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	?
Músculo "a"	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+
Músculo "b"	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Músculo "ava"	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
"Pedal gape"	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+
"Small siphonal gape"	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
"Large siphonal gape"	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+
Sinus palial grande	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+
Sinus palial pequeno	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
Sem sinus palial	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	-	+	-
Concha sem aberturas comissurais	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-	+	-
Pontuações musculares	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Dente "cardinal"	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
"Partial valve overlap"	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
Ornamentação concêntrica	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
Ornamentação radial	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
Carena umbonal	+	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-
Sulco lateral	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+
Ligamento externo opistodético	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?
Escavador profundo	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+
Escavador intermediário	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
Escavador raso	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	-
"Muscle bearing furrow"	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-

Figura 43 - Matriz, não polarizada, com as principais feições morfológicas dos pelecípodes da Família Megadesmidae. Explicação no texto. 1- *Megadesmus*, 2- *Astartila*, 3- *Pleurikodonta*, 4- *Myonia*, 5- *Australomya*, 6- *Vacunella*, 7- *Pyramus*, 8- *Plesiocyprinella*, 9- *Casterella*, 10- *Ferrazia*, 11- *Jacquesia*, 12- *Roxoa*, 13- *Edmondia* (grupo externo), 14- *Pholadomya* (grupo externo).

b) há carência de atributos morfológicos que possam ser utilizados na matriz, devido à falta de estudos taxonômicos detalhados; e c) elevado número de gêneros e poucos atributos morfológicos. Para solucionar esses problemas o Dr. Papávero sugeriu a realização de um estudo taxonômico mais refinado dos pelecípodes levando em conta dados quantitativos e paleoecológicos. Espera-se que as revisões taxonômicas de assembléias de pelecípodes do Neopaleozóico da Bacia do Paraná e de outras bacias sul-americanas, que serão realizadas futuramente, permitam a confecção de matrizes mais completas, que possibilitem a aplicação da análise cladística no estudo das formas gondvânicas desse grupo de moluscos.

9. PALEOBIOGEOGRAFIA E EVOLUÇÃO DOS PELECIPODES NEOPALEOZOICOS DA AMERICA DO SUL

9.1 PROVINCIALISMO NO NEOPALEOZOICO

Vários autores (Benson, 1923; Rudiwck & Cowen, 1967; Stehli, 1970; Ustritskiy, 1972; Dutro & Saldukas, 1973; Runnegar, 1972a, 1977, 1984; Waterhouse & Bonhan-Carter, 1975; Archbold, 1983; Gonzalez, 1986, 1989), propuseram o agrupamento das biotas marinhas do Carbonífero e Permiano em três domínios paleobiogeográficos distintos (Artico-Boreal, Tetiano-Equatorial e Gondvânico-Austral), cuja história evolutiva está intimamente relacionada às mudanças eustáticas do nível do mar (ciclos transgressivo-regressivos) ocorridos no final do Paleozóico. Tais domínios foram, posteriormente, desmembrados pelos movimentos das placas litosféricas.

Devido às grandes dimensões do supercontinente do Gondvana, equivalente a 16% da superfície terrestre (Runnegar, 1977), estendeu-se ele, durante o Neopaleozóico, no sentido norte-sul, por mais de uma zona climática, abrangendo desde o Pólo Sul, até o Trópico de Câncer. Dessa forma, a porção sul do continente esteve vinculada aos processos geológicos e biológicos característicos do Gondvana, enquanto sua porção norte sofreu influência dos fenômenos típicos da região equatorial da época (fig. 44). Tal fato teve profundos reflexos na evolução e distribuição das biotas marinhas neopaleozóicas.

Figura 44 - Mapa paleogeográfico mostrando a distribuição dos domínios tetiano e gondvânico no Neopaleozóico da América do Sul, segundo Rocha-Campos & Archangelsky (1985).

Nesse contexto, a América do Sul (como também a África) oferece uma excelente oportunidade para estudos da paleobiogeografia do Neopaleozóico, pois no que geralmente se considera ter sido uma única placa litosférica (ver, Martinez, 1980, sobre a ocorrência de terrenos exóticos no continente sul-americano), ocorrem contiguamente assembléias de invertebrados marinhos dos domínios tetiano e gondvânico (fig. 44). Embora as biotas de ambos possuam acentuado provincialismo, não é rara a ocorrência de formas em comum, indicando conexões entre as duas áreas (Simões & Rocha-Campos, 1992).

Os pelecípodes e outros invertebrados bentônicos da América do Sul colonizaram bacias sedimentares de diferentes tipos que podem ser, grosso modo, subdivididas em (fig. 45):

a) Bacias intracratônicas. Estariam representadas no Domínio Gondvânico pelas bacias do Paraná, Chaco-Paraná, porção leste da Bacia de Paganzo e Sauce Grande-Colorado e pelas bacias do Parnaíba, Amazonas e pela Bacia Peruano-Boliviana, no Domínio Tetiano;

b) Bacias pericratônicas. Segundo López-Gamundi et al. (1992) nessa categoria são incluídas as bacias formadas no Neopaleozóico, apenas em parte desenvolvidas sobre o cráton, tais como a porção oeste da Bacia de Paganzo e a Bacia de Tarija;

c) Bacias marginais. São representadas pelas bacias que possuem pouca ligação com as áreas cratônicas, situadas entre terrenos orogenéticos antigos e áreas pericratônicas na borda leste da América do Sul e com as margens continentais ativas a oeste (López-Gamundi et al., 1992).

Figura 45 - Principais bacias sedimentares do Paleozóico superior da América do Sul. 1. Bacia do Paraná, 2. B. Chaco-Paraná, 3. B. de Sauce Grande-Colorado, 4. B. de Paganzo, 5. "Bloco de San Rafael", 6. B. Central Patagônica, 7. "Tarija", 8. "Calcáreo Tarton", 9. B. de Arizaro, 10. B. Peruano-Boliviana, 11. B. do Amazonas, 12. B. de Mucuchachi, 13. "Perija Range", 14. B. do Parnaíba, 15. B. do Kalahari, 16. B. do Karoo.

Assembléias de invertebrados marinhos de caráter tipicamente tetiano são encontradas na Venezuela e Colômbia (Formação Caño Indio e Rio Palmar e unidades equivalentes), no Equador (Formação Macuma), no Peru (grupos Tarma e Copacabana), no Chile (camadas Juan de Morales, Calcário Tarlton e Formação Seno Eleuterio), no Brasil (formações Itaituba e Piauí). Assembléias de caráter gondvânico ocorrem na Bolívia (Formação Taiguati), na Argentina (unidades da Cordilheira Frontal, grupos San Eduardo e Tepuel, formações Bonete e Santa Elena), no Brasil, (grupos Tubarão e Passa Dois), no Paraguai (Formação Independência) e no Uruguai (formações Mello e Yaguari) (Simões & Rocha-Campos, 1992) (figs. 46, 47). Malacofaunas do Eocarbonífero não são bem documentadas na América do Sul, estando restritas, até o momento, à Formação Mucuchachi, Venezuela, no Domínio Tetiano e à Formação El Raton, Argentina, no Domínio Gondvânico. Os gêneros presentes na malacofauna venezuelana incluem apenas formas da epifauna (*Mytilarca* sp., *Myalina* (M.) sp., *Septimyalina* sp., *Aviculopecten* sp.), enquanto na malacofauna argentina ocorrem elementos da epifauna (*Orbiculopecten parma* Gonzalez) e da infauna rasa (*Sanguinolites freytesi* Gonzalez). Embora os gêneros *Aviculopecten*, *Myalina* e *Sanguinolites* apresentem distribuição cosmopolita no Neopaleozóico, as diferenças na composição taxonômica dessas malacofaunas, sugere a existência de certo provincialismo no Eocarbonífero.

O quadro paleobiogeográfico do Neocarbonífero e Permiano é bastante distinto do mencionado acima, sendo caracterizado por um acentuado aumento no provincialismo malacofaunístico, particularmente no Domínio Gondvânico. A comparação das assembléias

Figura 46 - Ocorrência de invertebrados marinhos neopaleozóicos do Domínio Tetiano.

Figura 47 - Ocorrência de invertebrados marinhos neopaleozóicos do Domínio Gondvânico.

neopaleozóicas da Venezuela, Colômbia, Equador, Peru e Chile com as da Bolívia, Argentina, Paraguai, Brasil e Uruguai, revela as principais diferenças na composição taxonômica das malacofaunas tetianas e gondvânicas.

Nas malacofaunas do Neocarbonífero do Domínio Tetiano da América do Sul, predominam elementos da epifauna e semi-infauna bissada (*Aviculopecten*, *Acanthopecten* Girty, *Aviculopinna* Meek, *Myalina*, *Septimyalina*, *Permophorus*). Por sua vez, os fundos moles e inconsolidados dos mares tetianos sul-americanos foram colonizados por elementos da infauna rasa (*Edmondia*, *Astartella* Hall, *Solenomorpha*) e profunda (*Wilkingia* Wilson). Nas malacofaunas do Domínio Gondvânico, são frequentes as formas da infauna rasa (*Palaeoneilo*, *Sanguinolites*, *Pyramus*, *Phestia*, *Schizodus*, *Netschajewia* Licharew, *Nuculopsis*, *Myonia*, *Quadratonucula* Dickins) e semi-infauna bissada (*Leptodesma*, *Cypricardinia*).

Os mialinídeos (*Myalina*, *Septimyalina*) e pectinídeos (*Aviculopecten* e *Acanthopecten*) são elementos da epifauna, típicos das malacofaunas tetianas do Eopermiano, enquanto *Eurydesma* Morris, *Deltopecten* e *Atomodesma* são formas da epifauna, comuns das malacofaunas gondvânicas desse período. Curiosamente, o gênero *Eurydesma* não foi ainda encontrado nas assembléias eopermianas da Bacia do Paraná.

Os megadesmídeos (*Myonia*, *Vacunella*, *Astartila*, *Megadesmus*) são os pelecípodes característicos das malacofaunas gondvânicas do Permiano médio, da América do Sul. Esses elementos, assim como *Eurydesma*, evoluíram rapidamente a partir de formas carboníferas e em associação à glaciação neopaleozóica.

Malacofaunas neopermianas de caráter tetiano não são ainda conhecidas na América do Sul. Nesse período, entretanto, desenvolveu-se na Bacia do Paraná (Brasil, Uruguai e Paraguai) uma rica e diversificada fauna de pelecípodes de afinidades gondvânicas, em parte endêmicos da América do Sul, cuja evolução está intimamente relacionada ao isolamento geográfico progressivo de um grande mar epicontinental, no final do Neopermiano, conforme mencionado anteriormente.

Outro aspecto comum da evolução dos pelecípodes do neopaleozóico diz respeito ao desenvolvimento de homeomorfia isócrona e heterócrona em linhagens aparentadas ou não. Esse processo está, em parte, relacionado ao modo de vida dos pelecípodes e sua posição na estrutura trófica das comunidades marinhas bentônicas, do Neopaleozóico. Um exemplo clássico é oferecido pelos pelecípodes da Subclasse Anomalodesmata (famílias Edmondiidae, Megadesmidae e Pholadomyidae). Por exemplo, *Megadesmus*, *Astartila* e *Pleurikodonta* são formas escavadoras rasas, suspensívoras, comuns nos mares gondvânicos, assim como *Edmondia* e *Scaldia* de Ryckholt são elementos escavadores rasos, típicos das assembléias marinhas tetianas. Por sua vez, *Wilkingia* é uma forma tetiana, escavadora profunda, suspensívora, semelhante à *Vacunella* (Runnegar, 1972a). *Roxoa*, uma forma escavadora profunda, suspensívora, do Neopermiano da Bacia do Paraná, seria um análogo ecológico de *Wilkingia* e *Vacunella*.

9.2 MODELOS PALEOBIOGEOGRAFICOS

Análises mais recentes a respeito da idade, afinidades e provincialismo das assembléias de pelecípodes marinhos da América do Sul, foram realizadas por Runnegar (1972a), Rocha-Campos & Rosler (1978), Rocha-Campos & Archangelski (1985) e Gonzalez (1989). Não existe, porém, um consenso entre os autores no que se refere ao número e distribuição das províncias paleobiogeográficas do Domínio Gondvânico durante o Neopaleozóico (Archbold, 1983; Runnegar, 1984; Gonzalez, 1989). Archbold (1983) utilizando a distribuição de gêneros de braquiópodes e pelecípodes, bem como a sua diversidade, dividiu o Gondvana em cinco províncias biogeográficas diferentes: a) Andina; b) Paraná-Argentina; c) Austrália-Nova Zelândia; d) Oeste Australiano; e, e) Cimeriana (fig. 48). Runnegar (1984) reconheceu, com base na distribuição e caráter biogeográfico das faunas de pelecípodes, três províncias biogeográficas (fig. 49), a saber: a) Brasileira, b) Indiana e, c) Pacífica. A Província Brasileira seria representada pelas bacias do Paraná (Brasil, Argentina, Uruguai, Paraguai) e do Karoo (África do Sul), nas quais os pelecípodes teriam ocupado habitats sujeitos a alto grau de "stress" ambiental, de modo semelhante aos do Cenozóico do mar Cáspio, no sudeste europeu (Simões & Rocha-Campos, 1989, 1990a, 1990c, 1991a, 1991b, 1991c, 1992). As províncias Indiana e Pacífica foram ocupadas por moluscos, braquiópodes, cefalópodes, dentre outros invertebrados, que viveram em águas marinhas de salinidade "normal" (Runnegar, 1984).

Figura 48 - Províncias paleobiogeográficas permianas do Domínio Gondvânico, segundo Archbold (1983).

Figura 49 - Províncias paleobiogeográficas neopaleozóicas do Domínio Gondvânico, segundo Runnegar (1984).

Outro modelo paleobiogeográfico distinto, elaborado por Gonzalez (1989), divide o Gondvana sul-americano em três domínios (fig. 50): a) Perigondvânico; b) Gondvânico Central; e c) Extragondvânico. O Domínio Perigondvânico compreenderia os ambientes costeiros, marginais do Gondvana, encontrados no sul da Bolívia, na Argentina e Austrália ocidental. A biota que se desenvolveu nos mares epicontinentais que ocuparam as bacias do Paraná e Sauce Grande (Argentina), Kalahari (Namíbia) e Karoo (África do Sul), estariam relacionadas ao Domínio Gondvânico Central. Por sua vez, os habitats marinhos de águas quentes, situados na borda oeste do Gondvana, e cujo registro sedimentar e fóssilífero ocorrem descontinuamente no sul, centro e norte do Chile (Formação Seno Eleuterio; afloramentos de Antofagasta e Huentelauquén), Argentina (serra de Fraga, Formação Arizaro) Peru e Bolívia (Grupo Copacabana) pertenceriam ao Domínio Extragondvânico.

Embora os trabalhos mencionados acima tenham contribuído para esclarecer aspectos do quadro paleobiogeográfico do Gondvana, a história evolutiva das faunas de pelecípodes sul-americanos, suas afinidades biogeográficas e correlação bioestratigráfica, carecem ainda de estudos mais aprofundados, pois muitas faunas permanecem ainda não descritas; outras foram descobertas e/ou descritas mais recentemente (e.g., Rocha-Campos et al., 1990), não tendo sido incluídas nos modelos citados anteriormente. Algumas assembléias (e.g., Subgrupo Itararé, Brasil) devem ser revisadas, devido ao enorme avanço ocorrido, nos últimos anos, na sistemática dos pelecípodes gondvânicos (ver, por exemplo, Rocha-Campos & Archangelsky, 1985).

Figura 50 - Províncias paleobiogeográficas neopaleozóicas do Domínio Gondvânico, segundo Gonzalez (1989).

Além disso, a despeito de já existirem modelos paleobiogeográficos detalhados para o Gondwana da América do Sul, na maioria dos casos a história evolutiva dos pelecípodes nas bacias paleozóicas sul-americanas é pouco conhecida. Nesse contexto, a Bacia do Paraná constitui uma exceção (ver, por exemplo, Simões & Rocha-Campos, 1989, 1990a, 1990c, 1991a, 1991b, 1991c).

Outro aspecto importante, refere-se à metodologia empregada na definição dos domínios e províncias paleobiogeográficas neoapaleozóicas, conforme acima referido. Apenas para exemplificar, analisaremos a seguir, o modelo mais recente, ou seja, o de Gonzalez (1989). Este autor supõe que no Permiano as bacias do Paraná, e Karoo, tenham constituído um único domínio, chamado Domínio Gondvânico Central, envolvendo, no caso da Bacia do Paraná, malacofaunas dos grupos Tubarão e Passa Dois. Bambach (1990) destaca que não existe metodologia consistente para se propor paleoprovíncias, sugerindo um índice de 30% de endemismo a nível genérico para a subdivisão das unidades biogeográficas do Paleozóico. Por sua vez, gêneros cosmopolitas devem ser omitidos da análise paleobiogeográfica, no que tange às províncias, pois não contribuem para diferenciação geográfica (Bambach, 1990). O endemismo de algumas malacofaunas da Bacia do Paraná pode, segundo esse critério, ser expresso da seguinte maneira:

	Gêneros Endêmicos	Gêneros Cosmopolitas	Gêneros Gondvânicos
GRUPO PASSA DOIS			
Formação Rio do Rasto	6	1	1
Formação Terezina/ Corumbataí	13	1	1
Formação Serra Alta	4	2	1
Formação Irati	1	0	0
GRUPO TUBARÃO			
(Pós-glacial)			
Formação Palermo	1	1	5
Formação Rio Bonito	0	2	4

Nota-se, pois, que a Bacia do Paraná poderia ter constituído uma província paleobiogeográfica distinta, no Neopaleozóico, somente após o tempo Palermo. Torna-se evidente que o esquema de Gonzalez (1989), envolvendo todo o Neopaleozóico da Bacia do Paraná, "comprime" temporalmente a informação paleobiogeográfica (Simões & Rocha-Campos, 1992). Em parte essa dificuldade é compreensível, pois a ausência de esquemas bioestratigráficos refinados torna necessário englobar um intervalo de tempo amplo nas reconstituições paleobiogeográficas.

Afim de solucionar esses problemas, foram preparados esboços paleobiogeográficos preliminares, com base no esquema de correlação apresentado na figura 51, para o Carbonífero inferior, Carbonífero médio e superior, Permiano inferior e Permiano superior (figs. 52, 53, 54, 55), onde observa-se a restrição do domínio gondvânico marinho na América do Sul em direção ao Permiano superior.

[illegible]

Figura 51 - Correlação das seções neopaleozóicas sul-americanas que contêm assembléias de pelecípodes marinhos. Fonte: Rocha-Campos (1973), Rocha-Campos & Archangelsky (1985) e Gonzalez (1989).

Figura 52 - Esboço paleobiogeográfico do Neopaleozóico da América do Sul no Carbonífero inferior.

Figura 53 - Esboço paleobiogeográfico da América do Sul no Carbonífero médio e superior.

Figura 54 - Esboço paleobiogeográfico da América do Sul no Permiano inferior.

Figura 55 - Esboço paleobiogeográfico da América do Sul no Permiano superior.

10. CONSIDERAÇÕES FINAIS

10.1 CONCLUSÕES

a- Apesar de a situação isolada das rochas portadoras dos fósseis de São Sepé dificultar a sua correlação com outros sedimentos neopaleozóicos da área, por comparação litológica e com base na ocorrência de micrósporos dos gêneros *Luekisorites*, *Striatopodocarpites*, *Protohaploxypinus* e *Vittatina* e no predomínio de grãos bissacados estriados que são característicos na Zona de *Lueckisorites virkkiae* (Toigo, 1988) e no intervalo K de Daemon & Quadros (1970), os sedimentos fossilíferos de São Sepé podem ser atribuídos à Formação Palermo ou ao "tempo" Palermo;

b- A malacofauna de São Sepé, corresponde a uma assembléia pouco diversificada, composta de nove espécies pertencentes a três famílias distintas (Megadesmidae, Edmondiidae, Permophoridae);

c- A assembléia de São Sepé é dominada por elementos da Família Megadesmidae, incluindo *Astartila clossi* sp. n., *Megadesmus bortoluzzii* sp. n., *Jacquesia guataensis* sp. n., *Myonia riograndensis* sp. n. e *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* (Mendes), além de uma forma de posição taxonômica pouco clara, relacionada à essa família. Outro elemento comum da malacofauna de São Sepé é *Stutchburia sepeensis* sp. n., que pertence à Família Permophoridae.

Já os membros da Família Edmondiidae (*Edmondia* sp.) são de ocorrência esporádica.

A assembléia de Guiratinga, por sua vez, é monoespecífica, sendo composta por *Pyramus mendesi* (Petri & Fúlfaro), comb. n.;

d- As afinidades paleobiogeográficas da malacofauna de São Sepé são tipicamente gondvânicas, apresentando composição genérica similar a das assembléias de pelecípodes marinhos do Neopaleozóico da Austrália e da Bacia do Paraná (grupos Tubarão e Passa Dois).

Os gêneros *Astartila*, *Megadesmus*, *Myonia* e *Stutchburia* mostram a vinculação da malacofauna com as do Permiano da Austrália e a presença de *Stutchburia sepeensis* e *Myonia riograndensis* evidencia certa relação com as assembléias do Grupo Tubarão, particularmente, com a da assembléia de Taió, na parte média da Formação Rio Bonito (Membro Paraguaçu) (Reed, 1930; Rocha-Campos, 1970a). Por outro lado, a presença de *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* e do gênero *Jacquesia* mostra o vínculo entre a malacofauna de São Sepé e as do Grupo Passa Dois (formações Terezina e Corumbataí), da borda leste da Bacia do Paraná;

e- Os gêneros identificados em São Sepé não são diagnósticos do ponto de vista geocronológico, pois apresentam ampla distribuição estratigráfica no Neopaleozóico (e.g., *Myonia*, *Pyramus*, *Stutchburia*, *Edmondia*). Contudo, no seu conjunto, a composição da assembléia de São Sepé é compatível com uma idade Permiana. A presença de *Jacquesia guataensis* e de *Pyramus* cf. *P. cowperesioides*, que são semelhantes, respectivamente, a *Jacquesia* e *Pyramus*

cowperesioides das formações Terezina e Corumbataí, sugere uma idade neopermiana para essa assembléia;

f- A semelhança entre *Pyramus mendesi* da assembléia de Guiratinga com *Pyramus anceps*, da parte média do Grupo Passa Dois, sugere também uma idade neopermiana para esses pelecípodes;

g- A ocorrência da malacofauna de São Sepé em sedimentos da Formação Palermo, que se sobrepõe à Formação Rio Bonito, na porção superior do Grupo Tubarão, sendo recoberto pelos estratos do Grupo Passa Dois, é inteiramente consistente com a hipótese desta assembléia ser intermediária entre as duas. Tal hipótese pode ser corroborada pela presença de *Astartila clossi* e *Megadesmus bortoluzzii* que parecem pertencer a estoques que produziram algumas formas do Grupo Passa Dois, tais como *Casterella*, *Plesiocyprinella* e *Ferrazia*, respectivamente;

h- A análise da morfologia funcional dos pelecípodes de São Sepé e Guiratinga mostra que as duas assembléias são dominadas por formas escavadoras rasas. Em São Sepé, ocorrem ainda elementos escavadores intermediários e da semi-infauna bissada. Todos os pelecípodes estudados foram suspensívoros;

i- As características bioestratinômicas da assembléia de São Sepé, incluindo a semelhança na porcentagem de valvas esquerdas e direitas, quantidade relativamente alta de conchas articuladas fechadas, as diversas classes de tamanho presentes, a distribuição

caótica dos bioclastos na matriz com espécies concentradas de forma empilhada ou aninhada, baixa proporção de valvas fragmentadas e a ausência de incrustação sugerem seleção, reorientação e rápida redeposição dos bioclastos, provavelmente durante um evento de sedimentação episódica;

j- As feições acima descritas e a mistura de formas escavadoras rasas, intermediárias e da semi-infauna bissada indicam que a assembléia de São Sepé é do tipo parautóctone a alóctone;

l- A malacofauna de São Sepé marca o primeiro aparecimento na Bacia do Paraná, dos gêneros *Astartila*, *Megadesmus* e *Pyramus*, o que se coaduna com o caráter transgressivo da sedimentação Palermo, que teria possibilitado a imigração desses elementos;

m- Os pelecípodes identificados na malacofauna de São Sepé pertencem a gêneros marinhos. Entretanto, outros invertebrados tipicamente marinhos (e.g., corais, cefalópodes) não foram encontrados. Além disso, do ponto de vista paleoautoecológico, todos os pelecípodes de São Sepé parecem ter sido escavadores rasos, suspensívoros. A ausência de pelecípodes da epifauna e de outros invertebrados marinhos sugere certo grau de "stress" ambiental, durante a deposição da Formação Palermo;

n- No Neopaleozóico (Neocarbonífero - Permiano) aproximadamente durante 35 milhões de anos, a porção centro-leste do continente sul-americano foi ocupada por um mar epicontinental, que

esteve sujeito a um gradual confinamento. No decorrer de sua história paleogeográfica e paleoambiental, as flutuações na salinidade da água, possivelmente relacionadas às variações climáticas e às mudanças no regime hidrológico, em decorrência do isolamento geográfico, foram responsáveis, provavelmente, pelo estabelecimento de condições ambientais desfavoráveis à imigração, colonização e irradiação, em larga escala, de invertebrados marinhos típicos. Assim, os invertebrados bentônicos que ocuparam os habitats de águas rasas daquele mar são representados por moluscos pelecípodes, que geralmente apresentam baixa diversidade.

Embora taxas evolutivas não possam ser quantificadas, nem linhagens seguramente traçadas, muitos processos e fatores envolvidos na evolução dos pelecípodes neopaleozóicos da Bacia do Paraná, particularmente do Grupo Passa Dois, são similares aos descritos para outros mares epicontinentais do Cretáceo (Kauffman, 1977) e do Cenozóico (Nevesskaya et al., 1987);

o- Uma vez que através da análise cladística é possível se reconhecer os grupos monofiléticos e identificar os casos de paralelismo, o modelo evolutivo aqui proposto deverá ser futuramente testado de acordo com essa metodologia. Para que isso ocorra, entretanto, as descrições de novos pelecípodes e as revisões dos já descritos deverão estar fundamentadas em estudos taxonômicos refinados;

p- Os pelecípodes neopaleozóicos da América do Sul colonizaram bacias intracratônicas, pericratônicas e marginais dos

domínios tetiano e gondvânico. Não existe, porém, um consenso entre os autores, no que se refere ao número e distribuição das províncias paleobiogeográficas do Domínio Gondvânico durante o Neopaleozóico. Empregando-se a metodologia proposta por Bambach (1990) nota-se que a Bacia do Paraná poderia ter constituído uma província paleobiogeográfica distinta, no Neopaleozóico, somente após o "tempo" Palermo. Assim, os esquemas disponíveis (e.g., Gonzalez, 1989) envolvendo todo o Neopaleozóico da Bacia do Paraná, "comprimem" temporalmente a informação paleobiogeográfica.

10.2 RECOMENDAÇÕES E ESTRATEGIA

As assembléias de pelecípodes do Neopaleozóico da Bacia do Paraná e de outras bacias da América do Sul fornecem amplo material para estudos da evolução e paleobiogeografia dos invertebrados marinhos do Neopaleozóico. Desse modo, os projetos de pesquisa que serão desenvolvidos no futuro próximo deverão abranger, portanto, uma reavaliação do quadro paleobiogeográfico do continente sul-americano, no Neopaleozóico, levando em conta os seguintes objetivos principais:

- a- obter subsídios para o esclarecimento dos problemas que ainda persistem, relacionados à história evolutiva, paleoecologia e bioestratigrafia dos pelecípodes neopaleozóicos da América do Sul;
- b- desenvolver critérios úteis para o estabelecimento das províncias paleobiogeográficas do Neopaleozóico da América do Sul;

c- elaborar modelos evolutivos para os pelecípodes neopaleozóicos sul-americanos que se desenvolveram em diferentes tipos de bacias (e.g., mares epicontinentais, bacias pericratônicas etc.);

d- desenvolver conceitos básicos e metodologia adequada que possibilitem um melhor emprego das malacofaunas do Gondvana da América do Sul na bioestratigrafia, levando-se em conta as características paleoecológicas dos pelecípodes e sua história tafonômica;

e- desenvolver uma metodologia que permita a aplicação da sistemática filogenética ao estudo dos pelecípodes neopaleozóicos sul-americanos, particularmente da Família Megadesmidae, cujo registro é o melhor e mais completo no documentário Neopaleozóico do Gondvana;

f- aplicar os conceitos básicos desenvolvidos por Stanley (1970, 1972) referentes às relações entre a morfologia das conchas dos pelecípodes, seu habitat e modo de vida no estudo da paleoecologia dos pelecípodes do Paleozóico superior marinho da América do Sul;

g- elaborar critérios para a identificação dos processos bioestratinômicos que atuam na gênese dos depósitos conchíferos neopaleozóicos, úteis para o estabelecimento de modelos de facies tafonômicas;

h- revisar sistematicamente as faunas de pelecípodes marinhos neopaleozóicos da América do Sul, representativas do domínio gondvânico (Subgrupo Itararé, formações Rio Bonito e Palermo, Grupo Passa Dois, Brasil; formações Independência, Mello e

Yaguari; Paraguai e Uruguai; formações Bonete, Sierra de la Ventana e Santa Elena, Précordilheira da Argentina; Formação Taiguati, região subandina da Bolívia) e tetiano (Formação Itaituba, Bacia do Amazonas, Formação Piauí, Bacia do Parnaíba, Brasil; Grupo Copacabana da região subandina e altiplano da Bolívia).

11. SISTEMÁTICA

Classe Pelecypoda Goldfuss, 1820

Subclasse Anomalodesmata Dall, 1889

Ordem Pholadomyoida Newell, 1965

Superfamília Pholadomyacea Gray, 1847

Família Megadesmidae Vokes, 1967

Discussão: A Família Megadesmidae foi proposta em 1967, por H.E. Vokes, para agrupar alguns pelecípodos então incluídos na Família Pachydomidae Fischer, 1887, cujo nome, derivado do gênero *Pachydomus* Morris, 1845 (= *Megadesmus* Sowerby, 1839), não está de acordo com o Artigo 11e do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Contudo, não há um consenso entre os paleontólogos australianos, soviéticos e brasileiros, no que se refere ao número de gêneros que constituem a Família Megadesmidae, havendo pesquisadores que preferem trabalhar com um grande número de gêneros, enquanto outros empregam um número reduzido de nomes. Conforme destaca Astaf'yeva-Urbaytis (1973), o posicionamento desse grupo de formas na sistemática dos pelecípodos, compreende um problema que ainda não está definitivamente solucionado. Até o presente, os megadesmídeos e formas afins foram agrupados em diversas famílias, incluindo:

- Pholadomyidae Fleming, 1828
 Saxicavidae Gray, 1835 (= Hiatellidae Gray, 1824)
 Anatinidae Gray, 1840 (= Laternulidae Hedley, 1918)
 Edmondiidae King, 1850
 *Caelonotidae McCoy, 1855
 Cardiomorphidae Miller, 1877
 Grammysiidae Miller, 1877
 Pholadellidae Miller, 1877
 Palaeoanatinidae Miller, 1877
 Sanguinolitidae Miller, 1877 (= Grammysiidae Miller, 1877)
 Pachydomidae Fischer, 1877
 Mactromyidae Cox, 1929
 *Palaeosaxicavidae Popov, 1957
 Allorismidae Astaf'yeva-Urbaytis, 1963 (= Edmondiidae King, 1850)
 Megadesmidae Vokes, 1967 (nom. correct. Newell, 1969, pro. Megadesmatidae Vokes, 1967, nom. subst. pro. Pachydomidae Fischer, 1887)
 Vacunellidae Astaf'yeva-Urbaytis, 1973

Embora Sowerby (1838) e Morris (1845) tenham sido os primeiros pesquisadores a descreverem pelecípodes australianos hoje referidos à Família Megadesmidae, respectivamente, *Megadesmus* e *Pachydomus* Morris (= *Megadesmus*), foi James Dwight Dana quem realizou o primeiro estudo detalhado dos pelecípodes do neopaleozóico da Austrália, descrevendo vários gêneros que atualmente são incluídos nessa entidade taxonômica.

*As famílias Caelonotidae McCoy e Palaeosaxicavidae Popov não são válidas, pois não estão de acordo com as normas dos Artigos 29, 35b e 63 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Runnegar, 1967).

Em 1847, Dana propôs os gêneros *Astartila*, *Cleobis* (= *Megadesmus*), *Myonia*, *Pyramus*, dentre outros. Em 1849, Dana destacou que *Megadesmus* e *Myonia* são afins ao gênero *Mya* Linné, do qual, inclusive, podem ser predecessores. Tal opinião foi compartilhada também por McCoy (1847). Ele comparou ainda *Notomya* McCoy (= *Pyramus*), com os gêneros *Gresslya* Agassiz e *Pleuromya* Agassiz.

Stoliczka (1870-1871), concordou com as relações estabelecidas por McCoy (1847) e Dana (1849), argumentando que *Notomya* (= *Pyramus*) "parece ser uma das formas mais antigas de *Panopaea*". Stoliczka (1870-1871) elaborou uma detalhada classificação sistemática, referindo *Notomya* (= *Pyramus*), gênero que na sua opinião incluía também *Myonia*, a Família Saxicavidae (= Hiatellidae), juntamente com *Allorisma* King, "*Glycimeris*" da Costa (= *Panopea* Menard) e *Panopea*, dentre outros. Em síntese é esta a classificação de Stoliczka (1870-1871):

Ordem Myonidae Stoliczka, 1870

Família Saxicavidae Swainson, 1835
(= Hiatellidae Gray, 1824)

Gêneros *Allorisma*

"*Glycimeris*" (= *Panopea*)

Notomya (= *Pyramus*)

Panopea

Pyramya Dana

Família Anatinidae Gray, 1840 (= Laternulidae Hedley, 1918)

Gêneros *Chaenomya* Meek

Edmondia

Ordem Lucinaecea (nom. imperf.)

Família Astartidae d'Orbigny, 1844

Gêneros *Astartila*

Pachydomus

Família Solemyidae Adams & Adams, 1857
(1840)

Gêneros *Grammysia*

Sanguinolites

Ao contrário de Stoliczka (1870-1871), de Koninck (1876-1877) posicionou os gêneros *Chaenomya*, *Edmondia*, *Pachydomus* e *Sanguinolites*, dentre outros, na Família Anatinidae. Neumayr (1891), por sua vez, atribuiu *Clarkia* de Koninck (= *Pyramus*) à Ordem Cryptodonta Neumayr (=Subclasse Cryptodonta Neumayr, 1884).

Em 1887, Fischer propôs uma nova família denominada Pachydomidae, na qual incluiu *Myonia*, *Pachydomus* e formas afins.

Uma nova modificação na classificação de Stoliczka (1870-1871) foi introduzida por Etheridge (1892) que referiu *Myonia* e *Pachydomus* à Família ?Saxicavidae. O autor atribuiu ainda *Edmondia*, ?*Chaenomya* e *Sanguinolites* à Família Anatinidae.

Fletcher (1929, 1932) revisou os gêneros *Astartila* e *Myonia* do Neopaleozóico da Austrália, atribuindo este último, à Família Saxicavidae em concordância com Stoliczka (1870-1871) e Etheridge (1892).

Dickins (1956, 1957, 1961, 1963) foi um dos primeiros pesquisadores a observar e discutir as semelhanças entre *Edmondia* e *Astartila*, *Megadesmus*, *Myonia*, *Pachydomus* e *Pachymyonia* Dun. Todas estas formas foram referidas à Família Edmondiidae. O autor destacou, contudo, que as relações desses gêneros dentro da Família

Edmondiidae não são claras, devido ao estado de preservação nem sempre satisfatório de algumas formas.

Newell (1956) apresentou uma nova proposta de classificação para os megadesmídeos, "Primitive Desmodont", criando uma nova família, denominada Pachydomidae para agrupá-los. De acordo com Newell (1956), a nova família pertenceria a Ordem Desmodontida Neumayr, sendo composta por cinco gêneros, cuja forma da concha, ornamentação e a natureza da charneira, sugerem afinidades com pelecípodes viventes (*Panopea* e *Panomya*). Em suma é a seguinte a classificação de Newell (1956):

Ordem Desmodontida Neumayr, 1883

Família Pachydomidae Newell, 1956

Gêneros *Pachydomus* (= *Astartila*)

Myonia (= *Maeonia* Dana,

Pachymyonia)

Pyramus (= *Notomya*, *Pyramia*,
Clarkia)

Cleobis

Waterhouse (1965) elaborou, com base na denticção e musculatura, diagnoses genéricas para *Astartila*, *Megadesmus*, *Myonia*, *Pachymyonia* e *Pyramus*, propondo dois novos gêneros *Globicarina* e *Vacunella*. Segundo Waterhouse (1965), estes gêneros podem ser reunidos em três grupos naturais distintos. O primeiro inclui *Astartila* e *Megadesmus*; o segundo, reúne *Pyramus*, *Notomya* e *Globicarina* e, o terceiro, *Myonia* e *Pachymyonia*. Naquele mesmo ano, Runnegar (1965) dá início a uma série de importantes trabalhos sobre os megadesmídeos, particularmente do Permiano da Austrália. Seguindo

Dickins (1963), o autor atribuiu, com dúvidas, *Astartila* e *Megadesmus* à Família Edmondiidae.

Runnegar (1966) incluiu *Astartila*, *Megadesmus*, *Myonia*, *Pleurikodonta*, *Pyramus* e *Vacunella*, na Família Pholadomyidae, tendo em vista o número e arranjo dos músculos pediais e dos músculos acessórios, e as afinidades entre *Vacunella* e *Pholadomya*. Runnegar (1966) criticou as classificações anteriores que atribuem esses gêneros às famílias Pachydomidae e Edmondiidae. De acordo com o autor, esses gêneros são colocados em diferentes famílias, pois sua classificação tem sido fundamentada em atributos morfológicos que estão relacionados com o modo de vida do animal, não representando necessariamente um grupo monofilético. As relações filogenéticas "reais", de outro lado, poderiam ser indicadas pelos músculos acessórios, número e disposição dos músculos pediais e pelas características da charneira (Runnegar, 1966). Entretanto, as diferenças na forma da concha, profundidade do sinus palial e, possivelmente, no grau de fusão dos lobos do manto, são importantes para atribuir as formas escavadoras rasas e profundas a duas subfamílias distintas (Runnegar, 1966). Dessa forma, a classificação proposta por Runnegar (1966) ficou assim constituída:

Subclasse Anomalodesmata Dall, 1889

Ordem Pholadomyoida Newell, 1965

Superfamília Pholadomyacea Fleming, 1828

Família Pholadomyidae Fleming, 1828

Subfamília Pholadomyinae Fleming, 1828

Gêneros *Pholadomya*

Chaenomya

Vacunella

?*Wilkingia*

Subfamília Pachydominae Fischer, 1887

Gêneros *Megadesmus*

Astartila

Pleurikodonta

Pyramus

Myonia

Família Edmondiidae King, 1850

Gênero *Edmondia*

Waterhouse (1966) discutiu a validade dos gêneros permianos da Família Pachydomidae Fischer. Com base nas similaridades dos músculos pediais anteriores, na charneira e na estrutura ligamentar, ele agrupou *Astartila*, *Cleobis*, *Edmondia*, *Globicarina*, *Myonia*, *Notomya*, *Pachymyonia*, *Pleurikodonta*, *Pyramus* e *Scaldia*, na Família Edmondiidae, contrariando a classificação de Runnegar (1966). De acordo com Waterhouse (1966) a Família Edmondiidae compreenderia duas subfamílias: a) Subfamília Edmondiinae, que reuniria *Edmondia*, *Myonia* e *Pachymyonia*, e b) Subfamília Pachydominae, que incluiria *Astartila*, *Cleobis*, *Globicarina*, *Notomya*, *Pleurikodonta*, *Pyramus* e *Scaldia*.

Em sua monografia sobre os pelecípodes desmodontes (=megadesmídeos) do Permiano da Austrália Oriental, Runnegar (1967) mantém sua classificação de 1966, argumentando que as maiores objeções à classificação de Waterhouse (1966) se referem à separação artificial dos gêneros *Megadesmus*, *Myonia* (= *Pachymyonia*) e *Pyramus*. O autor voltou a destacar que as similaridades na forma, ornamentação, ligamento e no número de cicatrizes dos músculos

pediais, bem como a presença dos músculos acessórios indicam que *Astartila*, *Megadesmus*, *Myonia*, *Pyramus* e *Vacunella* são formas aparentadas que diferem de *Edmondia*, pela ausência, na charneira, de uma placa lamelar interna ou "ossículo".

Runnegar (1968) apresentou um estudo detalhado do ligamento de *Megadesmus* e *Pyramus*. O autor notou que a estrutura referida por Waterhouse (1966) como sendo uma pontuação interna do ligamento ("inner ligament pit"), e utilizada por ele para agrupar *Edmondia* e os megadesmídeos em uma mesma família, correspondia a uma pequena área da camada externa anterior ("anterior outer layer") do ligamento opistodético dos megadesmídeos. Assim, tal estrutura estaria relacionada com a pontuação interna "verdadeira" do ligamento, reforçando a separação entre *Edmondia* e os megadesmídeos (Runnegar, 1967, 1968).

Novas modificações na sistemática dos megadesmídeos foram introduzidas por Waterhouse (1969a) em seu estudo sobre *Megadesmus*, *Myonia*, *Vacunella* e formas afins, do Permiano da Nova Zelândia. Com base nos músculos pediais e dentição, o autor agrupou essas formas em três subfamílias distintas (Edmondiinae, Pachydomynae, Astartilinae), pertencentes à Família Edmondiidae. Waterhouse (1969a) insiste, entretanto, na presença, em alguns gêneros, de um ligamento interno que demonstraria sua relação com os edmondiídeos. Sua classificação pode ser expressa do seguinte modo:

Família Edmondiidae King, 1850

Subfamília Edmondiinae King, 1850

Gêneros *Edmondia*

Myonia

Myofossa Waterhouse

Pachymyonia

Subfamília Chaenomyinae Waterhouse, 1969a

Gêneros *Oblicarina*

Vacunella

Subfamília Pachydominae Fischer, 1887

Gêneros *Globicarina*

Megadesmus

Notomya

Pyramus

Subfamília Astartilinae Waterhouse, 1969a

Gêneros *Astartila*

Pleurikodonta

Em um novo artigo publicado em 1969, Waterhouse destaca que a classificação de Runnegar (1966, 1967) deveria ser abandonada, pois está fundamentada em uma interpretação errônea de *Pholadomya*. Segundo Waterhouse (1969b), há grandes diferenças na ornamentação, na charneira e, provavelmente, na estrutura da concha entre *Pholadomya* e *Myonia* e *Megadesmus*. Dessa forma, *Myonia* deve ser referida à Família Edmondiidae, enquanto *Astartila*, *Megadesmus*, *Notomya* e *Pyramus*, devem ser incluídos na Subfamília Pachydominae, pois possuem um dente na valva direita (Waterhouse, 1969b).

Segundo Newell (1969, *in* Moore et al., 1969), a Família Megadesmidae seria composta por *Astartila*, *Casterella*, ?*Crassiconcha*, *Megadesmus*, *Myonia* e *Pyramus*, além dos subgêneros *A.* (*Astartila*), *M.* (*Myonia*) e *M.* (*Pachymyonia*). Outros gêneros, entretanto, que foram mais tarde referidos por Runnegar & Newell (1971) a essa família, são atribuídos, com dúvidas, à Superfamília Tellinacea de Blainville. E o caso, por exemplo, de *Jacquesia*, *Holdhausiella* Mendes (= *Jacquesia*) e *Maackia* que foram colocados em

sinonímia com *Terraia*. Alguns autores (Chavan & Seyssel, 1969, in Moore et al., 1969), por sua vez, incluíram *Plesiocyprinella*, o megadesmideo mais comum do Grupo Passa Dois, na Família Mactromyidae Cox, ao que tudo indica, com base nas características da charneira.

Em 1970, Astaf'yeva-Urbaytis inicia os estudos dos megadesmideos e formas afins do Neopaleozóico da URSS. Astaf'yeva-Urbaytis (1970) agrupou os pelecípodes das famílias Megadesmidae e Edmondiidae na Superfamília Edmondiacea, devido às similaridades na musculatura e no ligamento.

Na sua revisão sistemática dos pelecípodes do Grupo Passa Dois, Bacia do Paraná, Runnegar & Newell (1971) analisaram as relações de parentesco, de *Casterella*, *Ferrazia*, *Jacquesia* e *Plesiocyprinella*. Com base particularmente nas características da charneira, Runnegar & Newell (1971) concluíram que essas formas devem ser referidas à Família Megadesmidae.

Wass (1972) constatou a presença na musculatura anterior de *Astartila*, do retrator e do protrator pedial. Como essas feições morfológicas são consideradas por Runnegar (1965, 1966, 1967) características de *Megadesmus*, Wass (1972) argumentou que não há razões para que *Astartila* e *Megadesmus* sejam colocados em subfamílias diferentes, pois as similaridades na musculatura indicariam fortes relações de parentesco entre elas, não havendo necessidade de se propor uma nova subfamília (Astartillinae), conforme sugerido por Waterhouse (1969a). A semelhança entre a musculatura anterior de exemplares de *Astartila clossi*, descritos neste documento, com o material de Wass (1972), reforça a classificação de Runnegar (1965).

Astaf'yeva-Urbaytis (1973) destacou que devido às afinidades entre os edmondiídeos, megadesmídeos e foladomídeos, indicada pela estrutura da concha, estes devem ser reunidos na Ordem Pholadomyoidea. Contudo, os foladomídeos e os edmondiídeos devem ser atribuídos a diferentes superfamílias (Pholadomyacea, Edmondiacea). Essa última incluiria também a Família Megadesmidae. Nota-se pois, que a classificação da autora não difere essencialmente da apresentada por Waterhouse (1966, 1969a). As maiores modificações introduzidas por Astaf'yeva-Urbaytis (1973) na sistemática do grupo, referem-se à atribuição de *Myonia* e *Vacunella* a uma nova família, denominada Vacunellidae. De acordo com ela, a proposição dessa nova família justifica-se tendo em conta a diferença entre *Myonia* e os outros megadesmídeos e sua similaridade com *Vacunella*, especialmente no que tange à forma da concha e natureza da musculatura. Em síntese é esta a classificação de Astaf'yeva-Urbaytis (1973):

Ordem Pholadomyoidea Newell, 1965

Superfamília Edmondiacea King, 1850

Família Megadesmidae Vokes, 1967

Gêneros *Astartila*

Cardiomorpha de Koninck

Casterella

Megadesmus

Pyramus

Superfamília Pholadomyacea Gray, 1828

Família Vacunellidae Astaf'yeva-Urbaytis,
1973

Gêneros *Chaenomya*

Myonia

Oblicarina

Vacunella

Coube a Runnegar & Newell (1974) demonstrar que o suporte muscular em forma de sulco ("muscle-bearing furrow") da charneira de *Edmondia*, não era um sulco ligamentar, conforme sugerido por Waterhouse (1969b). Esta estrutura possui na sua superfície ventral uma fileira de inserções musculares em forma de círculo que, provavelmente, representam o local de fixação das brânquias ou da massa visceral do animal (Runnegar & Newell, 1974). Tais feições morfológicas estão ausentes nos representantes das famílias Grammysiidae Miller e Megadesmidae. Assim, Runnegar & Newell (1974) rejeitam os argumentos de Waterhouse (1969b) para incluir os megadesmídeos em quatro subfamílias separadas. Segundo Runnegar & Newell (1974), apenas *Edmondia*, *Allorisma*, *Cardiomorpha* e *Scaldia* pertenceriam à Família Edmondiidae.

Runnegar (1974) realizou um exaustivo estudo sobre os pelecípodes fósseis da Subclasse Anomalodesmata, referindo todos os pelecípodes dessa subclasse que possuem ligamento externo, opistodético, à Superfamília Pholadomyacea. Esta, por sua vez, seria composta por quatro famílias paleozóicas (Chaenomyidae Waterhouse, Edmondiidae, Grammysiidae, Megadesmidae). O autor voltou a destacar que a principal diferença entre os pelecípodes da Família Edmondiidae, Grammysiidae e Megadesmidae, refere-se à presença nos edmondiídeos de uma placa interna na charneira ("inner hinge plate"). A classificação de Runnegar (1974) para os pelecípodes da Subclasse Anomalodesmata do Paleozóico pode ser assim expressa:

Subclasse Anomalodesmata Dall, 1889

Ordem Pholadomyoida Newell, 1965

Superfamilia Pholadomyacea Gray, 1828

Familia Chaenomyidae Waterhouse, 1969a

Gêneros *Chaenomya*

Argyromya Fischer

Cosmomya Holdhaus

Osteomya Moesch

Familia Edmondiidae King, 1850

Gêneros *Edmondia*

Allorisma

Cardiomorpha

Scaldia

Familia Grammysiidae S.A. Miller, 1877

Gêneros *Grammysia*

Cimitaria Hall & Whitfield

Cuneamya Hall & Whitfield

Grammysioidea Williams & Breger

?*Grammysiopsis* Chernyshev

Pholadella Hall

Protomya Hall

Rhytimya Uerich

?*Sanguinolites* McCoy

Sedgwickia McCoy

?*Sphenotus* Hall

Familia Megadesmidae Vokes, 1967

Gêneros *Megadesmus*

Astartila

Australomya Runnegar

Casterella

?*Crassiconcha* Nechaev

Ferrazia

Jacquesia

Myonia

?*Pachymya* Sowerby
Plesiocyprinella
Pyramus

Em um novo trabalho, Astaf'yeva-Urbaytis (1976) mantém a classificação proposta em 1973, referindo *Myonia* à Família Vacunellidae.

Hami & Kase (1977) publicaram um catálogo sobre os pelecípodes fósseis do Japão. Os autores seguiram, para os pelecípodes da Subclasse Anomalodesmata, a sistemática empregada por Nakazawa & Newell (1968), que atribuem *Vacunella* à Família Pholadomyidae.

Waterhouse (1980) estudou novamente os pelecípodes permianos da Nova Zelândia, atribuindo *Myonia* e *Pyramus* a famílias distintas, Edmondiidae e Megadesmidae, respectivamente. O autor considerou, ainda, *Australomya* como sinônimo de *Myonia*.

Morton (1985) realizou um amplo estudo sobre os pelecípodes viventes da Subclasse Anomalodesmata, discutindo aspectos da sua história evolutiva e radiação adaptativa. No que concerne a classificação dos pelecípodes da Superfamília Pholadomyacea, nenhuma modificação foi introduzida em relação ao trabalho de Runnegar (1974).

Uma nova subfamília denominada Myoniinae foi proposta por Waterhouse (1987) para agrupar *Myofossa*, *Myomedia* Waterhouse, *Myonia* e *Pachymyonia*. De acordo com Waterhouse (1987), a nova subfamília pertenceria à Família Edmondiidae.

Mais recentemente, Waterhouse (1988) e Astaf'yeva-Urbaytis (1988, 1990) publicaram trabalhos envolvendo pelecípodes

megadesmídeos, porém, ao nível de família não foram introduzidas alterações na sistemática do grupo.

Conforme demonstrado anteriormente, não há um consenso entre os diversos pesquisadores que estudaram as relações filogenéticas dos megadesmídeos e formas afins. Isto se deve, em grande parte, ao tipo de evolução apresentada pelos pelecípodes da Subclasse Anomalodesmata. De acordo com Runnegar (1974) e Runnegar & Newell (1974), esses pelecípodes apresentam, principalmente, a partir dos últimos dois terços do Fanerozóico, uma evolução mútua, porém, lenta, com diversos grupos evoluindo de forma paralela, ocupando habitats com estratégias semelhantes (fig. 56). Além disso, verifica-se durante o Paleozóico uma gradação morfológica entre as formas escavadoras rasas e profundas (Runnegar, 1974) (fig. 56). Desta forma, uma classificação para esses pelecípodes, ao nível de família, deve separar os gêneros convergentes (homeomorfos) e unir apenas aqueles com parentesco filogenético (Runnegar & Newell, 1974). No caso dos megadesmídeos, as afinidades entre as formas escavadoras rasas e profundas poderiam ser indicadas pelos músculos pediais acessórios descritos por Runnegar (1966, 1967), e que são aparentemente as únicas "feições especializadas" desses pelecípodes. Infelizmente, porém, estas estruturas nem sempre estão preservadas. Na presente tese é utilizada a classificação proposta por Runnegar (1974).

Figura 56 - Esquema evolutivo de pelecipodes escavadores da Subclasse Anomalodesmata, segundo Runnegar (1974).

Gênero *Astartila* Dana, 1847

Espécie-tipo. *Astartila intrepida* Dana (1847, p.155); por designação de Stoliczka (1871, p. xix).

Astartila clossi sp. n.

Est. 1, figs. 4-13

Holótipo: GP/1E-1285; localidade-tipo: afloramento situado a 8 km a oeste de São Sepé, Rio Grande do Sul; estrato-tipo: Formação Palermo.

Parátipos: GP/1E-1280, GP/1E-1284, GP/1E-3909.

Epíteto específico. Espécie dedicada ao Prof. Dr. Darcy Closs, coletor dos espécimes.

Diagnose. Concha oval; margem dorsal moderadamente encurvada; margem ventral convexa; carena umbonal nítida; valva direita com um pequeno dente cardinal.

Descrição. Concha de dimensões reduzidas com comprimento variando de 09 mm a 22 mm, equivalve, inequilátera, de contorno oval. Margem ventral convexa; bordo anterior arredondado; margem dorsal moderadamente encurvada; carena umbonal nítida. Umbo proeminente, prosógiro, subanterior; lúnula ausente, escudo pouco definido; ligamento externo, opistodético, parivincular.

Charneira da valva direita com um pequeno dente cardinal, situado abaixo do umbo, que se acomoda em uma fosseta rasa na valva esquerda. Tanto o dente como a fosseta, derivam de uma dobra em forma de "S" da margem cardinal.

Músculos adutores subiguais; cicatriz do adutor anterior oval, pequena, nitidamente impressa, suportada posteriormente por um espessamento da parede da concha "butress ridge", posicionado a cerca de 35° da margem cardinal; cicatriz do retrator pedial anterior, oval, profundamente marcada. Junto à margem superior do adutor anterior ocorre uma pequena impressão que poderia corresponder à cicatriz do protator pedial anterior. Porém, como a margem do adutor anterior é comumente lobada, é possível que aquela estrutura corresponda a um desenvolvimento exagerado de um lobo. Cicatriz do adutor posterior, oval, fracamente marcada; impressão dos músculos pediais posteriores, não observada. Linha palial estreita, contínua, integropaliada, situada próximo da margem das valvas. A ornamentação é constituída por finas linhas de crescimento que são irregularmente espessadas.

Dimensões (mm)

Moldes internos

Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GP/1E-1285 (v.c.)*	19	13	68
GP/1E-1280 (v.e.)	16	14	87,5
GP/1E-3909A (v.e.)	22	15	68
GP/1E-1284 (v.d.)	20	-	-

* v.c.- valva conjugada; v.d.- valva direita; v.e.- valva esquerda.

Discussão. *Astartila clossi* é o elemento predominante na malacofauna de São Sepé, sendo a primeira espécie desse gênero descrita nos depósitos neopaleozóicos do Brasil.

Trata-se de uma concha de dimensões reduzidas, principalmente quando comparada com as da Austrália (fig. 57). Na sua morfologia geral, assemelha-se a *Astartila elegans* Runnegar, 1965, diferindo por apresentar charneira com dente mais proeminente e cicatriz do adutor anterior menor. Ainda em relação a outras espécies do gênero, tais como *Astartila intrepida* Dana e *Astartila cythera* Dana, a concha de São Sepé distingue-se por apresentar forma não tão ovalada e menor convexidade.

Dickins (1956) e Runnegar (1965), tendo em vista a similaridade na forma e na musculatura, entre as diversas espécies australianas de *Astartila*, utilizaram a ornamentação como um dos critérios básicos para distinção específica. A ornamentação da espécie de São Sepé, difere daquela conhecida nas espécies australianas, cuja superfície externa da concha pode estar recoberta por lamelas de crescimento regulares e imbricadas, por lamelas concêntricas irregulares ou por costelas radiais (Runnegar, 1965).

Alguns exemplares de *Astartila clossi* possuem, aparentemente, a impressão do protator anterior separada do retrator pedial. Estas características não são observadas na maioria das espécies de *Astartila* do Neopaleozóico da Austrália, estando presentes apenas em *Astartila* sp. (Wass, 1972).

A forma geral de *Astartila clossi* lembra *Casterella gratiosa* da Formação Corumbataí. As principais diferenças estão relacionadas com as maiores dimensões de *Casterella gratiosa* (fig.

58), maior grau de alongamento da concha, presença de uma descontinuidade sifonal nitida e porção anterior mais desenvolvida. Além disso, *Casterella gratiosa* possui linha palial com um sinus pequeno (Mendes, 1952a), diferentemente de *Astartila clossi* que tem linha palial integropaliada. As charneiras das duas espécies são semelhantes apresentando um dente do tipo megasdesmídeo, pouco desenvolvido, na valva direita. A ornamentação constituída por linhas de crescimento irregulares é outro ponto de similaridade entre as duas formas.

Gênero *Megadesmus* Sowerby, 1838

Espécie-tipo. *Megadesmus globosus* Sowerby (1838, p.15, pl. 1, figs. 1, 2); por designação de Woodward (1854, p. 262).

Megadesmus bortoluzzii sp. n.

Est. 2, fig. 5

Holótipo: GP/1E-3909B; localidade-tipo: afloramento situado a 8 km a oeste de São Sepé, Rio Grande do Sul; estrato-tipo: Formação Palermo.

Epíteto específico. Nome em homenagem ao Prof. Dr. Carlos Alfredo Bortoluzzi, coletor da amostra.

Diagnose. Concha pequena, equivalve, assimétrica, triangular. Carena posterior nitida, escudo bem definido. Umbo volumoso, situado anteriormente.

Figura 58 - Gráfico de dispersão altura x comprimento de:
 ● *Astartila clossi* e ○ *Casterella gratioiosa*.

Descrição. Pelecípode de concha pequena, com 23 mm de comprimento e 19 mm de altura, equivalve, inequilátera, de contorno nitidamente triangular. A concha é bem inflada, principalmente na porção mediana; o umbo é volumoso ("giboso"), encurvado, situado na porção anterior da concha. Margem ventral ligeiramente convexa; bordo anterior arredondado, pouco desenvolvido; margem dorsal retilínea; carena umbonal bem definida, formando um ângulo pronunciado na margem posterior. Escudo bem marcado, lúnula aparentemente ausente. Ligamento externo, opistodético, parivincular. Charneira e musculatura não observadas. Ornamentação desconhecida.

Dimensões (mm)

Molde interno

Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GP/1E-3909B (v.e.)	23	19	82,6

Discussão. *Megadesmus* é um pelecípode típico do Permiano marinho da Austrália. Sua ocorrência nos depósitos neopalezóicos da América do Sul estava restrita, até o momento, a porção inferior do Grupo Tepuel (Eocarbonífero), da Patagônia Central, Argentina (Gonzalez, 1977). Portanto, este é o primeiro registro desse gênero na Bacia do Paraná. Infelizmente, porém, a comparação entre a espécie da Formação Palermo e as da Argentina e do Neopaleozóico da Austrália tem caráter preliminar, desde que sua morfologia interna não é conhecida.

A forma da concha de *Megadesmus bortoluzzii* assemelha-se a de *Megadesmus nobilissimus* e *Megadesmus gryphoides*, embora seja muito menor (fig. 59). Da mesma forma que *Megadesmus nobilissimus* a

Figura 59 - Gráfico de dispersão altura x comprimento de:
 ● *Megadesmus gryphoides*, ▲ *M. nobilissimus*, ■ *M. bortoluzzii*,
 ○ *Plesiocyprinella carinata*, △ *Ferrazia cardinalis*.

espécie da Formação Palermo possui um escudo estreito, bem definido e paralelo às ninfas ligamentares. Já em *Megadesmus gryphoides* o escudo não está presente. Ainda em relação às espécies australianas, ambas possuem umbo mais alto e volumoso, margem ventral com um sinus lateral raso, sendo mais infladas que a espécie brasileira.

No que se refere a *Megadesmus?* sp. do Grupo Tepuel, Argentina, sua comparação com *Megadesmus bortoluzzii* é problemática, tendo em vista o estado fragmentário dos espécimes descritos por Gonzalez (1977).

De acordo com Runnegar (1965), o gênero *Megadesmus* é similar à *Astartila*, do qual difere apenas na forma da concha, tamanho e musculatura pedial. Embora a concha de *Megadesmus bortoluzzii* possua dimensões semelhantes às de *Astartila clossi*, nesta espécie as margens dorsal e ventral são ligeiramente sub-paralelas, o escudo é pouco nítido. O umbo é menos proeminente e a concha é menos inflada.

A forma geral de *Megadesmus bortoluzzii* lembra a de *Plesiocyprinella carinata* do Grupo Passa Dois, da Bacia do Paraná. Ambas apresentam carena umbonal bem marcada e forma triangular. Contudo, nos moldes internos a carena umbonal de *Plesiocyprinella carinata* é mais angulosa do que a de *Megadesmus bortoluzzii*. Além disso, *Plesiocyprinella carinata* tem a margem anterior bem desenvolvida e escudo ausente. Raros espécimes exibem, também, uma fenda comissural ("siphonal gape") pouco desenvolvida. Tal estrutura não foi verificada em *Megadesmus bortoluzzii*.

Gênero *Jacquesia* Mendes, 1944

Espécie-tipo. *Myophoriopsis brasiliensis* Reed (1929, est. 5, p.73); por designação de Runnegar & Newell (1971, p.38).

Jacquesia guataensis sp. n.

Est. 2, fig. 4

Holótipo: GP/1E-3902; localidade-tipo: afloramento situado a 8 km a oeste de São Sepé, Rio Grande do Sul; estrato-tipo: Formação Palermo.

Epíteto específico. Latinizado de Guatá, alusivo à unidade geológica de mesmo nome.

Diagnose. Concha pequena, alongada, inflada, margem ventral e dorsal subparalelas, umbo baixo, lúnula bem marcada, carena umbonal nítida.

Descrição. Pelecípode de concha pequena, com comprimento de 26 mm e altura de 13 mm, equivalve, inequilátera; inflada. Concha alongada, posteriormente expandida; com um sulco muito raso, provocando uma ligeira sinuosidade na margem ventral. As margens lateral e dorsal são subparalelas; carena umbonal bem marcada. Umbo baixo, incóspuo no molde interno; lúnula nítida, escudo aparentemente presente. Ligamento opistodético, externo, parivincular. Charneira e musculatura desconhecida. Ornamentação não observada.

Dimensões (mm)

Molde interno

Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GP/1E-3902 (v.e.)	26	13	50

Discussão. O gênero *Jacquesia* foi proposto por Mendes (1944) para pelecípodes do Grupo Passa Dois anteriormente atribuídos por Holdhaus (1918) ao gênero *Sanguinolites* e por Reed (1929, 1932b, 1935) aos gêneros *Myophoria* von Munster, *Myophoriopsis* von Woehrmann e *Terraia*. Até o início da década de 1980, o gênero *Jacquesia* era conhecido apenas na Bacia do Paraná. Cooper & Kensley (1984), porém, registraram *Jacquesia* na Formação Waterford, Bacia do Karoo, África do Sul, ampliando a sua distribuição paleobiogeográfica. Contudo, sua distribuição estratigráfica estava restrita, ainda, às litologias equivalentes às do Grupo Passa Dois, mais especificamente das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí. Assim, a ocorrência do gênero *Jacquesia* na Formação Palermo amplia, consideravelmente, sua distribuição estratigráfica. Entretanto a atribuição do pelecípode de São Sepé ao gênero *Jacquesia* não é segura, pois ele exibe também feições semelhantes às de *Myonia*. Contudo, por ser um exemplar único seria prematuro atribuí-lo a um desses dois gêneros, já que as suas feições musculares não são conhecidas.

A semelhança entre o gênero *Jacquesia* e *Myonia* já foi apontada por Runnegar & Newell (1971), sendo a sua distinção feita principalmente com base na forma da porção anterior, na denticção e na posição do umbo. No gênero *Jacquesia*, por exemplo, a porção anterior da concha é bem mais desenvolvida do que em *Myonia*, sendo sua charneira provida de um dente do tipo megadesmideo na valva

direita. A charneira de *Myonia*, por outro lado, é tida como edentelosa (Runnegar, 1967; Runnegar & Newell, 1971). Contudo, Rocha-Campos (1970a) constatou a presença de uma saliência ou dobra na charneira de *Myonia tayoensis* e *Myonia? costata*, semelhante a um dente cardinal, o que aproxima ainda mais os dois gêneros.

Runnegar & Newell (1971) reuniram no gênero *Jacquesia*, formas pertencentes aos gêneros *Holdhausiella* e *Favalia* Mendes, demonstrando que as diferenças entre essas formas, ou seja, grau de alongamento da concha, maior ou menor achatamento das valvas e a presença ou ausência de um dente bem definido, são importantes a nível específico, não sendo suficientes para distinguir gêneros diferentes. Porém, Maranhão (1986) sugere que *Jacquesia* e *Holdhausiella* sejam mantidos como dois gêneros distintos.

A forma da concha e a carena umbonal bem definida são características que aproximam *Jacquesia guataensis* de *Myonia tayoensis* da Formação Rio Bonito. No entanto, a espécie de Taió, SC, é bem maior. Em relação à *Myonia? costata*, também da assembléia de Taió, a espécie da Formação Palermo difere não apenas pelo seu tamanho reduzido, mas por apresentar margem ventral retilínea, produzindo um contorno mais alongado em *Jacquesia guataensis*. Diferenças na curvatura das margens ventral e dorsal, e a porção anterior mais desenvolvida distingue *Jacquesia guataensis* de *Myonia riograndensis* da assembléia de São Sepé. Entretanto, as duas espécies possuem pequenas dimensões e carena umbonal bem marcada.

As características morfológicas de *Jacquesia guataensis* concordam muito bem como as de *Jacquesia elongata* (Holdhaus) da parte média da Formação Corumbataí, principalmente, no que se refere

ao alongamento da concha e posição da carena umbonal. A espécie de São Sepé, porém, é maior, mais inflada e possui lúnula bem definida.

A posição do umbo em relação ao comprimento total da concha e à porção anterior relativamente bem desenvolvida são caracteres semelhantes àqueles observados em *Jacquesia arcuata* (Mendes). Esta, porém, é menor, pouco inflada, tendo carena umbonal indistinta.

Gênero *Pyramus* Dana, 1847

Espécie-tipo. *Pyramus myiformis* Dana (1847, p.157); por designação de Newell (1956, p.7).

Pyramus cf. *P. cowperesioides* (Mendes, 1962)

Est. 2, figs. 7-12

Holótipo: GP/1E-1270; localidade-tipo: afloramento situado a 8 km a oeste de São Sepé, Rio Grande do Sul; estrato-tipo: Formação Palermo.

Parátipos: GP/1E-1302, GP/1E-1303.

Diagnose. Concha de forma oval; umbo baixo, inconspicuo; valva direita com um dente cardinal; superfície interna das valvas marcadas por estriações radiais.

Descrição. Pelecípode de contorno oval, pequeno, com comprimento variando de 20 mm a 26 mm, inequilátero. Margem ventral convexa; bordo anterior arredondado; margem dorsal ligeiramente convexa. Superfície externa da concha sem angularidades ou carenas. Umbo baixo, prosógiro, inconspícuo; escudo pequeno, estreito, pouco desenvolvido; lúnula aparentemente ausente. Ligamento externo, opistodético, parivincular.

A charneira da valva direita exhibe uma pequena projeção odontóide, situada logo abaixo do bico, à maneira de um dente cardinal. Impressão do músculo adutor anterior, oval, pequena, bem marcada, marginada posteriormente por uma crista pouco elevada ("buttress ridge"), estreita, localizada a 28° da margem cardinal. A cicatriz do protator pedial anterior é bem definida, situada junto do adutor anterior; marca do retrator pedial anterior subcircular, fortemente impressa, posicionada logo acima do protator pedial. Cicatriz do adutor e do retrator pedial posterior não observada. Linha palial pouco visível, aparentemente integropaliada.

Ornamentação constituída por finas linhas de crescimento, mais nítidas junto à margem da concha. Os moldes internos exibem, ainda, uma espécie de estriação que se irradia do umbo e cobre, com maior ou menor intensidade, boa parte da superfície interna das valvas. Além disso, dobras baixas e concêntricas também são observadas. A estriação radial pode estar relacionada, entretanto, à estrutura interna da concha.

Dimensões (mm)

Moldes internos

Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GP/1E-1270 (v.d.)	26	20	77
GP/1E-1302 (v.e.)	-	18	-
GP/1E-1303 (v.e.)	24	15	62,5

Discussão. Mendes (1962), estudando pelecípodes da Formação Corumbatai, ocorrentes em oólito silicificado, da região de Angatuba, SP, descreveu uma nova espécie denominada *Angatubia cowperesioides*, muito semelhante à *Cowperesia anceps*. Posteriormente, Runnegar & Newell (1971) incluíram *Angatubia* e *Cowperesia* como sinônimos de *Pyramus*. Esta classificação taxonômica, entretanto, tem sido adotada apenas em parte pelos autores subsequentes (Simões & Fittipaldi, 1987).

Segundo Runnegar & Newell (1971), *Cowperesia* assemelha-se à *Pyramus* na forma, ornamentação e principalmente na estrutura da charneira. Os espécimes australianos são, contudo, maiores, possuem lúnula e escudo pouco definidos e sinus palial menos profundo. Além disso, todos os espécimes apresentam cicatriz do elevador palial e são lateralmente menos comprimidos.

Angatubia, por sua vez, é extremamente similar a *Pyramus*, porém, os aspectos da musculatura e da estrutura de sua charneira são praticamente desconhecidos. Mendes (1962, p.46, fig. 3), na descrição de *Angatubia cowperesioides*, entretanto, identificou e ilustrou uma pequena calosidade na valva direita, abaixo do umbo, que se acomoda em uma depressão na valva esquerda. O exame do holótipo e dos parátipos de *Angatubia cowperesioides* depositados na Coleção Científica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia

do IG/USP, mostra que a charneira está relativamente desgastada, sendo difícil identificar sua estrutura original. Runnegar & Newell (1971) já haviam notado este problema, porém, de acordo com eles, quando os caracteres morfológicos disponíveis são utilizados, fica difícil separar *Angatubia* dos espécimes de *Pyramus* que apresentam charneira com dentes pouco desenvolvidos. Realmente, esta interpretação parece correta, já que a forma, a ornamentação e particularmente a estrutura ligamentar de *Angatubia* são similares às de *Pyramus*. Dessa forma, até que se consigam dados mais consistentes, a sinonímia proposta por Runnegar & Newell (1971), pode ser provisoriamente aceita.

No que diz respeito à espécie de São Sepé, sua forma, musculatura e dentição, possibilitam incluí-la em *Pyramus*. Quanto às outras espécies do gênero, nota-se que a de São Sepé é externamente similar à *Pyramus cowperesioides* diferindo apenas por ser maior e mais obesa (fig. 80).

Pyramus mendesi (Petri & Fúlfaro, 1966), comb. n.

Est. 2, figs. 2, 3

Sinonímia. *Guiratingia mendesi* Petri & Fúlfaro, 1966, p.76, est. 1, figs. 8-11; Rocha-Campos, 1967a, p.62, 91; Schneider et al., 1974, p.54; Petri & Fúlfaro, 1983, p.127; Schobbenhaus et al., 1984, p. 344; Simões & Fittipaldi, 1988, p. 20.

Figura 80 - Gráfico de dispersão altura x comprimento de: ● *Pyramus cowperesiodes* e ▲ *Pyramus cf. P. cowperesiodes*.

Material-tipo. Petri & Fúlfaro (1966, p.77) informam que estudaram cerca de 100 exemplares de *Pyramus mendesi*, indicando como tipo o exemplar GP1T/7-1017. Os autores ilustraram, na página 78, quatro exemplares sem mencionarem os seus números de coleção. No exame do material depositado na Coleção Científica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do IG/USP foram localizados apenas três exemplares, não tendo sido encontrado o holótipo (GP1T/7-1017). Contudo, seguindo as normas e recomendações do Artigo 75 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1985), não é aqui designado nenhum neótipo.

Descrição. Concha muito pequena, comprimento máximo 6,5 mm, oval, equivalve, ligeiramente equilátera; sem fendas comissurais. Margem anterior amplamente convexa, margem ventral encurvada, margem dorsal reta, margem posterior truncada. Umbo prosógiro, pequeno, baixo, centripeto; escudo aparentemente ausente; lúnula presente, porém, pouco definida. Ligamento externo, opistodético, parivincular, suportado por ninfas curtas. Superfície externa ornamentada por finas linhas de crescimento, regulares, concêntricas, menos frequentes na região dorsal.

Charneira da valva direita com um dente cardinal triangular, forte, inclinado, situado abaixo do umbo, charneira da valva esquerda com uma fosseta triangular; dentes laterais ausentes.

Impressão dos músculos adutores subiguais, pequenas, situadas em posição elevada junto à margem da concha. Cicatriz do adutor anterior ligeiramente oval, com as margens lobadas, sendo delineada posteriormente por um espessamento da parede da concha

("butress ridge"). Impressão do adutor posterior oval, ligeiramente maior do que a do adutor anterior, pouco marcada. Cicatriz do protrator anterior localizada na margem dorsal do adutor anterior; impressão do retrator pedial anterior e posterior bem definida. Superfície interna da valva aparentemente marcada por pontuações musculares que se irradiam do umbo, limitadas à área interna da linha palial. Cicatrizes dos músculos "a", "b" e "ava" ausentes. Linha palial estreita, contínua, sem sinus palial, afastada da margem ventral da concha.

Discussão. O gênero *Guiratingia* foi proposto por Petri & Fúlfaro (1966), para designar pequenos pelecípodes semelhantes a *Cowperesia* (= *Pyramus*) da Formação Corumbataí. Embora estes pelecípodes sejam conhecidos desde meados da década de 1960, os mesmos não foram objeto de qualquer revisão taxonômica.

A análise do material tipo, mostrou a existência de uma série de características morfológicas (e.g., dentição, ligamento), que permitem inclui-lo na Família Megadesmidae.

Pyramus mendesi assemelha-se às espécies de *Pyramus* do Neopaleozóico do Brasil e da Austrália, na forma, na ornamentação, no ligamento, na estrutura da charneira e no arranjo da musculatura. A espécie brasileira difere daquelas do Gondvana da Austrália, entretanto, pelo seu tamanho bastante reduzido (fig. 61), acentuada compressão lateral, pela ausência da cicatriz do elevador pedial, por apresentar linha palial afastada da margem ventral da concha e por possuir um "rebordo plano" situado externamente à linha palial. Estas características, com exceção da última, que não foi verificada

Figura 81 - Gráfico de dispersão altura x comprimento de: ■ *Pyramus mendesi* e ▲ *Pyramus anceps*.

em nenhuma espécie de *Pyramus*, são as mesmas que distinguem as outras espécies de *Pyramus* da Bacia do Paraná, das do Gondvana da Austrália (Runnegar & Newell, 1971). É possível, entretanto, que essas diferenças não sejam tão importantes, quanto às similaridades observadas na charneira, na musculatura, na forma da concha, na ornamentação e no ligamento. Assim, partindo deste pressuposto, *Guiratingia* deve ser considerado como sinônimo junior de *Pyramus*.

Pyramus mendesi é conhecida apenas em uma localidade da Bacia do Paraná e, ao contrário do que é verificado nos espécimes de *Pyramus anceps*, não parece apresentar considerável variação intraespecífica.

A charneira da valva direita com um dente cardinal triangular, inclinado, bem desenvolvido, aproxima *Pyramus mendesi* de *Pyramus anceps* e *Pyramus? concentricus* (Etheridge). Contudo, a ausência de sinus palial, característica que não é sine qua non no gênero, a presença de lúnula e escudo estreito e profundo e o tamanho reduzido diferem *Pyramus mendesi* de *Pyramus anceps*. De outro lado, a forma da concha e a ornamentação são diversas das verificadas em *Pyramus? concentricus*. Em relação à *Pyramus cowperesioides*, da parte norte da Bacia do Paraná, *Pyramus mendesi* assemelha-se na ornamentação. Porém, a espécie da Formação Corumbataí, é mais alongada posteriormente. Além disso, infelizmente, as características da charneira e musculatura de *Pyramus cowperesioides* são pouco conhecidas, impedindo comparações mais detalhadas. O espessamento da parede da concha ("butress ridge"), que suporta posteriormente o adutor anterior é similar ao de *Pyramus* cf. *P. cowperesioides*. Esta espécie, entretanto, é bem

maior, mais inflada e possui um dente cardinal pouco desenvolvido.

Dimensões (mm)	(*medidas fornecidas por Petri & Fúlfaro, 1966)		
Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GP1T/7-1020 (v.d.)	6,0	4,5	75
s/n	5,5*	3,5*	63,6*
s/n	6,5*	5,0*	76,9*
s/n	6,5*	4,0*	61,4*
s/n	5,5*	3,5*	63,9*
s/n	5,5*	3,5*	63,9*
s/n	6,0*	4,0*	66,6*
s/n	6,5*	4,5*	69,2*
s/n	6,0*	4,5*	75*
s/n	6,0*	4,5*	75*

Gênero *Myonia* Dana, 1847

Espécie-tipo. *Myonia elongata* Dana, 1847, p.158; por designação de Fletcher (1932, p.398).

Myonia riograndensis sp. n.

Est. 1, figs. 1-3

Holótipo: GP/1E-1290; localidade-tipo: afloramento situado a 8 km a oeste de São Sepé, Rio Grande do Sul; estrato-tipo: Formação Palermo.

Parátipo: GP/1E-1371.

Epíteto específico. Latinizado de Rio Grande do Sul, Estado da Federação onde se situa a localidade fossilífera de São Sepé.

Diagnose. Concha grosseiramente triangular; carena umbonal bem definida; umbo baixo, subanterior; superfície interna das valvas marcadas por pontuações musculares.

Descrição. Pelecípode de concha pequena, com comprimento variando de 12 mm a 29 mm, inequilátera, de formato grosseiramente triangular, com afilamento posterior pouco acentuado. Margem anterior arredondada; margem ventral amplamente convexa; margem dorsal reta a ligeiramente convexa, margem posterior truncada. Superfície da valva marcada por uma forte carena umbonal, que forma um ângulo de aproximadamente 90° com a margem ventral, sulco lateral ausente. Umbo prosógiro, baixo, escudo bem definido, levemente arcado; lúnula não observada. Ligamento externo, opistodético, parivincular.

A charneira da valva direita apresenta um pequeno dente cardinal, situado abaixo do bico.

Cicatriz do músculo adutor anterior pequena, bem impressa, oval, com o ápice voltado para o umbo, suportado posteriormente por um espessamento da parede da concha ("buttress ridge"), situado aproximadamente a $23,5^{\circ}$ da margem cardinal; cicatriz do adutor posterior pouco nítida, localizada junto à carena umbonal; impressão do retrator pedial posterior não observada. Impressão do retrator pedial anterior, pequena, porém alongada, situada sobre o adutor anterior; cicatriz do retrator pedial posterior não observada. Impressões dos músuclos "a" e "b" aparentemente ausentes. Próximo ao

ápice da cavidade umbonal do espécime GP/1E-1279 existem duas pequenas impressões, muito bem marcadas, que parecem corresponder aos pontos de inserção do retrator umbonal. A superfície interna das valvas é marcada por uma série de pontuações de disposição radial, limitadas a área interna da linha palial, que é contínua, estreita, e afastada da margem ventral.

A ornamentação não pode ser observada com precisão, contudo, o espécime GP/1E-1351, apresenta junto à carena umbonal finas linhas de crescimento, regularmente espaçadas.

Dimensões (mm)

Moldes internos

Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GP/1E-1290 (v.e.)	19	13	68
GP/1E-1371 (v.e.)	29	20	69

Discussão. Devido às similaridades na forma, na ornamentação, no ligamento e no número de músculos pediais, fica muito difícil distinguir *Myonia* de *Pyramus*, demonstrando, assim, que estas formas são claramente aparentadas.

Os espécimes de São Sepé foram incluídos no gênero *Myonia*, devido à presença de uma forte carena umbonal e à natureza das impressões musculares. Esta identificação, porém, não é destituída de dúvidas, já que os espécimes estudados não são muitos alongados, não apresentam sulcos laterais, além de possuírem um pequeno dente cardinal na valva direita. Entretanto, apesar desta estrutura não estar presente na espécie-tipo, sua ocorrência já foi verificada por Rocha-Campos (1970a) em *Myonia tayoensis* e *Myonia? costata*, estando presente também em algumas espécies australianas (Runnagar, 1967).

Geralmente, as conchas incluídas nesse gênero são bem alongadas, fato que diferencia *Myonia riograndense* de grande parte das formas já conhecidas. Dickins (1963, p.48) descreveu, contudo, duas espécies de *Myonia* (*M. subarbitrata*, *Myonia* sp. n.), cuja forma moderadamente convexa, assemelha-se à da espécie da Formação Palermo. Estas espécies são, porém, mais infladas.

?Familia Megadesmidae Vokes, 1967

Gen. et sp. indet. A.

Est. 2, fig. 6

Exemplar: GP/1E-1261; localidade: afloramento situado a 8km a oeste de São Sepé, Rio Grande do Sul; estrato: Formação Palermo.

Descrição. Concha pequena, elíptica, alongada, posteriormente expandida, com as margens dorsal e ventral subparalelas. A margem ventral é retilínea a suavemente encurvada; bordo anterior arredondado; margem dorsal reta, passando gradualmente ao bordo posterior ligeiramente convexo. Superfície da valva sem planos diferenciados ou carenas; ornamentação desconhecida. Umbo inconspicuo, baixo, subanterior, situado a 6 mm do bordo anterior. Escudo e lúnula, aparentemente, ausentes; ligamento externo, opistodético, parivincular.

A charneira, embora mal preservada, exhibe uma pequena dobra, que poderia corresponder a um dente cardinal.

Cicatriz do músculo adutor anterior pequena, oval, bem marcada; retrator pedial anterior, circular, fortemente impresso, situado logo acima do adutor anterior, impressão do músculo adutor posterior, oval, localizada junto à margem dorsal, impressão do retrator pedial posterior não observada. Linha palial estreita, aparentemente com um pequeno sinus palial.

Dimensões (mm)

Molde interno

Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GP/1E-1261 (v.d.)	27	14	52

Discussão. A descrição acima é baseada em apenas um espécime. Este pelecípode, pouco frequente na malacofauna de São Sepé, distingue-se de todos os outros já descritos para o Neopaleozóico da Bacia do Paraná. A presença de ligamento externo, opistodético, parivincular, de um pequeno sinus palial, assim como sua forma posteriormente expandida, permitem inclui-lo na Superfamília Pholadomyacea. Entretanto, o espécime de São Sepé não pode ser referido à Família Pholadomyidae, pois não apresenta fendas comissurais bem definidas, nem sinus palial amplo e profundo. A ausência de um sinus palial com estas características, permite excluí-lo também da Família Chaenomydae. A charneira do exemplar da Formação Palermo, embora mal preservada, não exhibe um suporte muscular em forma de sulco ("muscle-bearing furrow"), paralelo à margem dorsal, estrutura típica dos edmondiídeos (Runnegar & Newell, 1974). De outro lado, muitas das características do espécime de São Sepé, tais como a forma da concha, sinus palial raso e a possível presença de uma

pequena fenda comissural, permitiriam inclui-lo na Família Grammysiidae. Contudo, os pelecípodes desta família apresentam, frequentemente, lúnula bem definida, fato que não ocorre com a espécie do Rio Grande do Sul. As características morfológicas da espécie brasileira são suficientes, entretanto, para inclui-la, de momento, na Família Megadesmidae. É importante ressaltar, porém, que o esclarecimento definitivo da correta posição taxonômica da espécie da Formação Palermo, dependerá do exame de maior número de exemplares.

Família Edmondiidae King, 1850

Genêro *Edmondia* de Koninck, 1842

Espécie-tipo. *Isocardia unioniformis* Phillips (1836, pl. 5, fig. 18); por designação de Runnegar & Newell (1974, p.5)

Edmondia sp.

Est. 2, fig. 1

Exemplar: GP/1E-1291; localidade: afloramento situado a 8 km a oeste de São Sepé, Rio Grande do Sul; estrato: Formação Palermo.

Diagnose. Concha subquadrada; umbo pouco proeminente; charneira da valva direita com uma suave projeção situada abaixo do umbo; superfície interna das valvas com dobras baixas e concêntricas.

Descrição. Pelecípode de contorno subquadrado; muito pequeno; inequilátero, globoso, com a convexidade máxima situada atrás do umbo. Margem ventral amplamente convexa; bordo anterior e posterior arredondado; margem dorsal moderadamente encurvada. Umbo pouco proeminente, prosógiro. Superfície da concha sem nítidas angularidades; aberturas comissuriais ausentes; ornamentação desconhecida. Lúnula bem definida, escudo aparentemente ausente; ligamento externo, opistodético.

A charneira da valva direita possui uma suave projeção localizada abaixo do umbo, que se assemelha a um dente cardinal. A presença de uma placa cardinal, reforçada por uma crista interna paralela ao eixo da charneira ("ossicle"), não foi observada. Cicatriz do músculo adutor anterior circular, pequena, pouco impressa, situada junto à margem da concha; marca do retrator pedial anterior bem impressa, localizada acima da cicatriz do adutor anterior; cicatriz do músculo adutor posterior desconhecida. Linha palial não observada.

Discussão. A atribuição do exemplar da Formação Palermo ao gênero *Edmondia* não é segura, pois no único exemplar disponível não se observou a presença, na margem dorsal, de um suporte muscular em forma de sulco ("muscle-bearing furrow"), típico do gênero. Além disso, *Edmondia* sp. apresenta uma suave projeção abaixo do umbo, que se assemelha a um dente cardinal. Esta estrutura não ocorre na espécie-tipo, *Edmondia unioniformis* (Phillips), nem têm sido verificada nas outras espécies do gênero. Por outro lado, a forma de *Edmondia* sp. lembra *Edmondia prichardi* Dickins, das formações Fossil

Cliff, Callytharra e Poole do Artinskiano da Austrália e *Edmondia* cf. *prichardi* Dickins da Formação Del Salto, Permiano inferior, da província de San Juan, descrita por Manceñido et al. (1976). A espécie da Bacia do Paraná possui ainda, na superfície interna da concha, uma série de dobras baixas concêntricas, similares às observadas nas espécies mencionadas acima e em *Edmondia oblonga* McCoy do Carbonífero inferior da Inglaterra e *Edmondia aspenwallensis* Meek da Formação Kansas City, Pennsilvaniano do Missouri. Contudo, *Edmondia oblonga* apresenta contorno retangular e é mais larga do que *Edmondia* sp. Por sua vez, *Edmondia aspenwallensis* também difere externamente de *Edmondia* ? sp., cujas margens dorsal e posterior são mais inclinadas.

Dimensões (mm)

Molde interno

Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GP/1E-1291 (v.d.)	13,5	11	81,48

Subclasse Heterodonta Neumayr, 1884

Ordem Veneroida H. Adams & A. Adams, 1856

Superfamília Carditacea Fleming, 1820

Família Permophoridae van de Poel, 1959

Subfamília Myoconchinae Newell, 1957

Genêro *Stutchburia* Etheridge Jr., 1900

Espécie-tipo. *Orthonota? costata* Morris (1845, p.273, pl.11, fig.1); por designação de Dickins (1963, p. 95)

Stutchburia sepeensis sp. n.

Est. 2, figs. 13, 14, 16

Holótipo: GP/1E-1296B; localidade-tipo: afloramento situado a 8 km a oeste de São Sepé, Rio Grande do Sul; estrato-tipo: Formação Palermo.

Parátipo: GP/1E-1297.

Epíteto específico. Latinizado de Sepé, alusivo ao município de São Sepé, onde os fósseis foram coletados.

Diagnose. Concha de contorno elíptico; posteriormente expandida; sem sulcos laterais; superfície interna das valvas marcadas por pontuações musculares.

Descrição. Trata-se de uma concha pequena variando de 10 mm a 25 mm de comprimento, equivalve, inequilátera, de forma elíptica, alongada, estreitando-se para trás, moderadamente inflada. Margem dorsal retilínea a ligeiramente encurvada; bordo posterior curvo; margem ventral suavemente encurvada passando gradualmente ao bordo anterior convexo. Superfície da concha uniforme, com carena umbonal pouco definida. Umbo pequeno, prosógiro, inconspícuo. Escudo estreito, relativamente alongado; a presença de lúnula, contudo, não foi observada. Ligamento opistodético, externo, alongado.

Valva esquerda com um pequeno dente cardinal pouco definido, formando uma suave projeção na linha da charneira, logo

abaixo do umbo; dentes laterais, possivelmente presentes.

Impressão do músculo adutor anterior pequena, oval, bem impressa, situada anteriormente, suportada na sua porção posterior por um espessamento da parede da concha ("buttress ridge"), posicionado a cerca de 50° da margem da concha; cicatriz do adutor posterior desconhecida; impressão do retrator pedial circular, pequena, situada acima do adutor anterior. Linha palial pouco nítida, mas aparentemente íntegra. Na superfície interna da concha, junto à cavidade umbonal, destacam-se pontuações musculares dispostas radialmente. A ornamentação é desconhecida.

Dimensões (mm)

Moldes internos

Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GP/1E-1296B (v.d.)	20	11	55
GP/1E-1297 (v.d.)	19	12	53

Discussão. Esta espécie, de ocorrência bastante comum na malacofauna de São Sepé, parece realmente referível a *Stutchburia*, já que várias de suas feições morfológicas, tais como a musculatura anterior, as características da charneira e o estreitamento posterior nítido, são similares as desse gênero. Os principais elementos de diferença seriam: o formato da concha não tão modiolóide, a ausência de estriação radial forte, a falta de sulcos laterais, o caráter pouco nítido da carena umbonal. Além disso, as pontuações musculares dispostas radialmente na superfície da cavidade umbonal, não são conhecidas em *Stutchburia*.

A forma da concha parece ser um caráter variável em *Stutchburia*. Rocha-Campos (1970a, p. 38), ao revisar a malacofauna da Formação Rio Bonito, constatou que os espécimes de *Stutchburia brasiliensis*, não apresentam, como os de São Sepé, forma tão modiolóide, quanto os da Austrália.

Newell (1957, p. 7) e Dickins (1963, p. 95-96) fizeram referências à presença de dentes laterais na charneira de *Stutchuburia*. Contudo, esse caráter, do mesmo modo que a forma da concha, também é variável no gênero. De acordo com Dickins (1963, p. 96), os espécimes de *Stutchburia costata* (Morris) podem apresentar ou não, dentes laterais. Rocha-Campos (1970a, p. 39) de outro lado, não constatou a presença positiva de dentes laterais em *Stutchburia brasiliensis*. A ocorrência de dentes laterais em *Stutchburia sepeensis* é ainda duvidosa.

A espécie de São Sepé apresenta alguma semelhança com *Stutchburia variabilis* Dickins do Sakmariano da Austrália, principalmente quanto a forma e a posição do músculo adutor anterior, a presença de uma projeção da parede da concha situada aproximadamente a 50° da margem cardinal. Difere, porém, pela forma menos alongada, tamanho menor (fig. 62), umbo mais volumoso e ausência de cristas radiais. Estas de acordo com Dickins (1957, p. 21), nem sempre estão presentes em *Stutchburia variabilis*.

Stutchburia sepeensis lembra ainda *Stutchburia hoskingae* Dickins (1963, p. 96, est. 15, figs. 16-23), principalmente no que diz respeito à natureza de sua musculatura e à ausência de um sulco distinto que percorre a superfície da concha, da margem ventral ao umbo.

Figura 62 - Gráfico de dispersão altura x comprimento de *Stutchburia*. ● *S. sepeensis*, ▲ *S. brasiliensis*, □ *S. variabilis*, △ *S. simplex*, ■ *S.? cuneata*.

Waterhouse (1988) descreveu uma espécie de *Stutchburia* [*Stutchburia? cuneata* (Dana)] que é externamente similar à *Stutchburia sepeensis*. Além disso, a concha australiana também apresenta tamanho reduzido (fig. 62), sendo moderadamente inflada. Outro ponto de similaridade diz respeito à natureza da musculatura anterior. O escudo de *Stutchburia sepeensis*, entretanto, é mais estreito do que o de *Stutchburia? cuneata*.

Stutchburia brasiliensis (Rocha-Campos, 1970a, p. 86, est. 5, figs. 1-9), por sua vez, difere da espécie de São Sepé por ser mais alongada, de maiores dimensões (fig. 62) e por apresentar um sulco raso e largo que percorre a concha do umbo até a 'margem ventral. A musculatura anterior e a charneira são, contudo, muito semelhantes.

Família Permophoridae van de Poel, 1959

Subfamília? Myoconchinae Newell, 1957

Gen. et sp. ind. B

Est. 2, fig. 15

Exemplar: GP/1E-1267A; **localidade:** afloramento situado a 8 km a oeste de São Sepé, Rio Grande do Sul; **estrato:** Formação Palermo.

Descrição. Concha pequena, com comprimento máximo de 21 mm, triangular, inequilátera, alongada posteriormente. Margem ventral reta a suavemente encurvada; bordo cardinal convexo; margem dorsal reta; bordo posterior convexo. Umbo baixo, prosógiro; ligamento

opistodético; lúnula e escudo não observados.

Charneira aparentemente do tipo lucinóide. Cicatriz do adutor anterior oval, pequena, suportada posteriormente por um espessamento da parede da concha ("buttress ridge"), situado a cerca de 26° da margem cardinal; impressão do retrator pedial anterior subcircular, bem marcada, localizada sobre o adutor anterior; cicatriz do adutor posterior, oval, pequena pouco visível. Linha palial afastada da margem da valva, integropaliada. Ornamentação desconhecida.

Dimensões (mm)

Molde interno

Espécime	Comprimento	Altura	A/C x 100
GPE/1E-1267A (v.e.)	23	17	74

Discussão. Este pelecípode está representado na malacofauna de São Sepé, apenas por um molde interno relativamente bem preservado. Sua forma triangular, a charneira do tipo lucinóide e a presença de um espessamento da parede da concha ("buttress ridge"), que serve de suporte para o adutor e o retrator pedial anterior, são os caracteres utilizados para inclui-lo na Família Permophoridae.

No que diz respeito à sua morfologia externa, este táxon assemelha-se à *Stutchburia sepeensis*, diferindo, entretanto, pelos aspectos da charneira. Porém, apenas o estudo de material adicional poderá esclarecer as dúvidas existentes ainda, em relação a essa estrutura, confirmando ou não a classificação aqui adotada.

ESTAMPA 1

Figs. 1-3

Myonia riograndensis sp. n.

1, holótipo, molde interno, vista lateral de valva esquerda mostrando a musculatura anterior, x 1,3, GP/1E-1290; 2, molde interno, vista lateral de valva esquerda mostrando carena umbonal, x 1,4, GP/1E-1279; 3, molde interno, vista lateral de valva esquerda, x 1,5, GP/1E-1371.

Figs. 4-13

Astartila clossi sp. n.

4, molde interno, vista lateral de valva esquerda, mostrando a musculatura, x 1,3, GP/1E-3909A; 5, molde interno de valva direita, vista lateral, mostrando a musculatura anterior, x 1,2, GP/1E-1323A; 6, molde interno de valva esquerda, vista lateral, x 1,2, GP/1E-1374; 7, molde interno, valva direita fragmentada, mostrando a musculatura anterior, x 1,5, GP/1E-1278; 8, molde interno de valva esquerda fragmentada, vista lateral, x 1,0, GP/1E-1268; 9, molde interno de valva direita, vista lateral, x 2,5, GP/1E-1284; 10, molde de látex do espécime GP/1E-1285, holótipo, vista dorsal de valvas conjugadas mostrando a impressão dos retratores pediais anteriores e dente na valva direita, x 1,2; 11, molde interno da valva esquerda mostrando detalhes da musculatura anterior, a seta indica o provável local de fixação do protractor anterior, x 4,3, GP/1E-1268; 12, molde interno de valvas conjugadas mostrando a musculatura anterior, a seta indica o provável ponto de inserção do protractor anterior, x 4,3, GP/1E-1260; 13, molde interno, vista lateral mostrando detalhes da musculatura anterior, a seta indica o provável local de fixação do protractor anterior, x 1,3, GP/1E-1323A.

ESTAMPA 1

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

13

ESTAMPA 2

- Fig. 1 *Edmondia* sp.
1, molde interno, vista lateral de valva direita mostrando dobras baixas e concêntricas, x 1,4, GP/1E-1291.
- Figs. 2-3 *Pyramus mendesi* (Petri & Fúlfaro), comb. n.
2, molde interno, vista lateral de valva direita mostrando a musculatura, x 4,3, GP1T/7-1020; 3, molde de látex, valva direita, mostrando a musculatura e charneira com um proeminente dente "cardinal", x 3,9, GP1T/7-1018.
- Fig. 4 *Jacquesia guataensis* sp. n.
4, molde interno, vista lateral de valva esquerda, holótipo, mostrando carena umbonal, x 1,3, GP/1E-3902.
- Fig. 5 *Megadesmus bortoluzzii* sp. n.
5, molde interno, vista lateral, holótipo, x 1,3, GP/1E 3909B.
- Fig. 6 Gen. et sp. indet. A
6, molde interno, vista lateral de valva direita, x 1,9, GP/1E-1261.
- Fig. 7-12 *Pyramus* cf. *P. cowperesioides* (Mendes)
7, molde interno, vista lateral de valva direita, x 1,7, GP/1E-1303; 8, mesmo exemplar, mostrando detalhe da estriação umbonal, x 1,9; 9, molde externo, vista lateral de valva esquerda mostrando a estriação umbonal, x 2,4; 10, molde de látex, mesmo exemplar, mostrando o aspecto geral da concha, x 1,9; 11, molde de látex, mesmo exemplar, mostrando ornamentação constituída por finas linhas de crescimento, x 2,2; 12, molde interno, vista lateral de valva esquerda, x 1,7, GP/1E-1270 (holótipo).
- Figs. 13,14,16 *Stutchburia sepeensis* sp. n.
13, molde interno, vista lateral de valva direita mostrando a musculatura, x 2,0, GP/1E-1297; 14, mesmo exemplar, detalhe da musculatura anterior, x 1,7; 16, molde interno, vista lateral de valva direita mostrando a musculatura e pontuação umbonal, x 2,0, GP/1E-1296B (holótipo).
- Fig. 15 Gen. et sp. indet. B
15, molde interno, vista lateral de valva esquerda, x 1,1, GP/1E-1267A.

ESTAMPA 2

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

15

13

14

16

12. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AIGNER, T. (1985) *Storm depositional systems. Dynamic stratigraphy in modern and ancient shallow-marine sequences*. Lecture Notes in Earth Sciences, n° 3, Springer-Verlag, 174 p.
- ALEXANDER, R.R. (1986) Life orientation and post-mortem reorientation of Chesterian brachiopod shells by paleocurrents. *Palaaios*, 1:303.
- ALLEN, J.R.L. (1984) Experiments on the settling, overtuning and entrainment of bivalve shell and related models. *Sedimentology*, 31:227-250.
- ALLER, R.C. (1974) Prefabrication of shell ornamentation in the bivalve *Laternula*. *Lethaia*, 7:43-58.
- ALMEIDA, F.F.M. (1945) Episódio da última época inter glacial permo-carbonífera no Paraná. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos*, 27:1-18.
- ALMEIDA, F.F.M. (1948) Contribuição à geologia dos estados de Goiás e Mato Grosso. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos*, 46:1-17.
- ALMEIDA, F.F.M. (1954) Geologia do centro-leste mato-grossense. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, do Departamento Nacional da Produção Mineral*, 150:1-97.
- ALMEIDA, F.F.M. & MELO, M.S. (1981) A Bacia do Paraná e o vulcanismo mesozóico. In: ALMEIDA, F.F.M. et al. - *Mapa geológico do Estado de São Paulo*; escala 1:500.000. São Paulo, IPT. p. 46-81. (IPT, Publicação 1184) (Série Monografias 6).

- ARCHBOLD, N.W. (1983) Permian marine invertebrate provinces of the Gondwanan Realm. *Alcheringa*, 7:59-73.
- ASTAF'YEVA-URBAYTIS, K.A. (1970) Characteristics and systematic position of the bivalve genus *Edmondia*. *Paleontological Zhurnal*, 3:41-47.
- ASTAF'YEVA-URBAYTIS, K.A. (1973) Toward a systematics of the Megadesmidae (Bivalvia). *Paleontological Zhurnal*, 1:13-18.
- ASTAF'YEVA-URBAYTIS, K.A. (1976) The genus *Myonia* (Bivalvia) in the Permian of the northeast of URSS. *Paleontological Zhurnal*, 1:27-40.
- ASTAF'YEVA-URBAYTIS, K.A. (1988) *Praemyonia* - a new genus of the Late Paleozoic vacunellids (Bivalvia). *Paleontological Zhurnal*, 2:14-20.
- ASTAF'YEVA-URBAYTIS, K.A. (1990) *Vacunella* Waterhouse and *Cunavella* gen. nov. (Bivalvia) from the Upper Paleozoic of the USSR. *Paleontological Zhurnal*, 1:39-48.
- BAMBACH, R.K. (1990) Late Palaeozoic provinciality in the marine realm. In: MCKERROW, W.S. & SCOTese, C.R. (ed.) *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geol. Soc. Mem., n° 12, p. 307-323.
- BARBOSA, O. & ALMEIDA, F.F.M. (1949) A Série Tubarão na Bacia do Rio Tietê, Estado de São Paulo. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos*, 48:2-16.
- BEHRENS, E.W. & WATSON, R.L. (1969) Differential sorting of pelecypod valves in the swash zone. *Journal of Sedimentary Petrology*, 39(1):159-165.
- BENSON, W.N. (1923) Palaeozoic and Mesozoic seas in Australasia. *Trans. N. Z. Inst.*, 54:1-62.

- BEURLIN, K. (1954) As faunas de lamelibrânquios do Sistema Gonduânico no Paraná. In: LANGE, F.W. (ed.) *Paleontologia do Paraná. Volume Comemorativo do 1º Centenário do Estado do Paraná*, Museu Paranaense, p. 107-136.
- BEURLIN, K. (1955). As formações gondwânicas do sul do Estado do Paraná. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, do Departamento Nacional da Produção Mineral, 153:7-52.
- BEURLIN, K. (1957a) Faunas salobras fósseis e o tipo ecológico - paleogeográfico das faunas gondwânicas no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 29(2):229-241.
- BEURLIN, K. (1957b) Um lamelibrânquio do folhelho Irati de São Mateus do Sul, Estado do Paraná. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos*, 98:1-5.
- BORTOLUZZI, C.A. & VEIGA, P. (1981) Considerações sobre a geologia da área dos afloramentos fossilíferos de São Sepé, RS. *Pesquisas, UFRGS*, 14:23-26.
- BORTOLUZZI, C.A.; PICCOLI, A.E.M.; CORREA DA SILVA, Z.C.; CAZZULO-KLEPZIG, M.; DIAS-FABRICIO, M.E.; SILVA FILHO, B.C. DA; GUERRA-SOMMER, M.; MARQUES-TOIGO, M.; BOSSI, G.E. & ANDREIS, R.S. (1980) Estudo geológico da Bacia Carbonífera de Gravataí-Morungava-RS. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 21., Balneário de Camboriú, 1980. *Anais*. Balneário de Camboriú, SBG, v.1, p.266-282.
- BRETT, C.E. & BAIRD, G.C. (1986) Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaos* 1(3):207-227.
- CANUTO, J.R. (1985) *Origem dos diamictitos e rochas associadas do Subgrupo Itararé no sul do Paraná*. São Paulo, Universidade de São

- Paulo, 178p . (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências).
- CARTER, J.G. & ALLER, R.C. (1975) Calcification in the bivalve periostracum. *Lethaia*, 8:315-320.
- CARTER, J.G. & TEVESZ, M.J.S. (1978) Shell microstructure of a middle Devonian (Hamilton Group) Bivalve fauna from central New York. *Journal of Paleontology*, 52(4):859-880.
- CASPERS, H. (1957) Black Sea and Sea of Azov. *The Geological Society of America, Memoir*, 1(67):801-890.
- CASTER, K.E. (1947) Expedição geológica em Goiás e Mato Grosso, *Mineração e Metalurgia*, 12(69):126-127.
- CASTRO, J.C. (1980) Fácies, ambientes e sequências deposicionais das formações Rio do Sul e Rio Bonito, leste de Santa Catarina. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, Camboriú, 1980. *Anais*. Camboriú, SBG, v. 7, p. 283-299.
- CASTRO, J.C. (1987) Marcos de arenitos marinho raso e litorâneo na Formação Rio Bonito, flanco sudeste da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10., Rio de Janeiro, 1987. *Anais*. Rio de Janeiro, SBP, v.2, p. 1001-1011.
- CASTRO, J.C. (1988) The Itararé-Guatá groups and Irati Formation. In: Sedimentology, Stratigraphy and Paleontology of the Gondwana sequence of the Paraná Basin. INTERNATIONAL GONDWANA SYMPOSIUM, 7., São Paulo, 1988. *Excursion Guide Book A2*, p. 13-23.
- CASTRO, J.C. & MEDEIROS, R.A. (1980) Fácies e modelos das formações Rio do Sul e Rio Bonito, Leste de SC; Fácies e evolução sedimentar do Grupo Passa Dois na BR-470-SC. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31., Camboriú, 1980. *Roteiro de Excursão*.

- Camboriú, SBG, p. 69-97.
- CAUDURO, A.D. (1970) Lower Gondwana miospores from São Sepé out-crop (Rio Grande do Sul, Brasil). *Publicação Especial, Escola de Geologia*, UFRGS, 17:1-34.
- CAUDURO, A.D. & ZINGANO, A.G. (1965) Mégaspores en argilite silicifié de São Sepé, Rio Grande do Sul. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 37(2):273-282.
- CHAVE, K.E. (1964) Skeletal durability and preservation. In: IMBRIE, J. & NEWELL, N.D. (orgs.) *Approaches to paleoecology*. John Wiley and Sons, p. 377-387.
- CIRIACKS, K.W. (1963) Permian and Eotriassic bivalves of the Middle Rockies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 125:1-100.
- CLIFTON, H.E. (1971) Orientation of empty pelecypod shells and shell fragments in quiet waters. *Journal of Sedimentary Petrology*, 41:671-682.
- CLIFTON, H.E. & BOGGS JR., S. (1970) Concave-up pelecypod (Psephidia) shells in shallow marine sand, Elk River Beds, Southwestern Oregon. *Journal of Sedimentary Petrology*, 40:888-897.
- COE, W.R. & FOX, D.L. (1944) Biology of the California sea-mussel (*Mytilus californianus*). III. Environmental conditions and rate of growth. *Biological Bulletin*, 87:59-72.
- COLLINSON, J.D. & THOMPSON, D.B. (1982) *Sedimentary structures*. George Allen & Unwin (Publishers) Ltd, 194p.
- COOPER, M.R. (1979) The metal contents of organic separates of some Ecca Shales: discussion. *Transactions of the Geological Society*

of South Africa, 82:275.

- COOPER, M.R. & KENSLEY, B. (1984) Endemic South American Permian bivalve molluscs from the Ecca of South Africa. *Journal of Paleontology*, 58(6):1360-1363.
- CUMMINS, H.; POWELL, E.N.; STANTON JR., R.J. & STAFF, G. (1986) The rate of taphonomic loss in modern benthic habitats: how much of the potentially preservable community is preserved? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 52:291-320.
- CUNEO, R. (1986) Ecologia de las floras neopaleozoicas argentinas. In: CONGRESSO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 4., 1986. *Actas*. v.1, p.195-204.
- DAEMON, R.F. & QUADROS, L.P. (1970) Bioestratigrafia do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 24., Brasília, 1970. *Anais*. Brasília, SBG, v.1, p. 359-412.
- DANA, J.D. (1847) Descriptions of fossil shells of the Collections of the exploring expedition under the command of Charles Wilkes, U.S.N., obtained in Australia, from the lower layers of the coal formation in Illawarra, and from a deposit probably of nearly the same age at Harper's Hill, Valley of the Hunter. *American Journal of Science*, 54:151-160.
- DANA, J.D. (1849) United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841 under the command of Charles Wilkes, U.S.N. 10, *Geology*, I-XII, p.1-756.
- DAVIES, D.J.; POWELL, E.N. & STANTON JR., R.J. (1989) Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation - a commentary: can shell beds form by gradual accumulation of

- biogenic debris on the sea floor? *Lethaia*, 22:207-212.
- DELANEY, P.J.V. & GOÑI, J. (1963) Correlação preliminar entre as formações gondwânicas do Uruguai e Rio Grande do Sul. *Boletim Paranaense de Geografia*, 8-9:3-21.
- DICKINS, J.M. (1956) Permian pelecypods from the Carnarvon Basin, Western Australia. *Bulletin of Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics*, 28.
- DICKINS, J.M. (1957) Lower Permian pelecypods and gastropods from the Carnarvon Basin, Western Australia. *Bulletin of Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics*, 41:1-56.
- DICKINS, J.M. (1961) Permian pelecypods newly recorded from eastern Australia. *Palaeontology*, 4(1):119-130.
- DICKINS, J.M. (1963) Permian pelecypods and gastropods from western Australia. *Bulletin of Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics*, 63:1-149.
- DOBBS, F.C. & VOZARICK, J.M. (1983) Immediate effects of a storm on coastal infauna. *Marine Ecology-Progress serie*, 11:273-279.
- DUTRO, J.T. & SALDUKAS, R.B. (1973) Permian paleogeography of the Arctic. *Journal of Research of the U.S. Geological Survey*, 1(5):501-507.
- EISMA, D. (1965) Shell characteristics of *Cardium edule* L. as indicator of salinity. *Neth. J. Res.*, 2:493-540.
- ELDER, W.P. (1989) Molluscan extinction patterns across the Cenomanian-Turonian Stage boundary in the western interior of the United States. *Paleobiology*, 15(3):299-320.
- EMERY, K.O. (1968) Positions of empty pelecypods valves on continental shelf. *Journal of Sedimentary Petrology*, 38:1264-1269.

- ETHERIDGE, R., Jnr. (1892) In: JACK, R.L. & ETHERIDGE, R., Jnr. The Geology and Palaeontology of Queensland and New Guinea. *Government Printer, Brisbane*; Bulau & CO., 768 p.
- ETHERIDGE, R., Jnr. & DUN, W.S. (1906) A monograph of the Carboniferous and Permo-Carboniferous invertebrata of New South Wales, Pelecypoda Part 1 - the palaeopectens. *Memoir of Geological Survey, Palaeontology*, 2(5):1-39.
- FISCHER, P. (1887) *Manuel de conchyliologie et de paleontologie conchyliologique*. Libraire F. Savy, Fas. 11:1009-1369.
- FLETCHER, H.O. (1929) A revision of the genus *Astartila* (with an introduction by W.S. Dun). *Records of the Australian Museum*, 17(2):53-75.
- FLETCHER, H.O. (1932) A revision of the genus *Myonia*, with notes on allied genera from the Permo-Carboniferous of New South Wales. *Records of the Australian Museum*, 18(8):389-410.
- FRAKES, L.A. & CROWELL, J.C. (1968) Late Paleozoic glacial facies and the origin of the South Atlantic Basin. *Nature*, 217(5131):837-838.
- FURSICH, F.T. (1978) The influence of faunal condensation and mixing of the preservation of fossil benthic communities. *Lethaia*, 11:243-250.
- FURSICH, F.T. & KIRKLAND, J.I. (1986) Bioestratinomy and paleoecology of Cretaceous brackish lagoon. *Palaios*, 1:543-560.
- GAMA JR., E. (1979a) A sedimentação do Grupo Passa Dois (exclusive Formação Irati): um modelo geomórfico. *Revista Brasileira de Geociências*, 8(1):1-16.

- GAMA JR., E. (1979b) Sistemas deposicionais do Grupo Passa Dois. In: SIMPOSIO REGIONAL DE GEOLOGIA, 2., Rio Claro, 1979. *Atas*. Rio Claro, SBG, v.1, p.195-200.
- GONZALEZ, C.R. (1972) La Formación Las Salinas, Paleozoico Superior de Chubut (República Argentina). Part. II. Bivalvia: Taxonomía y paleoecología. *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina*. 27(2):180-205.
- GONZALEZ, C.R. (1976) *Oriocrassatella* y *Stutchburia* (Bivalvia), en la ingresión marina del Permiano Inferior de la Quebrada de Agua Negra, Depto. I sia, prov. de San Juan (Argentina). *Ameghiniana*, 13(2):127-139.
- GONZALEZ, C.R. (1977) Bivalves del Carbónico Superior del Chubut, Argentina. *Acta Geologica Lilloana*, 14:105-147.
- GONZALEZ, C.R. (1986) Paleogeografía, Parte I: Precámbrico-Paleozoico. *Univ. Nac. Tucumán, Pub. n° 1389*.
- GONZALEZ, C.R. (1989) Relaciones bioestratigrafías y paleogeográficas del Paleozoico Superior marino en el Gondwana Sudamericano. *Acta Geologica Lilloana*, 17(1):5-20.
- HALLAM, A. (1965) Environmental causes of stunting in living and fossil marine benthonic invertebrates. *Palaeontology*, 8(1):132-155.
- HALLAM, A. & O'HARA, M.J. (1962) Aragonitic fossils in the Lower Carboniferous of Scotland. *Nature*, 195(4838):273-274.
- HAMI, I. & KASE, T. (1977) A systematic survey of the Paleozoic and Mesozoic gastropoda and Paleozoic Bivalvia from Japan. *Bulletin of the University Museum*, 13:1-156.

- HARRINGTON, H.J. (1955) The Permian *Eurydesma* fauna of eastern Argentina. *Journal of Paleontology*, 29(1):112-128.
- HELWIG, J. (1972) Stratigraphy, sedimentation, paleogeography and paleoclimates of Carboniferous ("Gondwana") and Permian of Bolivia. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, 56(6):1008-1033.
- HENDERSON, S.W. & FREY, R.W. (1986) Taphonomic redistribution of mollusk shells in a tidal inlet channel, Sapelo Island, Georgia. *Palaaios*, 1:3-16.
- HOLDHAUS, K. (1918) Sobre alguns lamelibranchios fósseis do sul do Brasil. *Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, 2:1-24.
- I.C.Z.N. (1985) *International Code of Zoological Nomenclature adapted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences*, xx+338pp., International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- JABLONSKI, D. (1980) Apparent versus real biotic effects of transgressions and regressions. *Paleobiology*, 6(4):397-407.
- JACKSON, J.B.C. (1968) Bivalves: Spatial and size-frequency distributios of two intertidal species. *Science*, 161(3840):479-480.
- JACKSON, J.B.C. (1977) Some relationship between habitat and biostratigraphic potential of marine benthos. In: KAUFFMAN, E.G. & HAZEL, J.E. (ed.) - *Concepts and methods of biostratigraphy*, Halsted Press, p. 65-72.
- KAMMER, T.W.; BRETT, C.E.; BOARDMAN, D.R. & MAPES, R.H. (1986) Ecology stability of the dysaerobic biofacies during the late

- Paleozoic. *Lethaia*, 19:109-121.
- KAUFFMAN, E.G. (1973) Evolutionary rates and biostratigraphy. *Annual Meeting of Geological Society of America. (Abstract)*: p. 588.
- KAUFFMAN, E.G. (1975) The value of benthic Bivalvia in Cretaceous biostratigraphy of the Western Interior. In: CADWELL, W. G.E. (ed.). *The Cretaceous System in the Western Interior of North America - Selected Aspects. Geological Association of Canada, Special Paper 13*.
- KAUFFMAN, E.G. (1977) Evolutionary rates and biostratigraphy. In: KAUFFMAN, E.G. & HAZEL, J.E. (ed.) - *Concepts and methods of biostratigraphy*. Halsted Press, p. 109-141.
- KEGEL, W. & COSTA, M.T. (1951) Espécies neopaleozóicas do Brasil, da família Aviculopectinidae, ornamentadas com costelas fasciculadas. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, do Departamento Nacional da Produção Mineral*, 137:1-48.
- KEGEL, W. & COSTA, M.T. (1952) Nota preliminar sobre a fauna da Série Itararé, em Rio d'Areia, Estado do Paraná. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 24(2):171-173.
- KENNEDY, W.J.; TAYLOR, J.D. & HALL, A. (1969) Environmental and biological controls on bivalve shell mineralogy. *Biological Reviews*, 44:499-530.
- KIDWELL, S.M. (1985) Palaeobiological and sedimentological implications of fossil concentration. *Nature*, 318:457-460.
- KIDWELL, S.M. (1986) Models for fossil concentrations: Paleobiologic implications. *Paleobiology*, 12:6-24.
- KIDWELL, S.M. (1989) Stratigraphic condensation of marine transgressive records: origin of major shell deposits in the

- Miocene of Maryland. *Journal of Geology*, 97:1-24.
- KIDWELL, S.M. (1991) Taphonomic feedback (live/dead interactions) in the genesis of bioclastic deposits: keys to reconstructing sedimentary dynamics. In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A. (eds.), *Cycles and Events in Stratigraphy*, Springer, Berlin, p.268-281.
- KIDWELL, S.M. & AIGNER, T. (1985) Sedimentary dynamics of complex shell beds: implications for ecological and evolutionary patterns. In: BAYER, V. & SEILACHER, A. (ed.), *Sedimentary and Evolutionary Cycles*, Springer-Verlag, p.382-395.
- KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (1988) Overview: ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63:1-13.
- KIDWELL, S.M. & BOSENCE, D.W. (1991) Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G. (ed.), *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Plenum Press, p.115-209.
- KIDWELL, S.M. & JABLONSKI, D. (1983) Taphonomic feedback: ecological consequences of shell accumulations. In: TEVESE, J.S. & McCALL, P.L. (ed.), *Biotic interactions in Recent and fossil benthic communities*, Plenum Press, p.195-248.
- KIDWELL, S.M.; FURSICH, F.T. & AIGNER, T. (1986) Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1:228-238.
- KIER, W.M. (1988) The arrangement and function of Molluscan muscle. In: TRUEMAN, E.R. & CLARKE, M.R. (eds.) *The Mollusca*, Academic Press, p.211-251.

- KONINCK, L.G. de (1876-1877) Recherches sur les fossiles paléozoïques de la Nouvelle-Galles du Sud (Australia). *Mém. Soc. Sci.*, 2, 6, 7:1-373.
- LANDIM, P.M.B. (1970) O Grupo Passa Dois (P) na Bacia do Rio Corumbataí (SP). *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia do Departamento Nacional de Produção Mineral*, 252:1-103.
- LANGE, F.W. (1944) Novas localidades fossilíferas da Série Itararé no Estado do Paraná. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 16(4):279-280.
- LANGE, F.W. (1952) Revisão da faúmula marinha do folhelho Passinho. *Dusenian*, 3(1):81-91.
- LAVINA, E.L. (1988) The Passa Dois Group. In: Sedimentology, Stratigraphy and Paleontology of the Gondwana sequence of the Paraná Basin. INTERNATIONAL GONDWANA SYMPOSIUM, 7., São Paulo, 1988. *Excursion Guide Book A2*, p.24-29.
- LAVINA, E.L. & LOPES, R.C. (1987) A transgressão marinha do Permiano inferior e a evolução paleogeográfica do Supergrupo Tubarão no Estado do Rio Grande do Sul. *Paula-Coutiana*, 1:51-103.
- LAVINA, E.L., ARAUJO-BARBERENA, D.C. & AZEVEDO, S.A.K. (1991) Tempestades de inverno e altas taxas de mortalidade de répteis Mesossauros. Um exemplo a partir do afloramento Passo São Borja, RS. *Pesquisas*, 18(1):64-70.
- LEANZA, A.F. (1948) El llamado Triasico marino de Brasil, Paraguay, Uruguay y la Argentina. *Revista de la Asociación Geologica Argentina*, 3(3):219-244.
- LOCZY, L. de (1972) Upper Paleozoic bivalves and gastropods of Brazil and Argentina, a review: discussion. In: GONDWANA

- SYMPOSIUM, 2., South Africa, 1970. *Proceedings*. South Africa, p.612.
- LOPEZ-GAMUNDI, O.R.; LIMARINO, C.O. & CESARI, S.N. (1992) Late Paleozoic paleoclimatology of central west Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 91:305-329.
- MAACK, R. (1946) Geologia e geografia da região de Vila Velha, Estado do Paraná, e considerações sobre a glaciação carbonífera no Brasil. *Arquivos do Museu Paranaense*, 5:1-305.
- MANCEÑIDO, M.O.; GONZALEZ, C.R. & DAMBORENEA, S.E. (1976) La fauna de la Formation Del Salto (Paleozoico Superior de la Provincia de San Juan). Parte III: Bivalvia 2. *Ameghiana*, 13(1):65-84.
- MARANHAO, M.S.A.S. (1986) *Contribuição ao conhecimento da malacofauna das camadas basais da Formação Corumbataí (Permiano) Estado de São Paulo*. São Paulo, Universidade de São Paulo, 89p. (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências).
- MARSH, L.F. (1984) Mode of life and autecology of Silurian-Devonian Grammysiidae (Bivalvia). *Palaeontology*, 27(4):679-691.
- MARTINEZ, C. (1980) Structure et evolution de la chaine andine dans le nord de la Cordillere des Andes de Bolivie. *Travaux et documents de L'O.R.S.T.O.M.*, 119:1-352, Paris.
- MARTINS, E.A. (1951) *Aviculopecten cambahyensis* n.sp. do permocarbonífero do Rio Grande do Sul. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia*, 13:1-5.
- MARTINS, E.A. & SENA SOBRINHO, M. (1950) Novos fósseis e a idade da Formação Maricá, Rio Grande do Sul. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia*, 8:1-7.

- McALESTER, A.L. (1962) Mode of preservation in Early Paleozoic pelecypods and its morphologic and ecologic significance. *Journal of Paleontology*, 36(1):69-73.
- McALESTER, A.L. (1963) Revision of the type species of the Ordovician nuculoid pelecypod genus *Tancrediopsis*. *Postilla*, 74:1-19.
- McCOY, F. (1847) On the Fossil Botany and Zoology of the Rocks associate with the Coal of Australia. *Annals & Magazine of Natural History*, ser. 1, 20:145-157, 226-236, 298-312.
- MEEK, F.B. (1876) A report on the invertebrate Cretaceous and Tertiary fossils of the upper Missouri country. United States *Geological and Geographical Survey of the Territories*, 9(64):1-629.
- MELDAHL, K.H. (1987) Biogenic and physical modes of stratification and shell bed formation in Recent intertidal environments of Bahia la Choya. In: FLESSA, K.W. (ed.) *Paleoecology and taphonomy of Recent to Pleistocene intertidal deposits, Gulf of California. The Paleontological Society, Special Publication*, 2:177-189.
- MENDES, J.C. (1944) Lamelibrânquios triássicos de Rio Claro (Estado de São Paulo). *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras*, 45, Geologia, 1:41-74.
- MENDES, J.C. (1949) Novos lamelibrânquios fósseis da Série Passa Dois, sul do Brasil. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia do Departamento Nacional de Produção Mineral*, 133:1-40.
- MENDES, J.C. (1952a) A Formação Corumbataí na região do Rio Corumbataí (Estratigrafia e descrição dos lamelibrânquios). *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras*, 145,

- Geologia, 8:1-119.
- MENDES, J.C. (1952b) Faúnula permo-carbonífera marinha de Capivari. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras*, 134, Geologia, 7:1-17.
- MENDES, J.C. (1954) Contribuição à estratigrafia da Série Passa Dois no Estado do Paraná. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências*, 175, Geologia, 10:1-119.
- MENDES, J.C. (1962) Lamelibrânquios permianos do oólito de Angatuba, Estado de São Paulo (Formação Corumbataí). *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 11(1):37-56.
- MENDES, J.C. (1967) The Passa Dois Group (The Brazilian portion of the Paraná Basin). In: BIGARELLA, J.J. BECKER, R.D. & PINTO, I.D. (ed.) *Problems in Brazilian Gondwana Geology*. I INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE GONDWANA STRATIGRAPHY AND PALEONTOLOGY, Curitiba, 1967, p. 119-166.
- MEZZALIRA, S. (1956) Novas ocorrências de camadas marinhas permo-carboníferas no Estado de São Paulo. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 5(1):61-69.
- MEZZALIRA, S. (1957) Ocorrências fossilíferas novas da Série Passa Dois na região de Limeira-Rio Claro-Piracicaba. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 43:1-41.
- MEZZALIRA, S.; MENDES, J.C. & MARANHÃO, M.S.A.S. (1990) *Anhembia*: novo gênero de bivalves do Grupo Passa Dois-Permiano. *Revista do Instituto Geológico*, 8-10, 11 (1):51-54.
- MOORE, R.E. et al., C. (1969) *Treatise on invertebrate paleontology, Part N, Mollusca 6-Bivalvia*. Univ. Kansas, Press, Lawrence, Kansas and Geol. Soc. America, 1-2:952 p.

- MORTON, B. (1985) Adaptive radiation in the Anomalodesmata. In: TRUEMAN, E.R. & CLARKE, M.R. (eds.) *The Mollusca*, Academic Press, p.405-459.
- MORRIS, J. (1845) Description of fossils. In: STRZELECKI, P. de *Physical description of New South Wales and Van Diemen's land*, p.270-291.
- NAKAZAWA, K. & NEWELL, N.D. (1968) Permian bivalves of Japan. *Memoires of the Faculty of Science, Kyoto University, Geology and Mineralogy series*, 35(1):1-108.
- NETTO, R.G. & GONZAGA, T.D. (1985) Paleoicnologia do Grupo Guatá (Super-Grupo Tubarão) nos sedimentos da Mina do Irui. *Acta Geologica Leopoldensia*, 21:77-102.
- NEUMAYR, M. (1881) Beitrage zu einer morphologischen Eintheilung der Bivalven. *K. K. Akad. Wiss. Wien, Nat. Math. Cl., Sitzungsber.*, 58:701-801.
- NEVESSKAYA, L.A.; IL'NA, L.B.; PARAMONOVA, N.P.; POPOV, S.V.; BABAK, Y.B. & GONCHAROVA, I.A. (1987) The evolutionary transformations of mollusks in basins of various types. *Paleontological Zhurnal*, 1:13-19.
- NEWELL, N.D. (1956) Primitive desmodont pelecypods of the Australian Permian. *American Museum Novitates*, 1979:1-3.
- NEWELL, N.D. (1957) Note on certain primitive heterodont pelecypods. *American Meuseum Novitates*, 1878:1-14.
- NEWELL, N.D. & BOYD, D.W. (1985) Notes on microfabric in Upper Paleozoic scallops. *American Museum Novitates*. 2816:1-6.
- NEWELL, N.D. & RUNNEGAR, B. (1970) Endemic Permian molluscan fauna in the Paraná Basin of South America. In: INTERNATIONAL GONDWANA

- SYMPOSIUM, 2., South Africa, 1970. *Proceedings*. South Africa, p. 613-614.
- NUTTALL, C.P. (1990) Review of Caenozoic heterodont bivalve Superfamily Dreissenacea. *Palaeontology*, 33(3):707-737.
- OLIVEIRA, E.P. (1927) Geologia e recursos minerais do Estado do Paraná. *Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, 6:1-172.
- OLIVEIRA, E.P. (1930) Fósseis marinhos na Série Itararé no Estado de Santa Catarina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2(1):17-21.
- OLIVEIRA, E.P. (1936) Um novo braquiópodo da Série Itararé. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos*, 5:8-10.
- OWEN, G.; TRUEMAN, E.R. & YONGE, C.M. (1953) The ligament in the Lamellibranchia. *Nature*:171.
- PERINOTTO, J.A.J. (1992) *Análise estratigráfica da Formação Palermo (P) na Bacia do Paraná, Brasil*. Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, 2v. (Tese de Doutorado-Instituto de Geociências e Ciências Exatas).
- PERINOTTO, J.A.J. & ROSLER, O. (1985) Nota sobre a ocorrência de *Glossopteris* na porção superior da Formação Corumbataí. In: *Coletânea de trabalhos paleontológicos*. MME, DNPM, p. 619-622 (Série Geologia n. 27).
- PETERSON, C.H. (1985) Patterns of lagoonal bivalve mortality after heavy sedimentation and their paleoecological significance. *Paleobiology*, 11(2):139-153.
- PETRI, S. & FULFARO, V.J. (1966) Sobre a geologia da área balizada pelas cidades de Barra do Garças e Guiratinga, Mato Grosso e

- Jataí e Amorinópolis, Goiás. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 15(3):59-80.
- POJETA, J.Jr. (1966) North American Ambonychiidae (Pelecypoda). *Palaeontographica Americana*, 5(36):1-241.
- POWELL, E.N.; CUMMINS, H.; STANTON JR., R.J. & STAFF, G. (1984) Estimation of the size of molluscan larval settlement using the death assemblage. *Estuarine Coastal and Shell Science*, 18:367-384.
- RAGONHA, E.W. (1980) Características físicas da zona *Pinzonella illusa* e *Plesiocyprinella carinata* da Formação Corumbataí - Grupo Passa Dois, na região de Rio Claro, (SP). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 21., Balneário de Camboriú, 1980. *Anais*. Balneário de Camboriú, SBG, v. 5, p. 3106-3117.
- RAGONHA, E.W. (1984) *Taxionomia de dentes e espinhos isolados de xenacanthodii (Chondrichthyes - Elasmobranchii) da Formação Corumbataí*. Considerações cronológicas e paleoambientais. São Paulo, Universidade de São Paulo, 166p. (Tese de Doutorado - Instituto de Geociências).
- RAMOS, A. N. (1967) Análise estratigráfica da Formação Rio Bonito. *Boletim Técnico da Petrobrás*, 10(3/4):357-407.
- REED, F.R.C. (1929) Faunas triássicas do Brasil. *Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, 9:1-97.
- REED, F.R.C. (1930) Uma nova faúmula permo-carbonífera do Brasil. *Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico*, 10:1-45.
- REED, F.R.C. (1932a) New fossils from the Agglomeratic Slate of Kashmir. *Paleontologia Indica*, (n.s.) 20(1):1-79.

- REED, F.R.C. (1932b) Some new triassic fossils from Brazil. *Annals and Magazine of Natural History*, Ser. 10:479-487.
- REED, F.R.C. (1935) Some triassic lamellibranchs from Brazil and Paraguay. *Geological Magazine*, 72:33-42.
- RHOADS, D.S. & YOUNG, D.K. (1970) The influence of deposit-feeding organisms on bottom-sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, 28:150-178.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1961) Ocorrência de novos fósseis marinhos em Taió, Santa Catarina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 33(3/4):XXVII.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1964) *Contribuição à estratigrafia da região de Taió, SC*. São Paulo, Universidade de São Paulo, 63p. (Tese de Doutorado - Faculdade de Filosofia Ciências e Letras).
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1966a) Implicação em sistemática do tipo de fossilização dos lamelibrânquios fósseis de Taió, Santa Catarina. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 15(2):54-60.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1966b) Novas ocorrências de fósseis marinhos no Grupo Tubarão em São Paulo e Santa Catarina. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 15(4):5-13.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1967a) The Tubarão Group in the Brazilian portion of Paraná Basin. In: BIGARELLA, J.J.; BECKER, R.D. & PINTO, I.D. (ed.) *Problems in Brazilian Gondwana Geology*. I INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE GONDWANA STRATIGRAPHY AND PALEONTOLOGY, Curitiba, 1967. p. 27-102.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1967b) The marine fauna of the Tubarão Group. Res. Com., In: SIMPOSIO SOBRE ESTRATIGRAFIA Y PALEONTOLOGIA DEL GONDWANA, 1., Mar del Plata, p.15-16.

- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1968) Representantes dos Pholadomyidae (Bivalvia) aparentemente preservados em posição de vida em sedimentos do Paleozóico Superior do Brasil. *Ciência e Cultura*, 20(2):160.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1969) *Moluscos e braquiópodes Eogondvânicos do Brasil e Argentina*. São Paulo, Universidade de São Paulo, 158p. (Tese de Livre-Docência - Instituto de Geociências).
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1970a) Moluscos permianos da Formação Rio Bonito (Subgrupo Guatá), SC. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, do Departamento Nacional da produção Mineral, 251:1-89.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1970b) Upper Paleozoic bivalves and gastropods of Brazil and Argentina, a review. In: GONDWANA SYMPOSIUM, 2., South Africa, 1970. *Proceedings*. South Africa, p. 605-612.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1973) Upper Paleozoic and Lower Mesozoic paleogeography and paleoclimatological and tectonic events in South America. In: LOGAN, A & HILLS, L.V. (ed.). - *The Permian and Triassic Systems and their mutual boundary*, Can. Soc. Petr. Geol., Memoir n 2, p. 398-424.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. & ARCHANGELSKY, S. (1985) South America. In: WAGNER, R.H.; PRINS, C.F.W. & GRANADOS, L.F. (ed.) - *The Carboniferous of the World. II. Australia, Indian Subcontinent, South Africa, South America & North Africa*. IUGS, Publ., 20:175-297.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. & CARVALHO, R.G. (1975) Two new bivalves of the Permian *Eurydesma* fauna of Argentina. *Boletim IG, Série Científica*, 6:185-191.

- ROCHA-CAMPOS, A.C. & ROSLER, O. (1978) Late Paleozoic faunal and floral successions in the Paraná Basin, southern Brazil. *Boletim IG*, 9:1-16.
- ROCHA-CAMPOS, A.C.; CARVALHO, R.G. & AMOS, A.J. (1977) A Carboniferous (Gondwana) fauna from subandean Bolivia. *Revista Brasileira de Geociências*, 7(4):287-303.
- ROCHA-CAMPOS, A.C.; SIMOES, M.G. & MATOS, S.L.F. de (1990) Uma nova assembléia de bivalves silicificados, na parte superior da Formação Teresina (Neopermiano), Estado de São Paulo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 36., Natal, 1990. *Boletim de Resumos*. Natal, SBG, p. 30.
- RODRIGUES, R. & QUADROS, L.P. (1976) Mineralogia das argilas e teor de boro das formações paleozóicas da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 29., Ouro Preto, 1976. *Anais*. Ouro Preto, SBG, v. 2, p. 351-379.
- ROHN, R. (1988) *Bioestratigrafia e paleoambientes da Formação Rio do Rasto na borda leste da Bacia do Paraná (Permiano Superior, Estado do Paraná)*. São Paulo, Universidade de São Paulo, 2v. (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências).
- ROLLINS, H.B. & DONAHUE, J. (1975) Towards a theoretical basis of paleoecology: concepts of community. *Lethaia*, 8(4):255-270.
- ROSLER, O. (1970) *Novas ocorrências fossilíferas do Grupo Passa Dois no Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 52p. (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências).
- RUDIWICK, M.J.S. & COWEN, R. (1967) The functional morphology of some aberrant strophomenidae brachiopods from the Permian of Sicily.

Societa Paleontologica Italiana, 6:113-176.

- RUNNEGAR, B. (1965) The bivalve *Megadesmus* Sowerby and *Astartila* Dana from the Permian of eastern Australia. *Journal of the Geological Society of Australia*, 12:227-252.
- RUNNEGAR, B. (1966) Systematics and biology of some desmodont bivalves from the Australian Permian. *Journal of the Geological Society of Australia*, 13:373-386.
- RUNNEGAR, B. (1967) Desmodont bivalves from the Permian of eastern Australia. *Bulletin of Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics*, 96:1-96.
- RUNNEGAR, B. (1968) Preserved ligaments in Australian Permian bivalves. *Palaeontology*, 11(1):94-103.
- RUNNEGAR, B. (1969) Permian fossils from the Southern extremity of the Sydney Basin. In: CAMPBELL, K.S.W.(ed.) *Stratigraphy and Palaeontology, Essays in Honour of Dorothy Hill*. Australian National University Press, p. 276-298.
- RUNNEGAR, B. (1972a) Late Paleozoic bivalvia from South America provincial affinities and age. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 44(supl.):295-312.
- RUNNEGAR, B. (1972b) Anatomy of *Pholadomya candida* (Bivalvia) and the origin of the Pholadomyidae. *Proceedings of the Malacological Society*, 40:45-60.
- RUNNEGAR, B. (1974) Evolutionary history of the bivalve Subclass Anomalodesmata. *Journal of Paleontology*, 48(5):904-939.
- RUNNEGAR, B. (1977) Marine fossil invertebrates of Gondwanaland: palaeogeographic implications. In: INTERNATIONAL GONDWANA SYMPOSIUM, 4., India, 1977, *Papers*. India, p. 305-339.

- RUNNEGAR, B. (1979) Ecology of *Eurydesma* and the *Eurydesma* fauna, Permian of eastern Australia. *Alcheringa*, 3:261-285.
- RUNNEGAR, B. (1984) The Permian of Gondwanland. In: INTERNATIONAL GEOLOGICAL CONGRESS, 27, Moscow, 1984. *Proceedings*. Moscow, p. 305-339.
- RUNNEGAR, B. & CAMPBELL, K.S.W. (1976) Late Palaeozoic faunas of Australia. *Earth Science Reviews*, 12:235-257.
- RUNNEGAR, B. & NEWELL, N.D. (1971) Caspian-like relict molluscan fauna in the South American Permian. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 146:1-66.
- RUNNEGAR, B. & NEWELL, N.D. (1974) *Edmondia* and Edmondiacea shallow-burrowing paleozoic pelecypods. *American Museum Novitates*, 2533:1-19.
- SAAD, A.R. (1977) *Estratigrafia do Subgrupo Itararé no centro e sul do Estado de São Paulo*. São Paulo, Universidade de São Paulo, 107p. (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências).
- SALAZAR-JIMENEX, A.; FREY, R.W. & HOWARD, J.D. (1982) Concavity orientations of bivalve shells in estuarine and nearshore shelf sediments, Georgia. *Journal of Sedimentary Petrology*, 52:565-586.
- SAMPAIO, R.F. (1987) *Análise faciológica e estratigráfica dos membros Paraguaçu e Siderópolis da Formação Rio Bonito, sul-sudeste da Bacia do Paraná*. Ouro Preto, Universidade Federal de Ouro Preto. 111p. (Dissertação de Mestrado - Departamento de Geologia).
- SANTOS, P.R. (1987) *Facies e evolução paleogeográfica do Subgrupo Itararé/Grupo Aquidauana (Neopaleozóico) na Bacia do Paraná, Brasil*. São Paulo, Universidade de São Paulo. 128 p. (Tese de

Doutoramento - Instituto de Geociências).

- SANTOS, P.R.; BORDIGNON, J.L. & STEVAUX, J.C. (1981) Seção colunar Pântano Grande/Santa Cruz (BR 471-RS). IPT *Relatório RT - 043181*, 7p., São Paulo.
- SANTOS, P.R.; ROCHA-CAMPOS, A.C. & CANUTO, J.R. (1992) Estruturas de arrasto de icebergs em ritmito do Subgrupo Itararé (Neopaleozóico), Trombudo Central, SC. *Boletim IG, Série Científica*, 23:1-18.
- SARTORI, P.L. (1978) *Petrologia do Complexo Granítico de São Sepé, RS: modelo de evolução de granitos do sul do Brasil*. São Paulo, Universidade de São Paulo, 98p. (Tese de Doutorado - Instituto de Geociências).
- SAVAZZI, E. (1982) Shell sculpture and burrowing in the bivalves *Scapharca inaequalvis* and *Acanthocardia tuberculata*. *Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde, Serie A (Biologie)* 353,1-12.
- SCHAFER, W. (1972) *Ecology and paleoecology of marine environments*. University of Chicago Press, 568p.
- SCHNEIDER, R.L.; MUHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R.A.; DAEMON, R.F. & NOGUEIRA, A.A. (1974) Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28., Porto Alegre, 1974. *Anais*. Porto Alegre, SBG, v.1, p.41-65.
- SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; DERZE, G.R. & ASMOS, H.E. (1984) *Geologia do Brasil*. Departamento de Produção Mineral, 501p.
- SCOTT, R.W. (1976) Trophic classification of benthic communities. In: SCOTT, R.W. & WEST, R.R. (ed.) *Structure and classification of paleocommunities*, Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., p. 29-66.

- SEILACHER, A. (1972) Divaricate patterns in pelecypod shells. *Lethaia*, 5(3):325-343.
- SEILACHER, A. (1973) Fabrication noise in adaptative morphology. *Systematic Zoology*, 27:451-465.
- SEILACHER, A. (1982) General remarks about event deposits. In: EINSELE, G. & SEILACHER, A. (ed.) *Cyclic and event stratification*. Springer-Verlag, p.161-174.
- SIMÕES, M.G. & COSTA, P.M. (1982) Morfologia funcional e modo de vida de *Coxesia mezzalirai* Mendes (Mollusca, Pelecypoda), Formação Corumbataí (Neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNESP, 4., Araçatuba, 1992. *Resumos*. Araçatuba, p.160-161.
- SIMÕES, M.G. & FITTIPALDI, F.C. (1987) Bivalves do Grupo Passa Dois, Permiano da Bacia do Paraná: sinopse das pesquisas. In: SIMPOSIO REGIONAL DE GEOLOGIA, 6., Rio Claro, 1987. *Atas*. Rio Claro, SBG, v. 1, p. 281-295.
- SIMÕES, M.G. & FITTIPALDI, F.C. (1988) *As conchas fósseis da região de Rio Claro, SP*. Arquivo do Município, Rio Claro, 75p.
- SIMÕES, M. G. & FITTIPALDI, F.C. (1989a) Bivalves. In: ROSLER, O. (ed.). *Paleontologia da Bacia do Paraná*. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., Curitiba, 1989. *Roteiro da excursão nº 1*, Curitiba, SBP, v. 5, p. 55-63.
- SIMÕES, M.G. & FITTIPALDI, F.C. (1989b) A presença de *Cypricardinia* Hall, 1859 (Mollusca:Bivalvia) em sedimentos permianos da Bacia do Paraná e suas implicações paleogeográficas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 16., João Pessoa, 1989. *Resumos*. João Pessoa, SBZ, p. 150.

- SIMÕES, M.G. & FITTIPALDI, F.C. (1992) *Fósseis da região de Rio Claro*. Arquivo do Município, Rio Claro, 77p.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1989) Paleobiogeografia e evolução dos bivalves neopaleozóicos da Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., Curitiba, 1989. *Resumos*. Curitiba, SBP, p.40-41.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1990a) Megadesmídeos (Mollusca, bivalvia), Neopaleozóico da Bacia do Paraná: estado do conhecimento e problemas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 62(4):104.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1990b) Morfologia funcional de *Roxoa* Mendes (Mollusca, Bivalvia), Formação Corumbataí (Permiano), Estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 62(4):105.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1990c) Paleoecologia dos bivalves neopaleozóicos da Bacia do Paraná, Brasil. In: JORNADAS CIENTÍFICAS DO INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS-USP, São Paulo, 199. *Boletim Especial*. São Paulo, p.130-131.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1991a) Evolução de pelecípodes em mares epicontinentais: exemplo do neopaleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. In: SIMPOSIO DE PESQUISA E POS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS/UNESP, 2., Aguas de São Pedro, 1991. *Boletim de Resumos*, Aguas de São Pedro, p. 96.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1991b) Anatomia funcional e modo de vida de pelecípodes do Neopaleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. In: SIMPOSIO DE PESQUISA E POS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS/UNESP, 2., Aguas de São Pedro, 1991. *Boletim de*

Resumos, Aguas de São Pedro, p.97.

- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1991c) Paleoeecologia dos pelecípodes da Formação Rio do Sul (Eopermiano), Subgrupo Itararé, Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12., São Paulo, 1991. *Boletim de Resumos*. São Paulo, SBP, p. 12.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1991d) paleoeecologia de *Terraia aequilateralis* Mendes (Mollusca, Pelecypoda), Formação Corumbataí (Neopermiano), Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12., São Paulo, 1991. *Boletim de Resumos*. São Paulo, SBP, p.13.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1991e) Musculatura de *Astartila* sp. n. (Mollusca, Pelecypoda), Formação Palermo (Permiano), Bacia do Paraná: implicações sistemáticas e paleoecológicas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12., São Paulo. *Boletim de Resumos*. São Paulo, SBP, p.114.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1992) Paleobiogeografia e evolução dos pelecípodes neopaleozóicos da América do Sul. *Boletim IG-USP, Publicação Especial*, 12:115-116.
- SKWARKO, S.K. (1963) Australian Mesozoic trigoniids. *Bulletin of Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics*, 67:1-55.
- SOHN, I.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1990) Late Paleozoic (Gondwanan) ostracodes in the Corumbataí Formation, Paraná Basin, Brazil. *Journal of Paleontology*, 64(1):116-127.
- SOUSA, S.H.M. (1985) *Fácies sedimentares das Formações Estrada Nova e Corumbataí no Estado de São Paulo*. São Paulo, Universidade de São Paulo. 142p. (Dissertação de Mestrado - Instituto de

Geociências).

- SOWERBY, J. (1838) Fossils. In: MITCHELL, T.L. Three expeditions into the interior of Eastern Australia with descriptions of the recently explored region of Australia Felix and of the present colony of New South Wales. *London, Boone*, 1:15.
- SPEYER, S.E. & BRETT, C.E. (1986) Trilobite taphonomy and middle Devonian taphofacies. *Palaios*, 1:312-327.
- SPEYER, S.E. & BRETT, C.E. (1988) Taphofacies models for epeiric sea environments: middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63:225-262.
- STANLEY, S.M. (1970) Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). *The Geological Society of America, Memoir*, 125:1-296.
- STANLEY, S.M. (1972) Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve molluscs. *Journal of Paleontology*, 46(2):165-212.
- STANLEY, S.M. (1975) Adaptative themes in the evolution of the Bivalvia (Mollusca). *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 3:361-385.
- STANLEY, S.M. (1977) Coadaptation in the Trigoniidae, a remarkable family of burrowing bivalves. *Palaeontology*, 20(4):869-899.
- STANLEY, S.M. (1981) Infaunal survival: alternative functions of shell ornamentation in the Bivalvia (Mollusca). *Paleobiology* 7(3):384-393.
- STANTON, R.J. & DOOD, J.R. (1976) The application of trophic structure of fossil communities in paleoenvironmental reconstruction. *Lethaia*, 9:327-342.

- STEHLI, F.G. (1956) Shell mineralogy in paleozoic invertebrates. *Science*, 123:1031-1032.
- STEHLI, F.G. (1970) A test of the Earth's magnetic field during Permian time. *Journal of Geophysical Research*, 75:325-340.
- STEHLI, F.G. ; DOUGLAS, R.G. & NEWELL, N.D. (1969) Generation and maintenance of gradients in taxonomic diversity. *Science*, 164 (3882):947-949.
- STOLICZKA, F. (1870-1871) Cretaceous fauna of Southern India vol. III. The Pelecypoda, with a review of all known genera of this class, fossil and recent. *Palaeontologia indica*, ser. 6(3).
- SUGUIO, K.; SALATI, E. & BARCELOS, J.H. (1974) Calcários oolíticos de Taguaí (SP) e seu possível significado paleoambiental na deposição da Formação Estrada Nova. *Revista Brasileira de Geociências*, 4(3):142-166.
- THOMAS, R.D.K. (1975) Functional morphology, ecology and evolutionary conservatism in the Glycymerididae (Bivalvia). *Palaeontology*, 18(2):217-254.
- THOMAS, R.D.K. (1978) Shell form and the ecological range of living and extinct Arcoida. *Paleobiology*, 4(2):181-194.
- TOIGO, M.M. (1988) *Palinologia, bioestratigrafia e paleoecologia do Neopaleozóico da Bacia do Paraná nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, Brasil*. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 259p. (Tese de Doutorado - Instituto de Geociências).
- USTRITSKIY, V.I. (1972) The Permian climate (a comparison of paleobiogeographical and paleomagnetic data). *International Geology Review*, 14:1279-1286.

- VEEVERS, J.J., RANDAL, M.A., MOLLAN, R.G. & PATEN, R.J. (1964) The geology of the Clermont 1:250.000 Sheet area, Queensland. *Bul. Miner. Resour. Aust. Rep.* 66.
- VOKES, H.E. (1967) Genera of the Bivalvia: a systematic and bibliographic catalogue. *Bulletins of American Paleontology*, 51(232):105-394
- WASS, R.E. (1972) The anterior musculature of the Permian bivalve genus *Astartila* Dana. *Journal of Paleontology*, 46(2):318-320.
- WATERHOUSE, J.B. (1965) Generic diagnoses for some burrowing bivalves of the Australian Permian. *Malacology*, 3(3):367-38.
- WATERHOUSE, J.B. (1966) On the validity of the Permian bivalve Family Pachydomidae Fischer, 1887. *Journal of the Geological Society of Australia*, 13(2):543-559.
- WATERHOUSE, J.B. (1967) Oblicarina, a new Permian bivalve genus. *Memoirs of the Queensland Museum*, 15(1):53-57.
- WATERHOUSE, J.B. (1969a) The Permian bivalve genera *Myonia*, *Megadesmus*, *Vacunella* and their allies, and their occurrences in New Zealand. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, 41:1-141.
- WATERHOUSE, J.B. (1969b) The relationship between the living genus *Pholadomya* Sowerby and Upper Paleozoic pelecypods. *Lethaia*, 2(1):99-119.
- WATERHOUSE, J.B. (1980) Permian bivalves from New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 1(1):97-133.
- WATERHOUSE, J. B. (1982) Permian Pectinacea and Limacea (Bivalvia) from New Zealand. *New Zealand Geological Survey, Paleontological Bulletin*, 49:1-75.

- WATERHOUSE, J.B. (1987) Late Palaeozoic Mollusca and correlations from the south-east Bowen Basin, east Australia. *Palaeontographica A*, 198:129-233.
- WATERHOUSE, J.B. (1988) Division of the bivalved mollusca described by James Dwight Dana 1847-1849 from the Permian of eastern Australia. Department of Geology, University of Queensland, *Papers*, 12(2):165-227.
- WATERHOUSE, J.B. & BONHAM-CARTER, G.F. (1975) Global distribution and character of Permian biomes based on brachiopod assemblages. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 12(7):1085-1146.
- WOODWARD, S.P. (1854) *A manual of the mollusca, or rudimentary treatise of recent and fossil shells*. Part 2. London.
- WOODWORTH, B. (1912) Geological expeditions to Brazil and Chile 1908-1909. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 46:1-137.
- YEO, R.K. & RISK, M.J. (1979) Intertidal catastrophes: effect of storms and hurricanes on intertidal benthos of the Minas Basin, Bay of Fundy. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada, Notes*, 36(6):667-669.
- ZALAN, P.V.; WOLFF, S.; VIEIRA, I.S.; ASTOLFI, M.A.; CONCEIÇÃO, J.C. J.; ZANOTTO, O. & APPI, V.T. (1988) Tectonics and sedimentations of the Paraná Basin. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM, 7., São Paulo, 1988. *Abstracts*. São Paulo, p. 77.
- ZALAN, P.V.; WOLFF, S.; VIEIRA, I.S.; ASTOLFI, M.A.; CONCEIÇÃO, J.C. J.; ZANOTTO, O. & APPI, V.T. (1991) Tectonics and sedimentation of the Paraná Basin. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM, 7., São Paulo, 1988. *Proceedings*. p. 83-117.

ZINGANO, A.G. & CAUDURO, A.D. (1959) Afloramentos fossilíferos do Rio Grande do Sul. *Boletim do Instituto de Ciências Naturais*, UFRGS, 8:1-48.