

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**INTEGRAÇÃO DA TAFONOMIA E ESTRATIGRAFIA DE SEQUÊNCIAS
NO ESTUDO DOS LINGULÍDEOS DA SUCESSÃO DEVONIANA DA
BACIA DO PARANÁ**

CAROLINA ZABINI

ORIENTADOR: Prof. Dr. Michael Holz

CO-ORIENTADOR: Prof. Dr. Elvio Pinto Bosetti

Tese de Doutorado apresentada como
requisito parcial para obtenção do Título de
Doutor em Ciências

Porto Alegre - 2011

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**INTEGRAÇÃO DA TAFONOMIA E ESTRATIGRAFIA DE SEQUÊNCIAS
NO ESTUDO DOS LINGULÍDEOS DA SUCESSÃO DEVONIANA DA
BACIA DO PARANÁ**

CAROLINA ZABINI

ORIENTADOR: Prof. Dr. Michael Holz

CO-ORIENTADOR: Prof. Dr. Elvio Pinto Bosetti

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Juliana de Moraes Leme – Instituto de Geociências da Universidade Paulista (USP).

Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz – Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Prof. Dr. Paulo Alves de Souza – Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Tese de Doutorado apresentada como requisito parcial
para obtenção do Título de Doutor em Ciências

Porto Alegre - 2011

Zabini, Carolina

Integração da Tafonomia e Estratigrafia de Sequências no Estudo dos Lingulídeos da Sucessão Devoniana da Bacia do Paraná/ Carolina Zabini – Porto Alegre : UFRGS/PPGEO, 2011. [238 f.] il.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, RS – BR, 2011.

1. Lingulídeos. 2. Devoniano. 3. Tafonomia. 4. Estratigrafia de Sequências. I. Título.

"A human being is a part of a whole, called by us _universe_, a part limited in time and space. He experiences himself, his thoughts and feelings as something separated from the rest... a kind of optical delusion of his consciousness. This delusion is a kind of prison for us, restricting us to our personal desires and to affection for a few persons nearest to us. Our task must be to free ourselves from this prison by widening our circle of compassion to embrace all living creatures and the whole of nature in its beauty."

Albert Einstein

Agradecimentos

Eu gostaria de manifestar aqui meus sinceros agradecimentos às diversas pessoas e instituições que contribuíram para a realização e conclusão desta Tese:

Aos meus orientadores brasileiros, Prof. Dr. Michael Holz, atualmente na Universidade Federal da Bahia (UFBA) e ao Prof. Dr. Elvio P. Bosetti, da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), pela oportunidade de realizar este doutorado, pelos ensinamentos e discussões.

Ao meu orientador estrangeiro, Prof. Dr. Michal Kowalewski, da Virginia Polytechnic Institution (VT), por ter me recebido em sua Universidade e possibilitado meu contato com diversos profissionais da área, com materiais de outros períodos e com novas técnicas de trabalho.

Ao Prof. Dr. Shuhai Xiao, também da Virginia Polytechnic Institution (VT), pela maneira como me recebeu e pelas enriquecedoras discussões sobre meu objeto de estudo.

À Prof^a. Dr^a. Valesca Brasil Lemos, ao Prof. Dr. Paulo Alves de Souza e ao Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), componentes de minha banca de qualificação, pelas críticas e sugestões imprescindíveis para o aprimoramento de meu trabalho.

Ao Prof. Dr. Yngve Grahn pelas discussões nos trabalhos de campo e de laboratório.

Ao Instituto de Geociências da UFRGS, ao Departamento de Geociências da UEPG e ao Instituto de Geociências da VT pela infra-estrutura disponibilizada durante a realização de minhas pesquisas.

Agradecimento especial à curadora da coleção de Paleontologia do Museu do Estado de Nova Iorque (New York State Museum-NYSM) Linda VanAller Hernick, à curadora da coleção de invertebrados fósseis do Museu Americano de História Natural (American Museum of Natural History-AMNH) Busrha Hussaini, e ao curador da coleção de paleobiologia do Museu Nacional de História Natural (National Museum of Natural History-NMNH) Mark Florence por permitirem minha visita às coleções, e por sua constante ajuda durante minha estadia.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, pelo financiamento concedido na forma de bolsa de doutorado (140659/2007-2)

e de bolsa doutorado sanduíche (201147/2009-2) sem as quais eu não teria como realizar esta tese.

Ao Prof. Christian C. Emig pelas discussões em relação à taxonomia dos lingulídeos devonianos, objeto de estudo desta tese. Estas discussões contribuíram na construção do terceiro artigo da tese.

Ao Dr. Juan Carlos Cisneros (Universidade Federal do Piauí-UFPI) por sua ajuda na tradução do primeiro artigo da tese, pelas aulas de desenho e pela amizade.

Ao Dr. James Schiffbauer (VT), que compartilhou comigo seu escritório durante minha permanência na VT, e que me ensinou muito sobre o uso de microscopia eletrônica de varredura, e espectroscopia de raios-x na análise de fósseis. Nossas análises levaram à construção do artigo anexo a esta tese.

À Christoph Füllenbach, estudante alemão de geologia da Johannes Gutenberg-Universität Mainz, pela amizade e pela ajuda nas análises de fragmentos de lingulídeos, enquanto estava na VT.

Ao Prof. Dr. Sérgio Tebcherani e ao Dr. Evaldo Kuboski, ambos do Departamento de Química de UEPG, e ao Prof. Gilson B. Guimarães, das Geociências da UEPG pela ajuda com os experimentos com ácidos, e discussões sobre geoquímica e diagênese fóssil essenciais para a continuação de minha pesquisa nesta área.

Aos membros do Grupo Palaios pelos trabalhos de campo e de laboratório. Em especial aos amigos William Mikio Kurita Matsumura e Rodrigo Scalise Horodyski pelas horas de discussões.

Às colegas de curso Ana Emília Quezado, Elizete Holanda, Cristina Félix e Ana Luisa Outa Mori, e àquelas que já se formaram, Dr^a Cristina Bertoni-Machado, Dr^a Paula C. Dentzien-Dias, Dr^a Annie Hsiu muito obrigada pelas dicas e troca de conhecimentos durante estes anos trabalhando juntas. Agradeço especialmente à Elizete e à Cristina por terem me abrigado em suas casas por diversas vezes durante meu mestrado e doutorado.

Aos brasileiros que conheci em Blacksburg, em especial Cristiane e Régis Koper, Mariana Bettio e Felipe Bacim, Ulisses Dias, e Elaine Batista; sem vocês esta viagem não teria sido tão prazerosa. Agradecimento especial ao Ulisses e ao Felipe que até o final de meu doutorado ainda baixavam artigos em .pdf disponíveis na biblioteca digital da VT!

Às amigas Andressa Mariano, Raquel Silva, Renata I. Rickli, Leila B.A. de Almeida e Liziane C.C. Brusamarello, pela amizade sempre presente.

À argentina Diana Elizabeth Fernández e à canadense Elizabeth Schatz amigas de congresso que me abriram a cabeça para novas áreas e renovaram meus ânimos já nos meses finais de meu doutorado.

A minha família, meu pai A. Maurilo Zabini Jr., sua esposa, Elaine P. Zabini, Bruna, Rodrigo e Sandra; à Maria Aparecia dos Santos, à Terezinha de Jesus Santos e ao Tonhão agradeço o apoio sem o qual eu não teria finalizado este projeto. Agradeço em especial a minha mãe, Ivania Berger, minha fortaleza, que esteve sempre presente, me apoiando, em todos os momentos.

Ao meu esposo, Alisson R.S. Prestes, pelas horas a fio no computador, me fazendo entender como programar, me ensinando estatística, discutindo paleontologia, enfim, me aguentando nas loucuras de um doutorado...obrigada!

Resumo

Fósseis devonianos de braquiópodes infaunais denominados informalmente de lingulídeos compõem o principal objeto de estudo da presente tese. Dados tafonômicos e estratigráficos associados ao registro desses fósseis foram coletados. A abundância dos lingulídeos, suas diferentes formas de ocorrência, sua ausência em determinados afloramentos, e o fato de possuírem pares recentes (*i.e.* animais semelhantes que vivem nos mares atuais e que podem vir a colaborar na compreensão da paleobiologia, paleoecologia e nos processos tafonômicos dos lingulídeos fósseis) foram os fatores que influenciaram na escolha do grupo como alvo de estudo. No total analisaram-se 32 afloramentos que tiveram descritas suas litologias e estruturas sedimentares, e quando possível, foram realizadas coletas tafonômicas de alta resolução e a inserção de tais afloramentos em arcabouço de estratigrafia de sequências. Nas coletas todos os táxons encontrados foram devidamente considerados. Os afloramentos investigados distribuem-se pela sucessão devoniana da bacia sedimentar do Paraná, e atualmente encontram-se na região fitogeográfica Campos Gerais, estado do Paraná, Brasil. Para análise do material coletado foi construído um banco de dados tafonômicos. Também foram realizadas análises com microscopia eletrônica de varredura e espectroscopia de energia dispersiva, para alguns lingulídeos extremamente bem preservados, durante o período de estágio sanduíche. Ainda neste intervalo, métodos estatísticos foram aplicados com material de lingulídeos fósseis devonianos e também com material Miocênico/Eocênico contendo lingulídeos. Visitas a coleções de museus no exterior foram realizadas com intuito comparativo, uma vez que a incerteza taxonômica dos fósseis devonianos já havia adentrado a tese como mais uma problemática. As principais questões abordadas na presente tese se referem à possibilidade (1) de utilização de dados de lingulídeos atuais na interpretação do registro devoniano destes animais; (2) das características intrínsecas dos lingulídeos (*i.e.* concha quitinofosfática, hábito de vida infaunal) atuarem como agentes de preservação diferencial em diferentes contextos deposicionais; e por último: (3) da análise tafonômica ser dependente da identificação taxonômica precisa dos lingulídeos. Os resultados obtidos indicam que o uso de dados atualísticos pode ser efetuado, com algumas reservas; aparentemente as conchas dos lingulídeos devonianos eram mais biomineralizadas (não significa que eram mais espessas) que as conchas de lingulídeos atuais, o que aumentaria o potencial de fossilização dos lingulídeos devonianos,

afetando sua tafonomia e explicando, por exemplo, a ocorrência de fragmentos de lingulídeos preservados no registro paleozóico; outro fator observado é de que há provavelmente um tendenciamento analítico negativo para a presença de fragmentos de organismos quitinofosfáticos no registro cenozóico. Além disso, as características intrínsecas dos lingulídeos podem sim ser a chave para o reconhecimento de situações deposicionais específicas, ao longo dos tratos de sistemas. Finalmente, a correta identificação taxonômica ajuda a prevenir erros tafonômicos interpretativos; no caso dos lingulídeos aqui estudados, o(s) tipo(s) de preservação dos bioclastos não auxiliou em sua classificação taxonômica específica, mas, com o uso de uma nomenclatura aberta e com o máximo de dados taxonômicos observados foi possível propor o fim do gênero *Lingula*, e a utilização de *Lingularia cf.* para se referir aos fósseis de lingulídeos do Devoniano da bacia do Paraná.

Palavras-chave: lingulídeos, Devoniano, tafonomia, estratigrafia de sequências, *Lingularia*, Bacia do Paraná.

Abstract

Devonian fossils of infaunal lingulid brachiopods (lingulids) are the main study object of the present dissertation. Taphonomic and stratigraphic data, associated with the record of the Devonian lingulids were collected. The main factors influencing the choice of this group as the subject of study were: abundance of specimens, their different occurrence forms, absence in some outcrops, and the presence of extant species (i.e. similar animals that live at present and that can cooperate with (paleo)biological, (paleo)ecological and taphonomical studies of the fossil forms). Thirty-two outcrops were analyzed in terms of their lithologies and sedimentary structures; when possible, high resolution taphonomic data was obtained and sequence stratigraphic analyses were performed on the outcrops. Every fossil specimen found was properly considered, i.e. there was no tendency to collect only lingulids. The investigated outcrops pertain to the Devonian succession of the sedimentary Paraná Basin; presently they occupy the Campos Gerais phytogeographic region, Paraná State, Brazil. A taphonomic database was constructed to analyze the collected material. During the period at the Virginia Tech Institution, scanning electron microscope with energy dispersive x-ray was used to analyze lingulids of exceptional preservation.

During this same period, statistical analyses were applied to Devonian and Miocenic/Eocenic fossil material containing lingulids. Visits to some museum collections were done with comparative aims, once the taxonomic problematic of the Devonian lingulids had already entered the dissertation list of issues. The main hypothesis of the present dissertation are linked to the following possibilities: (1) the use of recent lingulids to interpret the Devonian lingulid record; (2) that lingulid intrinsic characteristics (*i.e.* chitinophosphatic shell, infaunal life habit) could act as agents of preferential preservation in different depositional contexts; and (3) the taphonomic analysis being dependent of a true lingulid taxonomy. The obtained results indicate that actualistic data can be used but within these careful paramaters: (1) Devonian lingulids were more biomineralized (though not implying that they were thicker) when compared to recent ones, which could enhance the preservation potential of the fossil lingulids and would affect their taphonomy (this could explain the presence of fragmented lingulids in the Paleozoic record); (2) there is a negative analytical bias accounting for the absence of fragmented lingulids in Cenozoic record; (3) the intrinsic lingulid characteristics can be used as a key to recognize specific depositional environments, over successive systems tracts; and (4) the correct taxonomic identification helps to avoid taphonomical interpretative errors. In the present case, the lingulid type(s) of preservation did not help to achieve an accurate diagnosis of the genus. It was possible, instead, to abolish *Lingula* and use *Lingularia* cf. to refer to the Devonian lingulids of the Paraná Basin.

Key-words: lingulids, Devonian, taphonomy, sequence stratigraphy, *Lingularia*, Paraná Basin.

Lista de Figuras

FIG. 1. AMÉRICA DO SUL, E AS BACIAS SEDIMENTARES DO BRASIL, DESTACADAS EM CINZA ESCURO. A BACIA DO PARANÁ APARECE CONTORNADA POR UMA LINHA CONTÍNUA E O ESTADO DO PARANÁ ESTÁ DESTACADO COM LINHA PONTILHADA. EM CINZA CLARO O ARCO DE PONTA GROSSA. MODIFICADO DE MILANI <i>ET AL.</i> (2007).....	24
FIG. 2. A) A BACIA DO PARANÁ, COM DETALHE DA REGIÃO EM ESTUDO; B) CARTA CRONOESTRATIGRÁFICA DA BACIA DO PARANÁ, COM AS SUPERSEQUÊNCIAS DE SEGUNDA ORDEM. EM DESTAQUE, A ÁREA EM ESTUDO. MODIFICADO DE MILANI <i>ET AL.</i> (1994).....	25
FIG. 3. MAPA DE LOCALIZAÇÃO DOS CAMPOS GERAIS NO ESTADO DO PARANÁ, E OS MUNICÍPIOS NELES INCLUÍDOS. MODIFICADO DE MELO <i>ET AL.</i> (2007).....	31
FIG. 4. OS CAMPOS GERAIS DO PARANÁ E AS ESCARPAS QUE DELIMITAM OS PLANALTOS DO ESTADO. MODIFICADO DE MELO [19--], RETIRADO DO DOCUMENTO ELETRÔNICO DICIONÁRIO DOS CAMPOS GERAIS DO PARANÁ.....	34
FIG. 5. LOCALIZAÇÃO DOS AFLORAMENTOS TRABALHADOS NA PRESENTE TESE. OS NÚMEROS REFEREM-SE AOS AFLORAMENTOS E ENCONTRAM-SE LISTADOS NO QUADRO 2.	35

Lista de Quadros

QUADRO 1. ALGUMAS DAS DIVERSAS NOMENCLATURAS UTILIZADAS NA DENOMINAÇÃO DOS ESTRATOS DEVONIANOS DA BACIA DO PARANÁ, MODIFICADO DE GRAHN <i>ET AL.</i> (2010).....	27
QUADRO 2. LISTAGEM DOS AFLORAMENTOS INVESTIGADOS NA PRESENTE TESE. DESTAQUE EM CINZA PARA AQUELES QUE APRESENTARAM QUANTIDADES SIGNIFICATIVAS DE LINGULÍDEOS.	32
QUADRO 3. AFLORAMENTOS COM NOVAS DATAÇÕES, SEGUNDO DADOS DE GRAHN (INFORMAÇÃO VERBAL, 2010).....	33
QUADRO 4. MOSTRA OS PRINCIPAIS COMPONENTES DO BANCO DE DADOS TAFONÔMICO.	36
QUADRO 5. EQUAÇÃO QUE MOSTRA OS FATORES QUE AFETAM A FORMAÇÃO DAS ASSEMBLÉIAS FÓSSEIS DE CONCHAS. RETIRADO DE KIDWELL E BOSENCE (1991).....	42
QUADRO 6. MOSTRA OS PROCESSOS PELOS QUAIS AS AMOSTRAS PASSARAM PARA A OBTENÇÃO DE UMA PELÍCULA SUPOSTAMENTE FORMADA POR CARBONO.	201
QUADRO 7. CLASSIFICAÇÃO DE FÓSSEIS COM BASE EM SEUS CONTORNOS UTILIZANDO ANÁLISE ELÍPTICA DE FOURIER E ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS.	205

SUMÁRIO

ESTRUTURA E ORGANIZAÇÃO DA TESE	16
1. CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO.....	19
1.1. APRESENTAÇÃO	19
1.2. HIPÓTESE DE TRABALHO.....	21
1.3. OBJETIVOS	22
1.3.1. OBJETIVOS GERAIS.....	22
1.3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	23
1.4. CONTEXTUALIZAÇÃO GEOLÓGICA E ESTRATIGRÁFICA	23
1.4.1. FORMAÇÃO FURNAS.....	28
1.4.2. FORMAÇÃO PONTA GROSSA	28
1.4.2.1. MEMBRO TIBAJI.....	29
1.4.3. FORMAÇÃO SÃO DOMINGOS.....	29
1.5. LOCALIZAÇÃO DAS ÁREAS DE COLETA.....	30
1.5.1. OS CAMPOS GERAIS	30
1.6. METODOLOGIA DE TRABALHO E TÉCNICAS	34
1.6.1. MATERIAIS	38
1.7. ESTADO DA ARTE	38
1.7.1. HISTÓRICO SOBRE OS ESTUDOS DE LINGULÍDEOS NA SUCESSÃO DEVONIANA DA BACIA DO PARANÁ.....	38
1.7.2. POR QUE REDISCUTIR O CONSAGRADO GÊNERO LINGULA?.....	40
1.7.3. A TAFONOMIA E A ANÁLISE TAFONÔMICA	41
1.7.3.1. HISTÓRICO E TENDÊNCIAS	43
1.7.3.1.1. BIOESTRATINOMIA.....	44
1.7.3.1.1.1. DEFINIÇÃO.....	44
1.7.3.1.1.2. MORTE.....	44
1.7.3.1.1.2.1. ASPECTOS GERAIS.....	44
1.7.3.1.1.2.2. ASPECTOS ESPECÍFICOS.....	45
1.7.3.1.1.3. NECRÓLISE.....	47
1.7.3.1.1.3.1. ASPECTOS GERAIS.....	47
1.7.3.1.1.3.2. ASPECTOS ESPECÍFICOS.....	48
1.7.3.1.1.4. PROCESSOS DESTRUTIVOS.....	48
1.7.3.1.1.4.1. DESARTICULAÇÃO	49
1.7.3.1.1.4.1.1. ASPECTOS GERAIS	49
1.7.3.1.1.4.1.2. ASPECTOS ESPECÍFICOS.....	50

1.7.3.1.1.4.2.	FRAGMENTAÇÃO.....	51
1.7.3.1.1.4.2.1.	ASPECTOS GERAIS.....	51
1.7.3.1.1.4.2.2.	ASPECTOS ESPECÍFICOS.....	51
1.7.3.1.1.4.3.	BIOEROSÃO.....	52
1.7.3.1.1.4.3.1.	ASPECTOS GERAIS.....	52
1.7.3.1.1.4.3.2.	ASPECTOS ESPECÍFICOS.....	54
1.7.3.1.1.4.4.	TRANSPORTE.....	54
1.7.3.1.1.4.4.1.	ASPECTOS GERAIS.....	54
1.7.3.1.1.4.4.2.	ASPECTOS ESPECÍFICOS.....	55
1.7.3.1.1.5.	SOTERRAMENTO FINAL.....	55
1.7.3.1.1.5.1.	ASPECTOS GERAIS.....	55
<input type="checkbox"/>	DEPÓSITOS DE OBRUÇÃO.....	57
1.7.3.1.1.5.2.	ASPECTOS ESPECÍFICOS.....	58
1.7.3.2.	DIAGÊNESE.....	59
1.7.3.2.1.	ASPECTOS GERAIS.....	59
<input type="checkbox"/>	CONCREÇÕES.....	60
1.7.3.2.2.	ASPECTOS ESPECÍFICOS.....	61
1.8.	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	62
1.9.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
2.	CAPÍTULO 2. LINGULÍDEOS: REVISÃO DOS CONCEITOS MORFO-ANATÔMICOS, FISIOLÓGICOS, REPRODUTIVOS, PALEO-ECOLÓGICOS E A IMPORTÂNCIA DO GRUPO NO DEVONIANO DA REGIÃO DOS CAMPOS GERAIS DO PARANÁ, BRASIL.....	72
2.1.	INTRODUÇÃO.....	73
2.2.	MATERIAIS E MÉTODOS.....	73
2.3.	REVISÃO DOS CONCEITOS SOBRE LINGULÍDEOS.....	74
2.4.	ASPECTOS BIOLÓGICOS DO FILO BRACHIOPODA.....	74
2.4.1.	ASPECTOS BIOLÓGICOS DE LINGULÍDEOS ATUAIS.....	75
2.4.1.1.	CONCHA.....	75
2.4.1.2.	PEDÍCULO.....	76
2.4.1.3.	MANTO.....	77
2.4.1.4.	LOFÓFORO.....	77
2.4.1.5.	CELOMA.....	77
2.4.1.6.	MÚSCULOS.....	78
2.4.1.7.	SISTEMA NERVOSO.....	78
2.4.1.8.	SISTEMA DIGESTÓRIO.....	79
2.4.1.9.	NEFRÍDEOS.....	79
2.4.1.10.	ASPECTOS DA REPRODUÇÃO.....	79

2.4.1.11. TERRIER	80
2.4.2. ASPECTOS ECOLÓGICOS	85
2.4.2.1. CRESCIMENTO DO ANIMAL.....	85
2.4.2.2. DISTRIBUIÇÃO DA FAMÍLIA LINGULIDAE	85
2.4.2.3. DISTRIBUIÇÃO DAS ASSEMBLÉIAS	86
2.4.2.4. ESTRUTURA DA POPULAÇÃO	88
2.4.3. OS LINGULÍDEOS DA FORMAÇÃO PONTA GROSSA (DEVONIANO).....	89
2.5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	92
2.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	92
3. CAPÍTULO 3. TAPHONOMY AND TAPHOFACIES ANALYSIS OF LINGULID BRACHIOPODS FROM DEVONIAN SEQUENCES OF THE PARANÁ BASIN, BRAZIL	101
3.1. INTRODUCTION.....	102
3.2. MATERIAL AND METHODS.....	103
3.3. GEOLOGICAL SETTING.....	105
3.4. ACQUIRED DATA AND RESULTS.....	106
3.5. DISCUSSION.....	108
3.5.1. PALAEOECOLOGY AND TAPHONOMY	108
3.5.1.1. PALEOECOLOGICAL APPROACH.....	108
3.5.1.2. TAPHONOMICAL APPROACH.....	108
3.6. TAPHOFACIES MODEL.....	112
3.7. DID THE DEVONIAN LINGULIDS LIVE IN THE SAME SUBSTRATE AS EXTANT SPECIMENS? 112	
3.8. SUMMARY	113
3.9. ACKNOWLEDGEMENTS	114
3.10. REFERENCES	115
4. CAPÍTULO 4. SEQUENCE STRATIGRAPHY AND TAPHONOMIC SIGNATURES OF MARINE INVERTEBRATES: A DEVONIAN EXAMPLE OF THE PARANÁ BASIN, BRAZIL.....	134
4.1. INTRODUCTION.....	135
4.2. MATERIAL AND METHODS.....	136
4.2.1. ACQUISITION OF THE MATERIAL.....	136
4.3. GEOLOGICAL SETTINGS	136
4.4. RESULTS.....	137
4.4.1. FACIES AND DEPOSITIONAL SYSTEMS.....	137
4.4.2. SEQUENCE STRATIGRAPHY	138
4.4.3. TAPHOFACIES	140
4.5. DISCUSSION: INTEGRATION BETWEEN STRATIGRAPHIC FRAMEWORK AND THE TAPHONOMIC SIGNATURES	142

4.6.	CONCLUSIONS	145
4.7.	ACKNOWLEDGMENTS	146
4.8.	REFERENCES	146
5.	CAPÍTULO 5. LINGULARIA (BRACHIOPODA) FROM THE DEVONIAN OF THE PARANÁ BASIN, BRAZIL.....	163
5.1.	INTRODUCTION.....	165
5.2.	GEOLOGICAL SETTINGS	166
5.3.	MATERIALS AND METHODS.....	166
5.4.	LINGULA AND THE CREATION OF A “DELUSION GENUS” IN THE PALEOZOIC	167
5.5.	HISTORY OF THE TAXONOMY OF THE PARANÁ BASIN DEVONIAN LINGULIDS	169
5.6.	RESULTS.....	170
5.7.	ACKNOWLEDGEMENTS	174
5.8.	REFERENCES	175
6.	CAPÍTULO 6. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	192
6.1.	DISCUSSÃO.....	192
6.1.1.	GEOLOGIA DA ÁREA	193
6.1.2.	TAFONOMIA	194
6.1.3.	INTERAÇÕES ECOLÓGICAS	199
6.1.4.	TIPOS DE FOSSILIZAÇÃO	199
6.1.5.	ESTRATIGRAFIA DE SEQUÊNCIAS	202
6.1.6.	SISTEMÁTICA	202
6.2.	PRINCIPAIS CONCLUSÕES.....	206
6.3.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	207
	ANEXO 1. BIOMINERALIZATION AND TAPHONOMY OF PALEOZOIC LINGULID SHELLS PRESERVED IN MUDSTONE CONCRETIONS	213
1.	INTRODUCTION.....	214
2.	MATERIALS	214
3.	METHODS.....	215
4.	RESULTS.....	216
5.	DISCUSSION.....	218
6.	CONCLUSIONS	223
7.	ACKNOWLEDGMENTS	224
8.	REFERENCES.....	224
	ANEXO 2. RESUMO PUBLICADO NO GSA ANNUAL MEETING DE 2010, EM DENVER, EUA. ..	232
	ANEXO 3. CERTIFICADO DE APRESENTAÇÃO DO RESUMO (ANEXO 2) NA GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING DE 2010.	234

ANEXO 4. PRIMEIRA FOLHA DO ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA TERR@PLURAL, VOL. 1, 2007.	235
ANEXO 5. PRIMEIRA FOLHA DO ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA PALAEOGEOGRAPHY, PALAEOCLIMATOLOGY, PALAEOECOLOGY, VOL. 292, 2010.	236
ANEXO 6. CARTA DE ACEITE DO ARTIGO ENVIADO AO JOURNAL OF SOUTH AMERICAN EARTH SCIENCES.	237
ANEXO 7. CARTA DE CONFIRMAÇÃO DE SUBMISSÃO DO ARTIGO ENVIADO À REVISTA BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA.	238

ESTRUTURA E ORGANIZAÇÃO DA TESE

O formato deste trabalho seguiu as “Normas para apresentação de Teses de Doutorado na forma de artigos”, formuladas pelo Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGGeo- UFRGS).

Neste contexto, as análises tafonômicas, taxonômicas sedimentológicas e estratigráficas foram precedidas por um extenso levantamento bibliográfico, que compõe a seção *Estado da Arte* da presente tese. O **primeiro capítulo** da tese é portanto composto pela Apresentação do tema abordado, Hipótese de trabalho, Objetivos, Contextualização geológica e estratigráfica, Localização das áreas de coleta, Metodologia de trabalho e técnicas e Estado da arte da tafonomia e da taxonomia de lingulídeos da região em estudo.

O **corpo principal** da tese é composto pelos **Capítulos 2, 3, 4 e 5** nos quais são apresentados os artigos submetidos e/ou publicados durante a realização do doutorado, e dos quais a doutoranda é primeira autora.

O **Capítulo 2** apresenta o artigo intitulado: “*Lingulídeos: revisão dos conceito morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivo, paleoecológicos e a importância do grupo no Devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil*”, publicado na revista *Terr@ Plural*, vol.1, 2007.

O **Capítulo 3** apresenta o artigo intitulado: “*Taphonomy and Taphofacies analysis of lingulid brachiopods from devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil*”, publicado na revista *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, vol. 292, 2010.

O **Capítulo 4** apresenta o artigo intitulado: “*Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: an example of the Paraná Basin, Brazil*”, submetido à revista *Journal of South American Earth Sciences*.

O **Capítulo 5** apresenta o artigo intitulado: “*Lingularia (Brachiopoda) from the devonian of the Paraná Basin, Brazil*” submetido à Revista Brasileira de Paleontologia.

O **Capítulo 6** fornece uma discussão sobre os principais pontos do trabalho e sobre aqueles objetivos que ainda necessitam de mais dados para que se chegue à conclusões mais abrangentes. Ao final expõem-se as principais conclusões com base nos artigos apresentados, incluindo os resultados obtidos no artigo e no

resumo em anexo. Recomenda-se que a leitura dos anexos seja feita antes da leitura deste capítulo.

O **Anexo 1** apresenta o artigo intitulado: “*Biomineralization and Taphonomy of Paleozoic lingulid shells preserved in mudstone concretions*”, ainda em preparação.

O **Anexo 2** apresenta o resumo intitulado: “*The invisible inarticulate hypothesis: unveiling widespread occurrences of lingulid brachiopods in the Cenozoic fossil record*” apresentado oralmente no Geological Society of America (GSA) Annual Meeting de 2010, em Denver.

O **Anexo 3** apresenta o certificado de participação no GSA.

O **Anexo 4** representa a primeira página do artigo publicado na revista *Terr@ Plural*, vol.1, 2007.

O **Anexo 5** representa a primeira página do artigo publicado na revista *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, vol. 292, 2010.

O **Anexo 6** representa a carta de aceite para publicação do artigo na revista *Journal of South American Earth Sciences*.

O **Anexo 7** representa a carta de confirmação de submissão do artigo à Revista Brasileira de Paleontologia.

CAPÍTULO 1

Introdução

1. CAPÍTULO 1. *Introdução*

1.1. *Apresentação*

É possível listar em poucas linhas os principais autores que já trabalharam com o Devoniano da Bacia do Paraná, Sub-Bacia de Apucarana. Iniciando pelos geólogos da Comissão do Império, que foram sucedidos por John M. Clarke, e dentre os principais e os mais recentes trabalhos publicados, pode-se citar: Frederico W. Lange, Setembrino Petri, José H. Melo, Roberto F. Daemon, Luiz P. Quadros, Raquel Quadros, Elvio P. Bosetti, José Henrique Godoy Ciguel, Sérgio Bergamaschi, Mário L. Assine, Renato P. Ghilardi, Sabrina Soares, Sabrina C. Rodrigues, Marcello Guimarães Simões, Yngve Grahn, Juliana M. Leme, Sandro M. Scheffler, Rodrigo S. Horodyski, Michael Holz, Willian M.K. Matsumura, e Carolina Zabini (os autores não estão sendo citados em ordem cronológica). São poucos nomes se considerada a fama que as Formações Furnas e Ponta Grossa têm no meio acadêmico e científico do país. Consideradas didáticas, são sempre visitadas por alunos dos cursos de graduação de geologia, geografia e biologia de todo o país. Entretanto, se para alguns já estão completamente bem definidas e estudadas, para outros estas formações têm ainda muitas características que necessitam ser investigadas.

Talvez por sua extensão, pela quantidade de fósseis, ou até por se tratar de um registro tão antigo, esta sucessão devoniana ainda aguarda novas interpretações. As mudanças nos paradigmas (segundo KUHN, 1989) ao longo desses anos de estudo certamente refletem as novas interpretações que vêm recentemente sendo formuladas para esta sucessão.

Da mesma forma como os estratos nos quais estão registrados, os lingulídeos do Devoniano da Bacia do Paraná compunham um dos mais bem descritos e estudados fósseis da “Fm. Ponta Grossa”. Sua “abundância desconhecida alhures” (CLARKE, 1913, pág. 26) e sua forma simples (somente duas valvas, pouca ornamentação externa), e, porquê não dizer, sua abundância em outras bacias, de outros períodos, os tornaram conhecidos não só no Brasil, como em todo o mundo. É raro encontrar algum paleontólogo que não reconheça facilmente uma “*Lingula*”, um “fóssil vivo”.

Porém de trabalhos puramente descritivos e que apoiavam a idéia de estase morfológica destes lingúlídeos, atualmente o que se vê são os estudos que abordam a gênese dos estratos; *i.e.*, como eles foram formados e quais eventos ficaram registrados, e como os fósseis, assim como outras partículas sedimentares, foram influenciados por estes eventos. Ao investigar os fósseis, ou os bioclastos, procura-se por vestígios, pistas, sobre o que os levou a serem preservados ali. E o estudo dos lingúlídeos tem grande vantagem neste aspecto, uma vez que eles têm pares recentes; então pode-se comparar o que ocorre hoje com o que se tem preservado.

Há mudanças também na taxonomia do grupo; atualmente a linha de pensamento em voga é que existem sim diferenças entre os fósseis paleozóicos e os seus representantes atuais, e que ambos representam diferentes gêneros. A morfologia externa é aparentemente a mesma, e talvez até a química da concha seja muito semelhante, mas internamente os arranjos musculares aparentam ser bem diferentes, indicando mudança.

São estas duas linhas gerais de pensamento que afetaram de modo mais dramático as hipóteses levantadas na presente tese. Utilizar os lingúlídeos como uma ferramenta para interpretar eventos sedimentares e a sucessão desses eventos no registro foi relativamente simples, no sentido de que a abundância de valvas preservadas, e mesmo a sua ausência em alguns estratos, seus modos de ocorrência e os tipos de fossilização forneceram indicações sobre os eventos que influenciaram tais depósitos. O re-estudo da taxonomia destes lingúlídeos se fez constante durante toda a execução do projeto. A mudança de um gênero tão conhecido e aceito não é fácil, e trabalhar com a sistemática de um fóssil cuja preservação não ajuda em sua classificação torna o trabalho ainda mais complicado.

É dentro desta perspectiva que a proposição de modelos está inserida. Acredita-se que as análises e as conclusões aqui obtidas possam ser de valia no estudo de bacias sedimentares paleozóicas, ou de outras eras, porém com características similares. Mais importante do que investigar minuciosamente o registro de um período é propor soluções que englobem também outros depósitos.

1.2. Hipótese de trabalho

A literatura recente aponta que o registro de lingulídeos deve representar eventos catastróficos, com pouca mistura temporal. Isto porquê suas conchas são frágeis e não poderiam permanecer na interface água-sedimento sem que fossem completamente destruídas em pouco tempo. Além disso, há indícios que o registro cenozóico e recente de lingulídeos difere do paleozóico. Isso porquê existem muitos fragmentos de lingulídeos preservados em depósitos paleozóicos, e que, aparentemente não ficam registrados em depósitos cenozóicos e recentes. Seria possível então, utilizar resultados tafonômicos atualísticos na comparação e interpretação dos registros de lingulídeos paleozóicos?

A principal hipótese da presente tese é, portanto, que os dados atualistas podem ser utilizados na interpretação de registros paleozóicos. No entanto, alguns cuidados devem ser tomados na interpretação dos dados, conforme explicado a seguir. A primeira hipótese lançada por Kowalewski (1996b) a respeito das diferenças entre os registros (Paleozóico x Cenozóico) seria a diferenciação intrínseca dos bioclastos (uma maior mineralização da concha nos lingulídeos paleozóicos surtiria num registro paleozóico mais abundante em fragmentos, como o que realmente ocorre). Porém, baseando-se em informações da espessura da concha, lançou-se a idéia que, ao menos em se tratando dos lingulídeos devonianos aqui estudados, a biomineralização das conchas (paleozóicas e atuais) seriam semelhantes. Sob este ponto de vista propôs-se à época da qualificação da presente tese a possibilidade de que os mares paleozóicos, conforme ressaltado por Speyer e Brett (1988), deveriam ter uma química diferenciada, se comparada aos mares atuais. Isto poderia levar à uma melhor fossilização (aumento do potencial de fossilização dos quitinofosfáticos) dos restos de lingulídeos no Paleozóico em geral, quando comparado a depósitos mais recentes.

Além disso, a aplicação de modelos generalistas no estudo dos lingulídeos deve ser feito com atenção. O modelo abrangente de Speyer e Brett (1988) não pode ser aplicado ao registro dos lingulídeos; isso porque suas características intrínsecas (*i.e.*, concha quitinofosfática, hábito de vida) os tornam diferenciados dos demais tipos de bioclastos; tais características intrínsecas podem ajudar na identificação de determinadas situações deposicionais, as quais os demais bioclastos (de maneira

geral os carbonáticos) não ajudariam na identificação, por normalmente serem “apagados” do registro por dissolução diferencial.

Outra hipótese formulada para a presente tese é a de que a correta determinação taxonômica do fóssil previne eventuais aplicações incorretas dos resultados em diferentes tipos de bioclastos. Isto implica em dizer que a taxonomia tem implicações nas análises atualísticas, e assim, pode implicar na tafonomia dos fósseis.

1.3. Objetivos

Dentre os objetivos desta tese destacam-se: estudar o registro fóssil de lingulídeos na sucessão devoniana da Bacia do Paraná, compreender quais eventos ocorreram durante sua formação e observar a presença de tendenciamentos neste registro. Sob tal ponto de vista, formular um modelo tafonômico aplicável também a outras bacias Paleozóicas visando um maior entendimento dos processos envolvidos na gênese da sucessão estudada. Testar a possibilidade da comparação dos dados atualísticos com os paleozóicos, e testar também modelos propostos para fósseis paleozóicos em sua aplicação aos fósseis de lingulídeos. É também objetivo aprimorar o conhecimento dos hábitos e habitats dos invertebrados marinhos analisados. Além disso, durante a realização das pesquisas apresentadas nesta tese, a definição taxonômica dos lingulídeos estudados fez-se urgente, tornando-se então mais um objetivo da presente tese.

1.3.1. Objetivos Gerais

- ❖ **Descrever**, através da análise tafonômica básica, as tafocenoses dos macroinvertebrados ocorrentes (em especial aquelas de lingulídeos), com relação a assinaturas tafonômicas e feições preservacionais;
- ❖ **Correlacionar** os dados tafonômicos obtidos com aspectos sedimentológicos e estratigráficos dos depósitos estudados;
- ❖ **Revisar** a atual classificação sistemática dos fósseis anteriormente referidos ao gênero ‘*Lingula*’, na sucessão devoniana.
- ❖ **Analisar** os modos de fossilização do grupo para compreensão da gênese do registro e possíveis falsos padrões.

1.3.2. *Objetivos Específicos*

- ❖ **Constatar** se existem diferenças na paleoecologia dos lingulídeos devonianos, se comparados aos atuais;
- ❖ **Explicar** o significado da diferença entre os registros paleozóico e o pós-paleozóico (de lingulídeos).
- ❖ **Reconhecer** tafofácies nos diferentes tratos de sistemas, **comparando-as**. O objetivo é identificar os tipos de depósitos que estão relacionados aos diferentes modos de preservação dos fósseis de lingulídeos na sucessão estudada;
- ❖ **Avaliar** a mistura-temporal ocorrente nas concentrações de lingulídeos.
- ❖ **Identificar** os graus de aloctonia/autoctonia dos lingulídeos fósseis da sucessão devoniana;
- ❖ **Descrever** e **interpretar** interações ecológicas e suas implicações;
- ❖ **Compreender** a ocorrência de lingulídeos em determinados afloramentos, e sua ausência naqueles em que o restante da fauna devoniana acontece;
- ❖ **Propor** um arcabouço estratigráfico que seja compatível com as ocorrências fósseis e suas assinaturas tafonômicas;
- ❖ **Avaliar** o papel da diagênese fóssil, como a perda de informação paleontológica, na análise dos macroinvertebrados devonianos;
- ❖ **Demonstrar** a presença de diferentes tipos de fossilização entre os lingulídeos;
- ❖ **Elaborar** uma revisão ao nível de gênero de forma a evitar o uso dos termos “*Lingula*” e/ou “lingulídeo”, e dessa forma auxiliar a aplicação da análise tafonômica em um tipo específico de bioclasto.

1.4. *Contextualização geológica e estratigráfica*

A Bacia do Paraná é uma ampla bacia intracratônica na plataforma Sul-Americana, localizada na porção sul do Brasil e norte/noroeste do Uruguai, parte do Paraguai e Argentina. Esta bacia sedimentar cobre uma área de cerca de 1.600.000 km², e apresenta uma forma alongada no sentido NE-SW. Tem aproximadamente 1.750 km

de comprimento e 900 km de largura. Os estados de São Paulo, Paraná e Santa Catarina (regiões central e ocidental) e Rio Grande do Sul (regiões norte, central e ocidental) e parte dos Estados de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e Goiás estão localizados nesta bacia (PETRI; FÚLFARO, 1983; SCHNEIDER *et al.*, 1974)(FIG. 1).

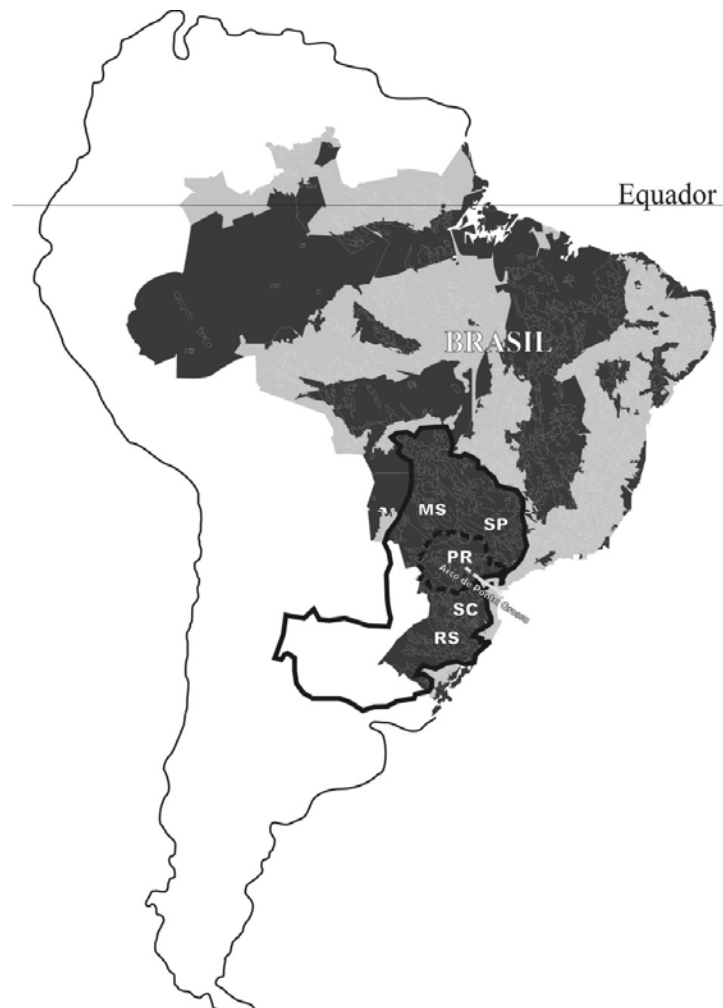


FIG. 1. América do Sul, e as bacias sedimentares do Brasil, destacadas em cinza escuro. A Bacia do Paraná aparece contornada por uma linha contínua e o estado do Paraná está destacado com linha pontilhada. Em cinza claro o arco de Ponta Grossa. Modificado de Milani *et al.* (2007).

De acordo com Milani e Ramos (1998) a Bacia do Paraná, é considerada uma típica bacia intracratônica, em função de aspectos inerentes a seu posicionamento geotectônico atual e a suas características tectono-sedimentares. O conceito de "bacia cratônica" implica uma região de sedimentação suportada por um embasamento consolidado, um domínio crustal caracterizado por elevada resistência a esforços originados em margens de placas. A origem e o desenvolvimento de bacias intracratônicas são frequentemente explicadas por combinações de fenômenos tais como

"distensão continental, subsidência térmica sobre uma ampla área e reajustes isostáticos tardios", processos estes de precário controle geológico-geofísico.

No caso da Bacia do Paraná, entretanto, o fato de situar-se no interior de um continente não significa necessariamente uma condição permanente e imutável desde sua implantação (MILANI; RAMOS, 1998). O crescimento da litosfera continental ao longo da margem sul do Gondwana foi um importante processo durante o Fanerozóico, favorecendo um contexto de fechamento progressivo do interior do continente a incursões marinhas. Originalmente como um golfo aberto para o Panthalassa, a bacia tornou-se com o tempo uma depressão intracratônica aprisionada no interior do Gondwana (MILANI; RAMOS, 1998).

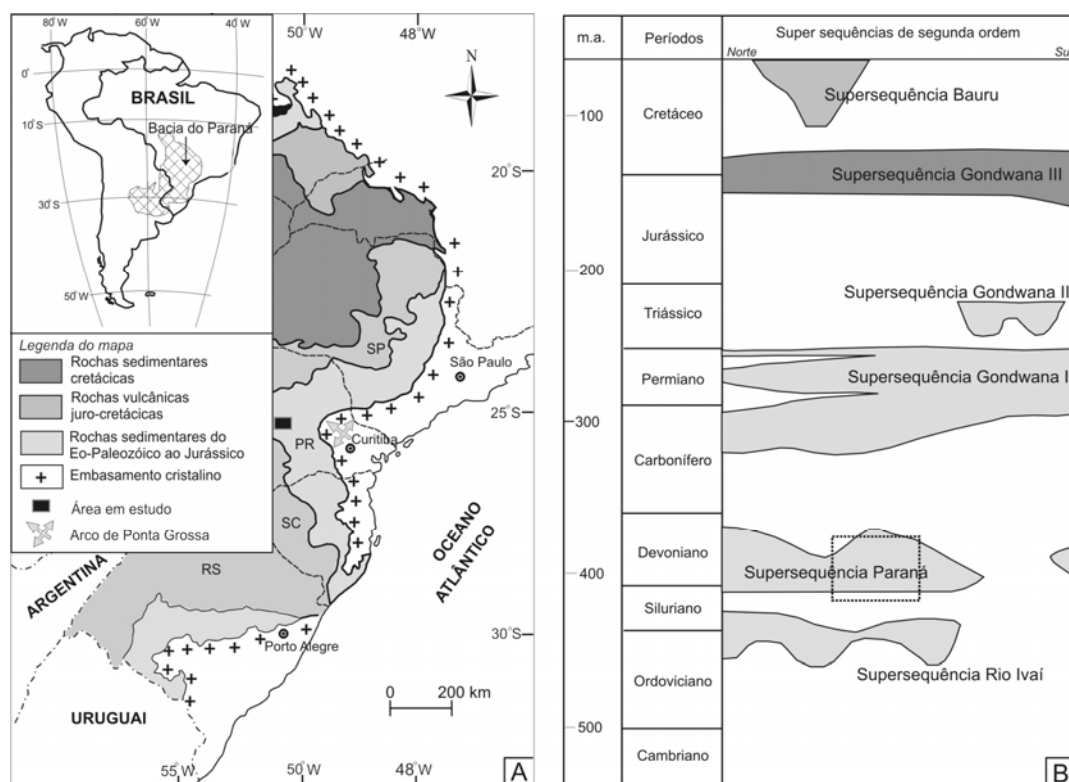


FIG. 2. A) A Bacia do Paraná, com detalhe da região em estudo; B) Carta cronoestratigráfica da Bacia do Paraná, com as supersequências de segunda ordem. Em destaque, a área em estudo. Modificado de Milani *et al.* (1994).

O preenchimento sedimentar da bacia foi condicionado a ciclos tectono-eustáticos ligados à evolução do Gondwana. A prevalência destes ciclos gerou um registro estratigráfico marcado por inúmeras interrupções causadas por erosão ou não-deposição. Milani *et al.* (1994, 1998, 2007) propuseram que o preenchimento da bacia se deu em seis unidades de ampla escala ou supersequências na forma de pacotes

rochosos que materializam intervalos temporais com algumas dezenas de milhões de anos de duração e que são envelopados por superfícies de discordância de caráter interregional. As supersequências são: Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano), Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico), Gondwana II (Meso a Neotriássico), Gondwana III (Neojurácico-Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo). Portanto, o registro da bacia abrange o Ordoviciano final ao Cretáceo final (FIG. 2). Já o intervalo estratigráfico estudado ocorre na segunda supersequência de Milani *et al.* (2007), a chamada supersequência Paraná, abrangendo o Siluriano final ao Devoniano final; esta supersequência é representada por um sucessão sedimentar que define um ciclo transgressivo-regressivo ligado a oscilações do nível relativo do mar durante o Paleozóico (MILANI; RAMOS, 1998; MILANI *et al.*, 2007).

A supersequência Paraná, com sua geometria tabular, inicia com sedimentitos arenosos continentais a transicionais eodevonianos recobertos em transição por sedimentos marinhos síltico-argilosos (MILANI; RAMOS, 1998).

De acordo com Milani *et al.* (2007) desde cedo foi reconhecida uma divisão natural do pacote devoniano da Bacia do Paraná em duas unidades: um pacote arenoso inferior e outro pelítico, sobreposto. Não há porém consenso acerca da nomenclatura, natureza da sedimentação e contato entre estes dois pacotes, e dentro deles. Conforme recapitulado por Bosetti (2004), Milani *et al.* (2007), Zabini (2007), Horodyski (2010) e Matsumura (2010) diversas são as nomenclaturas utilizadas em alusão a estes corpos de rochas, seja com base em princípios litoestratigráficos (OLIVEIRA, 1912; OLIVEIRA, 1927; PETRI, 1948; LANGE; PETRI, 1967; NORTHFLEET *et al.*, 1969; SCHNEIDER *et al.*, 1974), aloestratigráficos (MILANI *et al.*, 1994, 1997, 2007; SOARES, 1991), estratigrafia de sequências (ASSINE, 1996; BERGAMASCHI, 1999) ou ainda conforme dados bioestratigráficos (DAEMON *et al.*, 1967; GAUGRIS; GRAHN, 2006; GRAHN, 1992; GRAHN *et al.*, 2002, 2010; LANGE, 1967). O QUADRO 1 mostra a correlação de algumas das nomenclaturas já propostas para estes estratos.

QUADRO 1. Algumas das diversas nomenclaturas utilizadas na denominação dos estratos devonianos da Bacia do Paraná, modificado de Grahn *et al.* (2010).

Idades	Idades	Idades	Idades	Idades	Idades	Idades	Idades	Idades	Idades	Idades
Milhões de anos	Milhões de anos	Milhões de anos	Milhões de anos	Milhões de anos	Milhões de anos	Milhões de anos	Milhões de anos	Milhões de anos	Milhões de anos	Milhões de anos
370	370	397.5	407.0	411.2	416.9					
Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese	Artigo Cap. 4 da tese
Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010	Grahn et al., 2010
Milani et al., 2007	Milani et al., 2007	Milani et al., 2007	Milani et al., 2007	Milani et al., 2007	Milani et al., 2007	Milani et al., 2007	Milani et al., 2007	Milani et al., 2007	Milani et al., 2007	Milani et al., 2007
Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006	Gaugris; Grahn, 2006
Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003	Melo; Loboziak, 2003
Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000	Grahn et al., 2000
Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999	Bergamaschi, 1999
Dino, 1999	Dino, 1999	Dino, 1999	Dino, 1999	Dino, 1999	Dino, 1999	Dino, 1999	Dino, 1999	Dino, 1999	Dino, 1999	Dino, 1999
Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995	Dino; Rodrigues, 1995 Dino et al. 1995
Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967	Lange; Petri, 1967
Frasniano	Frasniano	Frasniano	Frasniano	Frasniano	Frasniano	Frasniano	Frasniano	Frasniano	Frasniano	Frasniano
Givetiano	Givetiano	Givetiano	Givetiano	Givetiano	Givetiano	Givetiano	Givetiano	Givetiano	Givetiano	Givetiano
Eifeliano	Eifeliano	Eifeliano	Eifeliano	Eifeliano	Eifeliano	Eifeliano	Eifeliano	Eifeliano	Eifeliano	Eifeliano
Emsiano	Emsiano	Emsiano	Emsiano	Emsiano	Emsiano	Emsiano	Emsiano	Emsiano	Emsiano	Emsiano
Praguiano	Praguiano	Praguiano	Praguiano	Praguiano	Praguiano	Praguiano	Praguiano	Praguiano	Praguiano	Praguiano
Lochkoviano	Lochkoviano	Lochkoviano	Lochkoviano	Lochkoviano	Lochkoviano	Lochkoviano	Lochkoviano	Lochkoviano	Lochkoviano	Lochkoviano
não investigado	não investigado	não investigado	não investigado	não investigado	não investigado	não investigado	não investigado	não investigado	não investigado	não investigado
Seq. F	Seq. F	Seq. F	Seq. F	Seq. F	Seq. F	Seq. F	Seq. F	Seq. F	Seq. F	Seq. F
Seq. E	Seq. E	Seq. E	Seq. E	Seq. E	Seq. E	Seq. E	Seq. E	Seq. E	Seq. E	Seq. E
Seq. D	Seq. D	Seq. D	Seq. D	Seq. D	Seq. D	Seq. D	Seq. D	Seq. D	Seq. D	Seq. D
Seq. C	Seq. C	Seq. C	Seq. C	Seq. C	Seq. C	Seq. C	Seq. C	Seq. C	Seq. C	Seq. C
Seq. B	Seq. B	Seq. B	Seq. B	Seq. B	Seq. B	Seq. B	Seq. B	Seq. B	Seq. B	Seq. B
Seq. A	Seq. A	Seq. A	Seq. A	Seq. A	Seq. A	Seq. A	Seq. A	Seq. A	Seq. A	Seq. A
Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos
Supersequência Paraná	Supersequência Paraná	Supersequência Paraná	Supersequência Paraná	Supersequência Paraná	Supersequência Paraná	Supersequência Paraná	Supersequência Paraná	Supersequência Paraná	Supersequência Paraná	Supersequência Paraná
Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji
Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa
Mb Jaguariava	Mb Jaguariava	Mb Jaguariava	Mb Jaguariava	Mb Jaguariava	Mb Jaguariava	Mb Jaguariava	Mb Jaguariava	Mb Jaguariava	Mb Jaguariava	Mb Jaguariava
Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas
Mb São Domingos	Mb São Domingos	Mb São Domingos	Mb São Domingos	Mb São Domingos	Mb São Domingos	Mb São Domingos	Mb São Domingos	Mb São Domingos	Mb São Domingos	Mb São Domingos
Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa
Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji	Mb Tibaji
Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas

Petri (1948) formalizou as unidades devonianas de acordo com o Código Norte Americano de Nomenclatura Estratigráfica propondo as denominações Formações Furnas e Ponta Grossa. Lange e Petri (1967) formalizaram a litoestratigrafia

do Devoniano paranaense propondo a divisão tripartite da Formação Ponta Grossa. Ela seria constituída, a partir da base pelos membros Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos. Essa é a nomenclatura mais conhecida na denominação das rochas da sucessão devoniana da Bacia do Paraná. Porém, mais recentemente Grahn (1992), com base no estudo de quitinozoários, propôs a seguinte classificação: Formação Furnas na base, Formação Ponta Grossa na porção média e Formação São Domingos no topo. A seguir será fornecida uma breve descrição de cada formação; optou-se pela classificação empregada por Grahn *et al.* (2002, 2010) por seu caráter recente e por trazer novidades em relação as idades dos estratos.

1.4.1. Formação Furnas

Com espessuras entre 250 e 300 metros, a Formação Furnas aflora no flanco leste da Bacia, desde o sul do Paraná até as imediações de Itapeva (SP), voltando a ocorrer no flanco norte, em Goiás e Mato Grosso, sendo recoberta em grande parte da Bacia pela Formação Ponta Grossa Discordantemente é recoberta pelo grupo Itararé em áreas restritas como no centro-leste do Mato Grosso, pelas formações Botucatu, Bauru e Cachoeirinha (PETRI, 1948).

Segundo Grahn *et al.* (2000) a Formação Furnas foi proposta como a unidade arenítica presente na Serra das Furnas, no estado do Paraná. Esta formação é localmente rica em *Didymaulichnus furnai* e *Palaeophycus* sp. A influência marinha aumenta em direção ao topo da formação, onde ocorrem siltitos com rhyniophites, esporos e fitoplancton que indicam a transição Lochkoviano-Praguiano.

Litologicamente é frequentemente descrita como uma monótona sequência de arenitos quartzosos brancos, de granulação média a grossa, feldspáticos e/ou caulínicos, portadores de estratificação cruzada, as quais interestratificam-se níveis de conglomerados, sobretudo na porção basal (ASSINE, 1996).

1.4.2. Formação Ponta Grossa

Esta Formação distribui-se na borda leste da Bacia, abrangendo os Estados do Paraná e São Paulo, como também na borda noroeste, compreendendo os Estados do Mato Grosso, Goiás e Mato Grosso do Sul. Em toda a Bacia do Paraná, a

Formação Ponta Grossa assenta sobre a Formação Furnas. Este contato é considerado, pela maioria dos autores, como concordante e até mesmo interdigitado (LANGE, 1967; LANGE; PETRI, 1967). É discordante e erosivo, no limite com as Formações Aquidauana, Bauru, Botucatu e Itararé (SCHOBENHAUS, 1984).

A Formação Ponta Grossa consiste em folhelhos argilosos micáceos finamente laminados, cinzentos e localmente betuminosos. Segundo Assine (1996), a sua espessura maior é numa seção de 654 m de rochas que representam o intervalo Emsiano - Frasniano. De acordo com as pesquisas palinoestratigráficas com base em quitinozoários (GAUGRIS; GRAHN, 2006; GRAHN, 2005; GRAHN *et al.*, 2002, 2010) os estratos da Formação Ponta Grossa foram datados como pertencentes ao Praguiano até o Neofrasniano.

Ainda segundo Assine (1996), o paleoambiente marinho plataformar é atestado por ampla variedade de macro (trilobitas, braquiópodes, moluscos, etc.) e microfósseis (acritarcas, quitinozoários, etc.).

1.4.2.1. Membro Tibaji

Este membro foi definido por Oliveira (1912) para um arenito micáceo siltico de caráter tempestítico exposto ao longo do Rio São Domingos. De acordo com Melo (1985) tem uma espessura de 35 m. Grahn *et al.* (2000) considera Tibaji como um membro da Formação Ponta Grossa *sensu* Oliveira (1912).

1.4.3. Formação São Domingos

Conforme Grahn *et al.* (2002) a Formação São Domingos é correlacionada a uma seção de folhelhos sobre o membro Tibaji. Litologicamente a Formação São Domingos consiste em camadas alternantes de folhelhos e siltitos, com aumento gradativo de folhelhos em suas porções superiores. A espessura máxima é estimada em 350 m. A base da área tipo da formação pertence aos andares neomsiano ou eoeifeliano (GRAHN *et al.*, 2000, 2002).

1.5. Localização das áreas de coleta

1.5.1. Os Campos Gerais

Os municípios de Ponta Grossa, Tibagi, Ventania, Palmeira e Jaguariaíva abrigam os afloramentos estudados na presente tese. Tais municípios encontram-se na região fitogeográfica denominada Campos Gerais (FIG. 3). A expressão “Campos Gerais do Paraná” foi consagrada por Maack (1948), ao definir uma zona fitogeográfica natural situada sobre o Segundo Planalto Paranaense, composta por campos limpos, campos cerrados e matas galerias, capões isolados de Floresta Ombrófila Mista (FOM) ou Floresta com Araucária (*Araucaria angustifolia*). Esta definição integra os critérios fitogeográficos e geomorfológicos, que por sua vez exprimem a estrutura geológica e natureza das rochas, responsáveis pela formação de solos rasos e arenosos, pouco férteis, que favorecem a vegetação de campos, e o aparecimento do limite natural representado pela Escarpa Devoniana (MELO *et al.*, 2007).

A região dos Campos Gerais no estado do Paraná situa-se no segundo Planalto Paranaense, no reverso da Escarpa Devoniana. Tal escarpa separa os Campos Gerais do Primeiro Planalto, situado a leste. Os Campos Gerais exibem formas suavemente onduladas e são constituídos por sedimentitos paleozóicos dos períodos Devoniano, Carbonífero e Permiano. A oeste os Campos Gerais são delimitados pela Escarpa Triássico-Jurássica (FIG. 4).

Conforme listado no QUADRO 2, foram analisados 32 afloramentos no total; a FIG. 5 mostra a localização destes afloramentos. Destaca-se aqui que nem todos os 32 afloramentos apresentaram quantidades significativas (<10 indivíduos em uma quadrícula são considerados com um número não significativo) de lingulídeos durante as coletas neles realizadas.

De acordo com dados bioestratigráficos recentes, alguns afloramentos foram datados para idades diferentes daquelas apresentadas no artigo que representa o segundo capítulo desta tese. Segundo dados de Grahn *et al.* (2010) e Grahn (informações verbal, 2010), os afloramentos utilizados na presente tese são datados conforme o QUADRO 3.

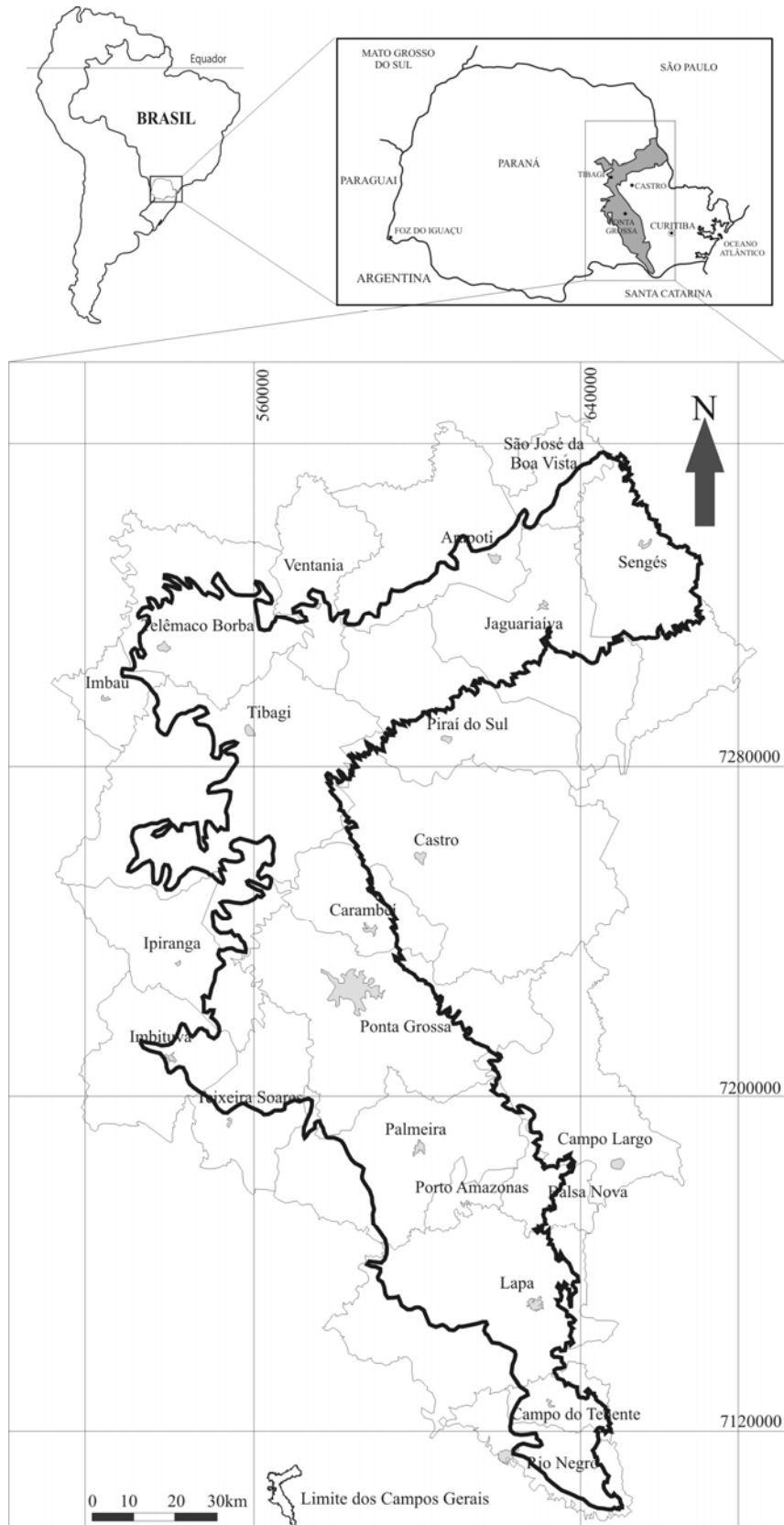


FIG. 3. Mapa de localização dos Campos Gerais no Estado do Paraná, e os Municípios neles incluídos. Modificado de Melo *et al.* (2007).

QUADRO 2. Listagem dos afloramentos investigados na presente tese. Destaque em cinza para aqueles que apresentaram quantidades significativas de lingulídeos.

Número correspondente ao afloramento na FIG. 5	Nome dos Afloramentos estudados	Coordenadas Geográficas	
1	Lambedor	24°15'56,94"S-50°06'31,97"O	
2	Metalúrgica Águia	25°03'25,27"S-50°10'43,52"O	
3	Boa Vista	25°00'26,63"S-50°13'11,25"O	
4	Vendrami	25°08'57,94"S-50°08'43,16"O	
5	Desvio Ribas-Tibagi	25°10'42,03"S-50°08'59,03"O	
6	Caça & Pesca	25°11'24,85"S-50°08'28,06"O	
7	Sutil	25°17'27,47"S-50°01'26,91"O	
8	Caniú	25°17'16,14"S-49°58'4,57"O	
9	Casa de Pedra	24°23'11,12"S-50°22'25,81"O	
10	Jaguariaíva-estrada de ferro	24°14'49,92"S-49°43'18,70"O	
11	Rivadavia	25°17'09,00"S-50°00'47,00"O	
12	Curva 1	25°03'55,88"S-50°08'00,06"O	
13	Curva 2	25°03'58,97"S-50°07'39,00"O	
14	Vila Placidina	25°06'12,92"S-50°33'10,00"O	
15	Vila Francelina	25°04'55,36"S-50°06'52,86"O	
16	Campus UEPG	25°05'33,00"S-50°06'15,19"O	
17	Cescage	25°05'52,81"S-50°08'01,16"O	
18	PR 340	km 60- Contato Furnas/Pg	24°31'41,01"S-50°23'57,86"O
19		km 264	24°30'47,94"S-50°25'51,93"O
20		km 266- Tibagi 1	24°30'01,98"S-50°24'55,25"O
21		km 270- Tibagi 2	24°29'49,55"S-50°25'01,21"O
22		km 273	24°29'57,69"S-50°27'23,13"O
23		km 277- Ponto 90	24°29'54,22"S-50°27'31,32"O
24		BR 153 Transbrasiliana	km 211- Barriga
25	km 211,5		24°34'45,22"S-50°26'57,67"O
26	km 214		24°35'7,98"S 50°26'16,09"O
27	Km 217		24°36'55,5"S-50°26'59,00"O
28	Km 220		24°38'2,19"S-50°27'40,35"O
29	km 223		24°38'49,11"S-50°27'13,61"O
30	km 238		24°46'39,76"S-50°27'43,82"O
31	São Domingos/ Sítio Wolf	24°32'43,26"S 50°30'39,90"O	
32	Seção tipo do Membro Tibagi	24°25'19,71"S-50°20'20,46"O	



FIG. 4. Os Campos Gerais do Paraná e as escarpas que delimitam os planaltos do Estado. Modificado de Melo [19--], retirado do documento eletrônico Dicionário dos Campos Gerais do Paraná.

1.6. Metodologia de trabalho e técnicas

Para a elaboração da presente tese a primeira etapa de trabalho consistiu no levantamento bibliográfico relacionado à tafonomia de invertebrados marinhos, em especial àquela que tratava de lingulídeos, sendo eles fósseis ou atuais. Ao mesmo tempo, realizaram-se as coletas de inspeção dos afloramentos (no intuito de se saber sobre: 1) a viabilidade de se coletar com segurança - uma vez que grande parte dos afloramentos encontram-se às margens de rodovias, 2) posicionar estratigraficamente os afloramentos, 3) conhecer previamente a qualidade e a quantidade dos fósseis.); e posteriormente as coletas tafonomicamente orientadas. Quando possível, a coleta foi realizada na forma de quadrículas, conforme proposto por Simões e Ghilardi (2000) e desenvolvido em Bosetti (2004), Ghilardi (2004), Horodyski (2010), Zabini (2007) e Zabini *et al.* (2010)(Cap. 3 desta tese). Conforme a progressão dos trabalhos de campo, estruturas sedimentares e litologias foram descritas, e perfis verticais esquemáticos foram elaborados.

De posse do material fóssil, análises laboratoriais foram realizadas, e um banco de dados de cada amostra foi construído. No banco de dados foram anotadas as características descritas no QUADRO 4.

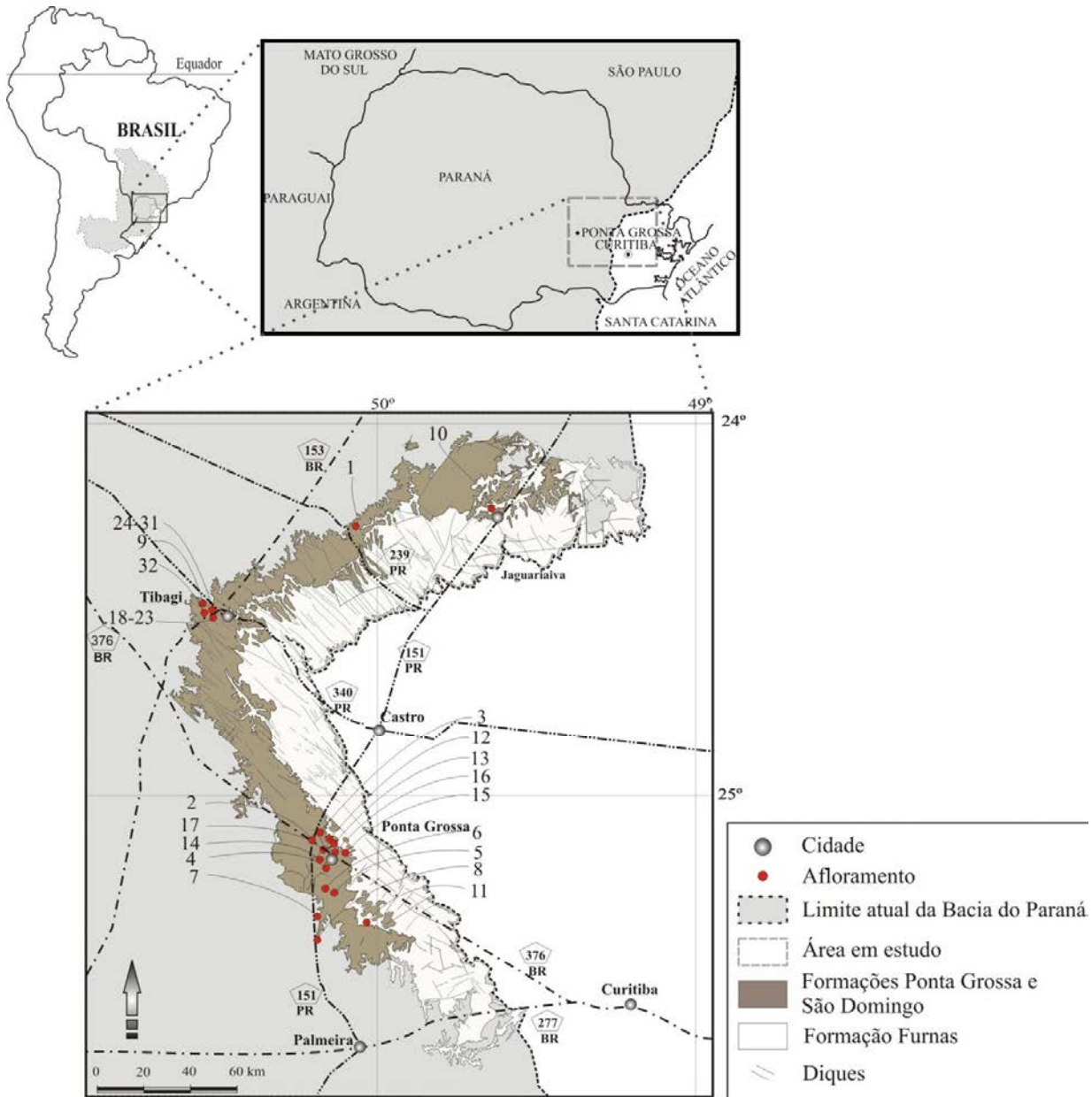


FIG. 5. Localização dos afloramentos trabalhados na presente tese. Os números referem-se aos afloramentos e encontram-se listados no QUADRO 2.

QUADRO 4. Mostra os principais componentes do banco de dados tafonômico.

afloramento
MPI- (refere-se à numeração da amostra)
tipo de sedimento
cor do sedimento
quantidade de bioclasto
tipo de bioclasto
grau de fragmentação
biometria (c-l)
posição do fóssil em relação ao acamamento
tipo de fossilização
ausência/presença bordas quebradas
ausência/presença bioerosão
modo de distribuição espacial dos fósseis na amostra
observações

Algumas amostras foram separadas e submetidas a análises químicas e de microscopia eletrônica de varredura (MEV), com espectroscopia de energia dispersiva (EDS), para análise dos tipos de fossilização das amostras.

Amostras do Cenozóico final pertencentes à coleção de doutorado de Susan Barbour-Wood (BARBOUR-WOOD, 2006) foram analisadas e os dados obtidos foram tratados estatisticamente para constatação da presença/ausência e abundância relativa de fragmentos de organismos quitinofosfáticos.

Visita às coleções dos seguintes museus americanos foram também realizadas: Museu Nacional de História Natural (MNHN), em Washington, Museu do Estado de Nova Iorque (New York State Museum- NYSM), em Albany e Museu Americano de História Natural (AMNH), em Nova Iorque. Nestas visitas foram analisados espécimens de lingulídeos de coleções depositadas nos museus e também de coleções tipo, com objetivos taxonômicos.

A interpretação dos dados consistiu em classificar as concentrações, procurar e descrever padrões que ficaram registrados, determinar os processos envolvidos na formação destas concentrações comparando-os, quando possível, aos tratos de sistemas em que ocorriam, e definir os caracteres morfológicos úteis para a sistemática dos fósseis analisados. Ressalta-se que após as análises dos materiais,

achou-se conveniente a proposição de modelos que retratassem as principais características dos sistemas que estavam sendo propostos.

Por se constituir em um campo bastante amplo, a paleontologia se apresenta na forma de tipos diferentes de dados, e necessita de métodos diversos de análise de tais dados (HAMMER; HARPER, 2006). Neste sentido, o uso de modelos na explicação de fenômenos ocorridos no passado pode ajudar, complementando ou simplificando as hipóteses de trabalho e/ou a proposição de teorias. Modelos podem ser definidos como qualquer tipo de representação gráfica de um problema feito dentro do espírito de síntese (MENDES, 1988). Diversas são as classificações dadas aos diferentes tipos de modelos utilizados em ciência (ver MENDES, 1988; FRIGG; HARTMANN, 2006) e inúmeras também são as discussões filosóficas sobre seus usos, classificações e significados (FRIGG; HARTMANN, 2006; HARTMANN, 2008).

Para a presente tese fez-se uso de modelos conceituais, *i.e.*, modelos que representam uma “imagem mental” de algum fenômeno natural. Tais modelos decorrem de uma observação e prestam-se à representação de um segmento do mundo real sob forma ideal (MENDES, 1988). Ainda segundo Mendes (1988), a construção de um modelo requer simplificação, análise e síntese reiterada. A maior vantagem de um modelo é poder testar a validade de uma idéia antes de sua aplicação a um alto número de dados. Utilizou-se, portanto, de modelos conceituais na tentativa de explicar os principais processos envolvidos no registro dos lingulídeos do devoniano da Bacia do Paraná. Com o uso de modelos tem-se como objetivo ampliar a sua aplicação, *i.e.*, o modelo foi concebido com base em dados de fósseis quitinofosfáticos e dados sedimentológicos e estratigráficos do Devoniano da Bacia do Paraná, mas poderá ser aplicado em bacias com características semelhantes, e portanto, poderá ser testado em outros depósitos.

Por fim, a análise integradora dos dados possibilitou o reconhecimento de tafofácies de lingulídeos, da integração dos dados tafonômicos à estratigrafia de seqüências, da proposição de uma sistemática de nomenclatura aberta e de alguns avanços na compreensão dos processos de fossilização dos lingulídeos devonianos estudados.

1.6.1. Materiais

As amostras coletadas durante a execução da presente tese estão depositadas no Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), sob a sigla DEGEO/MPI (Departamento de Geociências/Museu de Paleontologia de Invertebrados). As amostras coletadas encontram-se com a seguinte numeração: DEGEO/MPI-0001 a 0599, DEGEO/MPI-1839 a 1902, DEGEO/MPI-2535 a 2659, DEGEO/MPI-3000 a 4587. Amostras pertencentes às coleções de Bosetti (1989, 2004), Zabini (2007), Horodyski (2010) e Matsumura (2010), e dados publicados por Petri (1948) também foram utilizados na elaboração desta tese. Aproximadamente 2.700 amostras foram coletadas. Cada amostra pode conter um ou mais bioclastos. Cerca de 8.000 bioclastos, independentemente de serem lingulídeos, foram analisados.

1.7. Estado da Arte

1.7.1. Histórico sobre os estudos de lingulídeos na sucessão Devoniana da Bacia do Paraná

O primeiro registro de coleta de fósseis na Formação Ponta Grossa se deve a Luther Wagoner, da Comissão Geológica do Império do Brasil, no ano de 1876. Porém, foi Orville A. Derby, geólogo da comissão, quem divulgou a presença de determinados gêneros na formação, incluindo entre os citados, o gênero *Lingula* (BOSETTI *et al.*, 2007). Após a coleta de uma quantidade significativa de fósseis o passo seguinte nos estudos paleontológicos da região foi realizado por John M. Clarke, em sua monografia intitulada “Fósseis Devonianos do Paraná” de 1913. Com o acesso aos fósseis coletados por Derby, Clarke estudou toda a fauna devoniana paranaense, incluindo aí, os lingulídeos. Este autor cita, inclusive, que os gêneros *Lingula* e *Orbiculoidea* apresentavam-se “extremamente comuns numa abundância desconhecida alhures” (CLARKE, 1913, p. 26).

Quadros (1987) e Bosetti (1989) também representam a linha da descrição e classificação sistemática destes animais. A primeira apresentando de forma mais abrangente a classificação dos lingulídeos, e o segundo, com trabalho sistemático de revisão das espécies de *Lingula* da Formação Ponta Grossa.

A partir do trabalho de Nunes (1999) inicia-se a aplicação da tafonomia no estudo dos fósseis de lingulídeos da sucessão devoniana da Bacia do Paraná. Bosetti (2004) com a abordagem da gênese dos estratos, ocorrência e distribuição da macrofauna como um todo, e dos lingulídeos em particular, permanece utilizando a tafonomia. Apesar de não ter trabalhado exclusivamente com este grupo, Bosetti (2004) teceu algumas conclusões tafonômicas a respeito dos lingulídeos. Zabini (2007) executou trabalho tafonômico com os lingulídeos da região, fornecendo os principais fundamentos para a presente tese. Horodyski (2010) descreveu lingulídeos preservados nas seções devonianas de topo realizando interpretações paleoambientais. Bosetti *et al.* (2010a, 2010b) apontaram o “Efeito Lilliput” nas camadas devonianas superiores, com a ocorrência de lingulídeos (incluindo também espécimens de orbiculóides) com fenótipos subnormais. Matsumura (2010) construiu roteiro paleontológico, destacando afloramentos com ocorrência de lingulídeos.

Faz-se notar, então, duas fases distintas de pesquisa: a primeira com enfoque sistemático, descritivo, e a segunda, de cunho tafonômico, abordando aspectos envolvidos na gênese do registro dos fósseis, incluindo-se aí lingulídeos.

Os trabalhos de Anelli *et al.* (1997), Bosetti (2004), Bosetti *et al.* (2010a, 2010b), Ghilardi (2004), Simões *et al.* (1999a, 1999b), Nunes (1999), Rodrigues (2002), Simões *et al.* (2002), Soares (2007), Zabini (2007), Horodyski (2010) e Scheffler (2010), representam os mais atuais estudos tafonômicos realizados na sucessão devoniana da bacia sedimentar do Paraná. Grande parte dos trabalhos se referem aos macroinvertebrados fósseis e enfocam a base dos depósitos marinhos devonianos, apesar de não abordarem exclusivamente tais depósitos; atualmente os estratos superiores vem recebendo mais atenção, como se vê com as publicações de Bosetti *et al.* (2010a, 2010b) e Horodyski (2010). Estes trabalhos representam um amplo conjunto de dados que serviram de suporte para as considerações da presente tese. Através dos resultados destes trabalhos, sabe-se que a distribuição dos macrofósseis relaciona-se intimamente com a variação do nível de base da bacia, estando sujeita aos processos sedimentares atuantes no momento da deposição final. A questão que permanece é como os lingulídeos “reagem” a tais processos? Seriam eles mais sensíveis a determinados eventos?

1.7.2. *Por que rediscutir o consagrado gênero Lingula?*

O gênero *Lingula* vem sendo retratado na literatura como um “fóssil vivo” desde os tempos de Darwin (1859¹), que foi, inclusive, o primeiro a fazer tal alusão. Entre livros científicos, artigos e literatura em geral também incide o uso do gênero na exemplificação de “fósseis vivos” (BOSETTI, 1989; CARVALHO, 2004, 2010; DAWKINS, 2009; EMIG, 1986; HAMMOND; POINER, 1984; KOWALEWSKI, 1996b; MENDES, 1988; NUNES, 1999; WILLIAMS; CUSACK, 1997 entre outros).

Este conceito permanece pela aparente ausência de grandes modificações morfológicas e estruturais em sua concha desde o Cambriano Médio até os dias atuais. Biernat e Emig (1993) e Emig (1982, 2003), porém, reduzem a distribuição temporal do gênero *Lingula*, embasando-se em caracteres morfológicos considerados mais diagnósticos. Sob este ponto de vista os gêneros *Lingula* e *Glottidia* apareceriam somente no Terciário, ou talvez no final do Cretáceo. Além disso, cada vez mais evidências são publicadas a favor da mudança destes organismos (ZHANG *et al.*, 2004, 2005, 2008).

Refletindo a tendência mundial, os lingulídeos da sucessão devoniana sempre foram considerados pertencentes ao gênero *Lingula* (BOSETTI, 1989; BOSETTI; MORO, 1989; CARVALHO, 2004, 2010; CLARKE, 1913; MENDES, 1988; NUNES, 1999; QUADROS, 1987). Porém, conforme os dados atualmente publicados sobre o grupo, existe um desconforto na referência destes bioclastos ao gênero *Lingula*; a alternativa encontrada até o momento foi o uso do termo abrangente “lingulídeo” na denominação de tais fósseis, porém outros lingulídeos ocorrem nas mesmas camadas (*e.g.* *Orbiculoidea collis* Clarke, 1913, *O. baini* Sharpe, 1856, *O. bodenbenderi* Clarke, 1913, e *Lingulepis wagoneri* Bosetti, Horodyski, Zabini, Matsumura e Godoy, 2010) o que prejudica a correta identificação dos bioclastos analisados.

Mesmo em se tratando de aspectos tafonômicos, em que a identificação específica dos bioclastos não é necessária, discinídeos (Família Discinidae), lingulídeos (Família Lingulidae) e obolídeos (Família Obolidae) (todos pertencentes à Ordem Lingulida, e portanto passíveis de serem denominados “lingulídeos”) devem reagir às

¹ Disponível online em francês no site: <http://abu.cnam.fr/cgi-bin/go?espece1>. Acessado em 05 de Janeiro de 2011.

condições ambientais de forma diferente, uma vez que apresentam hábito de vida, mineralogia, forma da concha completamente distintos. Este desconforto na precisa identificação dos fósseis estudados fez da classificação sistemática um dos objetivos desta tese.

1.7.3. A Tafonomia e a análise tafonômica

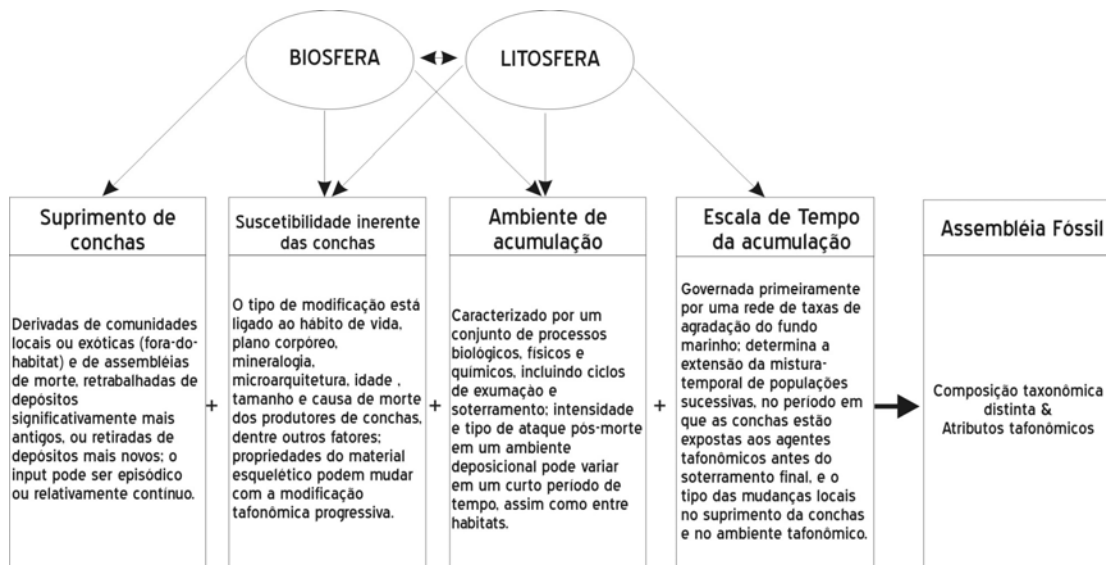
Na tafonomia, os restos orgânicos são partículas sedimentares e estão sujeitos aos mesmos processos de erosão, transporte e deposição. Da mesma forma que os litoclastos, os bioclastos podem sofrer 1) mistura de elementos, 2) desgaste físico-químico, 3) seleção hidráulica e 4) retrabalhamento, além de fatores 5) diagenéticos como a 5.1) compactação, a 5.2) cimentação e a 5.3) dissolução diferencial. Por esses motivos é que cada vez mais se utilizam os princípios da tafonomia na interpretação dos dados paleontológicos.

A tafonomia tem como finalidade desvendar os processos de preservação e a maneira como estes afetam o registro fóssil (EFREMOV, 1940). Pode-se dizer que a tafonomia e a análise tafonômica objetivam revelar os processos químicos, físicos e biológicos que levaram à formação das concentrações fossilíferas, e que distorcem as informações fornecidas pelos fósseis. Duas amplas subdivisões compõem esta ciência: a bioestratinomia e a diagênese fóssil (BEHRENSMEYER; KIDWELL, 1985; SPEYER; BRETT, 1988). A bioestratinomia estuda a história sedimentar dos restos esqueléticos até seu soterramento, e a diagênese abrange os processos físicos e químicos que alteram os restos após o soterramento (HOLZ; SIMÕES, 2002, 2005; KIDWELL; BOSENCE, 1991; SIMÕES; HOLZ, 2004; SPEYER; BRETT, 1988).

Segundo Kidwell e Bosence (1991) a composição e a abundância dos restos conchíferos são governadas por interações complexas de muitos fatores. De maneira geral, são eles: (a) fonte e taxa de suprimento das conchas, (b) pela inerente e altamente específica suscetibilidade destas conchas à destruição e modificação, (c) condições tafonômicas as quais as conchas foram expostas em seu ambiente de acumulação, e (d) a escala de tempo da acumulação. Como consequência pode-se ter assembléias fósseis em que a diversidade será aumentada, em função da mistura-temporal, enquanto outras assembléias fósseis poderão apresentar sua diversidade drasticamente diminuída se comparada à original, com a remoção das formas mais

frágeis e de mineralogia mais instável. É dessa forma que se apresenta a “equação tafonômica” proposta por Kidwell e Bosence (1991, p. 116) conforme o QUADRO 5.

QUADRO 5. Equação que mostra os fatores que afetam a formação das assembléias fósseis de conchas. Retirado de Kidwell e Bosence (1991).



Estes fatores que influenciam a preservação dos fósseis, e assim, a natureza do registro fóssil, devem ser considerados em diferentes escalas. Padrões tafonômicos mudam ao longo do tempo geológico, no registro de organismos de corpo mole e daqueles com carapaças. Os controles sedimentares variam entre os diversos tipos de ambientes (*e.g.* marinho x fluvial). Tafofácies podem ser reconhecidas a partir de dados ecológicos e sedimentares. Estas abordagens fornecem idéias gerais sobre a influência da tafonomia na natureza do registro (BRIGGS, 1995; KIDWELL; BOSENCE, 1991; SPEYER; BRETT, 1988). É preciso salientar, porém, que para cada área de trabalho, cada grupo taxonômico trabalhado, cada andar ou período geológico considerado, cada faixa de paleolatidade, os fatores ambientais envolvidos são outros, os processos biológicos e geológicos não se repetem, e o tempo envolvido na sedimentação pode variar (SIMÕES; HOLZ, 2004). Por esse motivo a simples aplicação de modelos pré-estabelecidos não deve ser uma prática recorrente.

1.7.3.1. *Histórico e tendências*

Segundo Holz e Simões (2005) foi somente no século XX, com os princípios ditados pela escola alemã de *Aktuopaläontologie*, e com o trabalho do cientista russo Efremov (1940), que os princípios tafonômicos começaram a ser aplicados nos estudos paleontológicos. Inicialmente a tafonomia foi utilizada no estudo dos vertebrados fósseis, e posteriormente, com os trabalhos de Seilacher, na década de 1950, iniciou-se a aplicação no estudo dos invertebrados. Em 1970, Seilacher foi quem primeiro tratou os restos orgânicos como partículas sedimentares, analisando-os como sujeitos aos processos de transporte, concentração e seleção, processos do ciclo exógeno até então não considerados na análise de fósseis (SIMÕES; HOLZ, 2004).

Como uma ferramenta nos estudos paleontológicos, a tafonomia tem ampla aplicação, uma vez que existem padrões e processos que podem ser documentados somente pelo registro fóssil, fornecendo informações importantes sobre os ambientes sedimentares e por processos que não deixam marcas no registro estratigráfico (HOLZ; SIMÕES, 2005).

Com o advento da estratigrafia de sequências, na década de 1980, e o abandono da concepção gradualista na geologia sedimentar (HOLZ; SIMÕES, 2004), a tafonomia vem apresentando uma forte tendência de integração aos estudos estratigráficos. Um dos principais fatores que colaboram para essa “união” é o fato de que as concentrações fósseis e suas características tafonômicas mudam ao longo dos gradientes ambientais (BRETT, 1995; SPEYER; BRETT, 1988). Isso significa que a preservação diferencial dos bioclastos entre as fácies sedimentares reflete a atividade diferencial dos processos tafonômicos em diferentes sistemas deposicionais. Além disso, o registro sedimentar apresenta hiatos de erosão e não-deposição, sendo que os eventos de maior escala, como grandes enchentes, é que predominam na coluna estratigráfica. Portanto, no estudo do registro fóssil, a associação entre Tafonomia e Estratigrafia é extremamente interessante para a obtenção de dados mais verossímeis. Segundo Simões e Holz (2004), na base epistemológica da análise paleontológica está a análise estratigráfica.

1.7.3.1.1. Bioestratinomia

1.7.3.1.1.1. Definição

Kidwell e Bosence (1991) definem o termo “Bioestratinomia” como os processos e agentes que atuam na preservação diferencial das conchas. Isso significa dizer que a Bioestratinomia é o estudo do processo de soterramento do material duro biológico e, em particular, seu comportamento como partícula sedimentar (MARTIN, 1999). Em 1927, Weigelt cunhou o termo e incluiu também os aspectos da necrólise na análise bioestratinômica. A aplicação da necrólise como parte da bioestratinomia varia, porém, de acordo com o autor (ver HOLZ; SIMÕES, 2002; KIDWELL; BOSENCE, 1991; MARTIN, 1999 para diferentes formas de abordagem).

Fatores como a atuação biológica nos restos esqueléticos e a variedade de processos que podem formar um único estado preservacional dificultam a análise da história bioestratinômica (KIDWELL; BOSENCE, 1991).

Em geral a modificação pós-morte é função (1) da suscetibilidade das conchas a um grupo de processos particular e (2) do tempo que o material bioclástico ficou exposto ao ataque. Estes dois fatores são inerentes à: posição de vida do organismo, tamanho, mineralogia, microarquitetura, rugosidade superficial, presença/ausência de capas orgânicas e área superficial exposta ao ataque (KIDWELL; BOSENCE, 1991). Porém o dano não é uma função direta da suscetibilidade e do tempo, uma vez que os processos podem ocorrer de forma intermitente, e não contínua; as conchas podem ser submetidas a diversas fases de modificação relacionadas a ciclos de soterramento/exumação e outras mudanças ambientais, levando a resultados como, *e.g.* conchas antigas com aspecto de novas (ver RODRIGUES, 2006).

1.7.3.1.1.2. Morte

1.7.3.1.1.2.1. Aspectos gerais

A morte seletiva, segundo Holz e Simões (2002), afeta faixas de idade determinadas numa população, e é consequência de fatores como envelhecimento, doença e predação. Este tipo de morte, também é conhecido por morte natural, e afeta os

indivíduos mais jovens e mais velhos da população. Ainda segundo Holz e Simões (2002) a tanatocenose que resulta da mortandade natural apresenta elementos dessas classes de idade, e um estudo estatístico irá apresentar uma distribuição bimodal mais ou menos acentuada, que reflete a presença de indivíduos jovens e senis.

Já a morte catastrófica, ou não seletiva, ocorre, segundo Holz e Simões (2002), quando algum evento de grande magnitude (grandes enchentes, tempestades, secas) atinge grande parte da população de maneira indistinta. Assim, um estudo estatístico irá apresentar uma distribuição que reflete, de forma mais ou menos fiel, a composição original da biocenose, apresentando juvenis, adultos e senis de acordo com a estrutura populacional original.

1.7.3.1.1.2. Aspectos específicos

Existem vários trabalhos que tratam sobre as causas de morte de lingulídeos atuais, podendo elas estar relacionadas a: 1) *fatores biológicos* como: doenças, longevidade ou predação; (e/ou) 2) *fatores químicos* (e.g. salinidade, marés vermelhas e águas anóxicas); (e/ou) 3) *fatores físicos*, como temperatura e taxas de sedimentação.

A predação foi estudada por Paine (1963), Flessa e Kowalewski (1994) e Kowalewski (1996b). Os estudos realizados com *Glottidia* mostram que seus predadores preferenciais se tratam de moluscos perfuradores presentes na comunidade, pássaros ou caranguejos.

A longevidade é bastante difícil de precisar em lingulídeos atuais, variando conforme as espécies (CHUANG, 1961; KOWALEWSKI, 1996b; YATSU, 1902). Além disso, a aplicação destes dados em fósseis paleozóicos é limitada.

A suscetibilidade de invertebrados a doenças é um tema pouco estudado. Clarke (1921) abordou o assunto inclusive em invertebrados do período Devoniano.

Em relação à salinidade, as amplitudes suportadas variam entre populações. Lingulídeos atuais são considerados animais eurihalinos, porém nem *Glottidia* nem *Lingula* toleram diluições extremas de salinidade (HAMMEN; LUM, 1977, *apud*: EMIG, 1997; HAMMOND, 1983); se os limites de tolerância não forem ultrapassados e desde que os animais não permaneçam por um longo período nessa situação, as variações são suportadas, como é demonstrado pela presença de lingulídeos

vivos após eventos de alto acréscimo de água doce em seu hábitat natural (EMIG, 1981a, 1986).

Condições anaeróbicas como marés vermelhas podem ser responsáveis por mortandade em massa (EMIG, 1997; MENDES, 1988). Indivíduos do gênero *Glottidia* são provavelmente capazes de resistir a eventos anóxicos de curta duração por que possuem papilas no manto, sobre os canais secundários na cavidade paleal. Tais papilas permitem um aumento das trocas respiratórias e nutricionais. *Lingula anatina* é mais resistente ao estresse de perda de oxigênio que moluscos bivalves (EMIG, 1997).

De forma geral, os lingulídeos são capazes de sobreviver em ambientes pouco oxigenados uma vez que possuem hemeritina em seus celomócitos (WORCESTER, 1969; YATSU, 1902). A hemeritina parece ser utilizada como uma reserva sob condições anóxicas ou durante a pausa da respiração, que pode ocorrer nas zonas intertidais quando o *terrier* é exposto, e tem papel no transporte de oxigênio nos lingulídeos.

As variações de temperatura suportadas por lingulídeos mudam entre diferentes populações (EMIG, 1997).

Lingulídeos apresentam mecanismo de escape relativamente eficiente para taxas de sedimentação elevadas que possam ocorrer abruptamente. Tal mecanismo consiste no alongamento de seu pedículo em até 20x o comprimento de sua concha (EMIG, 1983), e que pode resultar na autotomia deste órgão, culminando na saída do animal à interface água-sedimento (THAYER; STEELE-PETROVIC, 1975). Porém se a sedimentação for intensa, e o episódio de tempestade durar mais de algumas horas, é provável que o animal morra.

Na análise do tipo de morte dos lingulídeos, é preciso atentar ao fato de que o tamanho do animal não necessariamente reflete a sua idade (CHUANG, 1961; EMIG, 1997; PAINE, 1963; WORCESTER, 1969). É de se supor que indivíduos mais velhos sejam maiores que aqueles mais novos, mas a idade não é o único fator envolvido quando se trata de tamanho. Lingulídeos em ambiente com abundância de alimento em suspensão são de tamanho maior do que aqueles cujo habitat apresente escassez de nutrientes. Segundo Kowalewski (1996b) *Glottidia palmeri* cessa seu crescimento, ou diminui seu ritmo drasticamente, durante o período de inverno.

Segundo Emig (1986, 1997) lingulídeos fósseis não são indicadores de seus biótopos, mas sim de mudanças ambientais drásticas, que levaram ao seu soterramento. A explicação para esse fato, é que somente um evento catastrófico, com

duração de alguns dias, é capaz de tornar mais significativa a preservação da concha e sua fossilização, uma vez que há baixo potencial de fossilização em ambientes normais.

1.7.3.1.1.3. *Necrólise*

1.7.3.1.1.3.1. *Aspectos gerais*

Organismos mortos são fonte de energia em qualquer ambiente. Se esta fonte for utilizada por fungos e bactérias, é chamada de decaimento; caso seja utilizada por macro-organismos, é dita necrofagia (MARTIN, 1999).

Quimicamente falando, as taxas de decaimento são controladas por (a) suprimento de oxigênio (O_2) e doadores de elétrons, (b) fatores ambientais como temperatura, pH, geoquímica sedimentar e, (c) a natureza do carbono orgânico. Assim, em ambientes oxigenados, os micróbios quebram o carbono orgânico com o O_2 ; caso ocorra a depleção de O_2 outros receptores de elétrons serão utilizados. Caso todos os oxidantes forem esgotados, o decaimento ocorrerá por fermentação. Porém não são todos os oxidantes que se apresentam em todo o tipo de ambiente. Existem três tipos principais de decaimento em regimes aquáticos: (a) aeróbico (em sistemas marinhos e de água doce), (b) marinho anaeróbico (redução por sulfato e metanogênese), e (c) anaeróbico de água doce (principalmente metanogênese).

O decaimento aeróbico é tido como o mais rápido e efetivo meio de biodegradação (MARTIN, 1999). Já o principal efeito da anoxia é reduzir as taxas de decaimento.

Ainda segundo Martin (1999) fatores ambientais como pH e temperatura exercem grande controle nas taxas de decaimento, mas se apresentam como os parâmetros potencialmente mais difíceis de serem verificados no registro. O decaimento é uma das principais fontes de perda de informação do registro fóssil. A única maneira de diminuir esta perda é através da mineralização (MARTIN, 1999). Além disso, o decaimento afeta muito as propriedades hidrodinâmicas dos organismos, e é, portanto, fonte de tendenciamentos preservacionais (e.g. flutuação de carcaças).

1.7.3.1.1.3.2. Aspectos específicos

O decaimento afeta o registro fóssil dos lingulídeos de uma maneira peculiar. No caso de morte por senilidade, doenças, ou ainda fatores químicos que ultrapassam seus limites de tolerância, o lingulídeos podem ter seu pedículo amolecido (FERGUSON, 1963). Dessa forma, sua porção distal será destacada do fundo de seu *terrier* (uma vez cessada a produção do muco aglutinante), e, com a ajuda de bactérias aeróbicas que tornarão a concha mais leve com a produção de oxigênio na cavidade do corpo, o animal será exumado de seu *terrier*, podendo permanecer por até algumas semanas na interface sedimento-água (posição concordante ao plano de acamamento).

Os músculos que garantem a abertura das valvas do animal em vida, chamados laterais longitudinais, abrem as valvas quando contraídos; logo após a morte do animal, tais músculos tornam-se rígidos, e as valvas se abrem; é por esta razão que os braquiópodes são frequentemente encontrados desarticulados.

Segundo dados de Kowalewski (1996b), *Glottidia palmeri* pode, mesmo depois de sua morte, permanecer em seu *terrier* por um período de, no mínimo, um ano.

Portanto, no caso dos lingulídeos, a necrólise pode vir a influenciar a posição em que o animal irá ficar preservado, em relação ao plano de acamamento.

1.7.3.1.1.4. Processos Destrutivos

A durabilidade dos restos esqueléticos refere-se a sua resistência relativa à quebra e destruição por processos físicos, químicos e biológicos. Os processos de destruição podem ser divididos em 5 categorias, que se sucedem de acordo com a exposição dos restos aos diferentes ambientes, sendo eles (BRETT; BAIRD, 1986; MARTIN, 1999): (1) desarticulação, (2) fragmentação, (3) abrasão, (4) bioerosão, (5) corrosão e dissolução. Dependendo das características físicas do ambiente sedimentar um ou mais destes processos pode ser mais ativo (MARTIN, 1999). No texto a seguir o transporte será considerado dentro da análise bioestratinômica como parte de processos destrutivos (SIMÕES; HOLZ, 2002).

1.7.3.1.1.4.1. Desarticulação

1.7.3.1.1.4.1.1. Aspectos Gerais

A desarticulação é definida como a desintegração ao longo das juntas e articulações, de esqueletos multi-elemento (MARTIN, 1999; SPEYER; BRETT, 1988). A desarticulação pode ocorrer até mesmo antes da morte, no caso das exúvias, por exemplo.

Na maioria das vezes a desarticulação ocorre rapidamente após a morte, envolvendo quebra bioquímica de tecidos por enzimas presentes no próprio organismo. O decaimento de ligamentos e tecidos conectivos por bactérias tem suas taxas dependentes da natureza dos tecidos e ainda do tipo de ambiente em que se encontram. A atuação de agentes bióticos pode acelerar ainda mais o processo de desarticulação, como na ação de necrófagos e organismos perfuradores. A ação de ondas e correntes também tem seu papel no processo.

Frequentemente assume-se que o transporte de carcaças implica sempre na desarticulação. Porém trabalhos atuais demonstram que isso nem sempre ocorre: se o organismo for transportado antes ou imediatamente após sua morte a desarticulação pode não ocorrer (MARTIN, 1999). Estruturas de interligamento também previnem este processo. No caso de esqueletos multi-elemento a preservação do organismo articulado ocorre somente em eventos de soterramento rápido (horas a poucos dias); a ausência de turbulência e ambientes anóxicos também podem explicar a preservação de esqueletos articulados (MARTIN, 1999).

De acordo com uma das regras básicas da tafonomia, as conchas permanecem articuladas em ambientes de baixa energia, e de soterramento rápido. Tais condições prevalecem em plataformas abertas, especialmente abaixo do nível de base de ondas de tempestade (KIDWELL; BOSENCE, 1991; MARTIN, 1999). Altas porcentagens de conchas articuladas resultam de correntes de tempestades e de turbidez (“*obrution*” *sensu*: BRETT; SEILACHER, 1991), em que os animais são mortos pelo rápido aporte de sedimento. Baixas temperaturas e anoxia também previnem a desarticulação. A anoxia não previne o decaimento orgânico *per se*, mas minimiza a bioturbação e promove a mineralização precoce de partes moles.

A desarticulação também pode resultar da atividade dos mesmos agentes que reorientam as conchas. Outros fatores que também afetam a articulação esquelética de conchas bivalves são: (a) hábito epifaunal *versus* infaunal (os infaunais apresentam maior grau de articulação uma vez que já se encontram enterrados); (b) quantidade de tecido conectivo e extensão do decaimento orgânico antes do retrabalhamento; (c) a forma dos elementos esqueléticos (e.g. tamanho dos ligamentos, charneira) (MARTIN, 1999).

1.7.3.1.1.4.1.2. Aspectos específicos

Por serem animais bivalves, os lingúlídeos podem ocorrer no registro de três formas, quanto ao seu grau de articulação. Suas valvas podem se apresentar articuladas, articuladas em tesoura (NUNES, 1999), e desarticuladas (KOWALEWSKI, 1996b; ZABINI, 2007; ZONNEVELD *et al.*, 2007).

Segundo Zabini (2007), as valvas de lingúlídeos dos afloramentos devonianos do Paraná encontram-se bastantes achatadas e comprimidas em lâmina bastante delgada, pelo acúmulo dos sedimentos depositados nas camadas superiores. Zabini (2007) relata que em grande parte das amostras coletadas não foi possível distinguir o grau de articulação das valvas. Por vezes percebe-se quatro finas lâminas de material substituinte, quando pelo menos duas dessas lâminas fossem (ao menos em parte) quebradas na hora da coleta ou do manuseio para a análise.

Kowalewski (1996b), em seu estudo com *Glottidia palmeri*, afirma que as valvas encontradas na interface sedimento-água apresentam-se, em sua grande maioria, desarticuladas.

Para os lingúlídeos em aparente posição de vida dificilmente observa-se as duas valvas conjugadas, articuladas. Isso porque os fósseis em rochas formadas por sedimentos finos como siltitos e argilitos, encontram-se achatados, cisalhados e deformados, também devido à deposição dos sedimentos nas camadas superiores (ZABINI, 2007), mostrando inclusive um achatamento dorso-ventral semelhante ao que ocorre naqueles fósseis concordantes ao plano. É provável que tal achatamento seja resultante da compressão dos sedimentitos por diques de diabásio, muito comuns na região. Já lingúlídeos encontrados em arenitos finos a médios não apresentam alto grau de deformação e achatamento, porém, devido à porosidade da rocha, encontram-se mal

preservados, normalmente avermelhados (ZABINI *et al.*, 2008). Fósseis encontrados perpendiculares em relação ao plano de acamamento são tidos como articulados, em posição de vida, e *in situ*.

1.7.3.1.1.4.2. Fragmentação

1.7.3.1.1.4.2.1. Aspectos gerais

Pode ser resultado do impacto físico de objetos ou ainda de agentes bióticos (*e.g.* necrófagos, predadores) antes mesmo da morte do organismo. Algumas vezes é possível reconhecer padrões de quebra ou fragmentos distintos, mas na maioria das vezes a quebra não pode ser separada entre a física e a biológica (MARTIN, 1999).

A resistência à fragmentação está ligada a fatores morfológicos e composicionais da concha, como: espessura e curvatura, microarquitetura e porcentagem de matriz orgânica (MARTIN, 1999).

A fragmentação indica mudanças de energia entre fácies, uma vez que um alto grau de fragmentação sugere quebra e retrabalhamento no nível de ondas de tempo bom. Eventos mais raros, como tempestades, podem gerar correntes ou ondas que modificam aqueles ambientes mais calmos, também causando fragmentação (MARTIN, 1999).

1.7.3.1.1.4.2.2. Aspectos específicos

Segundo Emig (1983, 1990, 1997) e Kowalewski (1996b) a concha dos lingulídeos, ao permanecer na interface sedimento-água, tem suas valvas separadas e sua matriz orgânica rapidamente degradada devido à hidrólise, ação de microorganismos ou abrasão mecânica, sendo rapidamente reduzida a fragmentos irreconhecíveis. A deterioração ocorre das margens à porção central da valva, sendo que após 2 ou 3 semanas as valvas desaparecem por completo da interface sedimento-água. Por esse motivo, as valvas de lingulídeos não devem representar depósitos com grande mistura-temporal (KOWALEWSKI, 1996a, 1996b).

Segundo Kowalewski (1996b), valvas ocorrentes na interface sedimento-água apresentam mistura espacial de indivíduos recém-mortos que habitam *patches* diferentes, porém coexistentes.

Ainda segundo Kowalewski (1996b) animais encontrados mortos na interface sedimento-água apresentavam grandes mudanças em suas propriedades físicas; suas conchas eram macias e muito mais frágeis que os já frágeis espécimens frescos. Mais da metade dos espécimens coletados na superfície consistiam em fragmentos, identificados como pertencentes principalmente à região posterior da valva. Assume-se que as valvas de animais mortos fora de seu *terrier* são fragmentadas facilmente, mesmo em planícies lamosas calmas da zona intertidal, como a trabalhada pelo autor (*op.cit.*).

Zabini (2007) e Zabini *et al.* (2010) foram os primeiros a notar a presença abundante de fragmentos angulosos de lingulídeos nos afloramentos devonianos do Paraná. Conforme levantado por Kowalewski (1996b) a preservação de tais fragmentos sugere uma diferença entre os registros paleozóico e pós-paleozóico de lingulídeos. Este motivo suscitou o estudo mais aprofundado da tafonomia dos lingulídeos paleozóicos e também da influência dos fatores intrínsecos dos lingulídeos, conforme discutido no corpo principal desta tese.

1.7.3.1.1.4.3. Bioerosão

1.7.3.1.1.4.3.1. Aspectos gerais

Segundo Simões e Holz (2004) a abrasão, bioerosão e a dissolução ocorrem, primeiramente, nos restos esqueléticos que permanecem expostos na interface água-sedimento, por prolongados períodos de tempo. Estes processos atuam em intensidades diferentes em cada tipo de ambiente aquático. Em águas rasas e agitadas a abrasão mecânica é o principal agente de desgaste dos esqueletos. Já em ambientes de águas mais profundas, de fundo argiloso, a bioerosão e a dissolução predominam.

A análise de interações ecológicas em ecossistemas marinhos necessita de preservação no registro fossilífero. E, apesar de raras, algumas relações podem se preservar. É o que acontece com a predação e o parasitismo, registrados na forma de perfurações em conchas. As perfurações fornecem subsídios para o reconhecimento da

natureza e da distribuição temporal das interações pretéritas, assim como das suas consequências evolutivas e ecológicas (DELINE *et al.*, 2003; LEIGHTON; ARONOWSKY, 2003).

Existem análises e descrições de perfurações por predação em animais como *Cloudina*, que foi um dos primeiros a apresentar exoesqueleto, no final do período pré-Cambriano (BENGTSON; ZHAO, 1992). Porém, as perfurações paleozóicas não foram aceitas facilmente como de origem predatória; acreditava-se que elas teriam se originado por processos inorgânicos (*e.g.* dissolução tafonômica) por serem registros sujeitos a um longo período de diagênese. Contudo, vários autores (BAUMILLER, 1996; BAUMILLER *et al.*, 1999; HOFFMEISTER; KOWALEWSKI, 2001; KOWALEWSKI; FLESSA 1994; SMITH *et al.*, 1985) vêm comprovando a origem biogênica de tais estruturas, e afirmando que a predação por perfurações (*drilling predation*) é, no mínimo, tão antiga quanto o Devoniano Médio. Muitos padrões têm sido documentados e interpretados em animais do final do período Cretáceo até o Holoceno, e a atenção a esta “fase Cenozóica” (KOWALEWSKI; FLESSA, 1994) deve-se às altas frequências de perfuração (>10%) e à fácil identificação dos perfuradores, uma vez que as características das perfurações levam a análogos modernos. Já o período pré-Cretáceo tem um registro muito mais esparsos (DELINE *et al.*, 2003).

A diferenciação entre as origens orgânica e inorgânica de perfurações, segundo Leighton (2001), é de fácil reconhecimento: a última não possui os bordos perfeitamente regulares. A identificação da natureza da perfuração é a principal dificuldade neste tipo de estudo (qual animal a originou, se ele era um predador, um parasita ou ainda um perfurador de substrato). Segundo Baumiller *et al.*, (1999) a distinção entre perfuradores de substrato e aqueles originados por predador/parasita possui critérios que normalmente são de fácil reconhecimento. Porém, na maioria dos casos não é possível distinguir entre perfurações de parasitas ou predadores, a não ser que o material obtido apresente os dois animais “pegos no ato”, como em Baumiller (1996), que descreve um gastrópode platiceratídeo perfurando um crinóide. Portanto, em grande parte das publicações, aonde se lê “predação”, subentende-se predação/parasitismo.

1.7.3.1.1.4.3.2. Aspectos específicos

Kowalewski e Flessa (1994) descrevem a primeira ocorrência de perfuração em um lingúlideo atual. Numa amostragem de 1000 indivíduos de *Glottidia palmeri*, havia um fragmento de valva com perfuração. Com o conhecimento dos predadores atuantes na área estudada, os possíveis predadores são citados. Porém, com *a)* pequena amostragem, *b)* morfologia um tanto irregular da perfuração, *c)* o fato de a concha de *Glottidia* ser muito fina e não preservar a forma vertical da perfuração – fator importante para a identificação do predador, e *d)* a ocorrência da perfuração em somente um fragmento de valva, os autores não descartam a possibilidade de a estrutura ter sido originada por um perfurador de fundo ou ainda por um parasita. Apesar dos poucos dados, os autores também sugerem que a perfuração pode ter sido originada pelo comportamento aberrante de um predador.

Clarke (1921) cita alguns exemplos de doenças observadas em conchas do devoniano da bacia do Paraná, e Zabini *et al.* (2006a, 2006b) relata a ocorrência de perfurações circulares em valvas de lingúlideos também do devoniano da bacia do Paraná. Desconhece-se outro tipo de estudo publicado sobre o assunto desenvolvido com os fósseis devonianos da bacia supracitada.

1.7.3.1.1.4.4. Transporte

1.7.3.1.1.4.4.1. Aspectos gerais

O transporte, segundo Martin (1999), depende primeiramente da densidade efetiva (presença ou não de água no interior da concha, entre outros fatores, pode afetar a densidade original da concha), e secundariamente na sua forma e tamanho.

Valvas movimentam-se por saltação e rolamento, ocorrendo com convexidade para cima e para baixo. As velocidades atingidas não são estritamente função do tamanho da concha, mas também de sua forma (esfericidade), tamanho e peso, sendo que quanto menor a densidade efetiva, maior a importância da forma (MARTIN, 1999). Entretanto, a diminuição da velocidade das correntes pode ocasionar uma mistura de conchas com concavidade para cima e para baixo. Desse modo, as

orientações de concavidade das valvas não são indicadores infalíveis da energia da água (KIDWELL; BOSENCE, 1991; MARTIN, 1999).

Grande parte das fragmentações pode ser proveniente de interações biológicas como a ação de pássaros, necrófagos, predadores, caranguejos ermitões e bioturbadores que produzem resultados semelhantes àqueles cuja origem são processos físico-químicos (MARTIN, 1999).

1.7.3.1.1.4.2. Aspectos específicos

Segundo Emig (1997) e Kowalewski (1996a, 1996b) as conchas de lingulídeos atuais não resistem a transportes longos, sendo fragmentadas facilmente, mesmo em ambientes calmos, como explicado na seção 1.7.3.1.1.4.2.2.

Kowalewski (1996b) ressalta, porém, que apesar de os lingulídeos atuais não serem passíveis de transportes longos, existem registros de fósseis de lingulídeos paleozóicos retrabalhados e preservados na forma de fragmentos, indicando, portanto, uma possibilidade de transporte mais acentuado nestes casos.

Para os lingulídeos devonianos, a orientação da concha em relação à concavidade (para cima ou para baixo) raramente pode ser obtida devido ao achatamento dorso-ventral das conchas, comentado na seção 1.7.3.1.1.4.1.2.

A não diferenciação das valvas entre dorsal e ventral não permite verificar se há transporte preferencial de alguma delas.

Em relação à orientação das valvas, o que se pode dizer é que Zabini *et al.* (2010) relata a ocorrência de pavimentos com valvas orientadas em corda e em roseta, indicando, segundo Brett e Baird (1986) que a preservação aconteceu abaixo do nível de base de ondas de tempestade.

1.7.3.1.1.5. Soterramento Final

1.7.3.1.1.5.1. Aspectos gerais

Segundo o paradigma da sedimentação episódica (HÜS, 1983; DOTT, 1983 *apud*: HOLZ; SIMÕES, 2002), apenas os eventos de maior magnitude deixam seu

registro, e há obliteração do registro diário (*background sedimentation*), cuja sedimentação é menos expressiva.

Este paradigma pode ser aplicado aos sistemas marinhos, segundo exemplo de Holz e Simões (2002):

“Durante eventos de tempestade, por exemplo, com a mudança do nível do mar, causada pela maré de tempestade, grande volume de água é acumulada nas áreas de águas rasas, retornando à plataforma através das chamadas correntes de retorno. Neste processo, há grande erosão do substrato nos ambientes de águas rasas, quando parte dos animais bentônicos da infauna são exumados e reorientados, sendo preservados com as conchas articuladas fechadas ou abertas, mas não em posição de vida, *in situ*. Nos ambientes mais distais, os sedimentos finos colocados e mantidos em suspensão durante e após o evento de tempestade contribuirão para um aumento brusco nas taxas de sedimentação, soterrando, durante a sua deposição, animais em posição de vida, dando origem aos depósitos de *obrution*.”

(HOLZ; SIMÕES, 2002, p.79.)

Assim, o registro sedimentar e fóssilífero é sempre aquele do último e maior evento ocorrido na área de estudo no tempo considerado (HOLZ; SIMÕES, 2002).

Segundo Speyer e Brett (1988) os principais fenômenos do dia-a-dia (*background*) são turbulência/energia da água, taxa de sedimentação e oxigenação do substrato. Eventos sedimentares episódicos podem, porém, atuar “em cima” dos eventos do dia-a-dia, misturando as assinaturas tafonômicas. Entretanto, é preciso entender a extensão da sobreposição dos processos do dia-a-dia com aqueles mais energéticos, porém menos frequentes (processos episódicos) (BRETT; BAIRD, 1986).

Segundo Speyer e Brett (1988) o fundo dos mares epeíricos eram suficientemente rasos para serem influenciados por ondas e correntes geradas por tempestades. Áreas de mar raso, entre os níveis de onda de tempo bom, e os de tempestades eram particularmente suscetíveis aos efeitos episódicos do trabalho das ondas. Tais efeitos incluem retrabalhamento e amalgamento de depósitos acumulados em dezenas a centenas de anos antes do evento. Nas porções de *offshore* o maior efeito seria o recobrimento do fundo por camadas de silte e argila, nuvens de suspensão

geradas por tempestades. Estas vastas nuvens seriam sedimento fino joeirados das regiões mais proximais.

❖ *Depósitos de obrução*

Segundo Kidwell e Bosence (1991), o soterramento rápido pode sepultar uma comunidade bentônica, formando uma assembléia de *censo* (*census assemblage*) que sofreu pouca ou nenhuma mistura-temporal. De forma semelhante Speyer e Brett (1991) definem depósitos de *obrution* como um tipo de depósito de conservação, que representam assembléias homogêneas, rapidamente soterradas. O conceito de *obrution*, segundo Brett (1997), também se refere aos depósitos cujas assembléias fósseis foram preservadas por soterramento muito rápido de organismos intactos. Segundo este autor o *obrution* está envolvido na maioria, senão em todos os exemplos de fósseis articulados, extremamente bem preservados. Dessa forma, tais depósitos são reconhecidos, pelos aspectos tafonômicos de seus fósseis articulados e bem preservados, e as evidências sedimentológicas podem indicar a rápida deposição dos sedimentos. Portanto, o depósito de *obrution sensu stricto* tem pouca ou nenhuma ação de mistura-temporal.

Para Speyer e Brett (1991) vários tipos de depósitos de *obrution* estão distribuídos em padrões previsíveis dentre fácies ambientais. Depósitos de *obrution* lenticular ocorrem em fácies de águas rasas, em ambiente de alta energia; já horizontes homogêneos ocorrem abaixo da linha de base de ondas de tempestade. Porém, segundo Brett (1997), os depósitos de *obrution* têm como áreas ótimas de ocorrência ambientes abaixo do nível de base de ondas de tempestades. Isso porque ambientes de águas-rasas, apesar de poderem sofrer um evento sedimentar episódico, dificilmente permanecem como registro, já que estão acima do nível de base de ondas de tempo bom, e que o destino da maioria destas camadas é a posterior erosão.

Cada depósito possui dois componentes básicos, (1) o horizonte de soterramento (*buried horizon*) e (2) a camada de soterramento (*buried layer*). O horizonte de soterramento representa a antiga interface sedimento-água, e pode apresentar uma variedade de características que indicam o tempo antes da deposição final. Os restos esqueléticos no horizonte de soterramento podem ser concentrados em fileiras, alinhados, ou preferencialmente soterrados pelo agente de deposição final. Tais características fornecem evidências da força e da direção de correntes associadas ao

evento de soterramento. Raramente os fósseis deste tipo de depósito sofrem muito transporte, indo muito além de seus sítios de vida. A camada de soterramento é o intervalo de sedimento que sobrepõe o horizonte de soterramento. É depositada normalmente num período de horas a poucos dias. É fracamente fossilífera, ou afossilífera (BRETT, 1997).

Os agentes geológicos que contribuem para o depósito de *obrution* incluem correntes de turbidez, fluxo de grãos ou de detritos (*grain or debris flows*), e, em especial, grandes tempestades que são acompanhadas por descargas durante as enchentes (*flood runoffs*) (BRETT, 1997).

Os organismos encontrados nos depósitos de *obrution* podem ter sido mortos por asfixia pelo evento de soterramento, ou por algum agente anterior à deposição (BRETT, 1997; KOWALEWSKI, 1996b).

1.7.3.1.1.5.2. Aspectos específicos

Segundo Kowalewski (1996b), eventos catastróficos não são essenciais para a preservação de lingulídeos *in situ*, mas são essenciais para a preservação de valvas concordantes. Isso ocorre porque lingulídeos em posição de vida podem permanecer em seu *terrier* após sua morte por um período de até um ano. Já as valvas que se encontram na interface sedimento-água podem ser destruídas em dias ou semanas, no máximo.

Para Kowalewski (1996b) o registro de lingulídeos cenozóicos e recentes é semelhante entre si, uma vez que os fósseis destes animais têm registro esparso associado à *fossil lagerstätten*; ambos diferem do registro paleozóico, no qual fósseis de lingulídeos são comuns, com a presença de fragmentos e valvas retrabalhadas, em locais de sedimentação moderada à baixa.

Os primeiros estudos tafonômicos da sucessão devoniana do Paraná, com resultados que incluem o registro de lingulídeos, foram realizados no afloramento Jaguariaíva - estrada de ferro. Este afloramento apresenta pelo menos seis depósitos de *obrution* (ANELLI *et al.*, 1997; NUNES, 1999; SIMÕES *et al.*, 1999a, 1999b). Os resultados destas análises foram a identificação de lingulídeos e outros macrofósseis (*e.g.* moluscos bivalves escavadores) preservados *in situ* (ANELLI *et al.*, 1997; NUNES, 1999; SIMÕES *et al.*, 1999a, 1999b; SIMÕES *et al.*, 2000, 2002). A origem

destes horizontes está relacionada a um aumento brusco nas taxas de sedimentação, associada a tempestades (NUNES, 1999; SIMÕES *et al.*, 2000). No caso dos lingulídeos, Nunes (1999) propõe esta mesma explicação como agente responsável pela gênese das concentrações fossilíferas do Membro Jaguariaíva, que contém invertebrados da infauna rasa preservados *in situ*.

1.7.3.2. *Diagênese*

1.7.3.2.1. *Aspectos gerais*

Os processos físico-químicos que transformam o depósito sedimentar em rocha denominam-se diagênese e atuam também sobre os restos orgânicos, que acabam sofrendo uma série de processos de transformação, denominados fossilização (HOLZ; SIMÕES, 2002).

Segundo Mendes (1988), a preservação das partes duras dos organismos depende (1) da composição química e da microestrutura interna originais, (2) das características dos sedimentos englobantes (granulometria, por exemplo) e (3) dos processos diagenéticos e pós-diagenéticos envolvidos.

Segundo Martin (1999) a dissolução e a diagênese precoce são considerados na análise Bioestratinômica. Os restos orgânicos, ao permanecerem na interface sedimento-água, estão sujeitos à degradação física e à alteração química que recicla biogeoquimicamente elementos (*e.g.* Carbono) que se encontram sequestrados na partes duras. O arcabouço geológico da destruição química (*e.g.* taxa de sedimentação, química da água, oxigenação de fundo) é variável. As partes duras, porém, tendem a se comportar de forma similar em relação à dissolução.

Segundo Speyer e Brett (1988) diferentes fases minerais possuem estabilidades variadas com relação ao substrato e às condições químicas intersticiais. Assim, uma assembléia com diferentes *taxa* apresenta perda diferencial de certos componentes. Tais diferenças composicionais contribuem na diminuição ou aceleração das taxas de dissolução uma vez que estão relacionadas ao grau de saturação química (*e.g.* a taxa de dissolução de carbonato é inversamente proporcional à presença e concentração de cálcio). Além disso, segundo estes autores, fósseis em fácies de

folhelhos são, em sua maioria, destruídos ou pouco preservados, exceto quando associados a nódulos carbonáticos e concreções resistentes à água.

Speyer e Brett (1988) alertam para o fato de que comparações uniformitaristas possam ser impraticáveis, pois os ambientes químicos do Paleozóico eram diferentes dos sistemas oceânicos atuais. Exemplo disso é que fenômenos como a piritização, ocorrente nos estratos marinhos paleozóicos, só ocorrem nos mares atuais em situações extraordinárias. Segundo os autores, muitos mares intracratônicos rasos, como representado por muitos estratos paleozóicos, eram estratificados em relação à oxigenação, e tal particionamento era relativamente estável pela circulação vertical restrita da água. Como resultado dessa diferença, tem-se impacto dramático e diagnóstico na geoquímica sedimentar.

❖ *Concreções*

As concreções normalmente guardam fósseis excepcionalmente bem preservados, não somente de habitat marinho, mas também de água doce e ambiente marinho marginal. Apresenta boa preservação, em especial das partes moles, e implica em cimentação rápida (*early cementation*) próxima à interface água-sedimento – possivelmente menos de 50 anos. Os fósseis sugerem que a gênese das concreções é complexa e deve ser inserida no contexto da história diagenética do sedimento englobante (MARTIN, 1999).

Um dos aspectos fundamentais para a compreensão do crescimento das concreções está no seu tempo de formação. Segundo Martin (1999) as concreções precoces (*early concretions*) tendem a ser mais esféricas. Cainfield e Raiswell (1991b *apud*: MARTIN, 1999) sugeriram que a maioria dos horizontes ou sucessões de horizontes marinhos com concreções se forma em associação a mudanças nas taxas de sedimentação.

A ocorrência de partes duras calcáreas em concreções sugere a nucleação dos cristais iniciadas no material fóssil. Porém, grande parte das concreções não contém fósseis e ocorrem muito próximas àquelas que os contém, o que indica que a nucleação sozinha não é suficiente para iniciar o crescimento da concreção (CANFIELD; RAISWELL, 1991b, *apud*: MARTIN, 1999). Isso sugere que sítios localizados de decaimento orgânico podem aumentar a alcalinidade e a saturação do carbonato.

1.7.3.2.2. Aspectos específicos

Segundo Speyer e Brett (1988), carapaças quitinofosfáticas como as dos lingulídeos, são resistentes à deterioração química devido a inibidores locais de reação que diminuem o número de locais de dissolução, diminuindo suas taxas. Isso implica que elementos com essa composição são dissolvidos numa taxa menor do que aqueles aragoníticos ou calcíticos, dadas as mesmas circunstâncias de difusão dos fluidos. Porém, mesmo estes materiais mais estáveis podem ser dissolvidos, ao menos em parte, em locais com química e condições sedimentares severas, como baixo pH, alto eH e longo tempo de exposição.

Na literatura especializada a fossilização amplamente divulgada para os lingulídeos é a do tipo incarbonização (CARVALHO, 2004; 2010; MENDES, 1988; NUNES, 1999), uma vez que suas carapaças eram de provável composição organofosfática, como a dos gêneros *Lingula* e *Glottidia* atuais (EMIG, 1982). Porém, Bosetti (1989) e Quadros (1987) já se utilizavam dos termos impressões, moldes (internos e externos) e substituição por óxidos de ferro para os lingulídeos devonianos. Para Bosetti (1989) os tipos de fossilização variavam de acordo com os afloramentos em que os fósseis eram encontrados.

O termo impressão é utilizado no caso de moldes de objetos delgados. Os moldes e as impressões se formam quando a estrutura orgânica que havia se preservado na rocha foi destruída e posteriormente deixou uma cavidade, na parede da qual fica a “impressão” da parte externa da estrutura ali presente anteriormente (esta “impressão” externa é denominada molde externo); a diferença entre moldes e impressões está no fato que nos moldes, a estrutura preservada possui certa convexidade/concavidade, enquanto a impressão é plana, bidimensional. Moldes compostos são comuns nos lingulídeos: são aqueles moldes em que a estrutura interna se preserva junto com a estrutura externa. Já na substituição há a retirada do material original e a sua substituição por outro como a sílica, a pirita, e a hematita, entre outros.

O aspecto de lâmina (achatamento dorso-ventral) que os fósseis analisados no presente trabalho apresentam é um dos produtos da ação da diagênese. Também são produtos da diagênese a deformação (dobras e quebras) e o achatamento (ântero-posterior ou no sentido lateral das valvas), características citadas anteriormente

e que dificultam a análise tafonômica básica, pois modificam a morfologia dos *taxa* analisados e também sua composição química original.

1.8. Considerações finais

Os dados tafonômicos, estratigráficos e (paleo)biológicos acima descritos em conjunto com os dados obtidos em campo fundamentaram a construção dos modelos, discussões e conclusões que integram a essência da presente tese.

Os próximos capítulos constituem o corpo principal da tese, e são representados por quatro artigos submetidos ou já publicados em revistas de abrangência nacional e internacional.

1.9. Referências Bibliográficas

ANELLI, L.E., SIMÕES, M.G.; LUCIO, M.P. Bivalves from the Emsian *Australocoelia* community Ponta Grossa Formation preserved *in situ*. 1997 **Anais da Academia Brasileira de Geociências**, v. 69, p. 280-281.

ASSINE, M. L. **Aspectos da estratigrafia das sequências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil**. 1996, 206 f. Tese (Doutorado) USP, SãoPaulo, 1996.

BARBOUR-WOOD, S. **Quantitative ecological and taphonomic patterns in Late Cenozoic mollusk-dominated marine fossil assemblages**. 2006, 155 f. Tese (Doutorado), Virginia Tech, Blacksburg, 2006.

BAUMILLER, T. Boreholes in the middle Devonian blastoid *Heteroschisma* and their implications for gastropod drillings. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam. v. 123, p. 343-351, 1996.

BAUMILLER, T.; LEIGHTON, L, R.; THOMPSON, T. R. Boreholes in Mississippian spiriferide brachiopods and their implications for Paleozoic gastropod drilling. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam. v. 147, p. 283-289, 1999.

BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M. Taphonomy's contributions to paleobiology. **Paleobiology**, Washington, v. 11, p. 105-109, 1985.

BENGSTON, S.; ZHAO, Y. Predatorial borings in late pre-Cambrian mineralized exoskeletons. **Science**, Washington, v. 257, p. 360-367, 1992.

BERGAMASCHI, S. **Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil**. 1999,

167 f. Tese (Doutorado), Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.

BIERNAT, G., EMIG, C.C. Anatomical distinctions of the Mesozoic lingulide brachiopods. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warszawa, v. 38, n. 1/2, p. 1-20, 1993.

BOSETTI, E. P. Revisão Sistemática dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa (Devoniano) Estado do Paraná, Brasil. 1989. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba, 1989. **Anais...** Curitiba: SBP, 1989, v. 1, p. 73-89.

BOSETTI, E.P. **Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil.** 2004, 137 f. Tese (Doutorado em Geociências) –UFRGS, Porto Alegre, 2004.

BOSETTI, E. P.; MORO, N. S. Análise da estrutura e diversidade morfológica de lingulídeos em algumas paleocomunidades fossilizadas *in situ* na Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, 1989. Curitiba, **Anais...** Curitiba: SBP, 1989. v. 1, p. 92-104.

BOSETTI, E.P.; PEYERL, D.; HORODYSKI, R.S.; ZABINI, C. Formação Ponta Grossa: História, Fácies e Fósseis. In: Simpósio de pesquisa em Ensino e História de Ciências da Terra/ III Simpósio nacional sobre ensino de Geologia no Brasil, 2007, Campinas. **Anais...** Campinas: 2007, p. 353-360.

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

BOSETTI, E.P.; GRAHN, Y.; HORODYSKI, R.S.; MENDLOWICZ MAULLER, P.; BREUER, P.; ZABINI, C. An earliest Givetian “Lilliput effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, DOI: 10.1007/s12542-010-0075-8. 2010b.

BRETT, C.E. Sequence stratigraphy, Biostratigraphy and Taphonomy in shallow marine environments. **Palaios**, Tulsa, v. 10, p. 597-616, 1995.

BRETT, C.E. Ostracite Deposits. In: BRIGGS, D. E. G.; CROWTHER, P. R. **Palaeobiology: a Synthesis.** Oxford: Blackwell Science. 1997, p. 239-243.

BRETT, C.E., BAIRD, G.C. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. **Palaios**, Tulsa, v. 4, p. 303-309, 1986.

BRETT, C.E.; SEILACHER, A. Fossil Lagerstätten: a taphonomic consequence of event sedimentation. In: Einsele, G; Ricken, W.; Seilacher, A. **Cycles and Events in Stratigraphy.** Berlin: Springer-Verlag. 1991, p. 283-296.

BRETT, C.E.; SPEYER, S.E. Taphofacies. In: Briggs, D. E. G.; Crowther, P. R. **Palaeobiology: a Synthesis.** Oxford: Blackwell Science. 1997, p. 258-262.

- BRIGGS, D.E.G. Experimental taphonomy. **Palaios**, Tulsa, v. 10, p. 539-550, 1995.
- CARVALHO, I.S. 2004. **Paleontologia** (second edition). Editora Interciência, Rio de Janeiro.
- CARVALHO, I.S. 2010. **Paleontologia** (third edition). Editora Interciência, Rio de Janeiro.
- CHUANG, S.H. Growth of the post larval shell in *Lingula unguis* (Brachiopod). **Proc. Zool. Soc. Lond.**, Londres. v. 137, p. 299-310, 1961.
- CLARKE, J.M. **Fósseis Devonianos do Paraná**. Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. Rio de Janeiro, 1913.
- CLARKE, J.M. Organic dependence and disease: their origin and significance. New Haven, Yale University press. 113f. 1921.
- DAEMON, R.F.; QUADROS, L.P; SILVA, L.C. Devonian palinology and biostratigraphy of the Paraná Basin. **Boletim Paranaense de Geociências**, Curitiba, v. 21/22, p. 99-132, 1967.
- DAWKINS, R. **The greatest show on earth: the evidence for evolution**. New York: Free Press, 2009.
- DELINE, B; BAUMILLER, T; KAPLAN, P; KOWALEWSKI, M; HOFFMEISTER, A. P. Edge-drilling on the brachiopod *Perditocardinia* cf. *P. dubia* from the Mississippian of Missouri (USA). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam. v. 201, p. 211-219, 2003.
- EFREMOV, J. A. Taphonomy: new branch of paleontology. **Pan-American Geologist**, Des Moines, Iowa. v. 74, p. 81-93, 1940.
- EMIG, C.C. Implications de données récentes sur les Lingules actuelles dans les interprétations paleoecologiques. **Lethaia**, Oslo. v. 14, p. 151-156, 1981a.
- EMIG, C.C. Observations sur l'ecology de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda, Inarticulata). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, *s.l.*, v. 52, p. 47-61, 1981b.
- EMIG, C.C. Taxonomie du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). **Bulletin du Museum National d'Historie Naturelle**, Paris: 4^o sér., v. 4, section A, n. 3-4, p. 337-367, 1982.
- EMIG, C.C. Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléoécologiques. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam. v. 53, p. 245-253, 1986.
- EMIG, C.C. Examples of post-mortality alteration in Recent brachiopod shells and (paleo)ecological consequences. **Marine Biology**, Heidelberg, v. 104, p. 233-238, 1990.
- EMIG, C.C. Ecology of the inarticulated brachiopods. In: R. L. Kaesler. **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Part H - Brachiopoda. Boulder, Colorado, and Lawrence,

Kansas: Geological Society of America and University of Kansas. 1997, v. 1, p. 473-495.

EMIG, C.C. Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae. **Carnets de Géologie / Notebooks on Geology - Letter** 2003/01.

FERGUSON, L. The paleoecology of *Lingula squamiformis* Philips during a Scottish Mississippian marine transgression. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio, v. 37, p. 669-681, 1963.

FLESSA, K. W.; KOWALEWSKI, M. Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimates from the radiocarbon literature. **Lethaia**, Oslo, v. 27, p. 153-165, 1994.

FRIGG, R.; HARTMANN, S. Models in science. **Stanford Encyclopedia of Philosophy**, Spring 2006 Edition. Disponível em: <http://plato.stanford.edu/archives/spr2006/entries/models-science/>. Acessado em 20 de fevereiro de 2011.

GAUGRIS, K.A.; GRAHN, Y. New chitinozoan species from the Devonian of the Paraná Basin, south Brazil, and their biostratigraphic significance. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 43, n. 2, p. 293-310, 2006.

GHILARDI, R.P. **Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), Estado do Paraná, Brasil**. 2004, 113 f. Tese (Doutorado em Geociências), Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

GRAHN, Y. Revision of Silurian and Devonian strata of Brazil. **Palynology**, v. 16, p. 35-61, 1992.

GRAHN, Y. Devonian chitinozoan biozones of Western Gondwana. **Acta Geologica Polonica**. Warszawa, v. 55, n. 3, p. 211-227, 2005.

GRAHN, Y.; PEREIRA, E.; BERGAMASCHI, S. Silurian and Lower Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. **Palynology**. Dallas, v. 24, p. 147-176, 2000.

GRAHN, Y.; PEREIRA, E.; BERGAMASCHI, S. Middle and upper Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. **Palynology**, Dallas, v. 26, p. 135-165, 2002.

GRAHN, Y.; MENDLOWICZ MAULLER, P.; BREUER, P.; BOSETTI, E.P.; BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E. The Furnas/Ponta Grossa contact and the age of the lowermost Ponta Grossa Formation in the Apucarana Sub-Basin (Paraná Basin, Brazil): integrated palynological age determination. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 13, n° 2, p. 89-102, 2010.

HAMMER, Ø.; HARPER, D.A.T. **Paleontological data analysis**. Malden: Blackwell publishing, 2006.

HAMMOND, L. S. Experimental studies of salinity tolerance, burrowing behavior and pedicle regeneration in *Lingula anatina*. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio. v. 57, p. 1311-1316, 1983.

HAMMOND, L.S., POINER, I.R. Genetic structure of the populations of the living fossil brachiopod *Lingula* from Queensland, Australia. **Lethaia**, Oslo, v.17, p. 139-143, 1984.

HARTMANN, S. Modeling in Philosophy of Science. In: Frauchiger, M.; Essler, W.K. (Eds.), **Representation, Evidence, and Justification: Themes from Suppes** (Lauener Library of Analytical Philosophy, vol. 1). Frankfurt: ontos Verlag 2008, p. 95-121.

HOFFMEISTER, A. P.; KOWALEWSKI, M. Spatial and environmental variation in the fossil record of drilling predation: a case study from the Miocene of Central Europe. **Palaios**, Tulsa, v. 16, p. 566-579, 2001.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. **Elementos fundamentais de Tafonomia**. Porto Alegre: EDUFRGS, 2002.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. Taphonomy – Overview of main concepts and applications to sequence stratigraphic analysis. In: Koutsoukos, E. (Ed) **Applied Stratigraphy**. Berlin: Springer, 2005, v. 1, p. 249-278.

HORODYSKI, R.S. **Tafonomia dos invertebrados fósseis na sequência Eifeliana-Frasniana da sucessão devoniana da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Tibagi – PR, Brasil**. 2010, 78 f. Dissertação (Mestrado) UFRGS, Porto Alegre, 2010.

KIDWELL, S. M.; BOSENCE, D. W. J. Taphonomy and Time-Averaging of Marine Shelly Faunas. In: Allison, P. A.; Briggs, E. G. **Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record**. New York: Plenum Press, 1991. p. 116-211.

KIDWELL, S. M.; BRENCHLEY, P. J. Patterns in bioclastic accumulation through the Phanerozoic: changes in input or in destruction? **Geology**, *s.l.*, v. 22, p. 1139-1143, 1994.

KIDWELL, S. M.; FLESSA, K. The quality of the fossil record: populations, species, and communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 26, p.269-299, 1995.

KIDWELL, S.M.; ROTHFUS, T.A.; BEST, M.M.R. Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system and target taxa. **Palaios**, Tulsa, v. 16, p. 26-52, 2001.

KOWALEWSKI, M. Time-averaging, Overcompleteness, and the Geological Record. **The Journal of Geology**, Chicago, Illinois. v. 104, p. 317-326, 1996a.

KOWALEWSKI, M. Taphonomy of a living fossil: the lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico. **Palaios**, Tulsa, v. 11, p. 244-265, 1996b.

KOWALEWSKI, M.; FLESSA, K. W. A predatory drillhole in *Glottidia palmeri* Dall (Brachiopoda; Lingulidae) from Recent tidal flats of northeastern Baja California, Mexico. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio. v. 68, n. 6, p. 1403-1405, 1994.

- KUHN, T. S. **A estrutura das revoluções científicas**. São Paulo: Perspectiva, 1989.
- LANGE, F.W. Biostratigraphic subdivision and correlation of the Devonian in the Paraná Basin. **Boletim Paranaense de Geociências**, Curitiba, v. 21/22, p. 63-98, 1967.
- LANGE, F.W.; PETRI, S. The Devonian of the Paraná Basin. **Boletim Paranaense de Geociências**, Curitiba, v. 21/22, p. 5-55, 1967.
- LEIGHTON, L. R. New example of Devonian predatory boreholes and the influence of brachiopod spines on predator success. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 165, p. 53-69, 2001.
- LEIGHTON, L. R.; ARONOWSKY, A. Exciting research on boring predation. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 201, p. 183-184, 2003.
- MAACK, R. Notas preliminares sobre clima, solos e vegetação do Estado do Paraná. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, Curitiba, n° 2, p. 102-200, 1948.
- MARTIN, R. E. **Taphonomy a Process Approach**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.
- MATSUMURA, W.M.K. **Roteiro geológico nos municípios de Castro e Tibagi, PR, Brasil**. 2010. 191 f. Dissertação (Mestrado), UEPG, Ponta Grossa, 2010.
- MELO, J.H.G. **A Província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil**. 1985. 1200 f. Dissertação (Mestrado), UFRJ, Rio de Janeiro, 1985.
- MELO, M.S.; MORO, R.S.; GUIMARÃES, G.B. Campos Gerais. In: MELO, M. S.; MORO, R.S.; GUIMARÃES, G.B. **Patrimônio Natural dos Campos Gerais**. Ponta Grossa: Editora UEPG, 2007. p. 17-21.
- MENDES, J. C. **Paleontologia Básica**. São Paulo: EDUSP, 1988.
- MILANI, E.J.; RAMOS, V.A. Orogenias Paleozóicas no Domínio Sul-Occidental do Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 28, n°4, p. 473-484, 1998.
- MILANI, E.J.; FRANÇA, A.B.; SCHNEIDER, R.L. Bacia do Paraná. **Boletim Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 8, p. 69-82, 1994.
- MILANI, E.J.; FACCINI, U.F.; SCHERER, C.M.S.; ARAÚJO, L.M.; CUPERTINO, J.A. Sequences and stratigraphy hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), southern Brazil. **Boletim do Instituto de Geociências/USP**, São Paulo, v. 29, p. 125-173, 1998.
- MILANI, E.J.; MELO, J.H.G.; SOUZA, P.A.; FERNANDES, L.A.; FRANÇA, A.B. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 15, p. 265-287, 2007.

NORTHFLEET, A.A.; MEDEIROS, R.A.; MÜHLMANN, H. Reavaliação dos dados geológicos da bacia do Paraná. **Boletim técnico da Petrobras**, Rio de Janeiro, v. 12, nº3, p. 291-346, 1969.

NUNES, J.R.S. **Análise tafonômica dos braquiópodes inarticulados (Lingulida) do Membro Jaguariaíva, Formação Ponta Grossa (Devoniano) e suas implicações paleoambientais**. 1999. 60 f. Monografia (Trabalho de Conclusão de Curso) Unesp, Botucatu, 1999.

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

OLIVEIRA, E.P. **Geologia e recursos minerais do Estado do Paraná**. Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. Rio de Janeiro, v. 6, 172 f. 1927.

PAINE, R. T. Ecology of the brachiopod *Glottidia pyramidata*. **Ecological Monographs**, Ithaca, v. 33, p. 187-213, 1963.

PETRI, S. Contribuição ao estudo do Devoniano Paranaense. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia**, n. 129, p. 1-125, 1948.

PETRI, S.; FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil**. São Paulo: EDUSP, 1983.

QUADROS, R. **Paleontologia dos Brachiopoda** – Lingulida, Strophomenida, Spiriferida, Terebratulida – Devonianos, da Serra de Atimã e Arredores, Mato Grosso – Brasil. 1987, 73 f. Tese (Doutorado), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1987.

RODRIGUES, S.C. **Tafonomia de moluscos bivalves e braquiópodes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, norte do Estado de São Paulo: implicações do uso de assinaturas tafonômicas no reconhecimento de gradiente ambientais**. 2006. 118 f. + 3 anexos. Tese (Doutorado) Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

SCHEFFLER, Sandro Marcelo. **Crinóides e blastóides do Devoniano brasileiro**. 2010, 354 f. Tese (Doutorado), UFRJ, Rio de Janeiro, 2010.

SCHNEIDER, R.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R.A.; DAEMON, R.F.; NOGUEIRA, A.A. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, Porto Alegre. **Anais...** São Paulo: Sociedade Brasileira de Geologia, v.1, p. 41-65, 1974.

SCHOBENHAUS, C. Distribution of mineral deposits through geologic time in Brazil. In: 27TH INTERNATIONAL GEOLOGICAL CONGRESS, 1984. Moscou, **Abstracts...** 1984, vol. 6, p. 289, 1984.

SIMÕES, M.G. **Tafonomia, Time-averaging e Resolução Espacial de Concentrações Fossilíferas Internamente Complexas: um Estudo de Caso do Permiano, Bacia do Paraná-Brasil e suas implicações Paleoecológicas**. 1998. 160 f. Tese (Livre-Docência), Unesp, Botucatu, 1998.

SIMÕES, M. G.; GHILARDI, R. P. Protocolo tafonômico/paleoautoecológico como ferramenta nas análises paleossinecológicas de invertebrados: exemplos de aplicação

em concentrações fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 27, n. 2, p. 3-13, 2000.

SIMÕES, M. G.; HOLZ, M. Tafonomia: Processos e ambientes de fossilização. In: Carvalho, I. S. **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Ed. Interciência, 2004, p. 19-45.

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

SIMÕES, M.G.; MARQUES, A.C; MELLO, L.H.C.; GHILARDI, R.P. Does the preservational potential play a role in cladistic analysis? In: XVI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Crato, 1999b. **Anais...**Crato: SBG, 1999b, p.110.

SIMÕES, M.G.; SALES, A.M.F.; GHILARDI, R.P.; HOLZ, M.; RODRIGUES, S.C.; LEME, J.P. Assinaturas tafonômicas como marcadoras de limites de parasequências em *offshore settings*: um exemplo do Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 41...João Pessoa: **Anais...**, João Pessoa: SBG, 2002. pág. 680-681.

SMITH, S. A.; THAYER, C. W.; BRETT, C. E. Predation in the Paleozoic: gastropod-like drillholes in Devonian brachiopods. **Science**, Washington, v. 230, p. 1033-1035, 1985.

SOARES, P.C. **Tectônica sinsedimentar cíclica na Bacia do Paraná**: controles. 1991. 131 f. Tese para provimento de vaga da professor titular, UFPR, Curitiba, 1991.

SOARES, S.P. **Sistemática, tafonomia e paleoecologia de Trilobita, Phacopida (Homalonotidae, Calmonidae), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Sub-bacia Apucarana, Estado do Paraná, Brasil**. 2007. 174 f. Dissertação (Mestrado) USP, São Paulo, 2007.

SPEYER, S. E.; BRETT, C. E. Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 63, p. 225-262, 1988.

SPEYER, S. E.; BRETT, C. E. Taphofacies controls: Background and Episodic Processes in Fossil Assemblage Preservation. In: Allison, P. A.; Briggs, E. G. **Taphonomy**: Releasing the data locked in the fossil record. New York: Plenum Press, 1991, p. 502-546.

THAYER, C. W.; STEELE-PETROVIC, M. H. Burrowing of the lingulid brachiopod *Glottidia pyramidata*: its ecologic and paleoecology significance. **Lethaia**, Oslo. v. 8, p. 209-221, 1975.

WILLIAMS, A.; CUSACK, M. Lingulid shell mediation in clay formation. **Lethaia**, Oslo. v. 29, 349-360, 1997.

WORCESTER, W. **On *Lingula reevei***, 1969, 49 f. Tese (Doutorado) University of Hawaii, Hawaii, 1969.

YATSU, N. On the habits of the Japanese *Lingula*. **Annotationes Zoologicae Japanenses**, Tokyo, v. 4, p. 61-67, 1902.

ZABINI, C. **Lingulídeos da Sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Região dos Campos Gerais, Brasil: Revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonômica básica**. 2007, 130 f., 2 volumes. Dissertação (Mestrado), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

ZABINI, C.; BOSETTI, E. P.; HOLZ, M. Presença de perfurações em lingulídeos (Brachiopoda: Inarticulata) da Sucessão Devoniana da Sub-Bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. In: XV ENCONTRO ANUAL DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA E VI ENCONTRO DE PESQUISA DA UEPG, 2006, Ponta Grossa. **Livro de resumos...** Ponta Grossa: 2006a. 1 CD-ROM.

ZABINI, C.; BOSETTI, E. P.; HOLZ, M. Análise de perfurações em Lingulídeos (Brachiopoda: Linguliformea) da Sucessão Devoniana da Sub-Bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. In: I SEMANA ACADÊMICA DOS ALUNOS DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS, 1., Porto Alegre, 2006. **Livro de resumos...** Porto Alegre: 2006b. v. 1, p. 141-144.

ZABINI, C.; BOSETTI, E. P.; HOLZ, M. Linguid taphofacies from the Devonian succession, Paraná Basin, Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 292, p. 44-56. 2010.

ZABINI, C.; MATSUMURA, W. M. K.; BOSETTI, E. P.; HOLZ, M. Concentrações de valvas de lingulídeos no Devoniano do Estado do Paraná. In: XLIV CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Curitiba, 2008. **Livro de resumos...** Curitiba: 2008, p. 785. 1 CD-ROM.

ZHANG, Z.; SHU, D.; HAN, J.; LIU, J. Morpho-anatomical differences of the Early Cambrian Chengjiang and Recent lingulids and their implications. **Acta Zoologica**, *s.l.*, v.86, p. 277-288, 2005.

ZHANG, Z.; ROBSON, S.P.; EMIG, C.C.; SHU, D. Early Cambrian radiation of brachiopods: a perspective from South China. **Gondwana research**, *s.l.*, v. 14, p. 241-254, 2008.

ZHANG, Z.; HAN, J.; ZHANG, X.; LIU, J.; SHU, D. Soft-tissue preservation in the Lower Cambrian linguloid brachiopod from South China. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warszawa, v. 49, p. 259-266, 2004.

ZONNEVELD, J-P.; BEATTY, T. W.; PEMBERTON, S. G. Lingulide brachiopods and the trace fossil *Lingulichnus* from the Triassic of western Canada: implications for faunal recovery after the end-Permian mass extinction. **Palaios**, Tulsa, v. 22, p. 74-97, 2007.

CAPÍTULO 2

Artigo intitulado: *Lingulídeos: revisão dos conceitos morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivos, paleo-ecológicos e a importância do grupo no Devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil*, publicado na Revista Terr@ Plural, vol.1, 2007, vide Anexo 4.

2. *CAPÍTULO 2. Lingulídeos: revisão dos conceitos morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivos, paleo-ecológicos e a importância do grupo no devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil.*

Carolina Zabini^a, Elvio Pinto Bosetti^b, Rodrigo S. Horodyski^b, Willian M.K. Matsumura^b

^a*Programa de pós-graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul;*

^b*Universidade Estadual de Ponta Grossa.*

RESUMO

O presente trabalho aborda questões relacionadas aos fósseis de lingulídeos da Sucassão devoniana da Bacia do Paraná, região dos Campos Gerais, Brasil. Aspectos referentes à biologia e ecologia de lingulídeos atuais foram levantados e descritos em conjunto a considerações relativas aos fósseis. São descritos os tipos de fossilização ocorrentes. Considerações sobre a importância dos lingulídeos na interpretação paleoambiental da Formação Ponta Grossa são ainda brevemente relatados.

Palavras-chave: Lingulídeos, Devoniano, Braquiópodes, Formação Ponta Grossa.

ABSTRACT

The present paper discusses questions related to fossil lingulids of the Devonian series in the Paraná Basin, Campos Gerais region, Brazil. It investigates and describes biological and ecological aspects of extant lingulids in association with considerations on fossil members of the same group. Also, different types of fossilization are described. Some considerations are briefly made on the importance of lingulids in the paleoenvironment of the Ponta Grossa Formation.

Key-words: Lingulids, Devonian, Brachiopods, Ponta Grossa Formation.

2.1. Introdução

Lingulídeos são braquiópodes infaunais que possuem o corpo protegido por uma concha formada por duas valvas organofosfáticas suavemente convexas (Estampa 1), como elemento articulador das valvas apresentam um complexo arranjo muscular. A Ordem Lingulida apresenta distribuição estratigráfica a partir do Cambriano estendendo-se até o Holoceno e é representada atualmente pelos gêneros *Lingula* e *Glottidia*. Os lingulídeos são muito abundantes em camadas devonianas da Bacia do Paraná (Brasil), onde são usualmente classificados como pertencentes ao gênero *Lingula* e foram registrados pela primeira vez na bacia pela Comissão Geológica do Império do Brasil (1876-1877). No presente trabalho será utilizado o termo mais abrangente “lingulídeo” para designar todos os braquiópodes da Ordem Lingulida.

Clarke (1913) e Kozłowski (1913) foram os primeiros a descrever o grupo detalhadamente para o Devoniano do Estado do Paraná. Mas a prioridade dos termos foi conferida a Clarke, devido ao mês de publicação de seu trabalho, anterior ao de Kozłowski (março e novembro de 1913, respectivamente). No trabalho de Clarke (1913) são registradas cinco espécies de *Lingula*, quatro das quais inéditas para a época. Porém, com os trabalhos de Bosetti (1989, 1989a, 1989b) é que características consideradas mais diagnósticas, embasadas em estudo de lingulídeos recentes, foram utilizadas para a taxonomia desse grupo fóssil do Devoniano da Bacia do Paraná.

O presente trabalho reúne conceitos sobre morfo-anatomia, fisiologia e ecologia de lingulídeos atuais e fósseis e teve o objetivo de fornecer suporte teórico sobre o grupo, no intuito de auxiliar na interpretação do registro fossilífero enfocado, seguindo as premissas da actuopaleontologia.

2.2. Materiais e Métodos

Com o intuito de reunir num só texto os conceitos relativos aos aspectos biológicos e ecológicos dos lingulídeos vivos e fósseis fez-se necessária uma ampla revisão bibliográfica sobre o assunto.

O material fóssil analisado é proveniente da Região dos Campos Gerais (PR) e pertence à sucessão devoniana (FIG. 1) da Bacia do Paraná. Trata-se de exemplares que constituem as coleções descritas por Bosetti (1989, 2004), amostras do

acervo do Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG) e exemplares coletados especificamente para o presente estudo em afloramentos dos municípios paranaenses de Ponta Grossa e Tibagi. O número de bioclastos analisados é de aproximadamente 2.300 valvas distribuídos nas seguintes coleções:

a. Acervo do Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da UEPG: proveniente dos municípios de Palmeira, Arapoti, Ponta Grossa, Tibagi e Jaguariaíva.

b. Coleção de Bosetti (1989): proveniente dos afloramentos do Município de Ponta Grossa: Vendrami, Desvio-Ribas, Metalúrgica Água, Vila Placidina, Olarias, Campo do Olinda, Vila Vilela, Monteiro Lobato, Caça e Pesca, Curva I e II, Pilão de Pedra, Cerâmica Sul-Brasil, Santa Paula, Vila Borato e Viaduto; do Município de Palmeira: Rio Caniú; do Município de Arapoti: Vale do Lambedor; do Município de Tibagi: afloramento da Fazenda e Estrada da Fazenda; do Município de Jaguariaíva: afloramento Estrada de Ferro.

c. Coleção de Bosetti (2004): proveniente dos afloramentos do Município de Ponta Grossa: Rivadávia, Curva I, Desvio-Ribas e Vila Francelina.

d. Material coletado para o presente trabalho: proveniente do afloramento do Município de Ponta Grossa: Caça e Pesca; do Município de Tibagi; afloramentos Tibagi 1 e Tibagi 2 (Para referência exata dos pontos de coleta ver Zabini (2007)).

2.3. Revisão dos conceitos sobre lingulídeos

Filo Brachiopoda *Duméril, 1806*

Sub-filo Linguliformea *Williams et al. 1996*

Classe Lingulata *Gorjansky & Popov, 1985*

Ordem Lingulida *Waagen, 1885*

Superfamília Linguloidea *Menke, 1828*

Família Lingulidae *Menke, 1828*

2.4. Aspectos biológicos do Filo Brachiopoda

Os braquiópodes são animais invertebrados celomados, marinhos, solitários, cujo plano de simetria atravessa a superfície de separação de suas valvas; sua

concha pode ter composição organofosfática ou organocarbonática, podendo fixar-se no substrato por um pedículo (estrutura muscular), por um “pé” cuticular, podem ser cimentados secundariamente, ou ainda, livres; possuem uma valva ventral (pedicular) e uma valva dorsal (braquial) que são alinhadas por extensões pregueadas da parede do corpo, o manto, que é por sua vez, impregnado por pequenos prolongamentos em forma de canais que são parte do celoma; cada canal apresenta, normalmente, uma seta marginal fimbriada, de composição quitinosa; todo o epitélio é formado por apenas uma camada, células monociliadas com epístome possivelmente representada por pregas braquiais em frente à boca, órgão de alimentação tentacular, denominado lofóforo, apresenta-se como extensões tubulares ciliadas do celoma, variavelmente disposto e suspenso entre os mantos; canal alimentar com ou sem ânus. Sistema nervoso subepitelial, gânglio principal subentérico, localizado abaixo do esôfago; um ou, mais raramente, dois pares de metanefrídeos que também agem como gonoductos na principal cavidade do corpo (metaceloma); sistema circulatório (hemal) aberto, comumente apresentando vesícula dorsal contrátil; celoma esquizocélico ou enterocélico; normalmente dióicos.

Ocorrem do Cambriano Inferior ao Holoceno. Mais de 95% dos gêneros de braquiópodes descritos são extintos, e sua maioria apresenta-se como fósseis do Paleozóico Inferior (MOORE, 1997).

2.4.1. Aspectos biológicos de lingulídeos atuais

Os aspectos morfo-anatômicos, fisiológicos e ecológicos descritos aqui foram retirados de trabalhos realizados com diversas espécies de *Lingula* e com *Glottidia*, gêneros atuais da família Lingulidae.

2.4.1.1. Concha

Os lingulídeos apresentam concha bivalve, de constituição organofosfática, bastante fina, se comparada a de outros braquiópodes de concha calcítica; as valvas são muito semelhantes em todos os seus aspectos, não havendo distinção entre elas; possuem formato geral oval a subretangular, e bordas laterais subparalelas; são ligeiramente biconvexas e ornamentadas por finas linhas concêntricas,

ditas *linhas de crescimento*; mais raramente podem apresentar uma *carena* ou *crista mediana* que parte do centro na direção anterior, algumas atingindo o bordo, outras terminando um pouco antes (QUADROS, 1987). A face interna das valvas, segundo Beauchamp (1960), mostra as impressões dos músculos marcados por uma camada de prismas minerais secretados pela epiderme. Comumente, as linhas de crescimento e a carena, e mais raramente, a linha perimeal da inserção muscular nas valvas podem ser observadas no fóssil do animal lingulídeo (Estampa 2). Segundo Emig (2003), o hábito de vida dos lingulídeos pode ser inferido pela aparência “linguliforme” da concha: são animais endobiontes. Inclusive é esta aparência que permanece inalterada desde o Ordoviciano até os dias atuais e que dá ao gênero *Lingula* um *status* de “fóssil vivo”.

É com a ajuda das valvas que o animal escava o substrato para formar um *terrier* (EMIG, 1983; SAVAZZI, 1991), ou seja, um abrigo no qual vive com uma maior proteção. O fechamento das valvas e seu alinhamento são mantidos somente pela ação de músculos: o animal lingulídeo não possui dentes nem fossetas dentárias como a grande maioria dos braquiópodes. Por esse motivo, a antiga classificação encontrada no *Treatise of Invertebrate Palaeontology* (1965), separava o Filo Brachiopoda em duas classes, aquela com animais que possuíam os dentes e as fossetas, a classe Articulata e a classe Inarticulata, com os demais braquiópodes sem dentes nem fossetas, sendo esta classificação a mais conhecida e que, se utilizada informalmente, não está incorreta (DA FONSECA, 2004).

2.4.1.2. *Pedículo*

O pedículo (ou pedúnculo) que emerge por entre as duas valvas tem como função primordial a fixação do animal no substrato e não ajuda diretamente na escavação do *terrier* (EMIG, 1983; SAVAZZI, 1991; THAYER; STEELE-PETROVIC, 1975). Essa estrutura é uma adaptação à vida sedentária endobionte. Segundo Beauchamp (1960), seu epitélio possui uma espessa camada de músculos longitudinais ou ainda espirais. Em torno da epiderme secretante a cutícula – que é bastante espessa – é formada por duas camadas, sendo a externa esfoliante.

O pedículo permite a movimentação do animal ao longo do seu *terrier*, uma vez que é capaz de se estender por cerca de 20 vezes o comprimento da valva, o

que pode auxiliar o animal a escapar de uma evento de sedimentação abrupta e exagerada (EMIG, 1983).

2.4.1.3. Manto

O manto de *Lingula* recobre aproximadamente a terça parte anterior da face interna das valvas e delimita a cavidade paleal onde se localiza o lofóforo. Williams (1977) observa que o maior comprimento do bordo externo do manto é o provável responsável pelas duas funções primordiais das cerdas (ou setas): manutenção do *terrier* e formação de pseudo-sifões. A ciliação ocorrente em *Lingula* é única entre os braquiópodes, e é uma adaptação à vida endobionte, além de cumprir função de suma importância na escavação do *terrier*, como será visto mais adiante (EMIG, 1981a, 1982).

2.4.1.4. Lofóforo

O gênero *Lingula*, segundo Emig (1982), apresenta lofóforo com enrolamento do tipo espirolofo, sendo que sua disposição permite isolar a cavidade paleal em três câmaras, dando às correntes de água, necessárias para a respiração e filtração do alimento, um máximo de eficiência (a água entra pelas laterais, e a corrente exalante sai pela abertura mediana). As correntes inalantes são induzidas pela ciliação lateral dos tentáculos do lofóforo, ajudados pela ciliação ativa do manto. A ciliação frontal dos tentáculos leva as partículas alimentares por outra corrente à goteira labial que as envia à boca que, por sua vez, secreta um muco. A filtração é contínua, estando as valvas entreabertas, e o lofóforo assegura certa escolha de partículas, tendo importância em condições de água turva, por exemplo. As funções essenciais do lofóforo são a nutrição e a respiração, assegurando a oxigenação do sangue (BEAUCHAMP, 1960; EMIG, 1982).

2.4.1.5. Celoma

A cavidade celômica, que de costume abriga as vísceras, origina-se em número par, e o tubo digestivo situado entre os mesentérios dorsal e ventral é contínuo e

conserva-se em outras regiões. Os lingulídeos possuem uma divisão arquimérica do celoma, que se dá da seguinte maneira: o proceloma compreende a cavidade periesofageana do epistoma; o mesoceloma compreende a cavidade onde se localiza o lofóforo; e o metaceloma, que é a cavidade do corpo, abrange o *sinus* paleal (manto) e a cavidade do pedículo. O epitélio do celoma é ciliado e assegura uma circulação ativa, sobretudo no manto, que faz as trocas gasosas e o transporte dos metabólitos (BEAUCHAMP, 1960; EMIG, 1982).

2.4.1.6. Músculos

Os espécimes de *Lingula* possuem vários grupos musculares, cujas funções são descritas a seguir: os músculos oblíquos permitem às valvas efetuar movimentos de rotação, indispensáveis para a escavação do sedimento; os músculos adutores asseguram a firmeza das valvas e a resistência à abertura (como acontece também com os outros braquiópodes); já os músculos laterais longitudinais, promovem a abertura das valvas quando contraídos; estes vão desde a base do braço lofoforal até o músculo adutor posterior; a sua contração desloca o volume do corpo lateral e posteriormente provocando assim a abertura lenta da concha, tudo em acrescência com o volume da cavidade paleal, e permitindo a expansão do lofóforo (obtido pelo relaxamento dos músculos retratores do braço). As valvas vêm assim obter apoio pelas paredes do *terrier*, com um ângulo de abertura da concha em torno dos 6°.

2.4.1.7. Sistema Nervoso

O sistema nervoso é pouco desenvolvido, do tipo basipitelial, ou seja, está diretamente sob a epiderme que a engendra e concentra-se em um plexo, salvo alguns filetes que atravessam o conjuntivo ou o celoma (BEAUCHAMP, 1960). Seu centro é um gânglio subesofágiano, formado por grossas células que chegam aos nervos dos músculos principais; estatocistos no músculo adutor posterior foram pouco estudados e abordados somente em um artigo, e a sensibilidade à luz é confirmada (EMIG, 1982).

2.4.1.8. Sistema Digestório

O tubo digestivo é formado por faringe e esôfago curtos e pouco distintos, um estômago longo, dilatado em sua primeira porção pela presença de divertículos hepáticos, e por fim há a circunvolução intestinal e o reto à direita; todo o epitélio é ciliado, salvo o do fígado (BEAUCHAMP, 1960); segundo estudos de Chuang (1959) com *Lingula anatina* o conteúdo digestivo encontrado é formado por macrobentos superficial, e espécies planctônicas, como diatomáceas.

2.4.1.9. Nefrídeos

Os nefrídeos são pares de tubos longitudinais suportados pelos ligamentos íleo-parietais. Seu epitélio é ciliado. Não possuem musculatura e evacua também os produtos genitais.

2.4.1.10. Aspectos da Reprodução

Os braquiópodes lingulídeos são dióicos, com fecundação externa (EMIG, 1982). O espermatozóide e o óvulo são liberados através da seta mediana (YATSU, 1902). A larva é do tipo livre natante, planctônica e se alimenta exclusivamente de fitoplâncton (EMIG, 1982). Chuang (1961), estudando *L. unguis* descreve a passagem do modo de vida planctônico para a vida sedentária infaunal. Segundo o autor, a ontogenia e o crescimento da concha de *L. unguis* consistem em dois processos que são a formação, durante o estágio embrionário, de concha semicircular (chamada de *protegulum* em *Glottidia pyramidata*) e a subsequente deposição da concha pós-embriogênica.

Muita controvérsia abrange o tema do período de reprodução; sobre o assunto, o artigo de Chuang (1959) resume alguns trabalhos anteriores que tratam dos períodos de reprodução e dos períodos e locais em que foram encontradas as larvas no plâncton; como conclusões sugere que, em Cingapura, podem ser encontradas larvas de *Lingula* durante todo o ano, inferindo que a reprodução ocorre ao longo do ano e não somente em períodos definidos; outra conclusão interessante é que há grande quantidade de ovócitos produzidos pelas fêmeas para que a perda por não fertilização de

tais células (que é ocasionada pelo tipo de estratégia reprodutiva: a fertilização externa) e a perda das larvas (pelo longo período pelágico, que seria de um mês e meio segundo YATSU, 1902) fossem superadas. Segundo Emig (1997), o início da reprodução e a duração do período dependem da temperatura da água, além dos efeitos latitudinais e sazonais. Variam de um período de 1,5 mês no verão médio em águas temperadas (norte do Japão, Virgínia – EUA) a um período de 5 a 9 meses entre o final do inverno e o outono em águas mornas temperadas, chegando a até um ano em águas tropicais (sul da Flórida – EUA, Cingapura, Burma e Índia) se as temperaturas forem inferiores a 26 ou 27° C.

A reprodução sexuada, uma vez que envolve a produção meiótica de gametas, torna possível a recombinação gênica (VENTURA; PIRES, 2002); assim é razoável fazer-se menção a uma maior diversidade morfológica em animais que se reproduzem dessa maneira, em comparação com aqueles que utilizam a reprodução assexuada. Isso pode afetar a variação morfológica encontrada em associações monoespecíficas, por exemplo.

Segundo Ventura e Pires (2002), a estrutura das comunidades marinhas pode ser controlada pelos seguintes fatores: suprimento de larvas, sucesso de assentamento e por mecanismos de transporte larval; estes são componentes de grande importância na explicação de flutuações de espécies no espaço e no tempo. Outro importante ponto é que o comportamento reprodutivo está intimamente ligado a mecanismos evolutivos. De acordo com Kowalewski (1996), lingúlídeos atuais como *Glottidia* vivem distribuídos em *patches*, ou seja, em agrupamentos formados pelo assentamento de um conjunto de larvas ao mesmo tempo, em um determinado local. Os mecanismos responsáveis pelo assentamento dessas larvas não são ainda reconhecidos para a maioria dos grupos de invertebrados marinhos (VENTURA; PIRES, 2002).

2.4.1.11. Terrier

O *terrier* de *Lingula*, quando em areia fina e homogênea, pode ter até 10 vezes o comprimento da concha; mas pode ter seu tamanho reduzido se houver um aumento na granulometria do sedimento nas camadas inferiores, ou ainda se houver uma camada dura, que não permita a escavação pelo animal. A estrutura de seu *terrier* é a seguinte: na parte superior a seção é oval, abrangendo dois terços do comprimento

total; ali a concha se move em um único plano (FIG. 2). Os gêneros *Lingula* e *Glottidia* movem sua concha dentro deste espaço, e podem reescavar a abertura se soterrados rapidamente por um grande volume de sedimentos, sendo que *Glottidia* é mais rápida neste processo do que *Lingula* (SAVAZZI, 1991); o terço inferior é cilíndrico e somente o pedículo se move ali. *Terriers* fósseis com lingulídeos preservados *in situ* mostram a mesma estruturação, e são denominados *Lingulichnites* (SZMUC *et al.*, 1976). As paredes do *terrier* possuem muco que é secretado pelo manto e pelo pedículo, e que ajuda no deslizamento do animal. Somente o bulbo distal do pedículo é firmemente preso ao fundo do *terrier*, e é envolto por uma massa de detritos aglutinados pela secreção mucosa (FIG. 2). Lingulídeos vivem, com frequência, em sedimentos em que o ambiente redutor encontra-se de 2 a 5 centímetros abaixo da superfície, mas o substrato periférico, que vai de 1-2 mm de espessura ao longo das paredes do *terrier* é continuamente oxigenado por água renovada (EMIG, 1997).

A filtração contínua indica que a posição normal do lingulídeo encontra-se no topo do *terrier* (EMIG, 1982), e para que tal posição seja mantida uma fraca contração dos músculos laterais produz uma pressão hidrostática na cavidade celômica do corpo, que muda o posicionamento do volume do corpo, da parte posterior para a lateral; as valvas formam um ângulo de 6° e se apóiam nas paredes do *terrier*; assim, o lofóforo se estende e se torna funcional, com a cavidade paleal aumentada. Esta posição é mantida sem muito esforço (EMIG, 1997).

Segundo Emig (1983), substratos mais grossos ou lamosos não são bons para a construção do *terrier*, devido à falta de estabilidade de suas paredes e o animal é incapaz de viver em tais substratos. Lingulídeos atuais raramente são encontrados em sedimentos lamosos em que a fração fina (< 63 µm) atinge porcentagens superiores a 35 ou 40 %, uma vez que em tais sedimentos fluidos, as paredes, mesmo com uma camada de muco, não suportam de forma adequada a concha em sua posição de filtração. No entanto, lingulídeos preservados em posição de vida foram registrados em sedimentitos de origem argilosa na Formação Ponta Grossa (*e.g.* BOSETTI, 1989; NUNES, 1999; ZABINI, 2007).

Na superfície do sedimento, três pseudosifões característicos indicam a presença do animal em sua posição de vida. Eles são formados pela seta do manto. Na altura da menor seta, a margem anterior do manto de cada valva possui uma crista epidermal. Estas entram em contato uma com a outra e induzem inclinação e interlace da seta “nascida” pelas cristas. Simultaneamente, a seta mais longa permanece na

vertical. Como já dito, a abertura central é a exalante, e as duas laterais, inalantes. As duas correntes são completamente separadas, não há mistura entre elas. Não há, porém, um posicionamento preferencial da valva em relação às correntes, uma vez que a exalante é bastante forte e por isso não permite que sua água seja “reciclada” pelas correntes inalantes (EMIG, 1981b; WORCESTER, 1969). Atualmente os trabalhos têm mostrado que a ausência de lingulídeos em substratos lamosos não está relacionada à obstrução da cavidade lofoforal por partículas finas. Numa massa de água turbida, partículas finas podem ser retidas em massa pelo muco na seta dos pseudosifões, não entrando, assim, na cavidade paleal e essas massas são expelidas periodicamente por movimentos em tesoura das valvas (EMIG, 1983).

Os movimentos das valvas e o comportamento da escavação são provavelmente os mesmos em ambos os gêneros atuais *Lingula* e *Glottidia* (EMIG, 1981b, 1982, 1983; SAVAZZI, 1991; THAYER; STEELE-PETROVIC, 1975; YATSU, 1902), e provavelmente vêm sendo praticado por lingulídeos de formato geral da concha oblongo ou retangular desde o início do Paleozóico (EMIG, 1984; SAVAZZI, 1991).

A abertura e o lento fechamento das valvas são realizados por flutuações na pressão dentro da cavidade metacelômica do corpo e são geradas pela contração das camadas de músculos laterais (composto por fibras circulo-longitudinais). Essa cavidade do corpo funciona como uma câmara única preenchida por fluidos, apesar de parcialmente dividida por uma banda gastroparietal e com o canal celômico do pedículo, agindo como um reservatório fluido do sistema hidráulico. O sistema que abre as valvas possui a mesma função que os anéis de ligamento dos moluscos e os músculos didutores dos braquiópodes articulados. O rápido fechamento é obtido pela contração dos músculos adutor anterior e posterior. Movimentos em tesoura das valvas ocorrem pela contração dos músculos oblíquos. Essa complexa musculatura é responsável pela sustentação do modo de vida infaunal de tais braquiópodes (EMIG, 1997).

Quando um lingulídeo está num substrato arenoso, flutuações nas pressões da cavidade celômica e na cavidade do pedículo promovem a abertura e o fechamento das valvas. Quando o animal inicia a escavação do sedimento, seu pedículo enrijece e sustenta as valvas direcionando a sua porção anterior ao substrato. A penetração toma lugar quando uma combinação de movimentos em tesoura e a ejeção de água de dentro das valvas iniciam, “amaciando” o substrato antes de um movimento em direção ao fundo seguido de um transporte no sentido oposto (para cima) de uma massa mucosa com areia realizado pela seta lateral do manto (EMIG, 1997).

A sequência típica de escavação do *terrier* consiste nas seguintes fases: primeiro, os movimentos em tesoura ocorrem por rotação oscilatória das valvas em um eixo que atravessa dorsiventralmente a parte posterior da concha; neste processo a seta previne a entrada de sedimentos na cavidade do manto; uma rotação completa leva de 5 a 8 segundos. A escavação se dá para frente (em relação à concha) e para cima (em relação à vertical), como descrito por Thayer e Steele-Petrovic (1975) para *Glottidia*. Em seguida há a abertura lenta da valva de duração de 1 a 5 segundos, seguida por uma curta pausa (não mais que 3 segundos); estes movimentos compactam o sedimento e facilitam o movimento das valvas nas sequências de escavação que se seguem. Após, há o fechamento lento e a reabertura das valvas seguida por uma rápida contração dos músculos adutores que forçam jatos de água na direção do sedimento do entorno. Em seguida há uma pausa de duração variável (FIG. 3) (EMIG, 1997; SAVAZZI, 1991).

A entrada progressiva na areia coincide com pulsos de grande pressão e é facilitada pela grande produção de muco. Ao contrário do que a lógica poderia indicar, o pedículo não ajuda na escavação; ele é incapaz de cavar. A sua principal função é a de agir como suporte ou propulsor quando as valvas agem como uma tesoura, enquanto fecham com a injeção de água e quando abrem acompanhadas por pulsos de pressão que resultam na ingressão progressiva do animal no sedimento.

A escavação segue um curso de formato semicircular, sendo que seu raio depende do tamanho da concha. O animal escava obliquamente numa profundidade que ainda não foi medida em condições naturais, e depois se curva em direção à superfície e escava verticalmente até atingir a interface água-sedimento. O ancoramento do pedículo é alcançado pela adesão ajudada por muco, por areia e diversos outros tipos de partículas. Alguns *terriers* fósseis em forma de U poderiam estar relacionados à reescavação do sedimento (EMIG *et al.*, 1978). A escavação se dá de forma mais rápida em animais menores, e a incapacidade de escavação aumenta, em se tratando do gênero *Lingula*, com o comprimento da concha excedendo 1,7 - 2,0 cm (EMIG, 1981b, 1982, 1983; HAMMOND, 1983; MORSE, 1902; SAVAZZI, 1991; WORCESTER, 1969). A escavação em direção à superfície é essencial à sobrevivência dos lingulídeos e pode ser acelerada para compensar a sedimentação acima de seu *terrier*, e é provavelmente uma resposta ao aumento da pressão no sedimento. Um rápido influxo de sedimento grosso, que não é típico do ambiente em que estes animais vivem preferencialmente, pode ocorrer, entretanto, durante eventos de alta energia (HAMMOND, 1983). A natureza do sedimento tem influência direta na capacidade de escavação, que é duas vezes mais

rápida em substrato arenoso do que em sedimentos de maior granulometria (partículas > 2 mm).

Em experimentos de rápida sedimentação, a autotomia do pedículo ocorre quando a acumulação excede a extensão do pedículo. Novo pedículo é regenerado entre 4 e 8 semanas em *Lingula*, mas, indivíduos sem o pedículo conseguem manter a posição de filtração com muita dificuldade e geralmente emergem à interface água-sedimento. Qualquer dano ao pedículo prejudica a escavação, uma vez que se utiliza o celoma como sistema hidráulico (EMIG, 1981a, 1997).

A retração para o interior do *terrier* é um reflexo de escape (MORSE, 1902) que é bem conhecido em quase todos os animais de hábito endobionte. Tal reação de proteção se dá em resposta a circunstâncias desfavoráveis no ambiente externo, e é sempre acompanhada pelo rápido fechamento da concha. Esta resposta nos lingulídeos ocorre pela estimulação das setas da margem anterior (MORSE, 1902) seja por um organismo passando na superfície do sedimento, ou pelo sombreamento que se dê em cima do braquiópode (EMIG, 1981a). Tal estímulo resulta no fechamento rápido da concha, com a expulsão de água, combinada com a contração do músculo pedicular, e assim, o animal se esconde rapidamente em seu *terrier*. Se a perturbação continua, o animal geralmente se retrai entre 1 e 3 centímetros abaixo da superfície, chegando na porção inferior da seção superior de seu *terrier*. Na retração, a porção superior do *terrier* (0,5 a 1 cm) colapsa, e é obstruída por areia e grãos; em areia compacta a abertura permanece aberta (EMIG, 1981a, 1982). Com o fim da perturbação o lingulídeo sobe, por movimentos em tesoura, e pequenos movimentos de abertura da concha, combinados com a ação da seta e grande secreção de muco, sendo que tudo isso reabre e reconforma a porção superior do *terrier*. Durante a retração e a reextensão, o canal celômico do pedículo age como um esqueleto hidrostático, combinado com contrações do músculo pedicular e pressões celômicas no corpo (EMIG, 1997).

Em ambiente intertidal, o lingulídeo retrai-se em seu *terrier* durante a maré baixa. Segue o nível de água para baixo e depois sobe, juntamente com a subida da maré (CHUANG, 1956, 1961; EMIG *et al.*, 1978).

2.4.2. Aspectos Ecológicos

2.4.2.1. Crescimento do Animal

Segundo Emig (1982, 1997), o crescimento da concha em uma população, numa área restrita, está diretamente relacionado a fatores ambientais como características da água, distúrbios, natureza do substrato e nutrientes. Tais variações dependentes do tempo podem afetar o metabolismo do animal e conseqüentemente retardar ou favorecer o crescimento, apesar de a concha crescer continuamente² durante toda a vida do animal. Assim, indivíduos de mesmo comprimento de concha podem diferir em idade, maturidade sexual e longevidade (CHUANG, 1961; EMIG, 1997; PAINE, 1963; WORCESTER, 1969). Experimentos realizados por Chuang (1961), confirmam que águas mais limpas favorecem a captura de comida, enquanto águas mais turbulentas favorecem mecanismos de rejeição do alimento, reduzindo assim a quantidade de partículas ingeridas. Dessa forma, animais de mesma idade podem apresentar tamanhos diferentes se viverem em localidades diferentes.

A longevidade também é tema controverso entre os autores: Chuang (1961) analisou trabalhos que tratavam sobre o assunto e obteve os seguintes resultados: François (1891) trabalhou com *L. unguis* de tamanhos entre 15 e 50 mm e forneceu a idade de no mínimo um ano; Morse (1902) trabalhou com a espessura das valvas e chegou a uma idade de dois anos ou mais; Yatsu (1902) estimou que uma *Lingula* deveria levar sete anos para chegar a 35 mm, e apesar de ter se baseado numa premissa errônea de que o crescimento do animal segue a mesma taxa durante toda a vida, Yatsu chegou próximo ao que se acha ser provável; nas análises de Chuang (1961) foi possível acompanhar por cinco anos alguns lingulídeos, e com isso o resultado obtido foi de aproximadamente 9 anos para se alcançar 45 mm e 12 anos para espécimens maiores que 50 mm, numa praia cujas características favorecem o crescimento máximo.

2.4.2.2. Distribuição da Família Lingulidae

Os lingulídeos vivos pertencem a dois gêneros: *Lingula* (sete espécies), que têm distribuição mundial, exceto ao longo das costas das Américas, onde

² Forma *continuada* não implica em uniformidade do crescimento durante a vida.

Glottidia (cinco espécies) ocorre exclusivamente (FIG. 4). Grandes variações de fatores ambientais durante o final do Mesozóico (BIERNAT; EMIG, 1993; EMIG, 1981b) são provavelmente os responsáveis pela radiação de ambos os gêneros. *Glottidia* deve ter se originado na costa oeste das Américas do Norte e Central, enquanto *Lingula* possivelmente originou-se nas ilhas do oeste do Pacífico. Sua distribuição latitudinal ocorre entre 40° de áreas temperadas a equatoriais e sua distribuição batimétrica é restrita à plataforma continental exceto para *Glottidia albida* que se estende até a parte superior do talude batial. Tal distribuição geográfica parece ser consequência da abertura do Atlântico e da extensão Paleoceno - Eoceno do cinturão subtropical-tropical a aproximadamente 45° de latitude, com condições ótimas para o desenvolvimento de novos biótopos marinhos temperados com bons prospectos para especiação. Ainda, a distribuição de lingulídeos parece bastante similar ao menos desde o Paleozóico quando se levando em consideração as paleolatitudes em correlação com as temperaturas das massas de água.

2.4.2.3. *Distribuição das Assembléias*

Segundo Emig (1997), as assembléias de lingulídeos são, por diversas vezes, erroneamente interpretadas como indicadoras de condições quentes, salobras e da zona intertidal. De fato, a formação das camadas fósseis de lingulídeos geralmente ocorre em eventos de mudanças ecológicas drásticas a catastróficas.

Lingulídeos vivem atualmente em sedimentos compactados e estáveis sob a influência de correntes de fundo moderadas (EMIG, 1981a; PAINE, 1970). Os dois substratos preferidos são aqueles formados por areia fina a muito fina, além de areia argilosa (na qual a fração de 90 a 250 μm perfaz mais de 50 a 60%) e areia grossa, numa matriz arenosa fina a muito fina. Entretanto, outras características ecológicas afetam a distribuição e podem ser ainda mais importantes.

Atualmente, a maioria dos inarticulados vive em água do mar com salinidade normal. No entanto, os lingulídeos são capazes de responder bem a estresse osmótico como altas variações na salinidade, particularmente em marés baixas da zona intertidal, quando há uma maior quantidade de água doce adentrando o mar. A amplitude de salinidade suportada pelas populações depende da geografia de seu habitat. Mesmo assim, populações podem sobreviver a variações na salinidade do meio

maiores do que aquelas que ocorrem em seu hábitat natural, como por exemplo, em condições experimentais controladas em laboratório.

A presença de ambiente deltáico não implica que os lingulídeos vivem constantemente sob flutuações de salinidade reduzida ou aumentada (EMIG, 1981a, 1986). Salinidades médias em variações anuais tão baixas quanto 20‰ raramente são reportadas para ambientes em que vivem lingulídeos. Na realidade, estes animais não são muito tolerantes a salinidades extremamente baixas, exceto em breves períodos, geralmente menores que 24 horas. O menor limite suportado é de aproximadamente 16 a 18‰, que não é excepcional se comparado ao limite suportado por moluscos bivalves (HAMMEN; LUM, 1977, *apud*: EMIG, 1997).

A temperatura é um fator limitante bastante variável entre as populações; estas são normalmente incapazes de suportar variações de temperatura, especialmente temperaturas menores do que as que ocorrem em condições normais. A amplitude de salinidade ou de temperatura na qual vive uma população endêmica pode ser letal para outra que está adaptada a diferentes condições e amplitudes (EMIG, 1986).

Lingulídeos são capazes de sobreviver em ambientes pouco oxigenados, pois possuem hemeritina em seus celomócitos (WORCESTER, 1969; YATSU, 1902). A hemeritina parece ser utilizada como uma reserva sob condições anóxicas ou durante a pausa da respiração, que pode ocorrer nas zonas intertidais quando o *terrier* é exposto, e tem papel no transporte de oxigênio nos lingulídeos. A presença de hemeritina em lingulídeos fósseis dificilmente será comprovada; porém, baseando-se nos princípios da actuopaleontologia, a ocorrência de hemeritina pode ajudar a explicar alguns aspectos do registro dos fósseis aqui estudados, apesar de não se tratar de registro de zona intertidal, influenciado por marés, e sim de *offshore*. Na Formação Ponta Grossa concentrações fossilíferas em fácies de *offshore* compostas quase que unicamente por braquiópodes inarticulados, cujas carapaças eram de composição orgânica, podem ser consideradas como representativas de ambientes otimizados para estes animais. O fator restritivo, nesse caso, para os demais componentes da fauna (principalmente os portadores de conchas carbonáticas) seria que estes ambientes estariam abaixo da linha de compensação de carbonatos (devido à profundidade e baixa temperatura), onde não poderiam se desenvolver. A presença de *Tentaculites crotalinus* (Mollusca Cricoconarida) quase sempre em associação, representado por conchas inteiras, no plano de acamamento e sem um padrão distintivo de orientação preferencial unidirecional indicativa de correntes predominantes (como é comum a este grupo em

fácies de textura mais grossa), permite interpretar esses paleoambientes como sujeitos apenas aos suaves fluxos de fundo oriundos do movimento orbital de ondas. Por outro lado, a presença marcante de lingúlídeos em algumas fácies de *offshore* da Formação Ponta Grossa, confrontada pela sua quase ausência em outras, pode levar a suspeita de um artefato de preservação diferencial. Esta questão ainda não permite uma discussão aprofundada, visto que no atual estágio do conhecimento sobre os lingúlídeos devonianos do Paraná não se encontram dados seguros suficientes para tanto.

Condições anaeróbicas, como marés vermelhas, podem ser responsáveis por mortandades em massa (EMIG, 1997). Indivíduos do gênero *Glottidia* são provavelmente capazes de resistir a eventos anóxicos de curta duração porque possuem papilas no manto, sobre os canais secundários na cavidade paleal. Tais papilas permitem um aumento das trocas respiratórias e nutricionais. *Lingula anatina* é mais resistente ao estresse de perda de oxigênio que moluscos bivalves (EMIG, 1997).

Muitas espécies de braquiópodes inarticulados se distribuem desde águas litorais até a zona batial indo até o final da plataforma (geralmente uns 100 m, até 3.000 m) para baixo.

Como filtradores braquiópodes requerem uma boa circulação da água do mar, seus componentes químicos também desempenham um papel dentre os requerimentos ecológicos. Alguns são usados para a constituição da concha e a sua taxa de assimilação deve ter influência direta em seu crescimento. Íons de cálcio, que são capturados da água do mar pelo lofóforo, movem-se pelo sistema celômico, adentram o manto e são eventualmente depositados nas camadas mais internas da concha (EMIG, 1997).

Nas costas da Flórida, segundo Emig (1997), *Glottidia pyramidata* é sensível à deterioração da qualidade da água, e vem sendo utilizada como um bioindicador de áreas não contaminadas e determina locais ideais para a pesca.

2.4.2.4. Estrutura da População

Flutuações em densidade populacional são altamente variáveis mesmo dentro de uma área geográfica restrita. Falhas episódicas de recrutamento observadas em populações de lingúlídeos podem estar relacionadas a causas tais como estação de

reprodução protraída, condições ambientais ruins para o assentamento das larvas, suprimento de alimento e interações com a fauna, incluindo predação.

Alguns autores (HAMMOND; KENCHINGTON, 1978; PAINE, 1970) levantaram a questão de fatores não identificados que podem atestar a ausência de lingulídeos em substratos considerados bons. A distribuição dos lingulídeos é, na realidade, restrita dentro dos limites da biocenose na qual a espécie de lingulídeo vive, mesmo se um substrato preferível ocorre além dos limites da comunidade (EMIG, 1984, 1997).

2.4.3. *Os lingulídeos da Formação Ponta Grossa (Devoniano)*

O Filo Brachiopoda é o grupo predominante da macro-paleofauna da Formação Ponta Grossa, tanto em número de espécies, quanto em quantidade de espécimes, e dentre estes, os lingulídeos são os mais abundantes em grande parte dos afloramentos do Devoniano dos Campos Gerais. Aliado ao fato de se possuir representantes atuais dos quais podem ser obtidas inferências biológicas e ecológicas, o estudo desses fósseis permite a obtenção de importantes dados paleobiológicos e paleoecológicos do Devoniano paranaense.

Com exceção daqueles analisados por Copper (1977), todos os lingulídeos descritos e registrados para a Formação Ponta Grossa foram referidos ao gênero *Lingula*. Porém este autor situou no gênero *Dignomia*, lingulídeos descritos por Clarke (1913), sem apresentar nenhuma discussão sistemática (*Dignomia leptas sensu*: Copper, 1977 = *Lingula leptas* Clarke, 1913) e, portanto, não será aqui considerado o fato. Clarke registra a ocorrência de cinco espécies no Devoniano paranaense, sendo quatro então inéditas, quais sejam:

Lingula leptas Clarke (1913)

Lingula keideli Clarke (1913)

Lingula lamela Clarke (1913)

Lingula scalprum Clarke (1913)

Lingula subpunctata Knod (1908)

Bosetti (1989, 1989a, 1989b), ao revisar os lingulídeos devonianos da Bacia do Paraná, propõe nova nomenclatura baseado em critérios actuopaleontológicos

fornecidos por Emig (1982) como principal ferramenta. Estes critérios podem ser resumidos da seguinte forma:

1. Arranjo dos músculos e contorno das cicatrizes musculares ;
2. Morfologia da região umbonal;
3. Disposição dos dois canais anteriores do manto.

Segundo Bosetti (1989, 1989a), apenas os fósseis preservados com a impressão da linha perimeal do músculo oblíquo-lateral-mediano são passíveis de uma classificação natural, e por esse motivo utiliza ainda uma parassistemática identificando morfotipos dentre os bioclastos que não apresentam a estrutura preservada. Seguem abaixo as espécies e morfotipos propostos por Bosetti:

Espécies

Lingula sagittalis Bosetti, 1989 (= *Lingula leptota* Clarke, 1913 est. 26 figs. 3 e 5, *non*. figs. 4, 6 e 7; *Lingula* sp. Quadros, 1987 est. 1, figs. 7, 10, 14 e 15, *non*. figs. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 19)

Lingula sagittalis var. *quadrata* Bosetti, 1989

Lingula lilliata Bosetti, 1989

Lingula ? sp. A Bosetti, 1989

Morfotipos

Lingulóide simétrico – morfotipo A

Lingulóides quadrangulares – morfotipos B1, B2, B3 e B4

Lingulóides triangulares – morfotipos C1, C2, C3 e C4

Lingulóide pentagonal – morfotipo D

Desde os primeiros registros do final do século XIX, os lingulídeos do devoniano paranaense são considerados como pertencentes ao gênero *Lingula*. No entanto, para o presente trabalho será utilizado o termo mais abrangente “lingulídeo”, para designar todos os braquiópodes da Ordem Lingulida ocorrentes nessas camadas. Isso é justificado porque Emig (2003) reduz a distribuição temporal do gênero *Lingula* e da Família Lingulidae com base em características, principalmente internas, consideradas diagnósticas (ver EMIG, 1982). Sob este ponto de vista a família apareceria somente no início do Mesozóico e o gênero ocorreria a partir do final do Cretáceo e do início do Terciário. Esta hipótese, apesar de possuir grande relevância no

âmbito da taxonomia, é ainda merecedora de estudos mais aprofundados envolvendo todos os gêneros de lingulídeos do Paleozóico, o que não será uma tarefa a ser concluída em curto prazo, devido principalmente, ao grande número de ocorrências no âmbito do registro paleontológico mundial. De qualquer forma, os lingulídeos fósseis, tal como aqui considerados, mantêm basicamente a mesma morfo-anatomia e hábito de vida endobionte de seus pares recentes (*Lingula* e *Glottidia*). A possibilidade de futuramente serem considerados como pertencentes a uma ou mais categorias genéricas distintas não interferirá em estudos actuopaleontológicos.

Apesar de grande parte da literatura sugerir que a incarbonização é o tipo de fossilização mais comum entre os lingulídeos, testes realizados com microscopia eletrônica de varredura em amostras da Formação Ponta Grossa não corroboram tal afirmativa. Os tipos de fossilização ocorrentes nos fósseis analisados foram os seguintes: moldes internos com valvas conjugadas, moldes internos de valvas desarticuladas, moldes externos, impressões internas, impressões externas, impressões compostas e substituição.

Identificam-se para a Formação Ponta Grossa dois tipos distintos de preservação de lingulídeos em relação ao seu modo de ocorrência, considerando-se o plano de acamamento dos estratos, uma vez que há lingulídeos preservados em posição de vida, ou seja, perpendiculares ao plano de acamamento da rocha, e há a preservação de lingulídeos de forma paralela ao plano de acamamento. Os dados aqui reunidos ainda não permitem a identificação segura de tafofácies de lingulídeos para a Formação Ponta Grossa, mas estudos estão sendo efetuados, baseados principalmente nas análises de Bosetti (2004) onde são diagnosticadas tafofácies de acordo com o tipo de preservação dos bioclastos em afloramentos do Município de Ponta Grossa (PR).

Na Formação Ponta Grossa os lingulídeos apresentaram até o momento, duas formas principais de ocorrência numérica. Em alguns pontos de coleta eles são amplamente distribuídos nas camadas, chegando a compor taxas de aproximadamente 90 a 95% dos bioclastos prospectados. A preferência do sedimento nesse caso parece ter sido a dos siltitos, argilitos e folhelhos escuros. Em outras localidades eles são praticamente ausentes, e normalmente essas camadas são de textura mais grossa, como siltitos maciços grossos e arenitos em geral, mas, como já referido anteriormente, essa questão ainda é merecedora de pesquisa mais aprofundada.

2.5. Considerações Finais

Os aspectos levantados nesta revisão de conceitos biológicos e ecológicos, referentes aos lingulídeos atuais, e que foram apresentadas ao longo do texto, auxiliam sobremaneira na compreensão do registro fóssil, algumas vezes somente levantando questões, e outras, respondendo-as também.

Por vezes, os lingulídeos estão preservados perpendicularmente ao plano de acamamento, com o bordo posterior da valva voltado para baixo, indicando encontrarem-se em posição de vida. Não raras vezes, zonas de intensa bioturbação alteram a posição original dos lingulídeos previamente soterrados perpendicularmente, como é o caso da ocorrência de traços fósseis de alimentação pertencentes ao icnogênero *Zoophycos* (*Fodinichnia*). Nessas condições, os lingulídeos apresentam-se inclinados ao plano de acamamento. Uma terceira forma de preservação das concentrações fossilíferas contendo lingulídeos é quando a tafocenose é composta apenas por valvas posicionadas de acordo com o plano de acamamento. Valvas paralelas ao plano de acamamento são indicativas de exumação ou remoção do substrato pelo aumento brusco da energia do meio (tempestades por exemplo) onde o animal ficaria por um tempo em suspensão e não conseguiria reescavar novamente o fundo para dar continuidade à sua vida. Fragmentos de valvas associadas nessa última situação podem indicar um relativo transporte do material.

O grupo dos lingulídeos, pela sua grande abundância confrontada com sua quase que total ausência em sítios devonianos dos Campos Gerais, somado ao controle dos seus modos de preservação pelas superfícies estratigráficas da Formação Ponta Grossa podem a vir a tornar-se um dos grupos-chave para a interpretação paleoambiental dessa unidade litoestratigráfica. Até que ponto os lingulídeos preservados nos estratos estudados podem ser considerados como invertebrados dependentes de fácies sedimentares é uma questão ainda a ser discutida.

2.6. Referências Bibliográficas

BEAUCHAMP, P. Classe des Brachiopodes - Formes actuelles. In: GRASSÉ, P. P. (Ed.). **Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie**. Paris: Maison et Cie., 1960. v. 5, p. 1380-1397.

BIERNAT, G.; EMIG, C. C. Anatomical distinctions of the Mesozoic lingulide brachiopods. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warszawa, v. 38, nº1/2, p. 1-20, 1993.

BOSETTI, E.P. **Paleontologia dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil**. 1989, 119 f. Dissertação (Mestrado) Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1989.

BOSETTI, E.P. Proposição de uma sistemática artificial para lingúldeos fósseis baseada no estudo de lingúldeos da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba, 1989a. **Anais...**Curitiba: SBP, 1989a. p. 53-89.

BOSETTI, E.P. Revisão Sistemática dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa (Devoniano) Estado do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba, 1989b. **Anais...**Curitiba: SBP, 1989b. p. 73-89.

BOSETTI, E.P. **Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil**. 2004, 137 f. Tese (Doutorado), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.

CHUANG, S.H. The breeding season of brachiopod *Lingula unguis*. **Biological Bulletin of Marine Biology Laboratory**, Woods Hole, v. 117, p. 202-207, 1959.

CHUANG, S.H. Growth of the post larval shell in *Lingula unguis* (Brachiopod). **Proceedings of the Zoological Society of London**, London, v. 137, p. 299-310, 1961.

CLARKE, J.M. **Fósseis Devonianos do Paraná**. Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. Rio de Janeiro, 1913.

COPPER, P. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 21, n. 3, p. 165-207, 1977.

DA FONSECA, V.M.M. Braquiópodes. In: CARVALHO, I.S. (Ed.) **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Ed. Interciência, 2004. p. 651-672.

EMIG, C.C. Implications de données récentes sur les Lingules actuelles dans les interprétations paleoecologiques. **Lethaia**, Oslo. v. 14, p. 151-156, 1981a.

EMIG, C.C. Observations sur l'ecology de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda, Inarticulata). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, *s.l.*, v. 52, p. 47-61, 1981b.

EMIG, C.C. Taxonomie du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). **Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle**, Paris: 4^o sér., v. 4, section A, n. 3-4, p. 337-367, 1982.

EMIG, C.C. Comportement expérimental de *Lingula anatina* (Brachiopod, Inarticulé) dans divers substrats meubles (Baie de Mutsu, Japon). **Marine Biology**, Heidelberg, v. 75, p. 207-217, 1983.

EMIG, C.C. Importance du sediment dans la distribution des Lingules. **Lethaia**, Oslo, v. 17, p. 115-123, 1984.

EMIG, C.C. Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléoécologiques. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 53, p. 245-253, 1986.

EMIG, C.C. Ecology of the inarticulated brachiopods. In: R. L. Kaesler. **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Part H - Brachiopoda. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas. 1997, v. 1, p. 473-495.

EMIG, C.C. Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae. **Carnets de Géologie / Notebooks on Geology - Letter** 2003/01.

EMIG, C.C., GALL, J.C., PAJAUD, D., PLAZIAT, J.C. Réflexions critiques sur l'écologie et la systématique des lingules actuelles et fossiles. **Géobios**, Lyon, v. 11, p. 573-609, 1978.

HAMMOND, L.S. Experimental studies of salinity tolerance, burrowing behavior and pedicle regeneration in *Lingula anatina*. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio. v. 57, p. 1311-1316, 1983.

HAMMOND, L.S., KENCHINGTON, R.A. A biometric case for revision of the genus *Lingula* (Brachiopoda: Inarticulata) from Queensland, Australia. **Journal of Zoology**, London, v. 184, p. 53-62, 1978.

KOWALEWSKI, M. Taphonomy of a living fossil: The Lingulide Brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico. **Palaaios**, Tulsa, v. 11, p. 244-265, 1996.

KOZLOWSKI, R. Fósiles Dévoniens de l'état de Paraná (Brésil). **Annales de Paleontologie**, v. 8, n. 3, p. 1-19, est. 1-3, 1913.

MOORE, R.C. **Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda**. New York: Geological Society of America and University of Kansas Press, revised, 1997.

MORSE, E.S. Observations on living Brachiopoda. **Memoirs of the Boston Society of Natural History**, Boston, v. 5, n.8, p. 313-386, 1902.

NUNES, J.R.S. **Análise tafonomia dos braquiópodes inarticulados (Lingulida) do Membro Jaguariáiva, Formação Ponta Grossa (Devoniano) e suas implicações paleoambientais**. 1999, 61 f. Monografia (Graduação), Universidade Estadual de São Paulo, Botucatu, 1999.

PAINE, R.T. Ecology of the brachiopod *Glottidia pyramidata*. **Ecological Monographs**, Ithaca. v. 33, p. 187-213, 1963.

PAINE, R.T. The sediment occupied by Recent lingulid brachiopods and some paleoecological implications. **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology**, Amsterdam, v. 7, p. 21-31, 1970.

- QUADROS, R. **Paleontologia dos Brachiopoda** – Lingulida, Strophomenida, Spiriferida, Terebratulida – Devonianos, da Serra de Atimã e Arredores, Mato Grosso – Brasil. 1987, 73 f. Tese (Doutorado), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1987.
- SAVAZZI, E.R. Burrowing in the inarticulate Brachiopod *Lingula anatina*. **Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology**, Amsterdam, v. 85, p. 101-106, 1991.
- SZUMUC, E. J.; OSGOOD, R. G.; MEINKE, D. W. *Lingulichnites*, a new trace fossil genus for lingulid brachiopod burrows. **Lethaia**, Oslo, v. 9, p.136-137, 1976.
- THAYER, C.W., STEELE-PETROVIC, M.H. Burrowing of the lingulid brachiopod *Glottidia pyramidata*: its ecologic and paleoecology significance. **Lethaia**, Oslo, v. 8, p. 209-221, 1975.
- VENTURA, C.R.R., PIRES, D.O. Ciclos de vida de Invertebrados Marinhos. In: PEREIRA, R. C.; SOARES GOMES, A. (Eds.). **Biologia Marinha**. Rio de Janeiro: Inteligência, 2002. p. 49-67.
- WILLIAMS, A. Differentiation and growth of the brachiopod mantle. **American Zoologist**, *s.l.* v. 17, p. 107-120, 1977.
- WORCESTER, W. **On *Lingula reevei***, 1969, 49 f. Tese (Doutorado) University of Hawaii, Hawaii, 1969.
- YATSU, N. On the habits of the Japanese *Lingula*. **Annotationes Zoologicae Japonenses**, Tokyo, v. 4, p. 61-67, 1902.
- ZABINI, C. **Lingulídeos da Sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Região dos Campos Gerais, Brasil: Revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonômica básica**. 2007, 153 f, 2 volumes. Dissertação (Mestrado), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

ZABINI, C.; BOSETTI, E.P.; HORODYSKI, R.S.; MATSUMURA, W.M.K. -
Legendas figuras

Figura 1. Localização da Sequência devoniana no Paraná, com suas respectivas Formações. Modificado de Bosetti, *et al.* (2007).

Figura 2. 1a) Seções longitudinais do *terrier* de um lingulídeo atual, com a concha nas posições normal e retraída dentro do *terrier*, na porção superior da figura estão representados os pseudosifões e as estruturas que se formam no sedimento. **1b)** Detalhe da porção distal do pedículo, com sua massa de partículas aglutinadas. **2)** Mesma estruturação de **1a**, porém de um lingulídeo fóssil. Figura extraída de Emig (1997).

Figura 3. Mostra esquema de reescavação de *Glottidia*. Ao lado tem-se a sequência de movimentos de escavação. Modificado de Emig (1997).

Figura 4. Distribuição mundial atual dos gêneros *Lingula* e *Glottidia*. Modificado de Emig (1997).

ESTAMPA 1. Diversas morfologias apresentadas por lingulídeos. A escala representa 1 cm.

ESTAMPA 2. Notar em A as linhas de crescimento concêntricas, e em B a linha perimeal (em destaque), As barras que acompanham as imagens têm ambas 1 cm.

FIGURA 1

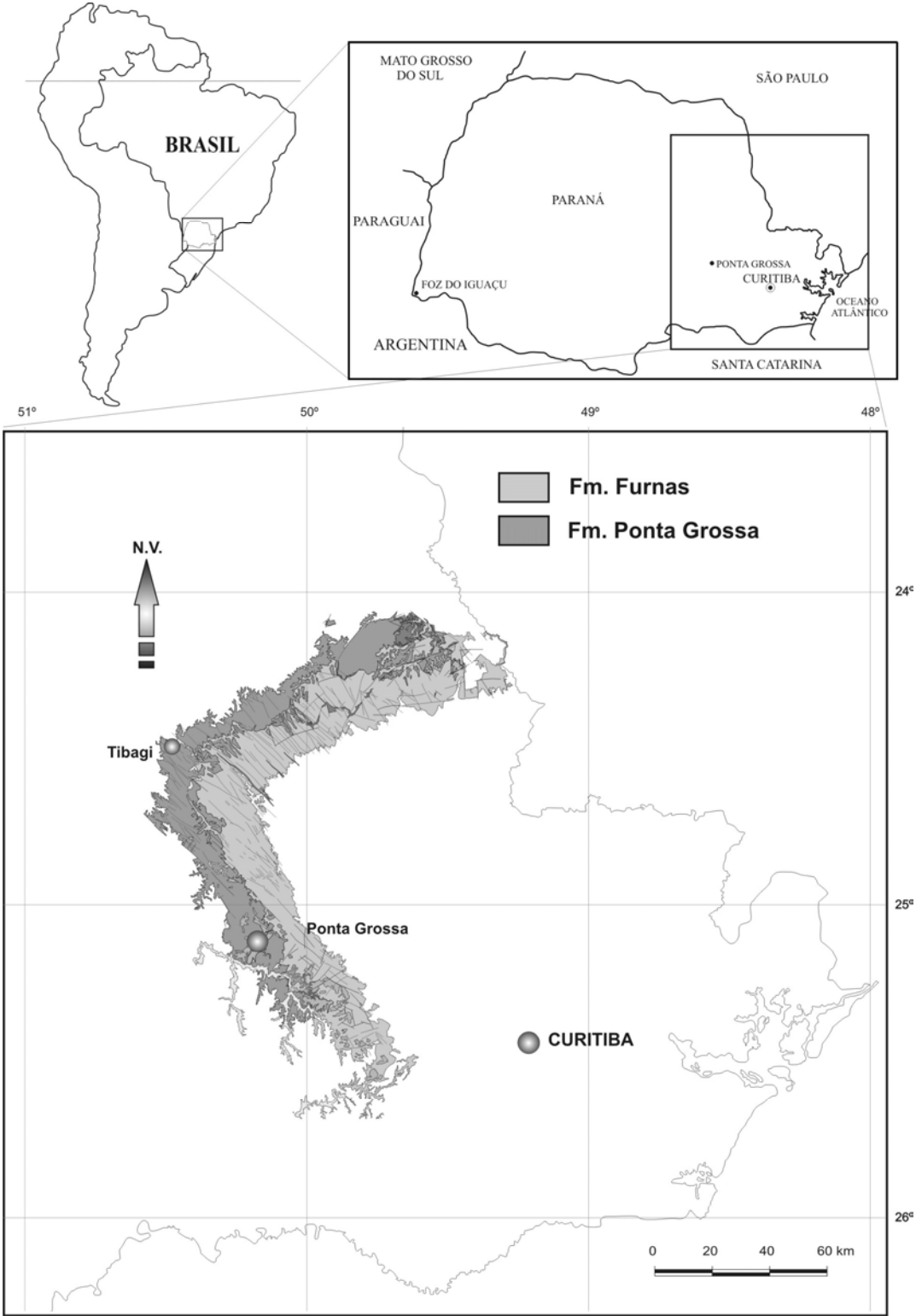


FIGURA 2

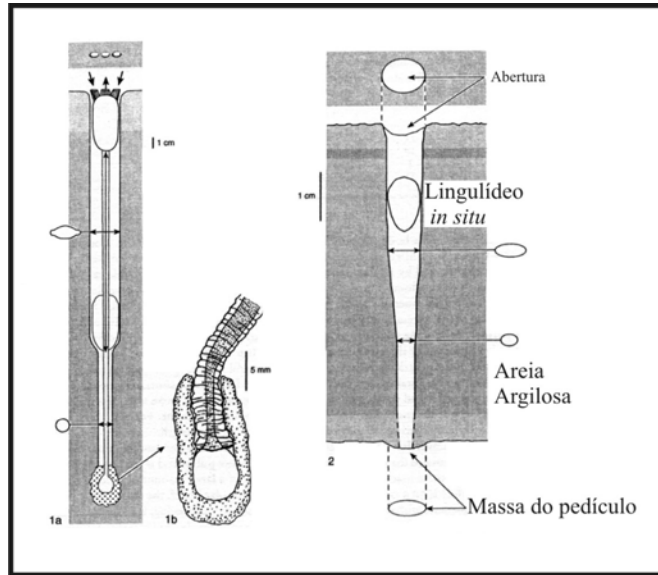


FIGURA 3

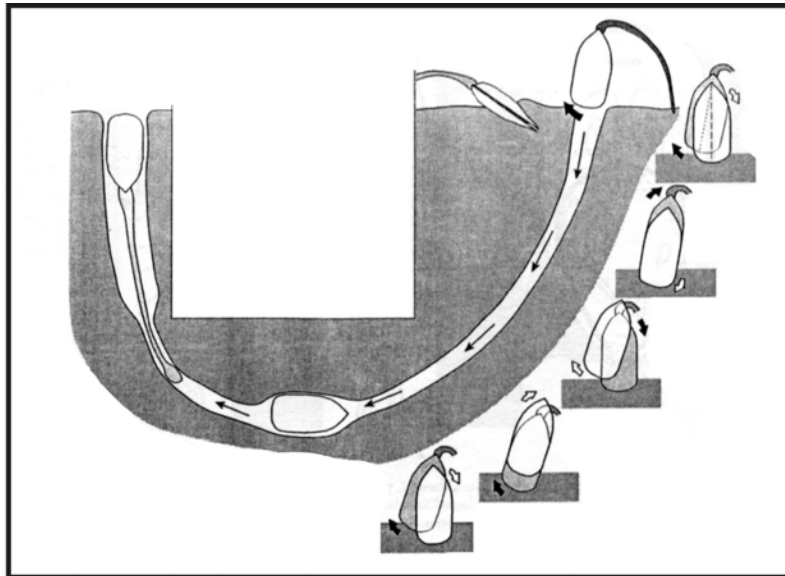
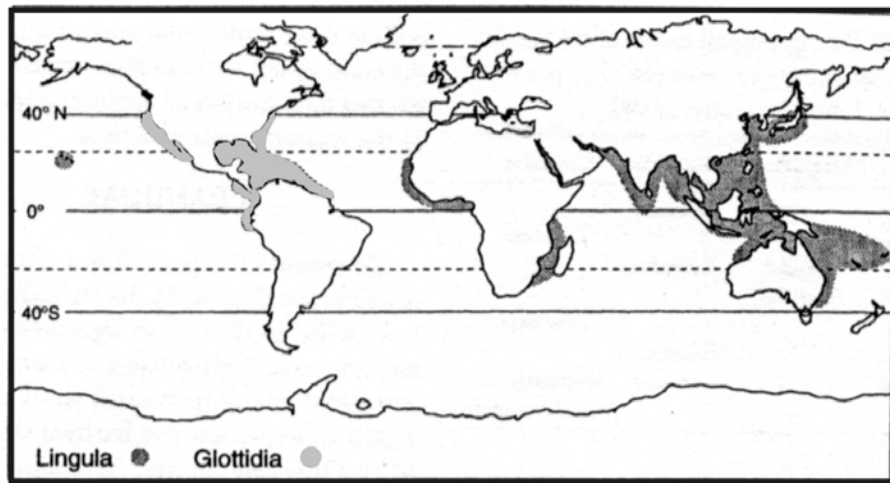
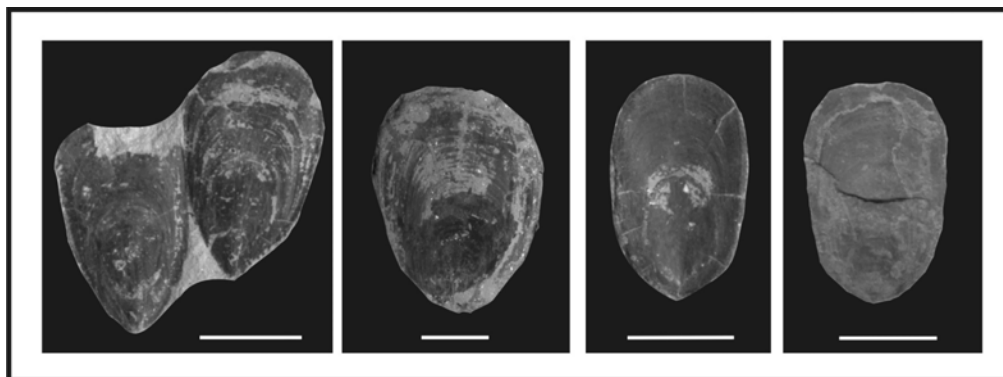


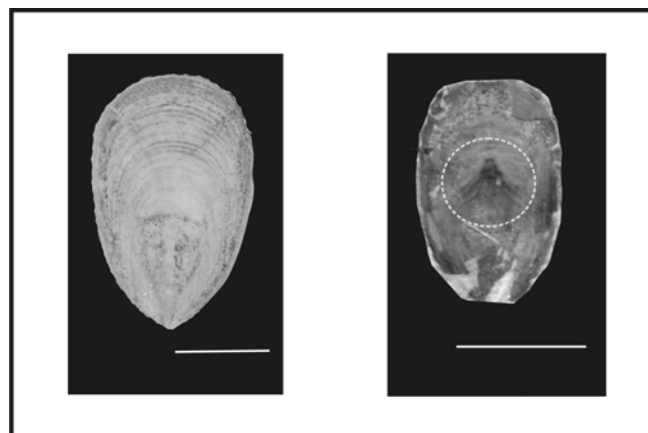
FIGURA 4



ESTAMPA 1



ESTAMPA 2



CAPÍTULO 3

Artigo intitulado: *Taphonomy and taphofacies analysis of lingulid brachiopods from devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil*, publicado na Revista *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 292, 2010, vide Anexo 5.

3. *CAPÍTULO 3. Taphonomy and taphofacies analysis of lingulid brachiopods from devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil*

Carolina Zabini ^{a,*}, Elvio Pinto Bosetti ^b, Michael Holz ^c

^a *Pós-graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), 9500, Bento Gonçalves Av., Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil.*

^b *Departamento de Geociências, Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), 164, Otaviano Macedo Ribas St., Ponta Grossa, PR 84070-540, Brazil.*

^c *Instituto de Geociências, Universidade Federal da Bahia (UFBA) Campus Universitário de Ondina, s/n, Barão de Jeremoabo St., Salvador, BA 40170-115, Brazil.*

* Corresponding author. Tel.: +55 42 3227 3456; fax: +55 51 3308 6332.

E-mail address: cazabini@gmail.com (C. Zabini).

ABSTRACT

The extreme abundance of lingulid valves in some outcrops of the Devonian sequences of the Paraná Basin, and their absence in others, where other benthic taxa dominate, was the starting point to the present research. Twenty-one outcrops were sampled and characterized taphonomically. These outcrops record an epeiric muddy sea, influenced by episodic storms. In twelve out of the 21 outcrops (the Devonian sequences B, C, D and E), massive occurrences of complete and fragmented valves of lingulids, oriented parallel to the bedding plane, were documented. The occurrence of fragments together with complete, but disarticulated valves, suggests that the post-mortem sorting and transport is unlikely to have been notable. This claim is also supported by the fact that *in situ* preserved lingulid valves were always recorded, even if in low numbers. However, some time-averaging may have occurred. This is because entire valves (presumably removed from their burrows just prior to burial) and fragmented ones (probably reworked or exposed on sediment-water interface for some days or a few weeks) were found together. Rosette and stringer arrangements of the lingulid pavements represent the first record of distal reworking of this kind of bioclastic material. The Devonian “lingulid outcrops” studied here represent fossil accumulations that likely formed with contributions from multiple factors. However, the extrinsic

physico-chemical factors are difficult to infer by analogy with modern environments because of the unique setting that typified Palaeozoic epeiric seas. On the other hand, an actualistic approach can be used to assess some of the taphonomic controls exerted by intrinsic characteristics of lingulid brachiopods, including shell thickness and life habit. The lingulid-rich units, with their distinct taphonomical signatures, represent a clearly definable taphofacies (“lingulid taphofacies”) characterized by abundant (often complete) occurrence of lingulid valves parallel to the bedding plane in light-grey and dark-grey siltstones and rare occurrences of lingulid valves in black shales. The lingulid taphofacies is associated with a range of proximal marine settings, ranging from the lower shoreface (lowermost intertidal) to the distal transitional offshore (shallow subtidal) zones. The pattern of patchy distribution of lingulids, observed in some present-day environments, was rarely seen in the studied sequences.

Keywords: Taphonomy, Devonian, Paraná Basin, Lingulids, Taphofacies.

3.1. Introduction

In 1971, Arthur J. Boucot described the difference in macrofossil composition between different outcrops of the Ponta Grossa Formation and stated that in no other place was it possible to visualize the totality of the Malvinokaffric marine fauna – the so-called *Malvinokaffric Realm* (BOUCOT, 1971, p. 24). This is one of the peculiarities of the fossil record in the Devonian succession of the Paraná Basin, in Paraná State, Brazil. Another difference easily observable is the extreme dominance of lingulids in some Devonian outcrops of the study area. In certain outcrops, large amounts of lingulid valves occur, whereas in other sites lingulid fossils are almost completely absent, being replaced by the malvinokaffric forms (*sensu*: BOSETTI, 2004), like bivalve molluscs, trilobites and rhynchonelliform brachiopods.

Similar low-diversity lingulid associations described variously as “*Lingula* Communities”, “*Lingula* Flags”, “Dalle à Lingules”, “*Lingula* beds” and “*Obolus* beds” are known from multiple palaeocontinents, regardless of palaeoclimatic setting (BRETSKY, 1969; MERGL; KORDULE, 2008). There are somewhat similar examples from the Ordovician (ACEÑOLAZA *et al.*, 2003; EMIG; GUTIÉRREZ-MARCO, 1997; HOLMER *et al.*, 2005; POPOV *et al.*, 2007), the Devonian (GOUJET;

EMIG, 1985; HAVLÍČEK; RÖHLICH, 1984; HILLER, 1990; MERGL, 2008; PASHIN; ETTENSOHN, 1992), the Permian (ARCHBOLD, 1981; ARCHBOLD *et al.*, 2005), the Triassic (CAMPBELL, 1987; HORI; CAMPBELL, 2004; ZONNEVELD *et al.*, 2007), and also along the present coast of Namibia (HILLER, 1993). Despite the occurrence of these lingulid associations through the Palaeozoic and until Recent times, there is some discrepancy between Palaeozoic and post-Palaeozoic records, especially Cenozoic to Recent, which may represent a taphonomical megabias (KOWALEWSKI, 1996a).

Recently, some authors proposed models to explain the lingulid shell-beds formation and requirements worldwide (e.g. ACEÑOLAZA *et al.*, 2003; EMIG, 1986, 1997; EMIG; GUTIÉRREZ-MARCO, 1997; KOWALEWSKI, 1996a, 1996b; KOWALEWSKI; FLESSA, 1994; ZONNEVELD *et al.*, 2007). These models have proven useful for interpreting concentrations composed mostly of lingulids (although their utility may be limited in case of some obolids which were likely semi-infaunal, see ZHANG *et al.*, 2007, 2009). In this study, some taphonomical and palaeoenvironmental aspects on Devonian lingulids are addressed. These include: fidelity of the fossil record, their susceptibility to transport and reworking, degree of time averaging, environmental conditions required for their preservation, and their ecology. Understanding the genesis of the fossil occurrences of an animal, which represents ecology, biology, and shell mineralogy that all differ dramatically from those of the co-eval fauna (and consequently should result in different taphonomic responses to post-mortem agents), should provide insights into taphonomic and environmental processes that led to the formation of the studied fossiliferous units.

3.2. Material and Methods

Some samples for this study (MPI 0001–0599, MPI 1839–1902, MPI 2535–2659, MPI 3000–3197, MPI 4036–4438, MPI 4451–4522, MPI 4556–4582) are stored at Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG, Departamento de Geociências, Laboratório de Paleontologia, Ponta Grossa, PR, Brazil), being catalogued as Bosetti-2004 field collection, Zabini-2007 field collection, and as Laboratory collection. The latter includes samples collected recently in the city of Tibagi (Paraná State, outcrops Tibagi 1 and 2 – FIG. 1 and 2). Other specimens (MP-I 6567–6680) are part of the

Bosetti-1989 field collection at Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Porto Alegre, RS, Brazil). Additionally, specimens described by Petri (1948) were also used.

The samples with lingulids were taken from 12 mid-east region outcrops in Paraná State (FIG. 1). The localities Campus, Casa de Pedra, Curva I, Curva II, Fazenda Rivadávia, Jaguariaíva (railroad), type-section of the Tibagi Member, Vila Francelina and Cescage were also analysed, but did not contain a representative number of lingulids. The outcrops are correlated to sequences B, C, D and E of Bergamaschi (1999) (FIG. 3). Approximately 7000 valves were analysed, with individual samples consisting of one or more fossil specimens. Most outcrops were sampled following the methodology proposed by Simões and Ghilardi (2000), Bosetti (2004) and Ghilardi (2004), which involves the demarcation of grid squares (FIG. 4) and field charts, with the aim of acquiring high resolution data (FIG. 5).

During the initial stage of the research, a taphonomical database was compiled including the following variables: a) number and type of taxa in the sample, b) lithology of the host rock, c) biometric information, d) bioclast position on the bedding plan, e) fossilization type, f) degree of fragmentation, and g) miscellaneous characteristics (e.g. borings, drill holes, sedimentary structures, flattening or deformation).

Percentage graphs were constructed using the high resolution data collected from the Tibagi 2 outcrop. These were generated using Microsoft® Office Excel 2003, and denote: a) the percentage of occurring taxa (FIG. 6A), and b) lingulid valve positions in relation to the bedding plan (FIG. 6B).

Lingulid abundance is expressed using a qualitative terminology – rare, present and abundant. These terms are defined as follows: rare (~1–2 specimens observed in a 10 m lateral bed exposure); present (~5–10 specimens observed in a 10 m lateral bed exposure); abundant (~10–50 specimens observed in a 10 m lateral bed exposure).

The lingulid shells are preserved as internal, external or compound moulds and impressions. The original shell material has not been naturally preserved. Moulds usually display the characteristic ornamentation of lingulids, such as growth lines and, more rarely preserved muscle scars.

Traditionally, ever since they were first found in 1876 by Orville A. Derby, the brachiopods studied here have been referred to *Lingula* (BOSETTI *et al.*,

2007). This terminology dates back to Darwin's work, which coined the term “living fossils”, and includes the genus *Lingula* as one of its examples (EMIG, 2008). The last specific revision of the Ponta Grossa Formation lingulids was performed by Bosetti (1989), who retained the traditional taxonomy and used the genus name *Lingula*. No major revision of these fossils has been attempted after Bosetti's work (ZABINI *et al.*, 2007). As proposed by Biernat and Emig (1993) and Emig (2003) the genus *Lingula* appeared only in the later Cretaceous or the earliest Tertiary. C.C. Emig (personal communication; 2008) suggests that the lingulid fossils here studied, mostly likely, belong to the genus *Dignomia*. Seemingly, Lingulidae and Obolidae families are preserved together, with no apparent differences in their ecological requirements and/or mode of life, once they are found together in the same bedding planes. A comprehensive investigation, including a taxonomic revision, based on the new data from Emig (2003), is being prepared by the authors and will be published elsewhere. At present, it is preferable to use the term “lingulid” to refer to these fossils.

As described by Emig (2003), these lingulid fossils show a typical “linguliform” shell shape, and therefore are considered to have been infaunal burrow dwellers (CHERNS, 1979; EMIG, 1997, 2003). The fact that these fossils are found in small numbers, perpendicular to the sediment, with its anterior part oriented up (FIG. 7), supports this interpretation.

Considering the fact that the Paraná Basin was a shallow intracratonic sea in the Devonian, it is more convenient to organize palaeoenvironments using a general bathymetric nomenclature proposed by Reading and Collison (1996). The facies delineation outlined by Walker and Plint (1992) is used here, as coarse (shoreface or lowermost intertidal) to fine (offshore or deeper subtidal) sedimentary facies pattern; as shown in the figures, and explained in the discussion part.

3.3. Geological Setting

The Paraná Basin is a huge intracratonic basin on the South-American platform, located in southernmost Brazil and north/northwestern Uruguay, with its portions extending also into Paraguay and Argentina (FIG. 1). The basin covers an area of about 1,700,000 km², has a NE–SW elongated shape, and is approximately 1750 km long and 900 km wide (PETRI; FÚLFARO, 1983).

The sedimentary infill of the basin from Ordovician to Cretaceous was controlled by tectonic-eustatic cycles (*i.e.*, rise and fall of the base level) linked to late Palaeozoic orogenic events caused by subduction and terrain accretion along the southwestern margin of the Gondwana continent. The process of the sedimentary infilling was largely arrested by the onset of the Mesozoic rifting of the South Atlantic (e.g. MILANI *et al.*, 2007; ZÁLAN *et al.*, 1990). The prevalence of tectono-eustatic cycles (MILANI *et al.*, 2007), has generated a stratigraphic record that is marked by numerous interruptions brought about by erosion and non-deposition. Milani *et al.* (1994, 1998) argued that the infill of the basin consisted of six second-order depositional sequences, ranging in age from the Late Ordovician to the Late Cretaceous (FIG. 8). The stratigraphic interval studied herein occurs in the second sequence of Milani *et al.* (1994); the so-called Paraná Sequence, ranging from the Late Silurian to the Late Devonian (FIG. 8). This sequence is represented, lithostratigraphically, by the Furnas and Ponta Grossa formations. Lingulid brachiopods occur in the Ponta Grossa Formation.

Many outcrops of the Ponta Grossa Formation are located in the mid-east region of the Paraná State (FIG. 1). The unit is represented by siliciclastic rocks that formed in a shallow epicontinental sea that was located at 50° to 60° palaeolatitude, with a predominantly temperate climate. The Ponta Grossa Formation is characterized by shoreface, transitional offshore and offshore deposits. It is mainly formed by grey and locally dark, bituminous and silty shales, with minor fine-grained sandstone beds. Lithostratigraphically, the Ponta Grossa Formation is subdivided into three members: Jaguariáiva, Tibagi, and São Domingos (LANGE; PETRI, 1967). Bergamaschi (1999) and Bergamaschi and Pereira (2001) divided the Paraná Sequence of Milani *et al.* (1994) into six third-order sequences, labeled A to F. Based on that work and the data of Bosetti (2004) and Soares (2007), the outcrops used in this paper can be correlated to the sequences B, C, D and E (FIG. 3).

3.4. Acquired Data and Results

Lingulids were dominant fossil within twelve out of twenty-one analyzed outcrops (FIG. 6A). Following Kidwell (1991) and Kidwell *et al.* (1986) the lingulid assemblages of the twelve outcrops bearing abundant lingulids can be described as:

concordant valves, paucispecific pavements and sometimes stringers, matrix-supported, with simple internal structure. Regarding sampled fossils, lithologies, and depositional systems, the following observations can be made:

- Most lingulid valves (approximately 90%) are concordant to the bedding plane (FIG. 6B);

- The valves are mainly flat, as their convexity was not noticeable;

- The degree of valve disarticulation was difficult to evaluate due to their extreme flattening; it is assumed that all valves parallel to the bedding plane represent disarticulated specimens, as in almost all lingulid beds (EMIG; GUTIÉRREZ-MARCO, 1997; ZONNEVELD *et al.*, 2007, among others).

- Dorsal and ventral valves could not be differentiated in one another in the studied material;

- The degree of fragmentation is variable, ranging from entire valves to fragments smaller than 0.5 cm;

- Some lingulid shells exhibit exceptional preservation, obtaining the thickness of the valves was possible in certain cases (~0.1–0.2 mm, FIG. 9).

- Some samples display distinguishable patterns of distribution, showing rosette and bimodal stringer spatial arrangements (Plate 1);

- The studied layers represent silty shales, and very fine-grained siltstones. Except for Vila Placidina outcrop, lingulids were rarely found in black shales;

- The main sedimentary structures are plane bedding, micro-hummocky bedding, and trace fossils (e.g. *Zoophycos*);

- In general, the studied units reflect conditions of a more distal deposition in relation to the shore; usually they represent the lower shoreface to transitional offshore zones above average storm wave-base (FIG. 10).

In outcrops that reflect shallow water environmental conditions, the occurrence of lingulid valves is extremely rare. Such is the case in sequence C (Tibagi Member), represented by the basal portion of Lambedor outcrop and the type-section of Tibagi Member where, until this study, lingulid valves had not been found. It is also noteworthy that rhynchonelliform brachiopods (e.g. *Australocoelia tourteloti*, *Derbyina whitiorum* and *Australospirifer iheringi*) are not usually found in association with large numbers of lingulid valves, and vice-versa.

3.5. Discussion

3.5.1. Palaeoecology and Taphonomy

3.5.1.1. Paleoeological approach

Despite the probable occurrence of two families among the linguliform taxa studied here, we consider all as having the same – infaunal – life habit and similar palaeoecological requirements. These arguments are based on our current knowledge on their biology, ecology, and taphonomic signatures. The coarse-grained to clay siltstones and the black clay shale are typically found in the marine parts of the analysed Devonian succession, and their associated fauna (trilobites, molluscs and other typical marine invertebrates) also supports the marine origin of the deposits (see RODRIGUES *et al.*, 2003; SIMÕES *et al.*, 2000b, for similar interpretations). Moreover, fossilization of lingulid valves in marine conditions has been already demonstrated by several authors (CHERNS, 1979; PASHIN; ETTENSOHN, 1992; PICKERILL *et al.*, 1984; ZONNEVELD *et al.*, 2007).

According to the results (especially, lithologies, sedimentary structures, and taphonomic data), it is reasonable to assume that the twelve outcrops that produced an abundant record of lingulid valves represented environmental conditions varying from shoreface (lowermost intertidal), with coarse to medium-grained siltstones, to transitional offshore zones (shallow subtidal) typified by clay siltstones (FIG. 11), where lingulids in life position are occasionally present.

3.5.1.2. Taphonomical approach

The death of lingulids can be linked to a number of different factors according to Ferguson (1963), Paine (1963), Emig (1981a, 1981b, 1986), Hammond (1983) and Kowalewski (1996a), including biological factors (e.g. diseases, senility and predation), chemical factors (e.g. salinity and anoxic water) and physical factors (e.g. temperature and sedimentation rate). After death, lingulid valves can follow three different taphonomical pathways that are dependant upon whether the organism remains or is removed from its burrow (lingulids are infaunal, the burrow of a lingulid is

considered to be where in the sediment the animal actually lived). According to Kowalewski (1996a), who studied *Glottidia palmeri* in the Colorado River Delta (Mexico), the three taphonomical pathways are possible: (1) the shells remain in the burrow, and the organic parts of the animal decompose. Such shells can remain in the sediment for more than a year but no longer than a decade. (2) The shell is removed from its burrow, before or immediately after death. Its disarticulated valves can be deposited at the surface and will not remain for long at the sediment-water interface. Mechanical disintegration occurs in a matter of days and can be postponed for no longer than a few weeks (see also ACEÑOLAZA *et al.*, 2003; EMIG; GUTIÉRREZ-MARCO, 1997; ZONNEVELD *et al.*, 2007). (3) Storms deposit the recently dead lingulids into the supratidal zone and the soft parts undergo a dehydration process, mummifying them. This type of preservation has not been found in the fossil record.

The results demonstrate that the studied pavements include a larger number of valves parallel to the bedding planes, following taphonomical pathway 2 of Kowalewski (1996a). According to actualistic data the lingulid shells are rapidly degraded and mechanically abraded (ACEÑOLAZA *et al.*, 2003; EMIG; GUTIÉRREZ-MARCO, 1997; KOWALEWSKI, 1996a). Thus, their record must be understood as a consequence of event-concentration of shell assemblages accumulated in a very short time period or transported for only short distances (EMIG, 1986, 1997; EMIG; GUTIÉRREZ-MARCO, 1997; KOWALEWSKI, 1996a). Investigations of Mesozoic and Recent lingulids (KOWALEWSKI, 1996a) demonstrate that it is very rare to have lingulid valves preserved in the post-Paleozoic fossil record. Hence, why Palaeozoic, and in this case, the Devonian lingulids studied here, were preserved, including even fragmented valves? Do these results undermine the validity of actualistic data?

Kowalewski (1996a) proposed two explanations for the better preserved older fossils (1) an increase in the intensity of the external taphonomical agents as time passes (bioturbation, bioerosion, breaking predation, sediment chemistry and frequency of burial events), which is difficult to demonstrate or (2) a decrease of fossilization potential of more recent lingulids, the most likely explanation for this would be the decreasing thickness or less intense biomineralization of lingulid valves. The measurements taken on some of the best preserved specimens available to us indicate that the valve thicknesses of the Devonian lingulids were around 0.1 – 0.2 mm (FIG. 9). Their valves were probably organophosphatic and their mode of life was likely infaunal. However, we do not know the real proportions of the organic and the mineralized

contents of the original shell. Assuming that their external morphology and life habit were the same of the extant ones, we can say that probably the intrinsic factors involved in generating these shell accumulations were similar than the modern ones. Yet it is clear that more data about the shell geochemistry could improve our knowledge as to the taphonomy of the studied associations.

Therefore, we propose that there are similarities between actualistic data and those from the Devonian in the Paraná Basin, in the context of the intrinsic factors involved in generating these shell accumulations. The possibility that the extrinsic factors may have been unusual, and not comparable to typical conditions known from modern marine settings, should be taken into consideration. This point has already been raised by Speyer and Brett (1988), who highlighted the limited circulation of water and the oxygen-stratified epeiric sea basins. Such epeiric deposits dominate the Palaeozoic fossil record of many regions, including the Paraná Basin.

How can it be explained that the taphocoenoses studied here are not only formed by organisms in life position preserved by obrution (NUNES, 1999; SIMÕES *et al.* 1998a, 1998b), but also by accumulation of abundant fragments, including fragments preserved together with disarticulated, but complete valves?

According to Emig (1990) and Kowalewski (1996a) thin valves of *G. palmeri* are easily fragmented even in low energy environments. The degree of fragmentation in Devonian lingulids is variable: within the same hand sample, specimens can range from entire valves to fragments less than 0.5 cm in their maximum dimension. The most likely explanation is that fragmentation must have occurred by reworking, through orbital wave movement above fair weather wave-base, and also by the action of more episodic storms (ACENÓLAZA *et al.*, 2003; EMIG, 1997; EMIG; GUTIÉRREZ-MARCO, 1997) that could be the responsible for mixing and burying the assemblages. The degree of fragmentation of the valves is also increased with the increase in clay content. At the distal part of the transitional offshore zone the degree of fragmentation increases. However, disarticulated non-fragmented valves are still present (FIG. 11).

The occurrence of different valve sizes and associated fragments indicates that if there was transport, it was probably minimal. This is because hydraulic size-sorting is not evident in lingulid associations (*i.e.*, shell fragments of various size together with complete shells occur in the same pavements). Hence, the fossils represent a parautochthonous (*sensu*: KIDWELL *et al.*, 1986) assemblage – the incipient transport

prevented the bioclasts from being removed from their original area of distribution or habitat.

Time averaging, at least to some extent, may have occurred. This is because variably sized fragments (probably representing valves that persisted for days or weeks around the sediment-water interface; see KOWALEWSKI, 1996a) co-occur with disarticulated, complete valves (likely removed from their burrows just before burial).

Based on the taphonomical analysis of the material here collected we can say that the original habitat of the lingulids ranged from shoreface settings down to the transitional offshore, with preference for the shoreface zone (FIG. 11). The high fragility of these bioclasts reinforces this hypothesis, because the valves could not be transported for long distances (EMIG, 1986, 1997; EMIG; GUTIÉRREZ-MARCO, 1997; KOWALEWSKI, 1996a). Therefore, they probably were preserved close to their original habitat. Parallel valves *per se* do not indicate the original habitat (e.g. ZONNEVELD *et al.*, 2007), but in this case, these are associated with low numbers of lingulids in perpendicular or oblique orientation, *i.e.*, *in situ* lingulids (see KOWALEWSKI, 1996a).

The rosette and stringer pavements are probably the result of reworking, and have not been described for lingulid valves previously (Plate 3). As described by Parsons *et al.* (1988), stringer pavements are probably the result of reworking of the valves in deep environments. Such dispositions of the valves were possibly a distal response/reworking of a major storm event in the shoreface zone. Rodrigues *et al.*, (2003) and Simões *et al.*, (2000b), who examined conulariid taphonomy in the same basin, noted that this was probably an epeiric muddy sea strongly influenced by episodic storms. Therefore, major erosion of the sea floor by severe storm events may have thrown shell fragments below the storm wave-base. Here, these became associated with entire valves recently removed from burrows, as indicated by the record of valves and valve fragments in black mudstone from the offshore zone.

Despite the evidence of transport and reworking of the bioclastic material, this transport was probably never energetic enough to hydraulically select the different-sized lingulid valves, and it only reoriented the valves and the valve fragments in stringers or rosette shapes, along the pavements (FIG. 11A–D). Furthermore, the thin valves of the studied lingulids, present from the shoreface to the distal part of the transitional offshore zone, must have been preserved through the action of fast, episodic

sedimentary accumulations (FIG. 12). Similar cases were studied by Emig (1997) and Aceñolaza *et al.* (2003), who worked on the genera *Lingula* spp. and *Lingulepis* sp., respectively.

3.6. Taphofacies model

Based on the current data, a lingulid taphofacies for the Devonian sequences B, C, D and E (BERGAMASCHI, 1999) is here proposed. According to Speyer and Brett (1986) a taphofacies is defined when suites of sedimentary rocks are characterized by particular combinations of preservational features of the contained fossils. As mentioned above, the lingulids studied in this paper are ubiquitous in some outcrops and make up the most common fossils in some parts of the studied succession.

This taphofacies is composed by entire lingulid valves, parallel to the bedding plane, and fragments of valves occurring in association with lower shoreface to offshore sedimentation, as indicated by fossil burrows (e.g. *Zoophycos*) and depositional sedimentary structures such as micro-hummocky bedding. The majority of entire or fragmented, disarticulated valves, occurs in fine-grained host rock such as light grey siltstones or dark grey siltstones and rare black shales. Commonly such siltstones bear intercalations of centimetric lenses of very fine-grained sandstone and in which lingulid fossils are not preserved. This taphofacies is not comparable to any of those proposed by Speyer and Brett (1988) mainly because: (1) we do not notice the occurrence of corrosion; (2) the degree of disarticulation and fragmentation in our material is always high (it increases downslope); and (3) the reorientation/sorting is considered together in the Speyer and Brett (1988) model, but reorientation in our samples occurred mostly in the distal part of the transitional offshore, and sorting was not detected among the lingulid valves.

3.7. Did the Devonian lingulids live in the same substrate as extant specimens?

According to Emig (1984; 1997) *Lingula* spp. currently lives in substrates of fine-grained sands, in infralittoral settings within depths down to 160 m. The Devonian succession studied here could potentially preserve lingulids in sandstone layers in life position, in sequence C (BERGAMASCHI, 1999), which mostly consists

of shoreface units (FIG. 12). However, the occurrence of lingulid valves in such sandstone layers is extremely rare, and, when present, they are poorly preserved and in small numbers (<5% in comparison with other outcrops). In addition, lingulid occurrences confined spatially to distinct patches (a patchy distribution means that the lingulids are commonly restricted to particular sedimentary and biological facies and are not normally found outside them) (AGER, 1967) were observed in siltstones by Nunes (1999). Nunes' report represented the first record of lingulid patches in the studied Devonian successions. Nunes (1999), who worked in the outcrops along the PR-092 Highway between Jaguariaíva and Arapoti cities (Paraná State)(FIG. 1), identified lingulid patches in bioturbated siltstones containing approximately 218 shells perpendicularly or obliquely preserved.

Field work by Bosetti (2004) and Zabini (2007), and more recent surveys on several localities, failed to identify these patches. Considering the amount of samples and outcrops surveyed in the present study, the data reported by Nunes (1999) is considered unusual for this succession. That is, lingulid patches are not a common feature in the Devonian successions analysed here. Also, the data provided by Nunes (1999) support the hypothesis that these Devonian lingulids also lived in the transitional offshore zone, namely, the clay siltstones.

3.8. Summary

The taphonomical signatures of the fossil lingulids are explained by reworking (most likely, mechanically via orbital wave movement), either above the fair weather wave-base or during rare storm events. Such storms could have resulted in the distal deposition of shell fragments below the average storm wave-base, mixing the fragments with intact valves recently removed from lingulid burrows. In addition, concordant lingulid valves are associated with rare, articulated, lingulid valves in life position. These lines of evidence suggest that the studied lingulid associations represent autochthonous to parautochthonous assemblages.

Taphonomical data do not provide any conclusive evidence that Palaeozoic lingulid valves had a different taphonomic response to environmental factors than that would be expected for modern lingulids. This suggests that the principles of actuopalaeontology may be applicable for comparing the intrinsic factors involved in

shell preservation. However, more studies on the chemical content of the shell are still necessary to fully understand the role of intrinsic shell characteristics on the formation of these lingulid concentrations.

The environmental conditions of the studied Palaeozoic sea were probably different than the ones that typify modern seas. Most likely, limited water circulation and oxygen-stratification represent the two main differences between Palaeozoic and post-Palaeozoic depositional environments, in which lingulids occur.

High resolution taphonomical analyses, integrated with an actualistic approach regarding lingulid habits and habitats, conclusively demonstrate that the preservation mode described for the Devonian Paraná Basin represents a typical taphofacies. The lingulid valves occurred in proximal settings ranging from the shoreface (lowermost intertidal) to the transitional offshore (shallow subtidal) zones. *In situ*, autochthonous assemblages formed preferentially in the shoreface settings, whereas the transitional offshore deposits contained mostly paraautochthonous associations representing a mixture of complete, disarticulated, and fragmented valves. The Paraná State Devonian sequences B, C, D, E all include lingulid occurrences that can be classified into the proposed taphofacies. In contrast, lingulid patches, are rarely observed in those sequences.

3.9. Acknowledgements

Financial support to this research was provided by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). M.H. acknowledges CNPq for a study grant (process 302666/04–4). E.P.B. acknowledges CNPq for a study grant (process 480427/07–0). Dr. Michal Kowalewski (Virginia Tech) read the manuscript and his comments greatly improved the content and the language. We also thank Dr. Troy Dexter and Dr. Juan C. Cisneros for help with the language. Two anonymous referees are recognized for worthy suggestions and great improvement to the manuscript.

3.10. References

- ACEÑOLAZA, F.; EMIG, C.C.; GUTIÉRREZ-MARCO, J.C. Lingulid shell beds from the Ordovician of Argentina, with notes on other peri-Gondwanan occurrences. In: ALBANESI, G.L., BERESI, M.S., PERALTA, S.H. (Eds.), **Ordovician from the Andes**. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, San Miguel de Tucumán, v. 17, p. 237-244, 2003.
- AGER, D.V. Brachiopod palaeoecology. **Earth-Science Reviews**, *s.l.*, v. 3, p. 157–179, 1967.
- ARCHBOLD, N.W. *Lingula* (Lingulidae, Brachiopoda) from the late Artinskian (Permian), Carnarvon Basin, Western Australia. **Proceedings of the Royal Society of Victoria**, Melbourne, v. 92, p. 183–191, 1981.
- ARCHBOLD, N.W.; CISTERNA, G.A.; STERREN, A.F. Lingulida (Brachiopoda) from the Early Permian of Argentina. **Proceedings of the Royal Society of Victoria**, Melbourne, v. 117, p. 307-317, 2005.
- BERGAMASCHI, S. **Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil**. 1999, 167 pgs. Thesis (Doctorate), São Paulo University, São Paulo, 1999.
- BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E. Caracterização de sequências deposicionais de 3º ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. **Ciência-Técnica-Petróleo**, *s.l.*, v. 20, p. 63-72, 2001.
- BIERNAT, G.; EMIG, C.C. Anatomical distinctions of the Mesozoic lingulide brachiopods. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warszawa, v. 38, n. 1/2, p. 1-20, 1993.
- BOSETTI, E.P. **Paleontologia dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil**. 1989, 119 pgs. Dissertation (Masters) Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1989.
- BOSETTI, E.P. **Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil**. 2004, 137 pgs. Thesis (Doctorate) Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.
- BOSETTI, E.P.; PEYERL, D.; HORODYSKI, R.S.; ZABINI, C. Formação Ponta Grossa: História, Fácies e Fósseis. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA EM ENSINO E HISTÓRIA DE CIÊNCIAS DA TERRA/ III SIMPÓSIO NACIONAL SOBRE ENSINO DE GEOLOGIA NO BRASIL, 2007, Campinas. **Abstracts...** Campinas: 2007, p. 353-360.
- BOUCOT, A.J. Malvinokaffric Devonian marine community distribution and implications for Gondwana. **Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 43 (Suppl.), p. 23-49, 1971.

- BRETSKY, P.W. Evolution of Paleozoic benthic marine invertebrate communities. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 6, p. 45-59, 1969.
- CAMPBELL, J.D. Triassic records of the genus *Lingula* (Brachiopoda: Inarticulata) in New Zealand. **Journal of the Royal Society of New Zealand**, New Zealand, v. 17, p. 9-16, 1987.
- CHERNS, L. The environmental significance of *Lingula* in the Ludlow series of the Welsh Borderland and Wales. **Lethaia**, Oslo, v.12, p. 35-46, 1979.
- EMIG, C.C. Implications de données récentes sur les Lingules actuelles dans les interprétations paléocologiques. **Lethaia**, Oslo. v. 14, p. 151-156, 1981a.
- EMIG, C. C. Observations sur l'écologie de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda, Inarticulata). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, s.l.**, v. 52, p. 47-61, 1981b.
- EMIG, C.C. Importance du sédiment dans la distribution des Lingules. **Lethaia**, Oslo, v. 17, p. 115-123, 1984.
- EMIG, C.C. Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléocologiques. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam. v. 53, p. 245-253, 1986.
- EMIG, C.C. Examples of post-mortality alteration in Recent brachiopod shells and (paleo)ecological consequences. **Marine Biology**, Heidelberg, v. 104, p. 233-238, 1990.
- EMIG, C. C. Ecology of the inarticulated brachiopods. In: R. L. Kaesler. **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Part H - Brachiopoda. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas. 1997, v. 1, p. 473-495.
- EMIG, C.C. Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae. **Carnets de Géologie / Notebooks on Geology - Letter** 2003/01.
- EMIG, C.C. On the history of the names *Lingula*, *anatina*, and on the confusion of the forms assigned them among the Brachiopoda. **Carnets de Géologie / Notebooks on Geology, s.l.**, v. 8, p. 1-13, 2008.
- EMIG, C.C.; GUTIÉRREZ-MARCO, J.C. Signification des niveaux à Lingulidés à la limite Supérieure du grès Armoricaïn (Ordovicien, Arenig, Sud-ouest de L'Europe). **Geobios**, Lyon, v. 30, p. 481-495, 1997.
- FERGUSON, L. The paleoecology of *Lingula squamiformis* Philips during a Scottish Mississippian marine transgression. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio. v. 37, p. 669-681, 1963.
- GHILARDI, R.P. **Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia**

Apucarana), Estado do Paraná, Brasil. 2004, 113 pgs. Thesis (Doctorate), University of São Paulo, São Paulo, 2004.

GOUJET, D.; EMIG, C.C. Des *Lingula* fossiles, indicateurs de modifications de l'environnement dans un gisement du Dévonien inférieur du Spitsberg. **Comptes Rendu de l'Académie des Sciences**, Paris, v. 301, p. 945-948, 1985.

HAMMOND, L. S. Experimental studies of salinity tolerance, burrowing behavior and pedicle regeneration in *Lingula anatina*. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio. v. 57, p. 1311-1316, 1983.

HAVLÍČEK, V.; RÖHLICH, P. Devonian and Carboniferous brachiopods from the Northern flank of the Murzuq Basin (Libya). **Sborník geologických věd Paleontologie**, Praha, v. 28, p. 117-177, 1984.

HILLER, N. Benthic communities and sedimentary facies in the Lower Witteberg Group (Devonian, South Africa). **Annals of the South African Museum**, Cape Town, v. 99, p. 215-230, 1990.

HILLER, N. A modern analogue for the Lower Ordovician *Obolus* conglomerate of Estonia. **Geological Magazine**, Cambridge, v. 130, p. 265-267, 1993.

HOLMER, L.E.; POPOV, L.E.; STRENG, M.; MILLER, J.F. Lower Ordovician (Tremadocian) lingulate brachiopods from the House and Fillmore Formations, Ibex area, western Utah, USA. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio, v. 79, p. 884-906, 2005.

HORI, R.S.; CAMPBELL, H.J. *Lingularia* sp. (Brachiopoda) from Middle Triassic bedded chert in Shikoku, Japan. **Journal of the Geological Society of Japan**, Japan, v. 110, p. 758-764, 2004.

KIDWELL, S.M. The stratigraphy of shell concentrations. In: ALLISON, P.A., BRIGGS, D.E.G. (Eds.) **Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record**. New York: Plenum Press, 1991, p. 211-290.

KIDWELL, S.M.; FÜRSICH, F.T.; AIGNER, T. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. **Palaios**, Tulsa, v. 1, p. 228-238, 1986.

KOWALEWSKI, M. Time-averaging, Overcompleteness, and the Geological Record. **The Journal of Geology**, Chicago, Illinois. v. 104, p. 317-326, 1996a.

KOWALEWSKI, M. Taphonomy of a living fossil: the lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico. **Palaios**, Tulsa, v. 11, p. 244-265, 1996b.

KOWALEWSKI, M.; FLESSA, K. W. A predatory drillhole in *Glottidia palmeri* Dall (Brachiopoda; Lingulidae) from Recent tidal flats of northeastern Baja California, Mexico. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio. v. 68, n. 6, p. 1403-1405, 1994.

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

MERGL, M. Lingulate brachiopods from the Acanthopyge Limestone (Eifelian) of the Barrandian, Czech Republic. **Bulletin of Geosciences**, Prague, v. 83, p. 281-298, 2008.

MERGL, M.; KORDULE, V. New Middle Cambrian lingulate brachiopods from the Skryje-Týřovice area (Central Bohemia, Czech Republic). **Bulletin of Geosciences**, Prague, v. 8, p.11-22, 2008.

MILANI, E.J.; FRANÇA, A.B.; SCHNEIDER, R.L. Bacia do Paraná. **Boletim Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 8, p. 69-82, 1994.

MILANI, E.J.; FACCINI, U.F.; SCHERER, C.M.S.; ARAÚJO, L.M.; CUPERTINO, J.A. Sequences and stratigraphy hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), southern Brazil. **Boletim do Instituto de Geociências/USP**, São Paulo, v. 29, p. 125-173, 1998.

MILANI, E.J.; MELO, J.H.G.; SOUZA, P.A.; FERNANDES, L.A.; FRANÇA, A.B. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 15, p. 265-287, 2007.

NUNES, J.R.S. **Análise tafonômica dos braquiópodes inarticulados (Lingulida) do Membro Jaguariaíva, Formação Ponta Grossa (Devoniano) e suas implicações paleoambientais**. 1999. 60 pgs. BSc honours dissertation, State University of São Paulo, Botucatu, 1999.

PAINE, R.T. Ecology of the brachiopod *Glottidia pyramidata*. **Ecological Monographs**, Ithaca, v. 33, p. 187-213, 1963.

PARSONS, K.M.; BRETT, C.E.; MILLER, K.B. Taphonomy and depositional dynamics of Devonian shell-rich mudstones. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 63, p.109-139, 1988.

PASHIN, J.C.; ETTENSOHN, F.R. Paleogeology and sedimentology of the dysaerobic Bedford fauna (Late Devonian), Ohio and Kentucky (USA). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 91, p. 21-34, 1992.

PETRI, S. Contribuição ao estudo do Devoniano Paranaense. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia**, *s.l.*, n. 129, p. 1-125, 1948.

PETRI, S.; FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil**. São Paulo: EDUSP, 1983.

PICKERILL, R.K.; HARLAND, T.L.; FILLION, D. *In situ* lingulids from deep-water carbonates of the Middle Ordovician Table Head Group of Newfoundland and the Trenton Group of Quebec. **Canadian Journal of Earth Sciences**, Ottawa, v. 21, p. 194-199, 1984.

POPOV, L.E.; EBBESTAD, J.O.R.; MAMBETOV, A.; APAYAROV, F.K.H. A low diversity shallow water lingulid brachiopod-gastropod association from the Upper Ordovician of Kyrgyz Range. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warszawa, v. 52, n. 1, p. 27-40, 2007.

READING, H.G.; COLLINSON, J.D. Clastic coasts. In: READING, H.G. (Ed.), **Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy**. Oxford: Blackwell Science, 1996, p.154-231,

RODRIGUES, S.C.; SIMÕES, M.G.; LEME, J.M. Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 33, n.4, p. 381–390, 2003.

SIMÕES, M. G.; GHILARDI, R. P. Protocolo tafonômico/paleoautoecológico como ferramenta nas análises paleossinecológicas de invertebrados: exemplos de aplicação em concentrações fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 27, n. 2, p. 3-13, 2000.

SIMÕES, M.G.; KOWALEWSKI, M.; TORELLO, F.F.; ANELLI, L.E. Long term time-averaging despite abrupt burial: Paleozoic obrution deposits from epeiric settings of Paraná Basin, Brazil. In: Geological Society of American Annual Meeting, Toronto, 1998a. **Abstracts with Programs**, Toronto: 1998a, p. 384.

SIMÕES, M.G.; TORELLO, F.F.; KOWALEWSKI, M.; KLEIN, C.; MELLO, L.H.C.; GHILARDI, R.P. Are the obrution deposits the most precise and the best resolved beds inevent stratigraphy? Some Paleozoic examples from the Paraná Basin, Brazil. In: XL CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Belo Horizonte, 1998b. **Anais...** Belo Horizonte: 1998b, p. 444.

SIMÕES, M.G.; MELLO, L.H.C.; RODRIGUES, S.C.; LEME, J.M.; MARQUES, A.C. Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 30, p. 757–762, 2000b.

SOARES, S.P. **Sistemática, tafonomia e paleoecologia de Trilobita, Phacopida (Homalonotidae, Calmonidae), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Sub-bacia Apucarana, Estado do Paraná, Brasil**. 2007. 174 pgs. Dissertation (Masters), São Paulo University, São Paulo, 2007.

SPEYER, S.E.; BRETT, C.E. Trilobite taphonomy and middle Devonian taphofacies. **Palaios**, Tulsa, v. 1, p. 312-327, 1986.

SPEYER, S.E.; BRETT, C.E. Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 63, p. 225-262, 1988.

WALKER, R.G.; PLINT, A.G. Wave and storm dominated shallow marine systems. In: WALKER, R.G., JAMES, N.P. (Eds.), **Facies Models: Response to sea level change**. Saint John's: Geological Association of Canada, 1992, pp. 219–238.

ZABINI, C. **Lingulídeos da Sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Região dos Campos Gerais, Brasil: Revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonômica básica**. 2007, 130 pgs., 2 volumes. Dissertation (Masters), Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

ZABINI, C.; BOSETTI, E.P.; HORODYSKI, R.S.; MATSUMURA, W.M.K. Lingulídeos: revisão dos conceitos morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivos, paleo-

ecológicos e a importância do grupo no Devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil. **Terr@Plural**, Ponta Grossa, v. 1, n. 1, p. 123-141, 2007.

ZALÁN, P.V.; WOLFF, S.; CONCEIÇÃO, J.C.; MARQUES, A.; ASTOLFI, M.A.; VIEIRA, I.S.; APPI, V.T.; ZANOTTO, O.A. Bacia do Paraná. In: RAJA GABAGLIA, G.P., MILANI, E.J. (Eds.), **Origem e Evolução das Bacias Sedimentares**. Rio de Janeiro: Petrobras, pp. 135–168, 1990.

ZHANG, Z.; HAN, J.; EMIG, C.C.; SHU, D. Epibiontes on the lingulate brachiopod *Diandongia* from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China. **Proceedings of the Royal Society / Biological Sciences**, *s.l.*, v. 277, n.1679, p. 175-181, 2009.

ZHANG, Z.; SHU, D.; HAN, J.; LIU, J. A gregarious lingulid brachiopod *Longtancunella chengjiangensis* from the Lower Cambrian, South China. **Lethaia**, Oslo, v. 40, p. 11-18, 2007.

ZONNEVELD, J-P.; BEATTY, T.W.; PEMBERTON, S.G. Lingulide brachiopods and the trace fossil *Lingulichnus* from the Triassic of Western Canada: implications for faunal recovery after the end-Permian mass extinction. **Palaios**, Tulsa, v. 22, p. 74-97, 2007.

ZABINI, C. BOSETTI, E.P., HOLZ, M. – Figure captions

Figure 1. Devonian succession (Ponta Grossa and Furnas Formations) of the Paraná Basin, Paraná State, Brazil. Numbers represent the outcrops studied, organized in the table, and their respective GPS data.

Figure 2. Stratigraphic column of Tibagi 1 (0–2 m) and Tibagi 2 (2–25 m) outcrops. All outcrops that show the abundant presence of lingulids have very similar lithologies.

Figure 3. Identification and age of the studied outcrops according to the sequence stratigraphic setting of the Devonian succession of the Paraná Basin in central Paraná State, Brazil (Bergamaschi, 1999), and correlation with Members of the Ponta Grossa Formation.

Figure 4. **A)** Tibagi 2 outcrop, in perspective. **B)** Schematic drawing of the same outcrop, with demarcation of grid squares 1, 2 and 3.

Figure 5. Demarcation of the grid square at Tibagi 2 outcrop (A and B). At this outcrop three grid squares were marked, the figure represents grid square number one (see its location on figure 3). **A)** Demarcation of the grid square before collect. **B)** The grid square after collecting of the fossils. Note that the area within the space demarcated by the lines was combed in the search for fossils. **C)** Representation of the distribution of the fossils found in the field work, within grid square one.

Figure 6. Data charts. **A)** Relative abundance of major taxonomic groups through sampled grid squares (1, 2 and 3) of Tibagi 2 outcrop. n=2001; **B)** Percentages of lingulids in life position, oblique and concordant to the sediment, through sampled grid squares (1, 2 and 3) of Tibagi 2 outcrop. n=1783.

Figure 7. Lingulid oblique to the sediment, showing its anterior part faced up, and the “linguliform” shape of the shell, somehow deformed by the compression of the sediment.

Figure 8. The chronostratigraphic chart of the Paraná Basin, showing the second order depositional sequences (simplified after Milani *et al.* 1994). The rectangle indicates the area studied in this paper.

Figure 9. Specimens showing exceptional shell preservation. A, B, D and F are photographs of concretions containing lingulids at various angles, collected from outcrop km 217 Transbrasiliana. Figures C, E and G correspond to the photographs above and portray the thicknesses of the valves. Figures H, I, J and K represent both axes of shell orientation.

Figure 10. A-K) The twelve "lingulid bearing" outcrops. The column to the left, which is not in scale, shows the relative sea level changes related to the outcrops. All outcrops record very similar environmental conditions, which together with the sedimentary structures and the taphonomical analyzes of the fossils, represent shoreface (lowermost intertidal) to offshore (deeper subtidal) zones.

Figure 11. Distribution of the fossil record of lingulids. The bathymetric profile was constructed based on sedimentological and taphonomical data. **A)** Lingulids preserved in life position; **B)** entire valves preserved in a rosette arrangement; **C)** lingulid valves arranged in bimodal stringers; **D)** the arrows show the presence of ostracodes deposited above the stringer, indicating bioclast deposition, which occurred by the deposition of the heavier elements followed by successively lighter elements; **E)** valve fragments preserved in a stringer.

Figure 12. Distribution of lingulid patches and fragments. The frame shows the reworking of the bioclastic material and the processes that generated the fossil record of the group. **A)** Reworking of bioclasts above the average storm wave base and lingulid distribution along the shoreface and transitional offshore. **B)** The storm event removed entire or fragmented valves and suspended the bioclasts; it removed the bioclastic materials that were in the sediment-water interface or in the first levels of the sediments from the inferior shoreface until reaching average storm-wave base. **C)** After the storm, the bioclasts were deposited at the sea bottom. Note that some lingulids that are still in life position can be preserved as such. Some currents can select and throw valves (entire and fragmented) to the distal portion of the transitional offshore.

Plate 1. Samples showing lingulid valves in rosette and stringer arrangements. **A)** A typical rosette arrangement (sample MPI 2647); **B–F)** variations of the rosette shape; photos are from MPI 2630, 2637, 2628, 2643 and 2628 samples, respectively. **G–H)** Stringer arrangements; **G)** a bimodal stringer arrangement and, on the right side, a rosette arrangement (sample MPI 2631); **H)** two almost parallel stringer arrangements of valve fragments (sample MPI 2623).

FIGURE 1

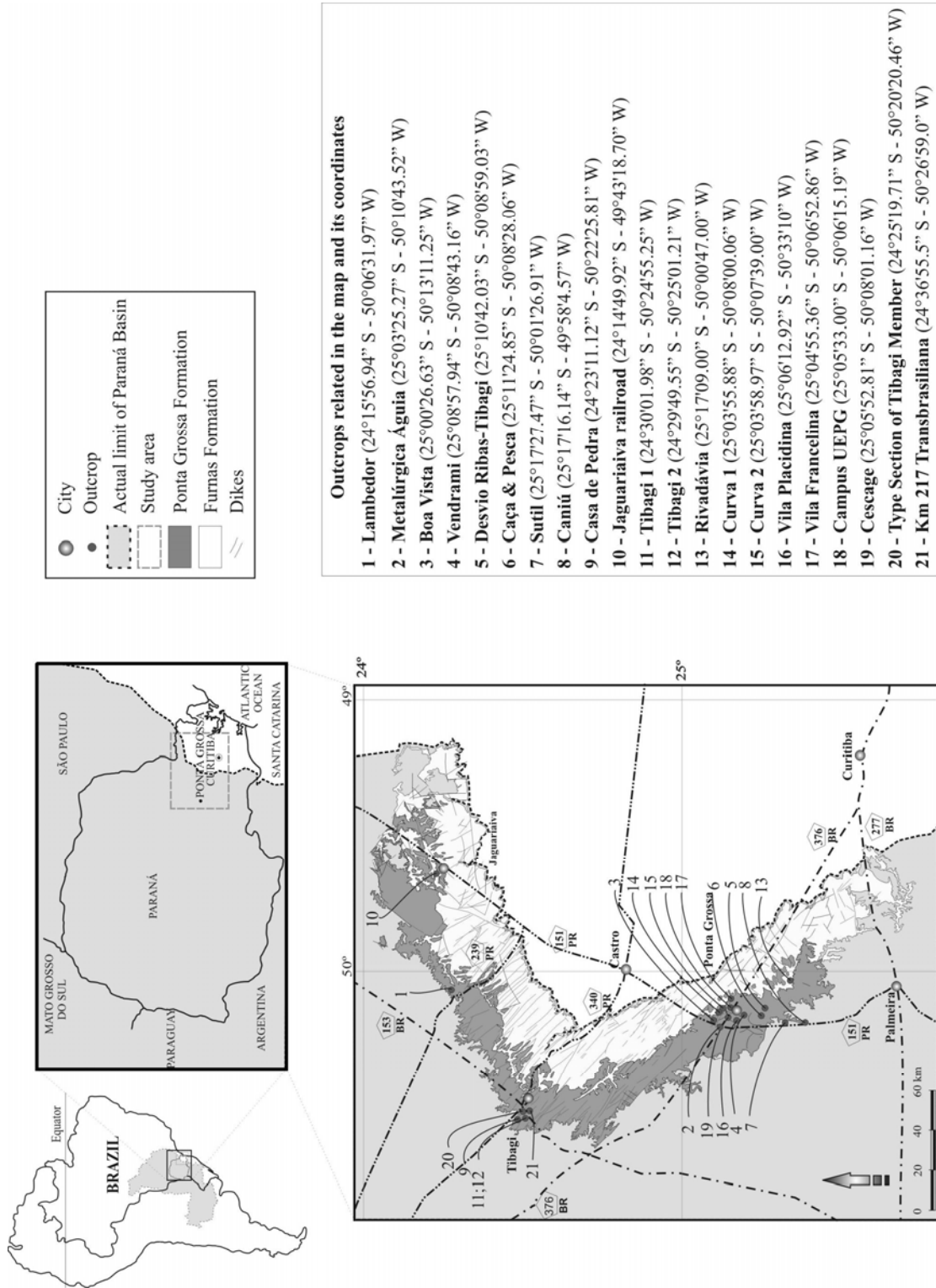


FIGURE 2

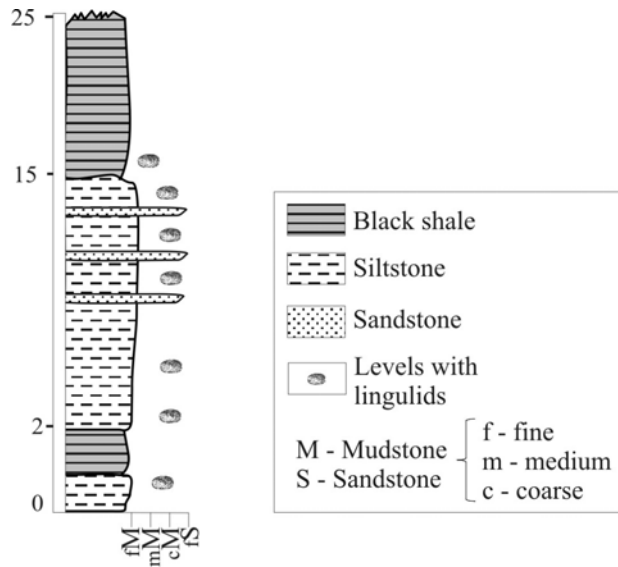


FIGURE 3

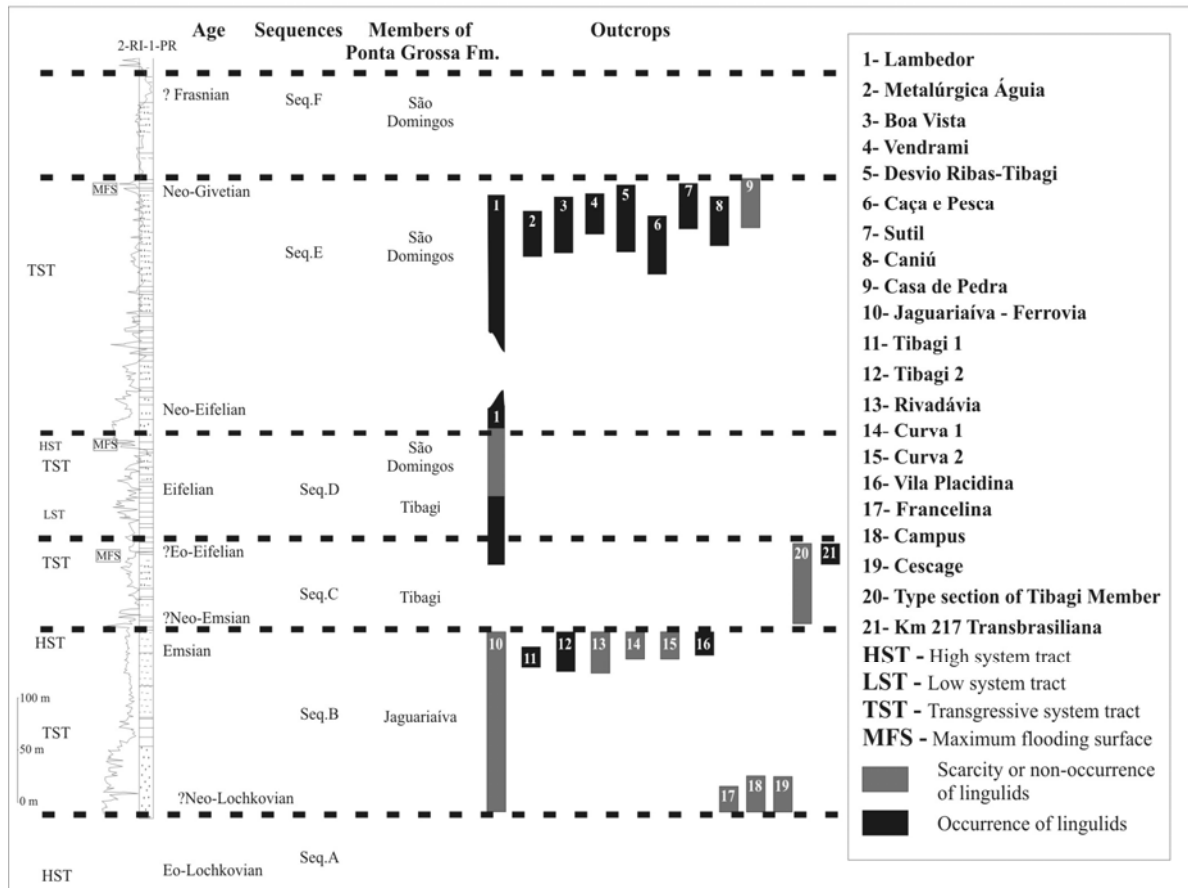


FIGURE 4

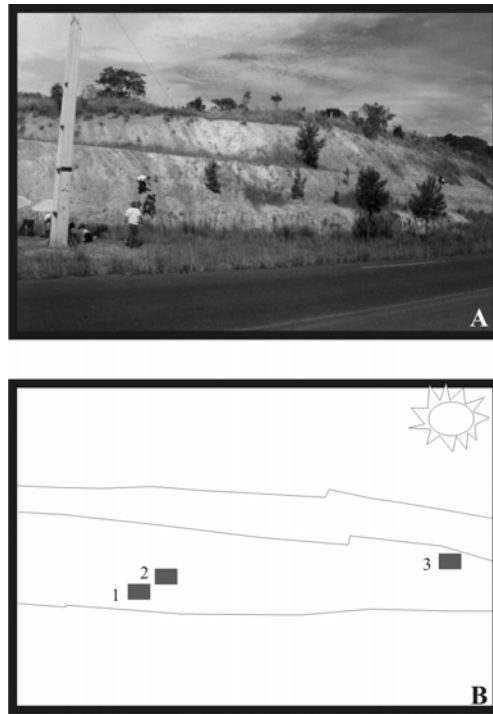


FIGURE 5

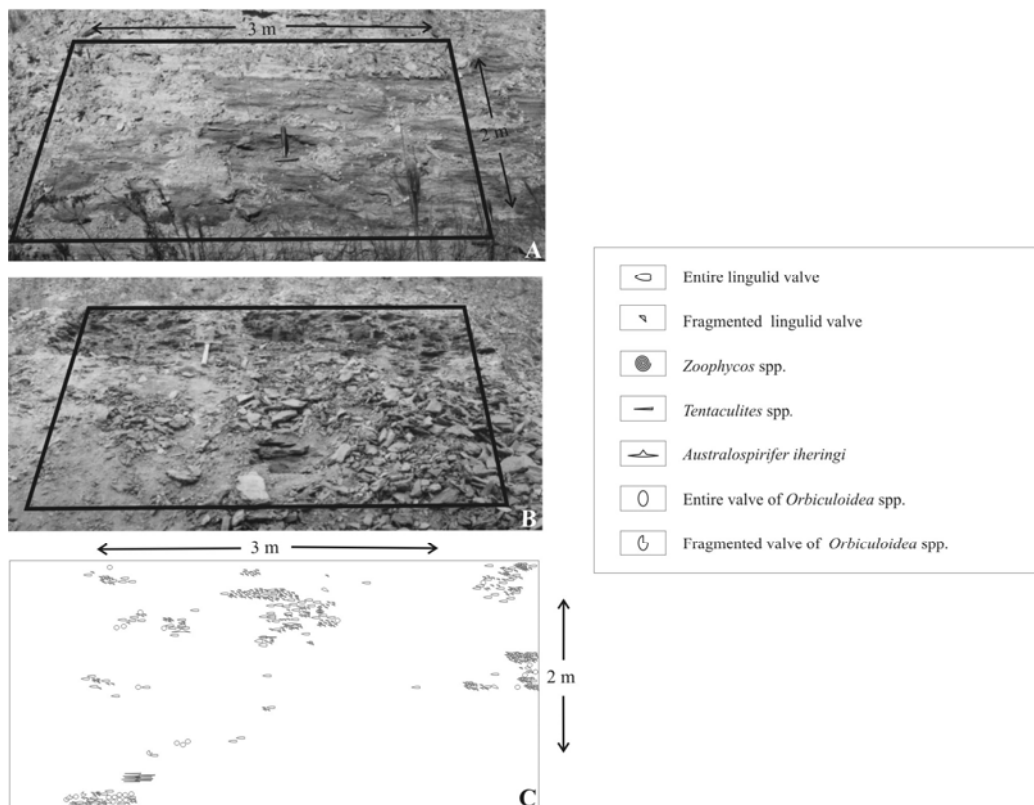


FIGURE 6 a

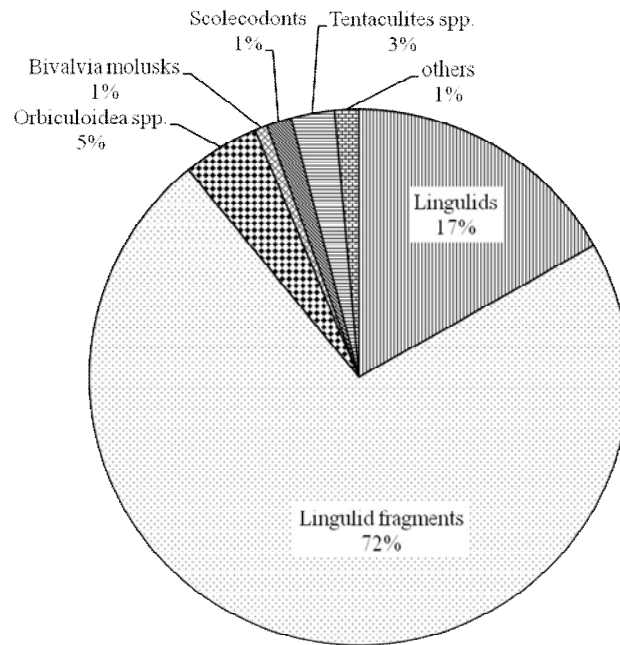


FIGURE 6 b

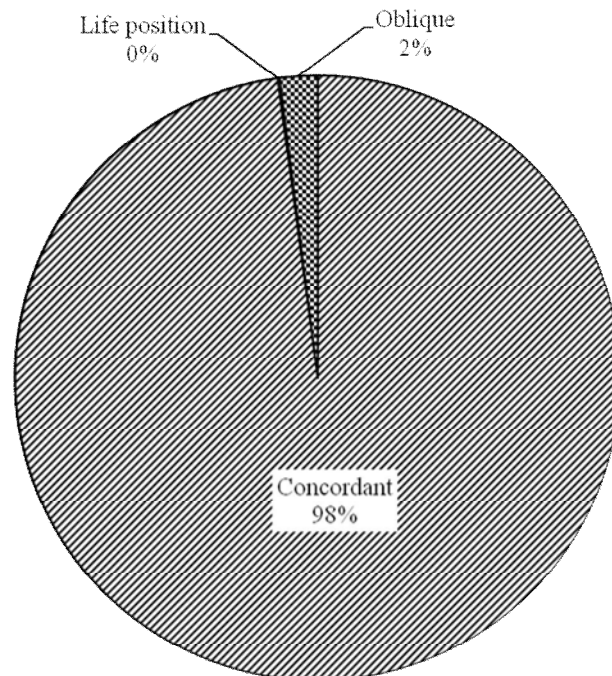


FIGURE 7

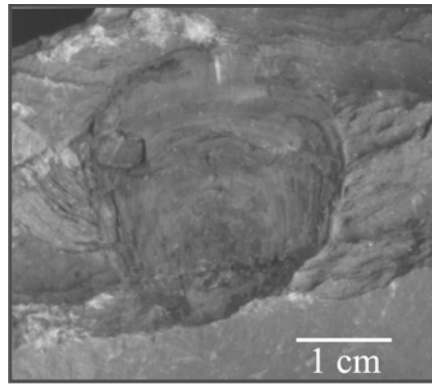


FIGURE 8

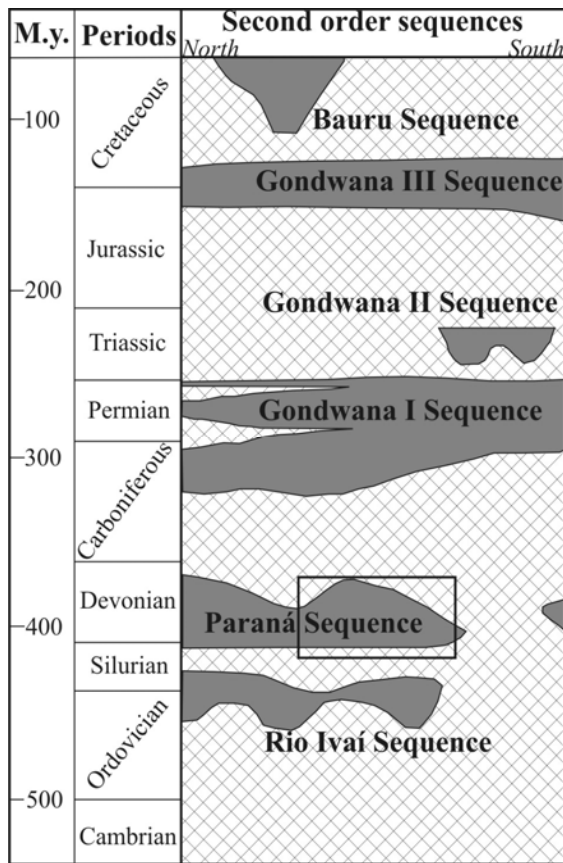


FIGURE 9

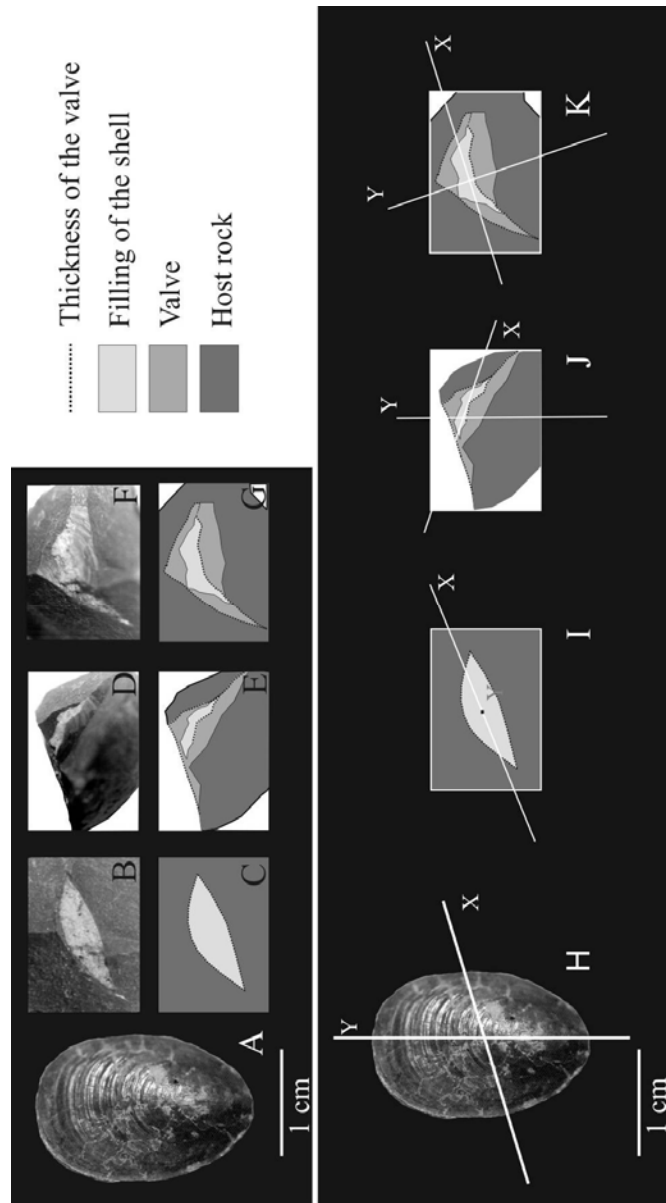


FIGURE 10

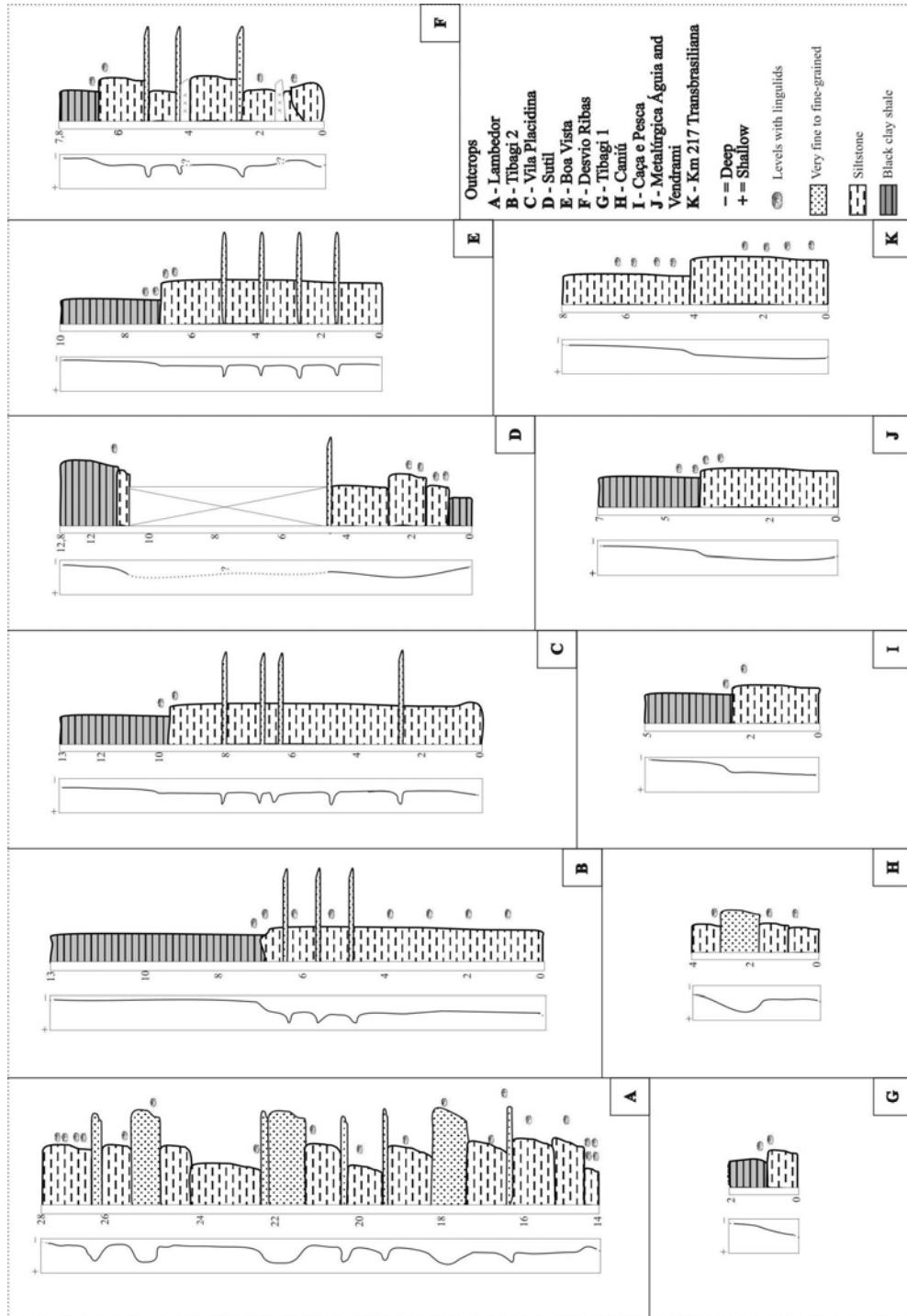


FIGURE 11

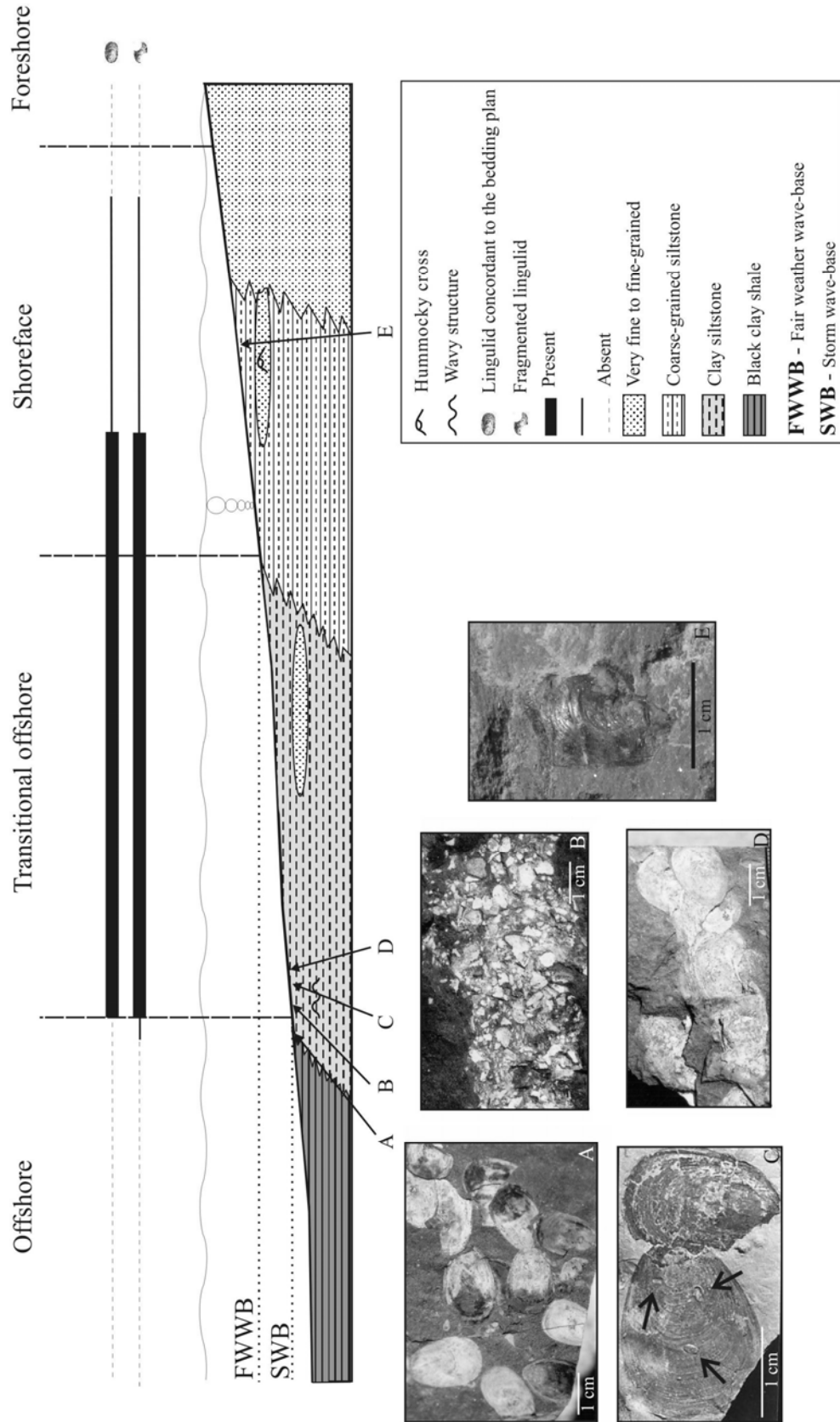


FIGURE 12

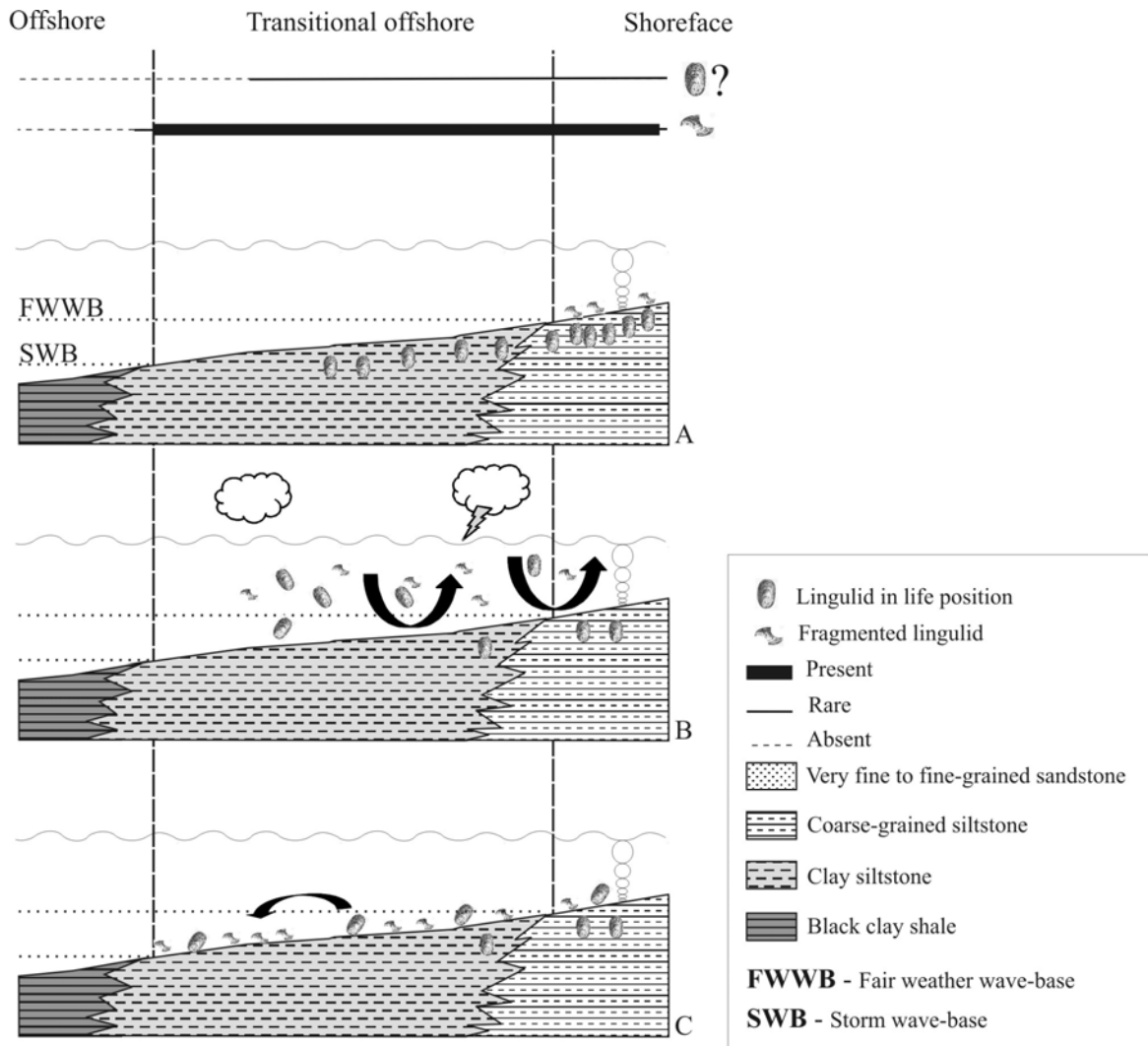
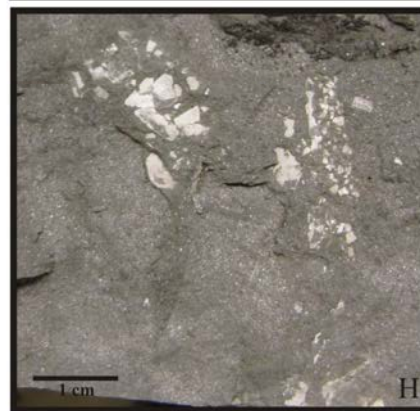
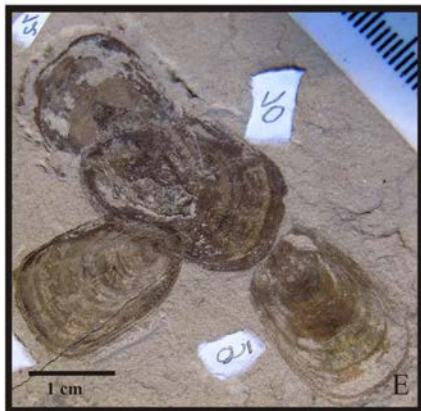
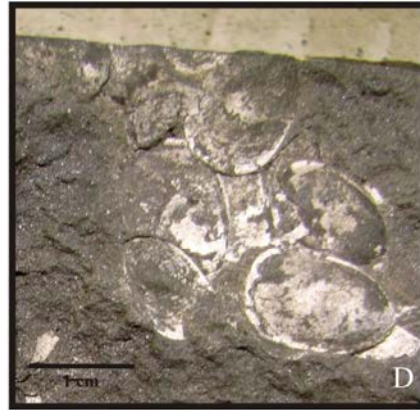
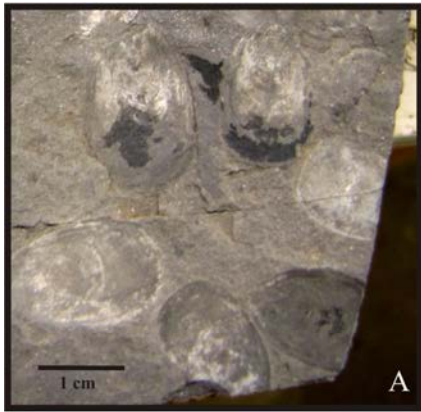


PLATE 1



CAPÍTULO 4

Artigo intitulado: *Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: a Devonian example of the Paraná Basin, Brazil*, submetido ao *Journal of South American Earth Sciences*, vide Anexo 6.

4. CAPÍTULO 4. Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: a Devonian example of the Paraná Basin, Brazil

Carolina Zabini^{1*}, Michael Holz², Elvio Pinto Bosetti³, Willian Mikio Kurita Matsumura⁴, Rodrigo Scalise Horodyski¹

¹PhD Candidate, Geosciences Institute, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), 9500, Bento Gonçalves Av., Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil;²Geosciences Institute, Universidade Federal da Bahia (UFBA) Campus Universitário de Ondina s/n, Rua Barão de Jeremoabo, Salvador, BA (40170-115), Brazil.³Geosciences Department, Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), 164, Otaviano Macedo Ribas St., Ponta Grossa, PR 84070-540, Brazil; ⁴Master, Center for Biological and Health Sciences, Universidade Positivo (UP), 5300, Prof. Pedro Viriato Parigot de Souza St., Curitiba, PR 81280-330.

* Corresponding author. Tel.: +55 42 3227 3456; fax: +55 51 3308 6332

E-mail address: cazabini@gmail.com

ABSTRACT

The latest Praguian to the early Eifelian succession of the Devonian of the eastern border of the Paraná Basin (Brazil) is approached integrating taphonomy and sequence stratigraphy, providing new insights to the analysis of intracratonic siliciclastic Paleozoic seas. The high resolution study of six outcrops revealed a mud-prone succession, composed predominantly of distal tempestites, with minor preservation of foreshore/shoreface depositional systems, and permitted the acquisition of sensible fossil and sedimentary data in relation to environments within the general depositional tendencies of the lowstand (LST), transgressive (TST) and highstand (HST) systems tracts of the succession. Taphonomic signatures and biofabrics of the fossils (their occurrences and diversities) showed correlation with the general principles of sequence stratigraphy, and seem to be controlled by the system tracts where they were preserved. The LST has fragmented fossils preserved that indicate proximity to the shoreline; also, can preserve fossils that live in the foreshore/ shoreface zone by proximal obrution events. The TST records an epoch of high faunal diversity, low rates of sedimentation,

with occurrence of obrution deposits in its middle part. Concretions with phosphatic animals can be preserved at the maximum transgressive surface, where the carbonatic shells are preferentially dissolved. Stringers and rosette orientations below storm wave base are explained by flow lifting of distal muddy turbidity currents. The HST presents lower faunal diversity, with abundance of fragmented valves; sedimentation rates are moderated. Specific lingulid taphofacies displayed a very good correlation with the environmental conditions in each depositional environment. The lingulid taphofacies could be used as a more sensible tool in order to analyze environmental conditions in ancient seas.

Key-words: Marine invertebrates, Devonian, taphonomy, sequence stratigraphy, Paraná Basin.

4.1. Introduction

The silurian-devonian succession (Pridolian-Frasnian) that outcrops in the center-east region of the Paraná State (Brazil) is composed of marine siliciclastic deposits. The presumed climate was cold, once this region was localized at about 70 to 80° of paleolatitude at the deposition time (COOPER, 1977; CUNHA, 2005; ISAACSON; SABLOCK, 1990; ROBARDET, 2003; SCOTESE; MCKERROW, 1990). In a modern approach the record of this basin is interpreted as dominantly episodic, where only major depositional events are preserved. These events are characterized by shallow, shoreface deposits, and also by deeper waters, offshore deposits (transitional offshore and offshore deposits)(ZABINI *et al.*, 2010). The Devonian paleofauna is composed of marine invertebrates of the Malvinokaffric Realm (*sensu*: BOSETTI, 2004; BOSETTI *et al.* 2010).

The present paper targets on the stratigraphic controls, taphonomic signatures and biofabric of that fauna, presenting an integration of taphonomic studies with the third-order stratigraphic framework of Devonian succession in the eastern border of the Paraná Basin, southern Brazil.

The fossil distribution, its taphonomic signatures, and its taxonomic diversity were associated with the depositional environments in to which they were preserved. Attention is given to lingulid taphofacies, in the sense that they allow

environmental sensitiveness and can be used to interpret the environmental conditions by their unique life habit, shell composition and abundance within this Devonian succession.

4.2. Material and Methods

4.2.1. Acquisition of the Material

The paleontological material was collected from six outcrops (numbered 1 to 6) that are localized at the PR-340 (from Tibagi city towards Telêmaco Borba city) (FIG. 1). Tibagi is situated 222 km N-NW from Curitiba, capital of the Paraná State, Brazil. The fossil material is deposited in the Stratigraphy and Paleontology Lab of the Geosciences Department (DEGEO), Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG); they are labeled as DEGEO/MPI-1500 to 1501, DEGEO/MPI-0275 to 0599, DEGEO/MPI-1839 to 1902, DEGEO/MPI-2535 to 2659, DEGEO/MPI-3198 to 4147, DEGEO/MPI-4439 to 4450 e DEGEO/MPI-4553 to 4555. Species were classified accordingly to Clarke (1913).

Data acquisition in the field was organized following a standard collection protocol established to assure standardized and statistically comparable collections, as adopted by several workers (*e.g.* BOSETTI, 2004; GHILARDI, 2004; SIMÕES; GHILARDI, 2000; ZABINI, 2007; ZABINI *et al.* 2010). The method consists in the demarcation of grid squares and field sheets, for the acquisition of high resolution data. Basically the methodology is to set a square in the outcrop, with three meters wide and two meters high. This grid is used to materialize an x-y reference system to collect the fossils. Each fossil found is cataloged according to its position on the grid, and its taphonomic characteristics (degree of disarticulation, position relative to the bedding plane, etc.); then the data is entered into a digital spreadsheet.

4.3. Geological settings

The Paraná Basin is a huge intracratonic basin on the South-American platform, located in southernmost Brazil and north/northwestern Uruguay, parts of Paraguay and Argentina (FIG. 2A). The basin covers an area of about 1,700,000 km²,

has actually a NE-SW elongated shape, and is approximately 1,750 km long and 900 km wide. The sedimentary fill of the basin was conditioned by tectonic-eustatic cycles linked to the evolution of the Occidental Gondwana during the Palaeozoic and Mesozoic eras.

The prevalence of eustatic-tectonic cycles, which controlled sedimentation in Paraná Basin, has generated a stratigraphic record that is marked by numerous interruptions caused by erosion and non-deposition. Milani *et al.* (1994, 2007) considered the fill of the basin is constituted of six second order depositional sequences, ranging in age from Late Ordovician to Late Cretaceous (FIG. 2B). The stratigraphic interval studied herein corresponds to the second sequence of Milani *et al.* (2007), named as “Paraná Supersequence”, a second-order sequence ranging from the Early to Late Devonian. Based on sequence stratigraphy concepts, Bergamaschi (1999) and Bergamaschi and Pereira (2001) proposed a third-order subdivision for the silurian-devonian succession of the Paraná Basin, dividing six sequences labeled sequences A to F.

The stratigraphic and taphonomic study reported in the present paper is based on a 80 meter thick section overlying the A sequence of Bergamaschi and Pereira (2001)(FIG. 2).

4.4. Results

4.4.1. Facies and depositional systems

The studied succession is formed mainly of dark-colored mudstones and fine-grained sandstones, with minor portions of medium-grained, and pebbly sandstone, grouped into four main lithofacies. Description and interpretation of these facies are given in Table 1.

The lateral association and vertical succession of these lithofacies as interpreted from outcrop studies led to the identification of four depositional systems, indicative of a paralic to open marine environmental setting. Figure 3 depicts a summary of sedimentary textures and structures of this depositional gradient, while Table 2 summarizes the characteristics of the systems and shows some examples.

The most proximal depositional system in the studied area is represented by lithofacies S-m (massive or incipiently laminated medium-grained sandstones). The sedimentary structure is mostly obliterated, but when visible, resembles horizontal lamination (swash?) and sometimes trough cross bedding, which are interpreted as indicative of a foreshore and upper shoreface depositional setting. Swaley cross bedding and wavy ripple lamination typically associated to the middle shoreface environment has not been conclusively identified.

This shallow-water depositional system is spatially associated with a lower shoreface system (or transitional offshore system, as called by some authors), formed by a facies association composed of fine-grained sandstones with hummocky (HCS) bedding (lithofacies S-hcs) and by sandy mudstones sometimes forming graded beds (lithofacies MS). The S-hcs facies is indicative of oscillatory flows, with deposition between storm (SWB) and fair weather wave base (FWWB) and represent the more proximal part of the shoreface-offshore transition. The MS facies, sometimes forming graded beds, represents the more distal part of the shoreface-offshore transition and was originated by the settling of suspended sediments, deposition close or below FWWB, emplaced by sand-mud and muddy turbidity currents. The typical offshore depositional system is formed by dark mudstones (M lithofacies), representing settling of suspended sediments (hemipelagic sedimentation) in a depositional environment below SWB, with contribution of muddy turbidity currents, indicated by the incipient graded beds associated with the massive mudstones.

4.4.2. Sequence stratigraphy

Due to the limitation of the stratigraphic data set (only composite profile, no boreholes, and no seismic data) we have chosen to divide the studied succession into the basic three-fold scheme of systems tract as depicts the sequence stratigraphy classic model (*i.e.* POSAMENTIER; VAIL, 1988). No other stratigraphic elements (such as the falling stage systems tract and its limiting surfaces) were added. The nomenclature of the stratigraphic surfaces, however, follows the modern tendencies (*e.g.* CATUNEANU *et al.* 2009, 2010). Insofar, the surface that separates the lowstand (LST) and the transgressive systems tracts (TST) is labeled the “maximum regressive surface” (MRS) instead of the previous designation “transgressive surface”. The surface

separating the transgressive (TST) and the highstand systems tracts (HST) is labeled “maximum transgressive surface” (MTS).

In order to recognize sequence boundaries and geometric systems tracts within the studied succession, two criteria were used:

- contacts between facies indicative of deep-water and shallow water settings, recording a base-level fall and a conceptual sequence boundary (*i.e.*, a unconformity or its correlative conformity);

- vertical variations of facies in order to detect retrogradational and progradational stacking patterns;

Based upon these criteria and following/modifying the label scheme of Bergamaschi and Pereira (2001) the following third-order sequences have been recognized (FIG. 4).

Sequence A – represented by the topmost Furnas sandstone (a shallow marine to fluvial sandstone which underlies the studied succession in the entire study area); not detailed in the present paper because no fossils have been encountered in the top of that sequence.

Sequence B – a foreshore/upper shoreface sandstone body marks the LST of this sequence, followed by a retrogradational stacking pattern (TST) culminating with a several meters thick muddy section where the MTS of the sequence is marked. This stratigraphic level shows centimeter-large mudstone concretions. The highstand systems tract (HST) is marked by regressive sedimentation marking a slight progradational pattern.

Sequence B1 – its base is marked by a shoreface sandstone sharply overlying a lower shoreface to offshore sediments, indicating a base level drop which is interpreted as a third order sequence boundary. No lowstand deposits are mapped in that sequence, only retrogradational to progradational patterns can be recognized; these are separated by a muddy section where the MTS is marked.

Sequence B2 – the base is again marked by a shoreface sandstone sharply overlying a lower shoreface to offshore sediments, indicating a base level drop followed by shoreface progradation, interpreted as a LST. A MRS separates that system tract from a TST characterized by fine sandstones and mudstones from the shoreface-offshore transition. The MTS as well as the HST are not present because the TST of sequence B2 is truncated by the boundary of the next sequence.

Sequence C – only the base of this sequence is present in the study area. The base is marked by a foreshore/upper shoreface sandstone, interpreted as the LST of this sequence, followed by a few meter thick section with retrogradational stacking pattern, marking the initial TST of that sequence. The MTS as well as the HST are not mapped because the end of the profile.

Based upon biostratigraphic data, mostly acritarchs, chitinozoan and miospores (*e.g.* GRAHN *et al.* 2000, 2010), the base of the studied succession has a latest Praguian age (~ 407 m.y), while the top, marked by the lowermost portion of sequence C, and has an Early Eifelian age (~ 395 m.y.). Insofar, the rocks of the eighty meters of the composite profile record a time span of approximately 8 m.y, and each of the analyzed sequences (B, B1, B2) has an average duration of 2.8 million years, a duration compatible with third-order cycles as recorded by several authors (*e.g.* CATUNEANU, 2006; VAIL *et al.* 1991)

4.4.3. Taphofacies

Taphofacies are based on the orientation and disposition of shell material within the stratigraphic horizon and on distinct suites of taphonomic signatures, which are imprinted on shell material as a result of physical, chemical and biological processes. The processes controlling these various attributes are potentially unique to and, thus, characteristic of, a particular environment (BRETT; BAIRD, 1986; CALLENDER *et al.* 1992; MELDAHL; FLESSA, 1990).

The faunal diversity of this Devonian epeiric sea is considered low (BOSETTI *et al.* 2010; MELO, 1985), in the sense that few species occur in the same beds, and in great numbers; nevertheless, these fossils do not necessarily share their life position, habits, shell composition, and shape. For this reason it would be too demanding to distinguish distinct and complex taphofacies encompassing all types of bioclasts without making it too difficult to comprehend; it is known that each bioclast will respond differently to the same environmental conditions (MELDAHL; FLESSA, 1990; SPEYER; BRETT, 1986). Although such complex taphofacies are not impossible to be established, we here suggest that the detailed description of one type of bioclast in particular can represent specific environments without compromising the general

evolution model of the preserved events. In fact, lingulid taphofacies, in this case, represent extremely well the environmental conditions.

Another related aspect is the almost completely absence of corrosion, abrasion, and bioerosion in the studied fossils. Until now, only a small number of fossils have demonstrated to be bioeroded (CLARKE, 1913, 1921; ZABINI *et al.*, 2007). No abrasion and corrosion have been related to these fossils until the present moment.

As can be noted from the described taphocoenosis (Table 3), lingulids occurred in almost every outcrop analyzed, and, generally, in reasonable numbers (at least 30 per grid square). Their abundance contributes to the visualization of a great variety of occurrence modes suggesting several environmental aspects. Two main lingulid taphofacies can be described:

TF1 – Lingulids concordant to the bedding plane; disarticulated valves, complete or fragmented; shells chaotically distributed or arranged as stringers or rosettes.

This taphofacies was already described in Zabini *et al.* (2010). It can occur from the shoreface to the distal transitional offshore settings, associated with minor numbers of lingulids in life position. The degree of fragmentation increases within the increase of depth (being higher in the distal part of the transitional offshore). Stringers and rosette oriented valves can occur below the SWB, but most commonly at the distal part of the transitional offshore, and at the offshore.

TF2 – life positioned lingulids; articulated and with complete valves; can be associated with their traces (ichnofossils produced by lingulids).

This taphofacies can be subdivided in two categories, as follows:

TF2a – lingulids fossilized as impressions or molds. These lingulids in life position occur from the proximal shoreface to the transitional offshore. There is a preference for the shoreface settings.

TF2b – lingulids fossilized in concretions, with their three dimensions preserved. This type of fossilization probably represents the preservation at the MTS. The lack of sedimentation in this phase influences the eodiagenesis and lead to the formation of concretions and the preferential dissolution of calcitic shells. This taphofacies occurs below the SWB, for this reason, muddy turbidity currents are thought as the main events that preserved these fossils.

Accordingly to Holz and Simões (2004) the fossil record of the TST tends to follow this order (SIMÕES *et al.*, 2000; 2001): *a*) megafossils are more

common and more volumetrically important at the base and the inferior medium part of the tract; *b*) to the top, the megafossils became scarce; *c*) at the top, in the sediments that form the MTS, the megafossils should be almost completely absent, occurring only in the condensed section, in the form of inarticulated brachiopods, preserved in concretions; and *d*) obrution deposits with infaunal or epifaunal benthonic, suspensivore, macroinvertebrates, preserved in life position are notably common at the medium portion of the TST.

4.5. Discussion: Integration between stratigraphic framework and the taphonomic signatures

Four sequences were recognized in an 80 m profile. Within these sequences Lowstand, Transgressive and Highstand systems tracts were preserved, as well as the MRS and the MTS. The faunal diversity and taphonomic signatures of the fossils are a result of the environmental conditions during the time of deposition.

Although we have depicted only lingulid taphofacies, it is clear that the fossil diversity found in each outcrop also resembles the conditions of each depositional environment and its stratigraphic position. Yet, the study of lingulid taphofacies demonstrated a great relation within the sequence stratigraphic framework, and can be used as a tool to interpret different environmental conditions. Lingulids are one of the the best fossils to describe taphonomic conditions (EMIG, 1986; KOWALEWSKI, 1996). Their abundance and their intrinsic properties (such as organo-phosphatic carapace, bivalved shell, infaunal life habit) are probably the best to imprint environmental variations, at least in siliciclastic seas.

Hereafter there is the summed-up integration of sequence stratigraphy and the taphonomic signatures (FIG. 5):

- **Lowstand System Tract**

This system tract is characterized by low accommodation rates, and shallowing water. There is proximity to the shoreline, and a stacking progradational pattern.

The LST has an unusual fossil record, with lingulids preserved in life position; the progradational stacking pattern usually implies in reworking of the sediments deposited in proximal environments. Nevertheless, the LST is composed by

fine to medium-grained massive sandstones, with *in situ* lingulids and followed by mudstones with HCS, plants and conulariids both fragmented. These fossils represent the proximity to the shore, and their fragmentation represents the high energy of this environment. The mudstones probably denote the event that preserved the *in situ* lingulids.

- **Transgressive System Tract**

This system tract is characterized by increasing accommodation rates and increasing water depths. The shoreline is transgressive and the stacking pattern is retrogradational.

At the base of the TST, lingulids are mostly represented as disarticulated and fragmented valves; this signature reflects the relatively high energy occurring during the transition between the LST (proximity of shoreline) and the increase of the coastal encroachment during the TST.

At the middle of the TST, a variety of fossils occur, and lingulids are present in life position, and concordant to the bedding plane. The high diversity found is a reflection of the low energy and of the stability of the environment. *Lingulichnus inclinatus* (*sensu*: ZONNEVELD *et al.*, 2007) could also be recognized, demonstrating some events of higher sedimentation rates (ZABINI; BOSETTI, 2010). The presence of some reworked bioclasts and the occurrence of lingulid shells oriented in rosette and stringers represent the presence of bottom currents.

- **Maximum Transgressive Surface**

The MTS is formed during a time of maximum transgression, and it represents a change from retrogradational to progradational stacking patterns.

At the MTS, lingulids in life position are preserved in concretions; the preservation of thin sediment layer during long timespans allows some diagenetic reactions to occur. In this case, phosphatized-lingulid bioclasts were preserved, and other calcitic or carbonated bioclasts were selectively destroyed. Rosette and stringers oriented shells are also found in this environment.

The eventual occurrence of shells in stringers and rosettes below the SWB raises two questions: (1) the origin of currents capable of reorient fossils in a low energy environment, and (2) the strengths of this current in order to align 1 to 2 cm sized shells. The first aspect can be tentatively solved by the sedimentological process involved: the muddy transitional offshore facies is probably linked with the storm-

triggered, distal muddy turbidity currents (as interpreted from the graded beds, discussed before). The incoming turbidity current can carry mostly mud and fine-grained sand (the only sand texture available in the studied system). While leaving the sandy portion behind and beginning to deposit the muddy portion, the currents may have become more buoyant, and ascended as plumes in a process known as sediment flow lifting, when parts of turbidity current lift up from the substratum on which it flows due to buoyancy reversal. The process has been initially described by Stow and Wetzel (1990) and Sparks *et al.* (1993) as an explanation for the deposition of distal graded-mud facies (hemiturbidites). During the lifting phase, the turbidity flow gradually decreases velocity and stops. It is possible that during that phase, these currents had strength enough to align the bioclasts on the sea floor, while most of the mud was lifted and deposited days or weeks later, covering the aligned bioclasts with hemipelagic mud. Insofar, the location of that signature must be marking the approximate zone of lifting, *i.e.*, the zone where current began to suspend the mud in the column while orienting the shell clusters at the bottom.

The second problem concerns the strengths of the muddy turbidite current to align 1 to 2 cm sized shells. Lingulids and gastropods can have low body density after death because of putrefaction; disarticulated lingulid valves are also extremely light, so the weight would be no problem for these currents to align these bioclasts.

- **Highstand System Tract**

It is characterized by decreasing accommodation rates and a regressive shoreline. The stacking pattern is aggradational to increasingly progradational.

The beginning of the HST has similar environmental conditions to the base of the TST (*i.e.* base level is still raising), although they represent inverse conditions: in the HST there is the gradual decrease of the accommodation space. The fossil diversity is lower in the HST when compared to the base of the TST. This is attested by reworking of bottom sediments and of the bioclasts. Lingulids appear as extremely fragmented valves; this is explained by the relatively high energy environment with moderate sedimentation rates, capable of fragmenting lingulid fragile valves, but also capable of preserving complete and articulated carpod echinoderms.

Table 4 summarizes the main taphonomic characteristics of each system tract.

4.6. Conclusions

Taphonomic signatures and biofabrics of the fossils show a good correlation with the general principles of the sequence stratigraphy; their occurrences and diversities seem to be controlled by the system tracts where they were preserved. These aspects now improve the model proposed by Holz and Simões (2004) in the sense that expands the knowledge of the events associated with the bioclast aspects not only on TST, but also in HST and LST.

The detailed and high resolution study of the six outcrops revealed sensible data in relation to depositional environments within the general tendencies of the systems tracts. Despite of being a succession dominated by mud, composed predominantly of distal tempestites, the Devonian succession also has preserved foreshore/shoreface environments with *in situ* bioclasts; these were preserved by proximal muddy turbidity currents.

The lingulid taphofacies display a very good correlation with the environmental conditions in each depositional environment, and can be used as a more sensible tool in order to analyze environmental conditions in Paleozoic epeiric seas. Nevertheless the interpretation of the complete paleo-scenario, with the use of the all megafossils should not be disregarded, once it improves the comprehension of the ancient environmental conditions. Not only taphonomic factors, but also intrinsic ones (*e.g.* chemical composition of the shell, life habit among others) can govern the distribution of the bioclasts on the fossil record. The fossil distribution along the succession varied by the elapsed time and/or by the depositional environments that were preserved. This variation is attributed to the own environmental preferences of each taxa.

With the results here obtained, the model proposed by Holz and Simões (2004) is enhanced, as follows: the HST presents lower faunal diversity, with abundance of fragmented valves; sedimentation rates are moderated; the LST has fragmented fossils preserved that indicate proximity to the shoreline; also, can preserve fossils that live in the foreshore/ shoreface zone by proximal obrution events. And the TST is described as a moment of high faunal diversity, low rates of sedimentation, with occurrence of obrution deposits in its middle part; concretions with phosphatic animals can be preserved at the MTS, where the carbonatic shells are preferentially dissolved.

Stringers and rosette orientations below SWB are explained by flow lifting of distal muddy turbidity currents.

4.7. Acknowledgments

C.Z. thanks to Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for study grant (process number 110047/2007-2), and to Dr. Cristina Bertoni-Machado for the suggestions that enriched the first drafts of the manuscript. R.S.H. thanks to CAPES for study grant. M.H acknowledges CNPq for personal research grant (300866/2008-9).

4.8. References

BERGAMASCHI, S. **Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil.** 1999, 167 pgs. Thesis (Doctorate), São Paulo University, São Paulo, 1999.

BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E. Caracterização de sequências deposicionais de 3º ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. **Ciência-Técnica-Petróleo**, *s.l.*, v. 20, p. 63-72, 2001.

BOSETTI, E.P. **Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil.** 2004, 137 pgs. Thesis (Doctorate) Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.

BOSETTI, E.P.; GRAHN, Y.; HORODYSKI, R.S.; MENDLOWICZ MAULLER, P.; BREUER, P.; ZABINI, C. An earliest Givetian “Lilliput effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, DOI: 10.1007/s12542-010-0075-8. 2010.

BRETT, C.E.; BAIRD, G.C. Comparative taphonomy: a key for paleoenvironmental reconstruction. **Palaios**, Tulsa, v.1, p. 207-227, 1986.

CALLENDER, W.R.; POWELL, E.N.; STAFF, G.M.; DAVIES, D.J. Distinguishing autochthony, parautochthony and allochthony using tafophacies analysis: can cold seep assemblages be discriminated from assemblages of the nearshore and continental shelf? **Palaios**, Tulsa, v. 7, p. 409-421, 1992.

CATUNEANU, O. **Principles of sequence stratigraphy.** Amsterdam: Elsevier, 2006.

CATUNEANU, O.; ABREU, V.; BHATTACHARYA, J.P.; BLUM, M.D.; DALRYMPLE, R.W.; ERIKSSON, P.G.; FIELDING, C.R.; FISHER, W.L.; GALLOWAY, W.E.; GIBLING, M.R.; GILES, K.A.; HOLBROOK, J.M.; JORDAN, R.; KENDALL, C.G.S.T.C.; MACURDA, B.; MARTINSEN, O.J.; MIALL A.D.;

NEAL, J.E.; NUMMEDAL, D.; POMAR L.; POSAMENTIER, H.W.; PRATT B.R.; SARG J.F.; SHANLEY, K.W.; STEEL, R.J.; STRASSER, A.; TUCKER, M.E.; WINKER, C. Towards the standardization of sequence stratigraphy. **Earth-Science Review**, *s.l.*, v. 92, p. 1-33, 2009.

CATUNEANU, O.; BHATTACHARYA, J.P.; BLUM, M.D.; DALRYMPLE, R.W.; ERIKSSON, P.G.; FIELDING, C.R.; FISHER, W.L.; GALLOWAY, W.E.; GIANOLLA, P.; GIBLING, M.R.; GILES, K.A.; HOLBROOK, J.M.; JORDAN, R.; KENDALL, C.G.ST.C.; MACURDA, B.; MARTINSEN, O.J.; MIALL A.D.; NUMMEDAL, D.; POSAMENTIER, H.W.; PRATT B.R.; SHANLEY, K.W.; STEEL, R.J.; STRASSER, A.; TUCKER, M.E. Sequence stratigraphy: common ground after three decades of development. **First break**, v. 28, p. 21-34, 2010.

CLARKE, J.M. **Fósseis Devonianos do Paraná**. Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. Rio de Janeiro, 1913.

CLARKE, J.M. Organic dependence and disease: their origin and significance. *S.l.*: Yale University Press, 1921.

COOPER, P. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 21, p. 165-207, 1977.

CUNHA, P.R.C. Cicloestratigrafia e interpretação do controle climático na sedimentação Eo/mesodevoniana da Bacia do Amazonas. In: HORBE, A.M.C., SOUZA, V.S. (Coord.), **Contribuição à Geologia da Amazônia**. Manaus: Gráfica e Editora Silva, 2005, p. 190-200.

EMIG, C. C. Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléocologiques. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 53, p. 245-253, 1986.

GHILARDI, R.P. **Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), Estado do Paraná, Brasil**. 2004, 113 pgs. Thesis (Doctorate), University of São Paulo, São Paulo, 2004.

GRAHN, Y.; PEREIRA, E.; BERGAMASCHI, S. Silurian and Lower Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. **Palynology**, Dallas, v. 470, p. 143-172, 2000.

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

HOLZ, M.; SIMÕES, M.G. A estratigrafia de sequências e o registro fóssil. In: CARVALHO, I.S. (Ed.) **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência, 2004, p. 75-92

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

KOWALEWSKI, M. Taphonomy of a living fossil: the lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico. **Palaios**, Tulsa, v. 11, p. 244-265, 1996.

MELDAHL, K.H.; FLESSA, K.W. Taphonomic pathways and comparative ecologic and taphonomic facies in a modern intertidal/shallow shelf environment. **Lethaia**, Oslo, v. 23, p. 43-60, 1990.

MELO, J.H.G. **A Província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil**. 1985. 1200 f. Dissertação (Mestrado), UFRJ, Rio de Janeiro, 1985.

MILANI, E.J.; FRANÇA, A.B.; SCHNEIDER, R.L. Bacia do Paraná. **Boletim Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 8, p. 69-82, 1994.

MILANI, E.J.; MELO, J.H.G.; SOUZA, P.A.; FERNANDES, L.A.; FRANÇA, A.B. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 15, p. 265-287, 2007.

POSAMENTIER, H.W.; VAIL, P.R. Eustatic controls on clastic deposition II - sequence and systems tract models. In: WILGUS, C.K.; HASTINGS, B.S.; KENDALL, C.G.ST.C.; POSAMENTIER, H.W.; ROSS, C.A.; VAN WAGONER, J.C. (Eds), **Sea-level changes: an integrated approach**. Tulsa, Oklahoma: Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication, v. 42, p. 125-154, 1988.

ROBARDET, M. The Armorica 'microplate': fact or fiction? Critical review of the concept and contradictory palaeobiogeographical data. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 195, p. 125-148, 2003.

SCOTESE, C.R.; MCKERROW, W.S. Revised world maps and introduction. In: MCKERROW, W.S.; SCOTESE, C.R. (Eds.) **Palaeozoic palaeogeography and biogeography**. *S.l.*: The Geological Society Memoir, v. 12, 1990, p. 1-21.

SIMÕES, M. G.; GHILARDI, R. P. Protocolo tafonômico/paleoautoecológico como ferramenta nas análises paleossinecológicas de invertebrados: exemplos de aplicação em concentrações fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 27, n. 2, p. 3-13, 2000.

SIMÕES, M.G., MELLO, L.H.C., RODRIGUES, S.C., LEME, J.M., MARQUES, A.C. Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 30, p. 757-762, 2000.

SIMÕES, M.G., GHILARDI, R.P., SALES, A.M., RODRIGUES, S.C., LEME, J.M. Taphonomy and sequency stratigraphic as integrated tools in paleoenvironmental analysis: some examples from the Paraná (Devonian) and Araripe (Cretaceous) Basins, Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17, Rio Branco, 2001. **Abstracts...**, Rio Branco: SBP, 2001, p. 31.

SPARKS, R.T.; BONNECAZE, H.E.; HUPPERT, J.R.; LISTER, M.A.; HALLWORTH, H.; MADER, P.J. Sediment-laden gravity currents with reversing buoyancy. **Earth and Planetary Science Letters**, *s.l.*, v. 114, p. 243-257, 1993.

SPEYER, S.E.; BRETT, C.E. Trilobite taphonomy and middle devonian taphofacies. **Palaios**, Tulsa, v. 1, p. 312-327, 1986.

STOW, D.A.V.; WETZEL, A. Hemiturbidite: a new type of deep water sediment. In: COCHRAN, J.R., STOW, D.A., AUROUX, C., (Eds), **Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results**. Texas: College Station, v. 116, p. 25-34, 1990.

VAIL, P.R.; AUDEMARD, F.; BOWMAN, S.A.; EISNER, P.N.; PEREZ-CRUZ, C. The stratigraphic signatures of tectonics, eustasy and sedimentology - an overview. In: EINSELE, G., RICKEN, W., SEILACHER, A. (Eds.), **Cycles and events in stratigraphy**. Berlin: Springer Verlag, 1991, p. 617-659.

ZABINI, C. **Lingulídeos da Sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Região dos Campos Gerais, Brasil: Revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonômica básica**. 2007, 130 f., 2 volumes. Masters (Dissertation), Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

ZABINI, C.; BOSETTI, E.P.; HORODYSKI, R.S.; MATSUMURA, W.M.K. Lingulídeos: revisão dos conceitos morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivos, paleoecológicos e a importância do grupo no Devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil. **Terr@Plural**, Ponta Grossa, v. 1, n. 1, p. 123-141, 2007.

ZABINI, C.; BOSETTI, E.P. *Lingulichnus* in the Devonian of the Paraná Basin. In: Latin America Symposium on Ichnology, São Leopoldo, 2010. **Abstracts...** São Leopoldo: UNISINOS, 2010, p. 68.

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

ZONNEVELD, J-P.; BEATTY, T. W.; PEMBERTON, S. G. Lingulide brachiopods and the trace fossil *Lingulichnus* from the Triassic of western Canada: implications for faunal recovery after the end-Permian mass extinction. **Palaios**, Tulsa, v. 22, p. 74-97, 2007.

ZABINI, C.; HOLZ, M.; BOSETTI, E.P.; MATSUMURA, W.M.K.; HORODYSKI, R.S. – Figure captions

Figure 1. Maps of the outcrops.

Figure 2. **A)** Location map of the study area in the Paraná Basin record. **B)** Studied stratigraphic interval (simplified after Milani *et al.*, 2007). The rectangle indicates the study interval.

Figure 3. Summary of the sedimentary characteristics of a typical paralic to open marine environmental setting. F-S, S-OFF and OFF designate the depositional systems mapped in the study area and summarized in Table 2.

Figure 4. Composite stratigraphic profile of the study area, based upon field work and integrating data provided by Bergamaschi (1999) and Bergamaschi and Pereira (2001) showing main sedimentary facies (see also Table 1), and the sequence stratigraphic interpretation as discussed in section 4.2. LST = Lowstand System Tract, TST = Transgressive System Tract, HST = Highstand System Tract, MSR = Maximum Regressive Surface, MTS = Maximum Transgressive Surface; SB = Sequence Boundary. Brackets with numbers at left designate the stratigraphic interval of the outcrops studied in detail.

Figure 5. Scheme of the major environmental conditions that lead to the formation of the studied succession. “Outc” plus number refers to each part of the analyzed outcrop. MTS = Maximum Transgressive Surface, MSR = Maximum Regressive Surface, SB = Sequence Boundary, TS = Transgressive Surface. The sequences are delimited to the right. Other symbols are defined in the caption. Scale on the photographs = 1 cm.

TABLE 1. The lithofacies of the studied Devonian succession.

TABLE 2. Depositional systems of the study area.

TABLE 3. Taphonomic and taxonomic descriptions of the fossils in each of the six studied outcrops.

TABLE 4. Main taphonomic characteristics of the systems tracts.

FIGURE 1

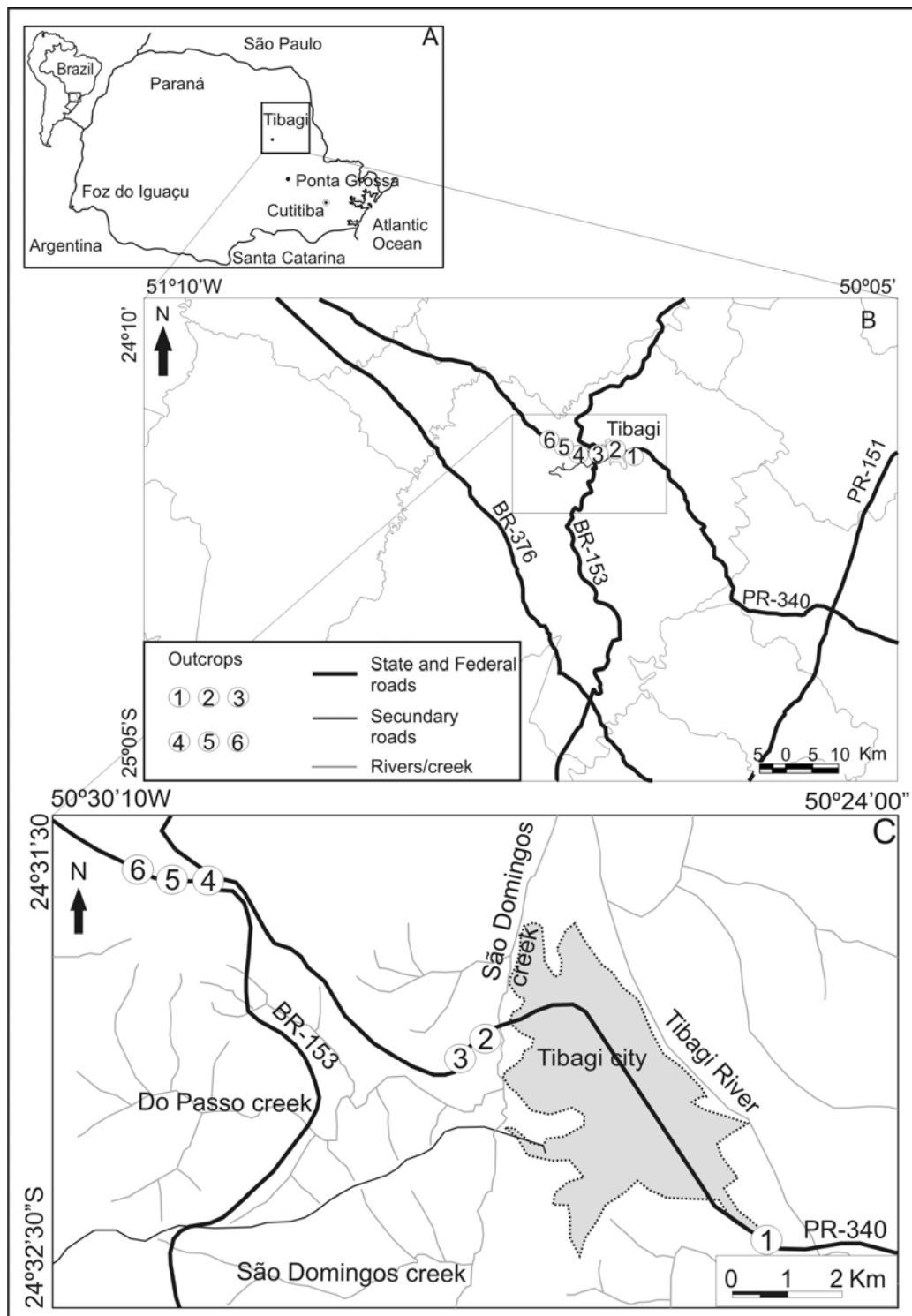


FIGURE 2

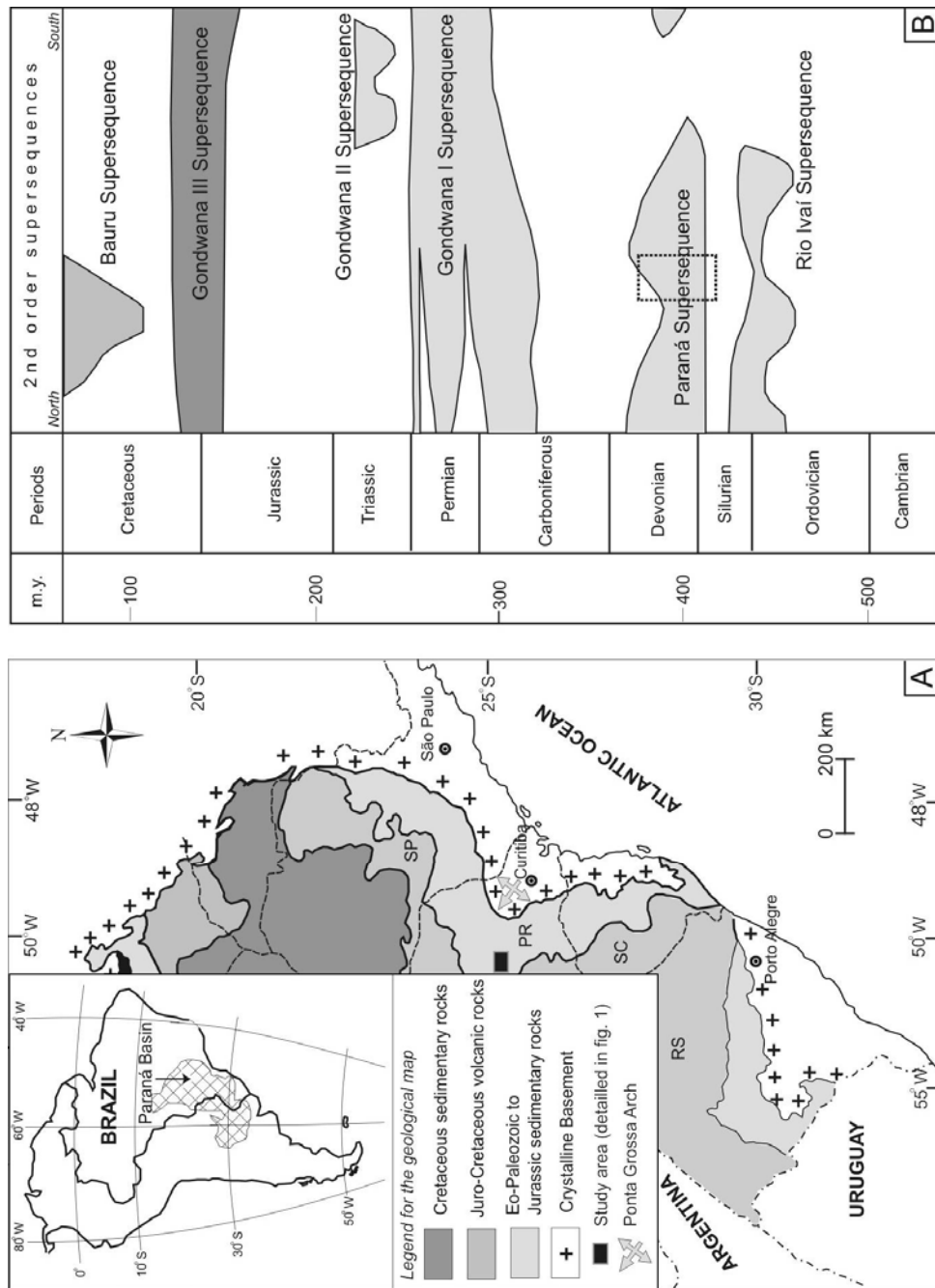
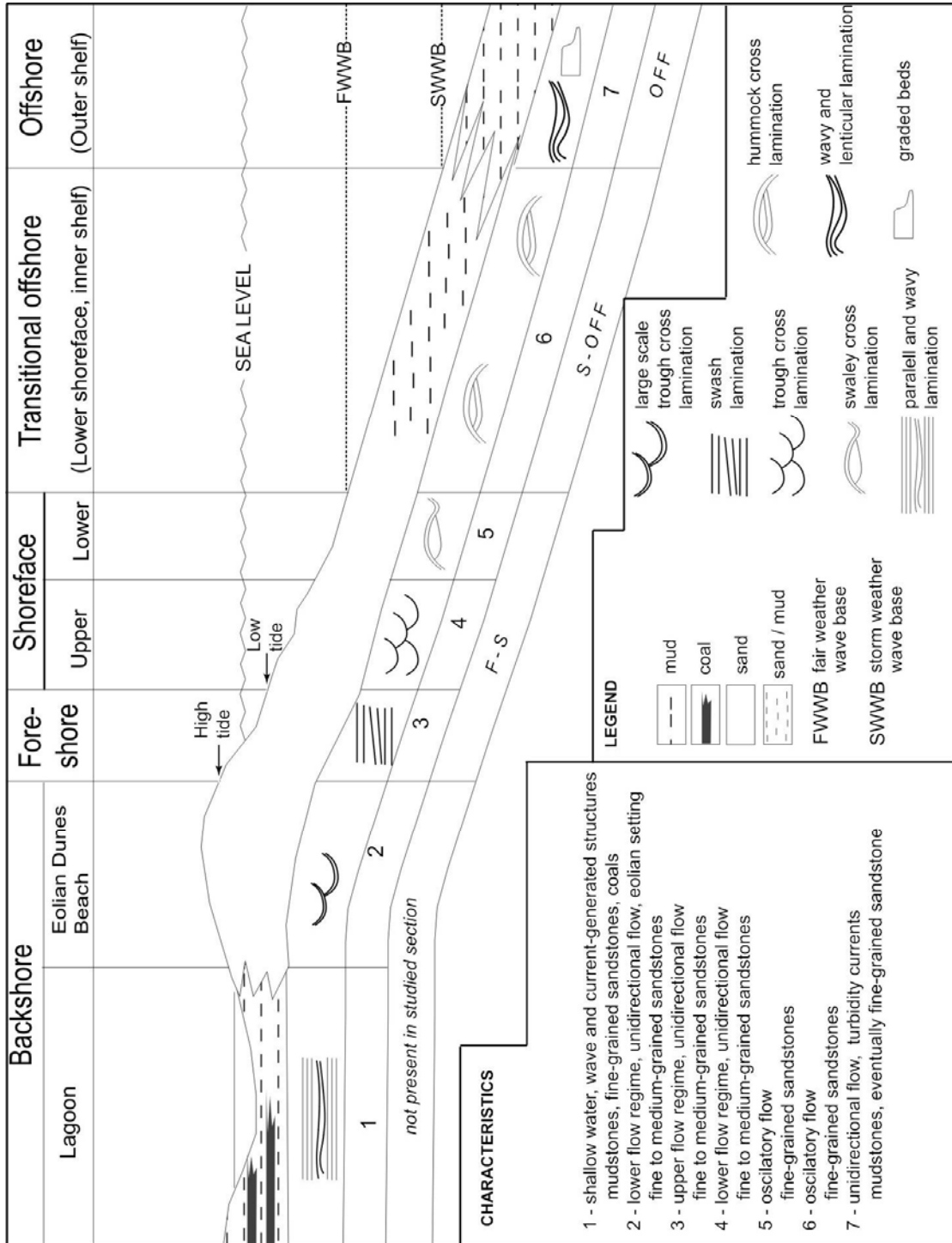


FIGURE 3



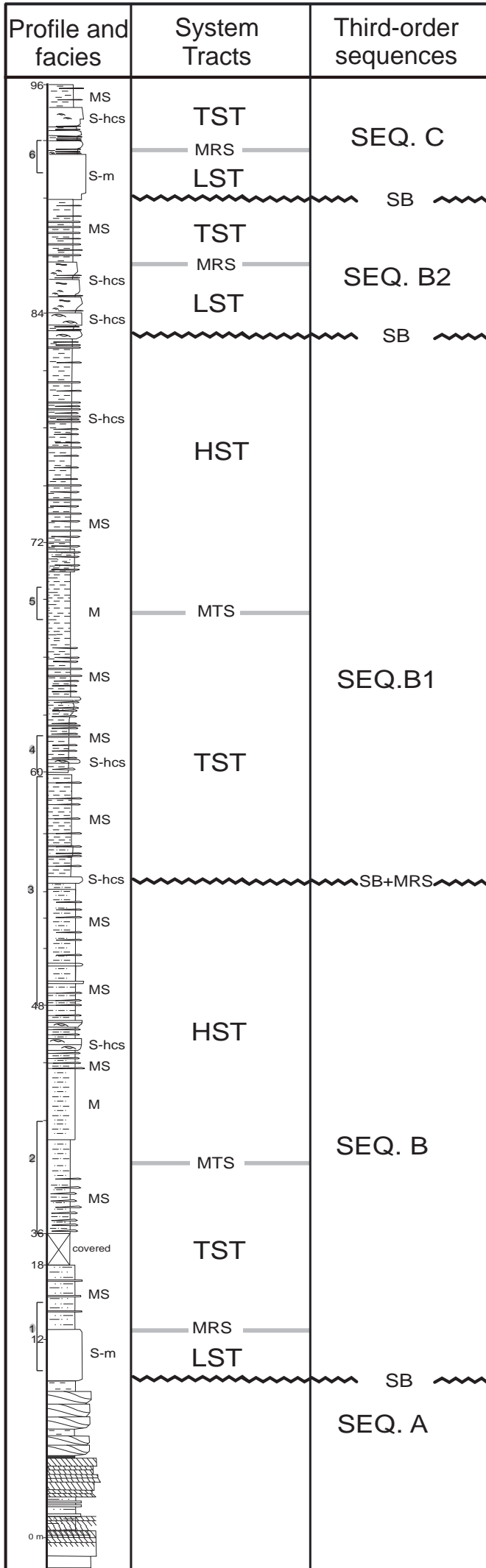
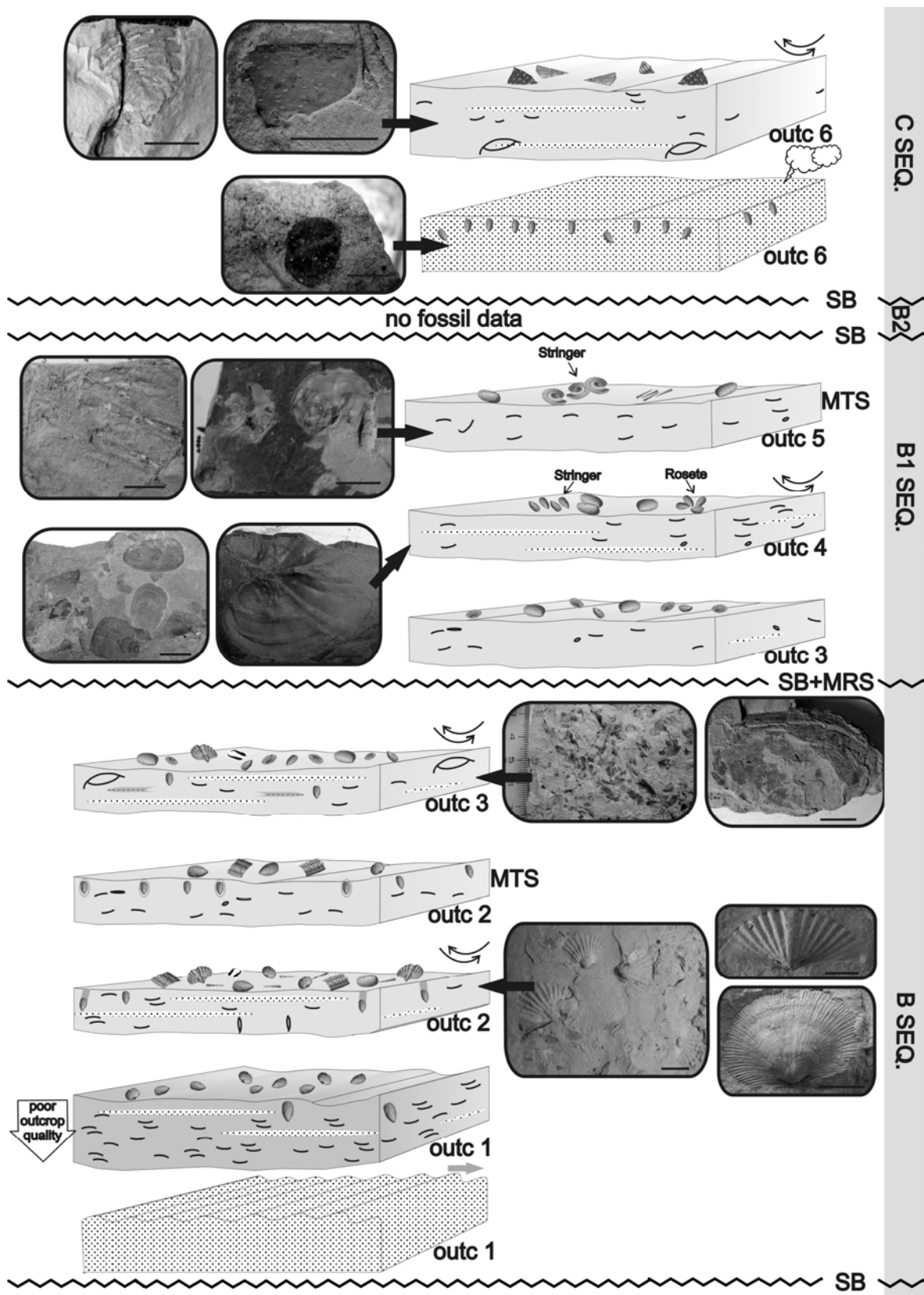


FIGURE 5



CAPTION FIGURE 5

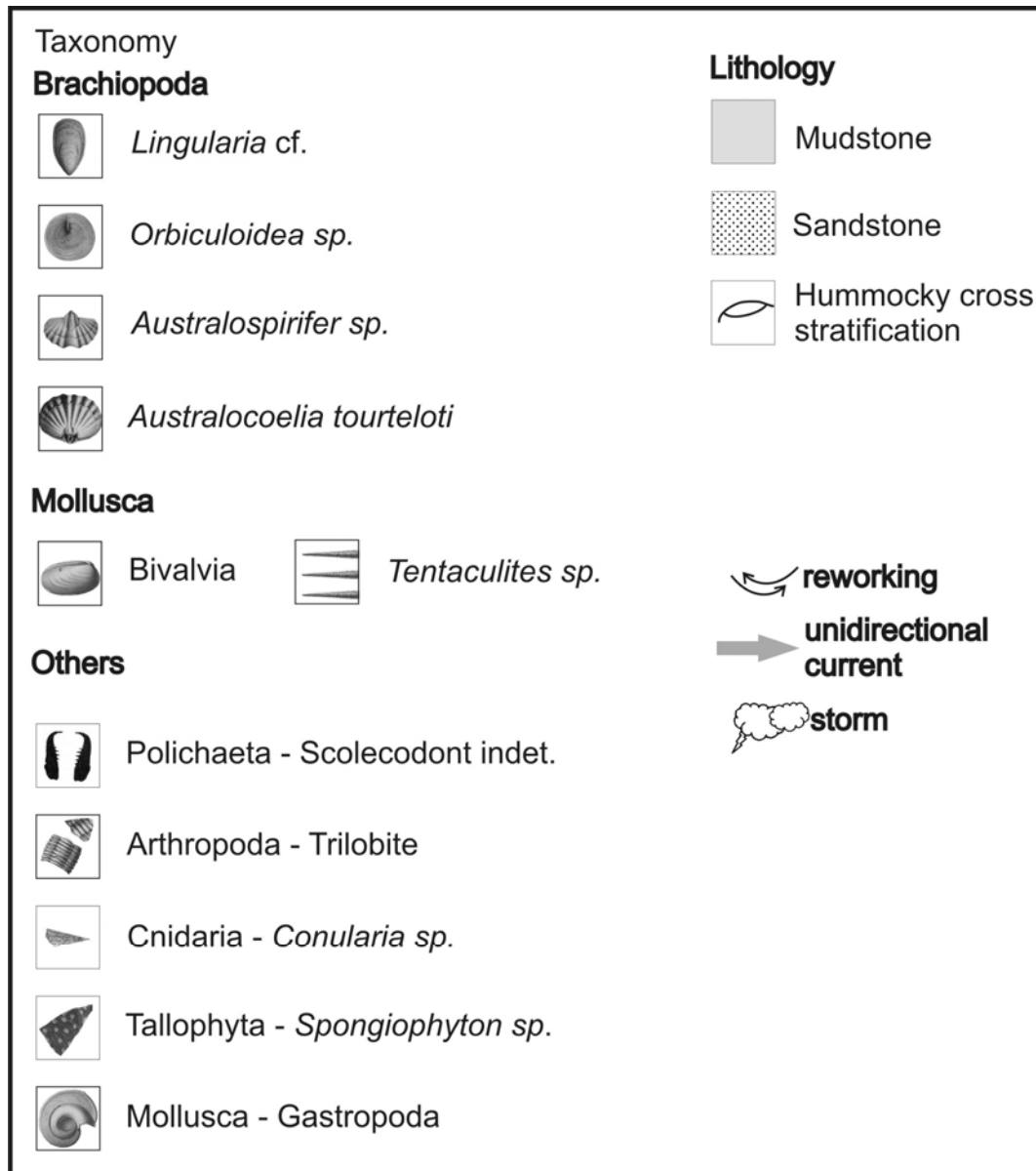


TABLE 1





Facies code	Facies	Description	Sedimentary process	Photo
M	Mudstone	Dark-gray to black massive, sometimes with very fine-grained sand intervals, occasionally with concretions	Settling of suspended sediments, deposition below SWB, hemipelagic sedimentation with contribution of muddy to sandy turbidity currents	
MS	Sandy mudstone	Dark-gray to black mudstone with very fine-grained sandstone forming graded beds	Settling of suspended sediments, deposition close or below FWWB, emplaced by muddy to sandy turbidity currents	
S-hcs	Sandstone	Yellowish, fine-grained sandstone with hummocky cross bedding, sometimes with outsized pebbles	Oscillatory flows, deposition between SWB and FWWB	
S-m	Sandstone	Yellowish, medium-grained sandstone, massive or showing incipient parallel and laminated trough cross bedding (?)	Upper and lower flow regime, unidirectional flows (?)	

TABLE 2




Depositional system		Fácies	Photo
F-S	Foreshore-Upper shoreface	S-m	
S-Off	Lower shoreface (transitional offshore)	S-Hcs, some MS	
Off	Offshore	M	

TABLE 3

Outcrop	Taphonomic and taxonomic description of the fossils
1 (base)	No fossils found
1 (top)	Great numbers of lingulids in life position; <i>Australocoelia tourteloti</i> in life position.
2 (base)	Dispersed scolecodonts, complete valves of <i>Australospirifer</i> sp. and <i>Australostrophia</i> cf.?, complete but disarticulated <i>Australocoelia tourteloti</i> ; <i>Tentaculites crotalinus</i> concordant to the bedding plane, not oriented; complete and fragmented lingulid valves; lingulid ichnofossils (<i>Lingulichnus inclinatus</i>); articulated bivalve mollusks (<i>Nuculites?</i> sp.); complete Homalonotidae extended carcasses.
2 (top)	Great amount of life positioned lingulids preserved in concretion; impressions of fragmented lingulid valves; articulated <i>Australocoelia tourteloti</i> ; Calmoniidae carcasses (torax/torax and pygidium/ complete carcasses.
3 (base)	Great amount of fragmented lingulid valves; complete valves and very rarely lingulids in life position also occur; <i>Orbiculoidea</i> sp. concordant to the bedding plane; dispersed scolecondont pieces; complete, but disarticulated valves of bivalve mollusks; <i>Tentaculites crotalinus</i> concordant to the bedding plane, not oriented; very sparse occurrence of complete <i>Australospirifer</i> sp. valves and of articulated carpodid echinoderms.
3 (top)	Great amount of fragmented and complete lingulid valves; <i>Orbiculoidea</i> sp. concordant to the bedding plane occur in great proportions; bivalve mollusks also occur; complete but disarticulated valves of <i>Derbyina whitiorum</i> and <i>Australocoelia tourteloti</i> have sparse occurrences.

4 (complete)	Great numbers of lingulid valves (complete or fragmented) arranged in rosettes or stringers; <i>Tentaculites crotalinus</i> concordant to the bedding plane, not oriented; <i>Orbiculoidea</i> sp. concordant to the bedding plane also occur in great amounts.
5 (middle)	Bivalve mollusks disarticulated (<i>Nuculites?</i> sp.); <i>Bucaniella?</i> sp. gastropods as impressions, oriented as stringers; <i>Tentaculites crotalinus</i> concordant to the bedding plane, sometimes oriented
6 (base)	Only lingulids in life position were found.
6 (top)	Fragments of <i>Spongiophyton</i> (plant debris), Calmoniidae pygidium, and fragments of conulariids.

TABLE 4

System tracts	Characteristics	Taphonomic signature	Interpretation
Lowstand Systems Tract	Low accommodation rates, progradational stacking pattern. shallowing water, proximity of clastic shoreline	Low diversity of Malvinokaffric biota; usually lingulids disarticulated and concordant to the bedding planes; plant and conulariid fragments	Plant fragments indicate shoreline proximity; disarticulated invertebrates indicate depositional environment with high energy level
Transgressive Systems Tract	Increasing accommodation rates, retrogradational stacking patterns, increase of the water depth, transgressive shoreline	High diversity of Malvinokaffric biota, trilobite fragments, disarticulated calcitic brachiopods, life positioned lingulids, lingulids concordant to the bedding planes, oriented, lingulid traces; at MTS: lingulids in mudstone concretions	Increasing water depths and lower environmental energy levels increase the diversity of the fauna, rapid storm events cause eventual obrution of in situ fauna; before and at MTS: deep water, low energy, below SWB, muddy turbidity currents align body fossils
Highstand Systems Tract	Decreasing accommodation rates, agradational to increasingly progradational stacking pattern. Regressive shoreline	Lower diversity of Malvinokaffric biota, few lingulids in life position, most lingulids disarticulated, fragmented and concordant to the bedding planes, not oriented	Shoreline proximity and increasing energy levels cause disarticulation and fragmentation on invertebrate remains

CAPÍTULO 5

Artigo intitulado: *Lingularia* (Brachiopoda) from the Devonian of the Paraná Basin, Brazil, submetido à Revista Brasileira de Paleontologia, vide Anexo 7.

5. **CAPÍTULO 5. *Lingularia (Brachiopoda) from the Devonian of the Paraná Basin, Brazil***

Carolina Zabini^a, Elvio P. Bosetti^b, Christian C. Emig^c

^a*PhD Candidate, Geosciences Institute, Rio Grande do Sul Federal University (UFRGS), 9500, Bento Gonçalves Av., 00145207@ufrgs.br, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil*

^b*Geosciences Department, Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), 164, Otaviano Macedo Ribas St., epbosetti@terra.com, 84070-540, Ponta Grossa, PR, Brazil*

^c*BrachNet, 20, Rue Chaix, brachnet@aliceadsl.fr, F-13007 Marseille, France.*

ABSTRACT

The identification of Devonian lingulids in the Paraná Basin (Brazil) has been under debate. The absence of morphological taxonomic characters and the use of shell outlines to classify these fossils caused a chaos in their systematics. The indiscriminate use of the genus ‘*Lingula*’ promoted confusion. In the collections for several museums around the world, the Devonian lingulids of the Paraná Basin, were, up until now, classified as ‘*Lingula*’. The use of characters with no taxonomic value and of diagenetic imprinted structures are here analysed. The median ridge commonly found on impressions of Devonian lingulids cannot be considered a morphological character. Also, the V-shape commonly preserved within the impressions, does not represent a perimial line, and cannot be used in the taxonomy of the group. Recently, exceptionally preserved lingulids were found, and they reveal several other morphological features that were never before described for these fossils. In spite of the great number of specimens with great preservation, a true systematic classification could not be achieved. Yet, due to the great discomfort when refereeing to these fossils, the authors here propose the use of open nomenclature, to refer to them. Among the genera of the Lingulidae, the one that is most similar to our fossils and that has a comprehensive diagnose is *Lingularia*. Partially, the diagnosis of this genus can be compared to these Devonian fossils. Thus we give up ‘*Lingula*’ and propose the use of *Lingularia* cf.

Key-words: Lingulids, *Lingularia*, Devonian, Taxonomy, Paraná Basin, Brazil.

RESUMO

A sistemática dos lingúlídeos devonianos da Bacia do Paraná vem sendo o centro de grandes debates. A falta de caracteres morfológicos reais e o uso da forma externa das conchas para a classificação destes fósseis causou o caos na sistemática do grupo. O uso indiscriminado do gênero '*Lingula*' também ajudou a promover esta confusão. Assim como em diversos museus no mundo, os lingúlídeos do Devoniano da Bacia do Paraná, foram, até o momento, classificados como '*Lingula*'. O uso de caracteres sem valor taxonômico e de estruturas formadas pela diagênese são aqui analisadas. A crista mediana comumente encontrada em lingúlídeos devonianos preservados como impressões não deve ser considerada como um caractere morfológico verdadeiro. Neste sentido, também a impressão com forma de V não representa a linha perimeal conforme considerado anteriormente e também não deve ser utilizada na taxonomia do grupo. Recentemente foram observados lingúlídeos extremamente bem preservados, com diversas estruturas morfológicas nunca antes descritas para estes fósseis. Como forma de auxiliar na sistemática, este trabalho apresenta um esquema com os principais caracteres morfológicos que devem ser observados e descritos numa análise taxonômica de lingúlídeos. Apesar do grande número de fósseis que representam nossa coleção, e da forma de preservação excepcional de uma parte dela, uma classificação sistemática verdadeira não foi alcançada. Todavia, devido ao grande desconforto na denominação destes fósseis, propõe-se aqui o uso da nomenclatura aberta. Dentre os gêneros da família Lingulidae, o que tem uma ampla diagnose é muito semelhante aos nossos fósseis é *Lingularia*. Por este motivo propõe-se o abandono do gênero '*Lingula*', e propomos o uso de *Lingularia* cf. para se referir a estes fósseis.

Palavras-chave: Lingúlídeos, *Lingularia*, Devoniano, Taxonomia, Bacia do Paraná, Brasil.

5.1. Introduction

The systematic classification of Palaeozoic lingulids has been under debate in the palaeontological literature for decades. In the light of the knowledge in the 19th century, numerous fossil specimens were attributed to the extant *Lingula* originally described by Bruguière (1791) (see EMIG, 2003a). Many species were created based on characters that, nowadays, are not considered as valuable for their taxonomy (BIERNAT; EMIG, 1993; EMIG, 2003a, 2003b). The widespread occurrence of “linguliform” shell shape in many families of Lingulata induced the indiscriminate use of “*Lingula*”. Consequently, several problems have emerged; among them is the use of this genus to refer to Palaeozoic and Mesozoic linguliform fossils by many palaeontologists in the last decades. Other related aspect is the employment of the genus as a great example of stasis in evolution, with citations in the general literature, scientific books, and papers (e.g. BOSETTI, 1989; CARVALHO, 2010; DAWKINS, 2009; EMIG, 1986; HAMMOND; POINER, 1984; KOWALEWSKI, 1996; MENDES, 1988; WILLIAMS; CUSACK, 1997). Darwin (1859, available online, see EMIG, 2008) was the first to use “*Lingula*” to exemplify a living fossil. Recently, increasingly data are indicating that the linguloid morphology has not remained constant since the early Paleozoic (BIERNAT; EMIG, 1993; EMIG, 2003b; ZHANG *et al.*, 2004, 2005, 2008).

The use of *Lingula* for Paleozoic and Mesozoic forms probably remains for various reasons, *i.e.*, there are no brachiopod taxonomists currently working on this issue; authors quote the previous ones without checking the identification of the species (see example in EMIG, 2008); the fossils themselves do not help the systematists because most of them probably do not have preserved the characters needed for their identification.

In the Devonian of the Paraná Basin, Clarke (1913) proposed the first classification of the brachiopod fossils using the term *Lingula*. After that, only one revision was made by Bosetti (1989) revising lingulids, but maintaining this genus name. Today there is a great discomfort when referring to these fossils, once several other lingulids occur in the same beds, *i.e.*, *Orbiculoidea collis* Clarke 1913, *O. baini* Sharpe 1856, *O. bodenbenderi* Clarke 1913, and *Lingulepis wagoneri* Bosetti, Horodyski, Zabini, Matsumura and Godoy 2010. This discomfort is emphasized when using “lingulídeos” in Portuguese because it does not differentiate between order and

family like it can be done in English (lingulide when applying to Family Lingulidae and lingulid to Linguloidea). Therefore lingulids are the most abundant fossils in the Devonian strata of the Paraná Basin and the position in the classification is mandatory. Looking through this perspective, this paper is going to expose why the identification is so problematic and which are the major difficulties in reclassifying all these fossils based on the morphological characters provided by the studied material.

5.2. Geological settings

The Paraná Basin is an intracratonic basin on the South-American platform (FIG. 1), covering an area of about 1,700,000 km², oriented NE–SW, approximately 1,750 km long and 900 km wide (see ZABINI *et al.*, 2010 for a more detailed description of the Basin and its record).

The stratigraphic interval in which the lingulids were recorded is called Paraná Sequence and ranges from the Late Silurian to the Late Devonian according to Milani *et al.* (1994). Grahn *et al.* (2000), Gaugris and Grahn (2006) and Mendlowicz Mauller *et al.* (2009) the Devonian of the Apucarana subBasin is divided in three Formations: Furnas, Ponta Grossa and São Domingos. Devonian lingulids here referred have been recorded in the two latter formations, formed by siliciclastic rocks of a shallow epicontinental sea that was located at 70° to 80° palaeolatitude, with a predominantly cold climate.

5.3. Materials and methods

Some samples for this study (MPI 0001–0599, MPI 4000–4438) are stored at Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG, Departamento de Geociências, Laboratório de Paleontologia, Ponta Grossa, PR, Brazil), being catalogued as Zabini-2007 field collection, and as Laboratory collection. This latter includes samples collected in Tibagi city (Paraná State, FIG. 2). Other specimens (MPI 6567–6680) are part of Bosetti-1989 field collection at Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Porto Alegre, RS, Brazil).

The samples with lingulids were taken from mid-east region outcrops in Paraná State (FIG. 2). Each sample consists of one or more specimens. The terminology for lingulid musculature used here is that proposed by Emig (1982).

This research also comprises the study of the following museum collections: National Museum of Natural History (NMNH, Smithsonian Institution, Washington, DC); American Museum of Natural History (AMNH, New York, NY); New York State Museum (NYSM, Albany, NY). A total of 76 lingulid specimens was analyzed and photographed during the visit to these collections, searching for the attachment scars of the muscles or other preserved soft-parts that could help in their identification (TABLE 1).

5.4. Lingula and the creation of a “delusion genus” in the Paleozoic

As described by Emig (2008) the identification of fossil lingulids was problematic since their first descriptions. Classified even as mollusks, they were finally separated from them by Hatschek (1888). Now the sub-phylum Linguliformea encompasses the phosphatic-shelled inarticulated brachiopods among many others which shells are not linguliform.

One of the oldest American records that deal with the taxonomy of linguliform fossils has been published by Hall (1892) who stated about the difficulties of classifying the fossils attributed to the genus ‘*Lingula*’. He explains that “the tenuity of the shell, its liability to distortion in process of fossilization, the general similarity in the matter of external ornamentation, and the usual obliteration of the definition of the muscular scars by maceration or from the character of the matrix” (HALL, 1892, p. 5). This author pointed out that the internal scars of the muscle disposition were essential characters to discriminate species. He still considered that “the Palaeozoic Lingulas, *sensu stricto* have not shown variations of sufficient importance to permit a thoroughly satisfactory subdivision of the genus. As the interiors and muscular scars become known, they reveal a closer alliance with one another, and with the recent type of the genus, than had been suspected.” (HALL, 1892, p. 7). And in another part of his paper (p. 9) he said “in regard to the myology of the Palaeozoic Lingulas, we have satisfactory evidence that the arrangement of the muscles did not differ widely from that in recent

members of the genus”, probably a reason for this author to attribute ‘*Lingula*’ to a large number of fossil lingulid species.

Several decades have passed, but the problems on how to classify many lingulids remain. Nowadays the genus *Lingula* is no longer considered Paleozoic nor Mesozoic but ranging from the Paleocene (perhaps Upper Cretaceous) to Holocene (BIERNAT; EMIG, 1993; EMIG, 2003; HOLMER; POPOV, 2000). Lingulide species show significant evolutionary novelties, some being phylogenetical characters, *i.e.*, shortening of the lophophoral cavity, decrease in width and height of the shell, increase of the length of the ventral mantle canals, reduction of the posterior adductor muscle, flattening of the pedicle groove and more acutely angled umbonal region of the valves, asymmetrical disposition of the body muscles (EMIG, 2003). Yet several Paleozoic lingulids named by Hall (1892) and others are still classified as ‘*Lingula*’ in museums around the world and most of them probably are *nomen nudum*, lacking a diagnosis description and reference as requested by the International Commission of Zoological Nomenclature (ICZN).

The *Lingula* endures because most of the fossil lingulid specimens do not have internal features and soft-part remains preserved. This was already observed by Hall (1892), who stated “the generic term *Lingula*, like many other names among the fossil brachiopods, has long been a receptacle for various fossils, which in the absence of knowledge of their internal characters, have been assumed to be con-generic.” Hall (1892, p. 6). Thus, many ‘*Lingula*’ species have been described in accordance with different shell outlines.

Another point is the apparent conservatism of the shell. According to Emig (1982a, 1997a, 2003) the “linguliform” shell is characteristic of an endobiont life in burrows; for Biernat and Emig (1993), Emig (2002, 2003), and Zhang *et al.* (2004, 2005, 2006, 2008) both the shell as its content have evolved since the Paleozoic. However, the shell shape and the chemico-structural analysis (CUSACK; WILLIAMS, 1996) reveal that some Paleozoic shells must have been, *in vivo*, very similar to their Recent relatives; but only exceptional preservation of soft parts could lead to species identification (TABLE 2).

5.5. History of the taxonomy of the Paraná Basin Devonian lingulids

The first systematic work on Devonian linguliformeans of the Paraná Basin, Brazil, was published by Clarke (1913). As Hall (1892), he based his systematics on shell outlines in the absence of soft-part preservation and described four new species: *Lingula lepta* (= *Dignomia lepta*, see EMIG; HERRERA, 2006), *L. keideli*, *L. lamella*, and *L. scalprum* (FIG. 3), as well as the occurrence of *L. subpunctata* Knod, 1908. For example, Clarke's (1913, p. 309) description of *Lingula keideli*:

“Large elongate shells with the subacute apices from which the margins rapidly diverge for nearly or quite one-half the length. The palial region is broad, and the front margins rounded. The spatulate form and large size of this shell are distinctive. While it suggests the *L. ovoides* Knod from the Conularia beds of Bolivia, this Paraná shell appears to be more elongate and acute posteriorly.”

Recently Quadros (1987) discussed the scarcity of the data and the inadequacy of the taxonomical characters used to describe ‘*Lingula*’ species. She (p. 29) pointed out that “isoladas de suas figuras é quase impossível distinguir as espécies entre si. Aparentemente a precariedade das descrições aliada a figuras pouco esclarecedoras foram os motivos que propiciaram essa multiplicação de espécies” (“isolated from their pictures, it is almost impossible to distinguish between species. Apparently, the reason to the multiplication of these species is their obscure descriptions allied to unclear pictures”). Therefore Quadros (1987) was the first person who looked over the validity of all fossil ‘*Lingula*’ species occurring in the Malvinokaffric realm.

Then Bosetti (1989) proposed a new taxonomy for these Devonian lingulids. He worked on internal characters, such as the perimial lines of a muscle, based on Emig's papers, with the perspective of not using outlines. Nevertheless he still used the name *Lingula* for these fossil taxa. Moreover, the descriptions provided by the first edition of the Treatise on Invertebrate Paleontology (1965) were not confident, as stated Bosetti (1989, p. 65): “Os critérios utilizados para a sistematização genérica de lingulídeos fósseis não são bem definidos na bibliografia. Muitas vezes, critérios avaliativos específicos são confundidos com critérios genéricos, principalmente, nas proposições originais dos gêneros listados no Treatise, com exceção de *Lingula* e *Glottidia*.” (“The

criteria used to genus systematics of fossil lingulids are not well defined in the scientific literature. Often, criteria used to define species are confused with the ones that define genus. This occurs mostly in the original proposals of the genus listed in Treatise, with the exception of *Lingula* and *Glottidia*). Consequently, Bosetti (1989) described two new species, in accordance with what he called lines of the median lateral oblique muscle: *Lingula sagittalis* and *Lingula lilliata* were now the exponents of the 5 species that Clarke (1913) described in the same strata (FIG. 4).

Holmer and Popov (2000) defined the family Lingulidae Menke, 1828; however, Emig (2003, 2008) proposed supplementary characters for this family based on the diagnoses of the genera included in this family, *i.e.* *Lingula*, *Glottidia*, *Lingularia*, which diagnoses have been revisited or established respectively by Emig in 1982, 1983, and Biernat and Emig in 1993. Another genus of this family is *Dignomia* Hall, 1871 already redescribed from the Devonian strata of South America by Emig and Herrera (2006); the shell of this genus bears particular characteristics which cannot be confused with other lingulid taxa. Other genera known from the Mesozoic have been provisionally placed in the Lingulidae (see ARCHBOLD *et al.*, 2005; PENG; SHI, 2008). However their statuses are not clearly established and according to the described characteristics they may perhaps be considered as synonymous with *Lingularia*.

In the present paper we will restrict the taxonomic part to *Lingularia* to which our specimens can be referred. Only two lingulide genera have been recorded from the Devonian: *Lingularia* and *Dignomia* and at this time both occurred in South America.

5.6. Results

Lingularia was described by Biernat and Emig (1993) and 5 species are known (see also HOLMER; BENGSTON, 2009; HORI; CAMPBELL, 2004). Although *Lingularia* may occur from the Carboniferous to the Cretaceous our Devonian specimens have similarities with this genus. Nevertheless, more samples are needed to refer to species level.

Some of the available taxonomic characters on the studied specimens are given in figure 5; it shows the most important characters that should be described in a lingulid taxonomic research. The most common feature is a transverse impression (FIG.

5-9; FIG. 6), interpreted here as remain of the distal part of the body cavity. This line surrounding the body muscles is the site of the attachment of the body wall on the ventral and dorsal valves. This structure is often emphasized by a local increase in the shell thickness. It allows calculating the percentage of the extension of the lophophoral cavity in relation to the total length of the shell. Even unable to distinguish between dorsal and ventral valves, the feature of this distal line is that of a ventral valve, when compared to other lingulids.

Exceptionally three-dimensionally preserved lingulid valves, found in mudstone concretions, revealed some morpho-anatomical features, such as: pedicular nerve grooves (FIG. 7), radial striae, and the well known fine concentric growth lines. All lingulids preserved in concretions have small size (< 20 mm), and no median ridge was observed in any of these specimens. In addition, some fossils have impressions of what seems to be the posterior adductor muscle scar (FIG. 8).

Phylum Brachiopoda Duméril, 1806

Subphylum LINGULIFORMEA Williams *et al.*, 1996

Class LINGULATA Gorjansky and Popov, 1985

Order LINGULIDA Waagen, 1885

Family LINGULIDAE Menke, 1828

Genus LINGULARIA Biernat and Emig, 1993

Type-species. *Lingularia similis* Biernat and Emig, 1993.

Diagnosis. Shell elongate oval in outline, lateral margins subparallel, anterior margin broadly rounded. Valves weakly to strongly convex. **Ventral valve** with triangular umbo formed by vestigial to small internal propareas, continuous with posterolateral margins and separated by deep pedicle groove; pair of narrow subparallel, V-shaped, grooves extends internally from the anterior adductor pair to posterior adductor where grooves join. **Dorsal valve** with posterior margin rounded, narrow median beak sometimes present, and a narrow internal central ridge extending over about 1 mm posterior to anterior oblique muscle scars. Posterior adductor scar heart-like in outline. Main ventral canals (*vascula lateralia*) shorter than dorsal canals.

Range: Devonian to Cretaceous.

Occurrence: Devonian: S Brazil (Paraná Basin). Carboniferous: Scotland, S Wales.

Triassic: Bear Island, N Spain, N Siberia, E Russia, West Pakistan, ? Japan, N USA, N

Italy, New-Zealand, Japan. Triassic, Jurassic: Spitsbergen. Cretaceous: W Kazakhstan
Egypt, SW Australia, E Brazil (Sergipe Basin).

Descriptions of Paraná specimens

Shell and internal features. Shells are elongate oval in outline, lateral margins subparallel; the anterior margin of the valves is rounded. The valves are weakly convex. Umbonal regions have not been observed due to bad preservation. The greatest width is attained in about the middle of the shell. On the outer side there are only thin growth lines ornamenting the shell.

The length of the shell of our specimens ranged from 4 to 19 mm (mean 11.9 ± 3.1 mm; $n=51$) and the width from 2 to 13 mm (mean 8.1 ± 2.3 mm; $n=51$). The W/L ratio lied between 0.25 and 1.5 (mean 0.68 ± 0.16) and are similar to those provided by Márquez-Aliaga *et al.* (1999) for *Lingularia* cf. *smirnovae* (TABLE 3). It was also possible to calculate the percentages of the lophophoral cavity in relation to the total length of the valve. Unfortunately, ventral and dorsal valves could not be distinguished. The mean of the lophophoral cavity was 36% (range between 28 and 41%; $n=23$).

Ventral valve. The internal umbonal region apparently has no true pedicle groove. There is, though, a pair of V-shaped impressions of the pedicle nerves and commonly occur in the superfamily Linguloidea since the Cambrian (BIERNAT; EMIG, 1993; EMIG, 2002, 2003; EMIG; HERRERA, 2006). These grooves extend from the anterior adductor muscles until the level of the posterior adductor muscle, where they join.

Accordingly to Biernat and Emig (1993) and Márquez-Aliaga *et al.* (1999) *Lingularia* species have assymetrical heart-shaped posterior adductor scars. The structures found in some of our specimens are rounded. Nevertheless it is not possible to affirm with certainty that the structures represent the complete scars.

The mantle canals disposition could not be seen in any of the fossil valves. In only a few specimens it was possible to observe the preservation of what seems to be the contour line of the posterior adductor muscle; this structure is fairly rounded. There is no record on the disposition of the other body muscles in these fossils. No *vascula media* could be noticed.

Dorsal valve. No characteristics could be observed.

Observations. Also, it is common to observe, in the impression-type of large lingulid valves (width > 25 mm), a true median ridge (*sensu*: BOSETTI, 1989). Bosetti

considered this structure as a result of the pressure produced by the action of a strong musculature in the valves of larger specimens (FIG. 9). Nevertheless the use of impression-type lingulids for systematics should be done with care, once certain features can be mistakenly interpreted from them. That is the case of a false “median ridge” that occurs in the middle of the valve until its anterior part. Completely flat valves, with no breaks in their external edges are very common. Nonetheless, most of these valves present this median ridge structure, and that is probably a result of compression without breakage. Other diagenetic imprints were also mentioned by Márquez-Aliaga *et al.* (2007).

In the overall shape of these fossils two outlines can be easily recognized, as did Hall (1892, p. 5), who stated: “Primarily, the shells of palaeozoic *Lingulas* present two extremes of variation in outline, (a) an acuminate or sub-triangular form, in which the rostral area is very narrow, with long, sloping post-lateral margins, and a rounded or transverse anterior margin; (b) a sub-quadrangle form, with the posterior or rostral margins converging toward the beak”. According to the author, the type (a) prevailed both numerically and specifically in the earlier faunas, diminishing during the Devonian and reaching the close of the Palaeozoic with a “very meager representation”. The two main shell outlines and the other varieties between them could also be recognized in the Devonian lingulids studied here (FIG. 10). Both outlines occur in the same outcrop we studied, sometimes in life position (ZABINI *et al.*, 2010). The rounded ones are more common and the specimens probably belong to the Obolidae, unfortunately no muscle scar is preserved.

Discussion. Our specimens differ from *Credolingula* Smirnova and Ushantinskaya 2001 once none of the valves bears weak median folds as defined by two low plications that run from the umbonal area to anterior margin. *Sinolingularia* Peng and Shi 2008 known from Carboniferous to Lower Triassic in Asia may probably be synonymous with *Lingularia* which appears to have a cosmopolitan distribution. The Lower Triassic *Sinoglottidia* Peng and Shi 2008 differs from our specimens by a median septum extending from posterior adductor scar to antero-lateral muscle scars. Among the other lingulide genera, *Argentiella* Archbold, Cisterna and Sterren 2005, *Langella* Mendes 1961, *Barroisella* Hall and Clarke 1892, *Apsilingula* Williams 1977, and *Semilingula* Egorov and Popov 1990, are too poorly described and/or figured to guarantee a good comparison with our specimens.

Accordingly to Biernat and Emig (1993) *Lingularia* when compared to *Lingula* has longer lophophoral cavities, shorter ventral canals, better developed posterior adductor muscles and less acute umbones (HOLMER; BENGSTON, 2009; HORI; CAMPBELL, 2004).

Bosetti (1989) denominated the upside down V-shape structure as “perimial lines” (the perimial line of the median lateral oblique muscle, in the ventral valve, or of the anterior obliques, in the dorsal valve). Many lingulid shells from NMNH, AMNH, and NYSM museum collections (see TABLE 1 for all species analyzed) showed this structure preserved (FIG. 11; 12). Now we prefer to re-interpret this structure as being a local increase in the shell thickness, which is probably a biological response to pressure, caused by the limit between the body cavity and the mantle cavity. This structure is best preserved in impression-type lingulids, probably because of its thicker nature in relation to other shell structures.

For the similarities found between these Devonian lingulids and *Lingularia*, we propose the use of *Lingularia* cf. to denominate these fossils. With the usage of open nomenclature, one can provisionally refer to them without referring to other lingulids that also occur in this Devonian succession. As suggested by Bengston (1988), the use of open nomenclature is the procedure by which the paleontologist comments upon the identity of a specimen that cannot be readily or securely determined. Still according to Bengston (1988) open nomenclature is an essential tool in the taxonomist’s repertory; neither a specimen should be too hastily referred to a species or genus because the taxonomy information may be concealed or distorted, nor it should be left without any attempt at identification, because useful information could have been left in limbo.

5.7. Acknowledgements

Financial support for this research was provided by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brazil). C.Z. acknowledges CNPq for study grants (140659/2007-2 and 201147/2009-2). C.Z. also acknowledges Linda VanAller Hernick, manager of the paleontology collection (NYSM), Busrha Hussaini, manager of the invertebrate fossil collection (AMNH), and Mark Florence,

paleobiology collections manager (NMNH), for their help and support during her visit to these museums.

5.8. References

ARCHBOLD, N.W.; CISTERNA, G.A.; STERREN, A.F. Lingulida (Brachiopoda) from the early Permian of Argentina. **Proceedings of the Royal Society of Victoria**, Melbourne, v. 117, n. 2, p. 307-317, 2005.

BENGSTON, P. Open nomenclature. **Palaeontology**, *s.l.*, v. 31, p. 223-227, 1988.

BIERNAT, G.; EMIG, C.C. Anatomical distinctions of the Mesozoic lingulide brachiopods. **Acta Paleontologica Polonica**, Warszawa, v. 38, p. 1-20, 1993.

BOSETTI, E.P. **Paleontologia dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil**. 1989, 119 pgs. Dissertation (Masters) Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1989.

CARVALHO, I.S. **Paleontologia** (second edition). Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2010.

CHEN, J.Y.; HUANG, D.Y.; CHUANG, S.H. Reinterpretation of the Lower Cambrian Brachiopod *Heliomedusa orientalis* Sun and Hou, 1987a as a discinid. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio, v. 81, p. 38-47, 2007.

CLARKE, J.M. **Fósseis Devonianos do Paraná**. Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. Rio de Janeiro, 1913.

CUSACK, M.; WILLIAMS, A. Chemico-structural degradation of Carboniferous lingulid shells. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, London, v. 351, p. 34-49, 1996.

DAWKINS, R. **The greatest show on earth: the evidence for evolution**. New York: Free Press, 2009.

EMIG, C.C. Taxonomie du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). **Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle**, Paris: 4^o sér., v. 4, section A, n. 3-4, p. 337-367, 1982.

EMIG, C. C. Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléoécologiques. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam. v. 53, p. 245-253, 1986.

EMIG, C.C. S.O.S. = Save our systematic (Linguloidea used as an example). **Abstracts...** Millenium Brachiopod Congress: London, 2000.

EMIG, C.C. Tools for linguloid taxonomy: the genus *Obolus* (Brachiopoda) as an example. **Carnets de Geologie/ Notebooks on Geology**, Article 2002/01 (CG2002_A01_CCE), 9 p., 3 fig., 2 tabl., 2002.

EMIG, C.C. Reply to L.E. Popov and L.E. Holmer (CG2003_A06_LEP-LEH): Obolidae taxonomy. taxonomy. **Carnets de Géologie / Notebooks on Geology**, Article 2003/06_Reply (CG2003_A06_Reply_CCE), 6 p., 1 fig., 2 tabl. 2003a.

EMIG, C.C. Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae. **Carnets de Géologie / Notebooks on Geology**, Letter 2003/01 (CG2003_L01_CCE), 8 p., 7 fig., 1 tabl., 2003b.

EMIG, C.C. *Schmiditites celatus* (Obolida, Brachiopoda) from the "Obolus sands" Upper Cambrian-Lower Ordovician) of Estonia. **Carnets de Géologie/ Notebooks on Geology**, Article 2006/04 (CG2006_A04), 12 p., 9 fig., 2006.

EMIG, C.C. On the history of the names *Lingula*, *anatina*, and on the confusion of the forms assigned them among the Brachiopoda. **Carnets de Geologie/ Notebooks on Geology**, Article 2008/08 (CG2008_A8), 13 p., 10 fig. , 2 tabl., 2008.

EMIG, C.C.; GUTIÉRREZ-MARCO, J.C. Signification des niveaux à Lingulidés à la limite Supérieure du grès Armoricaïn (Ordovicien, Arenig, Sud-ouest de L'Europe). **Geobios**, Lyon, v. 30, p. 481-495, 1997.

EMIG, C.C.; HERRERA, Z. *Dignomia munsterii* (Brachiopoda, Lingulata) from the Ordovician of Bolivia, with redescription of the genus. **Geodiversitas**, *s.l.*, v. 28, p. 227-237, 2006.

EMIG, C.C.; VARGAS, J.A. Note on *Glottidia auderbatii* (Broderip) (Brachiopoda, Lingulidae) from the Gulf of Nicoya, Costa Rica. **Revista de Biología Tropical**, San José, v. 38, p. 251-258, 1990.

EMIG, C.C.; BITNER, M.A.; CAHUZAC, B. First record of *Lingula* (Brachiopoda) from the Miocene of France, with diagnoses of *L. dregeri*. **Comptes-Rendus Palevol**, Paris, v. 6, p. 261-267, 2007.

GAUGRIS, K.A.; GRAHN, Y. New chitinozoan species from the Devonian of the Paraná Basin, south Brazil, and their biostratigraphic significance. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 43, n. 2, p. 293-310, 2006.

GRAHN, Y.; PEREIRA, E.; BERGAMASCHI, S. Silurian and Lower Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. **Palynology**, Dallas, v. 24, p.143-172, 2000.

HALL, J. Notes on some new or imperfectly known forms among the Brachiopoda, etc. **Annual Report of the New York State Cabinet of Natural History**, New York, v.23, p.244-247, pl. 13, 1871

HALL, J. Palaeontology of New York. Part I. Introduction to study of Genera of Paleozoic Brachiopods. vol. 8. **New York State Geological Survey**, Albany, New York, 1892.

HAMMOND, L.S; POINER, I.R. Genetic structure of the populations of the living fossil brachiopod *Lingula* from Queensland, Australia. **Lethaia**, Oslo, vol.17, p. 139-143, 1984.

HATSCHEK, B. Lehrbuch der Zoologie, eine morphologische Übersicht des Thierreiches zur Einführung in das Studium dieser Wissenschaft. 1. Lieferung, p. 1–144, Gustav Fischer, Iena, 1888.

HOLMER, L.E.; BENGSTON, P. The first occurrence of a lingulid brachiopod from the Cretaceous of Sergipe, Brazil, with a restudy of '*Lingula*' *bagualensis* Wilckens, 1905 from Southern Patagonia. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 83, p.255-266, 2009.

HOLMER, L.E.; POPOV, L.E. Class Lingulata. In: KAESLER, R. L., (Ed.), **Treatise on Invertebrate Paleontology**, Part H, Brachiopoda (revised), Linguliformea, Craniiformea and Rhynchonelliformea (part): Geological Society of America and University of Kansas. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas, v. 2, 2000, p. 30-146.

HOLMER, L.E.; POPOV, L.E.; KONEVA, S.P.; RONG, J.Y. Early Cambrian *Lingulellotreta* (Lingulata, Brachiopoda) from South Kazakhstan (Malyi Karatau Range) and South China (Eastern Yunnan). **Journal of Palaeontology**, Dayton, Ohio, v. 71, p.577-584, 1997.

HORI, R.S.; CAMPBELL, H.J. *Lingularia* sp. (Brachiopoda) from Middle Triassic bedded chert in Shikoku, **Journal of the Geological Society of Japan**, Japan, v. 110, n. 12, p. 758-764, 2004.

KOWALEWSKI, M. Taphonomy of a living fossil: The Lingulide Brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico. **Palaïos**, Tulsa, v. 11, p. 244-265, 1996.

MÁRQUEZ-ÁLIAGA, A.; EMIG, C.C.; LÓPEZ-GÓMEZ, J. Triassic *Lingularia* (Brachiopoda) from Moya (SE Iberian Ranges, Spain). In: XXIIIa Jornadas de Paleontología, Caravaca de la Cruz, Murcia, 2007. **Resúmen...**Caravaca de la Cruz, Murcia: 2007, 2 p.

MENDES, J.C. **Paleontologia Básica** (second edition). São Paulo: EDUSP, 1988.

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

MILANI, E.J.; FRANÇA, A.B.; SCHNEIDER, R.L. Bacia do Paraná. **Boletim Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 8, p. 69-82, 1994.

PENG Y.; SHI G.R. New Early Triassic Lingulidae (Brachiopoda) genera and species from South China. **Alcheringa**, Sidney, v. 32, n. 2, p. 149-170, 2008.

QUADROS, R. **Paleontologia dos Brachiopoda** – Lingulida, Strophomenida, Spiriferida, Terebratulida – Devonianos, da Serra de Atimã e Arredores, Mato Grosso – Brasil. 1987, 73 pgs. Thesis (Geosciences Doctorate), Geosciences Institute, Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1987.

SMIRNOVA, T.N.; USHATINSKAYA, G.T. New lingulids (Brachiopoda) from the Lower Cretaceous of European Russia, with notes in the microstructure of their shells. **Paleontological Journal**, Moscow, v. 35, p. 387-395, 2001.

WILLIAMS, A.; CUSACK, M. Lingulid shell mediation in clay formation. **Lethaia**, Oslo. v. 29, 349-360, 1997.

ZABINI, C. **Lingulídeos da Sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Região dos Campos Gerais, Brasil: Revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonômica básica**. 2007, 130 pgs., 2 volumes. Masters (Dissertation), Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

ZABINI, C.; BOSETTI, E. P.; HOLZ, M. Lingulid taphofacies from the Devonian succession, Paraná Basin, Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 292, p. 44-56, 2010.

ZABINI, C.; BOSETTI, E.P.; HORODYSKI, R.S.; MATSUMURA, W.M.K. Lingulídeos: revisão dos conceitos morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivos, paleo-ecológicos e a importância do grupo no Devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil. **Terr@Plural**, Ponta Grossa, v. 1, n. 1, p. 123-141, 2007.

ZHANG, Z.; ROBSON, S.P.; EMIG, C.C.; SHU, D. Early Cambrian radiation of brachiopods: a perspective from South China. **Gondwana research**, Japan, v. 14, p. 241-254, 2008.

ZHANG, Z.; SHU, D.; HAN, J.; LIU, J. Morpho-anatomical differences of the Early Cambrian Chengjiang and Recent lingulids and their implications. **Acta Zoologica**, *s.l.*, v. 86, p. 277-288, 2005.

ZHANG, Z.; SHU, D.; HAN, J.; LIU, J. New data on rare Chengjiang (Lower Cambrian, South China) linguloid brachiopod *Xianshanella haikouensis*. **Journal of Paleontology**, Dayton, Ohio, v. 80, p. 203-211, 2006.

ZHANG, Z.; HAN, J.; ZHANG, X.; LIU, J.; SHU, D. Pediculate brachiopod *Diandongia pista* from the Lower Cambrian of South China. **Acta Geologica Sinica** (English edition), China, v. 77, p. 288-293, 2003.

ZHANG, Z.; HAN, J.; ZHANG, X.; LIU, J.; SHU, D. Soft-tissue preservation in the Lower Cambrian linguloid brachiopod from South China. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warszawa, v. 49, p. 259-266, 2004.

ZHANG, Z.; LI, G.; EMIG, C.C.; HAN, J.; HOLMER, L.E.; SHU, D. Architecture and function of the lophophore in the problematic brachiopod *Heliomedusa orientalis* (Early Cambrian, South China). **Geobios**, Lyon 42:649-661, 2009.

ZABINI, C. BOSETTI, E.P., EMIG, C.C. – Figure captions.

Figure 1. Location of the Paraná Basin and Paraná State, Brazil.

Figure 2. Location of the outcrops in the Devonian of the Paraná Basin, Ponta Grossa Formation.

Figure 3. Facsimile of Clarke's (1913) plate. 1, 2 *Lingula scalprum*; 3 to 7 *Lingula lepta*; 8 to 9 *Lingula keideli*; 11, 12 *Lingula lamella*; 13, 14 *Lingula subpunctata*.

Figure 4. Specimens figuring the two species proposed by Bosetti (1989); A- *Lingula lilliata*, B- close in the muscle scar; C, D *Lingula sagitalis*, with a “v” in their center.

Figure 5. Taxonomic chart.

Figure 6. Devonian lingulids from the Paraná Basin showing the “v” structure that Bosetti (1989) called the median lateral adductor muscle scar. Scale = 1 cm.

Figure 7. Samples **A**) MPI-4312 and **B**) MPI-4213 and their outlines with the pedicular nerve impression. Scale = 0.5 cm.

Figure 8. Sample MPI-4233 showing a probable impression of the posterior adductor (detached). Scale bar = 1 cm.

Figure 9. **A** and **B** showing a true median ridge, probably formed as a response to muscle pressure on the thin valve; **C** and **D** structures formed by compression without breakage. Scale = 1 cm.

Figure 10. Photographs of lingulid shells; **A**) sample MPI-4166 and **B**) sample MPI-4153; **C** and **D** are their respective outlines. Scale = 0.5cm.

Figure 11. Photographs of the samples analyzed in three different museums, showing the “V” structure preserved. **A**) *Lingula adamsi* USNM 334746; **B**) *L. eriensis* USNM180627; **C**) *L. eriensis* USNM180626; **D**) *L. aff. bisulcata* NMNH 71845; **E**) *L. complanata* without number NMNH; **F**) *L. complanata* without number NMNH; **G**) *L. paraletus* NMNH 12142; **H**) *L. rectilateralis* NMNH 71846; **I**) *L. maida* AMNH 5126; **J**) *L. manni* AMNH 36772; **K**) *L. oblonga* AMNH 29932; **L**) *L. cuneata* AMNH 31202; **M**) *L. rectilatera* AMNH 33175; **N**) *L. oblonga* NYSM without number; and **O**) *L. punctata* NYSM 1496. Scale = 1 cm.

Figure 12. It is complimentary to figure 11. It shows the shells outlines and the V-shaped structure in specimens from various collections.

Table 1. Species analyzed during the visit to Museums. Columns with information obtained from the labels found within the fossils: catalogue number, species, and author/year.

Table 2. Species recently described or that had their first diagnoses recently redescribed; all using valuable taxonomic characters, as proposed by Biernat & Emig (1993) and Emig (2003). An emended diagnosis is given in Emig (2003) for *Lingula*, *Glottidia*, *Lingularia* and the Family Lingulidae.

Table 3. Range and mean values of length (L) and width (H) of *Lingularia* species. Data obtained from Márquez-Aliaga *et al.* (1999) and Smirnova and Uschatinskaya (2001). *L.cf* refers to our specimens. n= number of individuals.* correspond only to ventral valves.

FIGURE 1



FIGURE 2

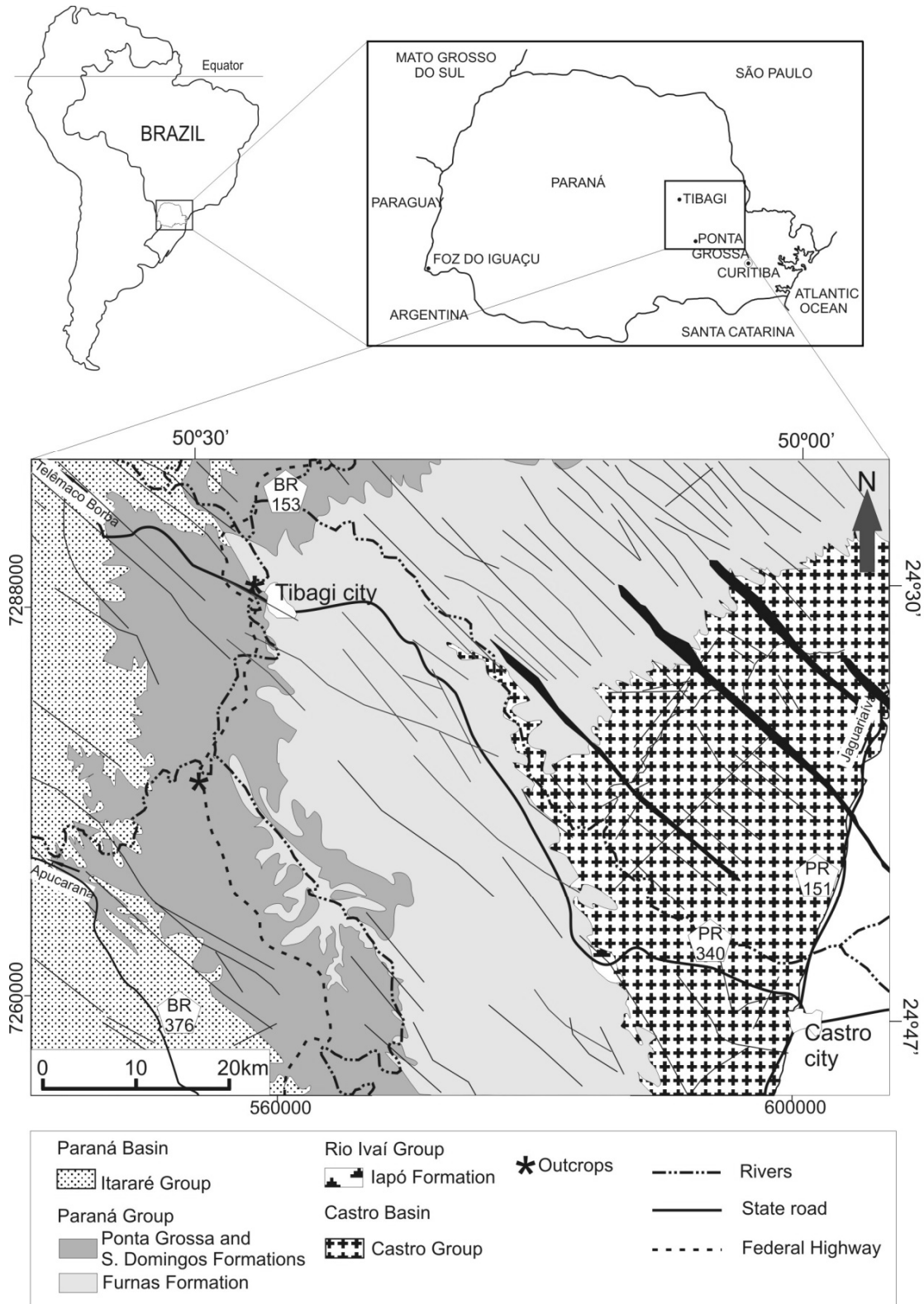


FIGURE 3

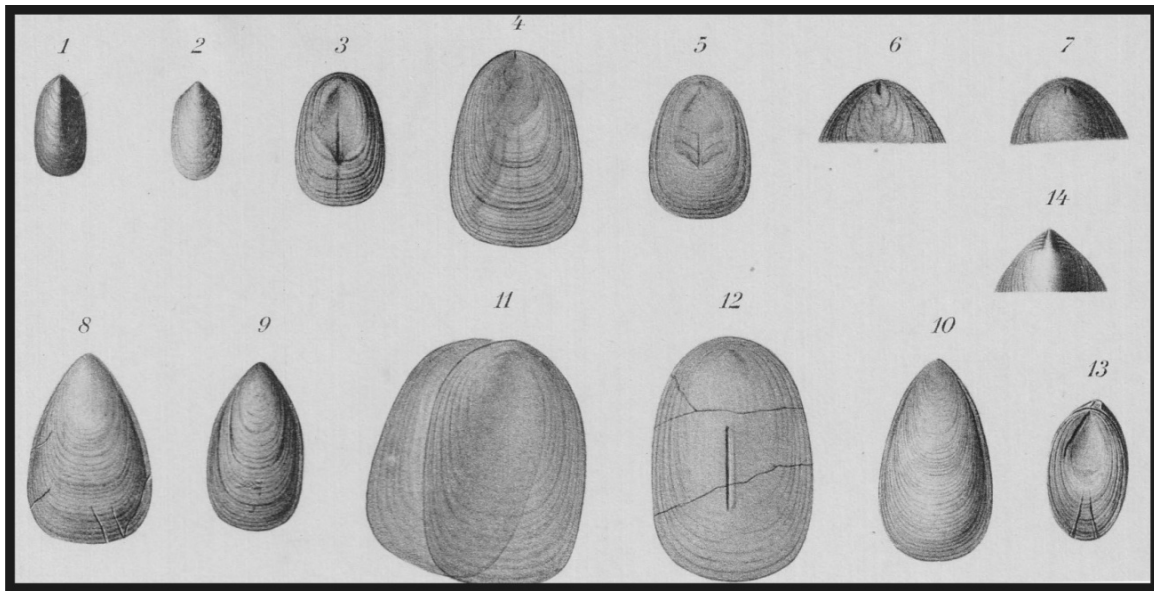


FIGURE 4

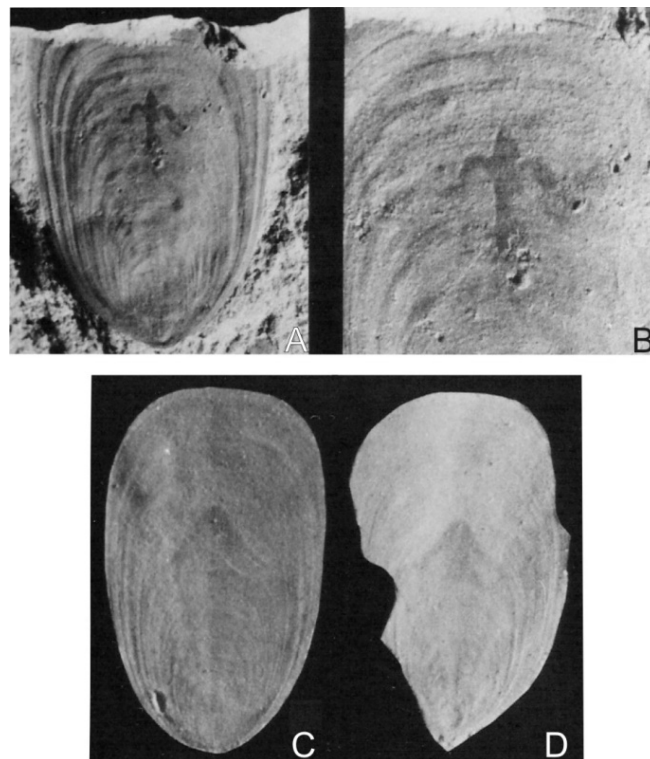


FIGURE 5

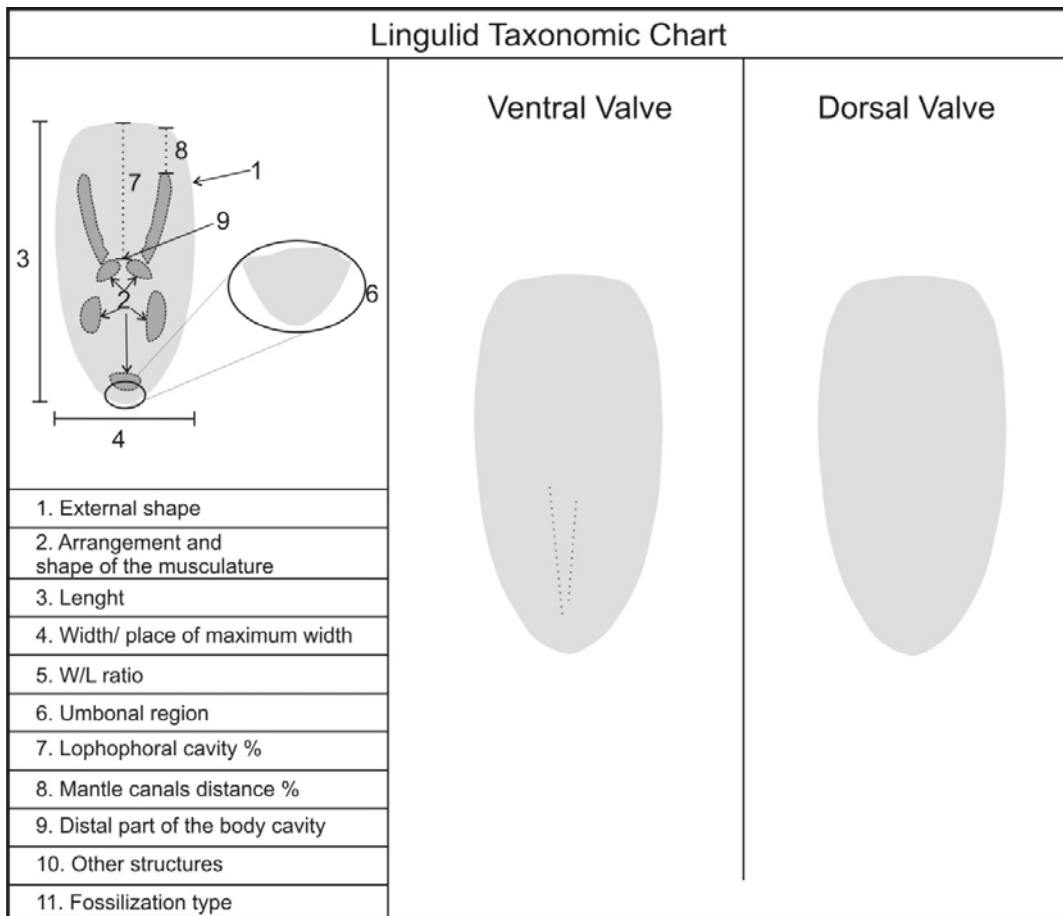


FIGURE 6



FIGURE 7

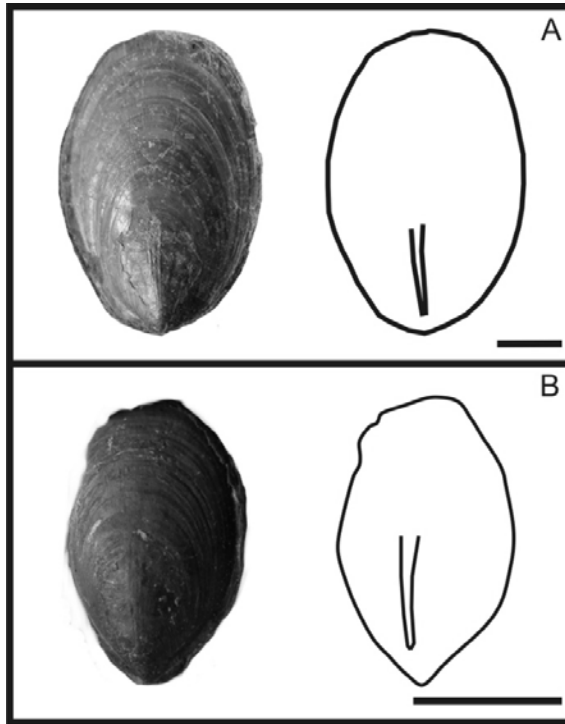


FIGURE 8



FIGURE 9

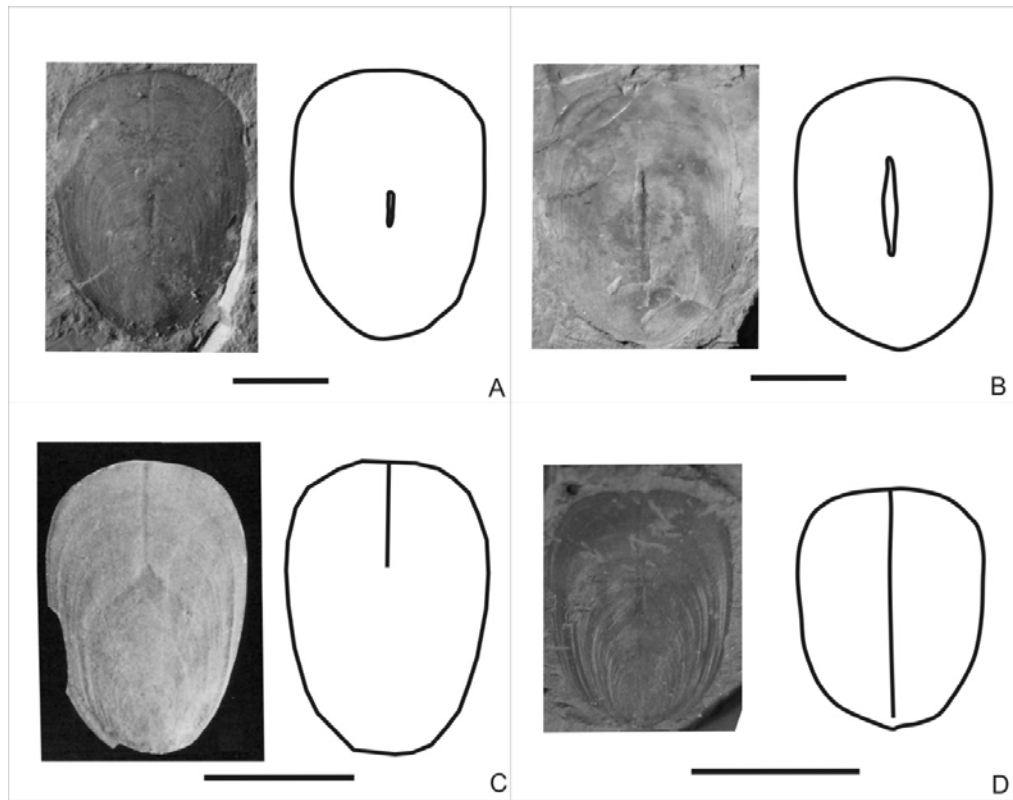


FIGURE 10

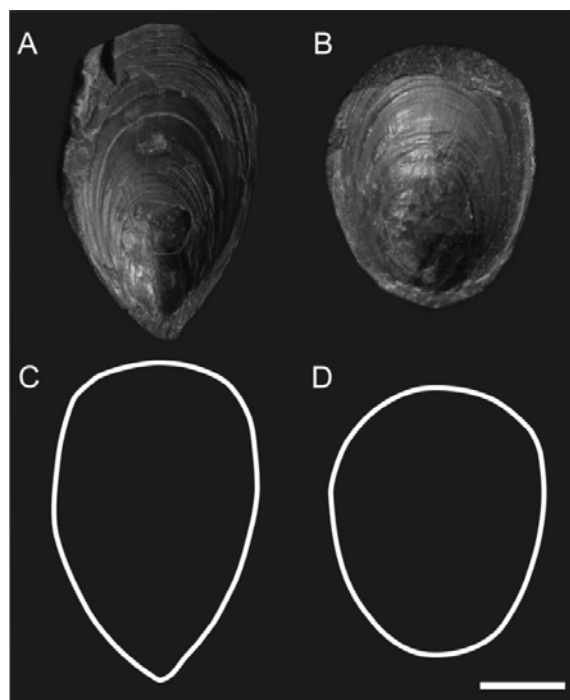


FIGURE 11

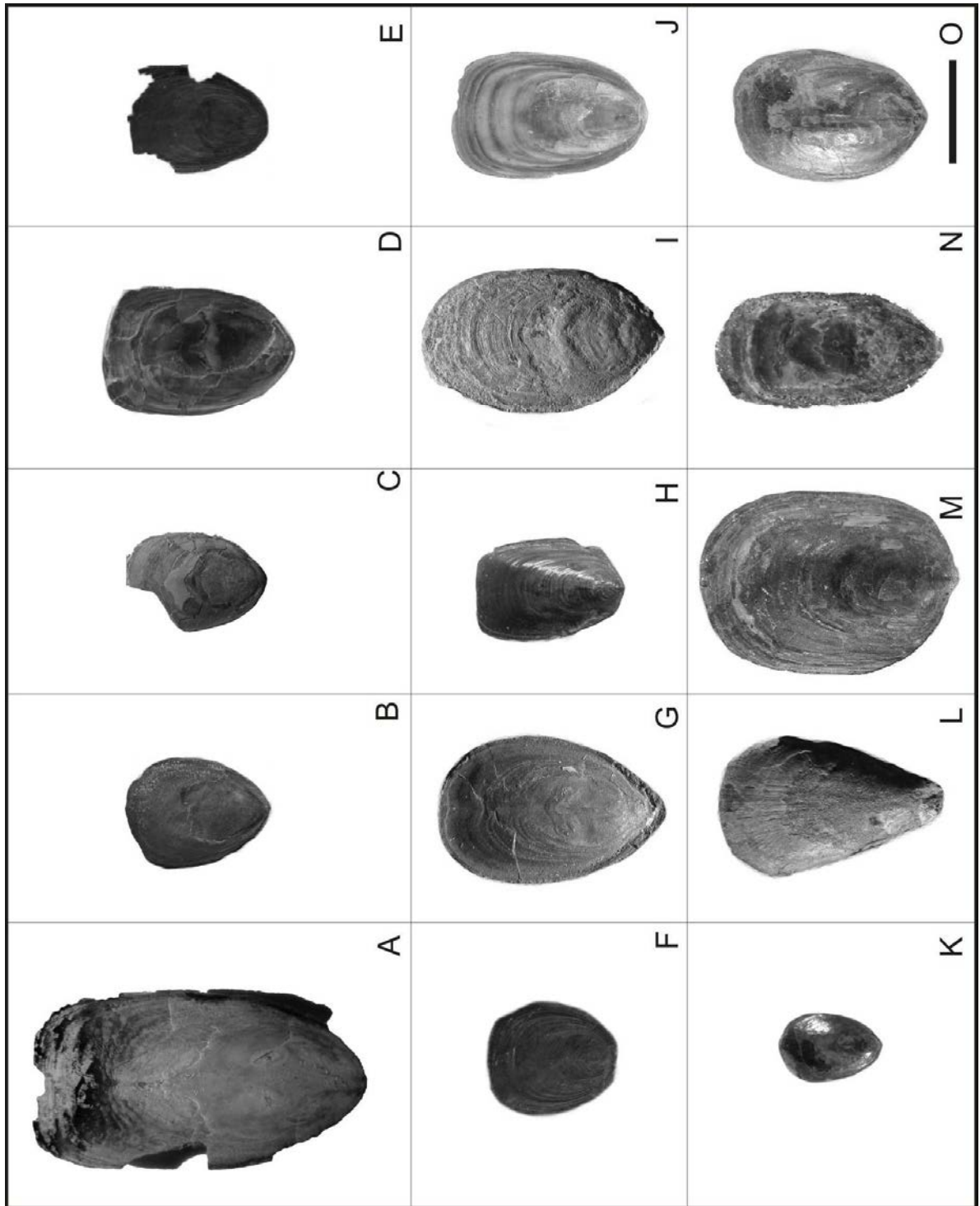


FIGURE 12

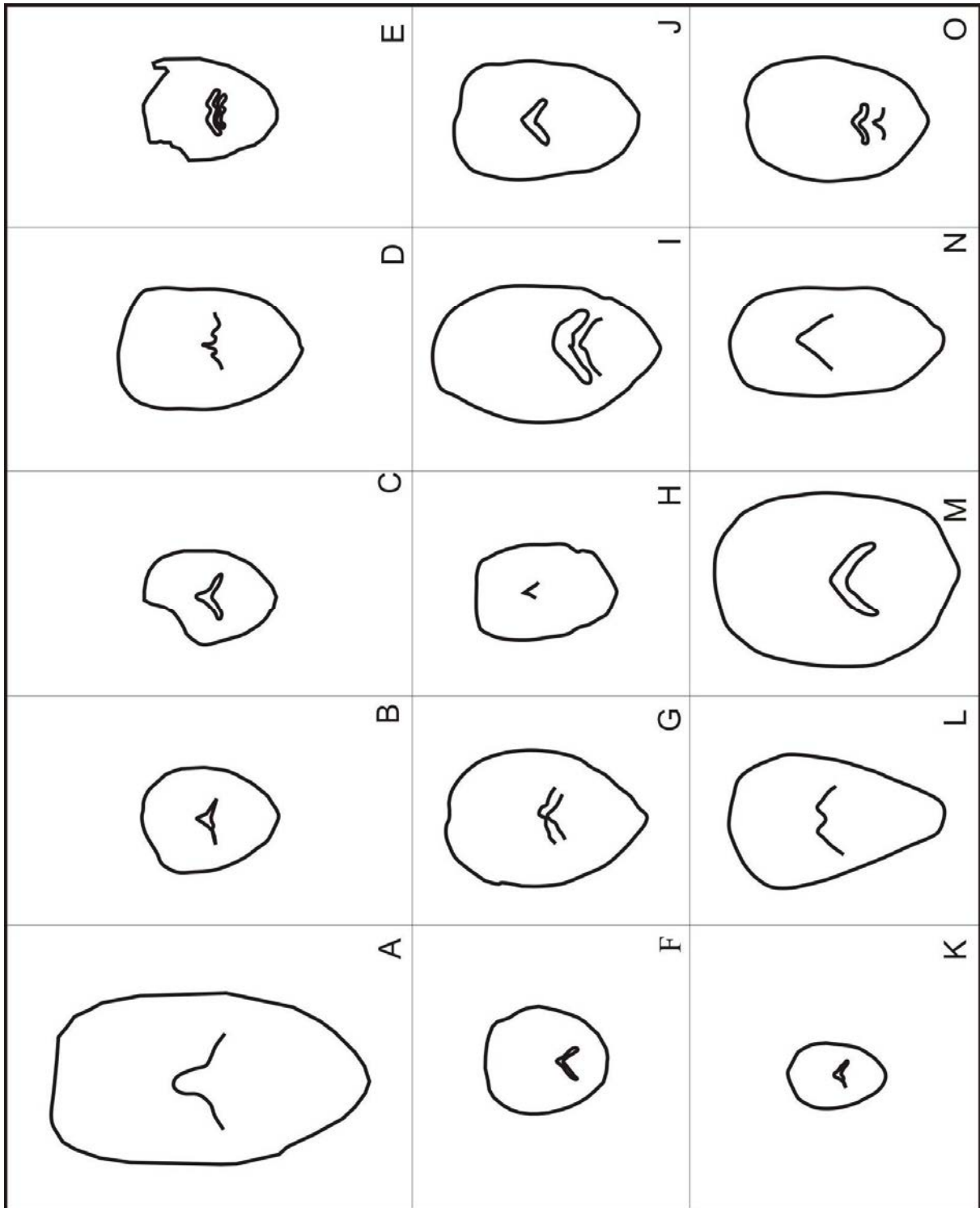


TABLE 1

American Museum of Natural History - AMNH		
Catalogue number	Species	Author/year
29746	<i>Lingula riciniiformis</i>	Hall, 1847
29932	<i>Lingula oblonga</i>	Conrad, 1839
29758	<i>Lingula aequalis</i>	Hall, 1847
	<i>Lingula quadrata</i>	Hall, 1847
29750	<i>Lingula obtusa</i>	Hall, 1847
31198	<i>Lingula lamellata</i>	Hall, 1852
1507	<i>Lingula taeniola</i>	Hall & Clarke, 1892
12141	<i>Lingula paracletus</i>	Hall & Clarke, 1892
31173	<i>Lingula cuneata</i>	Hall, 1852
31091	<i>Lingula oblata</i>	Hall, 1852
18520	<i>Lingula umbonata</i>	Morgan, 1924
18513	<i>Lingula batesvillae</i>	Morgan, 1924
33174	<i>Lingula rectilatera</i>	Hall, 1859
35206	<i>Lingula perlata</i>	Hall, 1859
9340	<i>Lingula subspatulata</i>	Hall & Meek, 1856
2405	<i>Lingula spatiosa</i>	Hall, 1859
33171	<i>Lingula centrilineata</i>	Hall, 1859
33172	<i>Lingula spathata</i>	Hall, 1859
39066	<i>Lingula aurora</i>	Hall, 1861
36541	<i>Lingula covingtonensis</i>	Hall+Whitfield, 1875
290	<i>Lingula mosia</i>	Hall, 1863
3030	<i>Lingula desiderata</i>	Hall, 1867
5132	<i>Lingula leana</i>	Hall, 1863
36774	<i>Lingula manni</i>	Hall, 1867
36778	<i>Lingula exilis</i>	Hall, 1867
36781	<i>Lingula ligea</i>	Hall, 1867
36788	<i>Lingula melie</i>	Hall, 1867
36783	<i>Lingula palaeformis</i>	Hall, 1860
5125	<i>Lingula densa</i>	Hall, 1863, 1867
36789	<i>Lingula cuyahoga</i>	Hall, 1863, 1867
5126	<i>Lingula maida</i>	Hall, 1867
New York State Museum - NYSM		
Catalogue number	Species	Author/year
39067	<i>Lingula winona</i>	Hall, 1863
1496	<i>Lingula punctata</i>	Hall, 1863
8321	<i>Lingula clarkei</i>	Flower, 1945
8324	<i>Lingula lepta</i>	Clarke, 1913

1512/13	<i>Lingula antiqua</i>	Hall, 1847
13722	<i>Lingula perovata</i>	Hall
e2957	<i>Lingula semina</i>	Ruedemann
National Museum of Natural History - NMNH Smithsonian Institution		
Catalogue number	Species	Author/year
71846	<i>Lingula rectilateralis</i>	Emmons
acc188637	<i>Lingula changi</i>	Hussey
45024	<i>Lingula philomela</i>	Billings
34420	<i>Lingula progne</i>	Billings
71872	<i>Lingula delia</i>	Hall
94520	<i>Lingula subalveata</i>	Kayser
	<i>Lingula complanata</i>	Williams
76709	<i>Lingula unguis</i>	Dall, 1920
13770	<i>Lingula whitey</i>	Walcott, 1884
24727	<i>Lingula beltrami</i>	Winchell+Schuchert, 1893
180579	<i>Lingula limatula</i>	Girty, 1939
180626	<i>Lingula eriensis</i>	Girty, 1939
334746	<i>Lingula adamsi</i>	Dall, 1920

TABLE 2

Family	Species	Last Diagnose Author/Year
Botsfordiidae	<i>Diandongia pista</i> Rong, 1974	Zhang <i>et al.</i> , 2003
Discinidae	<i>Heliomedusa orientata</i> Sun and Hou, 1987	Chen <i>et al.</i> 2007
Lingulellotretidae	<i>Lingulellotreta malongensis</i> Rong, 1974	Holmer <i>et al.</i> , 1997
Obolidae	<i>Schmiditites celatus</i> Volborth, 1869	Emig, 2006
Obolidae	<i>Obolus apollinis</i> Eichwald, 1829	Emig, 2002
Obolidae	<i>Longtancunella chengjiangensis</i> Hou, Bergstrom, Wang, Feng, and Chen, 1999	Hou <i>et al.</i> , 2004
Obolidae	<i>Xianshanella haikouensis</i>	Zhang and Han, 2004
Lingulidae	<i>Dignomia munsterii</i> D'Orbigny, 1842	Emig and Herrera 2006
Lingulidae	<i>Lingula anatina</i> Lamarck, 1801	Emig, 1982
Lingulidae	<i>Lingula rostrum</i> Shaw, 1798	Emig, 1982
Lingulidae	<i>Lingula reevii</i> Davidson, 1880	Emig, 1982
Lingulidae	<i>Lingula translucida</i> Dall, 1921	Emig, 1982
Lingulidae	<i>Lingula parva</i> Smith, 1871	Emig, 1982

Lingulidae	<i>Lingula tumidula</i> Reeve, 1841	Emig, 1982
Lingulidae	<i>Lingula adamsi</i> Dall, 1873	Emig, 1982
Lingulidae	<i>Lingula dregeri</i> Andreae, 1893	Emig <i>et al.</i> , 2007
Lingulidae	<i>Glottidia albida</i> Hinds, 1841	Emig, 1983
Lingulidae	<i>Glottidia pyramidata</i> Stimpson, 1860	Emig, 1983
Lingulidae	<i>Glottidia audebarti</i> Broderip, 1835	Emig and Vargas, 1990
Lingulidae	<i>Glottidia palmeri</i> Dall, 1871	Emig, 1983
Lingulidae	<i>Glottidia antarctica</i> Buckman, 1910	Emig and Bitner, 2005
Lingulidae	<i>Lingularia similis</i>	Biernat and Emig, 1993
Lingulidae	<i>Lingularia siberica</i>	Biernat and Emig, 1993
Lingulidae	<i>Lingularia smirnovae</i>	Biernat and Emig, 1993
Lingulidae	<i>Lingularia michailovae</i>	Smirnovae and Ushantinskaya, 2001
Lingulidae	<i>Credolingula olferievi</i>	Smirnovae and Ushantinskaya, 2001
Lingulidae	<i>Credolingula subtruncata</i>	Smirnovae and Ushantinskaya, 2001
Lingulidae	<i>Sinolingularia huananensis</i>	Peng and Shi, 2008
Lingulidae	<i>Sinolingularia yini</i>	Peng and Shi, 2008
Lingulidae	<i>Sinoglottidia archbold</i>	Peng and Shi, 2008
Lingulidae	<i>Argentiella stappenbecki</i>	Archbold, Cisterna and Sterren, 2005
Lingulidae	<i>Lingularia? notialis</i>	Holmer and Bengston, 2009

TABLE 3

Species	n	L range	L mean	W range	W mean
<i>Lingularia cf. smirnovae</i>	43	5.7-15.4	10.5	4.0-10.2	7.2
<i>Lingularia smirnovae</i>	17	11.4-23.3	15.9	6.1-12.0	8.1
<i>Lingularia similis</i>	66	7.9-29.2	22.1	4.5-19.0	13.7
<i>Lingularia siberica</i>	9	4.3-8.5	7.3	2.3-4.4	3.6
<i>Lingularia michailovae</i> *	5	2.64-3.36	2.9	1.32-1.65	1.5
Genus <i>Lingularia</i>	139	4.3-29.2	16.5	2.3-19.0	10.1
<i>L.cf</i>	51	4.0-19.0	11.9	2.0-13.0	8.1

CAPÍTULO 6

Discussão

Conclusões

6. *CAPÍTULO 6. Discussão e Conclusões*

6.1. *Discussão*

Este último capítulo da tese reúne as principais conclusões obtidas durante a execução deste projeto, com suas principais aplicações, e apresenta também, em alguns momentos, discussões sobre objetivos propostos e que não foram alcançados, *i.e.* aquelas hipóteses de trabalho que necessitam de mais pesquisa/tempo para que resultados relevantes sejam obtidos.

Conforme apresentado nos capítulos e seções anteriores, diversos aspectos tafonômicos, taxonômicos, paleoecológicos e de estratigrafia de sequências foram levantados durante a realização da pesquisa desta tese. No que tange a análise tafonômica dos lingulídeos, foi possível notar três aspectos básicos, inter-relacionados: (a) grande parte dos modelos e padrões tafonômicos estabelecidos e bem estudados não são aplicáveis à tafonomia de lingulídeos, essencialmente por sua biologia singular; (b) os estudos tafonômicos atualísticos com lingulídeos fornecem resultados que, se comparados ao registro fóssil, muitas vezes coincidem com os dados do Cenozóico, mas não do Paleozóico; (c) isso posto, pode-se dizer que são escassos os dados tafonômicos e suas aplicações, quando se trata de lingulídeos paleozóicos. Dessa forma, as seguintes questões foram levantadas e suas respostas encontram-se ao longo do texto que as segue:

(1) Os princípios atualistas podem ser utilizados na interpretação de registros paleozóicos, no caso do registro dos lingulídeos?

(2) Teria a preferência ecológica de tais animais sido diferente daquela encontrada atualmente? Caso seja estabelecido que não há motivos para se diferenciar as preferências ecológicas,

(3) Porque os lingulídeos atuais não são preservados (somente em *lagerstätten*) e os paleozóicos preservam até fragmentos?

(4) Quais fatores influenciam a diferença apresentada nos registros?

(5) Este diferencial dos lingulídeos paleozóicos (seja produto de um fator intrínseco ou extrínseco), os tornariam indicadores de condições especiais?

(6) É possível a criação de um modelo tafonômico, e/ou tafofácies de lingulídeos para o Devoniano da Bacia do Paraná?

(7) Seria possível grande mistura-temporal nos depósitos de lingulídeos?

(8) Estes animais são preservados somente em depósitos de *obrution*?

(9) Identificar e interpretar interações ecológica, e suas implicações;

O tempo envolvido na preservação, a preservação preferencial por motivos como o diferencial de suas carapaças quitinofosfáticas (em contraposição à maioria carbonática), sua distribuição espacial na forma de *patches*, a preferência a determinados tipos de substrato ou determinados ambientes, entre outros fatores, (10) quais seriam os responsáveis pela abundante presença de lingulídeos em determinados afloramentos, e sua ausência em outros, nos quais o restante da macrofauna devoniana paranaense ocorre?

(11) Existem diferentes modos de ocorrência de lingulídeos entre as sequências devonianas?

(12) Como a diagênese afeta o registro dos lingulídeos nas diferentes sequências?

(13) Existe mais de um gênero ou mais de uma espécie dentre os lingulídeos estudados?

6.1.1. Geologia da área

Em relação aos afloramentos prospectados na presente tese aqueles relatados no capítulo 2, como sendo da coleção de Bosetti (1989), não foram alvo de coletas recentes; isso significa dizer que os afloramentos da cidade de Ponta Grossa denominados Vila Vilela, Olarias, Monteiro lobato, Pilão de pedra, Cerâmica sul Brasil, Santa Paula, Vila Borato e Viaduto não foram prospectados; somente material já coletado por Bosetti (1989) é que foi analisado. Já nos outros 32 afloramentos foram realizadas coletas durante a execução da presente tese.

Ainda em conformidade aos afloramentos destacam-se algumas mudanças em relação as suas idades, novidades estas que foram pesquisadas e/ou publicadas durante a execução da presente tese. Portanto, a figura 3 do capítulo 3 (pág. 125), que apresenta as correlações estratigráficas de alguns dos afloramentos abordados,

e que havia sido construído por empilhamento estratigráfico, sofreu alterações com novos dados (GRAHN *et al.*, 2010; GRAHN informação verbal, 2010)(QUADRO 3).

Além das alterações nas datações dos afloramentos pode-se notar que diversos arcabouços estratigráficos foram utilizados nos diferentes artigos que compõem o corpo principal da tese. Lange e Petri (1967) no primeiro artigo, Bergamaschi (1999) e Bergamaschi e Pereira (2001) no segundo, com base nos dados propostos por Bergamaschi (1999), outro arcabouço, baseado na estratigrafia de sequências e na análise tafonômica, foi proposto, e por último, no último artigo (Cap. 5), o arcabouço bioestratigráfico de Grahn *et al.* (2000), Gaugris e Grahn (2006) foi utilizado conforme apresentado também no início desta tese. Essas mudanças refletem não somente o avanço dos conhecimentos estratigráficos e paleontológicos da região conforme a elaboração desta tese, como também é justificada pelas diferentes abordagens de cada artigo. O primeiro artigo utiliza-se da nomenclatura litoestratigráfica clássica da região, uma vez que tem como objetivo fundamental fornecer uma revisão sobre os conceitos biológicos e ecológicos dos lingulídeos; o segundo artigo se utiliza da correlação estratigráfica e do arcabouço de Bergamaschi (1999) já estabelecido para propor os ambientes deposicionais e correlacioná-los aos estratos de sistemas. Já o terceiro artigo fornece uma nova interpretação estratigráfica para a porção basal e média do corredor de afloramentos da PR-340, baseando-se também em dados tafonômicos; é o mais inovador dos artigos no sentido do arcabouço utilizado. Já o último artigo, com enfoque taxonômico, se utiliza dos dados mais recentes de Grahn *et al.* (2000), Gaugris e Grahn (2006) na denominação dos estratos da região. O estabelecimento das idades dos estratos vem a colaborar na definição da ordem e duração dos eventos preservados.

6.1.2. Tafonomia

Uma das principais perguntas levantadas durante a execução deste projeto foi se a utilização de dados atualistas da tafonomia de lingulídeos pode ser feita para interpretações de lingulídeos paleozóicos. E, aparentemente, a resposta é positiva. Isso significa que o estudo de lingulídeos de uma sucessão tem suas vantagens, uma vez que a tafonomia de seus pares recentes pode ajudar nas interpretações do passado. Assim, além dos moluscos, maiores alvos dos estudos e modelos tafonômicos já

publicados, os lingulídeos tem sido também alvo de uma quantidade relativamente alta de estudos tafonômicos, biológicos, ambientais, mineralógicos, entre outros.

Além da possibilidade de se comparar dados atuais com os obtidos no registro os lingulídeos refletem ecologia, biologia e mineralogia da concha diferenciados; tais peculiaridades resultam em diferentes respostas aos agentes pós-*mortem*, ajudando a elucidar processos ambientais e tafonômicos que levaram à formação das unidades fossilíferas estudadas. Porém, apesar das diferenças dos lingulídeos quando comparados aos outros braquiópodes, e das vantagens em seu estudo tafonômico, conforme já explicado anteriormente, existem alguns dados tafonômicos comuns e bastante utilizados que dificilmente podem ser “resgatados” dos dados obtidos para lingulídeos. Dentre eles estão diferenciação das valvas ventral e dorsal, grau de articulação da valvas, convexidade, concavidade em relação ao plano de acamamento. Tais dados, se pudessem ser obtidos, poderiam fornecer maior acuidade nas interpretações tafonômicas.

Com a análise de litologias, estruturas sedimentares, tafonomia, e estratigrafia de sequências, foi possível montar um modelo das formas de ocorrência dos lingulídeos ao longo de um perfil batimétrico, além de duas tafofácies principais de lingulídeos, conforme descrito a seguir; a tafofácies 1 representa valvas de lingulídeos desarticuladas, inteiras ou fragmentadas, ocorrendo da parte distal do *shoreface* e, principalmente, ao longo do *offshore* transicional. Não há seleção de valvas por tamanho neste gradiente, porém o que se verifica é que os tamanhos dos fragmentos de valvas de lingulídeos são menores na porção distal do *offshore* transicional (logo acima ou abaixo do nível de base de ondas de tempestade). Valvas de lingulídeos orientados na forma de cordas e rosetas são também encontrados preferencialmente na porção distal do *offshore* transicional; esta orientação é explicada pela ação de correntes de turbidez formadas por lama e areia fina; a movimentação desta corrente vai inicialmente perdendo sua porção de areia e permanecendo com a lama; com isso os sedimentos finos vão formando uma pluma mais leve e que flutua. Parte da corrente sobe, num processo chamado de flutuação reversa (*bouyancy reversal*) e vai perdendo energia até parar; sugere-se que este processo forneça energia suficiente capaz de reorientar as valvas que ali se encontram. Além de valvas concordantes ao plano de acamamento, também são encontradas, em menor número, valvas perpendiculares ao sedimento.

É, porém, na tafofácies 2 que maior número de valvas em posição de vida são descritas. Esta tafofácies é subdividida em duas: Tf2a – com lingulídeos em posição

de vida, preservados como moldes ou impressões, em porções do *foreshore* ou do *shoreface*; Tf2b – com lingulídeos em posição de vida preservados em concreções, associados a valvas desarticuladas, em porções do *offshore*, abaixo do nível de base de ondas de tempestade.

Estas duas tafofácies fornecem uma visão diferenciada daquela fornecida pela literatura mais antiga (ANELLI *et al.*, 1997; NUNES, 1999; SIMÕES *et al.*, 1999a, 1999b); a presença de fragmentos de valvas de lingulídeos no registro da sucessão devoniana estudada era negligenciada. Os estudos tafonômicos prévios a Zabini (2007) relatavam tão somente a presença de *patches* de lingulídeos, provavelmente influenciados por poucos dados de campo e pelos dados atualistas que afirmavam serem raras as preservações de fragmentos de lingulídeos.

Pequeno número de valvas em posição de vida estão quase sempre associados ao grande número de valvas concordantes ao plano de acamamento; talvez estas valvas em posição de vida possam representar lingulídeos que chegaram vivos após algum transporte por corrente e que reescavaram o substrato para produzir um novo local de vida (conforme discutido também por ZONNEVELD; GREENE, 2010). Isso porque o número de valvas perpendiculares ao plano de acamamento em porções do *offshore* transicional não parece representar verdadeiros *patches* de lingulídeos. É difícil argumentar a favor de algum evento que tenha carregado estas valvas e que elas se estabilizaram perpendicularmente ao substrato, não representando posição de vida real. Por isso argumenta-se a favor daqueles lingulídeos perpendiculares como representantes de animais em vida, seja por motivos de correntes que o carregaram para fora de seus *patches* e posterior reescavação de seus *terriers*, seja por representarem animais viventes em populações localmente menos densas (uma vez que o habitat não é o preferencial). Atestando a favor deste argumento estão os lingulídeos encontrados em posição de vida associados as suas estruturas de escape (ZABINI *et al.*, 2009; ZABINI; BOSETTI, 2010) em sedimentos finos, e co-ocorrendo também com outros representantes da Província Malvinocáfrica; e aqueles lingulídeos preservados em posição de vida em concreções, e que ocorreram desta forma em 50% das amostras coletadas, representando sim um local de vida de uma população. Destaca-se que estudos atualistas já atestaram que os lingulídeos têm mecanismos para evitar a interrupção do fluxo de água em seu interior por efeito de obstrução da cavidade lofoforal por sedimentos finos (EMIG, 1983). A ocorrência em sedimentos lamosos é

portanto um diferencial dos lingulídeos paleozóicos, sendo que atualmente eles vivem em zonas intertidais, com sedimentos da classe areia com matriz argilosa.

As tafofácies aqui apresentadas não puderam ser comparadas com as propostas por Speyer e Brett (1988) uma vez que, no material analisado para a presente tese: não há fósseis com corrosão; o grau de desarticulação e fragmentação é sempre alto; a reorientação e a seleção são consideradas juntas no modelo de Speyer e Brett (1988), mas a reorientação está presente somente na parte distal do *offshore* transicional, e a seleção não foi detectada dentre as valvas de lingulídeos.

A presença de lingulídeos paleozóicos em ambientes totalmente marinhos já foi atestada por outros autores (RACKI, 1982, RACKI *et al.*, 1993), e é corroborada aqui pela sua ocorrência associada a outros animais reconhecidamente marinhos (como trilobites); portanto, a ocorrência de lingulídeos paleozóicos por si só não pode ser associada a ambientes marinhos marginais conforme diversas bibliografias mais antigas (conforme discutido também por Emig, 1997).

Segundo dados atualistas considera-se que os lingulídeos só são preservados em situações de sedimentação abrupta e elevada. Isso porque suas conchas organofosfáticas não resistem muito tempo na interface água-sedimento. Porém o registro paleozóico de lingulídeos contradiz estes argumentos, uma vez que é composto também por fragmentos de valvas de lingulídeos. Conforme exposto por Kowalewski (1996), a mais plausível explicação para esta diferença entre os registros (Paleozóico x pós-Paleozóico) seria a maior biomineralização das conchas dos lingulídeos paleozóicos. Porém, conforme publicado por Zabini *et al.* (2010), a espessura da concha dos lingulídeos devonianos não é maior que aquela de lingulídeos atuais. Por esta razão levantou-se a hipótese de que a química dos mares paleozóicos poderia ser diferenciada daquela dos mares atuais, favorecendo a preservação dos organismos quitinofosfáticos. De acordo com os dados obtidos as condições ambientais presentes numa situação de seção condensada, com baixa taxa de sedimentação, e longo tempo de exposição, preservam preferencialmente organismos quitinofosfáticos, com a destruição dos carbonáticos.

Infelizmente não foi possível realizar uma abordagem comparativa com dados (paleo)ambientais de outras bacias sedimentares, pois os artigos que abordam lingulídeos paleozóicos tem, em sua maioria, cunho taxonômico e dificilmente descrevem tipos de fossilização, espessura das valvas e ambiente de deposição.

Outro fator descoberto durante a realização deste projeto é que por mais que a espessura das valvas não seja diferente daquela de lingulídeos atuais, aparentemente as valvas dos lingulídeos devonianos são mais biomineralizadas que as atuais. Estes dados estão fornecidos no artigo em preparação anexo a esta tese (Anexo 1), e foram obtidos durante a realização do estágio sanduíche, sob supervisão do Prof. Dr. Michal Kowalewski. Os dados obtidos demonstraram a preservação da concha dos lingulídeos em concreções, e a análise de MEV com EDS permitiu averiguar os componentes químicos presentes nessas conchas. Apesar de ser ainda uma análise preliminar e semi-quantitativa, os dados obtidos para os fósseis devonianos demonstraram maior presença de fluorapatita quando comparados a exemplares recentes de *Glottidia* e especialmente de *Lingula*, que demonstrou ser fracamente mineralizada.

Além da química sedimentar do ambiente deposicional e diagenético, e da biomineralização das valvas de lingulídeos, outro aspecto interessante foi levantado durante a realização do estágio sanduíche. Amostras utilizadas na tese de doutorado da Dra. Susan Barbour Wood foram reanalisadas na busca por fragmentos quitinofosfáticos. Os resultados obtidos demonstraram que fragmentos de lingulídeos (no caso *Glottidia inexpectans* Olsson, 1914 e *Discradisca lugubris?* Conrad, 1834, de acordo com CAMPBELL *et al.*, 1997) facilmente reconhecíveis (*i.e.* restos de concha com umbo ou com septo, no caso de *Glottidia*, e com umbo e ornamentação bem definida da concha, no caso de *Discina*) estavam presentes em 66% das amostras (n=38) analisadas, e fragmentos quitinofosfáticos de reconhecimento mais difícil (fragmentos menores que pareciam ser de *Glottidia* ou de *Discina*, e que após análise em MEV com EDS apresentaram as mesmas microestruturas e composição química de conchas reconhecidamente dos dois gêneros citados) estavam presentes em 92% do total de amostras (n=38) analisadas. Estes números provavelmente significam que a presença de restos de lingulídeos em amostras Cenozóicas vêm sendo subestimadas nos trabalhos que publicam índices de diversidade; esse tendenciamento analítico é negativo para aqueles cientistas que utilizam as bases de dados paleontológicas e biológicas para compor suas teorias; e, neste caso, induz ao erro fornecendo diferenças quantitativas significativas entre os registros de lingulídeos paleozóico x cenozóico. Interpretações similares foram obtidas por Van Iten *et al.* (2006), para fragmentos de conulariídeos e outros restos fosfáticos do Ordoviciano de Iowa.

6.1.3. Interações ecológicas

Algumas valvas de lingúlídeos devonianos analisadas antes e durante a realização da presente pesquisa apresentaram perfurações circulares conforme Zabini *et al.* (2006a, 2006b). Estes estudos preliminares não puderam fornecer dados efetivos sobre a natureza das perfurações. A natureza predatória ou parasítica de perfurações é difícil de ser constatada, na maioria dos casos. Como os exemplares apresentaram uma variedade de formas de perfuração, em diferentes locais das valvas e em números bastante variados, a origem de tais perfurações permanece em discussão. Na tentativa de se aprofundar o conhecimento sobre tais perfurações alguns exemplares foram analisados com MEV-EDS para observação de microestruturas, conforme realizado por Schiffbauer *et al.* (2008). Porém não houve êxito nesta investigação. Aparentemente, mesmo valvas muito bem preservadas não apresentaram microestruturas que ajudem na identificação de seu produtor.

Mais exemplares ainda são necessários para que conclusões mais abrangentes possam ser alcançadas sobre o assunto.

6.1.4. Tipos de fossilização

Conforme listado dentre os objetivos da presente tese, algumas investigações a respeito dos tipos de fossilização dos lingúlídeos aqui estudados foram realizadas. Aparentemente, diferentes modos de fossilização ocorrem dentre os lingúlídeos fósseis da sucessão devoniana analisada. Até o momento pode-se diferenciar, com certeza, dois tipos principais: aqueles preservados em concreções, com seu formato original mantido, e que sofreram pouca mudança em sua estrutura química (conforme relatado no artigo anexo a esta tese - Anexo 1), e aqueles que sofreram mudança em seu formato original e que, conforme sugerem dados iniciais (ZABINI, 2007), sofreram transformações também em sua composição química. A bibliografia em geral, porém relata que os lingúlídeos são preservados como uma fina película composta por carbono.

As primeiras análises realizadas para testar a presença de C nas amostras de fósseis não foram conclusivas (ZABINI, 2007). Ainda é escassa a literatura que

aborda este tema, explicando diferentes técnicas analíticas da composição química de fósseis; os principais artigos encontrados, e que testam a presença da película de carbono em material fóssil foram realizados em fósseis do Folhelho de Burgess (ORR *et al.* 2002, 2009). Nestes artigos a principal dificuldade demonstrada foi detectar o carbono das amostras, uma vez que é um elemento químico de número atômico leve, o que dificulta a análise por MEV e EDS. Estranhamente, em nossas análises com MEV e EDS o carbono se fez quase sempre presente, tanto na rocha, quanto no fóssil, ou em pelo menos um deles numa mesma amostra. O fóssil corresponde normalmente a uma película muito fina sobre a rocha, então é difícil dizer se o feixe de elétrons do aparelho ultrapassa esta película e acaba por detectar carbono da rocha.

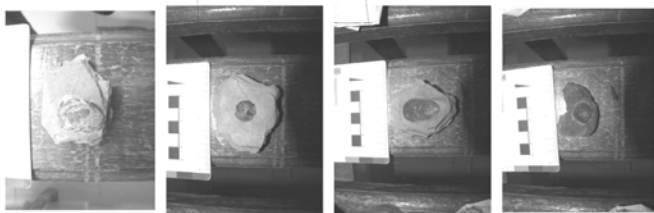
Utilizou-se ainda ataque por ácido fluorídrico nas rochas que continham fósseis de lingulídeos e estes foram cobertos por uma película de plástico. Após 23 horas em HF 40%, parte da rocha havia se dissolvido e a olho nú restavam alguns traços negros da película no plástico que encobria o fóssil, e que tinham resguardado o formato original do fóssil. Estes plásticos com os restos da película fóssil foram levados ao MEV com EDS (QUADRO 6); porém, novamente não se pode tirar grandes conclusões a respeito dos elementos obtidos na análise. O plástico é formado basicamente por carbono, e novamente, o erro da presença/ausência de carbono no fóssil (seria interferência da fita?) não pode ser constatado.

Outros métodos como fluorescência de raios-x e difração de raios-x exigem uma quantidade de fóssil pulverizado que exigiria a mistura de vários fósseis para uma única análise. Além disso é muito difícil a retirada do fóssil de sua rocha matriz sem que haja contaminação pelos elementos da rocha (e por esse motivo é que se optou por fazer as primeiras análises de MEV e EDS, em que não foi preciso retirá-lo de sua matriz).

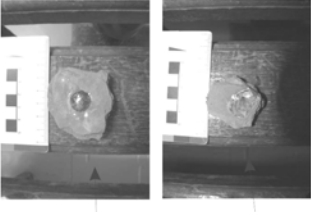
Pelos motivos expostos ainda não é possível afirmar se os fósseis de lingulídeos (não preservados em concreções) realmente representam películas carbonosas, ou se eles foram substituídos por minerais de Ferro, conforme levantado por Zabini (2007). É provável que análises de isótopos de C venham a ajudar a elucidar esta questão e constituem o próximo passo da investigação.

QUADRO 6. Mostra os processos pelos quais as amostras passaram para a obtenção de uma película supostamente formada por Carbono.


1 4 amostras foram selecionadas



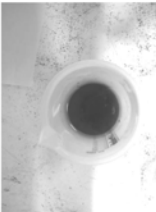
2 2 foram cobertas com plástico adesivo



3 Todas passaram 23 hs em HF 40%




Após este período algumas amostras ainda não haviam se dissolvido completamente.

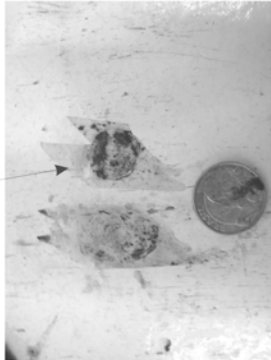


As que se dissolveram e que estavam sem o plástico eram muito escuras para se poder observar a permanência de algum "filme de carbono".

4 Após 23 hs em HF as amostras menores já haviam se dissolvido. Nas que tinham plástico, foi possível visualizar o formato geral do fóssil



Este plástico foi levado ao MEV com EDS



6.1.5. *Estratigrafia de seqüências*

No corredor de afloramentos que corresponde aos 80 m acima da seq. A de Bergamaschi e Pereira (2001), novo arcabouço de estratigrafia de seqüências foi proposto com base em um estudo detalhado das fácies, sistemas deposicionais e das assinaturas tafonômicas (quando possível a coleta de material fóssil). Este novo arcabouço fornece uma visão integradora da área, fornecendo a sucessão de eventos e suas implicações no registro dos fósseis ali preservados.

Conforme analisado no terceiro artigo (Capítulo 4) as assinaturas e biofábricas mostram correlação com os princípios gerais da estratigrafia de seqüências; suas ocorrências e diversidades parecem ser controladas pelos tratos de sistemas nos quais foram preservadas.

Não somente fatores tafonômicos mas também aqueles intrínsecos dos bioclastos governam a distribuição/preservação dos bioclastos no registro fóssil. A distribuição dos fósseis ao longo da sucessão devoniana variou pelo tempo decorrido e pelos ambientes deposicionais que foram preservados. Esta variação também é atribuída às distribuições preferenciais de cada *taxa*.

6.1.6. *Sistemática*

Talvez o ponto que tenha levantado mais debates durante a execução deste projeto seja a do desuso do gênero *Lingula*. Quer no sentido de que praticamente todos os artigos da presente tese tiveram que relatar, mesmo que em poucos parágrafos, o porquê da dúvida em relação ao gênero; quer no sentido de que apresentações realizadas durante o doutorado, ou mesmo em conversas informais, e que abordavam o tema, geraram discussões sobre o porquê mexer com algo que já está “pronto e definido” e que todos conhecem e sabem bem.

Durante a execução deste projeto outros artigos e dissertações foram publicados, em co-autoria com diversos autores, ou de autores que trabalham com o Devoniano, e muitas denominações para os lingúlídeos devonianos foram utilizadas (BOSETTI *et al.*, 2010a, 2010b, 2010c; HORODYSKI, 2010; MATSUMURA, 2010; ZABINI *et al.*, 2007, 2010). Isso ocorreu à medida que o conhecimento sobre a taxonomia do grupo ia se expandindo. Denominações como “lingúlídeo”, “lingúlídeo

indet.”, “lingulídeos infaunais”, “Lingulida spp”, “linguliformes” e até mesmo o gênero *Dignomia* foram utilizados. Esta variedade de nomes demonstra claramente o grande desconforto na denominação dos lingulídeos devonianos aqui estudados. Para evitar que diferentes denominações permaneçam na literatura especializada e para findar a confusão em relação à utilização do gênero *Lingula*, é que foi proposto o uso da nomenclatura aberta na denominação destes fósseis.

O objetivo da presente tese com esta mudança não foi somente a troca do gênero, mas sim expor os motivos que levaram ao fim do uso do gênero *Lingula* para o Devoniano da bacia do Paraná, e propor uma solução para essa discussão. Além disso seria um erro trabalhar com os lingulídeos e não apresentar nenhuma discussão a respeito da questão taxonômica, frente aos atuais avanços no assunto. Segundo Briggs *et al.* (1997) os dados fundamentais para qualquer investigação da evolução da vida na terra permanecem na sistemática; ainda segundo estes autores, sem a dinâmica da pesquisa morfológica e sistemática, os paleontólogos não podem confiar no rigor da base de dados que utilizam. Devido ao seu papel central, não há uma área da paleontologia na qual a sistemática não tenha impacto.

Sob este ponto de vista, por mais que a análise tafonômica (principal objeto de estudo desta tese) em si não exija uma correta identificação taxonômica, a sistemática, neste caso, demonstrou ser de importante valia; outros “lingulídeos” ocorrem nas mesmas camadas, e, ao menos na língua portuguesa, não é simples se referir a um só tipo ou a todos os diferentes tipos de lingulídeos ao mesmo tempo, sem a utilização de seus gêneros.

Como até o presente momento ainda não foram observados todos os caracteres diagnósticos necessários para uma identificação definitiva dos exemplares estudados. Justifica-se a proposição de uma sistemática em aberto, conforme exposto no Cap. 5 desta tese.

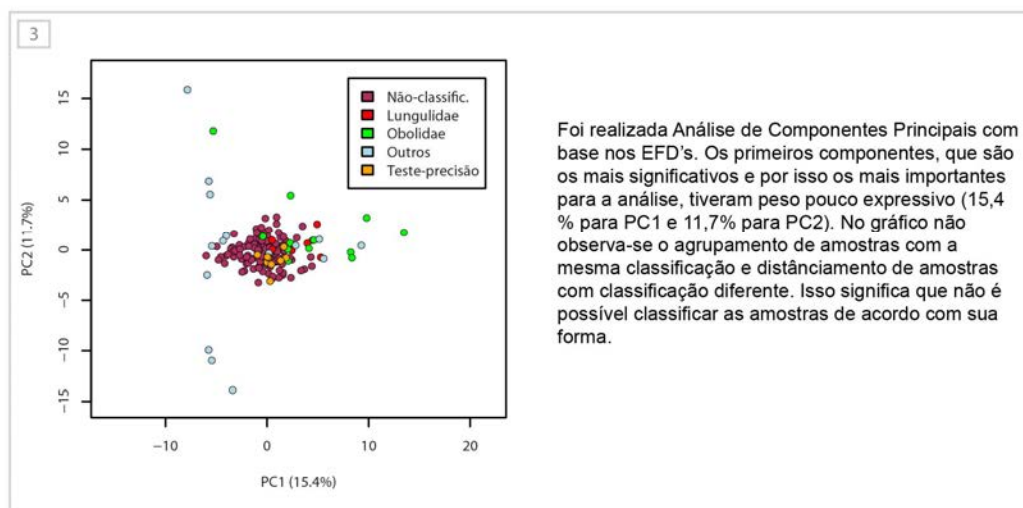
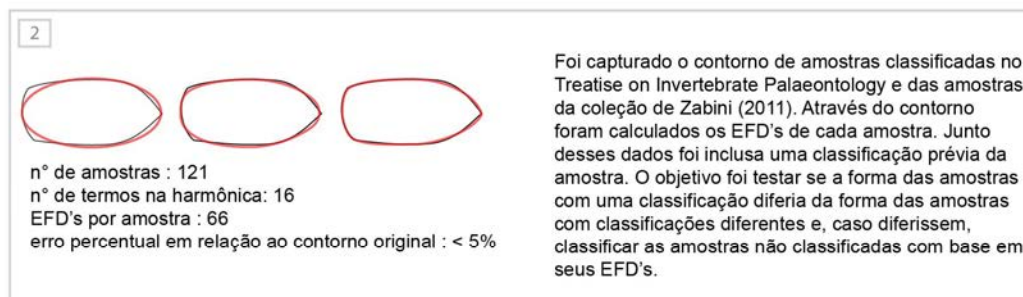
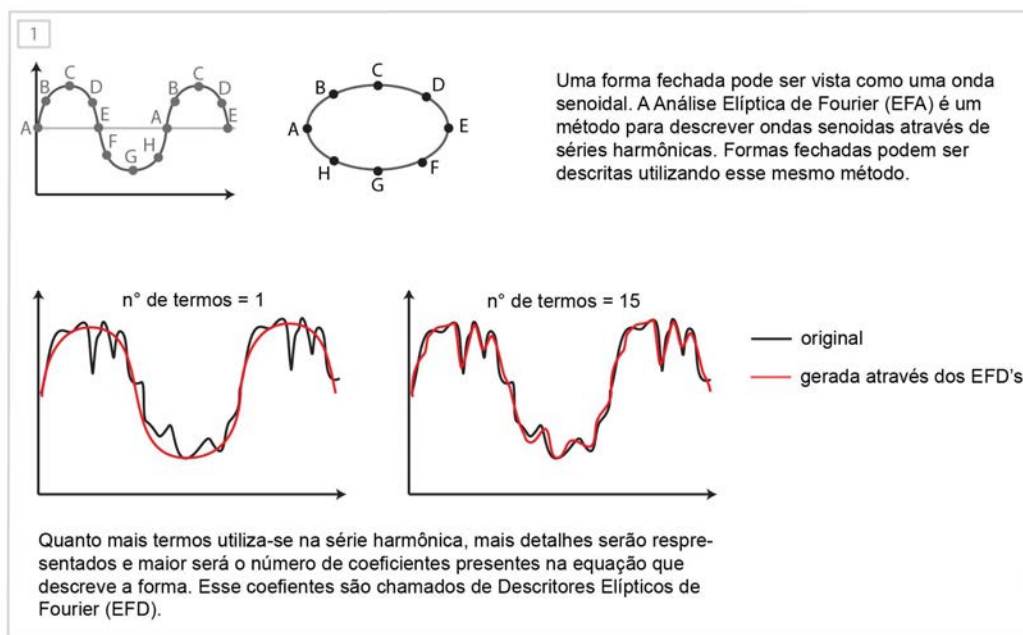
Também não foi possível separar os lingulídeos estudados, de forma segura, em duas famílias distintas, conforme sugerido por Emig (informação verbal, 2009/2010). Os lingulídeos aqui estudados se distinguem claramente em dois tipos distintos, de acordo com o formato de sua concha: lingulídeos ovais e lingulídeos com bico proeminente. Além de seus formatos de concha diferentes, não foi possível encontrar, até o momento, nenhuma outra característica que os distinguisse; aparentemente nem mesmo o hábito de vida difere. Ainda assim, com a possibilidade de separação dos fósseis em duas famílias (conforme sugerido por Emig –informação

verbal, 2009/2010, os ovais seriam *Obolidea* e os outros provavelmente *Lingulidea*), gêneros ou duas espécies, investiu-se na realização de cálculos estatísticos que, pelo método de Fourier, e análises de PCA (Principal Component Analysis) mostrariam se diferenças significativas entre dois ou mais grupos estariam presentes. Porém, não foi possível distinguir grupos morfológicos com os dados obtidos, conforme brevemente apresentado no QUADRO 7.

Caracteres antes considerados como diagnósticos, como a preservação da linha perimeal do músculo oblíquo-lateral-mediano (*sensu*: BOSETTI, 1989) foram reavaliados após a observação de outros espécimes de lingulídeos (diversas coleções foram analisadas, entre elas a coleção de Susan Barbour Wood, do Mioceno da Virgínia (EUA), e as coleções de paleontologia de invertebrados dos museus do Estado de Nova Iorque, Americano de História Natural e Nacional de História Natural). As observações sugeriram que a referida estrutura retrata um espessamento da concha na porção que divide a cavidade do corpo da cavidade do manto.

Conforme a bibliografia atual sobre o assunto (BIERNAT; EMIG, 1993; EMIG, 2003) o gênero *Lingularia* é proposto para o Mesozóico e o Paleozóico. Outros autores já reconheceram este gênero em lingulídeos antes classificados como *Lingula* (BIERNAT; EMIG, 1993; SMIRNOVA; USHATINSKAYA, 2001). De acordo com a diagnose do gênero *Lingularia* e em comparação aos outros gêneros da Ordem Lingulida, *Lingularia* é o que mais semelhanças apresenta com os fósseis estudados. Talvez a proposição de um novo gênero para o Devoniano se faça necessário no futuro, mas até o momento não foram identificados caracteres que possam diferenciar dramaticamente os fósseis estudados daqueles já propostos.

QUADRO 7. Classificação de fósseis com base em seus contornos utilizando análise elíptica de Fourier e análise de componentes principais.



6.2. Principais conclusões

Através do uso de duas principais ferramentas de trabalho, *i.e.* a tafonomia e a estratigrafia de sequências, pode-se investigar em detalhe os eventos envolvidos na formação do registro dos lingulídeos da sucessão devoniana da bacia do Paraná; tal detalhamento aliado ao conhecimento da biologia destes invertebrados levaram à corroboração das principais hipóteses de trabalho desta tese. Afirma-se portanto que dados atualistas referentes aos lingulídeos podem ser utilizados na comparação com os do registro paleozóico, desde que se atente para algumas restrições, como a maior biomineralização da concha dos lingulídeos devonianos e sua distribuição paleobatimétrica/ecológica mais abrangente. Além disso, lingulídeos podem ser considerados indicadores de condições paleoambientais específicas, devido as suas características intrínsecas diferenciadas. E, por último, a correta identificação taxonômica diminui os riscos de imprecisão na análise tafonômica, uma vez que auxilia esta última com dados (paleo)biológicos essenciais.

Conforme exposto ao longo desta tese, algumas conclusões a respeito do registro de lingulídeos devonianos na Bacia do Paraná e do uso das ferramentas tafonomia, estratigrafia de sequências e taxonomia podem ser listadas, como se segue:

O registro de lingulídeos devonianos da Bacia do Paraná é formado não somente por valvas inteiras preservadas concordantes ou perpendiculares ao plano de acamamento, mas também por fragmentos de valvas de diversos tamanhos. Além disso, lingulídeos em posição de vida ocorrem em sedimentos finos, em ambiente marinho.

Foi possível estabelecer uma conexão entre os modos de ocorrência das valvas de lingulídeos, e outros organismos associados, aos diferentes tratos de sistemas. O Trato de Sistema de Nível Baixo apresenta fósseis fragmentados que representam proximidade à linha de costa; lingulídeos podem ocorrer ali em posição de vida soterrados por eventos de obrução proximal. O Trato de Sistemas Transgressivo apresenta alta diversidade de fósseis (> 3 filos) e depósitos de obrução em sua porção média. Nas superfícies de transgressão máxima animais de carapaça fosfática, como os lingulídeos, são preservados em concreções. Cordas e rosetas se preservam abaixo do nível de base de ondas de tempestade. Os Tratos de Sistemas de Nível Alto têm baixa diversidade, com abundância de valvas fragmentadas.

Duas tafofácies de lingulídeos são descritas: a tafofácies 1 representa valvas de lingulídeos desarticuladas, inteiras ou fragmentadas, ocorrendo da parte distal do *shoreface* e, principalmente, ao longo do *offshore* transicional. É, porém, na tafofácies 2 que maior número de valvas em posição de vida são descritas. Esta tafofácies é subdividida em duas: Tf2a – com lingulídeos em posição de vida, preservados como moldes ou impressões, em porções do *foreshore* ou do *shoreface*. Tf2b – com lingulídeos em posição de vida preservados em concreções, associados a valvas desarticuladas, em porções do *offshore*, abaixo do nível de base de ondas de tempestade.

O arranjo de bioclastos na forma de cordas e rosetas é proposto como resultado de flutuação reversa dos sedimentos finos nas porções distais de correntes de turbidez.

O gênero *Lingularia cf.* é considerado o ideal para substituir a antiga nomenclatura (*Lingula*), com os dados morfológicos que se tem até o momento.

Os dados atualistas podem ser utilizados na comparação com dados de lingulídeos paleozóicos. Há porém que se observar que aparentemente as conchas paleozóicas podem ter sido mais biomineralizadas que as recentes, justificando sua presença como fragmentos no registro paleozóico.

Dados cenozóicos sobre a presença de lingulídeos (inteiros ou fragmentados) em determinados depósitos parecem estar tendenciados analiticamente, uma vez que o reconhecimento de fragmentos de lingulídeos pode ser mais difícil e/ou normalmente desconsiderado.

6.3. Referências Bibliográficas

ANELLI, L.E.; SIMÕES, M.G.; LUCIO, M.P. Bivalves from the Emsian *Australocoelia* community Ponta Grossa Formation preserved *in situ*. **Anais da Academia Brasileira de Geociências**, Rio de Janeiro, v. 69, p. 280-281, 1997.

BERGAMASCHI, S. **Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil**. 1999, 167 f. Tese (Doutorado), USP, São Paulo, 1999.

BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E. Caracterização de sequências deposicionais de 3º ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. **Ciência-Técnica-Petróleo, s.l.**, v. 20, p. 63-72, 2001.

BIERNAT, G.; EMIG, C.C. Anatomical distinctions of the Mesozoic lingulide brachiopods. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warszawa, v. 38, n°1/2, p. 1-20. 1993.

BOSETTI, E. P. Revisão Sistemática dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa (Devoniano) Estado do Paraná, Brasil. 1989. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba, 1989. **Anais...** Curitiba: SBP, 1989, v. 1, p. 73-89.

BOSETTI, E.P.; HORODYSKI, R.S.; ZABINI, C.; MATSUMURA, W.M.K.; PENTEADO, A. Ocorrência de fenótipos subnormais no limite Neoeifeliano/Eogivetiano, Tibagi, estado do Paraná: implicações tafonômicas e paleossinecológicas. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi Ciências Naturais**, Belém, v.5, p. 135-149. 2010a.

BOSETTI, E.P.; HORODYSKI, R.S., ZABINI, C. MATSUMURA, W.M.K., GODOY, L.C. Primeira ocorrência de *Lingulepis* (Brachiopoda- Obolidae) no Devoniano do Estado do Paraná, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Ciências Naturais**, Belém, vol. 5, p. 151-164, 2010b.

BOSETTI, E.P.; GRAHN, Y.; HORODYSKI, R.S.; MENDLOWICZ MAULLER, P.; BREUER, P.; ZABINI, C. An earliest Givetian “Lilliput effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, DOI: 10.1007/s12542-010-0075-8. 2010c.

BRIGGS, D.E.G.; CREPET, W.L.; GOUJET, D.; PLODOWSKI, G. Systematics the *sine qua non* of Paleontology, 1997. Disponível em: http://www.nhm.ac.uk/hosted_sites/paleonet/paleo21/systax.html. Acessado em 20 de fevereiro de 2011.

CAMPBELL, M.R.; CAMPBELL, D.C.; CAMPBELL, L.D.; PORTELL, R.W. Distribution and paleoecology of *Glottidia inexpectans* Olsson, 1914 (Brachiopoda: Lingulidae). **Tulane Studies in Geology and Paleontology**, New Orleans, v. 30, p. 159-170, 1997.

EMIG, C.C. Comportement expérimental de *Lingula anatina* (Brachiopod, Inarticulé) dans divers substrats meubles (Baie de Mutsu, Japon). **Marine Biology**, Heidelberg, v. 75, p. 207-17, 1983.

EMIG, C.C. Ecology of the inarticulated brachiopods. In: R. L. Kaesler. **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Part H - Brachiopoda. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas. 1997, v. 1, p. 473-495.

EMIG, C.C. Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae. **Carnets de Géologie / Notebooks on Geology**, Letter 2003/01 (CG2003_L01_CCE), 8 p., 7 fig., 1 tabl., 2003.

GAUGRIS, K.A.; GRAHN, Y. New chitinozoan species from the Devonian of the Paraná Basin, south Brazil, and their biostratigraphic significance. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 43, n. 2, p. 293-310, 2006.

GRAHN, Y.; PEREIRA, E.; BERGAMASCHI, S. Silurian and Lower Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. **Palynology**, Dallas, v. 24, p. 147-176, 2000.

GRAHN, Y.; MENDLOWICZ MAULLER, P.; BREUER, P.; BOSETTI, E.P.; BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E. The Furnas/Ponta Grossa contact and the age of the lowermost Ponta Grossa Formation in the Apucarana Sub-Basin (Paraná Basin, Brazil): integrated palynological age determination. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 13, n.2, p. 89-102, 2010.

HORODYSKI, R.S. **Tafonomia dos invertebrados fósseis na sequência Eifeliana-Frasniana da sucessão devoniana da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Tibagi – PR, Brasil**. 2010, 78 f. Dissertação (Mestrado) Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

KOWALEWSKI, M. Taphonomy of a living fossil: the lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico. **Palaios**, Tulsa, v. 11, p. 244-265, 1996.

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

MATSUMURA, W.M.K. **Roteiro geológico nos municípios de Castro e Tibagi, PR, Brasil**. 2010. 191 f. Dissertação (Mestrado), Universidade Estadual de Ponta Grossa, Ponta Grossa, 2010.

NUNES, J.R.S. **Análise tafonômica dos braquiópodes inarticulados (Lingulida) do Membro Jaguariaíva, Formação Ponta Grossa (Devoniano) e suas implicações paleoambientais**. 1999. 60 f. Monografia (Trabalho de Conclusão de Curso) Universidade Estadual de São Paulo, Botucatu, 1999.

ORR, J.P.; KEARNS, S.L.; BRIGGS, D.E.G. Backscattered Electron Imaging of fossils exceptionally-preserved as organic compressions. **Palaios**, Tulsa, vol. 17, pág., 110-117, 2002.

ORR, P.J.; KEARNES S.L.; BRIGGS, D.E. Elemental mapping of exceptionally well-preserved 'carbonaceous compressions' fossils. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 277, p. 1-8, 2009.

RACKI, G. Ecology of the primitive charophytae algae; a critical review. **Neues Jharbuch für Geologie und Paläontologie**, Stuttgart, v. 162, p. 388-399.1982.

RACKI, G.; MAKOWSKI, I.; MIKLAS, J.; GAWLIK, S. Brachiopod biofacies in the Frasnian reef-complexes: an example from the Holy Cross Mts, Poland. **Geologia**, Katowice, v. 12/13, p. 69-109. 1993.

SCHIFFBAUER, J.D.; YANES, Y.; TYLER, C.J.; KOWALEWSKI, M.; LEIGHTON, L.R. The microstructural record of predation: a new approach for identifying predatory drill holes. **Palaios**, Tulsa, v. 23, p. 810-820, 2008.

SIMÕES, M.G.; KOWALEWSKI, M.; TORELLO, F.F.; GHILARDI, R.P. Devonian and permian benthic marine invertebrates preserved in life position: taphonomic

feedback in a Paleozoic epeiric sea In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1999a, Crato. **Anais...** Crato: 1999a, p.109-110.

SIMÕES, M.G.; MARQUES, A.C; MELLO, L.H.C.; GHILARDI, R.P. Does the preservational potential play a role in cladistic analysis? In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato, 1999b. **Anais...** Crato: 1999b, p. 110.

SMIRNOVA, T.N.; USHATINSKAYA, G.T. New lingulids (Brachiopoda) from the Lower Cretaceous of European Russia, with notes in the microstructure of their shells. **Paleontological Journal**, Moscow, v. 35, p. 387-395, 2001.

SPEYER, S. E.; BRETT, C. E. Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam. v. 63, p. 225-262, 1988.

VAN ITEN, H.; LICHTENWALTER, M.; LEME, J.M.; SIMÕES, M.G. Possible taphonomic bias in the preservation of phosphatic macroinvertebrates in the Uppermost Maquoketa Formation (upper Ordovician) of the Northeastern Iowa (North-Central USA). **Journal of Taphonomy**, Espanha, v. 4, p. 129-144, 2006.

ZABINI, C. **Lingulídeos da Sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Região dos Campos Gerais, Brasil: Revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonômica básica**. 2007, 130 f., 2 volumes. Dissertação (Mestrado), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

ZABINI, C.; BOSETTI, E.P. Devonian *Lingulichnus* in the Paraná Basin. In: Simpósio Latino-Americano de Icnologia, São Leopoldo, 2010. **Anais...**São Leopoldo: 2010. p.68.

ZABINI, C.; BOSETTI, E. P.; HOLZ, M. Presença de perfurações em lingulídeos (Brachiopoda: Inarticulata) da Sucessão Devoniana da Sub-Bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. In: XV ENCONTRO ANUAL DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA E VI ENCONTRO DE PESQUISA DA UEPG, Ponta Grossa, 2006a. **Livro de resumos...** Ponta Grossa: 2006a. 1 CD-ROM.

ZABINI, C.; BOSETTI, E. P.; HOLZ, M. Análise de perfurações em Lingulídeos (Brachiopoda: Linguliformea) da Sucessão Devoniana da Sub-Bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. In: I SEMANA ACADÊMICA DOS ALUNOS DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS, 1., Porto Alegre, 2006b. **Livro de resumos...** Porto Alegre: 2006b. p. 141-144.

ZABINI, C.; BOSETTI, E. P.; HOLZ, M. Linguid taphofacies from the Devonian succession, Paraná Basin, Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 292, p. 44-56, 2010.

ZABINI, C.; MATSUMURA, W.M.K.; BOSETTI, E.P. Estruturas de escape de Lingulida (Obolidae e Lingulidae) em depósitos de sufocamento. In: XI Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, PALEO PR/SC, Curitiba, 2009. **Resumos...**Curitiba: 2009, p. 29.

ZABINI, C.; BOSETTI, E.P.; HORODYSKI, R.S.; MATSUMURA, W.M.K. Lingulídeos: revisão dos conceitos morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivos, paleo-

ecológicos e a importância do grupo no Devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil. **Terr@Plural**, Ponta Grossa, v. 1, n. 1, p. 123-141, 2007.

ZONNEVELD, J-P.; GREENE, S.E. Lingulide response to severe storms recorded in middle Triassic strata of northeastern British Columbia. **Palaios**, Tulsa, v. 25, p. 807-817, 2010.

ANEXOS

ANEXO 1. Biomineralization and taphonomy of Paleozoic lingulid shells preserved in mudstone concretions

Carolina Zabini^{1,2*}, James D. Schiffbauer², Shuhai Xiao², Michał Kowalewski²

¹*Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), 9500, Bento Gonçalves Av., Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil*

²*Department of Geosciences, Virginia Tech, Blacksburg, VA 24061. USA*

* *Correspondent author e-mail: cazabini@gmail.com*

ABSTRACT

Exceptionally preserved Devonian lingulids, found in spherical-to-subspheroidal mudstone concretions (Paraná Basin, Brazil), were analyzed using an electron microscopy-based approach (environmental scanning electron microscopy secondary and backscatter imaging and energy dispersive X-ray spectrometry) augmented with semi-quantitative image analyses. Elemental composition, spatial biomineralization gradients, microstructural details, and growth banding patterns are similar to those observed in live-collected lingulid brachiopods (*Glottidia palmeri*, Gulf of California and *Lingula* sp.). These parallels suggest a faithful preservation of biomineralization and microstructure of the original shell. Semi-quantitative comparisons of C and P maps suggest that the Devonian lingulids may have been more biomineralized, when compared to their present-day relatives, a pattern suggestive of their relatively higher intrinsic fossilization potential. The Devonian shells, especially those preserved *in situ*, tend to be infilled with disseminated pyrite and rarer sphalerite grains at much higher concentrations than the surrounding matrix. This localized sulfide-mineral enrichment suggests that organic-rich lingulid shells may have acted as focal zones for sulfate-reducing bacterial growth, resulting in degradation of the shell-associated organics and enhanced sulfur-bearing mineral precipitation. Barite is also observed coating some of the lingulid shells. The early-diagenetic coating by both sulfide and sulfate minerals suggests preservation within a redox gradient and may have enhanced preservation of lingulid shells, including microstructural and original biomineral details. The data presented here indicate that mudstone concretion-housed organo-phosphatic shells may

offer an exceptional taphonomic window into ancient biomineralization processes. The results also suggest that physicochemical aspects of lingulid shells may have remained highly conserved throughout their evolutionary history.

Keywords: Devonian and Recent lingulids, sphalerite, fossilization, biomineralization, taphonomy.

1. Introduction

Multiple sedimentological and diagenetic controls facilitate exceptional preservation, including anoxia, rapid burial, early diagenetic concretion growth, and/or the occurrence of a decay-inhibitory medium (ALLISON, 1988a; SEILACHER, 1970).

Although the “stasis” of the external shape of lingulid shells is a well known feature (*e.g.*, CUSACK; WILLIAMS, 1996; KOWALEWSKI *et al.*, 1997; but see EMIG, 2003), the chemical composition and, especially, the patterns of biomineralization of Devonian lingulids has not yet been described.

In the Devonian of the Paraná Basin, the occurrence of concretions bearing exceptionally preserved and mineralogically conserved lingulids offers an opportunity to compare shell biomineralogy between these fossils and recent lingulids. The occurrence of well preserved, three dimensional, *in situ*, lingulids in concretions is an uncommon feature of the Devonian Paraná Basin: it is known from two outcrops only (ZABINI *et al.*, 2010). Some of these Devonian shells were preserved *in situ*, after the degradation of soft-tissue, and were infilled with pyrite or sphalerite with rarer barite crystals on their surfaces. The data presented here from these exceptionally preserved lingulids may lend a taphonomic explanation of why such delicate shells are present more abundantly and more robustly in the Paleozoic fossil record.

2. Materials

The lingulid shell material analyzed here includes both fossil and present-day specimens. Fossil specimens all came from Devonian concretions collected from silicilastic strata of the Paraná Basin, Brazil. The samples are stored at Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG, Departamento de Geociências, Laboratório de

Paleontologia, Ponta Grossa, PR, Brazil) and catalogued as Zabini-2011 field collections. All concretions came from a single outcrop located along Transbrasiliana Railroad (km 217), between Tibagi and Ponta Grossa cities, Paraná State, Brazil (FIG.1). The concretions analyzed here were collected randomly from the outcrop. According to Grahn (pers. comm. 2010), strata exposed in the sampled outcrop are Emsian in age based on microfossils. The outcrop represents an 8 meter thick succession consisting of a 2m thick package of predominately fine-grained, bioturbated silty shales (with lingulid concretions) overlain by 6 meter thick sequence of fine-grained yellowish siltstones, with high fossil abundance.

Present-day material included specimens representing both extant genera: *Glottidia* and *Lingula*. Specimens of *Glottidia palmeri* used here were collected alive from the Lower Colorado River Delta, Baja California, Mexico, and subsequently preserved in 90% ethyl alcohol. Sampling details as well as ecologic, taphonomic, and morphometrics analyses of the sampled *G. palmeri* populations have been reported previously (KOWALEWSKI 1996; KOWALEWSKI *et al.*, 1997). Specimens of *Lingula* sp. from Virginia Tech reference collections were also included in this study.

3. *Methods*

Numerous concretions with shell material were cut into small ~3–4 cm fragments hosting individual shells. These concretion fragments were rinsed with deionized-distilled water, dried at 60° C in a vacuum oven for 12 hours, and cleaned with compressed air to remove any loose debris that may obscure imaging and compositional analyses. The fragments were mounted to standard aluminum SEM stubs with hot glue, a common practice for samples with uneven or irregular bottoms to ensure that the cut face of the sample sits at a plane perpendicular to the electron beam. The stub-hosted fragments were sputter-coated with a 7.5 nm-thick gold-palladium coating in a Cressington 208HR sputter coater with an MTM-20 thickness controller. A strip of conductive carbon tape was affixed to the fragment surface outside of the region of interest and wrapped to the lower surface of the aluminum stub to create a conductive bridge aiding in charge dispersal. Modern specimens (*Lingula* sp., *Glottidia palmeri*) from the Virginia Tech collections were mounted in the same fashion, air-dried after rinsing, and then cleaned with compressed air to remove any surface contamination.

Surficial and compositional analyses were conducted in an FEI Company Quanta 600F field-emission environmental scanning electron microscope (ESEM) with an integrated Bruker AXS QUANTAX 400 energy dispersive x-ray spectrometer (EDS, equipped with a high speed silicon drifted detector). Chamber vacuum and beam conditions were kept consistent between analyses: high vacuum, 20 keV accelerating voltage, 5.0 spot size (idealized beam current), and a 10-13 mm optimal working distance for EDS analyses (variation due to the curvature of the samples). Secondary imaging was conducted with an Everhart-Thornley detector, and compositional imaging (atomic number contrast, or z-contrast) was conducted with a solid-state quad-channel backscattered electron detector. Instrumental setting for the EDS take-off angle is 35°, although this could not be maintained due to the surface topography of the samples; therefore, EDS data must only be considered semi-quantitative as spectral intensities would be influenced by take-off angle variability. EDS point and line spectra across all analyzed specimens were collected for semi-quantitative comparison as well as for elemental map baseline assessments. Elemental maps were generated for 3 specimens, which were applicable as guides for statistical assessments of backscattered (BSE) compositional imaging.

4. Results

The Devonian lingulid samples analyzed in this study are three-dimensionally preserved within ~4–8 cm diameter concretions. These concretions are spherical to ellipsoidal, composed mainly of mud, with < 10% silts and a siliceous matrix (FIG. 2). About 95% of the concretions investigated initially contained one or more lingulid brachiopods, which occur either as *in situ* articulated valves or as disarticulated valves found concordant to the bedding plane. The articulated specimens show no evidence of soft-tissue preservation; some were infilled by surrounding sediments, others by sulfide minerals. Disseminated pyrite crystals are typically found in close association with the concretion-housed brachiopod shell surfaces, although pervasive pyritization is not observed. Sphalerite was found some shell interiors, and barite minerals were found on the shell surfaces.

BSE images of the examined fossil and extant specimens documented a banding pattern along the shell growth axis, suggestive of a different z-composition in

each band (not detected in SE imaging). The EDS elemental mapping analyses were also performed, in both the modern and fossil specimens, for comparative purposes. The primary difference observed when comparing modern and fossil shells in terms of their elemental point and map analyses was a greater presence of apatite in the fossil specimens and a higher content of magnesium and aluminum in the modern specimens (Table 1). In addition, EDS line analyses, essentially semi-quantitative elemental transects, were conducted on each sample from posterior to anterior, i.e. through the greatest length of the shell. The principal objective of this procedure was to observe and compare the presence of P and C in the shells, as the banding pattern is most likely to have been related to alternating bands of more pervasively biomineralized versus organic-dominated growth bands, respectively). The EDS line spectra of analyzed specimens suggest differences in the extent of mineralization. The Devonian lingulids seem to have more biomineralized shells with higher concentrations of both carbon and phosphate as compared to their recent counterparts. *Lingula* displayed high C and low P concentration consistently along the entire valve transect (i.e., no banding pattern could be observed in BSE images). Only the *Glottidia* and fossil specimens showed distinct compositional differences between their BSE-observed bands (FIG. 3). The lighter regions in z-contrast showed appreciably higher content of P, while in the darker z-contrast bands there was a higher concentration of C. It was also possible to notice with the line spectra that both *Glottidia* and the fossil specimen had higher C concentrations in the middle to the anterior part of their shells, and a higher P concentration in the posterior shell parts.

Another distinct feature of the fossil lingulids was their bilayered shell preservation. BSE imaging and EDS elemental mapping compared to secondary electron photomicrographs illustrated different chemical composition of these layers. BSE analyses show that the external layer of the shell is more carbon-rich (darker areas, indicating a lower z-contrast, or lighter atomic weight material) when compared with the internal layer, which has a higher concentration of fluorapatite (higher z-contrast in brighter regions signifies heavier atomic weight; FIG. 4). Further, both of these preserved layers differ in composition from the predominately silica-rich host rock matrix.

5. Discussion

Origin of Concretions and Associated Mineralization

Bacterial decomposition of the original organic matter of the fossil organism is generally assumed to play a leading role in the control of chemical reactions during burial, controlling pH, Eh and thereby mineral paragenesis, including those leading to the formation of the fossil-housing concretionary body (ALLISON, 1988b; RAISWELL *et al.*, 1993; SELLÉS-MARTÍNEZ, 1996; XIAO *et al.*, 2010). The creation of reducing conditions -with the absence of oxygen- leads to the production of reactive ionic species, promoting the precipitation of early diagenetic minerals even during the first weeks after burial (ALLISON 1988a, b).

The organic material decomposition by bacteria probably acted as a primary ion source leading to the formation of these concretions, and moreover, the precipitation of sulfide minerals on the shell interiors. According to a model proposed by Raiswell *et al.* (1993), and applying it to our case, the brachiopod proper is the source of H₂S once it is an organic-rich nucleus being decomposed by sulfate-reducing bacteria (SRB); the necessary Fe²⁺ comes from ambient sediments and pore waters (assuming an anoxic environment in which iron would remain reduced). In Raiswell *et al.* (1993) 3-D model the pyrite precipitation front represents the margin of a nodule that is the result of the equilibrium between the H₂S outward diffusion (from the decomposition of the brachiopod proper as a result of the SRB) and the inward diffusion of Fe²⁺ (present in the sediment or in pore water). This model was used to explain the formation of pyrite-rimmed Doushantuo chert nodules (XIAO *et al.*, 2010). The specific conditions required for the model proposed by Xiao *et al.* (2010) were: rapid bacterial sulfate reduction, local anoxia, low sulfate concentration, high Fe²⁺ concentration, high silica concentration, low sedimentation rate, and interactions with clay and organic matter, all of which are considered general features of Ediacaran basins. It is possible, even if not conclusively demonstrated given the limitation of our data, that similar conditions and processes were at work during the formation of the lingulid-hosting concretions.

In a similar fashion, decay of lingulids may have promoted microenvironmental changes that facilitated local cementation, most likely during early

diagenesis allowing undeformed shell preservation prior to compaction of the host shale (SEILACHER, 2001; SELLÉS-MARTÍNEZ, 1996). The decay of the soft-parts by SRB was the source of H₂S, and Fe²⁺ as well as other pertinent metals (zinc, barium) were sourced from the surrounding environment. This explains the formation of pyrite observed in association with the brachiopod shells. Also, the exceptional preservation of these lingulid shells is linked with the rapid precipitation of silica during early diagenesis. As explained in the model proposed by Xiao *et al.* (2010), the silica precipitation was facilitated by high silica concentration, localized pH changes due to SRB and pyrite precipitation, interactions with organic C, and bacterially-mediated clay diagenesis. Sulfate reduction and pyrite precipitation cause the decrease of pH; the low pH in turn causes the concurrently dissolution of calcite and promotes the precipitation of silica. This could explain the absence of calcitic and aragonitic shells within the studied beds. Only one mold of the calcitic brachiopod *Australocoelia tourteloti* Boucot and Gill, 1956 was found, which contrasts dramatically with hundreds of lingulid specimens recovered from concretions.

The unusual sphalerite infills found within some conjoined valves and the occurrence of barite on some shell surfaces suggests that a distinct micro-environment characterized the interior of the concretions and/or space enclosed within conjoined lingulid shells. Although pyrite is a mineral that commonly occurs within the fossils of the Paraná Basin Devonian, the occurrence of sphalerite, shown here, had not been described before. Sphalerite and pyrite casts are common in nature and they can co-occur with galena, barite and quartz (BRIGGS, 1991; WILBY *et al.*, 1996). Indeed, one of the most abundant sulfide minerals associated with fossils is sphalerite. Pyritization and sphalerite formation have similar taphonomic pathways, but sphalerite genesis demands zinc, and pyrite, iron (SZCZEPANIK; SAWLOWICZ, 2008). Anyhow, differential diagenetic processes could be a result of differences among taxa (or even differences between individuals of the same species), including physiology, morphostructures, and chemistry, could lead to differential diagenetic processes (SZCZEPANIK; SAWLOWICZ, 2008). As described by Labrenz *et al.* (2000), microbial metabolism by SRB in anoxic environments is the major source of low-temperature sulfides in natural systems.

In accordance with Raiswell *et al.* (2002), sedimentary barite can form by three different pathways in modern sediments: hydrothermal, biogenic and diagenetic. The outcrop where the concretions were collected does not show any obvious evidence

of high-temperature hydrothermal influences. In fact, major hydrothermal processes documented in Brazil occurred during the Precambrian. There is no record of a Devonian volcanism in Brazil, and the region was not sufficiently active tectonically during that time to allow for development of major high-temperature hydrothermal systems that could contribute to precipitation of barite and other minerals. Geological faults are common in the study area, but no major hydrothermal precipitates are associated with them to our knowledge. Biogenic barite can be formed by planktonic organisms ($< 1 \mu\text{m}$ diameter grains) or in microenvironments provided by decaying biological debris. However, all analyzed shells are covered with euhedral barite, and no ellipsoidal “biogenic” barite (HENKEL *et al.*, 2010) was observed in any of our samples. Isotopic data, which could provide aid in differentiating biogenic and non-biogenic barites (*e.g.*, TORRES *et al.*, 1996) are not available.

The exclusive presence of euhedral barite associated with lingulid shells, co-occurrence of barite and pyrite, and lack of Mississippi-style hydrothermal precipitates in the studied rocks, all suggest that the observed barite precipitates are diagenetic in origin (*e.g.*, DEAN; SCHREIBER, 1978; TORRES *et al.*, 1996). Barite grains can form as a consequence of chemical changes in the pore waters arising from sulfate reduction, and the grains formed can attain up to several tens of μm in diameter. Because the highly reactive biogenic barite can be easily dissolved, pore water Ba concentrations increase with depth to produce a two-layer structure: an upper layer (sulfate-rich and barium-depleted) and a lower layer (sulfate-depleted and barium-rich). Barite precipitation occurs at the interface between these two layers (where downward sulfate diffusion and upward barium diffusion produce barite supersaturation).

Consistent with this model, the formation of pyrite and sphalerite observed in the interior of the lingulid valves can be explained as a product of the sulfate depleted layer. Thus the close association of sulfide and sulfate signifies a redox gradient. In modern sediment columns, there is typically a succession of sulfate reduction zone, anaerobic methane oxidation zone, and a methanogenesis zone, within the top centimeters of sediment. Pyrite or sphalerite would easily form in the sulfate reduction zone with available reduced iron, while barite would typically precipitate in the anaerobic methane oxidation zone, the narrow zone between sulfate reduction above and methane production below.

Diagenetic origin of the observed barite occurrences is also consistent with the local stratigraphic context of the concretion-bearing strata. Although the

specific outcrop that yielded the lingulid concretions has not been described in terms of sequence stratigraphy so far, Simões *et al.* (2000, 2002) and Holz and Simões (2004) have suggested that maximum transgressive surfaces (MTS; or maximum flooding surfaces) of Paleozoic epeiric seas can be characterized by occurrences of organophosphatic bioclasts preserved preferentially in concretions. The MTS represents temporal condensation recorded by disconformity surface (or a few centimeters of sediments, in the case of Maximum Flooding Zone), thus, providing time necessary for formation of diagenetic precipitates along a redox gradient. The restriction to MTS parts of stratigraphic sequences can also explain the restricted occurrences of these mud concretions through stratigraphic sections.

Biom mineralization Patterns in Lingulid Shell

The alternating compositional shell layers observed in fossil lingulids can be explained by considering biomineralization patterns in the extant relatives: *Lingula* and *Glottidia*. The organophosphatic shell of inarticulate brachiopods is stratiform, with two layers: an outer, thin primary layer, composed of acidic glycosaminoglycans (GAGs) and minor apatite commonly in stratified laminae (CUSACK; WILLIAMS, 1996); and an inner secondary layer essentially formed by a rhythmic stratiform succession of laminae composed of GAGs, chitin, and numerous apatitic granules (CUSACK *et al.*, 1999; WILLIAMS *et al.*, 1992).

Cusack and Williams (1996) investigated shells of Carboniferous *Lingula squamiformis*, and compared them with the shells of *Lingula anatina*. Their data revealed that vertical and area distribution of the majority of organophosphatic components in the *in vivo* Carboniferous shell were indistinguishable from that of recent *Lingula* in most respects. In this sense, the presence of two chemically distinct layers observed in the Devonian fossil specimens likely indicates the presence of the primary and secondary shell in these ancestors. However, according to Williams (1997) such a primary layer is not always preserved in fossil shells, because: 1) the biomineralized primary layer may have been extremely susceptible to replacement by the rock matrix (*e.g.* a very thin thickness and an open microtexture would facilitate the replacement); and 2) prediagenetic degradation may have extensively destroyed the extremely organic primary layer of organophosphatic fossil species. Nevertheless, other authors have also

found this primary layer preserved in other lingulides (CUSACK *et al.*, 1999; TORRES *et al.*, 1996; WILLIAMS; HOLMER, 1992).

The banding pattern observed in the studied fossil material and the modern *Glottidia* specimens indicates that the different chemical composition of the layers is likely related to the microstructural growth patterns. According to Williams *et al.* (1994), ultrastructural successions are not exclusively stratiform in deposition, as some layers consist of vertical walls of alternating organic and biomineral compositions. Moreover, the alternate dark and light concentric banding of the anterior part of the shell interior was attributed by those authors to the prevalence of chitin and apatite, respectively. These differences in banding composition could not be seen in the modern *Lingula* specimen, which may be related to the fact that *Lingula* is less biomineralized than *Glottidia* (according to WILLIAMS *et al.* (1994), shells of *Lingula* have high organic content and apatite aggregation is generally more dispersed).

Despite the similarities shared between these fossil brachiopods and their modern relatives, it seems that the fossil specimens were more fluorapatitic, including their anteromedian region. As documented above the Devonian lingulids have more heavily biomineralized shells with higher concentrations of both carbon and phosphate when compared to their recent counterparts analyzed here. This observation is similar to that of Cusack and Williams (1996), who described a much higher proportion of authigenic apatite in the anteromedian sector of the secondary layer in *L. squamiformis*; in *L. anatina* this sector is composed of disoriented spherular apatite in laminae mainly composed of GAGs. Because of low degree of biomineralization, recent lingulid shells are very fragile and prone to quick decay, especially their highly organic anterior parts (KOWALEWSKI, 1996). The more extensive biomineralization can explain good preservation of the anterior margin in fossil specimens of *L. squamiformis* and the Devonian lingulids studied here.

The long-term changes in biomineralization may explain changes in preservation patterns through the fossil record of lingulid brachiopods. Kowalewski and Flessa (1996), using multiple taphonomic indicators, suggested that Paleozoic lingulids had a higher fossilization potential than the post-Paleozoic ones (consequently, their fossil record may be affected by a taphonomic megabias). Kowalewski (1996) suggested that a decrease in shell thickness to explain the decline in fossilization potential of lingulids through the Phanerozoic, but Kowalewski and Flessa (1996) included also changes in biomineralization as a possible causative factor. As noted by

Zabini *et al.* (2010), shell thicknesses of these Devonian fossils are comparable with recent species. Therefore, the higher fossilization potential of Paleozoic lingulids manifested by their better preservation and by their preservation in taphonomically harsh settings (see KOWALEWSKI; FLESSA, 1996 for detailed discussion), is more likely to be associated with more intense biomineralization rather than shell thickness.

6. Conclusions

The occurrence of concretions containing well preserved lingulid shells provides us with a taphonomic window with new insights into biomineralization of lingulid shells and their diagenetic history, and can indirectly augment our understanding of the taphonomic processes responsible for their preservation. Comparisons of the chemical components of Devonian and recent shells demonstrates the similarities shared between these distant relatives. Banding patterns, with differing chemical compositions, occur in both fossil and extant specimens. Also, fossil and extant species both share the same ontogenetic biomineralization gradient: the posterior part of the shell have less organic matter than the anterior zone, which is least biomineralized.

The more intense biomineralization in these fossil shells, when comparing with extant relatives, is in agreement with similar observations made previously by Cusack and Williams (1996) on Paleozoic lingulids and provides support for a hypothesis that heavier biomineralization of Paleozoic brachiopods may have contributed to their higher resistance to taphonomic processes and more widespread and better preservation (KOWALEWSKI; FLESSA, 1996).

The Devonian concretions that contain articulated and disarticulated, three-dimensionally preserved lingulids likely served as a site for sulfate-reduction bacterial colonization facilitating pyrite, sphalerite and barite nucleation. The H₂S is provided by SRB decomposition of the organic matter, while the Fe²⁺, or the other metals involved, are provided by the environment. Another important factor is the precipitation of silica during early diagenesis, with changes in pH. The formation of both sulfates and sulfides is explained by a redox gradient. Pyrite or sphalerite would form in the sulfate reduction zone, while barite would precipitate in the anaerobic

methane oxidation zone, the narrow zone between sulfate reduction above and methane production below.

Although the fossil material discussed in this paper does not involve the preservation of soft parts, the reported occurrences can be considered a Konservat-Lagerstätten, because of the preservation of exceptional details of these lingulid shells, both in microstructural and biomineralogical terms. Also, it seems that anoxia, rapid burial, and early diagenetic concretion growth were the essential sedimentological controls responsible for the preservation of these fossils.

7. *Acknowledgments*

C.Z. acknowledges CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-Brazil) for study grant (process 201147/2009-2). All ESEM analyses were conducted at the Virginia Tech Institute for Critical Technology and Applied Science Nanoscale Characterization and Fabrication Laboratory under the operation and supervision of J.D.S.

8. *References*

- ALLISON, P.A. Konservat-Lagerstätten: cause and classification. **Paleobiology**, Washington, v.14, n° 4, p. 331-344, 1988a
- ALLISON, P.A. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils. **Paleobiology**, Washington, v. 14, n° 2, p. 139-154, 1988b.
- BAIRD, G.C.; SROKA, S.D.; SHABICA, C.W.; KUECHER, G.J. Taphonomy of Middle Pennsylvanian Mazon Creek Area fossil localities, Northeast Illinois: significance of exceptional fossil preservation in syngenetic concretions. **Palaios**, Tulsa, v. 1, p. 271-285, 1986.
- BRIGGS, D.E.G.; BOTTRELL, S.H.; RAISWELL, R. Pyritization of soft-bodied fossils: Beecher's Trilobite Bed, Upper Ordovician, New York State. **Geology**, *s.l.*, v.19, p.1221-1224, 1996.
- CUSACK, M.; WILLIAMS, A. Chemico-structural degradation of Carboniferous lingulid shells. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, London, v. 351, p. 34-49, 1996.
- CUSACK, M.; WILLIAMS, A.; BUCKMAN, J.O. Chemico-structural evolution of linguloid brachiopod shells. **Palaeontology**, *s.l.*, v. 42, n° 5, p. 799-840, 1999.

DEAN, W.E.; SCHREIBER, B.C. Authigenic barite, Leg 41 Deep Sea Drilling Project. In: Y. Lancelot, E. Seibolt *et al.* (Eds) **Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project**. U.S. Gov. Print. Off., Washington D.C., v. 41, p. 915-931, 1978.

EMIG, C.C. Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae. **Carnets de Géologie/Notebooks on Geology**, Letter (CG2003 L01 CCE) vol. 2003/01, p. 1-8, 2003.

HENKEL, S.; NÖTHEN, K.; FRANKE, C.; BOGUS, K.; ROBIN, E.; BAHR, A.; BLUMENBERG, M.; PAPE, T.; SEIFERT, R.; MÄRZ, C.; LANGE, G.J.; KASTEN, S. Barium in black sea sediments: a reliable indicator for marine primary productivity or the migration of the sulphate/methane transition zone? European Geosciences Union General Assembly, Viena, 2010. **Abstracts...**, Viena: 2010. vol. 12.

HOLZ, M.; SIMÕES, M.G. A estratigrafia de sequências e o registro fóssil. In: Carvalho, I.S. (Ed.) **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência, p. 75-92, 2004.

KOWALEWSKI, M. Taphonomy of a living fossil: the lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico. **Palaaios**, Tulsa, v. 11, p. 244-265, 1996.

KOWALEWSKI, M.; FLESSA, K. Improving with age: the fossil record of lingulide brachiopods and the nature of taphonomic megabiases. **Geology**, *s.l.*, v. 24, p. 977-980, 1996.

LABRENZ, M.; DRUSCHEL, G.; THOMSEN-EBERT, T.; GILBERT, B.; WELCH, S.A.; KEMNER, K.M.; LOGAN, G.A.; SUMMONS, R.E.; STASIO, G.DE.; BOND, P.L.; LAI, B.; KELLY, S.D.; BANPELD, J.F. Formation of Sphalerite (ZnS) deposits in natural biofilms of sulfate-reducing bacteria. **Science**, Washington, v. 290, p. 1744-1747, 2000.

RAISWELL, R.; WHALER, K.; DEAN, S.; COLEMAN, M.L.; BRIGGS, D.E.G. A simple three-dimensional model of diffusion-with-precipitation applied to localized pyrite formation in framboids and detrital iron minerals. **Marine Geology**, *s.l.*, v. 113, p. 89-100, 1993.

RAISWELL, R.; BOTTRELL, S.H.; DEAN, S.; MARSHALL, J.D.; CARR, A.; HATFIELD, D. Isotopic constrains on growth conditions of multiphase calcite-pyrite-barite concretions in Carboniferous mudstones. **Sedimentology**, *s.l.*, v. 49, p. 237-254, 2002.

SEILACHER, A. Begriff and bedeutung der Fossil-Lagerstätten. **Neues Jarhbuch fur Geologie und Palaontologie Ab-handlungen**, Stuttgart, p. 34-39, 1970.

SEILACHER, A. Concretion morphologies reflecting diagenetic and epigenetic pathways. **Sedimentary Geology**, *s.l.*, v. 143, p. 41-57, 2001.

SIMÕES, M.G.; MELLO, L.H.C.; RODRIGUES, S.C.; LEME, J.M.; MARQUES, A.C. Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 30, p. 757-762, 2000.

SIMÕES, M. G.; SALES, A. M. F.; GHILARDI, R. P. HOLZ, M.; RODRIGUES, S. C.; LEME, J.M. Assinaturas tafonômicas como marcadoras de limites de parassequências

em offshore settings: um exemplo do Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil. In: XLI CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, João Pessoa, 2002. **Livro de resumos...** João Pessoa: 2002, p. 680-681.

SELLÉS-MARTÍNEZ, J. Concretion morphology, classification and genesis. **Earth-Science Reviews**, *s.l.*, v. 41, p. 177-210, 1996.

SZCZEPANICK, P.; SWALOWICZ, Z. Potential ZnS fossilization of gastropods (Middle Jurassic claystones from Central Poland). **Naturwissenschaften**, *s.l.*, v. 95, p. 869-876, 2008.

TORRES, M.E.; BRUMSACK, H.J.; BOHRMANN, G.; EMEIS, K.C. Barite fronts in continental margin sediments: A new look at barium remobilization in the zone of sulfate reduction and formation of heavy barites in diagenetic fronts. **Chemical Geology**, *s.l.*, v. 127, p.125-139, 1996.

WILLBY, P.R.; BRIGGS, D.E.G.; RIOU, B. Mineralization of soft-bodied invertebrates in a Jurassic metalliferous deposit. **Geology**, *s.l.*, v. 24, p.847-850, 1996.

WILLIAMS, A. Shell Structure. In: Kaesler, R.L. (Eds.), **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Part H – Brachiopoda. The Geological Society of America and the University of Kansas, Colorado and Lawrence, p. 267-320, 1997.

WILLIAMS, A.; HOLMER, L.E. Ornamentation and shell structure of acrotretoid brachiopods. **Palaeontology**, *s.l.*, v. 35, p. 657-692, 1992.

WILLIAMS, A.; CUSACK, M.; MACKAY, S. Collagenous chitinophosphatic shell of the Brachiopod *Lingula*. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, London, v. 346, p. 223-266, 1994.

WILLIAMS, A.; MACKAY, S.; CUSACK, M. Structure of the organophosphatic shell of the brachiopod *Discina*. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, London, v. 337, p. 83-104, 1992.

XIAO, S.; SCHIFFBAUER, J.D.; MCFADDEN, K.A.; HUNTER, J. Petrographic and SIMS pyrite sulfur isotope analysis of Ediacaran chert nodules: Implications for microbial processes in pyrite rym formation, silicification, and exceptional fossil preservation. **Earth and Planetary Science Letters**, *s.l.*, v. 297, p. 481-495, 2010.

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

ZABINI, C.; SCHIFFBAUER, J.D.; XIAO, S., KOWALEWSKI, M. – Figure captions

Figure 1. Location of the outcrop in the Devonian of the Paraná Basin, Ponta Grossa Formation.

Figure 2. Transmitted light photomicrographs of thin sections showing A) the posterior part of a lingulid shell in a homogeneous matrix; B) a pyrite rim; C) the matrix, with silica (gray color), mud, and minor silt grains(brighter areas).

Figure 3. The graphs show the amount of phosphorous (to the left) and carbon (to the right) found in each of the three specimens (*Lingula*, *Glottidia*, and the fossil) in the line EDS analysis.

Figure 4. The anterior end of the fossil specimen. A) SE image of the interior surface of a lingulid shell, showing the two shell layers. B) BSE image of the sample specimen, showing the different composition of the two layers and the rock matrix.

Table 1. The elements that occur in A) *Lingula*, B) *Glottidia*, C) fossil specimen.

FIGURE 1

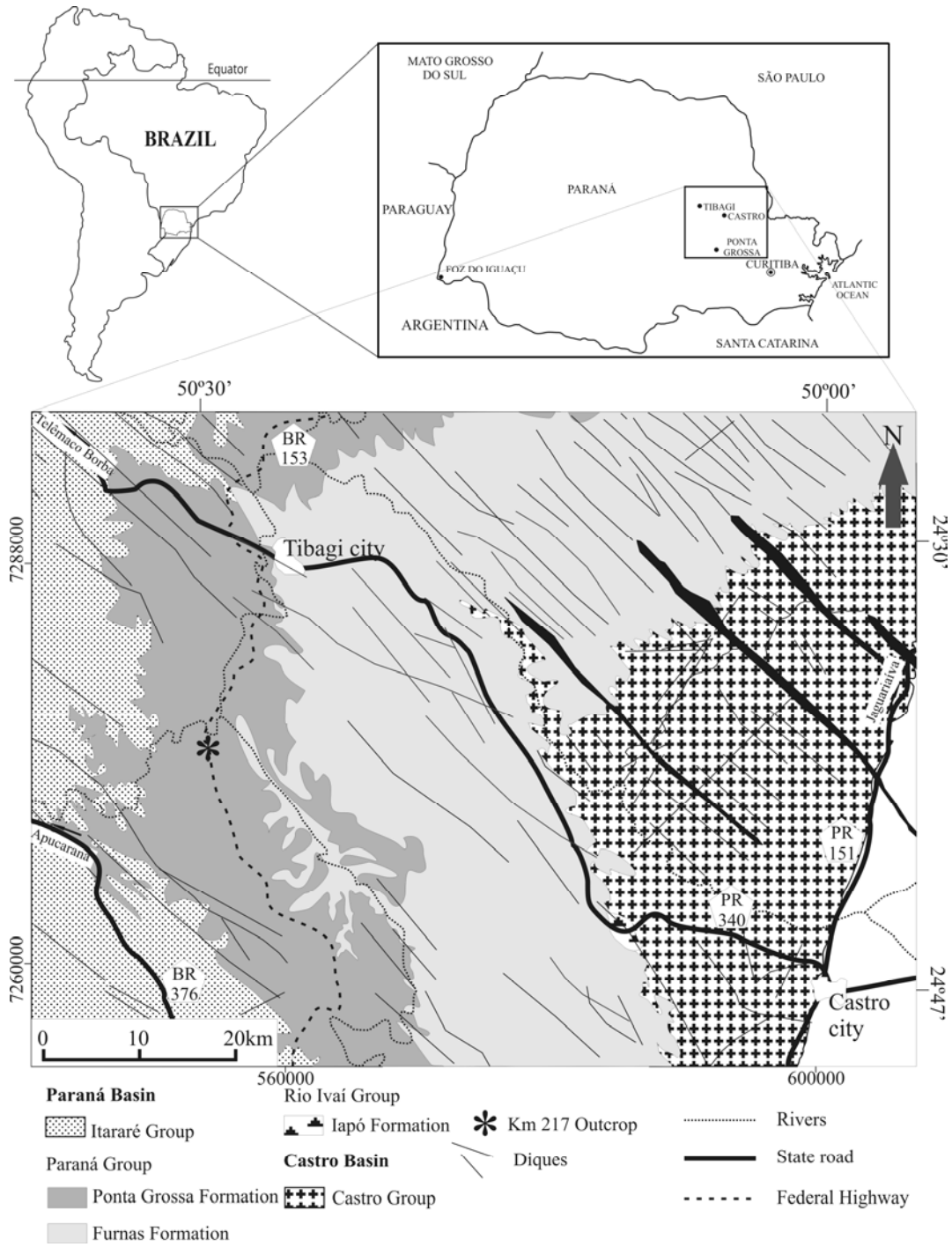


FIGURE 2

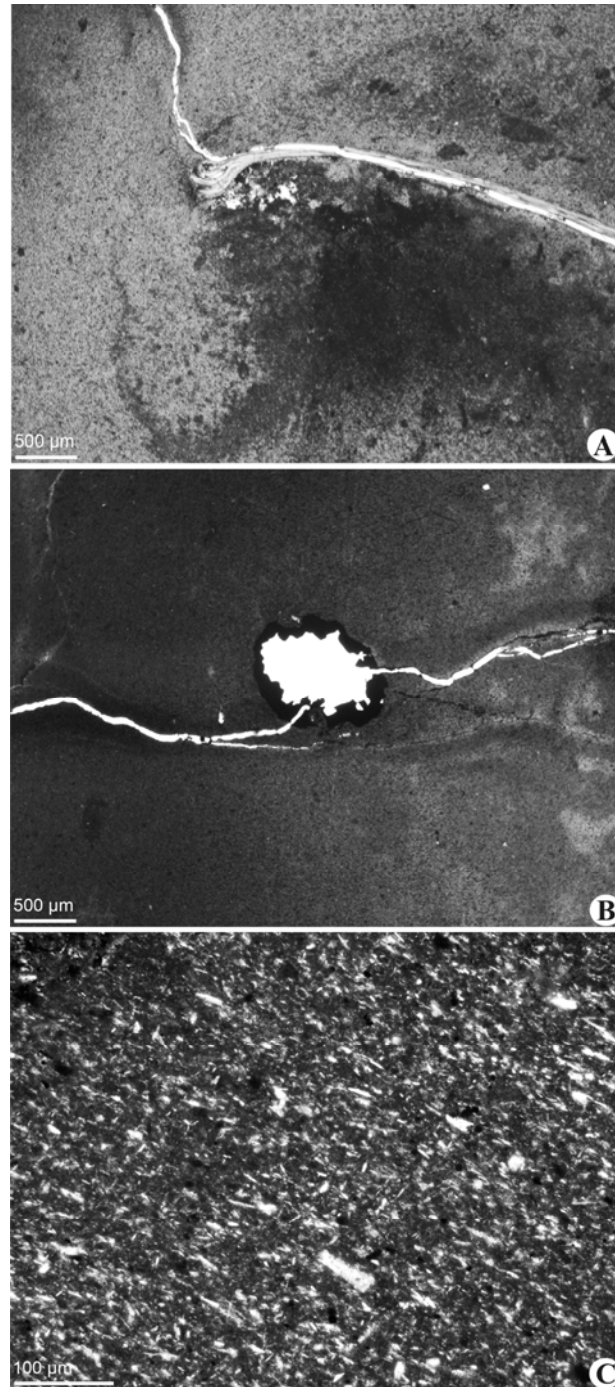


FIGURE 3

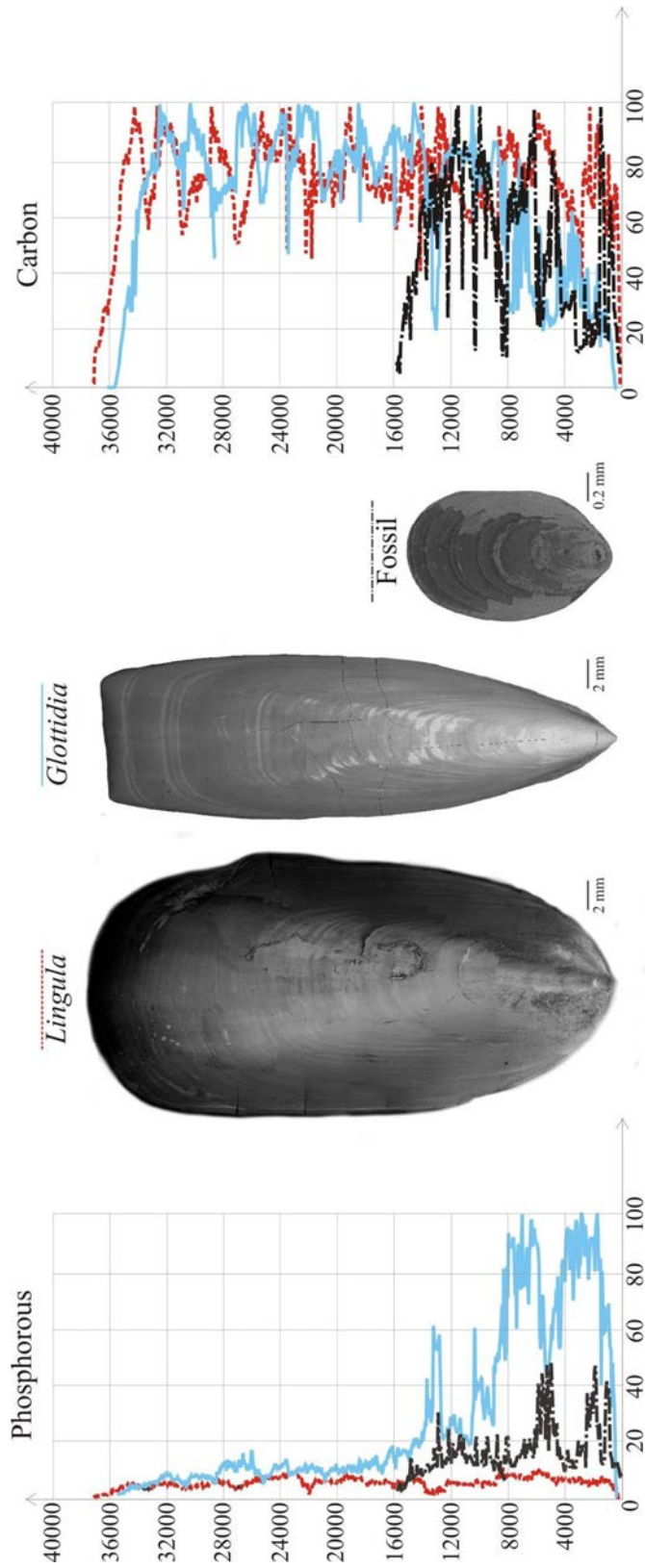


FIGURE 4

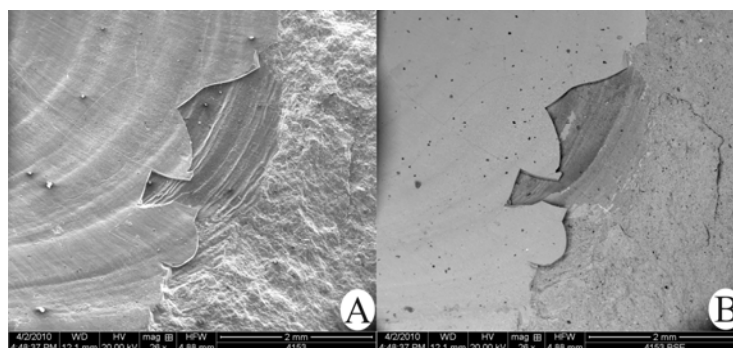


TABLE 1

Specimens	Elements
Modern shells	C, O, Si, S, Ca, Fe, Na, Mg, Al, Cl
Fossil shell	C, O, Si, S, Ca, Fe, F, P

ANEXO 2. Resumo publicado no GSA Annual Meeting de 2010, em Denver, EUA.

The invisible inarticulate hypothesis: unveiling widespread occurrences of lingulid brachiopods in the Cenozoic fossil record.

Zabini, Carolina. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 91501, Brazil, cazabini@gmail.com, KOWALEWSKI, Michal, Department of Geosciences, Virginia Tech, Blacksburg, VA 24061, SCHIFFBAUER, James D., Department of Geosciences, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, VA 24061, and BARBOUR WOOD, Susan, Geosciences & Natural Resources, Western Carolina University, 331 Stillwell Bldg, Cullowhee, NC 28723.

Whereas lingulid brachiopods occur today in many low-latitude marine benthic ecosystems, their documented Cenozoic fossil record is remarkably limited. Their scarcity in the post-Paleozoic fossil record may reflect either a taphonomic megabias or a real secular decline in their ecological and evolutionary importance. To evaluate this issue, we have sampled Miocene and Pliocene units of the Atlantic Coastal Plain. These units, while famous for diversity and abundance of carbonate (e.g., mollusks, arthropods, corals) and phosphatic (e.g., fish teeth, epifaunal discinid brachiopods) macrofossils, are not known for their lingulid brachiopod fauna.

A total of 38 samples of shell material from multiple localities of the Yorktown (Pliocene) and Eastover (Miocene) formations were evaluated for the presence of lingulid brachiopods. Fine sediment fractions (< 2mm) of residual shell debris were screened for the presence of phosphatic material. In 11 out of 38 samples, fragments of lingulid valves identifiable to the genus level were found (posterior shell beaks with unique internal septa details assignable to the genus *Glottidia*). In 30 out of 38 samples, shell fragments likely to represent lingulids were found. This assignment is strongly supported both mineralogically and microstructurally by comparative electron microscopy-based analyses of the recovered shell fragments and live-collected specimens of *Glottidia palmeri*.

This study suggests that lingulid brachiopods may be widespread in the late Cenozoic marine fossil record, but remain largely undetectable due to a severe taphonomic bias. This prediction, which we refer to as the “Invisible Inarticulate Hypothesis”, can be translated into the following testable statement: “lingulids are preserved in many low-to-mid latitude Cenozoic fossil assemblages, but their remains are represented, nearly exclusively, by tiny shell fragments”.

Cenozoic lingulids are likely to be severely underrepresented in occurrence-based paleontological databases such as PBDB. As important, the Cenozoic fossil record of lingulid brachiopods may be more accessible than previously thought and, if analyzed using fragment-oriented approaches, should offer a wealth of useable data.

ANEXO 3. Certificado de apresentação do resumo (Anexo 2) na Geological Society of America Annual Meeting de 2010.



The Geological Society of America

2010 Annual Meeting

31 October - 3 November 2010
Denver, Colorado, USA

Certificate of Presentation

This is to certify that the abstracts titled

*THE INVISIBLE INARTICULATE HYPOTHESIS: UNVEILING
WIDESPREAD OCCURRENCES OF LINGULID BRACHIOPODS IN THE
CENOZOIC FOSSIL RECORD*

Was Presented at the 2010 Geological Society of America Annual Meeting



ANEXO 4. Primeira folha do artigo publicado na revista Terr@Plural, vol. 1, 2007.

LINGULÍDEOS: REVISÃO DOS CONCEITOS MORFO-ANATÔMICOS, FISIOLÓGICOS, REPRODUTIVOS, PALEO-ECOLÓGICOS...

Lingulídeos: revisão dos conceitos morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivos, paleo-ecológicos e a importância do grupo no Devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil

Lingulids: a revision of the morpho-anatomical, physiological, reproductive and paleoecological concepts and the importance of this group for the Devonian in Campos Gerais region, Paraná State, Brazil

Carolina Zabini

Programa de Pós-Graduação em Geociências da
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Elvio Pinto Bosetti

Rodrigo S. Horodyski

Willian M. K. Matsumura

Universidade Estadual de Ponta Grossa

Resumo: O presente trabalho aborda questões relacionadas aos fósseis de lingulídeos da Sucessão devoniana da Bacia do Paraná, região dos Campos Gerais, Brasil. Aspectos referentes à biologia e ecologia de lingulídeos atuais foram levantados e descritos em conjunto a considerações relativas aos fósseis. São descritos os tipos de fossilização ocorrentes. Considerações sobre a importância dos lingulídeos na interpretação paleoambiental da Formação Ponta Grossa são ainda brevemente relatadas.

Palavras-chave: Lingulídeos, Devoniano, Braquiópodes, Formação Ponta Grossa

Abstract: The present paper discusses questions related to fossil lingulids of the Devonian series in the Paraná Basin, Campos Gerais region, Brazil. It investigates and describes biological and ecological aspects of extant lingulids in association with considerations on fossil members of the same group. Also, different types of fossilization are described. Some considerations are briefly made on the importance of lingulids in the paleo-environment of the Ponta Grossa Formation.

Key words: Lingulids, Devonian, Brachiopods, Ponta Grossa Formation.

INTRODUÇÃO

Lingulídeos são braquiópodes infaunais que possuem o corpo protegido por uma concha formada por duas valvas

organofosfáticas suavemente convexas (estampa 1), como elemento articulador das valvas apresentam um complexo arranjo muscular.

ANEXO 5. Primeira folha do artigo publicado na Revista *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 292, 2010.

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 292 (2010) 44–56



Contents lists available at ScienceDirect

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/palaeo



Taphonomy and taphofacies analysis of lingulid brachiopods from Devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil

Carolina Zabini^a, Elvio Pinto Bosetti^b, Michael Holz^c

^a Pós-graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), 9500, Bento Gonçalves Av., Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil

^b Departamento de Geociências, Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), 164, Otaviano Macedo Ribas St., Ponta Grossa, PR 84070-540, Brazil

^c Instituto de Geociências, Universidade Federal da Bahia (UFBA) Campus Universitário de Ondina, s/n, Barão de Jeremoabo St., Salvador, BA 40170-115, Brazil

ARTICLE INFO

Article history:

Received 3 December 2008

Received in revised form 2 February 2010

Accepted 10 March 2010

Available online 18 March 2010

Keywords:

Taphonomy

Devonian

Paraná Basin

Lingulids

Taphofacies

ABSTRACT

The extreme abundance of lingulid valves in some outcrops of the Devonian sequences of the Paraná Basin, and their absence in others, where other benthic taxa dominate, was the starting point to the present research. Twenty-one outcrops were sampled and characterized taphonomically. These outcrops record an epeiric muddy sea, influenced by episodic storms. In twelve out of the 21 outcrops (the Devonian sequences B, C, D and E), massive occurrences of complete and fragmented valves of lingulids, oriented parallel to the bedding plane, were documented. The occurrence of fragments together with complete, but disarticulated valves, suggests that the post-mortem sorting and transport is unlikely to have been notable. This claim is also supported by the fact that *in situ* preserved lingulid valves were always recorded, even if in low numbers. However, some time averaging may have occurred. This is because entire valves (presumably removed from their burrows just prior to burial) and fragmented ones (probably reworked or exposed on sediment water interface for some days or a few weeks) were found together. Rosette and stringer arrangements of the lingulid pavements represent the first record of distal reworking of this kind of bioclastic material. The Devonian lingulid outcrops studied here represent fossil accumulations that likely formed with contributions from multiple factors. However, the extrinsic physico-chemical factors are difficult to infer by analogy with modern environments because of the unique setting that typified Palaeozoic epeiric seas. On the other hand, an actualistic approach can be used to assess some of the taphonomic controls exerted by intrinsic characteristics of lingulid brachiopods, including shell thickness and life habit. The lingulid-rich units, with their distinct taphonomical signatures, represent a clearly definable taphofacies (lingulid taphofacies) characterized by abundant (often complete) occurrence of lingulid valves parallel to the bedding plane in light grey and dark grey siltstones and rare occurrences of lingulid valves in black shales. The lingulid taphofacies is associated with a range of proximal marine settings, ranging from the lower shoreface (lowermost intertidal) to the distal transitional offshore (shallow subtidal) zones. The pattern of patchy distribution of lingulids, observed in some present-day environments, was rarely seen in the studied sequences.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In 1971, Arthur J. Boucot described the difference in macrofossil composition between different outcrops of the Ponta Grossa Formation and stated that in no other place was it possible to visualize the totality of the Malvinokaffric marine fauna—the so-called *Malvinokaffric Realm* (Boucot, 1971, p. 24). This is one of the peculiarities of the fossil record in the Devonian succession of the Paraná Basin, in Paraná State, Brazil. Another difference easily observable is the extreme dominance of lingulids in some Devonian outcrops of the study area. In certain out-

crops, large amounts of lingulid valves occur, whereas in other sites lingulid fossils are almost completely absent, being replaced by the Malvinokaffric forms (sensu: Bosetti, 2004), like bivalve molluscs, trilobites and rhynchonelliform brachiopods.

Similar low-diversity lingulid associations described variously as *Lingula* Communities, *Lingula* Flags, *Dalle à Lingules*, *Lingula* beds and *Obolus* beds are known from multiple palaeocontinents, regardless of palaeoclimatic setting (Bretsky, 1969; Mergl and Kordule, 2008). There are somewhat similar examples from the Ordovician (Emig and Gutiérrez-Marco, 1997; Aceñolaza et al., 2003; Holmer et al., 2005; Popov et al., 2007), the Devonian (Havlíček and Röhlich, 1984; Goujet and Emig, 1985; Hiller, 1990; Pashin and Ettensohn, 1992; Mergl, 2008), the Permian (Archbold, 1981; Archbold et al., 2005), the Triassic (Campbell, 1987; Hori and Campbell, 2004; Zonneveld et al., 2007), and also along the present coast of Namibia (Hiller, 1993). Despite the

Corresponding author. Tel.: +55 42 3227 3456; fax: +55 51 3308 6332.
E-mail address: cazabini@gmail.com (C. Zabini).

ANEXO 6. Carta de aceite do artigo enviado ao Journal of South American Earth Sciences.

Dear Mrs. Carolina Zabini,

The reviewers have commented on your above paper. They indicated that it is not acceptable for publication in its present form.

However, if you feel that you can suitably address the reviewers' comments (included below), I invite you to revise and resubmit your manuscript. Revised manuscripts must be received by Aug 25, 2011, otherwise the paper will be considered as a NEW submission.

Please carefully address the issues raised in the comments.

If you are submitting a revised manuscript, please also:

a) outline each change made (point by point) as raised in the reviewer comments

AND/OR

b) provide a suitable rebuttal to each reviewer comment not addressed.

To submit your revision, please do the following:

1. Go to: <http://ees.elsevier.com/sames/>
2. Enter your login details.
3. Click [Author Login] This takes you to the Author Main Menu.
4. Click [Submissions Needing Revision].

I look forward to receiving your revised manuscript.

Yours sincerely,

James Nelson Kellogg, PhD

Editor-in-Chief

Journal of South American Earth Sciences

ANEXO 7. Carta de confirmação de submissão do artigo enviado à Revista Brasileira de Paleontologia.

Estimados autores.

Acusamos o recebimento do manuscrito LINGULARIA (BRACHIOPODA) FROM THE DEVONIAN OF THE PARANÁ BASIN, BRAZIL, submetido para publicação na Revista Brasileira de Paleontologia (RBP). O registro de entrada para o processo editorial é ms#0711. Esse código deve ser mencionado em toda e qualquer correspondência referente a este manuscrito.

Em poucos dias daremos início ao processo de avaliação pelos pares, o qual estimamos finalizar num prazo máximo de 60 dias. Todo e qualquer contato com os autores durante e após esse período será feito exclusivamente por e-mail. Assim sendo, solicito que os autores mantenham seus e-mails atualizados.

Toda e qualquer comunicação a respeito desse manuscrito será feita por este e-mail (netto.re@gmail.com).

Atenciosamente,

Dr. Renata Guimarães Netto
Revista Brasileira de Paleontologia
Editora Adjunta

--

Dr. Renata Guimarães Netto
PPGeo UNISINOS
Av. Unisinos 950
93022-000 São Leopoldo RS
Brazil