

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Campus de Rio Claro

Tafonomia dos Pygocephalomorpha (Crustacea, Peracarida), Subgrupo
Irati, Permiano, Bacia do Paraná, Brasil: Implicações Paleocológicas e
Paleoambientais.

SUZANA APARECIDA MATOS DA SILVA

Orientador: Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

Rio Claro – SP

Outubro, 2011

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Campus de Rio Claro

SUZANA APARECIDA MATOS DA SILVA

Tafonomia dos Pygocephalomorpha (Crustacea, Peracarida), Subgrupo
Irati, Permiano, Bacia do Paraná, Brasil: Implicações Paleocológicas e
Paleoambientais.

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas do Campus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Geologia Regional.

Orientador: Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

Rio Claro – SP

Outubro, 2011

595.3 Silva, Suzana Aparecida Matos
S586t Tafonomia dos Pygocephalomorpha (Crustacea,
Peracarida), subgrupo Irati, permiano, Bacia do Paraná,
Brasil: implicações paleoecológicas e paleoambientais /
Suzana Aparecida Matos Silva. - Rio Claro : [s.n.], 2011
74 f. : il., figs., quadros

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Orientador: Marcello Guimarães Simões

1. Crustáceo. 2. Paleontologia – Brasil. 3. Paleoecologia. I.
Título.

SUZANA APARECIDA MATOS DA SILVA

Tafonomia dos Pygocephalomorpha (Crustacea, Peracarida), Subgrupo
Irati, Permiano, Bacia do Paraná, Brasil: Implicações Paleoecológicas e
Paleoambientais.

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas do Campus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Geologia Regional.

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

Profa. Dra. Rosemarie Rohn Davies

Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli

RESULTADO: APROVADA

Rio Claro, SP, 03 de outubro de 2011.

Dedico este trabalho aos meus pais
Maria Aparecida e João, e meu irmão,
João Adolfo, pelo amor, apoio,
incentivo e companheirismo!

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha família, Maria Aparecida, João, e João Adolfo Matos da Silva pelo amor incondicional, pelo apoio, compreensão e incentivo às minhas escolhas;

Ao Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões pela orientação, paciência e oportunidades, por compartilhar seu conhecimento sobre ciência e pesquisa, em seus diferentes aspectos;

À Profa. Dra. Frésia Ricardi-branco (IG/UNICAMP), por disponibilizar amostras de micro-coquinas de diferentes localidades do estado de São Paulo, e também pela colaboração com informações essenciais aos trabalhos de campo;

À Profa. Dra. Rosemarie Rohn Davies (IGCE-UNESP/*campus* de Rio Claro), por disponibilizar amostras provenientes de Rio Claro, contendo pavimentos de carapaças orientadas;

Ao Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli (IGc/USP), pela colaboração em campo e nos trabalhos de laboratório, no Estado de São Paulo;

Ao Prof. Dr. Michael Holz, pela colaboração com informações essenciais à interpretação de algumas acumulações.

Ao aluno Flávio Pretto do programa de pós-graduação do IG/UFRGS, pelo auxílio na coleta e empréstimo de espécimes do afloramento de Passo do São Borja, RS. Esses agradecimentos são extensíveis também aos professores Dra. Marina Bentos Soares e Dr. Cesar Leandro Schultz, ambos do IG/UFRGS;

À mestranda Andréia Evaldt, do programa de pós-graduação do IG/UFRGS, pelas fotografias em campo (Passo do São Borja);

À Juliana Machado David pela amizade, companheirismo, pelas dicas, discussões científicas e filosóficas, e auxílio em todas as fases desse trabalho;

À Jacqueline Peixoto Neves, pela amizade, conversas científicas e auxílio nas atividades de escritório, laboratório e campo;

À Marcela de Moraes Agudo, pela amizade, pelas conversas e incentivos, pela disposição em ajudar;

Ao Eduardo Bola Júnior, pela amizade, conversas e dicas de artigos;

Ao CNPQ, pelo auxílio financeiro no início do projeto.

À Fapesp, pelo auxílio financeiro ao projeto.

“A beleza da natureza está nos detalhes; a
mensagem, nas generalidades.”

(Stephen Jay Gould)

RESUMO

Crustáceos (Pygocephalomorpha, Peracarida) são elementos comuns e conspícuos do registro paleontológico da Formação Assistência, Subgrupo Irati, Permiano, na Bacia do Paraná. Para o presente estudo foram analisadas amostras provenientes da base do Membro Ipeuna, nos municípios de Saltinho, Rio Claro, Tiête, Limeira, Cesário Lange, Angatuba e Pereiras, complementadas por material proveniente da Formação Irati, do afloramento de Passo do São Borja, município de São Gabriel, RS, correlacionável ao intervalo Assistência do Estado de São Paulo. O espectro de preservação dos pigocefalomorfos inclui três modos de ocorrência: Tipo 1- *Pigocefalomorfo completo com corpo esticado (=complete outstretched bodies) ou flexionado*, o qual está associado a lamitos de cor creme e mais comumente aos folhelhos negros e, em raros casos, com moldes de partes moles preservadas; Tipo 2- *Pigocefalomorfo parcialmente articulado (carapaça e abdômen com/sem leque caudal), esticado ou flexionado*, o qual está presente em pelitos creme, associados a estratificações cruzados do tipo *hummocky* intercalados em sucessão de folhelhos pretos, pirobetuminosos e Tipo 3- *Pigocefalomorfo desarticulado, com escleritos isolados* (apenas carapaças, abdômen ou segmentos do abdômen). Este modo de preservação inclui restos isolados, desarticulados e fragmentados, especialmente da carapaça e do abdômen. Trata-se do modo predominante de preservação nas amostras aqui estudadas. Este modo de ocorrência é marcado pela presença de restos isolados ou ainda por acumulações densas de restos de crustáceos. Quatro tipos principais de acúmulos densos foram observados, informalmente indicados por letras: *Concentração do tipo 3A*, incluindo micro-coquinas formadas por acúmulos decimétricos a centimétricos de diminutos fragmentos angulosos de exoesqueletos, mal selecionados e caoticamente distribuídos na matriz, empilhados e aninhados e densamente empacotados (bioclasto-suportado), formando corpos ligeiramente lenticulares que são recobertos por pelitos; *Concentração do tipo 3B*, similar a do tipo 3A, porém, com mistura de carapaças muito fragmentadas, incluindo escleritos isolados não fragmentados. Os restos estão arranjados de modo caótico na matriz e densamente empacotados. Os acúmulos são abruptamente recobertos por finos; *Concentração do tipo 3C*, formando acúmulos associados a estruturas sedimentares (*ripples* e *sets* de estratificação planar a ondulada truncante *hummocky*) e, finalmente, *Concentração do tipo 3D*, a qual corresponde a pavimentos de carapaças, com orientação bimodal. As concentrações do tipo 3^a e 3B ocorrem na porção superior da Camada Bairrinho e devem corresponder a tempestitos distais. Os pavimentos de carapaças, que segundo dados bioestratigráficos devem também ser provenientes da Camada

Bairrinho, apresentam distribuição bimodal e podem ter sua origem associada a fluxos bidirecionais, induzidos por gradientes térmicos, marés ou mesmo ventos. Por sua vez, os acúmulos densos em *ripples* e *sets* de estratificação planar a ondulada truncante *hummocky*, provenientes do afloramento de Passo do São Borja, correspondem a tempestitos mais proximais. As concentrações densas de restos de crustáceos implicam em proliferação maciça dos crustáceos pigocefalomorfos, pelo menos, em certos intervalos estratigráficos. Corresponderiam, talvez, a verdadeiras explosões populacionais de zooplâncton, formando grandes aglomerados à moda de espécies viventes de *krill*. A grande abundância desses organismos pode estar relacionada a eventos de eutrofização, com o aumento da quantidade de nutrientes no sistema, impulsionando a ampla reprodução.

Palavras-chave: Tafonomia, Pygocephalomorpha, Permiano, Crustacea, Bacia do Paraná.

ABSTRACT

Crustaceans (Pygocephalomorpha, Peracarida) are common elements in the paleontological record of the Assistência Formation, Irati Subgroup of the Permian, in the State of São Paulo and in coeval rocks of the Paraná Basin. For the present study, samples taken from the base of the Ipeuna Member from the municipalities of Saltinho, Rio Claro, Tiête, Limeira, Cesário Lange, Angatuba and Pereiras were analyzed, complemented by material obtained from the outcrop at Passo do São Borja (Irati Formation) in the Municipality of São Gabriel, Rio Grande do Sul, which is correlated with the Assistência interval in the State of São Paulo. The preservation spectrum of the pygocephalomorphs includes three modes of occurrence: Type 1- *Complete (extended bodies or flexed) pygocephalomorphs*, which are associated with mudstones and more commonly with black shales and, in rare cases, with the soft parts preserved; Type 2- *Partly articulated (carapace and abdomen with or without caudal fan) pygocephalomorphs, extended or flexed*, which are present in cream-colored pelites, associated with hummocky cross-stratifications, successively intercalated with pyrobituminose, black shales; and Type 3- *Disarticulated pygocephalomorphs, with isolated sclerites* (only carapaces, abdomen, or abdominal segments). This mode of preservation includes isolated remains, disarticulated and fragmented, especially of the carapace and abdomen. It is the predominant preservation mode in the samples studied here. This mode of occurrence is marked by the presence of isolated remains, or also by dense accumulations of crustacean remains. Four main types of dense accumulations were observed, indicated informally by letters: *Concentration type 3A*, including micro-coquinas formed by decimeter- to centimeter-thick accumulations of tiny fragments of exoskeletons, poorly sorted and chaotically distributed in the matrix, stacked and nested and densely packed (bioclast-supported), forming slightly lenticular bodies covered with pelites; *Concentration type 3B*, similar to those of type 3A, but with a mixture of very fragmented carapaces, including isolated unfragmented sclerites. The remains are arranged chaotically in the matrix and are densely packed. The accumulations are abruptly covered by pelites; *Concentration type 3C*, forming accumulations associated with sedimentary structures (ripples and sets from planar to hummocky stratification); and last, *Concentration type 3D*, which corresponds to carapace pavements with a bimodal orientation. Type 3A concentrations occur in the upper portion of the Bairrinho Bed and must correspond to distal tempestites. The carapace pavements, which according to biostratigraphic data must also be from the Bairrinho

Bed, show a bimodal distribution and their origin may be associated with bidirectional flows, induced by thermal gradients, tides, or even winds. In turn, the dense accumulations in ripples and sets of planar to hummocky stratification, from the Passo do São Borja outcrop, correspond to more proximal tempestites. The dense concentrations of crustacean remains imply a massive proliferation of pygocephalomorph crustaceans, at least in certain stratigraphic intervals. They perhaps correspond to population explosions of zooplankton, forming large concentrations in the manner of living species of krill. A notable aspect is that the great abundance of these organisms can be related to eutrophication events, with the increase of amounts of nutrients in the system driving rapid reproduction.

Key-words: Taphonomy, Pygocephalomorph, Permian, Crustacea, Paraná Basin.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 01- Mapa da faixa de afloramentos do Grupo Passa Dois no Estado de São Paulo, com a localização das pedreiras de exploração dos calcários da Formação Assistência. Fonte: Caires (2005). 20
- Figura 02- Sucessão (A) da Formação Assistência, na pedreira Amaral Machado, município de Saltinho, SP e detalhe (B) do intervalo de ocorrência das micro-coquinas de crustáceos na porção superior da Camada Bairrinho (senso Haschiro *et al.*, 1993). C- Seção colunar da Formação Assistência na mesma pedreira. Modificado de Caires (2005). Explicação no texto..... 23
- Figura 03- Mapa de localização do clássico afloramento de Passo de São Borja, próximo ao município de São Gabriel, Rio Grande do Sul 26
- Figura 04- Seção colunar da sucessão Irati, junto ao rio Santa Maria, em Passo do São Borja, município de São Gabriel, RS, segundo Lavina *et al.* (1991)..... 27
- Figura 05- Afloramento da sucessão Irati, junto ao rio Santa Maria (Passo do São Borja), município de São Gabriel, RS. A- Vista geral do afloramento, mostrando ao fundo a sucessão com folhelhos e siltitos na porção basal do afloramento, melhor visualizados em B (note o alto grau de intemperismo das rochas). C- Nível de calcirruditos e calcarenitos entre os folhelhos e siltitos. D- Vista, em detalhe, do nível basal de calcirrudito (note os clastos carbonáticos) e, logo acima, o nível de calcarenito com densa acumulação de crustáceos pigocefalomorfos. Ainda em D, note o contato entre o calcarenito, com laminação plano-paralela e ondulada, passando superiormente a estratificação cruzada *hummocky*. As lâminas contêm densa acumulação de carapaças. A seta indica a presença de lamito, que recobre a laminação ondulada (vide também Figura 6). Imagens: Andréia Evaldt (IG/UFRGS)..... 28
- Figura 06- Detalhe do primeiro nível de calcarenito, do afloramento de Passo do São Borja (vide Figuras 4 e 5), RS. Note, na porção basal, intervalo com laminação plano-paralela e, na região superior, ondulada. O contato entre ambas é o apontado na Figura 5D. As lâminas são constituídas de carapaças de crustáceos e as setas indicam a presença de vértebras de mesossauros. Explicação no texto..... 29
- Figura 07- Reconstrução da anatomia de um crustáceo pigocefalomorfo (Peracarida), com base em Adami-Rodrigues & Pinto (2000). 1- Antênulas; 2- Antenas; 3- Rostro; 4- Carapaça; 5- Espinho gástrico; 6- Espinho hepático; 7- Carena; 8- Maxilípede; 9- Pereópode; 10- Endopodito; 11- Exopodito; 12- Pleópodes; 13- Urópode; 14- Telson..... 32
- Figura 08- Modelo de desarticulação de crustáceo pigocefalomorfo, segundo o espectro de condições tafonômicas observadas para o grupo, de acordo com o registro preservado no intervalo Irati, da borda leste da Bacia do Paraná. 1 a 3 correspondem aos modos de preservação (explicação no texto)..... 34

- Figura 09- Vista, em planta, de espécimes de crustáceo pigocefalomorfo, exibindo padrão de preservação do tipo 1. Note que os exemplares estão incarbonizados e completamente achatados. Todos os exemplares são provenientes de folhelhos pretos, birobotuminosos, da sucessão Irati, do afloramento de Passo do São Borja, RS, de nível 10 cm acima do intervalo com as estratificações cruzadas *hummocky* (vide explicação no texto e a seção colunar na Figura 4). Em A e B espécime UFRGS PV-0446-P(a), respectivamente, parte e contra parte. D- Espécime UFRGS PV-0446(b)..... 35
- Figura 10- Imagem de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) de espécime proveniente do lamito que recobre os calcarenitos no afloramento de Passo de São Borja. Note em detalhe mapeamento obtido com sistema de análise EDS, mostrando a distribuição da sílica na amostra..... 35
- Figura 11- Vista em planta de crustáceos pigocefalomorfos provenientes dos lamitos que recobrem os calcarenitos no afloramento de Passo de São Borja. Os espécimes estão silicificados (vide Figura N), sem sinais de deformação por compactação. Note a preservação de estruturas muito delicadas e dificilmente encontradas no registro fóssil, como antenas (B e G), apêndices locomotores (C e D) e olhos (D, E e B). Estes exemplares estão depositados na coleção de invertebrados fósseis da UFRGS (MP7202, MP7206, MP7208, MP7209, MP7216 e MP7217)..... 36
- Figura 12- Crustáceos pigocefalomorfos vistos em planta, dispersos nos lamitos de cor creme (amarelados quando alterados) que recobrem o calcarenitos do afloramento de Passo de São Borja. Note que todos os exemplares representam o tipo 2 de preservação. Todos os restos estão silicificados, sem sinais de deformação por compactação. Amostras MP7211, MP7204, MP7210 e MP7218 (UFRGS)..... 37
- Figura 13- Vista, em planta, de espécimes de pigocefalomorfos dispersos nos lamitos de cor creme (amarelados quando alterados), que recobrem os calcarenitos do afloramento de Passo de São Borja. O espécime B representa o tipo 2 de preservação, com abdômen flexionado. Os demais espécimes. Note em A, C-E, a ocorrência de carapaças isoladas, portanto, exemplos de preservação do tipo 3, segundo o modelo de desarticulação. Amostras MP7205, MP7203 e MP7217 (UFRGS)..... 38
- Figura 14- Acumulações densas de crustáceos, do tipo micro-coquina, da Formação Assistência, região superior da Camada Bairrinho, no Estado de São Paulo. Em A e B, plano de acamamento mostrando restos fragmentados e com diferentes graus de abrasão. Note em B, a mistura de carapaças não fragmentadas em matriz constituída por “farinha” de restos de crustáceos. Em C-F micro-coquinas em seção, com densa concentração de carapaças de pigocefalomorfo. Em C e D, vista em seção, mostrando em detalhes as lâminas onde se nota a presença de bioclastos empilhados e aninhados. Note em E e F a alternância rítmica entre lâminas com concentração de carapaças e outros restos e lâminas com finos, dando caráter heterolítico ao intervalo.... 40

- Figura 15- Vista, em planta, de pavimentos de carapaças de crustáceos pigocefalomorfos, da porção superior da Camada Bairrinho, pedreira Partecal Partezani, Rio Claro, SP. Note o padrão de orientação bidirecional das carapaças, para outras feições vide Figura 13. Explicação no texto..... 41
- Figura 16- Dados sobre alguns parâmetros tafonômicos das amostras de pavimentos de carapaças ilustradas na Figura 15. Em A, distribuição das feições orientação dos bioclastos em seção, onde se nota o amplo predomínio da condição convexidade voltada para cima (indicando a presença de correntes de fundo). Em B, note o amplo predomínio de carapaças. As interrogações se referem ao material que não pode ser identificado dado o estado de fragmentação. Em C, as dimensões do bioclastos passíveis de medidas..... 42
- Figura 17- Carapaças de crustáceos pigocefalomorfos preservadas no folhelho, no afloramento de Passo de São Borja, RS. Note o achatamento e deformação das carapaças, demonstrando o comportamento dúctil dessas estruturas..... 48

LISTA DE QUADROS

Quadro 1-	Subdivisão litoestratigrafica e zoneamento bioestratigrafico do Subgrupo Irati, para o Estado de São Paulo (modificado de Caires, 2005).....	19
Quadro 2-	Lista de amostras que foram examinadas no presente estudo.....	24
Quadro 3-	Síntese das feições tafonômicas de crustáceos viventes, com base em procedimentos experimentais.....	51

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	15
1.1. Justificativas e Objetivos	16
1.2. Os crustáceos Pygocephalomorpha Beurlen 1930	17
2. MATERIAIS & MÉTODOS	19
2.1. Geologia da área de estudo	19
2.2. Procedência das amostras	22
2.3. Tafonomia: Terminologia e classificação	29
3. RESULTADOS	31
3.1. Tafonomia comparada: Modo de ocorrência e preservação dos Pygocephalomorpha Beurlen 1930	31
4. DISCUSSÃO	44
4.1. Restos de Pygocephalomorpha Beurlen 1930 como bioclastos	44
4.2. Modo de preservação e enviesamento tafonomico	48
4.3. Implicações Paleoecológicas	54
5. CONCLUSÕES	57
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60

1. INTRODUÇÃO

Conforme discutido em Holz & Simões (2002, 2005), estudos tafonômicos têm potencial para oferecer informações importantes sobre os antigos ambientes sedimentares, muitas vezes, não resgatadas apenas através de ferramentas sedimentológicas e estratigráficas. A partir de alguns parâmetros da tafonomia de artrópodes, tais como, o modo de preservação, a abundância relativa, a composição taxonômica, o grau de articulação do esqueleto, o tamanho das carapaças, a orientação dos bioclastos na matriz sedimentar (atitude dorso-ventral) e o grau de fragmentação (veja SPEYER & BRETT, 1986, 1988, 1991; BRETT & BAIRD, 1986, 1993; BRANDT, 1989; SPEYER, 1991; BRETT *et al.*, 1997; HUNDA *et al.*, 2006, PATERSON *et al.*, 2007) podem ser inferidos parâmetros tanto do meio abiótico (*e.g.*, agentes de transporte, direção das correntes, taxas de sedimentação, tempo de residência na interface água/sedimento, oxigenação do fundo e batimetria), como biótico (*e.g.*, predação, bioturbação). Tais dados podem fornecer ainda pistas importantes com relação à paleoecologia e paleobiologia das assembléias fósseis estudadas (*e.g.*, composição das paleocomunidades, autoctonia das assembléias fósseis, entre outros).

Embora a tafonomia de artrópodes seja, no geral, muito bem conhecida, especialmente por conta do vasto e bem estudado registro dos trilobites (vide citações acima e SIMÕES *et al.*, 2009, para um exemplo brasileiro), o estudo tafonômico de alguns grupos é ainda precário. Dentre estes, os crustáceos Peracarida se destacam como um grupo ainda pouco explorado, os quais estão dentre os principais invertebrados do registro fóssil do Subgrupo Irati (BRITO *et al.*, 2000), sendo há muito conhecidos (veja uma síntese em PINTO, 1971; PINTO & ADAMI-RODRIGUES, 1996; ADAMI-RODRIGUES & PINTO 2000). As principais ocorrências bem documentadas estão tanto na borda leste, como oeste (VIEIRA *et al.*, 1991) da Bacia do Paraná. A despeito das controvérsias com relação ao posicionamento filogenético de alguns dos Malacostraca do Subgrupo Irati (veja discussão mais adiante), quatro gêneros têm sido reconhecidos, ou seja, *Paulocaris* Clarke, 1920, *Clarkecaris* Mezzalira, 1952, *Liocaris* Beurlen, 1931 e *Pygaspis* Beurlen, 1934, cuja validade tem sido questionada na literatura (veja BROOKS, 1962; MEZZALIRA, 1971). Aspecto notável e não explorado do registro fóssil desses crustáceos diz respeito ao fato de existirem acúmulos densos de carapaças, à moda de micro-coquinas, em diversas localidades do Estado de São Paulo (vide RICARDI-BRANCO *et al.*, 2008), Goiás (MELWARD, 1935; VIEIRA *et al.*, 1991) e Rio Grande do Sul (LAVINA *et al.*, 1991).

Acumulações densas de material bioclástico (*e.g.*, conchas de moluscos e ossos) não ocorrem aleatoriamente ao longo das sucessões estratigráficas (vide SIMÕES *et al.*, 2000;

HOLZ & SIMÕES, 2005). Em geral, nos ambientes deposicionais parálicos, tais acumulações estão associadas a eventos episódicos, materializando, muitas vezes, tempestitos proximais a distais (FÜRSICH & OSCHMANN, 1986, 1993; SIMÕES *et al.*, 1996). Por essa razão, essas acumulações são importantes indicadoras de mudanças do nível de base das bacias sedimentares (vide BANERJEE & KIDWELL, 1991; KIDWELL, 1993). Além disso, o estudo tafonômico da preservação diferencial de partes duras dos crustáceos, principalmente com relação à orientação dos bioclastos na matriz sedimentar, o grau de articulação do exoesqueleto, a fragmentação e a corrosão estão relacionadas às variações nas taxas de sedimentação e energia do ambiente (BRETT & BAIRD, 1986). Por sua vez, a biofábrica e a qualidade de preservação dos bioclastos estão relacionadas aos parâmetros bióticos e abióticos do ambiente, fornecendo evidências sobre os processos biológicos envolvidos na gênese das concentrações de material bioclástico (*i.e.*, taxas de produção de partes duras, bioturbação, vide FÜRSICH & OSCHAMNN, 1993; FÜRSICH & PANDEY, 1998). Conforme destacado por Holz & Simões (2005), tais estudos podem ter aplicações estratigráficas mais amplas, contribuindo assim para a reconstrução da história deposicional de bacias sedimentares. No caso da Bacia do Paraná, esse aspecto é ainda mais relevante, dado que a interpretação de alguns ambientes e, em especial do Subgrupo Irati, ainda apresenta controvérsias. De fato, os estudos tafonômicos com invertebrados, anteriores a esta investigação, no Grupo Passa Dois, se concentraram nas ocorrências da Formação Corumbataí (*e.g.*, TORELLO & SIMÕES, 1994; SIMÕES *et al.*, 1996; SIMÕES & KOWALEWSKI, 1998; SIMÕES & TORELLO, 2003), Teresina e Rio do Rasto (NEVES, 2009; NEVES *et al.*, 2010), sobrepostas à Formação Assistência, do Subgrupo Irati. Para as rochas desta unidade litoestratigráfica, as pesquisas tafonômicas estão quase que exclusivamente centradas nas ocorrências de mesossaurídeos (SOARES, 2003).

1.1. JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS

Em recente trabalho de síntese, fundamentado na atualização dos dados paleontológicos do Subgrupo Irati, no Estado de São Paulo, Ricardi-Branco *et al.* (2008) registraram novas ocorrências fósseis, abrangendo além de vegetais (Saltinho, Itapetininga) e mesossaurídeos (Cesário Lange, Pereiras, Saltinho, Tietê), a presença de concentrações densas compostas por carapaças de crustáceos. Conforme será discutido mais adiante estas acumulações são extremamente importantes do ponto de vista tafonômico e estratigráfico, oferecendo exemplos diversos de situações bioestratinômicas/sedimentológicas e de relações

complexas entre essas rochas e outras que compõem a sucessão sedimentar da Formação Assistência e rochas coevas.

Em decorrência dos comentários acima, o presente estudo teve como objetivo mais geral a compreensão dos processos e condições ambientais que geraram as diferentes acumulações de crustáceos na Formação Assistência, no Estado de São Paulo e unidades correlatas no Rio Grande do Sul. Desse modo, são os seguintes os objetivos específicos do presente estudo: a- desenvolver um modelo tafonômico para os crustáceos pigocefalomorfos, b- descrição em detalhe das características tafonômicas das diferentes concentrações encontradas; c- interpretação da gênese dessas concentrações bioclásticas, procurando classificá-las, segundo processos de deposição, dando ênfase a resolução paleoecológica e temporal, e finalmente, d- estabelecer o possível significado paleoambiental das concentrações, integrando, na medida do possível, os dados obtidos com outros de cunho estratigráfico e sedimentológico.

1.2. OS CRUSTÁCEOS PYGOCEPHALOMORPHA BEURLLEN 1930

Os crustáceos da Ordem Pygocephalomorpha Beurlen, 1930, são atribuídos à Classe Malacostraca, Superordem Peracarida e proximamente relacionados aos das ordens Mysida e Lophogastrida, ambas com representantes viventes (BROOKS, 1962; SCHRAM, 1981; TAYLOR *et al.*, 1998). Não existe consenso com relação ao número de famílias dentro da Ordem Pygocephalomorpha, nem à validade de alguns dos gêneros da Bacia do Paraná (vide mais adiante). De qualquer modo, contudo, o estudo do comportamento e morfologia dos grupos viventes aparentados, traz informações essenciais para o entendimento da história tafonômica dos Peracarida aqui estudados.

Os crustáceos pigocefalomorfos foram comuns no Carbonífero e Permiano, compondo diferentes comunidades em ambientes parálisos (SCHRAM, 1981), sendo registrados nas Américas do Norte e do Sul, Rússia, Europa, África e China (TAYLOR *et al.*, 2001). Na sucessão paleozóica da Bacia do Paraná, *Paulocaris* Clarke, 1920, um notocarídeo (Família Notocaridae), foi o primeiro pigocefalomorfo a ser descrito. Posteriormente, Beurlen (1931, 1934) propôs os gêneros *Liocaris* e *Pygaspis*, respectivamente, os quais foram sinonimizados por Brooks (1962) e Mezzalana (1971), em favor de *Paulocaris*. Pinto (1971) opina, porém, pela manutenção dos três gêneros que, segundo suas observações, apresentariam características morfológicas distintas. Esse mesmo autor argumenta, contudo, que *Pygaspis* pode ser sinônimo de *Notocaris* Broom, 1931, gênero de pigocefalomorfo da

Formação Whitehill, Bacia do Karoo, África do Sul. Do mesmo modo, há a possibilidade também de *Liocaris* ser afim a crustáceos presentes em calcários dolomíticos, na Formação Whitehill, Bacia do Karoo, África do Sul (OELOFSEN, 1987). Por sua vez, em estudo recente, Piñeiro *et al.* (*in press*) cita a presença de crustáceos pigocefalomorfos na Formação Mangrullo, Uruguai, unidade correlata ao Subgrupo Irati. Os autores deste trabalho, porém, não fazem menção sobre a relação destes com os pigocefalomorfos brasileiros.

Conforme observado por Taylor *et al.* (1998), a confusão taxonômica reinante deve-se, em grande parte, aos problemas tafonômicos relativos ao grupo. Isso porque a taxonomia dos pigocefalomorfos está fundamentada em número reduzido de exemplares, na maioria dos casos incompletos (TAYLOR *et al.*, 1998). Em especial, *Liocaris* não foi encontrado ainda hoje completo e seu registro é composto, predominantemente, por carapaças isoladas, com raros conjuntos de somitos abdominais e fragmentos muito pequenos de partes indistinguíveis do exoesqueleto. São esses elementos que formam, em geral, as concentrações à moda de micro-coquinas aqui investigadas (vide, também, BEURLLEN, 1953; PINTO, 1971; VIEIRA *et al.*, 1991; PINTO & ADAMI-RODRIGUES 1996; RICARDI-BRANCO *et al.*, 2008). Assim sendo, nesse estudo, os crustáceos estudados serão tratados coletivamente como pigocefalomorfos ou peracáridos.

A distribuição estratigráfica dos crustáceos pigocefalomorfos no Subgrupo Irati, no Estado de São Paulo, é há tempos conhecida e esses dados foram utilizados para a formulação de biozonas informais (MEZZALIRA, 1971, 1980). Segundo os dados disponíveis, *Paulocaris* é encontrado nos ritmitos delgados e superiores, nas porções superiores do Membro Ipeuna (senso HACHIRO *et al.*, 1993) em rochas de composição carbonática ou folhelhos. Por sua vez, *Liocaris* se encontra restrito ao banco de calcário dolomítico da base do Membro Ipeúna (Camada Bairrinho, senso HACHIRO *et al.*, 1993) e, finalmente, *Pygaspis* é encontrado na parte superior do Membro Morro do Alto (senso HACHIRO *et al.*, 1993), predominantemente nos folhelhos (MEZZALIRA, 1954, 1971, 1980) (vide Quadro 1). Adami-Rodrigues & Pinto (2000) demonstram, porém, que outras formas também ocorrem nos folhelhos Irati, mas esses nunca foram oficialmente descritos.

2. MATERIAL & MÉTODOS

2.1. GEOLOGIA DA ÁREA DE ESTUDO

A estratigrafia adotada na presente pesquisa é a proposta por Hachiro *et al.* (1993), que elevaram os membros Taquaral (predominantemente pelítico) e Assistência (composto principalmente por ritmitos de folhelhos e carbonatos) da Formação Irati ao status litoestratigráfico de formação. Esses litótipos são agora agrupados no Subgrupo Irati (HACHIRO *et al.*, 1993), unidade basal do Grupo Passa Dois. A decisão de utilizar esse esquema litoestratigráfico se deve a facilidade de aplicação em campo, especialmente na sucessão ao norte do Arco de Ponta Grossa, que inclui o Estado de São Paulo (vide também CALÇA, 2008 e RICARDI-BRANCO *et al.*, 2008, para decisão similar), onde a seqüência adotada é contínua e nítida (Quadro 1).

Quadro 1. Subdivisão litoestratigrafica e zoneamento bioestratigrafico do Subgrupo Irati, para o Estado de São Paulo (modificado de CAIRES, 2005).

GRUPO	FORMAÇÃO	MEMBRO	CAMADA	LITOTIPOS (ESPESSURAS)	FÓSSEIS			
					Crustáceos	Mesossaurídeos		
FORMAÇÕES CORUMBATAÍ (SP) - SERRA ALTA								
GRUPO PASSA DOIS	SUBGRUPO IRATI	FORMAÇÃO ASSISTÊNCIA	MEMBRO IPEUNA	RITMITOS SUPERIORES	FOLHELHO / CARBONATO (8 - 16 metros)	<i>Psiloceras</i>	<i>Mesosaurus</i> <i>Stereocephalus</i> <i>Brazilosaurus</i>	
				RITMITOS DELGADOS	FOLHELHO / CARBONATO (6 - 4 metros)	<i>Psiloceras</i>	<i>Mesosaurus</i> <i>Stereocephalus</i> <i>Brazilosaurus</i>	
				CAMADA BAIRRINHO	DOLOMITOS (2 - 8 metros)	<i>Psiloceras</i>	<i>Synspondylium</i> <i>Strophosaurus</i> <i>Mesosaurus</i>	
			MEMBRO MORRO DO ALTO	CAMADA LAJE AZUL	LÁMITO E FOLHELHO SILTICO-ARGILOSO (1 - 8 metros)	<i>Pygidium</i>		
				RITMITOS INFERIORES	FOLHELHO / CARBONATO (8 - 10 metros)	<i>Pygidium</i>		
				CAMADA DE BRECHAS EVAPORITICAS	BRECHAS COM ANIDRITA E SÍLEX (1 - 3 metros)			
		CAMADA DE FOLHELHOS BETUMINOSOS	FOLHELHO ARGILO-SILTOSO (1 - 2 metros)					
		FORMAÇÃO TAQUARAL	FOLHELHO SILTICO ARGILOSO (5 - 30 metros)	<i>Cheloniceras</i>				
		FORMAÇÕES TATUI (SP) - PALERMO - DOURADOS						

As rochas do Subgrupo Irati foram recentemente atribuídas ao Artinskiano/Kunguriano, Eopermiano (SANTOS *et al.*, 2006; ROCHA-CAMPOS *et al.*, 2006, 2011, mas vide também COUTINHO & HACHIRO, 2005, para uma idade distinta, mais nova). No Estado de São Paulo, as rochas desta unidade afloram ao longo da Depressão Periférica Paulista, onde a partir da região de Itapetininga, estão separadas em duas faixas alongadas e estreitas de afloramentos de espessura variável (poucos metros a quase uma dezena de quilômetros). Uma das faixas se estende por cerca de 160 quilômetros na direção E-W, atingindo as margens do Reservatório de Xavantes, nos arredores da cidade de Fartura,

na divisa com o Estado do Paraná. A outra faixa segue rumo ao NE, até o município de Leme (HACHIRO, 1991). Nos municípios de Pirassununga e Porto Ferreira, as rochas do Subgrupo Irati ocorrem apenas em subsuperfície (MASSOLI, 1983), aflorando novamente apenas em Santa Rosa do Viterbo (RICARDI-BRANCO *et al.* 2006) (Fig 1).

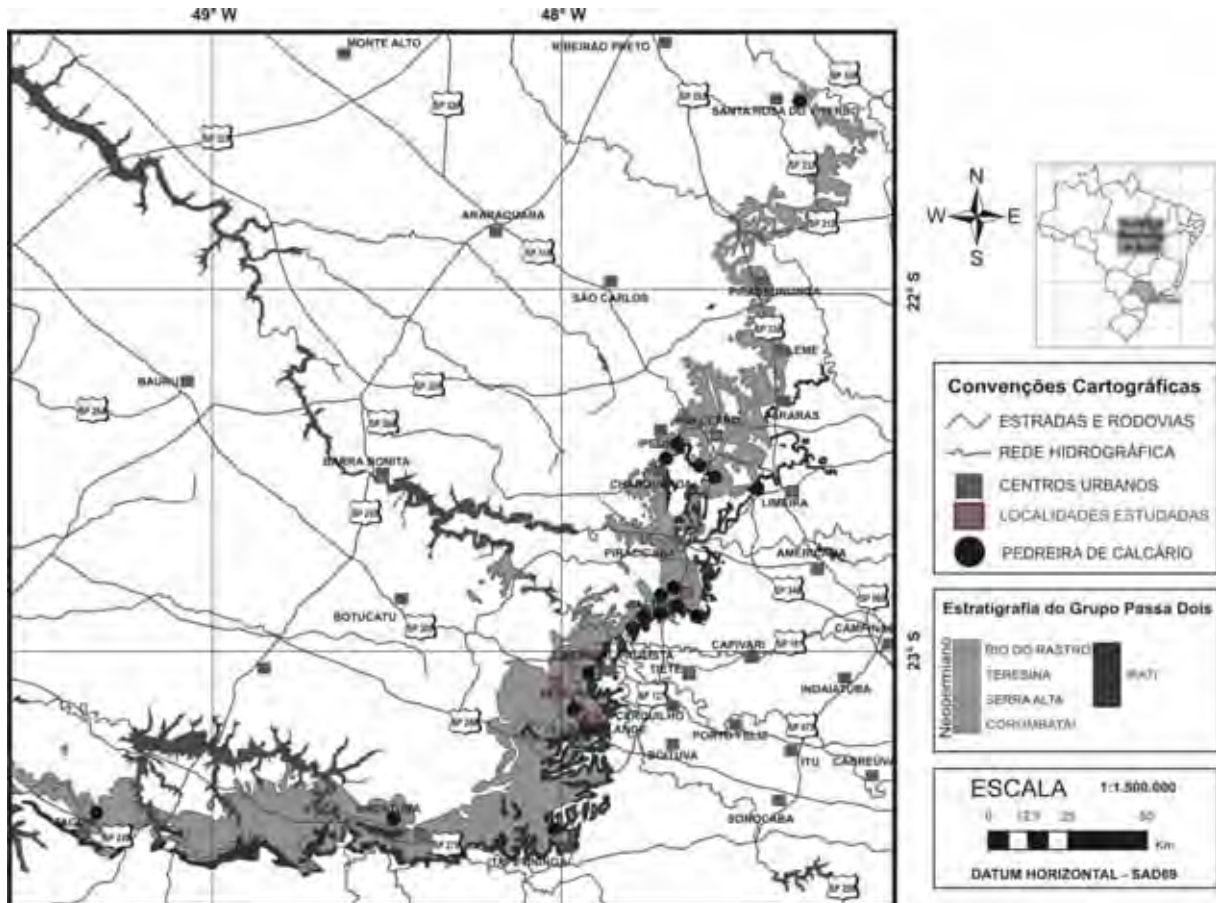


Figura 1. Mapa da faixa de afloramentos do Grupo Passa Dois no Estado de São Paulo, com a localização das pedreiras de exploração dos calcários da Formação Assistência (Modificado de CAIRES, 2005).

Na área de estudo, no Estado de São Paulo, a porção basal da Formação Assistência, Membro Morro do Alto apresenta, na base, a Camada de Dobras Enterolíticas, composta por folhelhos e carbonatos altamente perturbados. Na parte superior deste membro, encontra-se a Camada Laje Azul, que é composta de folhelhos siltico-argilosos a siltitos arenosas, com acamamento lenticular. Na porção basal do Membro Ipeúna, há a Camada Bairrinho, que se destaca por ser constituída de um banco carbonático com lâminas pelíticas muito finas, associadas a acúmulos densos de carapaças de crustáceos pigocefalomorfos. Conforme o Quadro 1, as demais subunidades da formação são compostas por ritmitos de folhelhos e carbonatos que diferem entre si principalmente pela espessura e a geometria dos estratos, sendo que a camada de Ritmitos Superiores apresenta estratos mais espessos e com tendência a lenticularização de algumas camadas (HACHIRO *et al.*, 1991).

Conforme visto acima, os litótipos da Formação Assistência apresentam faciologia bastante complexa, tendo sido depositados em condições de mar restrito. Segundo os dados estratigráficos disponíveis de momento, durante “os tempos Irati” a geometria da Bacia do Paraná era igualmente complexa, constituindo um corpo d’água de acesso restrito ao oceano. Esse é informalmente designado de “Mar de Irati” (MILANI *et al.*, 1994) ou de “Lago-Mar de Irati” (PETRI & FULFARO, 1983), desde que a salinidade do corpo provavelmente variava tanto geográfica, como temporalmente (HACHIRO, 1991; ARAUJO *et al.* 2001). Piñeiro *et al.* (*in press*) relacionam diferentes faunas a diferentes condições de salinidade na sucessão de rochas da Formação Mangrullo, Uruguai. Segundo esses autores, a associação mesosaurídeos-pigocefalomorfos é característica de rochas depositadas em ambientes hipersalinos. A abundância de pirita, hidrocarbonetos e querogênio, bem como a falta de bioturbação em grande parte dos estratos da Formação Assistência indicam condições redutoras no fundo do corpo d’água, inóspitas a organismos bentônicos (BEURLIN, 1954; AMARAL, 1971; RUNNEGAR & NEWELL, 1971; SUBACIUS & AMARAL, 1983; MAYNARD *et al.*, 1996; HACHIRO 1996; SIMÕES, 1992; SIMÕES *et al.*, 1998; FAURE & COLE 1999; SIMÕES & ANELLI, 2010). Assim sendo, a deposição dos folhelhos negros da porção basal da Formação Assistência, Membro Morro do Alto, é um marco ecológico na história do Permiano da Bacia do Paraná, com importantes implicações para a evolução das faunas de invertebrados bentônicos, que a sucederam (vide RUNNEGAR & NEWELL, 1971; ROHN, 1994; SIMÕES *et al.*, 1998; WESSILLINGH, 2007; SIMÕES & ANELLI, 2010).

As rochas do Subgrupo Irati são consideradas equivalentes às das Formações Mangrullo, Uruguai, Tacuary e São Miguel, Paraguai, Whitehill, África do Sul e Huab, Namíbia, bem como da Formação Port Sussex, Membro Upper Black Rock, Ilhas Malvinas (HORSTHEMKE *et al.*, 1990; ORUÉ, 1996; FAURE & COLE 1999). No extremo nordeste da bacia, em Santa Rosa do Viterbo, os ritmítos dão lugar a estromatólitos métricos. Conforme discussão em Rohn *et al.* (2009), nessa localidade ocorrem calcários dolomíticos com mesossauros, os quais foram registrados pela primeira vez por Massoli (1980) e, atribuídos seguramente a estromatólitos, por Suguio *et al.* (1985). É importante destacar que, apenas na Formação Huab da Namíbia há registro de outros estromatólitos com mesossauros (ROHN *et al.*, 2009). Em Santa Rosa do Viterbo, na clássica seção estratigráfica exposta na pedreira de propriedade da empresa “Mineração PH 7” estão presentes microbialitos suavemente ondulados, passando a estromatólitos pseudo-colunares ou dômicos muito alongados na direção N40-50E (vide ROHN *et al.*, 2009). Notavelmente, os espaços entre as

colunas estão preenchidos por calcita ou arenitos finos avermelhados, com abundantes ossos de mesossauros. Nos calcários estromatolíticos, há prováveis carapaças de crustáceos pigocefalomorfos, tais como *Liocaris* (ROHN *et al.*, 2009). Estas evidências atestariam a cronocorrelação com rochas da Formação Assistência (ou Membro Assistência, Formação Irati) das áreas mais interiores/sulinas, da Bacia do Paraná (ROHN *et al.*, 2009).

O predomínio de folhelhos ao sul do Arco de Ponta Grossa indica que o depocentro encontrava-se nas regiões mais meridionais da bacia, favorecendo ali sedimentação característica de ambiente mais profundo ou águas mais calmas. Segundo Hachiro (1991), seu caráter rítmico evidencia influências paleoclimáticas e astronômicas (ciclos Milankovitch) durante a deposição da unidade. Assim sendo, a sedimentação dos folhelhos teria ocorrido sob condições de águas mais profundas (vide BEURLIN, 1954; RUNNEGAR & NEWELL, 1971), enquanto os carbonatos teriam sido depositados em águas mais rasas. Segundo Holz *et al.* (2010), a alternância entre calcários dolomíticos e folhelhos betuminosos seria evidência de alterações climáticas (alternância entre climas secos e úmidos) juntamente com alterações no nível do mar. Ciclos eustáticos seriam os responsáveis pela caracterização de cada subunidade (HACHIRO, 1997).

No que tange ao conteúdo fóssil, além dos mesossaurídeos, outros vertebrados ocorrem também no intervalo Irati, da Bacia do Paraná, bem como vegetais, em especial, troncos de gimnospermas, invertebrados (crustáceos malacóstracos, raros insetos e possíveis foraminíferos ainda não formalmente descritos), estromatólitos, os últimos acritarcas registrados na bacia, bem como uma diversificada microbiota, constituída por organismos unicelulares, clorófitas, grãos de pólen e fitoclastos (MUSSA *et al.*, 1980; PINTO & ADAMI-RODRIGUES, 1996; ARAÚJO, 2001; LAGES, 2004; CALÇA, 2008). Os fósseis sugerem que o “Mar Irati” ou “Mar de *Mesosaurus*” (senso PICKFORD, 1995) esteve quase totalmente desconectado de um ambiente francamente marinho (ARAÚJO, 2001; LAGES, 2004; ROHN, 2007).

2.2. PROCEDÊNCIA DAS AMOSTRAS

Dois conjuntos de amostras foram estudados na presente pesquisa, em parte, provenientes dos afloramentos da Formação Assistência no Estado de São Paulo e de rochas coevas do Estado do Rio Grande do Sul, especialmente do clássico afloramento de Passo do São Borja (vide LAVINA *et al.*, 1991). As amostras do Estado de São Paulo são, em sua maioria, da porção superior do banco de calcário dolomítico, Camada Bairrinho (senso

HACHIRO *et al.*, 1993), da Formação Assistência. Na Figura 1 são mostradas as localizações das pedreiras no Estado de São Paulo, de onde as amostras foram coletadas e cujas informações são complementadas pelos dados do Quadro 2. As amostras são constituídas por dolomitos de cor creme ou acinzentada, com concentrações densas de carapaças de crustáceos. A maior parte das amostras estudadas provém da exposição, em cava abandonada, da Pedreira Amaral Machado, no município de Saltinho, SP (Fig. 2). Outras amostras foram coletadas roladas na seção exposta na pedreira Partecal Partezani, no município de Rio Claro, SP, e as demais amostras provêm de pedreiras situadas nos municípios de Limeira, Tietê, Cesário Lange, Angatuba e Pereiras no Estado de São Paulo. Essas amostras compreendem também calcários dolomíticos de cor creme ou cinza, contendo carapaças de crustáceo, típicos da Camada Bairrinho.

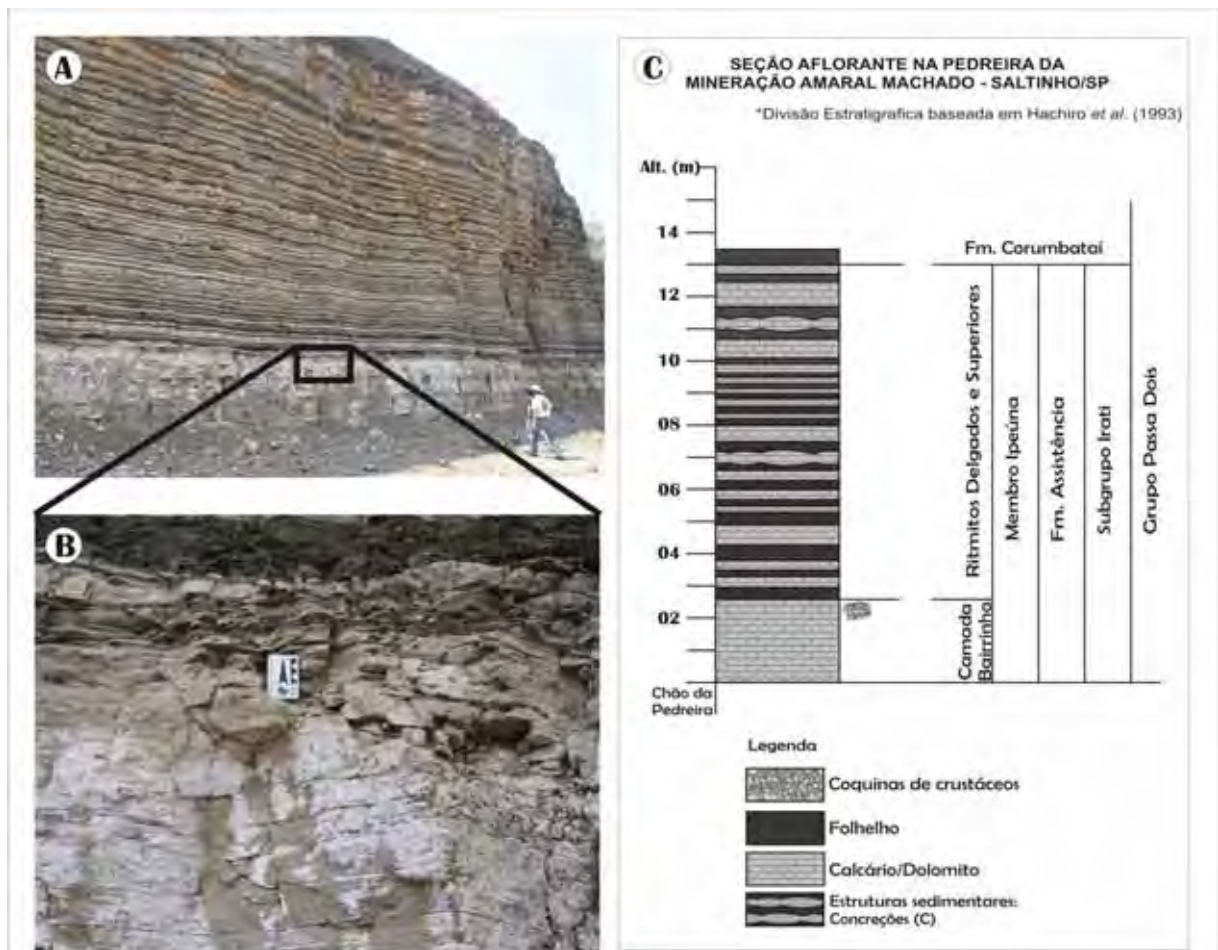


Figura 2. Sucessão (A) da Formação Assistência, na pedreira Amaral Machado, município de Saltinho, SP e detalhe (B) do intervalo de ocorrência das concentrações densas de crustáceos na porção superior da Camada Bairrinho (senso Hachiro *et al.*, 1993). C- Seção colunar da Formação Assistência na mesma pedreira. Modificado de Caires (2005). Explicação no texto.

Quadro 2. Lista de amostras que foram examinadas no presente estudo.

Número de Coleção	Cidade	Pedreira/Afloramento	Concentração
CP3/2	Limeira-SP	Calcário Cruzeiro	Tipo 3A
CP3/5	Tietê-SP	Calcário Togran	Tipo 3A
CP3/7	Cesário Lange-SP	Rocha Fértil	Tipo 3A
CP3/8	Saltinho-SP	Calcário Diamante	Tipo 3A e 3B
CP3/9	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A e 3B
CP3/10	Angatuba-SP	Cinco Estrelas	Tipo 3A e 3B
CP3/11	Angatuba-SP	Cinco Estrelas	Tipo 3A
CP2/9	Angatuba-SP	Cinco Estrelas	Tipo 3B
CP2/6	Pereiras-SP	Calcário Cruzeiro	Tipo 3A
CP2/7	Tietê-SP	Calcário Togran	Tipo 3A
CP2/24	Cesário Lange-SP	Rocha Fértil	Tipo 3A
H ₂ .53 (Amostra1)	Rio Claro-SP	Partecal Partezani	Tipo 3D
H ₂ .53 (Amostra2)	Rio Claro-SP	Partecal Partezani	Tipo 3D
H ₂ .53 (Amostra3)	Rio Claro-SP	Partecal Partezani	Tipo 3D
MP 7202 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7203 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7204 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7205 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7206 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7208 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7209 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7210 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7211 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7212 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7213 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7214 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7215 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7216 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7217 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7218 UFRGS	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7219 UFRGS (A)	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
MP 7219 UFRGS (B)	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
UFRGS PV-0447-P	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
DZP 18808	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-

Número de Coleção	Cidade	Pedreira/Afloramento	Concentração
DZP 18809	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	-
LT-DZP 534	Limeira-SP	Calcário Cruzeiro	Tipo 3A
LT-DZP 535	Limeira-SP	Calcário Cruzeiro	Tipo 3A
LT-DZP 536	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 537	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 538	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 539	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 540	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 541	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 542	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 543	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 544	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 545	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 546	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 547	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 548	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 549	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 550	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 551	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 552	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 553	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 554	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 555	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3B
LT-DZP 556	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 557	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 558	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 559	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 560	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 561	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	Tipo 3C
LT-DZP 562	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	Tipo 3C
LT-DZP 563	São Gabriel-RS	Passo de São Borja	Tipo 3C

contato basal com os folhelhos é erosivo. Superiormente o calcirrudito grada para um calcarenito fino, com cerca de 20 a 30 cm de espessura, exibindo laminação ondulada e estratificação cruzada *hummocky*, com até 8 metros de comprimento de onda (Figs. 5C, 5D) e ângulos de truncamento muito baixos. Em seguida, ocorrem 5 cm de calcarenito com laminações truncadas por ondas e a superfície da camada se encontra ondulada (marcas de ondas simétricas), com direção de calha para 340° (vide também LAVINA *et al.*, 1991). A seguir, ocorre nova camada de calcarenito fino, com laminação ondulada na porção basal, passando a estratificação cruzada *hummocky*. Os calcarenitos contêm densas concentrações de restos de crustáceos (Fig. 6).

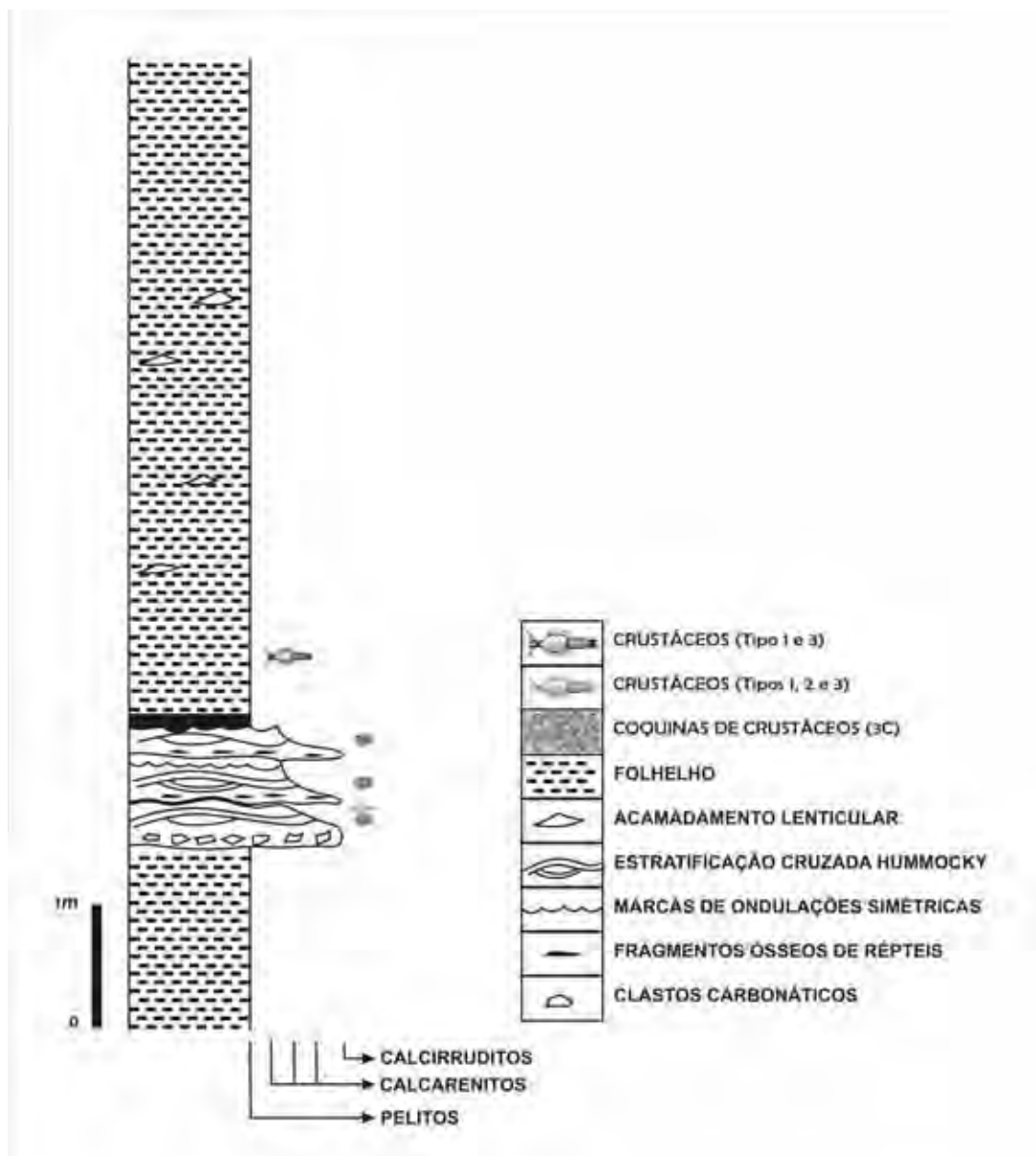


Figura 4. Seção colunar da sucessão Irati, junto ao rio Santa Maria, em Passo do São Borja, município de São Gabriel, RS. Modificado de Lavina *et al.* (1991).

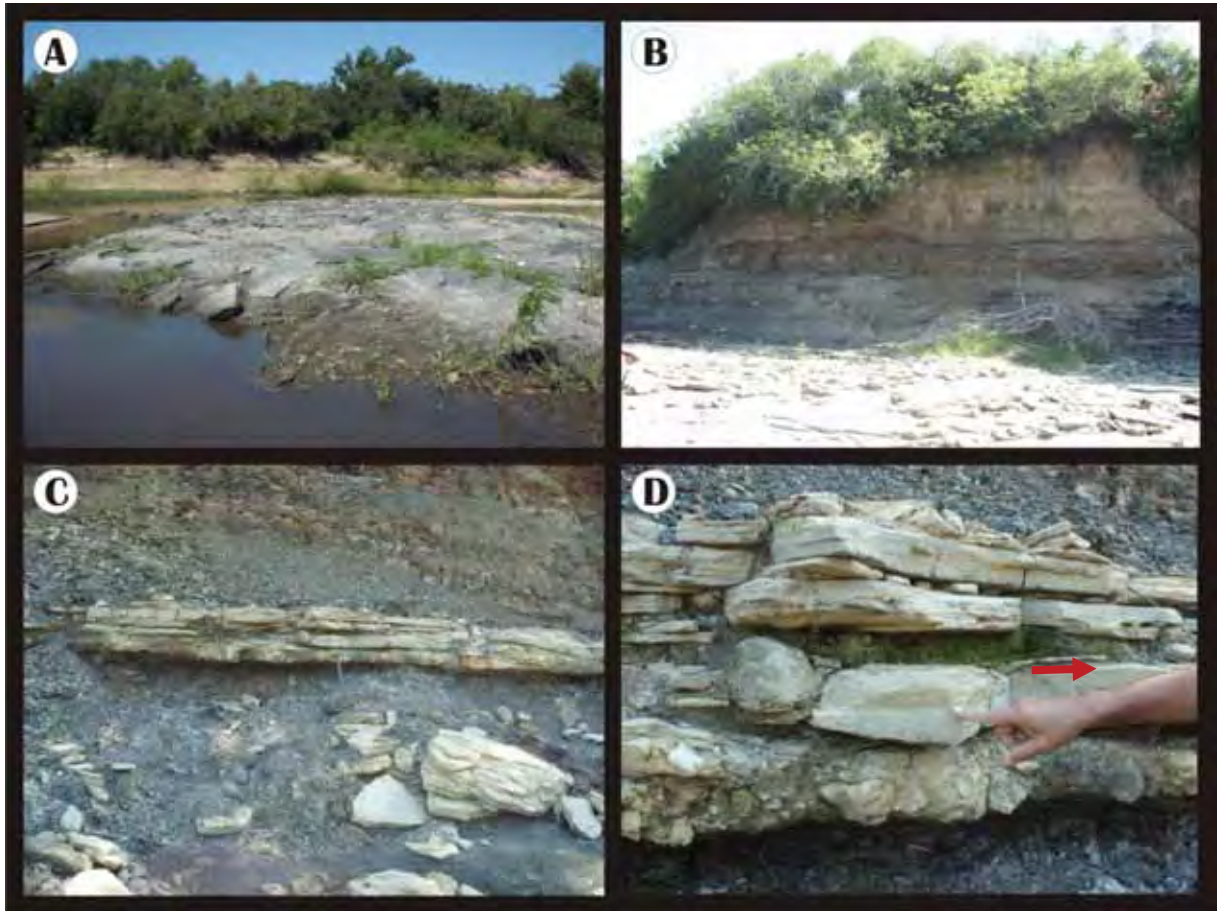


Figura 5. Afloramento da sucessão Irati, junto ao rio Santa Maria (Passo do São Borja), município de São Gabriel, RS. A- Vista geral do afloramento, mostrando ao fundo a sucessão com folhelhos e siltitos na porção basal do afloramento, melhor visualizados em B (note o alto grau de intemperismo das rochas). C- Nível de calcirruditos e calcarenitos entre os folhelhos e siltitos. D- Vista, em detalhe, do nível basal de calcirrudito (note os clastos carbonáticos) e, logo acima, o nível de calcarenito com densa acumulação de crustáceos pigocefalomorfos. Ainda em D, note o contato entre o calcarenito, com laminação plano-paralela e ondulada, passando superiormente a estratificação cruzada *hummocky*. As lâminas contêm densa acumulação de carapaças. A seta indica a presença de lamito, que recobre a laminação ondulada (vide também Figura 6). Imagens: Andréia Evaldt (IG/UFRGS).

No Quadro 2, todo o conjunto de amostras estudado é listado. As amostras com código LT-DZP ou DZP pertencem à coleção do Departamento de Zoologia do IBB/UNESP, campus de Botucatu, enquanto as amostras com sigla CP estão depositadas no Laboratório de Paleontologia da UNICAMP (vide também RICARDI-BRANCO *et al.* 2008) e, finalmente, as amostras da pedreira Partecal Partezani, de código H5 53, pertencem à coleção paleontológica do IGCE/UNESP, campus de Rio Claro. Adicionalmente, as amostras provenientes da coleção da UFRGS estão codificadas como MP ou PV/ UFRGS.



Figura 6. Detalhe do primeiro nível de calcarenito, do afloramento de Passo do São Borja (vide Figuras 4 e 5), RS. Note, na porção basal, intervalo com laminação plano-paralela e, na região superior, ondulada. O contato entre ambas é o apontado na Figura 5D. As lâminas são constituídas de carapaças de crustáceos e as setas indicam a presença de vértebras de mesossauros. Explicação no texto.

2.3. TAFONOMIA: TERMINOLOGIA E CLASSIFICAÇÃO

Para a descrição dos atributos ou assinaturas tafonômicas dos bioclastos estudados, é utilizada, principalmente, a nomenclatura sugerida por Kidwell *et al.* (1986), Brett & Baird (1986), Fursich & Oschman (1986, 1993) e Kidwell & Holland (1991). As concentrações fossilíferas foram analisadas e descritas obedecendo, sempre que possível, os seguintes critérios recomendados por Kidwell & Holland (1991): a- feições sedimentológicas do depósito, incluindo o grau de empacotamento e seleção dos bioclastos; tipo de matriz e estruturas sedimentares biogênicas e físicas associadas, e b- feições tafonômicas dos bioclastos, abrangendo a orientação em planta e seção dos bioclastos; o grau de articulação das carapaças e a fragmentação, abrasão, corrosão, bioerosão ou incrustação. A classificação genética empregada é a de Kidwell *et al.* (1986).

Com intuito de melhor entender a tafonomia básica dos crustáceos pigocefalomorfos, dados compilados da literatura (BEURLLEN, 1953; BROOKS, 1962; MEZZALIRA, 1971; PINTO, 1971; PINTO & ADAMI-RODRIGUES, 1996; TAYLOR *et al.*, 1998; HOTTON *et al.*, 2002), combinados com as feições observadas nos calcários e

folhelhos estudados forneceram o espectro das diferentes condições de preservação desses artrópodes. Os estados de preservação observados/identificados foram então comparados/correlacionados com os conhecidos para a tafonomia dos trilobites (SPEYER & BRETT, 1985, 1986; WESTROP, 1986, 1992; SPEYER, 1987, 1991; MIKULIC, 1990; WESTROP *et al.*, 1993; WESTROP & RUDKIN, 1999), possibilitando o estabelecimento de um modelo de preservação para os pigocefalomorfos.

3. RESULTADOS

3.1. TAFONOMIA COMPARADA: MODO DE OCORRÊNCIA E PRESERVAÇÃO DOS PYGOCEPHALOMORPHA BEURLIN, 1930

Dados obtidos com amostras dos afloramentos dos Estados de São Paulo e Rio Grande do Sul e compilações de dados da literatura (BEURLIN, 1953; BROOKS, 1962; HOTTON *et al.*, 2002; MEZZALIRA, 1971; PINTO, 1971; PINTO & ADAMI-RODRIGUES, 1996; ADAMI-RODRIGUES & PINTO, 2000; TAYLOR *et al.*, 1998) foram empregados para estabelecer os padrões de preservação dos fósseis, os quais permitem inferências de cunho sedimentológico e estratigráfico (vide discussão). A anatomia geral de um crustáceo pigocefalomorfo é mostrada em detalhes na Figura 7. Como todo artrópode, trata-se de um esqueleto do tipo multielemento (senso BRETT & BAIRD, 1986). A parte anterior do corpo denominada cefalotórax, é constituída por segmentos cefálicos e torácicos envoltos por carapaça bem desenvolvida. A parte posterior, por sua vez, é constituída pelo abdômen, estrutura composta por seis somitos mais um segmento terminal, denominado télson (Fig. 7). Os olhos são pedunculados e apresentam 2 pares de antenas, mandíbulas e dois pares de maxilas, como apêndices cefálicos (Fig. 7). Os apêndices torácicos são compostos de seis pereópodes (apêndices locomotores), maxilípedes (apêndices modificados para a alimentação) e quelípedes. Os apêndices abdominais são chamados pleópodes e não foram reconhecidos no registro fóssil, com exceção do último par, os urópodes, que em conjunto com o télson formam o leque caudal (Fig. 7).

Os pigocefalomorfos estudados apresentam dois padrões gerais de ocorrência, ou seja: a - restos (articulados e/ou desarticulados) dispersos na matriz sedimentar; ou b - restos sempre desarticulados, densamente empacotados na matriz. Entretanto, no caso dos restos dispersos existe um espectro de variações nos padrões de preservação. Esse inclui, respectivamente, formas articuladas completas até restos de escleritos isolados, completamente fragmentados. Os padrões de preservação identificados são os seguintes:

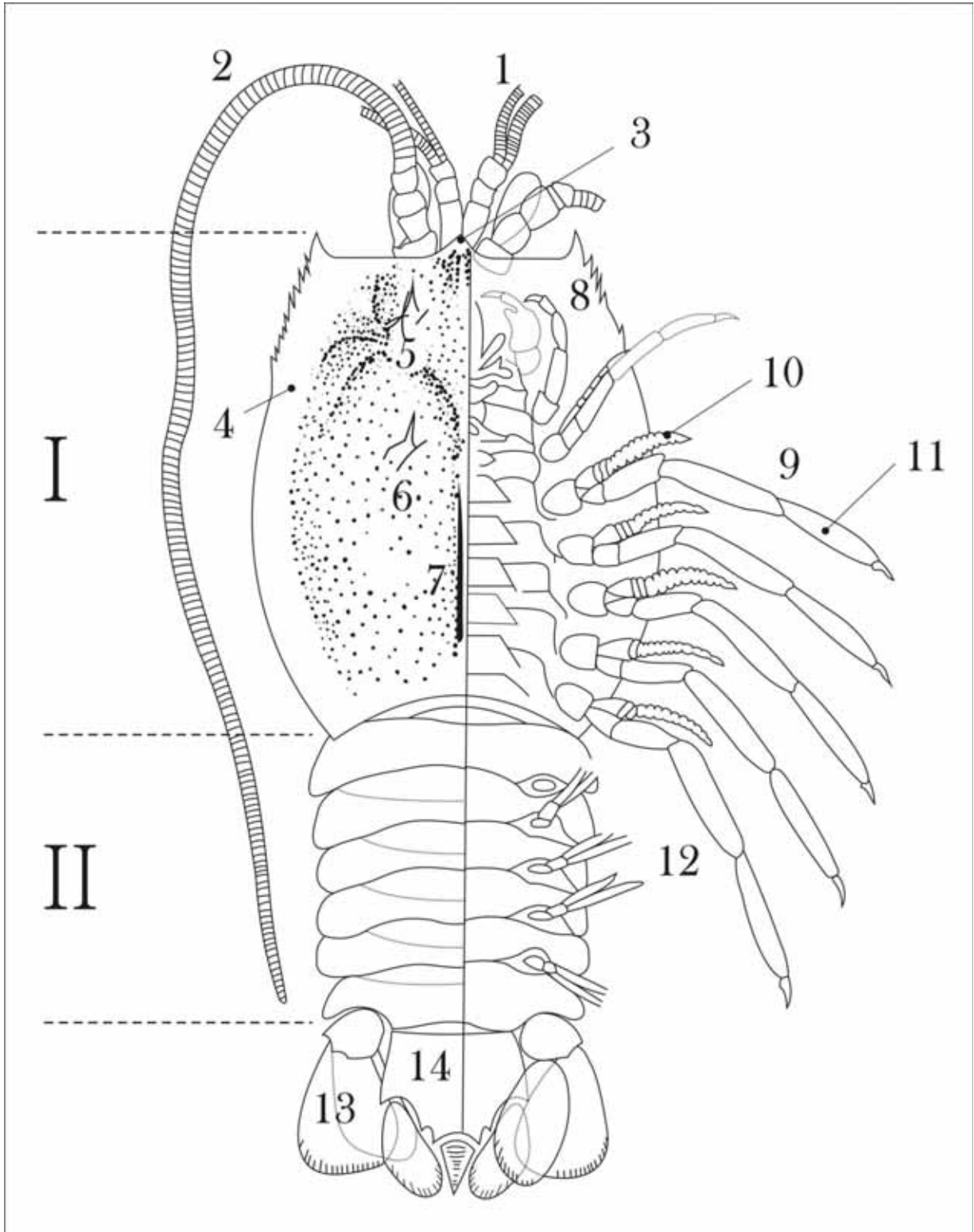


Figura 7. Reconstrução da anatomia de um crustáceo pigocefalomorfo (Peracarida), com base em Adami-Rodrigues & Pinto (2000). 1- Antênulas; 2- Antenas; 3- Rostro; 4- Carapaça; 5- Espinho gástrico; 6- Espinho hepático; 7- Carena; 8- Maxilípede; 9- Pereópode; 10- Endopodito; 11- Exopodito; 12- Pleópodes; 13- Urópode; 14- Telson.

Tipo 1- *Pigocefalomorfo completo, ocorrendo com corpo esticado (=complete outstretched bodies, senso SPEYER & BRETT, 1986) ou flexionado (Fig. 8):*

- *Em calcários (Figs. 11A e 11B):* Quando presentes em calcários, estão associados normalmente a lamitos, preservados em três dimensões, substituídos por sílica (Fig. 10). Alguns dos melhores exemplos desse tipo de ocorrência são observados nos lamitos creme, que recobrem estratificações cruzadas do tipo *hummocky* no afloramento de Passo São Borja, RS.

- *Em folhelhos (Fig. 9):* Quando preservados em folhelhos, os fósseis apresentam acentuado achatamento dorso-ventral, e, em raros casos, apresentam moldes das partes moles preservadas (Fig. 9). Alguns dos melhores exemplos desse tipo de ocorrência são observados nos folhelhos negros, acima do nível de tempestitos, do afloramento de Passo São Borja, RS, e de fósseis de *Pygaspis*, preservados exclusivamente em folhelhos, na parte superior do Membro Morro do Alto, Formação Assistência, no Estado de São Paulo.

Tipo 2- *Pigocefalomorfo parcialmente articulado (carapaça e abdômen com/sem leque caudal), esticado ou flexionado (Fig. 8):*

- *Em calcários (Figs. 12, 13A):* Esse padrão ocorre principalmente nos lamitos creme associados às estratificações cruzadas do tipo *hummocky* do afloramento de Passo São Borja, RS (Figs. 12 e 13A). Um possível exemplo de variação desse padrão de preservação inclui espécimes de *Paulocaris* ilustrado em Pinto & Adami-Rodrigues (1996), faltando o leque caudal, mas preservando antenas, as quais estão parcialmente desarticuladas. Esse padrão pode variar ainda devido ao fato das estruturas às vezes estarem ainda articuladas, porém recobertas pelas carapaças. Nesse caso, esse padrão de preservação seria apenas uma variação do tipo 1. Essa condição tafonômica não foi ainda observada em folhelhos.

Tipo 3- *Pigocefalomorfo desarticulado, com escleritos isolados (apenas carapaças, abdômen ou segmentos do abdômen) (Fig. 8):*

- *Em calcário (Figs. 11F, 13A, C-E):* Esse modo de preservação inclui restos isolados, desarticulados, especialmente da carapaça e do abdômen. Trata-se do modo predominante de preservação nas amostras aqui estudadas. Do mesmo modo, esse padrão parece ser o predominante no registro fóssil dos pigocefalomorfos, segundo os dados de literatura.

- *Em folhelhos* (Fig. 17): *em folhelhos*: Esse modo de preservação inclui carapaças isoladas completamente achatadas e deformadas. Esse padrão ocorre preferencialmente nos folhelhos negros, acima do nível de tempestito, do afloramento de Passo São Borja, RS.

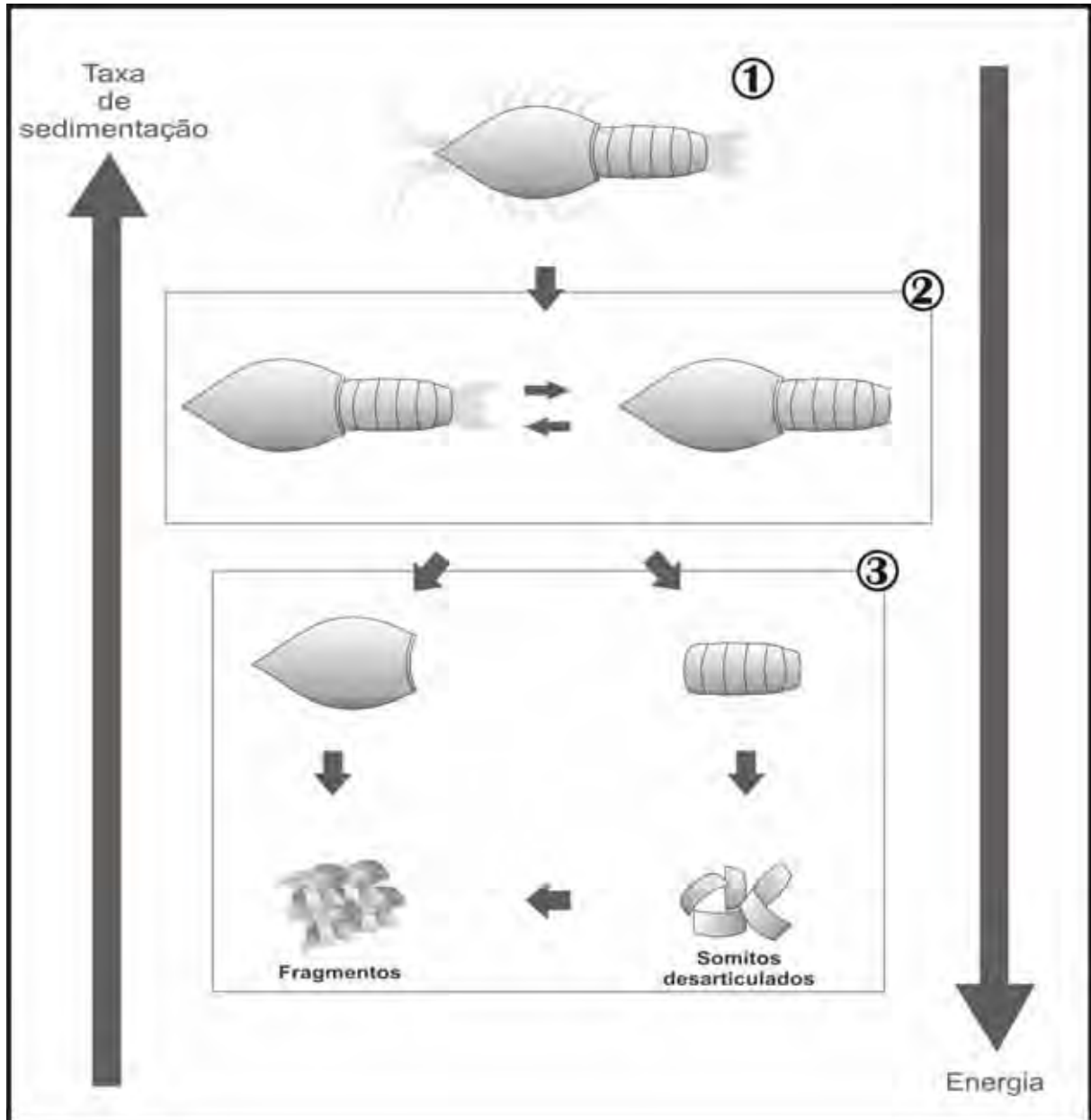


Figura 8 – Modelo conceitual de desarticulação de crustáceo pigocefalomorfo, segundo o espectro de condições tafonômicas observadas para o grupo, de acordo com o registro preservado no intervalo Irati, da borda leste da Bacia do Paraná. 1 a 3 correspondem aos modos de preservação (explicação no texto).

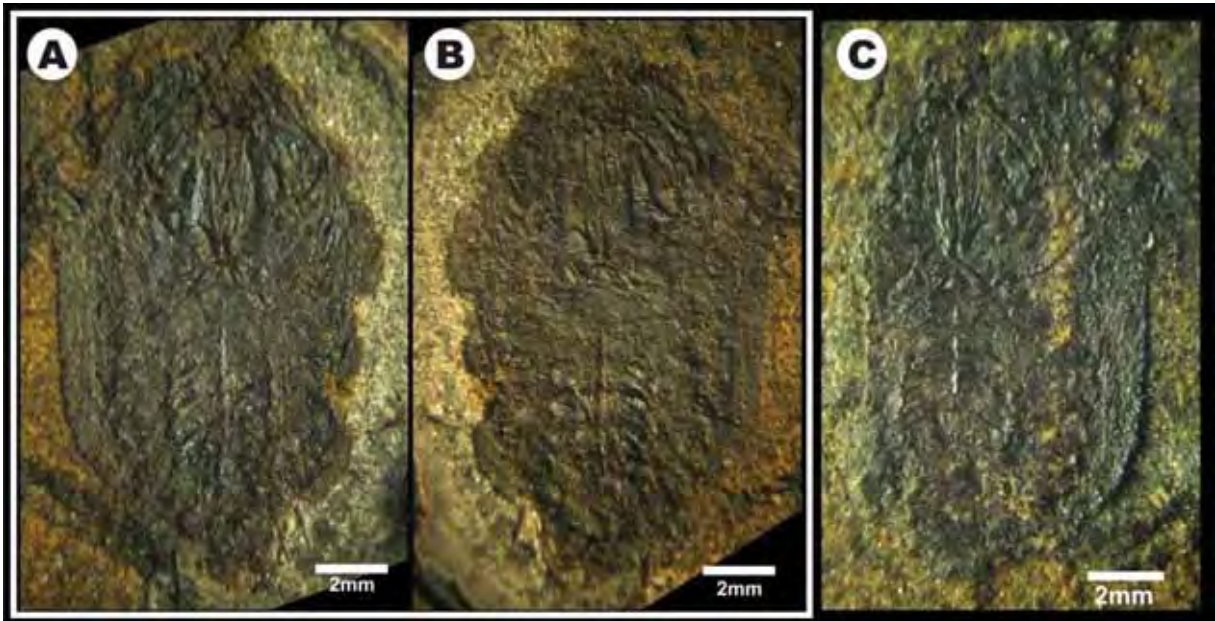


Figura 9. Vista, em planta, de espécimes de crustáceo pigocefalomorfo, exibindo padrão de preservação do tipo 1. Note que os exemplares estão incarbonizados e completamente achatados. Todos os exemplares são provenientes de folhelhos negros, pirobetuminosos, da sucessão Irati, do afloramento de Passo do São Borja, RS, de nível 10 cm acima do intervalo com as estratificações cruzadas *hummocky* (vide explicação no texto e a seção colunar na Figura 4). Em A e B espécime UFRGS PV-0446-P(a), em C, espécime UFRGS PV-0446(b).

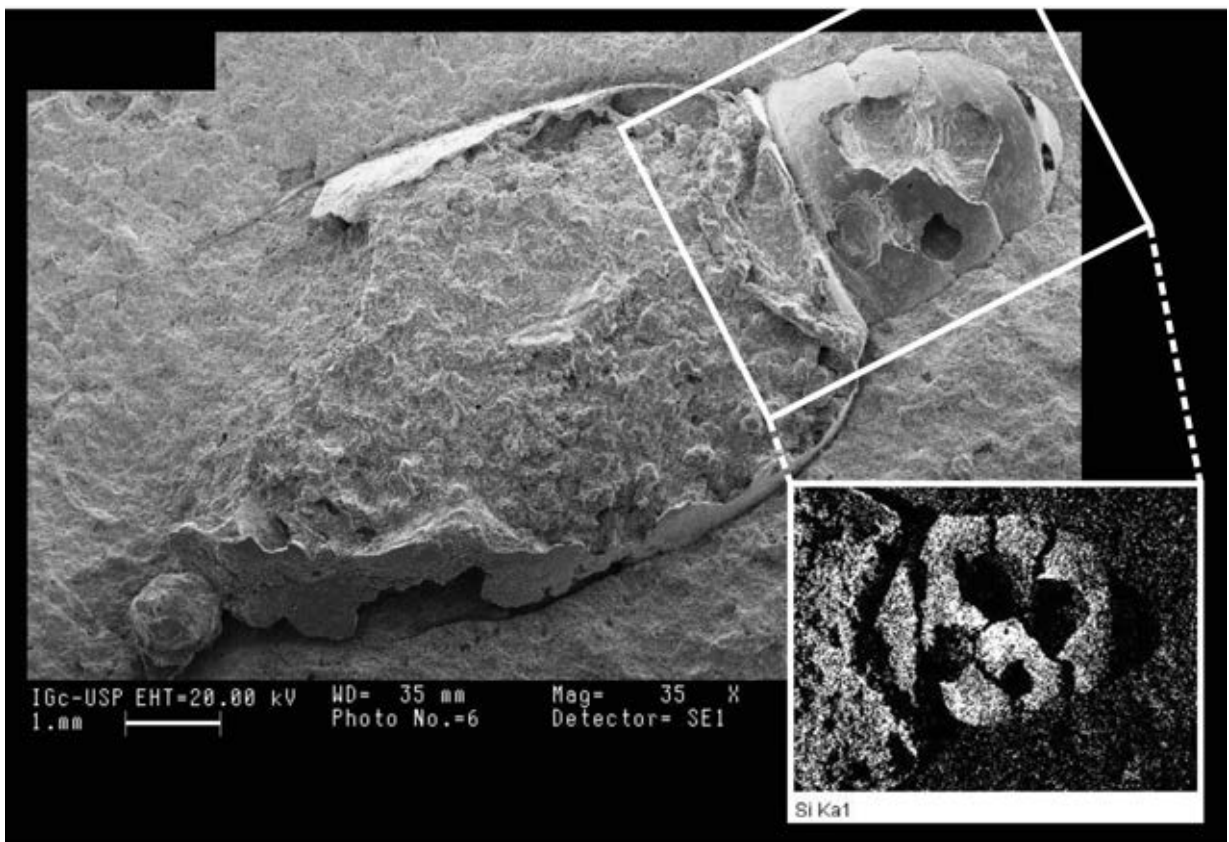


Figura 10. Imagem de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) de espécime proveniente do lamito que recobre os calcarenitos no afloramento de Passo de São Borja. Note em detalhe mapeamento obtido com sistema de análise EDS, mostrando a distribuição da sílica na amostra.

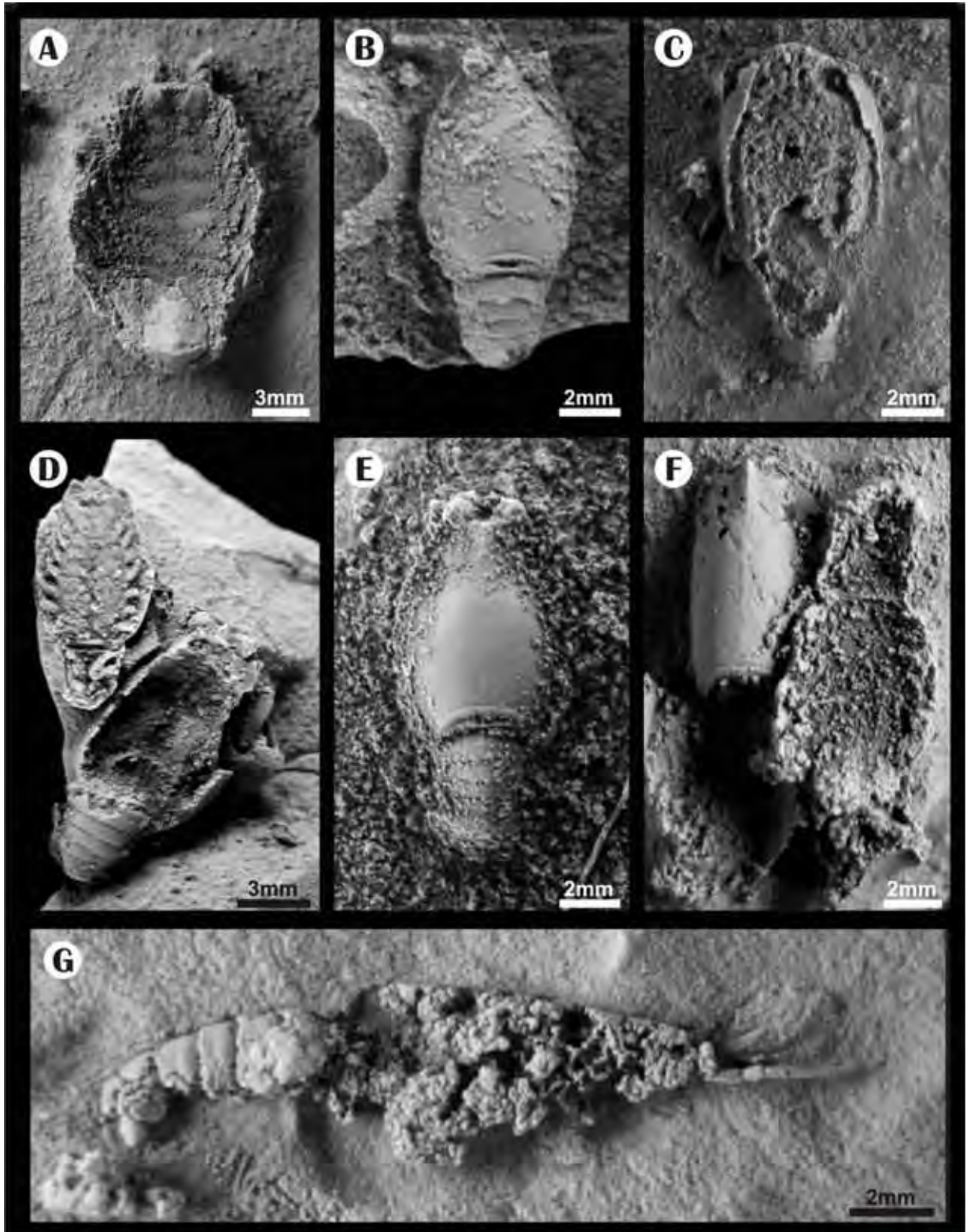


Figura 11. Vista em planta de crustáceos pigocefalomorfos provenientes dos lamitos que recobrem os calcarenitos no afloramento de Passo de São Borja, RS. Os espécimes estão silicificados (vide Figura 10), sem sinais de deformação por compactação. Note a preservação de estruturas muito delicadas e dificilmente encontradas no registro fóssil, como antenas (B e G), apêndices locomotores (C e D) e olhos (D, E e B). Estes exemplares estão depositados na coleção de invertebrados fósseis da UFRGS (MP7202, MP7206, MP7208, MP7209, MP7216 e MP7217).

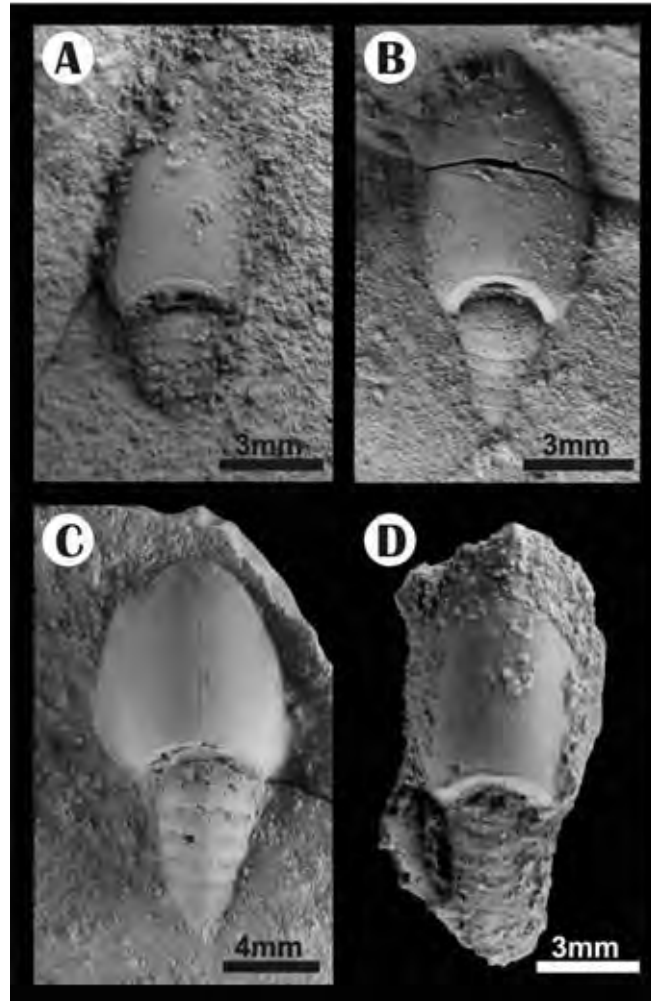


Figura 12. Crustáceos pigocefalomorfos vistos em planta, dispersos nos lamitos de cor creme (amarelados quando alterados) que recobrem o calcarenitos do afloramento de Passo de São Borja. Note que todos os exemplares representam o tipo 2 de preservação. Todos os restos estão silicificados, sem sinais de deformação por compactação. Amostras MP7211, MP7204, MP7210 e MP7218 (UFRGS).

O tipo 3 de ocorrência é marcado pela presença de restos isolados em folhelhos e lamitos (Figs. 9, 11, 12 e 13) ou ainda formando acumulações densas, algumas vezes associadas a estruturas sedimentares, tais como as estratificações cruzadas do tipo *hummocky* (Figs. 6 e 14). Nesses casos quatro tipos principais de concentrações foram observados, as quais são aqui descritos pela primeira vez, ou seja:

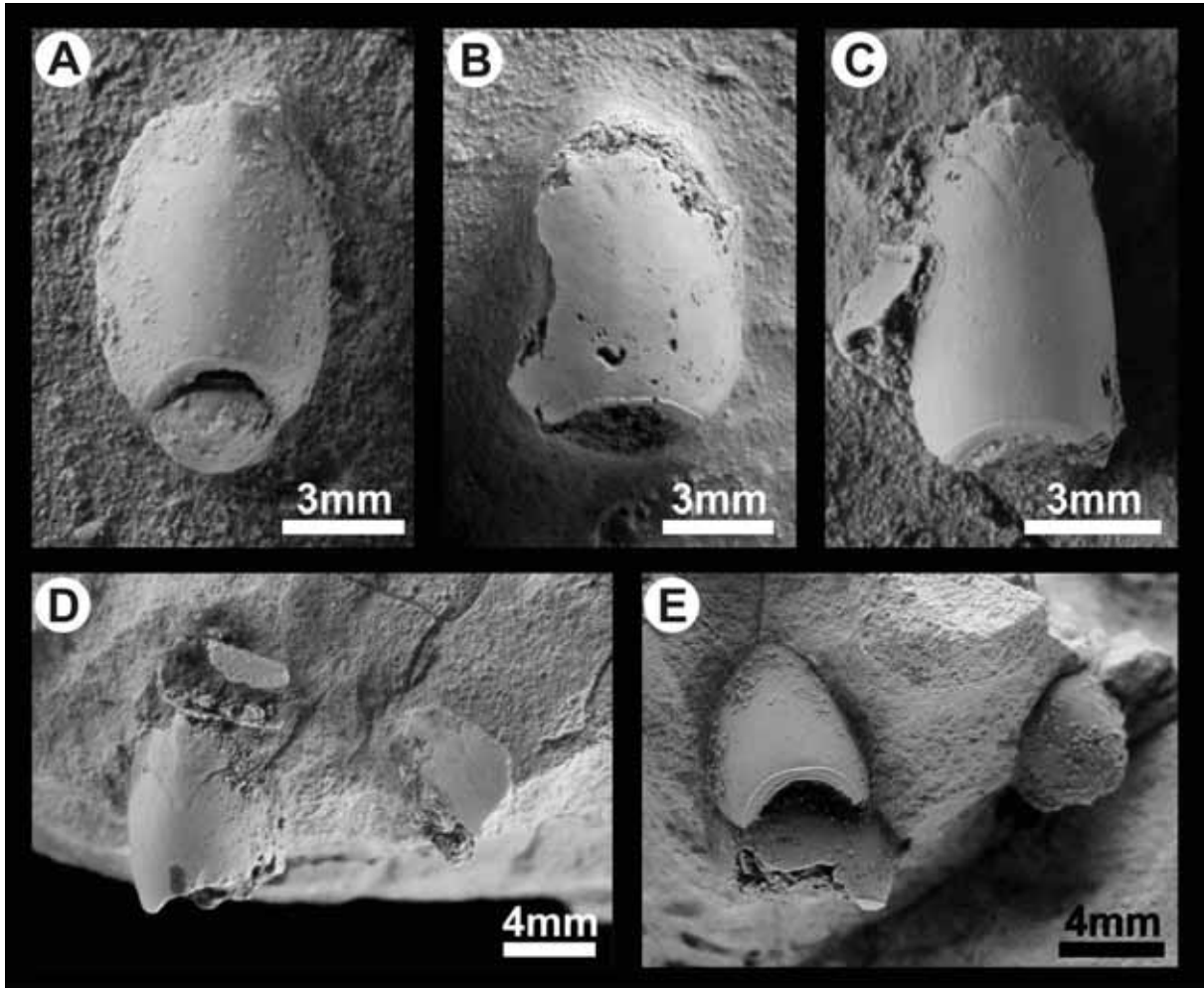


Figura 13. Vista, em planta, de espécimes de pigocefalomorfos dispersos nos lamitos de cor creme (amarelados quando alterados), que recobrem os calcarenitos do afloramento de Passo de São Borja. O espécime B representa o tipo 2 de preservação, com abdômen flexionado. Note em A, C-E, a ocorrência de carapaças isoladas, portanto, exemplos de preservação do tipo 3, segundo o modelo de desarticulação. Amostras MP7205, MP7203 e MP7217 (UFRGS).

-Concentração do tipo 3A: incluem acumulações decimétricas a centimétricas à moda de micro-coquinas formadas por diminutos fragmentos (de 1 a 5 mm), predominantemente angulosos, de exoesqueletos (restos de carapaças e segmentos torácicos) de pigocefalomorfos, mal selecionados (Fig. 14A). Os restos estão arranjados caoticamente na matriz e densamente empacotados (bioclasto-suportado), formando corpos ligeiramente lenticulares (escala métrica). Os fragmentos são côncavo-convexos e se encontram preferencialmente distribuídos com a concavidade voltada para cima, aninhados e empilhados, com granodecrescência ascendente (Figs. 14C e D). Individualmente, os acúmulos constituem lâminas delgadas (milímetros a poucos centímetros) lateralmente descontínuas (Fig. 14C-F). As lâminas são recobertas por pelitos que não possuem carapaças, dando caráter rítmico à rocha e formando estratos quase plano-paralelos de espessura variável. O contato basal das lâminas de carapaças com os pelitos subjacentes é brusco e irregular

(erosivo?) (Fig. 14E e F). O conjunto formado pelos estratos contendo concentrações densas de restos de crustáceos e lamitos pode formar camadas de aproximadamente 50 cm de espessura e extensão lateral de centenas de metros. Em campo, essa camada parece apresentar geometria lenticular, ocorrendo na parte mais superior da Camada Bairrinho (Fig. 2), nos municípios de Saltinho, Angatuba, Tietê, Limeira, Cesário Lange, Pereira, no Estado de São Paulo. Essas concentrações podem ocorrer também em calcários da camada de ritmitos na porção média/superior do Membro Ipeúna, dos municípios de Tietê, Cesário Lange e Limeira, SP (RICARDI-BRANCO *et al.*, 2008). Em nenhum desses casos foi possível identificar se os crustáceos presentes nos ritmitos são do gênero *Liocaris*, fato que ampliaria a zona de ocorrência determinada por Mezzalira (1971).

-Concentração do tipo 3B: similares as do tipo 1, acima descritas, porém com mistura de carapaças muito fragmentadas, incluindo escleritos isolados não fragmentados (carapaças e somitos abdominais) (Fig 14B). Enquanto o material fragmentado é milimétrico, as carapaças não fragmentadas podem ser milimétricas/centimétricas. Os restos estão igualmente arranjados de modo caótico na matriz e densamente empacotados (bioclasto-suportado). Os fragmentos estão com a concavidade voltada preferencialmente para cima, aninhados e empilhados, mostrando granodecrescência ascendente. As concentrações de carapaças são bruscamente recobertas por finos. Em campo, se alternam com as do tipo 3A e são especialmente abundantes na porção superior da Camada Bairrinho, na pedreira de Saltinho, no Estado de São Paulo.

-Concentração do tipo 3C: formam concentrações associadas a estruturas sedimentares, tais como *ripples* e *sets* de estratificação planar a ondulada truncante (*hummocky*), de grande porte (Figs. 5 e 6) (vide também LAVINA *et al.*, 1991). O exemplo mais notável desse tipo de ocorrência é oferecido pelo afloramento de Passo do São Borja, RS. Quando associadas às *ripples*, as carapaças podem ocorrer orientadas junto à lâmina frontal da face cavalgante da estrutura (Fig. 6). Nesse caso, em geral, os restos estão muito fragmentados e densamente empacotados. Essas estruturas são recobertas por fina camada de lamito contendo restos de crustáceos dispersos, com diferentes graus de articulação (Figs. 5D, 11, 12 e 13).

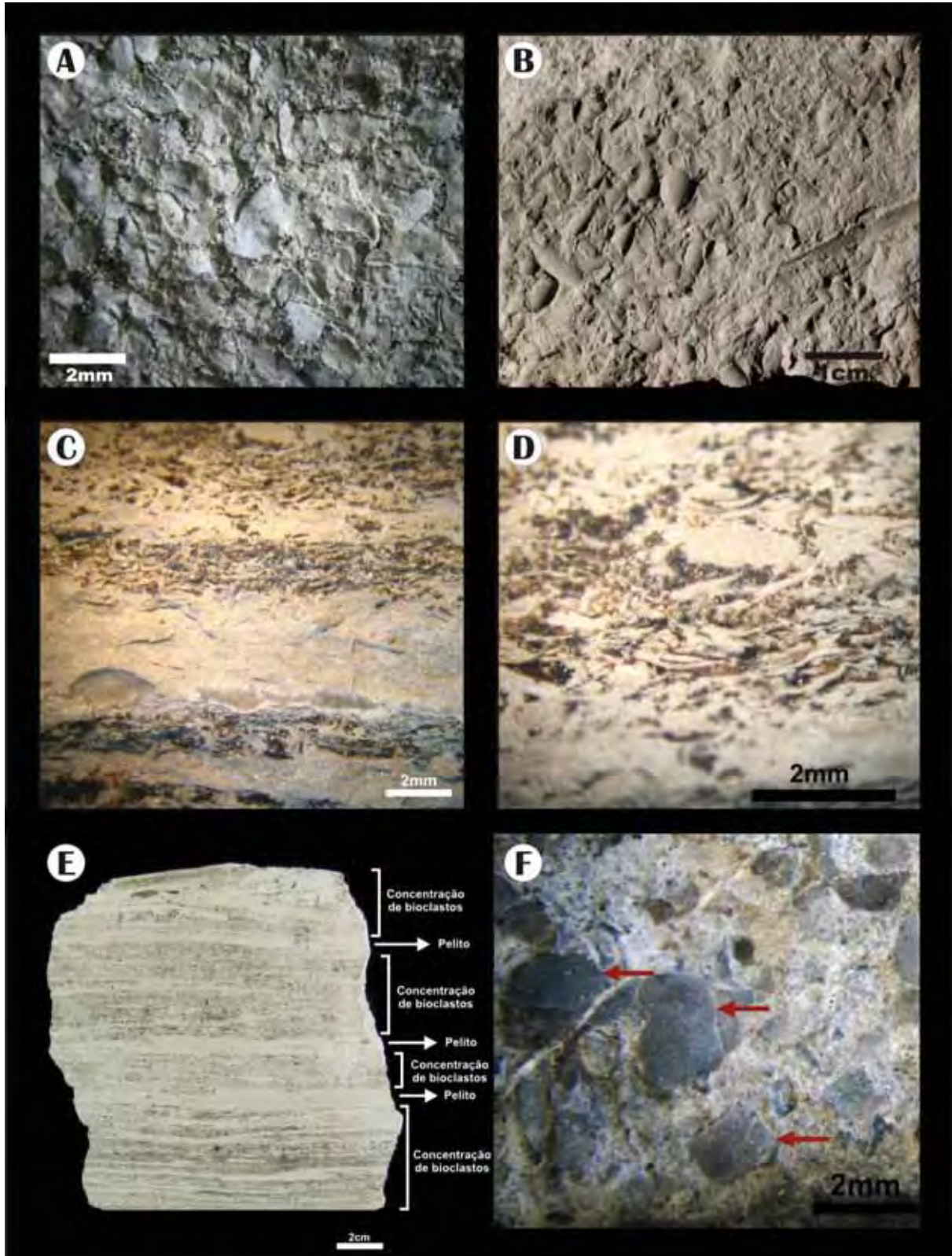


Figura 14. Acumulações densas de crustáceos, à moda de micro-coquinas, da Formação Assistência, região superior da Camada Bairrinho, no Estado de São Paulo. Em A e B, plano de acamamento mostrando restos fragmentados e com diferentes graus de abrasão. Note em B, a mistura de carapaças não fragmentadas em matriz constituída por “farinha” de restos de crustáceos. Em C-E amostras em seção, com densa concentração de carapaças de pigocefalomorfo. Em C e D, vista em seção, mostrando em detalhe as lâminas onde se nota a presença de bioclastos empilhados e aninhados. Note em E a alternância rítmica entre lâminas com concentração de carapaças e outros restos e lâminas com finos, dando caráter heterolítico ao intervalo. Em F fragmentos mostrando arredondamento das arestas resultado de abrasão mecânica.

-Concentração do tipo 3D: Correspondem a pavimentos de carapaças. Acumulação internamente complexa, formada por duas unidades bem distintas: (a) acumulações à moda de micro-coquinas, como as descritas acima, seguidas de (b) um pavimento de carapaças dispersas em matriz constituída por restos “farinha” de crustáceos (Fig. 15). O pavimento é composto por grande número de carapaças, não selecionadas (Fig. 16), em geral completas, ou pouco fragmentadas, alguns poucos somitos abdominais articulados e fragmentos indeterminados (Fig 16). As carapaças estão com a convexidade voltada para baixo o que implica na ação de correntes fundo. Em planta, as carapaças estão distribuídas segundo padrão bimodal (Fig. 15). Acumulações densas de material fragmentado são verificadas acima e abaixo dos pavimentos. Os organismos presentes nos pavimentos pertencem ao gênero *Liocaris*, indicando serem possivelmente provenientes da Camada Bairrinho, aflorante no município de Rio Claro, SP (vide MEZZALIRA, 1980).

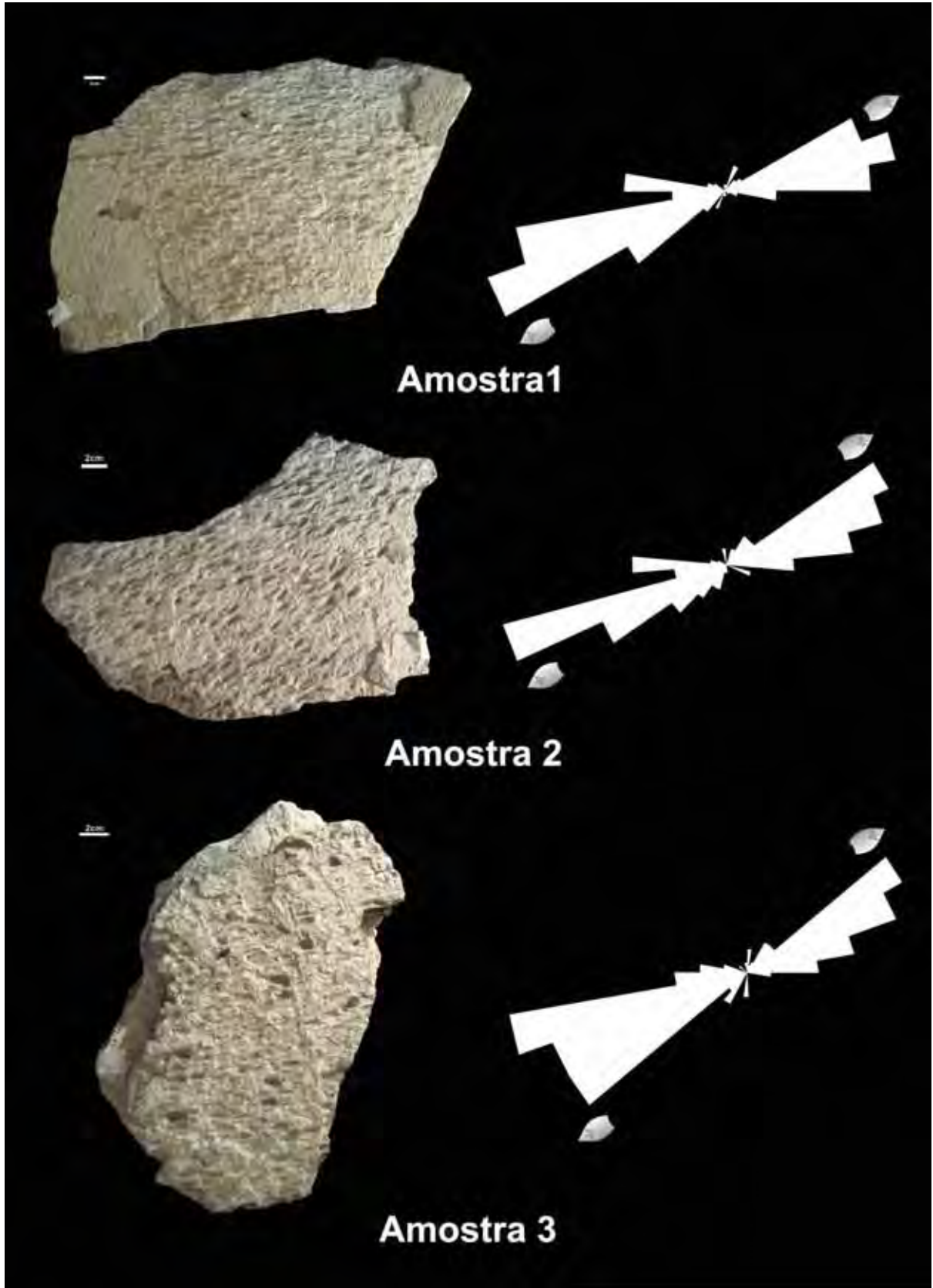


Figura 15. Vista, em planta, de pavimentos de carapaças de crustáceos pigocefalomorfos, da porção superior da Camada Bairrinho, pedreira Partecal Partezani, Rio Claro, SP. Note o padrão de orientação bidirecional das carapaças, para outras feições vide Figura 13. Explicação no texto.

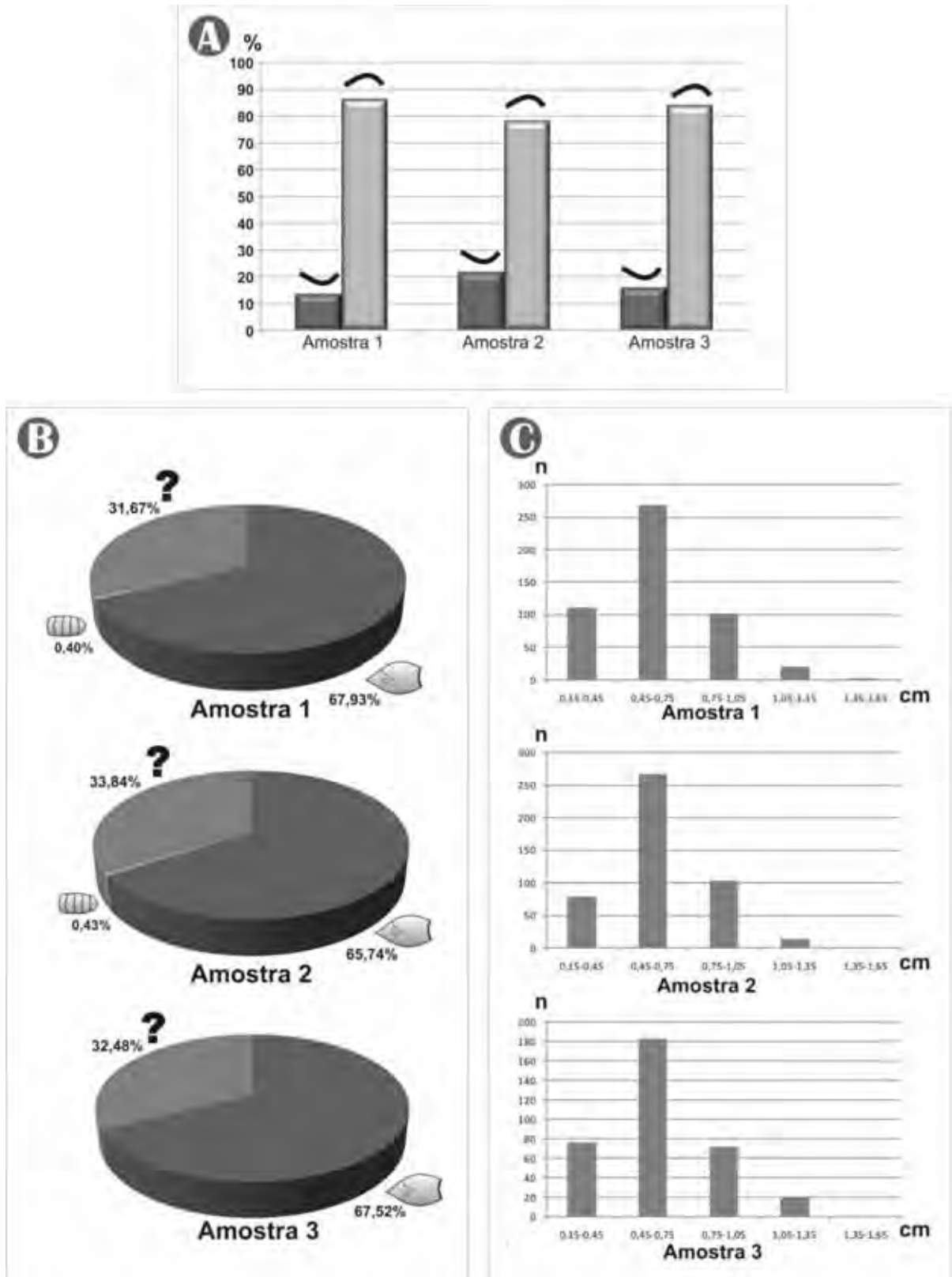


Figura 16. Dados sobre alguns parâmetros tafonômicos das amostras de pavimentos de carapaças ilustradas na Figura 15. Em A, distribuição da feição orientação dos bioclastos em seção, onde se nota o amplo predomínio da condição convexidade voltada para cima (indicando a presença de correntes de fundo). Em B, note o amplo predomínio de carapaças. As interrogações se referem ao material que não pode ser identificado dado o estado de fragmentação. Em C, as dimensões do bioclastos passíveis de medidas.

4. DISCUSSÃO

As ocorrências densas de restos de crustáceos pigocefalomorfos investigadas trazem consigo algumas questões sedimentológicas importantes, tais como: 1- Quais as causas da grande produção (aporte) desses restos em determinados intervalos estratigráficos? 2- Que fatores facultaram a preservação maciça desses exoesqueletos? 3- Como os restos resistiram à ação dos agentes tafonômicos de destruição a ponto de formarem corpos tridimensionais, à moda de micro-coquinas, mesmo que em escala estratinômica? Conforme discutido abaixo, as respostas para esses questionamentos não são simples, pois decorrem da interação de múltiplos fatores.

4.1. RESTOS DE CRUSTÁCEOS PYGOCEPHALOMORPHA BEURLIN, 1930 COMO BIOCLASTOS

Um dos aspectos mais notáveis do material estudado se refere à enorme concentração de carapaças, em certos intervalos, como mostrado pelas ocorrências da Camada Bairrinho e do afloramento de Passo São Borja, RS. É importante lembrar aqui que, a despeito dos crustáceos serem muito abundantes, diversificados e amplamente distribuídos nos ambientes aquáticos modernos, seu registro fóssil é escasso e incompleto (BISHOP, 1986; PLOTNICK, 1986; STEMPIEN, 2005). Essa característica marcante do registro fóssil dos Crustacea se deve, em grande parte, a composição e fragilidade do seu exoesqueleto (vide Quadro 3). Crustáceos possuem exoesqueleto biomineralizado, constituído de parte orgânica composta de quitina (mucopolissacarídeo) e proteínas, e parte inorgânica constituída de carbonato de cálcio (ROER & DILLAMAN, 1984). Porém, a calcificação dessa estrutura ocorre de maneira complexa, variando de intensidade entre táxons e, até mesmo, em diferentes regiões de um mesmo táxon (MUTEL *et al.*, 2008). Essa característica garante exoesqueletos mais rígidos ou mais flexíveis, em função do comportamento do organismo e da função das suas diferentes partes anatômicas (BOBELMANN *et al.*, 2007).

Organismos pelágicos, como muitos Peracarida, tendem a possuir cutículas leves e pouco mineralizadas, pois isso diminui o gasto metabólico durante a natação. O *krill* (termo norueguês, coletivamente aplicado aos crustáceos eufausídeos, semelhantes ao camarão) e os misidáceos, por exemplo, apresentam numerosas lâminas endocuticulares, muito finas e compactas, aumentando assim a rigidez da cutícula sem a necessidade de intensa biomineralização. Essa situação é distinta da observada nos crustáceos que são bentônicos, cujas cutículas são mais resistentes e biomineralizadas. Estes organismos apresentam lâminas endocuticulares mais espessas, porque o acúmulo adicional de cálcio exige espaço suficiente entre as fibras. Portanto, a estrutura e o grau de calcificação da cutícula em diferentes

organismos são distintos e podem estar associados aos diferentes modos de vida (PUTZ & BUCHHOLTZ, 1991). Mesmo nos crustáceos com esqueleto mais biomineralizado, a destruição das carapaças na interface água/sedimento é muito rápida (vide Quadro 3). Assim, a biomineralização diferencial dos exoesqueletos nos crustáceos resulta em potencial de preservação distinto entre os táxons, ou seja, em registro fóssil enviesado (mais favorável a determinados grupos ou partes anatômicas, *i.e.*, carapaça, vide STEMPIEN, 2005 e MUTEL *et al.*, 2008).

Stempien (2005) demonstrou que, embora presentes na interface água/sedimento, de ambientes marinhos de águas rasas do Recente, como em False Bay, Seattle, USA, a proporção de elementos de crustáceos braquiúros incorporados aos primeiros centímetros dos sedimentos é irrisória, se comparada aquela na superfície do substrato ou mesmo com a de outros grupos de invertebrados (*e.g.*, conchas de molusco). Isso se deve ao fato de que os restos de crustáceos possuem alta susceptibilidade à destruição mecânica, quando expostos a ação dos agentes tafonômicos, na interface água/sedimento.

A presença de sedimento biogênico no fundo oceano depende (a) do aporte de material biomineralizado, (b) da resistência (=bioclasticidade, senso KIDWELL & BRENCHLEY, 1994, 1996) do material à ação pelos agentes tafonômicos (dissolução/decomposição e fragmentação), (c) da diluição por componentes não biogênicos e (d) da alteração diagenética do sedimento e dos restos. Nesse contexto, o aporte de material biogênico dependerá das taxas de reprodução dos organismos, que geralmente está relacionada à disponibilidade de nutrientes. No caso dos crustáceos estudados, o intenso aporte de partes esqueléticas poderia estar relacionado à produção de mudas e/ou a eutrofização do ambiente. Como discutido mais adiante, a grande quantidade de cutículas que compõem as concentrações não poderia ser acumulada ao longo do tempo devido a sua fragilidade, sendo necessário um evento ecológico responsável por alta densidade de crustáceos, produção das partes duras, combinada com condições favoráveis à preservação. Assim, quanto maior for o aporte de material biogênico, maior será a sua concentração no fundo. A partir desse momento, a destruição passa a regular o quanto de material biogênico estará presente no sedimento, especialmente na interface água/sedimento, o qual poderá, em condições favoráveis, ser incorporado ao registro sedimentar. Conforme discutido em Czczuga *et al.* (2002) altas taxas de sulfatos e cloretos levam a menor quantidade de espécies de fungos decompositores de quitina nos fundos dos ambientes aquosos. Por essa razão, depósitos de fundo formados em lagos em fase eutrófica, por exemplo, apresentam maior

quantidade de fragmentos de carapaças de crustáceos planctônicos, que não foram decompostas, do que em lagos de fases menos eutróficas.

A resistência dos bioclastos, assim como o aporte, está relacionada à formação de coquinas espessas, como as encontradas na Formação Assistência. Segundo Kidwell & Brenchley (1994), coquinas espessas dificilmente são dominadas por táxons cujas partes duras são constituídas por microestruturas altamente orgânicas. Portanto parece improvável que essas camadas tão extensas e espessas tenham sido formadas sem uma explosão populacional, posto que, como discutido anteriormente a cutícula dos crustáceos não possui grande resistência devido à grande quantidade de matéria orgânica que possui.

Até o momento, não é possível saber, com certeza, a exata composição das carapaças dos crustáceos pigocefalomorfos. Entretanto, é sabido que, pelo menos, algumas espécies de misidáceos viventes possuem exoesqueleto pouco mineralizado (*e.g.*, CUZIN-ROUDY & TCHERNIGOVITZEFF, 1985; WARD, 1989). Os crustáceos pigocefalomorfos preservados silicificados nos lamitos de Passo de São Borja, RS, indicam que seus exoesqueletos devem ter possuído ao menos um pequeno grau de biomineralização (carbonato de cálcio). Provavelmente a decomposição das partes moles dos pigocefalomorfos gerou meio ácido, provocando a dissolução do carbonato de cálcio e precipitação simultânea da sílica. De qualquer modo, o exoesqueleto dos pigocefalomorfos foi, certamente, pequeno, leve e flexível (vide, inclusive, MODESTO, 2006). Assim sendo, é curioso observar que restos que, originalmente, apresentavam ductibilidade, se comportaram como elementos rúpteis, isso é sujeitos à fragmentação mecânica. É importante salientar aqui que nos restos observados, mesmo nos muito fragmentados, não existem sinais de dissolução ou corrosão. Em muitos casos, os fragmentos são angulosos, mas em outros as arestas foram arredondas (Fig. 14F), o que implica em algum retrabalhamento e/ou exposição na interface água/sedimento. Portanto, a fragmentação observada é mecânica, ou seja, hidráulica. Nesse contexto, é interessante observar como restos tão leves e pouco densos poderiam se comportar como bioclastos de fundo, a ponto de estarem orientados (imbricados), no sentido da face deslizante de *ripples*, associadas a estratificações cruzadas do tipo *hummocky*, como no afloramento de Passo do São Borja, RS. Ainda mais notável é o fato de que, quando associadas a tais estruturas sedimentares trativas, os restos de crustáceos estão densamente empacotados e misturados a vértebras e costelas de mesossaurídeos (Fig. 6). Obviamente, vértebras e costelas não possuem a mesma equivalência hidráulica das carapaças de crustáceos e, portanto, não deveriam ocorrer juntas, na mesma lâmina ou estrato sedimentar. Conforme longamente

sabido as estratificações cruzadas do tipo *hummocky* estão associadas a ondas e correntes geradas durante tempestades. Certamente esse é o caso do afloramento de Passo do São Borja, cuja sucessão foi gerada, possivelmente, por tempestades de inverno, conforme discussão em Lavina *et al.* (1991).

As feições acima são ainda mais notáveis quando se considera que após certo tempo (poucas semanas, vide mais abaixo) de exposição na interface água/sedimento, os restos de crustáceos se tornam muito frágeis. Tal fato se deve a natureza da cutícula que é muito distinta de conchas de braquiópodes, moluscos e corais, devido à grande quantidade de matriz orgânica. À medida que a quitina se decompõe, qualquer distúrbio, natural (ou mesmo experimental), pode fragmentar o exoesqueleto (HARDING, 1973; PLOTNICK, 1986; ALLISON 1986, 1988). Neste ponto, os efeitos da bioturbação, abrasão e necrofagia se intensificam, destruindo os restos com maior intensidade (BISHOP, 1986). Mesmo nos crustáceos cujas carapaças são muito calcificadas a degeneração ocorre rapidamente (cerca de 12 semanas, ALLISON, 1986, 1988). Assim sendo, chama a atenção o fato de que os restos de pigocefalomorfos, com modo de preservação do tipo 3, pudessem se comportar como clastos de fundo. Uma vez que os crustáceos estudados são pelágicos, seus restos deveriam decantar e formar acúmulos densos de fundo, à moda de “vasas” (“vasas de pigocefalomorfos”) no “Mar de *Mesosaurus*”. Notavelmente, as “vasas” seriam predominantemente quitinosas e, embora seja ainda especulativo, não é improvável que os restos de crustáceos tenham sofrido rápida mineralização, no fundo (diagênese precoce), possibilitando se comportarem como partículas bioclásticas mais densas e pesadas, sendo transportadas e/ou retrabalhadas junto ao leito, juntamente com outras partículas bioclásticas (*e.g.*, costelas e vértebras). A análise de EDS (Espectroscopia de Energia Dispersiva) mostra que os crustáceos presentes no lamito associado às estratificações cruzadas em Passo de São Borja, RS estão silicificados. Uma evidência a favor da silicificação precoce dos restos diz respeito à tridimensionalidade das carapaças, que é muitas vezes mantida nas acumulações densas. Por serem flexíveis, quando acumuladas densamente, essas carapaças deveriam apresentar deformações e achatamentos, por compressão/compactação, o que nem sempre é observado nos restos presentes nas acumulações densas (*e.g.*, concentrações à moda de microcoquinas e pavimentos de carapaças). Notavelmente, quando ocorrendo isoladamente nos folhelhos negros às carapaças e outros restos biomineralizados estão completamente achatados e deformados, confirmando seu comportamento dúctil (Fig. 17).

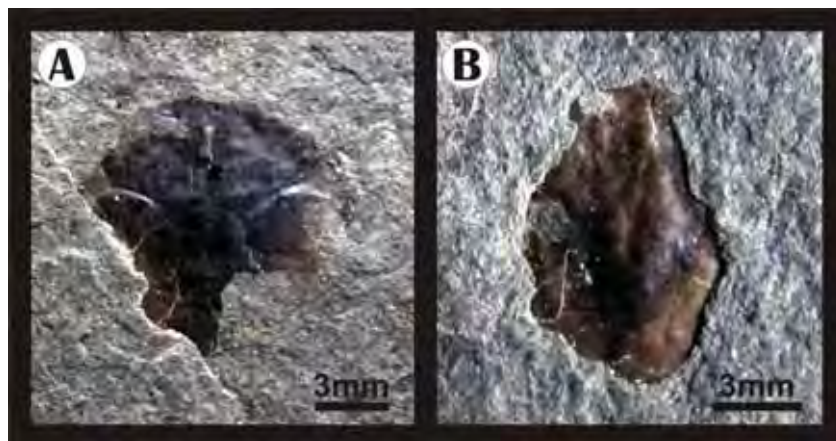


Figura 17. Carapaças de crustáceos pigocefalomorfos preservadas no folhelho, no afloramento de Passo de São Borja, RS. Note o achatamento e deformação das carapaças, demonstrando o comportamento dúctil dessas estruturas.

4.2. MODO DE PRESERVAÇÃO E ENVIESAMENTO TAFONÔMICO

Conforme descrito acima, os restos de crustáceos aqui estudados podem estar articulados, parcialmente articulados (modos 1 e 2) ou totalmente desarticulados (modo 3). Na Figura 8, as principais fases de desarticulação de um crustáceo pigocefalomorfo são ilustradas, com base no espectro de preservação observado para o registro do grupo. Os crustáceos articulados completos (Figs. 9 e 11A e B) (modo 1) devem corresponder a indivíduos rapidamente soterrados, provavelmente logo após a morte e não devem representar mudas. Estes restos ocorrem dispersos na matriz e nunca formam aglomerados (*clusters*), como os descritos para trilobites (vide SPEYER & BRETT, 1985). Esse tipo de preservação ocorre preferencialmente em folhelhos. Assim sendo, lâminas ou estratos contendo formas completas devem representar intervalos onde houve aumento nas taxas de decantação de finos, gerando coberturas suficientemente espessas para recobrir os restos recém mortos (vide PATERSON *et al.*, 2007). Ocorreriam, portanto, nos paleoambientes de baixa energia, pontuados por aumento nas taxas de sedimentação, em fundos anóxicos, abaixo do nível de base de ondas de tempestades. A decantação de finos (*mud blanketing*, senso MILLER *et al.*, 1988) poderia resultar da ação, nos ambientes mais distais, de tempestades. Os crustáceos completos (modo 1) encontrados nos lamitos creme, associados às estratificações cruzadas do tipo *hummocky*, do afloramento de Passo de São Borja (Figs. 11) estão muito bem preservados, silicificados (Fig. 10), mantendo a tridimensionalidade (sem deformações). Nestes espécimes estão preservadas inclusive estruturas dificilmente encontradas no registro destes organismos, tais como apêndices locomotores, antenas e, até mesmo, os olhos (Fig.11). De fato, o grau de articulação dos exoesqueletos, a ausência de fragmentação, abrasão e

reorientação sugerem que essas ocorrências constituem assembléias autóctones (senso KIDWELL *et al.*, 1986), com os indivíduos rapidamente soterrados após a morte e mínimo distúrbio de fundo (vide também, BRETT & BAIRD, 1986; SPEYER & BRETT, 1986; SPEYER, 1987, 1991). Talvez o principal fator responsável pela excepcional preservação destes crustáceos seja a diagênese precoce, resultado de um rápido soterramento e decomposição anaeróbica da matéria orgânica (vide ALLISON, 1988). Como os restos estão silicificados, é importante lembrar que, na silicificação precoce, a precipitação da sílica ocorre simultaneamente com a dissolução do carbonato de cálcio, possibilitando que detalhes morfológicos sejam preservados fielmente. Este processo está geralmente associado à decomposição da matéria orgânica, ocorrendo principalmente quando os bioclastos são depositados antes da decomposição dos componentes orgânicos. Neste caso, a matéria em decomposição no interior do substrato serve como ponto de nucleação da precipitação da sílica, e concomitantemente, leva a diminuição do pH, inicialmente maior que 9, ocasionando a dissolução do carbonato de cálcio (vide discussão em BUTTS & BRIGGS, 2011).

A baixa densidade e abundância de indivíduos nos folhelhos negros e lamitos creme poderiam estar relacionadas a momentos onde havia predomínio de condições estressantes no meio, já que a presença de formas articuladas, com partes moles preservadas indicaria condições ótimas de preservação dos crustáceos. Este aspecto seria mais um argumento a favor da baixa abundância dos pigocefalomorfos em alguns intervalos estratigráficos. Dada às condições de preservação favoráveis, se fossem abundantes, seria de se esperar a acumulação mais densa das carapaças, justamente nesses intervalos, o que não ocorre. Em outras palavras, quando as condições de preservação são excepcionais, as condições do meio são desfavoráveis à proliferação dos pigocefalomorfos. No caso desses intervalos corresponderem realmente a condições ambientais estressantes os indivíduos presentes, os quais não foram ainda formalmente descritos na literatura (vide ADAMI-RODRIGUES & PINTO, 2000), devem corresponder a formas oportunistas. Situação similar deve ser considerada também para os casos onde os crustáceos estão articulados, mas os pereópodes estão aparentemente desarticulados. É importante ressaltar que este modo de preservação pode ser controverso, pois em espécimes em que a região dorsal foi preservada, os pereópodes podem estar encobertos na porção ventral da carapaça. Essa parece ser a situação de alguns dos fósseis estudados. É interessante notar que no Uruguai, na Formação Mangrullo, são encontrados pigocefalomorfos com preservação semelhante a dos crustáceos completos e com moldes das partes moles preservadas, dos folhelhos do afloramento de Passo

de São Borja (PIÑEIRO *et al. in press*). Segundo esses autores, a hipersalinidade, associada a outros fatores como à baixa oxigenação, seria responsável pela preservação excepcional desses organismos. A ausência de oxigênio e a alta salinidade são comumente relacionados à exclusão de decompositores e carniceiros, favorecendo, dessa maneira, a preservação (PARSONS-HUBBARD *et al.* 2008).

Outros exemplos do tipo 1 de preservação são ilustrados em material fóssil descrito por Pinto (1971), Pinto & Adami-Rodrigues (1996). Em Brooks (1962) existem crustáceos do gênero *Anthracaris* que apresentam padrão semelhante preservados em concreções de ferro, provenientes de Mazon Creek, Illinois (Pensilvaniano dos USA).

Já os pigocefalomorfos com padrão de preservação do tipo 2, ou seja, parcialmente articulados (carapaça e abdômen com/sem leque caudal), esticados ou não (Figs. 12 e 13B) devem representar indivíduos expostos à interface água/sedimento. O interessante desse padrão de preservação é o fato de que em estudos de tafonomia experimental, realizados principalmente com camarões, uma das primeiras articulações perdidas é a que liga o cefalotórax ao abdômen (Quadro 3). Assim sendo, a preservação de indivíduos com esse padrão implica ainda no soterramento relativamente rápido dos restos. Esse tipo de preservação é observado nos lamitos creme, associados às estratificações cruzadas do tipo *hummocky*, do afloramento de Passa do São Borja, onde esses fósseis devem representar bioclastos recém incorporados ao sistema e decantados com a lama, pós-tempestade. Esses devem corresponder, portanto, a elementos autóctones a parautóctones (senso KIDWELL *et al.*, 1986). Modo de preservação semelhante foi descrito para espécimes de *Paulocaris*, ilustrados por Mezzalira (1971), provenientes dos ritmitos da Formação Assistência do Estado do Paraná. Outros exemplos de literatura são os fósseis de *Anthracaris*, preservados em concreção de ferro em Mazon Creek, Illinois, Pensilvaniano dos USA (BROOKS, 1962) e, em espécimes de *Fujianocaris* e *Tylocaris*, preservados em camadas de carvão, Formação Tungtzeyen, Permiano da China (TAYLOR *et al.*, 1998).

Finalmente, o modo 3 de preservação é o predominante nas amostras estudadas. Os restos podem ocorrer tanto dispersos nos folhelhos, como nos lamitos creme, ou ainda nos calcários, isolados ou densamente empacotados. Representam, portanto, mudas ou restos de indivíduos mortos já em decomposição no substrato, às vezes com certo grau de exposição na interface água/sedimento. A qualidade de preservação desses restos é altamente variável, desde carapaças ou escleritos isolados, sem sinais de desgaste (físico ou químico) até restos completamente fragmentados e com intensa abrasão. O alto grau de desarticulação dos restos

é a feição tafonômica mais notável dessas ocorrências. A desarticulação das diferentes partes mineralizadas dos exoesqueletos de crustáceos se dá pela decomposição das membranas artrodiais, estrutura orgânica que as mantém unidas quando o organismo está vivo. Nos ambientes oxigenados, a decomposição das membranas artrodiais ocorre em poucas semanas (vide Quadro 3). Em experimento, Plotnick (1986) notou a desarticulação de camarões ocorrendo entre 1 e 3 semanas, iniciando com a desarticulação da carapaça e abdômen entre uma e duas semanas, seguida da desarticulação das demais partes. A fragmentação também toma parte na decomposição dos exoesqueletos, pois experimentos mostram que camarões, em torno da quarta semana de decomposição, se apresentam reduzidos a numerosos pequenos fragmentos (PLOTNICK, 1986). Em geral, apenas as partes mais mineralizadas dos exoesqueletos, como as quelas, perduram por um tempo relativamente mais longo, cerca de oito anos (MUTEL *et al.*, 2008). De fato, conforme demonstrado por Stempien (2005), as quelas possuem maior potencial de preservação que os apêndices locomotores (4:1), e as carapaças possuem um potencial intermediário entre quelas e apêndices. Assim sendo, os fragmentos presentes nas concentrações estudadas representam material exposto na interface água/sedimento, talvez por algumas semanas, os quais foram, em parte, transportados e/ou retrabalhados. Como, em geral, o material retrabalhado inclui carapaças e/ou fragmentos dessas, no caso dos pigocefalomorfos, essa estrutura parece ser a que apresenta maior potencial de preservação. Essa observação estaria de acordo com experimentos com *Palaemon* (Quadro 3), gênero de camarões pouco esqueletizados, como devem ter sido os pigocefalomorfos, onde a carapaça foi a estrutura que mais resistiu à fragmentação, mesmo após 18 semanas de decomposição. Portanto, nas amostras em questão, parece ter havido preservação diferencial, com predomínio das carapaças, levando a um registro enviesado. No terceiro modo de preservação, as carapaças representariam, possivelmente, ocorrências parautóctones a alóctones (senso KIDWELL *et al.*, 1986). Possíveis exemplos do modo 3 de preservação são ilustrados em Beurlen (1953); Mezzalira (1971); Vieira *et al.* (1991), Taylor *et al.* (1998) e Hotton *et al.* 2002.

Quadro 3. Síntese das feições tafonômicas de crustáceos viventes, com base em procedimentos experimentais.

Autor	Grupo estudado	Experimento	Tempo de decomposição
Harding (1973)	<i>Calanus</i> (Copepoda)	Decomposição dos espécimes sob variação de: -Diferentes métodos de esterilização. -Temperatura: 4°C ou 20°-22°C	<ul style="list-style-type: none"> • Espécimes expostos a 4°C decompuseram em 11 dias. • Espécimes expostos a 20°-22°C decompuseram em 3 dias.
Allison (1986)	<p><i>Nephrops</i> (Decapoda com exoesqueleto fortemente esqueletizado)</p> <p><i>Palaemon</i> (Decapoda pouco esqueletizado)</p> <p><i>Nereis</i> (Poliqueta)</p>	Espécimes inseridos num barril rotativo a 125 rpm por 5h. (Equivalente a transporte turbulento, por 11 km).	<ul style="list-style-type: none"> • 1° semana: o cefalotórax já se encontra desarticulado do abdômen, tanto em <i>Palaemon</i> quanto em <i>Nephrops</i>. • 2° semana: <i>Palaemon</i> já se encontra todo desarticulado, ao passo que <i>Nephrops</i> apresenta fragmentação do cefalotórax, porém as partes do abdômen ainda se encontram articuladas. • 6 semanas: <i>Nephrops</i> apresenta a carapaça bastante fragmentada, mas ainda há partes em processo de desarticulando. Em <i>Palaemon</i> há início da fragmentação do cefalotórax. • Após 12 semanas, <i>Nephrops</i> esta totalmente desarticulado, e muito fragmentado. <i>Palaemon</i> está muito fragmentado
Plotnick (1986)	<i>Pandalus</i> (Decapoda)	<p>Espécimes enterrados em profundidades que variavam de 5 a 20 cm, durante períodos de tempo que variavam de 3 a 21 dias, em diferentes tipos de sedimentos.</p> <p>Espécimes em béquers com variação de oxigênio e sedimento, cobertas com sacos pretos.</p>	<p><u>Espécimes enterrados</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • Organismos enterrados a mais de 10cm no sedimento tiveram tempo de decomposição maior. • Maior fator de destruição foi a necrofagia, possivelmente de caranguejos. • 3 dias: as carcaças se tornam muito frágeis, facilmente fragmentadas. • 9 dias: restam apenas partes muito fragmentadas e frágeis. Em alguns casos é possível identificar o rosto. <p><u>Jarras</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • 2 semanas: os camarões já se encontram bastante desarticulados e a cutícula se encontra muito fragilizada em todas as condições. • 4 semanas: os camarões se encontram reduzidos a numerosos fragmentos pequenos. • Decomposição pouco mais rápida quando há sedimento presente.

Autor	Grupo estudado	Experimento	Tempo de decomposição
Allison (1988)	<p><i>Nephrops</i> (Decapoda com exoesqueleto fortemente esqueletizado)</p> <p><i>Palaemon</i> (Decapoda pouco esqueletizado)</p> <p><i>Nereis</i> (Poliqueta)</p>	<p>Espécimes colocados em béquers com uma mistura de lama e água. Foram analisados:</p> <ul style="list-style-type: none"> - decomposição aeróbica (béquers oxigenados); - decomposição anaeróbica e morfologia ao longo do tempo de decomposição (béquers fechadas); - papel da salinidade na decomposição (quitina farmacêutica em béquers com diferentes variações de salinidade, sedimentos e bactérias); - Mineralização induzida pela decomposição (béquers fechadas para a monitoração de cálcio, manganês e ferro). 	<p><u><i>Nephrops</i> (+ calcificado)</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • 2 semanas: a porção anterolateral da carapaça já se encontra com injúrias. • 6 semanas: a carapaça está desarticulada do abdômen, apêndices torácicos desarticulados da carapaça. • 12 semanas: a carapaça se apresenta muito frágil e quebradiça, apenas áreas ao redor do rostro se encontram ainda integras. Abdômen e apêndices ainda articulados. • 18 semanas: a quela se solta, mas mantém articulação parcial. Segmentos abdominais se desarticulam e fragmentam. • 20 semanas apenas alguns segmentos abdominais, partes da quela e pleópodes, e um pedaço do rostro restam. <p><u><i>Palaemon</i></u></p> <ul style="list-style-type: none"> • 2 semanas: a carapaça se desarticula do abdômen. • 6 semanas a desarticulação é quase completa. • 12 semanas: a desarticulação é completa. • 18 semanas: apenas a carapaça resta, porém se apresenta muito frágil e quebradiça. • 20 semanas a cutícula se tornou tão frágil e as poucas carapaças que restam tornam-se fragmentos pelo manuseio.
Plotnick <i>et al.</i> (1988)	<i>Panopeus</i> (Decapoda)	<p>Caranguejos foram enterrados em 3 diferentes localidades, com variações de:</p> <ul style="list-style-type: none"> - profundidade no substrato (5-10cm), - acesso a necrófagos e bioturbadores ou não. <p>Os espécimes foram exumados nos primeiros 15 dias e depois de 10 meses.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Mudanças significativas a partir de 6 dias, com desarticulação e perda notável de tecidos moles. • 15 dias: exoesqueleto todo desarticulado, porém as diferentes partes preservaram sua integridade física. • 10 meses: todo o tecido mole foi decomposto e o exoesqueleto desarticulado, porém ainda mantendo sua integridade física. • De 22 carcaças apenas 5 não foram encontradas ou foram encontrados apenas “dedos” isolados.

Autor	Grupo estudado	Experimento	Tempo de decomposição
Briggs & Kear 1994	<i>Crangon</i> (Decapoda) <i>Palaemon</i> (Decapoda)	Os crustáceos foram inseridos em vasilhas com água marinha artificial inoculada com água e sedimentos estuarinos como fonte de bactérias e fungos. Os experimentos foram realizados com variações de fosfato, bicarbonato, sedimento e oxigênio. Foram analisadas mudanças no peso, alterações morfológicas e químicas ao longo da decomposição.	<u>Estágios de decomposição:</u> <ul style="list-style-type: none"> • Inchado: Expansão dos tecidos internos e início da perda da rigidez da cutícula. (Ocorre entre 3 dias a 2 semanas, em alguns casos 6 semanas.) • Rompido: O exoesqueleto começa a desarticular na junção entre o cefalotórax e o abdômen e ao longo dos somitos abdominais. (É atingido entre 3 dias e 1 semana e raramente persiste mais que 8 semanas.) • Oco: músculos se encolhem deixando uma cavidade. O cefalotórax se separa do abdômen. Toda a cutícula se torna flácida. (Atingido em 1 ou 2 semanas e pode persistir por até 25 semanas.) • Desarticulado: O leque caudal se desarticula do abdômen e os urópodes se destacam, as pernas se separam do abdômen, todo o esqueleto se desarticula, apenas as antenas continuam robustas e presas ao céfalo. (Raramente alcançada antes de 6 semanas). • Fragmentado: Exoesqueleto fino e frágil (Não é observado antes de 10 semanas exceto em casos em que bicarbonato ou fosfato foram adicionados).
Mutel <i>et al.</i> (2008)	<i>Callinectes sapidus</i> (Decapoda)	Espécimes expostos na interface água sedimento, dentro de sacos de malha, ao longo de 1, 2, 3, 6 e 8 anos.	<ul style="list-style-type: none"> • Não houve diferença significativa entre os restos encontrados entre 1 e 8 anos. • Apenas regiões muito calcificadas tendem a ser encontradas após 1 a 8 anos de exposição. (Quelas, mandíbulas e Espinhos) • Em regiões de alta salinidade foram encontrados restos articulados e partes moles preservadas. • Em períodos maiores que 1 ano, características como profundidade ou tipo de sedimento, não interferem nos restos encontrados.

4.3. IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS

As comunidades marinhas de águas rasas e os ambientes aquáticos de águas salobras do Paleozóico tardio foram caracterizados por comunidades distintas de crustáceos, invariavelmente contendo membros dos pigocefalomorfos (SCHRAM, 1981). Para esse autor, os crustáceos dos tempos Irati foram formas de águas salobras, alguns necrófagos a

carnívoros, como é o caso do notocaridídeo *Paulocaris pachecoi* (vide SCHRAM, 1981, p. 130, tab. 2). De fato, a morfologia dos pigocefalomorfos, similar a de um camarão e sua distribuição endêmica às bacias do Paraná e Karoo, África do Sul, ou seja, ao “Mar de *Mesosaurus*” (termo utilizado como em PICKFORD, 1995), indica que esses foram análogos ao *krill* moderno (MODESTO, 2006, p. 366). Nos ambientes marinhos e costeiros atuais, o *krill* sustenta fauna diversa de vertebrados teleósteos, aves marinhas e cetáceos. No caso dos ecossistemas antárticos, cuja estrutura trófica é menos complexa do que a de outros sistemas marinhos (NICOL & DE LA MARE, 1993), o *krill* tem papel vital na estrutura da teia alimentar. Se considerarmos o registro fóssil preservado do intervalo Irati, da Bacia do Paraná, essas observações são consistentes com as de Oelofsen (1981) e Oelofsen & Araújo (1983), segundo os quais o “Mar de *Mesosaurus*” deveria ser depauperado de vertebrados e crustáceos. Comparações com outros depósitos marinhos e de águas salobras de regiões tropicais do Paleozóico, o pobre registro fóssil das Formações Irati (e depósitos correlatos) e Whitehill (veja OELOFSEN, 1981; OELOFSEN & ARAÚJO, 1983) sugerem que o “Mar de *Mesosaurus*” deve ter tido estrutura ecológica relativamente “simples”, com os pigocefalomorfos constituindo o principal recurso alimentar de *Mesosaurus* e, provavelmente, outros mesossaurídeos. Uma reconstrução da teia alimentar do “Mar de *Mesosaurus*”, com base no registro fóssil preservado, portanto, deveria abranger, no primeiro nível trófico, elementos da microbiota do Irati (e.g., CALÇA, 2008), incluindo clorófitas e acritarcas, seguidos pelos crustáceos Peracarida e, no topo, os mesossaurídeos e outros vertebrados. Segundo Piñeiro *et al.* (*in press*), essa configuração de organismos pouco diversos e muito abundantes deve refletir condições extremas, as quais poucos táxons seriam capazes de suportar. Tais condições deveriam estar associadas a intervalos de hipersalinidade (PIÑEIRO *et al.*, *in press*).

A recente descrição detalhada da morfologia craniana de *Mesosaurus* (vide MODESTO, 2006) parece confirmar as observações acima, pois esse autor interpretou *Mesosaurus* como sendo uma forma predadora, que se alimentava de pequenos organismos de corpo mole. Assim sendo, *Mesosaurus* seria uma forma predadora que caçava esses pequenos crustáceos notocarídeos (vide MODESTO, 2006). A interpretação de que *Mesosaurus* foi uma forma filtradora de plâncton, à moda de alguns cetáceos vivos, não encontra suporte na morfologia craniana e está fundamentada em interpretação errônea do número de dentes na mandíbula (MODESTO, 2006).

As concentrações densas de restos de crustáceos aqui descritas parecem implicar em proliferação maciça dos pigocefalomorfos, pelo menos, em determinados intervalos estratigráficos. É curioso observar que no Recente, os crustáceos misidáceos e o *krill* vivem em agrupamentos, com densidade e abundância variáveis. Kils & Marshall (1995) citam populações de *Euphausia superba* em aglomerados com cerca de 10.000 a 30.000 indivíduos, por metro cúbico. No Brasil, populações de misidáceos, como, por exemplo, *Metamysidopsis elongata atlantica* (BACESCU, 1968) foram registradas na praia do Cassino, no Estado do Rio Grande do Sul, habitando a zona de arrebentação, sob a forma de densas manchas (GAMA & ZAMBONI, 1999). A formação desses grandes aglomerados (ou manchas) funciona como um mecanismo de defesa coletiva, confundindo os predadores menores que prefeririam selecionar as presas individualmente. Hamner *et al.* (1983) observaram que, em alguns casos, dentro dos aglomerados, indivíduos sofrem muda instantaneamente, a fim de iludir os predadores. Aspecto notável é o de que a grande abundância desses organismos pode estar relacionada a eventos de eutrofização, com o aumento da quantidade de nutrientes no sistema, impulsionando a ampla reprodução. A alta densidade de misidáceos encontrada em certos corpos de água pode refletir hipertrofização, particularmente se houver baixa pressão de predação por parte dos vertebrados (AASER *et al.*, 1995). O estudo de Hanson & Peters (1984) relaciona eutrofização e zooplâncton e demonstra que a biomassa do zooplâncton parece variar de forma diretamente proporcional com a concentração total de fósforo. Portanto, parece razoável supor que as concentrações densas de restos de crustáceos corresponderiam a verdadeiras explosões populacionais de pigocefalomorfos. Seria improvável que a grande quantidade de restos formadores dessas camadas tenha sido acumulada por longos períodos de tempo, devido a sua natureza delicada e a rápida decomposição quando expostas à interface água/sedimento (vide discussão a seguir e Quadro 3).

5. SUMÁRIO E CONCLUSÕES

Crustáceos pigocefalomorfos (Peracarida) são elementos conspícuos dos calcários, especialmente calcarenitos, da Formação Assistência e depósitos correlatos, da borda leste da Bacia do Paraná. Restos desses crustáceos apresentam um amplo espectro de preservação, desde espécimes completos, articulados, com tecidos, em folhelhos, até elementos isolados, fragmentados e densamente acumulados em calcarenitos. Os espécimes articulados, preservados em folhelhos, correspondem a indivíduos recém mortos e rapidamente incorporados aos sedimentos. A extrema qualidade de preservação desses restos indica que os depósitos que os contêm podem ser designados como depósitos do tipo *Konservat-Lagerstätten* (senso, SEILACHER *et al.*, 1985; SEILACHER, 1990). Certamente, a preservação excepcional desses fósseis foi facultada por rápido soterramento, por decantação de finos (sem turbulência) e favorecida por condições de fundo rico em matéria orgânica, com água intersticial anóxica (prevenindo a bioturbação e necrofagia).

Por sua vez, várias das feições sedimentares e tafonômicas presentes nas acumulações onde os restos de crustáceos ocorrem densamente empacotados (concentrações do tipo 3A a 3D) são indicativas de deposição sob condições mais energéticas e proximais. Em seu conjunto, todas essas ocorrências correspondem a concentrações sedimentológicas (senso KIDWELL *et al.*, 1986), com variado grau de complexidade. A presença de restos muito fragmentados e com variado grau de abrasão indica exposição junto ao fundo (horas, dias ou semanas), transporte e retrabalhamento na interface água/sedimento, antes do soterramento final. As carapaças e outros fragmentos bioclásticos devem estar associados ao período inicial de retrabalhamento ou exposição no fundo, que deve ter sido mínimo, pois não há seleção por tamanho ou forma da partícula. Além disso, nos casos das concentrações do tipo 3A e 3B, os restos (carapaças e outras partes) com morfologia côncavo/convexa não mostram orientação preferencial na matriz sedimentar. Porém, essa questão, no caso dos artrópodes, não é assim tão simples (vide também, SPEYER & BRETT, 1986; SPEYER, 1987, 1991). Nos trilobites, por exemplo, vários fatores são evocados para explicar a orientação em seção e planta, dos restos esqueléticos na matriz sedimentar. Esses envolveriam desde o modo de produção de muda (inversão de uma das partes=céfalo, vide, por exemplo, GHILARDI, 2004), a bioturbação ou postura de escape (vide HUGHES & COOPER, 1999) até os processos mecânicos, hidráulicos, como o transporte tracional e a deposição por decantação das carapaças (SPEYER & BRETT, 1985; SPEYER, 1987; BRETT *et al.*, 1999; PATERSON *et al.*, 2007). De qualquer modo, várias das feições sedimentares e da biotrama observadas nas amostras do tipo 3A e 3B, indicam que essas acumulações densas de

carapaças devem corresponder a tempestitos (distais?) (Fig. 18), dentre as quais se destacam: (a) o contato basal brusco e irregular (erosivo?), (b) o arranjo caótico dos bioclastos, em planta e em seção e (c) a presença de bioclastos empilhados e aninhados (vide FÜRSICH & OSCHMANN, 1989, 1993; SIMÕES *et al.*, 1996; NEVES *et al.*, 2010), muitos com a convexidade voltada para baixo. O empilhamento e aninhamento das carapaças implicam na deposição desses restos por decantação (SIMÕES *et al.*, 2005), durante o processo de soterramento final, em geral associado a fluxos turbulentos (FÜRSICH & OSCHMANN, 1989, 1993). Assim, a fragmentação e abrasão seriam uma expressão dos processos do dia-a-dia. Nesse contexto, a presença de raros restos articulados, em meio aos fragmentos sugere pulsos de rápida deposição e incorporação desses, durante o período de duração do evento de retrabalhamento ou exposição na interface água/sedimento, antes do soterramento final (vide PATERSON *et al.*, 2007). Por outro lado, a biotrama constituída por restos empilhados, aninhados e densamente empacotados refletiria o processo episódico de deposição final (vide FÜRSICH & OSCHMANN, 1993, para uma revisão). Por fim, o lamito que recobre as concentrações do tipo 3A, 3B e 3C, corresponderia à decantação final de finos, após a passagem do evento de alta energia (tempestade). Conforme já referido, no caso das concentrações à moda de micro-coquinas (concentrações 3A e 3B) o conjunto “micro-coquina”-lamito se alterna, dando caráter heterolítico à sucessão, formando camadas com cerca de 50 cm de espessura, o que indicaria intervalo de recorrência desses eventos, na região superior da Camada Bairrinho. Não é possível saber ao certo quantas tempestades foram responsáveis pela formação da camada. Porém, é improvável que apenas um evento a tenha depositado, o que implicaria na presença de todos os bioclastos que a compõem (50 cm de espessura e centenas de metros de extensão) no momento do evento, sendo acumulados ao longo do tempo e expostos aos eventos destrutivos do ambiente, até o momento da tempestade. Como discutido anteriormente o acúmulo denso de carapaças de crustáceos ao longo do tempo é improvável devido à fragilidade destas estruturas. Em algumas amostras (Fig. 14E) eventos sucessivos parecem estar separados por lâminas delgadas de sedimentos finos.

As concentrações do tipo 3C são também sedimentológicas, tendo as carapaças sofrido exposição prévia, na interface água/sedimento e acumuladas por correntes e fluxos de tempestades. Sua associação com as estratificações cruzadas do tipo *hummocky*, indicam que correspondem a tempestitos proximais (Fig. 18).

Finalmente, a concentração do tipo 3D, corresponde também à concentração do tipo sedimentológico, formando pavimentos de conchas gerados abaixo do nível de base das

ondas de tempestade (Fig. 18). Nesse caso específico, as carapaças estão em geral completas ou pouco fragmentadas, em matriz constituída por diminutos fragmentos, muitos não identificáveis. As carapaças estão com a concavidade voltada para baixo o que implica na ação de correntes fundo. Os histogramas de frequência de tamanho, para as carapaças, mostram distribuição polimodal, indicando que não houve seleção (Fig. 16C). Ou seja, as correntes não foram persistentes o suficiente para resultar em seleção por tamanho (veja exemplos semelhantes para trilobites em WESTROP, 1986, 1992; MIKULIC, 1990; WESTROP *et al.*, 1993; WESTROP & RUDKIN, 1999). Em planta, as carapaças estão distribuídas segundo padrão bimodal (Fig. 15), o que implicaria em transporte por correntes correntes densas (hiperpicnais) e deposição sob a ação de fluxos oscilatórios gerados por tempestades em ambientes distais. (M. Holz informação pessoal, 2011). Myrow *et al.* (2002) chamam esse processo de *wave-modified turbidity currents*, sugerindo ser esse um importante mecanismo de deposição de tempestitos na zona distal. Portanto as concentrações do tipo 3D corresponderiam a tempestitos distais.

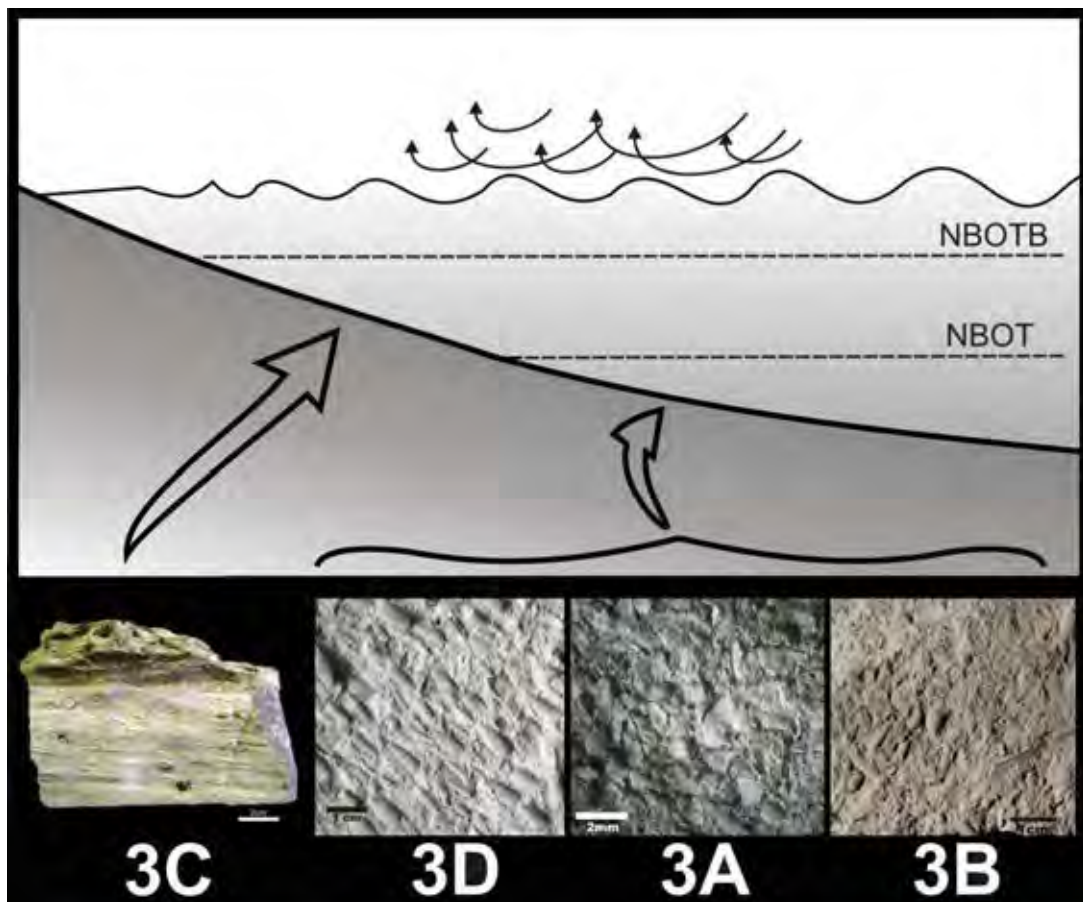


Figura 18. Modelo teórico para a distribuição das concentrações de restos de crustáceos pigocefalomorfos ao longo de um perfil batimétrico. NBOTB: Nível de base de ondas de tempo bom; NBOT: Nível de base de ondas de tempestade; 3A e 3B: Concentrações densas à moda de coquinas formadas a baixo do NBOT (Tempestitos distais); 3C: Concentrações densas à moda de coquinas formadas entre os NBOTB e NBOT (Tempestitos proximais); 3D: Pavimentos de carapaças de crustáceos formados abaixo do NBOT, sob a influência de fluxos oscilatórios gerados por tempestades (Tempestitos distais).

Finalmente, como visto acima, a tafonomia dos crustáceos pigocefalomorfos oferece elementos adicionais ao entendimento das condições paleoambientais reinantes, em certos intervalos da sucessão permiana da Bacia do Paraná, durante os tempos Irati.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AASER, H.F.; JEPPESEN, E; SONDERGAARD, M. Seasonal dynamics of the mysid *Neomysis integer* and its predation on the copepod *Eurytemora affinis* in a shallow hypertrophic brackish lake. *Marine Ecology Progress Series*, Oldendorf, v. 127, p. 47–56. 1995

ADAMI-RODRIGUES, K; PINTO, I.D. Os crustáceos (Ordem Pygocephalomorpha). In: HOLZ, M; ROS, L. F. D. *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. 2000. p.141-147.

ALLISON, P.A. Soft-bodied animals in the fóssil record: The role of decay in fragmentation during transport. *Geology*, [S.l.]: v.14, p. 979-981. 1986.

ALLISON, P.A. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macrofossils. *Paleobiology*, [S.l.]: v. 14, n. 2, p. 139-154. 1988.

AMARAL, S.E. Geologia e petrologia da Formação Irati (Permiano) no Estado de São Paulo, *Boletim IGA*, São Paulo: v. 2, p. 3-81. 1971.

ARAÚJO, L.M. *Análise da expressão estratigráfica dos parâmetros de geoquímica orgânica nas Seqüências Depositionais Irati*. 2001. 307 f. Doutorado em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2001.

ARAÚJO, L.M.; RODRIGUES, R.; SCHERER, C.M.S. Seqüências deposicionais Irati: Arcabouço químio-estratigráfico e inferências paleoambientais. *Ciência-Técnica-Petróleo*, [S.l.]: v. 20, p. 193-202. 2001

BACESCU, M. *Afromysis guinensis* n.sp. and *Brasilomysis castroi* n. g. n. sp. from the waters of the tropical Atlantic. *Revue Roumaine de Biologie, Serie de Zoologie*, [S.l.]: v.13, n. 2, p. 75-86. 1968.

BANERJEE, I.; KIDWELL, S.M. Significance of molluscan shell beds in sequence stratigraphy: an example from the lower Cretaceous Manville Group of Canada. *Sedimentology*, [S.l.]: v. 38, p. 913-34. 1991.

BISHOP, G.A. Taphonomy of the North American decapods. *Journal of Crustacean Biology*, [S.l.]: v. 6, n. 3, p. 326-355. 1986.

BEURLEN, K. Vergleichende Stammesgeschichte Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. *Fortschriften der Geologie und Palaeontologie*, [S.l]: v. 8, p. 317-464. 1930.

BEURLEN, K. Crustacean reste aus den Mesosaurierschichten (Unterperm) Von Brasilien (São Paulo). *Palaeontologische Zeitschrift*, [S.l]: v. 13, p. 35-50. 1931.

BEURLEN, K. Die Pygaspiden, eine neue Crustaceen-(Entomostraceen-) Gruppe aus den Mesosaurier führenden Iraty-Schichten Brasiliens. *Palaontologische Zeitschrift*, [S.l]: v. 16, p. 122–138. 1934.

BEURLEN, K. O gênero *Paulocaris* Clarke nas camadas Irati do Brasil Meridional. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM*, [S.l]: v. 65, p. 1-8. 1953.

BEURLEN, K. As faunas de lamelibranquios do sistema Gonduanico no Paraná. In: LANGE, F.W. *Paleontologia do Paraná, Volume Comemorativo do 10 Centenário do Estado do Paraná*, Curitiba, 1954, p. 107-136.

BOßELMANN, F.; ROMANO, P.; FABRITIUS, H.; RAABE, D.; EPPLE, M. The composition of the exoskeleton of two crustacea: The American lobster *Homarus americanus* and the edible crab *Cancer pagurus*. *Thermochimica Acta*, [S.l]: v. 463, p.65-68. 2007.

BRANDT, D.S. Taphonomic grades as a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleoecology. *Palaios*, [S.l]: v. 4, p. 303–309. 1989.

BRETT, C.E.; BAIRD, G.C. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, [S.l]: v. 1, p. 207-227. 1986.

BRETT, C.E.; BAIRD, G.C. Taphonomic approaches to temporal resolution in stratigraphy: examples from Paleozoic mudrocks. In: KIDWELL, S.M.; BEHRENSMEYER, A.K. *Taphonomic Approaches to Time Resolution in Fossil Assemblages*. Short Courses in Paleontology. [S.l]:, 1993, v. 6, p. 250–274.

BRETT, C.E.; BAIRD, G.C.; SPEYER, S.E. Fossil Lagerstätten: stratigraphic record of paleontological and taphonomic events. In: BRETT, C.E.; BAIRD, G.C. *Paleontological Events: Stratigraphic, Ecological, and Evolutionary Implications*, New York: Columbia University Press, 1997, p.3–40.

BRETT, C.E.; WHITELEY, T.E.; ALLISON, P.A.; YOCHELSON, E.L. The Walcott-Rust Quarry: Middle Ordovician trilobite Konservat-Lagerstätten. *Journal of Paleontology*, [S.l]: v.73, p. 288–305. 1999.

BRIGGS, D.E.G.; KEAR, A.J. Decay and Mineralization of Shrimps. *Palaios*. [S.l]: v. 9, p. 431-456. 1994.

BRITO, I.M.; CARVALHO, I.M.; VICALVI, M.A.; CARVALHO, M.G. Artrópodes. In: CARVALHO, I.S. *Paleontologia*. Rio de Janeiro: Interciência, 2000, 628p.

BROOKS, H.K. The Paleozoic Eumalacostraca of North America. *Bulletins of American Paleontology*, [S.l]: v. 44, n. 202, p. 163-335. 1962.

BUTTS, S. H.; BRIGGS, D. E. G. Silicification through time. In: ALLISON, P. A.; BOTTJER, D. J. *Taphonomy: Bias and Process Through Time*. Topics in Geobiology, v. 32, p. 411-434. 2011.

CAIRES, E.T. *Tratamento espacial dos dados paleontológicos do Subgrupo Irati no Estado de São Paulo, Brasil*. 2005. 59f. Graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2005.

CALÇA, C.P. *Microbiota fóssil em sílex da Formação Assistência (Subgrupo Irati, Permiano, Bacia do Paraná) no estado de São Paulo*. 2008. 82f. Mestrado em Geologia Sedimentar - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2008.

CLARKE, J.M. Crustacea from the Permian of São Paulo, Brazil. *Bulletin of New York State Museum*, [S.l]: v. 219/220, p.135-137. 1920.

COUTINHO, J.M.V.; HACHIRO, J. Distribution, mineralogy, petrography, provenance and significance of Permian ash-carrying deposits in the Paraná Basin. *Geologia USP, Série Científica*, São Paulo: v. 9, p. 29-36. 2005.

CUZIN-ROUDY, J.; TCHERNIGOVTZEFF, C. Chronology of the female molt cycle in *Siriella armata* (Crustacea: Mysidacea) based on marsupial development. *Journal of Crustacean Biology* [S.l]: v. 5, p. 1–14. 1985.

CZECZUGA, B.; KOZLOWSKA, M.; GOLDLEWSKA, A. Zoosporic aquatic fungi growing on dead specimens of 29 freshwater crustacean species. *Limnologica* [S.l]: v. 32, p.180-193. 2002.

FAURE, K.; COLE, D. Geochemical evidence for lacustrine microbial blooms in the vast Permian Main Karoo, Parana, Falkland Islands and Huab basins of southwestern Gondwana. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, [S.l]: v. 152, n. 3-4, p. 189-213. 1999.

FÜRSICH, F.T.; OSCHMANN, W. Storm shell beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, [S.l]: v. 172, p.141-161. 1986.

FÜRSICH, F.T.; OSCHMANN, W. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic Kachchh, western India. *Journal of the Geological Society of London*, [S.l]: v. 150, p.169-185. 1993.

FURSICH F. T.; PANDEY D. K. Genesis and environmental significance of Upper Cretaceous shell concentration from the Cauvery Basin, southern India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, [S.l]: v. 145, p. 119-139. 1998.

GAMA, A.M.S.; ZAMBONI, A.J. Aspectos da biologia e do cultivo de *Metamysidopsis elongata atlantica* para uso em testes de toxicidade. *Nauplius* [S.l]: v. 7, p. 127-139. 1999.

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

HACHIRO J. *Litotipos, associações faciológicas e sistemas deposicionais da Formação Irati no Estado de São Paulo*. 1991. 175f. Mestrado em Geologia Sedimentar - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1991.

HACHIRO, J. *O Subgrupo Irati (Neopermiano) da Bacia do Paraná*. 1997. 196f. Doutoramento em Geologia Sedimentar - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1997.

HACHIRO, J.; COIMBRA, A.M.; MATOS, S.L.F. O Caráter cronoestratigráfico da Unidade Irati. In: SBG, SIMPÓSIO SOBRE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ. *Resumos*, Rio Claro: p. 62-63. 1993.

HAMMER, W.M.; HAMMER, P.P.; STRAND, S. W.; GILMER, R. W. Behaviour of Antarctic krill, *Euphausia superba*: chemoreception, feeding, schooling and molting, *Science*, [S.l]: v. 220, p. 433-435. 1983.

HANSON, J.M.; PETERS, R.H. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrobenthos in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, [S.l]: v. 41, p. 439-445. 1984.

HARDING, G.C.H. Decomposition of marine copepods. *Limnology and Oceanography*, [S.l]: v. 18, p. 670-673. 1973.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. *Elementos fundamentais de tafonomia*. Porto Alegre: UFRGS, 2002. 240 p.

HOLZ, M.; SIMÕES, M.G. Taphonomy – overview of main concepts and applications to sequence stratigraphy analysis. In: KOUTSOUKOS, E.M.C. *Topics in Geobiology: Applied Stratigraphy*, USA: Springer, 2005. v. 23, p. 249-278.

HOLZ, M.; FRANÇA, A.B.; SOUZA, P.A.; IANNUZZI, R.; ROHN, R. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, [S.l]: v. 29, p. 381-399. 2010.

HORSTHEMKE, E., LEDENDECKER, S.; PORADA, H. Depositional environments and stratigraphic correlation of the Karroo Sequence in northwestern Damaraland. *Communications of the Geological Survey of Namibia*. [S.l]: v. 6, p. 63-73. 1990.

HOTTON, N.; FELDMANN, R. M.; HOOK, R.W.; DIMICHELE, W. A. Crustacean-bearing continental deposits in the Petrolia Formation (Leonardian Series, Lower Permian) of North-Central Texas. *Journal of Paleontology*. [S.l]: v. 76, n. 3, p. 486-494. 2002.

HUGHES, N.C.; COOPER, D.L. Paleobiologic and taphonomic aspects of the “granulosa” trilobite cluster, Kope Formation (Upper Ordovician Cincinnati region). *Journal of Paleontology* [S.l]: v. 73, p. 306–319. 1999.

HUNDA, B.R.; HUGHES, N.C.; FLESSA, K.W. Trilobite taphonomy and temporal resolution in the Mt. Orab shale bed (Upper Ordovician, Ohio, U.S.A.). *Palaios*, [S.l]: v. 21, p. 26–45. 2006.

KIDWELL, S.M. Stratigraphy of shell concentrations. In: ALLISON, P.A.; BRIGGS, D.E.G. *Taphonomy, releasing the data locked in the fossil record*. New York: Plenum Press, 1991, p. 211-290.

KIDWELL, S.M., Patterns of time-averaging in the shallow marine fossil record. In: KIDWELL, S.M.; BEHRENSMEYER, A.K. (eds.), *Taphonomic Approaches to Time Resolution in Fossil Assemblages*. Short Courses in Paleontology, Tennessee: Paleontological Society, 1993, [S.l]: v. 6, p. 275–300.

KIDWELL, S.M.; BRECHLEY, P.J. Patterns of bioclastic accumulation through the Phanerozoic: Changes in input or in destruction? *Geology*, [S.l]: v. 22; p. 1139-1143, 1994.

KIDWELL, S.M.; BRECHLEY, P.J. Evolution of the fossil record: thickness trends in marine skeletal accumulations and their implications. In: JABLONSKI, D.; ERWIN, D.H.; LIPPS, J.H. *Evolutionary Paleobiology: Essays in Honor of James W. Valentine*, University of Chicago Press, 1996, p. 290-336.

KIDWELL, S.M.; HOLLAND, S.M. Field description of coarse bioclastics fabrics. *Palaios*, [S.l]: v. 6, p. 426-434, 1991.

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

KILS, U.; MARSHALL, P. Der Krill, wie er schwimmt und frisst - neue Einsichten mit neuen Methoden. In: HEMPEL, I.; HEMPEL, G. *Biologie der Polarmeere - Erlebnisse und Ergebnisse*, 1995. P. 201–210.

LAGES, L.C.A. *Formação Irati (Grupo Passa Dois, Permiano, Bacia do Paraná) no furo de sondagem FP-01-PR (Sapopema, PR)*. 2004. 117f. Mestrado em Geologia Regional, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, UNESP, Rio Claro, 2004.

LAVINA, E.L., ARAUJO-BARBERENA, D.C.; AZEVEDO, S.A.K. Tempestades de inverno e altas taxas de mortalidade de répteis mesossauros: Um exemplo a partir do afloramento Passo de São Borja, RS. *Pesquisas*, [S.l]: v. 18, n. 1, p. 64-70, 1991.

MASSOLI, M. Geologia da Folha de Santa Rita do Passa Quatro. *Revista do Instituto Geológico*, [S.l]: v. 1, p. 7–14, 1980.

MASSOLI, M. Geologia da Folha de Piraçununga, SP. *Revista do Instituto Geológico*, São Paulo, v. 4, n. 1-2, p. 25-51. 1983.

MAYNARD, J.B., CHOCYK, J.M., GAINES, R.R., KREKELER, M.P., PROKOPENKO, M., SUMMERS, A.M.; HUFF, W.D. Bentonites in the Late Permian (Tatarian) Irati Formation of Brazil: geochemistry and potential of stratigraphic correlation. In:

GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, 28, *Abstracts*. Denver, Colorado, 1996, p. 280.

MELWARD, G.B. *Contribuição para a geologia do Estado de Goyaz*. São Paulo: Instituto nacional do livro, Escolas Profissionais Salesianas, 1935. 98p.

MEZZALIRA, S. Novas ocorrências de crustáceos fósseis da Formação Iratí do Sul do Brasil. In: LANGE, F.W. *Paleontologia do Paraná – Volume Comemorativo do 1º Centenário do Estado do Paraná*, Curitiba, 1954, p. 165-173.

MEZZALIRA, S. Contribuição ao conhecimento da geologia de sub-superfície e da paleontologia da Formação Irati no Estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, [S.l]: v. 43(Suplemento), p. 273-336, 1971.

MEZZALIRA, S. Bioestratigrafia do Grupo Passa Dois no Estado de São Paulo. *Revista do IG*, v. 1, n. 1, p. 15-34, 1980.

MIKULIC, D.G. The arthropod fossil record: biologic and taphonomic controls on its composition. In: CULVER, S.J. *Arthropod Paleobiology: Short Courses in Paleontology*, [S.l]: 1990. v. 3, p. 1–23.

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

MILANI, E. J. *Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul-ocidental*. 1997. 225p. Doutorado em Geociências - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997. v. 1 e 2.

MILLER, K.B., BRETT, C.E.; PARSONS, K.M., The paleoecologic significance of storm-generated disturbance within a Middle Devonian muddy epeiric sea. *Palaios*, [S.l]: v. 3, p. 35-52. 1988.

MODESTO, S.P. The cranial skeleton of the Early Permian aquatic reptile *Mesosaurus tenuidens*: implications for relationships and palaeobiology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, [S.l]: v. 146, p. 345–368, 2006.

MUSSA, D., CARVALHO, R.G.; SANTOS, P.R. Estudo estratigráfico em ocorrências fossilíferas da Formação Irati de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Geociências USP*, [S.l]: v. 11, p. 142–149, 1980.

MUTEL, M. H. E., WAUGH, D. A., FELDMANN, R. M.; PARSONS-HUBBARD, K. M. Experimental taphonomy of *Callinectes sapidus* and cuticular controls on preservation. *Palaios*, [S.l]: v. 23, p. 615-623, 2008.

NEVES, J. P. *Tafonomia de rochas carbonáticas conchíferas das formações Teresina e Rio do Rasto (Permiano, Bacia do Paraná)*. 2009. 89f. Mestrado em Geologia Regional, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, UNESP, Rio Claro, 2009.

NEVES, J.P.; ROHN, R.; SIMÕES, M.G. Tafonomia de Biválvios em Calcários Oolíticos da Formação Teresina (Bacia do Paraná, Permiano Médio, Prudentópolis, PR). *Geologia, Série Científica USP*, São Paulo, [S.l]: v. 10, n. 3, p. 19-36. 2010.

NICOL, S.; DE LA MARE, W. Ecosystem Management and the Antarctic Krill, *American Scientist*, [S.l]: v. 81, n. 1, p. 36-47. 1993.

OELOFSEN, B.W. An anatomical and systematic study of the family Mesosauridae (Reptilia, Proganosauria) with special reference to its associated fauna and palaeoecological environment in the Whitehill Sea. 1981. 163f. Tese de doutoramento - University of Stellenbosch, South Africa, 1981.

OELOFSEN, B.; ARAÚJO, D.C. Palaeoecological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati Sea (Paraná Basin), South America. *Revista and Brasileira de Geociências*, [S.l]: v. 13, p. 1–6, 1983.

OELOFSEN, B. W. The biostratigraphy and fossils of the Whitehill and irate shale formations of the Karoo and Paraná Basins, In: MACKENZIE, G.D. *Gondwana six: Stratigraphy, sedimentology, and paleontology*: American Geophysical Union Monograph, Ohio, 1987. v.41, p.131-138.

ORUÉ, D. *Síntese da geologia do Paraguai Oriental, com ênfase para o magmatismo alcalino associado*. 1996. 163f. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências, Universidade de Sao Paulo, São Paulo, 1996.

PARSONS-HUBBARD, K.M.; POWELL, E.N.; RAYMOND, A.; WALKER, S.E.; BRETT, C.; ASHTONALCOX, K.; SHEPARD, R.N.; KRAUSE, R.; DELINE, B. The taphonomic signature of a brine seep and the potential for Burgess Shale style preservation. *Journal of Shellfish Research*, [S.l]: v. 27, n.1, p. 227–239. 2008.

PATERSON, J.R.; JAGO, J.B.; BROCK, G.A.; GEHLING, J.G. Taphonomy and palaeoecology of the emuellid trilobite *Balcoracania dailyi* (early Cambrian, South Australia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, [S.l]: v. 249, n. 3-4, p. 302-321. 2007.

PETRI, S.; FÚLFARO, V. J. *Geologia do Brasil (Fanerozóico)*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo. 1983. 631 p.

PICKFORD, M. Karoo Supergroup palaeontology of Namibia and brief description of a thecodont from Omingonde. *Palaeontologia Africana*, [S.l]: v. 32, p. 51–66. 1995.

PIÑEIRO, G.; RAMOS, A.; SCARABINO, C. G. F.; LAURIN, M. *In press*. Unusual environmental conditions preserve a Permian mesosaur-bearing *Konservat-Lagertätte* from Uruguay. *Acta Paleontologica Polonica*.

PINTO, I.D. Reconstituição de *Pygaspis* Beurlen, 1934 (Crustacea – Pygocephalomorpha): Sua posição sistemática, seu significado e de outros fósseis para o Gondwana. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, [S.l]: v. 43(Suplemento), p. 387-401, 1971.

PINTO, I. D. New data on the genus *Clarkecaris* Mezzalira, 1952. *Boletim DNPM*, [S.l]: v. 27, p. 253-259. 1985.

PINTO, I.D.; ADAMI-RODRIGUES, K. Pygocephalomorph crustacea: new data and interpretations with emphasis on Brazilian and South African forms. *Pesquisas*, [S.l]: v. 23, p. 41-50. 1996.

PLOTNICK, R.E. Taphonomy of a modern shrimp: Implications for the arthropod fossil record. *Palaios*, [S.l]: v.1, n.3, p. 286-293. 1986.

PLOTNICK, R.E.; BAUMILLER, T.; WETMORE, K.L. Fossilization potential of the mud crab, *Panopeus* (Brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, [S.l]: v. 63, p. 27-43, 1988.

PÜTZ, K.; BUCHHOLZ, F. Comparative ultrastructure of the cuticle of some pelagic, nektobenthic and benthic Malacostracan Crustaceans. *Marine Biology*, [S.l]: v. 110, p. 49-58, 1991.

RICARDI-BRANCO F.; CAÍRES E.T.; SILVA A.M. Campo de Estromatólitos Gigantes de Santa Rosa de Viterbo, SP. Um excelente registro do litoral do mar Irati, Permiano, Bacia do Paraná, Brasil. In: WINGE M., SCHOBENHAUS C., BERBERT-BORN M., QUEIROZ E.T., CAMPOS D.A., SOUZA C.R.G., FERNANDES A.C.S. *Sítios Geológicos e*

Paleontológicos do Brasil. Brasília: DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), 2006. p. 371-380.

RICARDI-BRANCO, F.; CAIRES, E.; SILVA, A.M. Levantamento de ocorrências fósseis nas pedreiras de calcário do Subgrupo Irati no Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, [S.l.]: v. 38, p. 80-88, 2008.

ROCHA-CAMPOS, A.C.; BASEI, M.A.; NUTMAN, A.P.; KLEIMAN, L.E.; VARELA, R.; LLAMBIAS, E.; CANILE, F.M.; DA ROSA, O. DE C.R. 30 million years of Permian volcanism recorded in the Choiyoi igneous province (W Argentina) and their source for younger ash fall deposits in the Paraná Basin: SHRIMP U–Pb zircon geochronology evidence. *Gondwana Research*, [S.l.]: v. 19, p. 509-523, 2011.

ROCHA-CAMPOS, A.C.; BASEI, M.A.S.; NUTMAN, A.P.; SANTOS, P.R. SHRIMP U–Pb zircon geochronological calibration of the late Paleozoic Supersequence, Paraná Basin, Brazil. In: SOUTH AMERICAN SYMPOSIUM ON ISOTOPE GEOLOGY, 5. *Short Papers*. Punta del Este, 2006, p. 298–301.

ROER, R.; DILLAMAN, R. The structure and calcification of the crustacean cuticle. *American Zoologist*, [S.l.]: v. 24, p. 893-909. 1984.

ROHN, R. *Evolução Ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná*. 1994. 386f. Doutorado em Geologia sedimentar - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 1994. 2v.

ROHN, R. The Passa Dois Group (Paraná Basin, Permian): investigations in progress. In: WORKSHOP - PROBLEMS IN THE WESTERN GONDWANA GEOLOGY, SOUTH AMERICA - AFRICA CORRELATIONS: DU TOIT REVISITED, 1, *Extended Abstracts*, Gramado. Porto Alegre: UFRGS, 2007. p. 151-157.

ROHN, R.; FAIRCHILD, T. R.; TIBANA, P.; NG, C.; DIAS-BRITO, D.; CTRO, J. C.; TOGNOLI, F.; CAIXETA, R.; CABRAL, M.; CORNETTI, M. A. O Grupo Passa Dois na região de Santa Rosa do Viterbo, SP (Bacia do Paraná, Permiano): novos dados e reflexões. In: SIMPÓSIO REGIONAL DE GEOLOGIA, 11, *Anais*, São Pedro 2009. p.53.

RUNNEGAR, B.; NEWELL, N.D. Caspian-like relicts molluscan fauna in the South American Permian. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, [S.l.]: v. 146, p. 1-66. 1971.

SANTOS, R.V.; SOUZA, P.A.; OLIVEIRA, C.G.; DANTAS, E.L.; PIMENTEL, M.M.; ARAÚJO, L.M.; ALVARENGA, C.J.S. SHRIMP U–Pb zircon dating and palynology of

benotinitic layers from the Permian Irati formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research*, [S.l]: v. 9, p. 456-463, 2006.

SCHRAM, F.R. Late paleozoic crustaceans communities. *Journal of Paleontology*, [S.l]: v. 55, n. 1, p. 126-137. 1981.

SEILACHER, A. Taphonomy of Fossil-Lagerstätten. In: BRIGGS, D. E. G.; CROWTHER, P.R. *Palaeobiology: A Synthesis*, Oxford: Blackwell Science, 1990. p. 266-270.

SEILACHER, A.; REIF, W.E.; WESTPHAL, F. Sedimentological, ecological and temporal patterns of Fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, [S.l]: v. 311, p. 5-23. 1985.

SIMÕES, M.G. *Pelecípodes da Formação Palermo (Permiano) de São Sepé (RS) e Guiratingia (MT): implicações na evolução da fauna neopaleozóica da Bacia do Paraná, Brasil. São Paulo. 1992. 286f. Doutorado em Geologia Sedimentar. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo, São Paulo. 1992.*

SIMÕES, M.G.; ANELLI, L.E. Taxonomic position of *Guiratingia mendesi* (Megadesmidae) and the evolution of permian endemic bivalve fauna of the Paraná Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, [S.l]: v. 13, p. 167-174. 2010.

SIMÕES, M.G.; KOWALEWSKI, M. Shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Upper Permian on the Paraná Basin, Brazil. *Facies*, [S.l]: v. 38, p. 175-196. 1998.

SIMÕES, M.G.; TORELLO, F.F. Modelo de tafofácies para os moluscos bivalves do Grupo Passa Dois (Formações Serra Alta, Teresina e Corumbataí), Permiano Superior, Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, [S.l]: v. 33, p. 1-10. 2003.

SIMÕES, M.G.; TORELLO, F.F.; ROCHA-CAMPOS, A.C. Gênese e classificação da coquina de Camaquã, Formação de Corumbataí (Neopermiano), na Região de Rio Claro, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, [S.l]: v. 68, p. 545-557. 1996.

SIMÕES, M.G.; ROCHA-CAMPOS, A.C.; ANELLI, L.E. Paleocology and evolution of Permian pelecypod assemblages (Paraná Basin) from Brazil. In: JOHNSTON, P.A. & HAGGART, J. W. *Bivalves - An Eon of evolution - Paleobiological studies honoring Norman D. Newell*. Calgary: University of Calgary Press, 1998. p. 443-452.

SIMÕES, M.G.; KOWALEWSKI, M.; TORELLO, F.F.; GHILARDI, R.P.; MELLO, L.H.C. Early onset of Modern-Style shell beds in the Permian sequences of the Parana basin:

implications for the Phanerozoic trend in bioclastic accumulations. *Revista Brasileira de Geociências*, [S.l]: v. 30, p. 499-503. 2000.

SIMÕES, M.G.; RODRIGUES, S.C. ; LEME, J.M.; BISSARO, M.C. The settling pattern of brachiopod shells: stratigraphic and taphonomic implications to shell bed formation and paleoecology. *Revista Brasileira de Geociências*, [S.l]: v. 35, n. 3, p. 383-391. 2005.

SIMÕES, M.G.; LEME, J.M.; SOARES, S.P. Systematics, taphonomy, and paleoecology of homalnotid trilobites (Phacopida), from the Ponta Grossa Formation (Devonian), Paraná Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, [S.l]: v. 12, p. 27-42. 2009.

SOARES, M.B. A taphonomic model for the mesosaur assemblage of the Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. *Acta Geológica Hispanica*, [S.l]: v. 1, p. 349-361. 2003.

SPEYER, S.E. Comparative taphonomy and palaeoecology of trilobite *lagerstätten*. *Alcheringa*, [S.l]: v. 11, p. 205–232. 1987.

SPEYER, S.E., Gregarious behavior and reproduction in trilobites. In: BOUCOT, A.J. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Amsterdam: Elsevier, 1990. p. 405–409.

SPEYER, S.E. Trilobite taphonomy: a basis for comparative studies of arthropod preservation, functional anatomy and behaviour. In: DONOVAN, S.K. *The Processes of Fossilization*. New York: Columbia University Press. 1991. p. 194–219.

SPEYER, S.E.; BRETT, C.E. Clustered trilobite assemblages in the Middle Devonian Hamilton Group. *Lethaia*, [S.l]: v. 18, p. 85–103, 1985.

SPEYER, S.E.; BRETT, C.E. Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaios*, [S.l]: v.1, p. 312-327, 1986.

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

SPEYER, S.E.; BRETT, C.E., Taphonomic controls: background and episodic processes in fossil assemblage preservation. In: ALLISON, P.A.; BRIGGS, D.E.G. *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*. New York: Plenum Press, [S.l]: v. 501, p. 454. 1991.

STEMPIEN, J.A. Brachyuran taphonomy in a modern tidal-flat environment: Preservation potencial and anatomical bias. *Palaios*, [S.l]: v. 20, p. 400-410, 2005.

SUBACIUS, S.M.; AMARAL, S.E. Estudo biogeoquímico da matéria orgânica preservada em folhelhos pirobetuminosos próximos a soleiras de diabásio: Formação Irati, SP = Etude biochimique de la matière organique préservée dans des feuillets bitumineux proches de la partie supérieure des diabases: Formation Irati, São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, [S.l]: v. 55, n. 1 p. 45-53. 1883.

SUGUIO, K.; MARTIN, L.; BITTENCOURT, A.C.S.P.; DOMINGUEZ, J.M.L.; FLEXOR, J.M.; AZEVEDO, A.E.G. Flutuações do nível relativo do mar durante o Quaternário Superior ao longo do litoral brasileiro e suas implicações na sedimentação costeira. *Revista Brasileira de Geociências*, [S.l]: v. 15, n. 4, p. 273-286, 1985.

TAYLOR, R.S., YAN-BIN, S.; SCHRAM, F.R. New pygocephalomorph crustaceans from the Permian of China and their phylogenetic relationships. *Palaeontology*, [S.l]: v. 41, p. 815-834, 1998.

TAYLOR, R.S.; SCHRAM, F. R.; YAN-BIN, S. A new upper middle Triassic shrimp (Crustacea: Lophogastrida) from Guizhou, China, with discussion regarding other fossil "Mycidaceans". *Journal of Paleontology*, [S.l]: v. 75, n. 2, p. 310-318, 2001.

TORRELLA, F.F.; SIMOES, M.G. Características Tafonômicas da Assembléia de *Pinzonella illusa* Reed, Formação Corumbataí (Neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil. *Acta Geológica Leopoldensia*, [S.l]: v. 39, p. 159-173, 1994.

VIEIRA, P.C.; MEZZALIRA, S.; FERREIRA, F.J.F. Mesossaurídeo (*Stereosternum tumidum*) e crustáceo (*Liocaris Huenei*) no Membro Assistência da Formação Irati (P) nos municípios de Jataí e Montevidiu, Estado de Goiás. *Revista Brasileira de Geociências*, [S.l]: v. 21, n. 3, p. 224-235. 1991.

WARD, S.H. The requirements for a balanced Medium in Toxicological experiments using *Mysidopsis bahia* with special reference to calcium carbonate. In: COWGILL, U.M. & WILLIAMS, L. R. *Aquatic Toxicology and hazard Assessment*. Philadelphia: American Society for testing and materials, 1989, v. 12, p. 402-412.

WESSELINGH, F.P. Long-lived lake molluscs as island faunas: a bivalve perspective. In: RENEMA, W. *Biogeography, time and place: distributions, barriers and islands*. Dordrecht: Springer, 2007, p. 275-314.

WESTROP, S.R., Taphonomic versus ecologic controls on taxonomic relative abundance patterns in tempestites. *Lethaia*, [S.1]: v. 19, p. 123–132, 1986.

WESTROP, S.R., Upper Cambrian (Marjuman–Steptoean) trilobites from the Port Au Port Group, western Newfoundland. *Journal of Paleontology*, [S.1]: v. 66, p. 228–255. 1992.

WESTROP, S.R.; RUDKIN, D.M., Trilobite taphonomy of a Silurian reef: Attawapiskat Formation, northern Ontario. *Palaios*, [S.1]: v. 14, p. 389–397. 1999.

WESTROP, S.R.; KNOX, L.A.; LANDING, E. Lower Ordovician (Ibexian) trilobites from the Tribes Hill Formation, central Mohawk Valley, New York State. *Canadian Journal of Earth Sciences*, [S.1]: v.30, p. 1618–1633. 1993.