

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO” -

FACULDADE DE CIÊNCIAS - CAMPUS BAURU

VICTOR RODRIGUES RIBEIRO

**Morfometria linear e esclerocronologia como ferramentas
paleoambientais aplicadas nos braquiópodes devonianos da Bacia
do Paraná**

BAURU /SP

2024

VICTOR RODRIGUES RIBEIRO

**Morfometria linear e esclerocronologia como ferramentas
paleoambientais aplicadas nos braquiópodes devonianos da Bacia
do Paraná**

Documento de Defesa apresentado à Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências, Bauru, para a obtenção do título de Doutor em Biociências (Área de Conhecimento: Caracterização e Aplicação da Diversidade Biológica)

Orientador: Dr. Renato Pirani Ghilardi

Co-Orientadora: Dra. Silane Aparecida Ferreira da Silva Caminha

Bolsista: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 88887.485579/2020-00

BAURU

2024

R484m Ribeiro, Victor Rodrigues
Morfometria linear e esclerocronologia como ferramentas paleoambientais aplicadas nos braquiópodes devonianos da Bacia do Paraná / Victor Rodrigues Ribeiro. -- Bauru, 2024
125 p. : il., tabs., mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências, Bauru
Orientador: Renato Pirani Ghilardi
Coorientadora: Silane Aparecida Ferreira da Silva Caminha

1. Devoniano. 2. Bacia do Paraná. 3. Morfometria Linear. 4. Esclerocronologia. 5. Braquiópode. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências, Bauru. Dados fornecidos pelo autor(a).

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DE VICTOR RODRIGUES RIBEIRO, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOCÊNCIAS, DA FACULDADE DE CIÊNCIAS - CÂMPUS DE BAURU.

Aos 15 dias do mês de março do ano de 2024, às 14:00 horas, por meio de Videoconferência, realizou-se a defesa de TESE DE DOUTORADO de VICTOR RODRIGUES RIBEIRO, intitulada **Morfometria linear e esclerocronologia como ferramentas paleoambientais aplicadas nos braquiópodes devonianos da Bacia do Paraná**. A Comissão Examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Prof. Dr. RENATO PIRANI GHILARDI (Participação Presencial) do(a) Departamento de Ciências Biológicas / Faculdade de Ciências - Unesp Bauru, Prof. Dr. DANIEL SEDORKO (Participação Virtual) do(a) Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro, Profa. Dra. CAROLINA ZABINI (Participação Virtual) do(a) Departamento de Geologia e Recursos Naturais / Universidade Estadual de Campinas, Profa. Dra. JULIANA DE MORAES LEME BASSO (Participação Virtual) do(a) Instituto de Geociências / Universidade de São Paulo, Prof. Dr. SANDRO MARCELO SCHEFFLER (Participação Virtual) do(a) Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro. Após a exposição pelo doutorando e arguição pelos membros da Comissão Examinadora que participaram do ato, de forma presencial e/ou virtual, o discente recebeu o conceito final: APROVADO . Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelo(a) Presidente(a) da Comissão Examinadora.

Prof. Dr. RENATO PIRANI GHILARDI



Documento assinado digitalmente

RENATO PIRANI GHILARDI

Data: 11/04/2024 15:35:40-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Dedico este trabalho à minha mãe, Ivani
Maria Rodrigues; meu avô Elídio Rodrigues
da Costa e aos meus irmãos, Rafael
Rodrigues Ribeiro e Gustavo Rodrigues
Ribeiro

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Zambi, aos Orixás e aos Guias que me conduzem nesta vida.

Agradeço a minha mãe, meu avô, meus irmãos, meus sobrinhos, Rafaela Soares e Erik Soares, que foram minha força diária neste processo de construção.

Aos meus amigos de longa data Igor Soares, Fernanda Bretas, Carla Tavares, Maria Nunes, Gabriela Villani, Tiago Braga, Káh Dâmaso, Rafael Marçal, Pedro Sávio Vaz, Matheus Apolinário e Yohan Kohnert que compreenderam minha ausência durante esses anos.

Aos amigos que fiz em Bauru, Alinie Souza, Renato Figueiredo, Rogério Taconha, Felipe Dahora, Douglas Moreira e Alisson Gogoi que fizeram desta caminhada mais suavidade. Aos amigos do Crossfit, Gabriela Deus, Guilherme Vidotte, Letícia Furtado, Bárbara Peres, Danilo Henrique de Oliveira Santos e Guilherme Mogione de Assis pela parceria, descontração e por me impedir de surtar. Aos Drs. Caio Nogueira, Dr. Rafael de Carvalho e Ma. Milena Jaconis, irmãos nestes anos, compartilhando histórias e me apresentando outras áreas da ciência.

Agradeço ao Governo Federal Brasileiro e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – pelo financiamento da minha bolsa de pesquisa (88887.483986/2020-00). Igualmente, ao estado de São Paulo e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP pelo financiamento do projeto proposto pelo meu orientador (2020/12409-4).

Também agradeço à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Faculdade de Ciências - Campus Bauru, Universidade Estadual de Ponta Grossa - Campus Uvaranas, Universidade Vale do Rio dos Sinos - Campus São Leopoldo, Universidade Federal de Mato Grosso - Faculdade de Geociências - Campus Cuiabá, por terem disponibilizado suas coleções científicas.

Aos amigos do LAPALMA (Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados), Gabriel Silvério, Silvio Limeira Júnior, Paulo Kano, Débora Baumann e Maurício da Silva pelo companheirismo. Em especial ao Me. Felipe Sousa, que foi muito mais que um amigo durante esse processo, se transformou num irmão. Felps, obrigado pela força nesses anos, escutando minhas histórias, lamurias, frustrações e alegrias, certamente com você a caminhada ficou muito mais leve.

Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi, que confiou em mim durante esses anos, me mostrou uma ciência de qualidade e abriu diversas portas. Devo agradecer também por todos os campos que me convidou, se não fosse isso eu não teria conhecido o Devoniano de quase todas as bacias sedimentares brasileiras. Professor, muito obrigado pelos dias intensos de trabalho, café e risadas, conviver com o senhor desde 2018 foi uma honra.

Aos demais professores e pesquisadores que contribuíram nesta caminhada, Dr. Daniel Sedorko, Me. Geovanne Gaia, Dr. Rodrigo Horodsyki, Dr. Fábio Carbonaro, Dr. Willian Matsumura, Dra. Jeanninny Carla Comniskey, Dra. Elizabeth Dowding, Dra. Silane Caminha, Dr. Carlos D'Apólito e ao Dr. Hermínio Ismael de Araújo Júnior, meu muito obrigado.

Por fim, agradeço à Sociedade Brasileira de Paleontologia (SBP), a qual eu tive o prazer de compor a Diretoria de 2018 a 2023, me apresentando pessoas e auxiliando na luta pela manutenção do patrimônio fóssil brasileiro.

“Não existe presente sem passado”

Caboclo Sete Flechas

RESUMO

Durante o Devoniano, a Gondwana ocupava regiões próximas do pólo sul geográfico, onde as condições climáticas oscilavam entre as localidades. As correntes marítimas eram distintas, contando com uma zona de ressurgência na costa oeste sul-americana que conduzia águas frias para as regiões equatoriais do oceano Paleo-Tethys, isolando assim os mares epicontinentais da Gondwana. O uso cronoestratigráfico de conodontes, quitinozoários, peixes placodermos, palinómorfos, graptólitos e dacriocónarídeos ajudam no estabelecimento de eventos evolutivos e paleoclimáticos na América do Norte, na Europa e na China. Porém na América do Sul, principalmente nas bacias interiores brasileiras, esses registros paleontológicos são dificilmente reconhecidos no Devoniano. Assim, este trabalho utiliza da morfometria linear e esclerocronologia para averiguar como a fauna de braquiópodes (*Australocoelia* e *Orbiculoidea*) se comportou à medida que as condições paleoambientais ocorriam durante o Devoniano. No norte da Bacia do Paraná podemos inferir que os processos transgressivos e regressivos do Pragiano-Eifeliano impactaram diretamente no crescimento dos braquiópodes (*Australocoelia palmata*). Os animais que viviam num ambiente marinho transgressivo possuíam tamanhos variados, contudo aqueles que viviam num contexto regressivo apresentavam tamanhos corporais reduzidos. As mudanças paleoambientais do Devoniano também impactaram a fauna de *Orbiculoidea* (*Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi*, *O. excentrica*). Com a morfometria linear (comprimento e largura) e averiguando os padrões de crescimento das conchas foi possível concluir que esta fauna não apresentou diferenças morfométricas durante o Pragiano-Eoifeliano. Na passagem do Eopragiano-Neoemiano os braquiópodes possuíam boas condições vitais, os animais atingiram as mais diversas dimensões já a redução das conchas pode estar associada à transgressão mundial do Kačák. Os animais que sobreviveram à passagem Eifeliano-Givetiano não encontraram as mesmas condições paleoambientais após a crise biótica. Os braquiópodes encontrados no norte da Bacia do Paraná apresentaram um padrão de crescimento distinto daqueles que viviam no sul. Isto pode estar relacionado às condições de estresse na borda da bacia associadas à entrada de águas quentes provenientes da Bacia do Parnaíba.

Palavras-chave: Gondwana, Bacia do Paraná, Evento Kačák, Evento Choteč, *Australocoelia palmata*, *Orbiculoidea*.

ABSTRACT

During the Devonian, Gondwana occupied areas close to the geographic south pole, where climatic conditions fluctuated between the localities. The ocean currents were distinct, with an upwelling zone on the South American west coast that carried cold waters to the equatorial regions of the Paleo-Tethys Ocean, thus isolating the epicontinental seas of Gondwana. The chronostratigraphic use of conodonts, chitinozoans, placoderm fish, palynomorphs, graptolites and dactyloconarids help to establish evolutionary and paleoclimatic events in North America, Europe and China. However, in South America, especially in the Brazilian interior basins, these paleontological records are difficult to recognize in the Devonian. Therefore, this work uses linear morphometry and sclerochronology to investigate how the brachiopod fauna (*Australocoelia* and *Orbiculoidea*) behaved as paleoenvironmental conditions occurred during the Devonian. In the north of the Paraná Basin we can infer that the transgressive and regressive processes of the Pragian-Eifelian had a direct impact on the growth of brachiopods (*Australocoelia palmata*). Animals that lived in a transgressive marine environment had varying sizes, however those that lived in a regressive context had reduced body sizes. Devonian paleoenvironmental changes also impacted the *Orbiculoidea* fauna (*Orbiculoidea bairdi*, *O. bodenbenderi*, *O. excentrica*). Using linear morphometry (length and width) and investigating the growth patterns of the shells, it was possible to conclude that this fauna did not show morphometric differences during the Pragian-Eoefelian. During the Eopragian-Neoemilian period, brachiopods had good vital conditions, the animals reached the most diverse dimensions, and the reduction of shells may be associated with the worldwide transgression of the Kačák. Animals that survived the Eifelian-Givetian passage did not encounter the same paleoenvironmental conditions after the biotic crisis. The brachiopods found in the north of the Paraná Basin showed a growth pattern distinct from those that lived in the south. This may be related to the stress conditions at the edge of the basin associated with the entry of hot waters from the Parnaíba Basin.

Keywords: Gondwana, Paraná Basin, Kačák Event, Choteč Event, *Australocoelia*, *Orbiculoidea*.

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1: Mapa paleogeográfico da Gondwana durante o Devoniano. | 14 |
| Figura 2: Brasil com as principais bacias sedimentares intracratônicas com rochas devonianas. | 15 |
| Figura 3: Correlações estratigráficas das bacias intracratônicas brasileiras. | 21 |
| Figura 4: Morfologia geral de braquiópodes (A) Rhynchonelliformea e (B) DISCINIDAE. | 25 |
| Figura 5: Sudoeste da Gondwana com as principais ocorrências de <i>Australocoelia</i> e <i>Orbiculoidea</i> durante o Devoniano. | 27 |
| Figura 6: Mapa de localização dos pontos visitados na porção norte da Bacia do Paraná. | 33 |
| Figura 7: Mapa de localização dos pontos visitados na Bacia do Alto Tapajós (A) e Parecis (B). | 34 |

CAPÍTULO I

| | |
|--|----|
| Figure 1: Location map of the Paraná Basin in Brazil (A) , locations visited in the northern region of the basin (B) and the lithostratigraphic units from the south and north-northwest areas (C) (adapted from Grahn <i>et al.</i> , 2013). | 46 |
| Figure 2: Scheme of measurements (length and width) taken on fossils (<i>Australocoelia palmata</i>). | 48 |
| Figure 3: Rondonópolis section, with facies, locations, fossils found and collection grip. | 50 |
| Figure 4: Fossils collected in Rondonópolis section, state of Mato Grosso. (A) cluster sample containing a- <i>Australocoelia palmata</i> , d- <i>Derbyina</i> sp. and t- <i>Tentaculites</i> sp. (CCLP-1365); (B) cluster sample containing a- <i>Australocoelia palmata</i> and d- <i>Bivalvia</i> (CCLP-1361); (C) pedicle valve of <i>Australocoelia palmata</i> (CCLP-1372); (D) brachial valve of <i>Australocoelia palmata</i> (CCLP-1375). Scale bar = 1 cm. | 51 |
| Figure 5: Jaciara section, with facies, locations, fossils found and grip. (adapted from Ribeiro <i>et al.</i> , 2019) | 54 |
| Figure 6: Morphometric data of <i>Australocoelia palmata</i> from Rondonópolis (QR) and Jaciara (QJ1 and QJ2). (A) and (B) Variation of height and width among individuals from QR, QJ1, and QJ2, respectively. The black line within each jittered boxplot represents the mean value. (C) Data of the size ratio between height and width of individuals from QR, QJ1, and QJ2. (D) PCA highlighting a pattern of separation between QR and QJ1 individuals compared to QJ2 individuals | 55 |

Figura 7: Lithostratigraphic correlation of the locations studied (Jaciera and Rondonópolis) with the positioning of collected grid and MFS (Maximum flooding surface) proposed by Ribeiro *et al.* (2019) 57

CAPÍTULO II

Figura 1: (A) Área de abrangência da Bacia do Paraná com os locais de coleta dos braquiópodes (*Orbiculoidea* sp.) nos estados de Goiás (I), Mato Grosso (II) e Paraná (III). (B) Cronoestratigrafia das rochas Devonianas das porções norte e sul da bacia (adaptado de Grahn *et al.*, 2013). 72

Figura 2: Morfologia de um discinídeo hipotético contendo os três transectos mensurados ('a', 'b' e 'c') 74

Figura 3: Comprimento e largura dos braquiópodes estudados do Devoniano da Bacia do Paraná. *O. baini* nas porções dorsais (A) e ventrais (B); *O. bodendenderi* nas porções dorsais (C) e ventrais (D) e a porção dorsal de *O. excentrica* (E) (todas as medidas em milímetros). 79

Figure 3: Figura 4: Principais eventos do Devoniano Inferior e Médio, contendo os intervalos estudados Neopragiano-Eoemsiano (T1), Neoemsiano (T2) e Neoeifeliano-Eogivetiano (T3). (*curvas de 2ª e 3ª ordem propostas por Vargas *et al.*, 2020 para a Bacia do Paraná e curva global proposta por Walliser, 1996; **Distribuição temporal da fauna devoniana segundo Penn-Clarke & Harper, 2021) 81

CAPÍTULO III

Figure 1: Coverage area of the Paraná Basin (A) with the locations where the brachiopods (*Orbiculoidea* sp.) were collected in the states of Mato Grosso, Goiás and Paraná (B) 94

Figure 2: Morphology of a hypothetical brachiopod (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*) with the three measured transects ('a', 'b' and 'c') 95

Figure 3: Some of the brachiopods studied in this paper. *Orbiculoidea excentrica* from Unit 2 (A: CCLP-1369, scale bar 5mm) and Unit 4 (B: CCLP-905, scale bar 5mm); *O. baini* from Unit 4 (C: CCLP-886, scale bar 1mm), Unit 2 (D: CCLP-1352.A, scale bar 5mm), São Domingos Formation (E: MPI-5291, scale bar 10mm; G: MPI-5289, scale bar 10mm; J: MPI-6053, scale bar 2,5mm; K: MPI-6058.A, scale bar 2,5mm; L: MPI-3672.B, scale bar 1,25mm) and Ponta Grossa Formation (F: MPI-5688.F10, scale bar 5mm; H: MPI-6041, scale bar 10mm; I: MPI-13667, scale bar 10mm). 98

Figure 4: Graph containing the dimensions (height and width) of the dorsal (A) and ventral (B) valves of brachiopods (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*) before and after the Kačák biotic crisis. 100

LISTA DE TABELAS

| | |
|--|----|
| Tabela 1: Locais visitados durante os trabalhos de campo nos estados do Mato Grosso e Pará. | 32 |
| Tabela 2: Exemplos de <i>Australocoelia palmata</i> utilizados durante a elaboração desta tese, contendo seus números de tombo, tipo da valva, localidade, cidade e estado onde foram coletados, bem como sua idade e unidade geológica. | 35 |
| Tabela 3: Exemplos de <i>Orbiculoidea baini</i> utilizados durante a elaboração desta tese, contendo seus números de tombo, tipo da valva, localidade, cidade e estado onde foram coletados, bem como sua idade e unidade geológica. | 36 |
| Tabela 4: Exemplos de <i>Orbiculoidea bodenbenderi</i> utilizados durante a elaboração desta tese, contendo seus números de tombo, tipo da valva, localidade, cidade e estado onde foram coletados, bem como sua idade e unidade geológica. | 38 |
| Tabela 5: Exemplos de <i>Orbiculoidea excentrica</i> utilizados durante a elaboração desta tese, contendo seus números de tombo, tipo da valva, localidade, cidade e estado onde foram coletados, bem como sua idade e unidade geológica. | 40 |

CAPÍTULO I

| | |
|--|----|
| Table 1: Visited outcrops, geographic coordinates and nearby cities | 47 |
| Table 2: Sedimentary facies analyzed around Jaciara, Juscimeira, and Rondonópolis in the state of Mato Grosso. | 49 |
| Table 3: Dunn's test results regarding the comparisons of <i>Australocoelia palmata</i> from Rondonópolis (QR) and Jaciara (QJ1 and QJ2). *Statistical differences. | 53 |

CAPÍTULO II

| | |
|---|----|
| Tabela 1: Origem dos fósseis coletados no estudo. | 73 |
| Tabela 2: Dimensões (em milímetros) de <i>Orbiculoidea baini</i> , <i>O. bodenbenderi</i> e <i>O. excentrica</i> . C: comprimento; L: largura; M.T.: média total; T1: Neopragiano-Eoemsiano; T2: Neoemsiano; T3: Neoeifeliano-Eogivetiano. | 76 |

CAPÍTULO III

| | |
|---|----|
| Table 1: Valves Dimensions (height and width) from before and after Kačák (all measurements in millimeters). | 96 |
|---|----|

SUMÁRIO

| | |
|--|-----|
| 1. INTRODUÇÃO | 13 |
| 2. OBJETIVOS | 16 |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS | 19 |
| 3.1. Base teórica | 19 |
| 3.1.1. Contexto geológico das bacias intracratônicas brasileiras.... | 19 |
| 3.1.2. Braquiópodes devonianos das bacias Gondwânicas..... | 24 |
| 3.1.3. Esclerocronologia como ferramenta paleoambiental..... | 27 |
| 3.1.4. Paleobiogeografia..... | 29 |
| 3.1.5. Base estatística..... | 30 |
| 3.2. Trabalhos de campo | 31 |
| 3.2. Local de depósito dos fósseis coletados | 33 |
| CAPÍTULO I: Morphometric reduction in <i>Australocoelia palmata</i> associated with the Devonian marine transgression..... | 41 |
| CAPÍTULO II: Aplicação da morfometria e esclerocronologia nos braquiópodes (Discinidae: <i>Orbiculoidea</i>) do Devoniano Inferior-Médio da Bacia do Paraná..... | 68 |
| CAPÍTULO III: Linear morphometry and sclerochronology as paleoclimatic tools through Middle Devonian Kačák Event (Paraná Basin, Brazil)..... | 90 |
| 4. CONSIDERAÇÕES FINAIS | 107 |
| 5. ANEXOS | 108 |
| 5.1. Paleontologia: o que é e onde encontrar fósseis no estado de Mato Grosso?..... | 108 |
| 5.2. Registros paleontológicos do Paleozóico..... | 109 |
| 5.3. Record of <i>Lingulapholis</i> (Craniopsidae, Brachiopoda) in the Pimenteira Formation (Devonian, Parnaíba Basin) | 110 |
| 5.4. Paleobiogeography of Lower-Middle Devonian Conulariids from wouthwest Gondwana..... | 111 |
| 5.5. Macroevolution and adaptive processes of the Leptocoeliidae family (Brachiopoda) throughout the Silurian and Devonian..... | 112 |
| 5.6. Scientific societies have a part to play in repatriating fossils..... | 113 |
| 5.7. Designation as cultural heritage best protects Brazilian fossil..... | 114 |
| 6. REFERÊNCIAS | 115 |

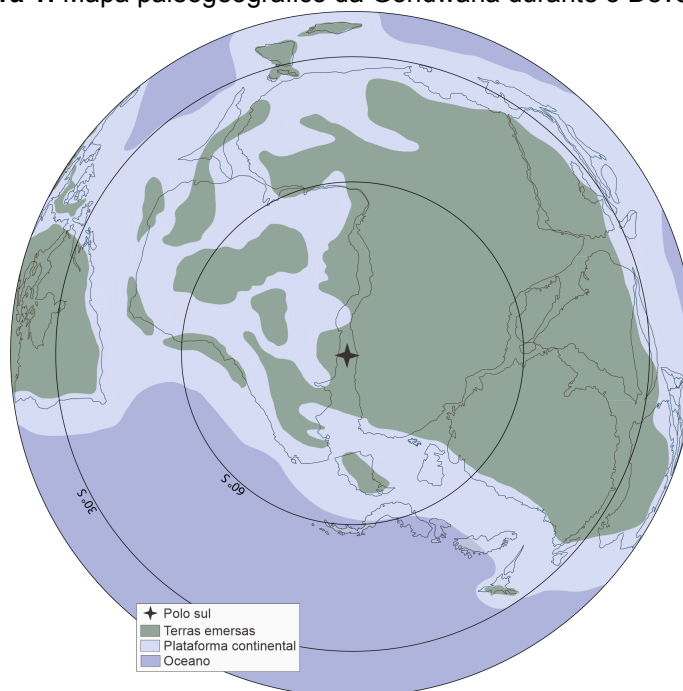
1. INTRODUÇÃO

Durante o Devoniano, o supercontinente Gondwana (América do Sul, África, Antártida, Índia, Península Arábica e outros blocos continentais menores) ocupava latitudes que iam desde os 60° S até próximo do pólo sul geográfico. Paralelamente, os blocos continentais que compunham a Euro-américa (América do Norte, Eurásia Oriental e Ocidental) estavam majoritariamente no hemisfério norte, nas proximidades das latitudes 60°N até o Equador (Figura 1). Influenciados pela continentalidade e maritimidade ocasionada por esse vasto bloco continental, os climas variavam nas mais diversas localidades. Evidências geológicas indicam climas quentes e temperados ao norte da Austrália, noroeste da África, Sibéria, Cazaquistão, noroeste da América do Sul e na Europa central. Já nas regiões de altas latitudes sul, os climas eram majoritariamente mais frios (HABICHT, 1979; ROWLEY *et al.*, 1985; RAYMOND, 1987; GOLONKA, 1994; SCOTESE *et al.*, 1999). As correntes marítimas eram distintas, sendo que uma zona de ressurgência surgia na costa oeste sul-americana e conduzia águas frias para as regiões equatoriais do oceano Paleo-Tethys, isolando assim os mares epicontinentais da Gondwana. Já no hemisfério norte, as correntes possuíam temperaturas variadas e eram multidirecionais (OCZLON, 1990; CRASQUIN & HORNE, 2018; HÜNEKE *et al.*, 2023).

Diversas mudanças climáticas ocorreram durante o Devoniano em todo o planeta. No Hemisfério Norte essas mudanças climáticas, bem como esses processos de extinções são facilmente identificados nos registros fósseis. O uso cronoestratigráfico de conodontes (MURPHY, 2005; WEYANT *et al.*, 2010; MAVRINSKAYA & ARTYUSHKOVA, 2017), quitinozoários (WINCHESTER-SEETO, 1993), peixes placodermos (DUPRET & BLIECK, 2009; BURRETT *et al.*, 1990), palinomorfos (RICHARDSON *et al.*, 1981), graptólitos e dacriocnariídeos (SUTTNER & KIDO, 2016) ajudam no estabelecimento de eventos evolutivos e paleoclimáticos na América do Norte e na Europa (CHLUPÁČ & KUKAL, 1986; CHLUPÁČ & OLIVER, 1989; FEIST *et al.*, 1997). Porém no Hemisfério Sul, principalmente nas bacias interiores brasileiras, esses registros paleontológicos são dificilmente reconhecidos (MCGHEE, 1990; THOMPSON & NEWTON, 1988; ELRICK *et al.*, 2009).

Os mares epicontinentais da Gondwana hospedavam uma fauna de invertebrados singular, com elevado grau de endemismo genérico e baixa diversidade específica, denominada fauna Malvinocáfrica, ou Malvinoxhosan segundo Penn-Clarke & Harper (2021). Tal fauna é representada, principalmente, por trilobitas (pertencentes à Família Calmoniidae, *Pennaia*, *Phacopina* e *Tibagya*), braquiópodes (*Australocoelia*, *Australospirifer*, *Australostrophia*, *Meristelloides*, *Derbyina*, linguliforme, Gigadiscina e *Orbiculoidea*), moluscos bivalves (*Nuculites*, *Pleurodapis*, *Palaeoneilo*), gastrópodes belerofontídeos além de *Tentaculites* e crinóides em menor quantidade (BOUCOT *et al.*, 1971; BOUCOT, 1975; ANDRADE & CAMARÇO, 1980; MELO, 1988; PENN-CLARKE & HARPER, 2021).

Figura 1: Mapa paleogeográfico da Gondwana durante o Devoniano.



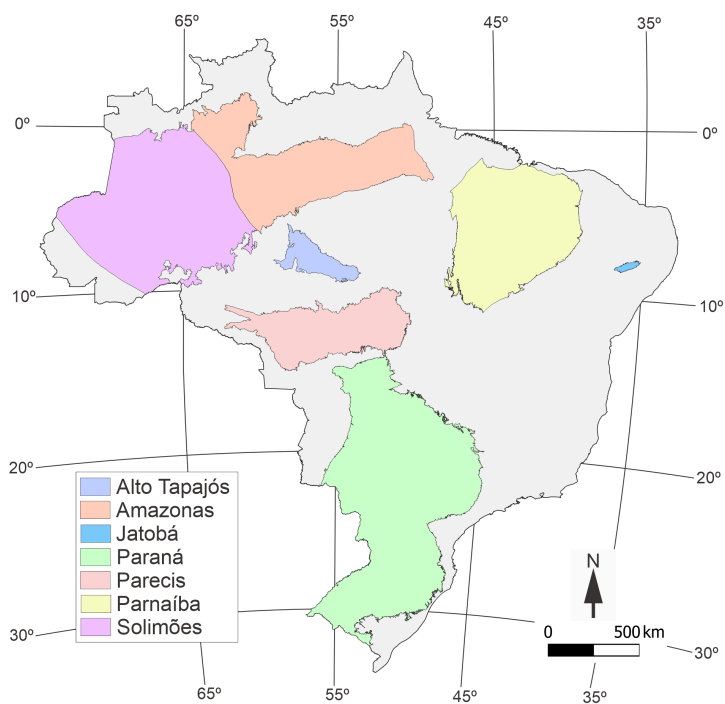
Fonte: adaptado de Penn Clarke & Harper (2021)

Segundo Boucot (1975) essa singularidade faunística teria iniciado ainda no Siluriano, num âmbito pós-glacial acarretando em uma diversidade geral limitada de braquiópodes. Ao longo do Devoniano Inferior, às mudanças do nível do mar e as variações climáticas aumentaram a diversidade de alguns táxons, permitindo que a fauna Malvinoxhosana atingisse seu apogeu no Pragiano-Emsiano, ocupando vários mares do sul de Gondwana (BOUCOT, 1990; CHLUPÁC, 1994; SEDORKO *et al.*, 2021). O endemismo foi reduzindo gradativamente durante o Devoniano Médio,

chegando ao completo desaparecimento de quase todos os táxons de braquiópodes no Frasniano (CLARKE, 1913, BOUCOT, 1975; MELO, 1988; BOSETTI *et al.*, 2011).

Os braquiópodes típicos da fauna Malvinohosan podem ser encontrados nas bacias de Tarija (Argentina), Paraná, Parecis, Amazonas, Parnaíba (Brasil), Tarija, Madre de Dios (Bolívia), Chaco (Uruguai), Cabo (África do Sul), além das Ilhas Falklands (CLARKE, 1913; MELO, 1988; PENN-CLARKE *et al.*, 2018; PENN-CLARKE, 2019; DOWDING & EBACH, 2019). No Brasil, esses fósseis são descritos em várias bacias intracratônicas, sendo elas a bacia do Alto-Tapajós, Amazonas, Jatobá, Paraná, Parecis, Parnaíba e Solimões (MELO, 1988; MILANI *et al.*, 2007) (Figura 2).

Figura 2: Brasil com as principais bacias sedimentares intracratônicas com rochas devonianas.



Fonte: o autor

Os braquiópodes que caracterizam a fauna Malvinohosan são costumeiramente encontrados nas bacias interiores do Brasil. Porém algumas localidades necessitam de um trabalho mais acurado, como são os casos das bacias do Alto-Tapajós e Solimões, onde as informações fossilíferas são escassas ou inexistentes. Já nas bacias do Amazonas, Jatobá e Parecis as informações estão desatualizadas, visto que os trabalhos nestas regiões foram feitos ainda no século passado e carecem de atualizações.

2. OBJETIVOS

Como o Devoniano foi marcado por grandes alterações ecológica, climáticas e eustáticas do nível do mar numa escala global, diversos processos de extinções e dispersões afetaram a faunas de braquiópodes na Gondwana (CLARKE, 1913; BOUCOT, 1971; MELO, 1988; GRAHN *et al.*, 2016; DOWDING & EBACH, 2019; VARGAS *et al.*, 2020).

Deste modo, este trabalho objetiva averiguar o impacto das mudanças climáticas globais na fauna de braquiópodes (*Australocoelia palmata*, *Orbiculoidea baini*, *O. excentrica* e *O. bodebenderi*) durante o Devoniano nas bacias interiores brasileiras, com foco nos fósseis da Bacia do Paraná. Para melhor obtenção deste objetivo, esta tese será seccionada em três capítulos, sendo eles:

CAPÍTULO I: Morphometric reduction in *Australocoelia palmata* associated with the Devonian marine transgression.

Neste capítulo, foram aplicadas análises de morfometria linear, comparando os tamanhos (comprimento e largura) dos braquiópodes (*Australocoelia palmata*) coletados em contextos transgressivos e regressivos da seção Emsiana da porção norte da Bacia do Paraná.

CAPÍTULO II: Aplicação da morfometria e esclerocronologia nos braquiópodes (Discinidae: *Orbiculoidea*) do Devoniano Inferior-Médio da Bacia do Paraná.

Os braquiópodes da família Discinidae (*Orbiculoidea* sp.) foram submetidos a análises de morfometria linear para que seus tamanhos fossem comparados ao longo do Devoniano. Posteriormente, ferramentas estatísticas foram aplicadas nas distâncias das linhas de crescimento dos animais para conferir se seu crescimento foi influenciado pelas mudanças climáticas que acometeram os mares interiores das Gondwana.

CAPÍTULO III: Linear morphometry and sclerochronology as paleoclimatic tools through Middle Devonian Kačák Event (Paraná Basin, Brazil).

Aqui, *Orbiculoidea baini* e *O. excentrica* foram submetidos a análises de morfometria linear novamente, porém comparando os fósseis de diferentes localidades da Bacia do Paraná, a fim de certificar se a transgressão Eifeliano-Givetiano (Evento Kačák) afetou a fauna de forma homogênea pela bacia.

Nos Anexos desta tese, estão dispostos as demais produções geradas durante os anos de Doutorado, sendo eles:

- **Paleontologia: o que é e onde encontrar fósseis no estado de Mato Grosso?**

Este capítulo já foi publicado (ISBN 978-65-993923-5-1) e é fruto da colaboração de diversos pesquisadores, que visa a popularização do conhecimento científico. Aqui, foram apresentadas as diversas ocorrências paleontológicas do estado de Mato Grosso, sendo que este livro já foi publicado pela Federação Brasileira de Geólogos.

- **Registros paleontológicos do Paleozóico**

Este capítulo também foi fruto de um trabalho colaborativo, sendo que nele foram apresentados os principais fósseis Devonianos da região de Chapada dos Guimarães, estado de Mato Grosso, região que está inserida no flanco noroeste da bacia do Paraná (ISBN 978-65-993923-3-7).

- **Record of *Lingulapholis* (Craniopsidae, Brachiopoda) in the Pimenteira Formation (Devonian, Parnaíba Basin)**

Aqui, será apresentado o novo achado de braquiópode na Bacia do Parnaíba, após trabalhos de campo e associado a análises sistemáticas, um exemplar de *Lingulapholis* (Craniopsidae, Brachiopoda) foi encontrado no interior da Gondwana. Vale ressaltar que este gênero era antes condicionado apenas a América do Norte e norte da Gondwana. Este capítulo também já está disponível para leitura na Revista Geociências da UNESP (<https://doi.org/10.5016/geociencias.v42i2.17725>).

- **Paleobiogeography of Early-Mild Devonian Conulariids in southwest Gondwana.**

Neste capítulo já publicado (<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104618>) foi proposta uma paleobiogeografia para os Conularídeos da Gondwana, táxon extremamente importante para a compreensão do Devoniano na América do Sul.

- **Macroevolution and adaptive processes of the Leptocoeliidae family (Brachiopoda) throughout the Silurian and Devonian**

Neste capítulo (<https://doi.org/10.5212/TerraPlural.v.17.2321742.005>) foi feito um apanhado bibliográfico resultou numa avaliação macroevolutiva dos braquiópodes da Leptocoeliidae (gêneros *Anabaia*, *Australocoelia*, *Eocoelia*, *Leptocoelia*, *Leptocoelina* e *Pacificocoelia*) ao longo do Siluriano e Devoniano do da

Gondwana. Os resultados apontam diversos eventos evolutivos (simpatrias, extinções e dispersões) ao longo do Paleozóico.

- **Scientific societies have a part to play in repatriating fossils.**
- **Designation as cultural heritage best protects Brazilian fossil**

Como membro da Diretoria da Sociedade Brasileira de Paleontologia (SBP) desde 2018, estes trabalhos (<https://doi.org/10.1038/s41559-023-02296-2> e <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02397-6>) trazem um apanhado histórico e a luta da SBP para manter o patrimônio fossilífero e a preservação dos nossos bens culturais fósseis.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Base teórica

3.1.1. Contexto geológico das bacias intracratônicas brasileiras

A Bacia do Alto-Tapajós ocupa uma área de aproximadamente 135.000 km² entre os estados do Amazonas, Mato Grosso e Pará (Figura 02). Ela possui formato alongado com sentido noroeste-sudeste e encontra-se encaixada no cráton Amazônico. Os trabalhos de mapeamento na região são escassos, isso acarreta em uma organização cronoestratigráfica pouco contundentes para as rochas paleozóicas (TASSINARI & MACAMBIRA, 1999; SANTOS *et al.*, 2000; TOCZECK *et al.*, 2019).

Segundo Bahia & Reis (2010), as rochas paleozóicas estão agrupadas em duas parassequências deposicionais do tipo *finning upward*. A primeira delas engloba as formações Galinha e Juma. Sendo que a formação Galinha foi depositada em um sistema costeiro, planície fluvial e delta de planície de maré, enquanto que a formação Juma é resultado de uma progradação marinha, onde siltitos e arenitos finos acinzentados foram depositados em uma plataforma marinha. A segunda parassequência engloba as formações Prainha e Tuiuí, a primeira delas é oriunda de um ambiente de ilha de barreiras, associadas a depósitos litorâneos e dunas eólicas litorâneas. Já a formação Tuiuí é descrita como depósitos de *washover* em ambiente de intermaré, capeada pela formação Terra Preta, contendo carbonatos e ritmitos plataformais de refices (ALMEIDA & NOGUEIRA FILHO, 1959; REIS *et al.*, 2013). Quanto às idades, apenas a Formação Juma apresenta microfósseis (quitinozoários) de idade Siluro-Neodevôniana (CRUZ, 1982; 2005). Porém, Riker & Oliveira (2001) apresentam uma sequência paleozóica indiferenciada, onde esporomorfos (*Calamaspora sp.*, *Caliptosporite cf. velatus*, *Verrucosporites cf. nitidus*, *Geminispora sp.*, *Secariosporite sp. (?)*, *Aurorospora sp.*, *Apicularetusispora sp.* e *Retusotriletes sp.*) e icnofósseis (*Palaeophicus sp.*) denotam uma idade Devoniana.

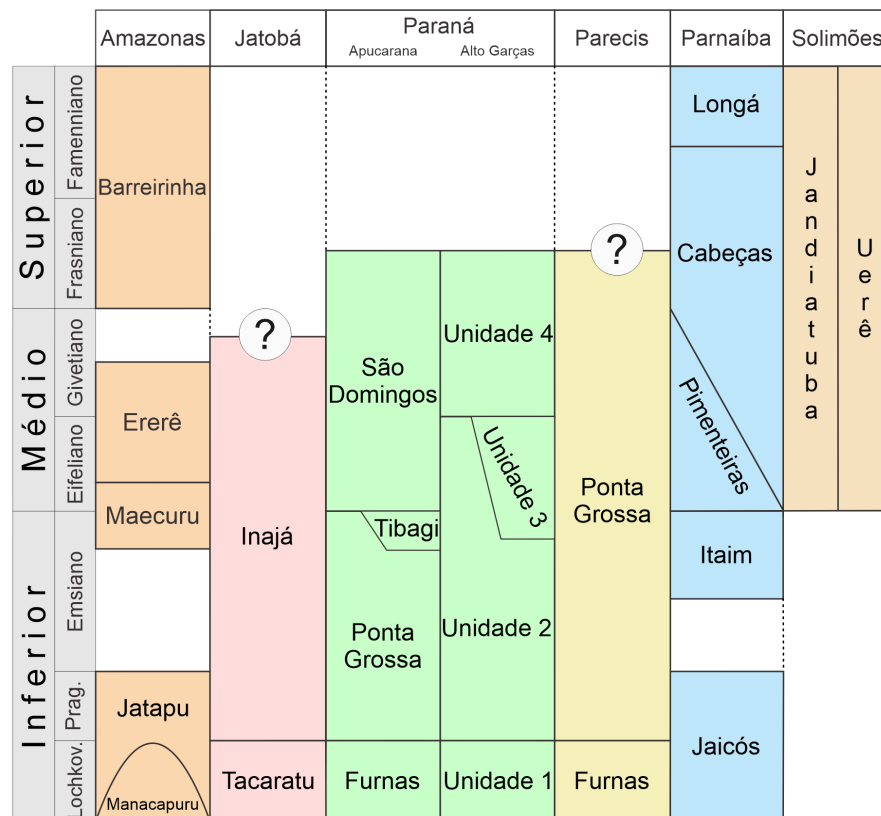
Já na região sudoeste da Bacia do Alto Tapajós, estas rochas estariam agrupadas nas formações Serra Estreita, Araúna e Três Quedas. Na primeira unidade litoestratigráfica predominam arenitos finos com estratificações cruzadas acanaladas e marcas de ondas, depositadas num ambiente marinho raso. Já a Formação Araúna, que também teria sido depositada num ambiente marinho, ocorre a intercalação de argilitos e siltitos avermelhados a arroxeados finamente laminados. A Formação Três Quedas, por sua vez, possui um contato transicional com a Formação Araúna e agrupa ritmitos (siltitos, argilitos e arenitos finos) heterolíticos depositados em ambientes marinhos rasos de baixa energia. Por fim, a Formação Rio das Pombas seria cronocorrelata à Formação Juma e teria sido depositada em ambiente litorâneo de alta energia (ALMEIDA & COSTA, 2014; ALVES *et al.*, 2019).

A Bacia do Amazonas ocorre na porção norte do Brasil, ocupando uma área de aproximadamente 500.000Km² entre os estados do Amapá, Amazonas e leste do Pará (Figura 2). As rochas datadas do Devoniano estão inseridas nos Grupos Trombetas, Urupadi e Curuá (BAHIA, 2007; MATSUDA *et al.* 2010; SANTOS *et al.*, 2011). O Grupo Trombetas agrupa diversas formações pré-Devonianas, porém considerando a faixa temporal estudada, apenas as formações Manacapuru (Lochkoviano) e Jatapu (Lochkovian-Praguiano) serão consideradas, sendo ambas depositadas em um ambiente marinho plataforma raso. Já o Grupo Urupadi compreende as formações Maecuru (Emsiano-Eifeliano) e Ererê (Eifeliano-Givetiano), ambas depositadas em ambientes marinhos próximos da linha de costa (SANTOS *et al.*, 2011). Por fim, no Grupo Curuá as rochas de idade Devoniana podem ser identificadas na formação Barreirinha, que na base possui rochas de um ambiente marinho distal, que gradam para um marinho mais raso durante todo o Frasniano-Fameniano (Figura 3) (DAEMON & CONTREIRAS 1971; MELO & LOBOZIAK, 2003; CUNHA *et al.*, 2007).

A Bacia do Jatobá é uma das menores bacias interiores do Brasil, ocorrendo exclusivamente no estado de Pernambuco (Figura 2). Esta bacia cobre uma área de aproximadamente 6.000 km² e é individualizada da Bacia do Tucano Norte pelo Arco Estrutural São Francisco (GUZMÁN *et al.*, 2015). O devoniano nesta bacia está representado pelas rochas do Grupo Jatobá, nas formações Tacaratu e Inajá (Figura 03). A formação Tacaratu possui um histórico deposicional anterior ao Devoniano, iniciado ainda no Siluriano e perdurando até o Devoniano. Esta formação é descrita contendo arenitos grossos (arcoseanos e conglomeráticos) e conglomerados

depositados em leques aluviais coalescentes (BARRETO, 1968; DE CARVALHO et al., 2010). Já a formação Jatobá, exclusiva do Devoniano, é descrita contendo majoritariamente arenitos finos, siltitos e folhelhos laminados, depositados em um ambiente marinho de plataforma rasa (COSTA et al., 2007). É justamente na formação Inajá que os fósseis devonianos foram encontrados, dentre eles bivalves (ordens Pterioida, Modiomorphoidea, Pholadomyoidea, Nuculoidea, Carditoida, Pectinoida) e braquiópodes (ordens Lingulida, Terebratulida e Rhynchonellida) (MUNIZ, 1978; PEREIRA et al., 2012).

Figura 3: Correlações estratigráficas das bacias intracratônicas brasileiras.



Fonte: adaptado de Cunha et al. (2007), Vaz et al. (2007), Pereira et al. (2012), Grahn et al. (2013), Guzmán et al. (2015), Bahia et al. (2016).

A Bacia do Paraná é a bacia intracratônica brasileira que mais é alvo dos estudos paleontológicos. Abrangendo uma área de aproximadamente 1,5 milhões de quilômetros quadrados e com afloramentos devonianos em faixas restritas dos estados do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás e Paraná. Além do Brasil, a Bacia do Paraná ocorre na porção central do Uruguai, noroeste da Argentina e sudoeste do Paraguai (MILANI et al., 2007) (Figura 2). Devido a valores diferentes de subsidência crustal por toda a bacia, dois depocentros foram gerados durante o

Devoniano. Um destes ao sul, que deu origem à sub-bacia Apucarana, com afloramentos no estado do Paraná. E o segundo ao norte, dando origem à sub-bacia de Alto Garças, nos estados do Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul (RAMOS, 1970).

Na sub-bacia de Apucarana, as rochas estão organizadas estratigraficamente da base para o topo nas Formações Furnas (Siluriana-Lochkoviano), Ponta Grossa (Praguiana-Emsiana) e São Domingos (Emsiano-Frasniano), com o membro Tibagi (Emsiano) na sua base. Todas as unidades litoestratigráficas foram depósitos de ambientes marinhos, do offshore ao shoreface, influenciadas por tempestades com uma diversidade de braquiópodes, conularídeos, ophiuroides, vegetais, gastrópodes, moluscos, trilobitas, dentre outros (DERBY, 1878; CLARKE, 1913; ASSINE, 1996, 2001; BERGAMASCHI, 1999; BERGAMASCHI *et al.*, 2001; RODRIGUES *et al.*, 2003; GHILARDI, 2004; ZABINI *et al.*, 2010; GRAHN *et al.*, 2013) (Figura 3).

Já na sub-bacia de Alto Garças, as rochas devonianas estão inseridas no Grupo Chapada (Unidade 1, 2, 3 e 4 da base para o topo). A Unidade 1 (Lochkoviano) teria feições litológicas e paleoambientais semelhantes às da Formação Furnas, ao passo que a Unidade 2 (Praguiano-Eifeliano) possui predominância de pelitos e arenitos provenientes de um ambiente marinho, com uma diversidade fossilífera considerável. A Unidade 3, de idade Eifeliana, teria sua gênese associada a um processo regressivo, onde deltas e feições proximais teriam ocorrido na plataforma. Por fim, a Unidade 4 (Givetiano-Frasniano) seria litologicamente e paleoambientalmente semelhante à Unidade 2, diferindo apenas na idade (RAMOS, 1970; ANDRADE & CAMARÇO, 1978, 1980; MELO, 1988; GRAHN *et al.*, 2010; RIBEIRO *et al.*, 2019, 2021) (Figura 3).

Recobrimo uma área de aproximadamente 500.000km² nos estados de Mato Grosso e Rondônia, e com 6000 metros de rochas majoritariamente sedimentos, a Bacia do Parecis também hospeda rochas devonianas (Figura 2). Devido às variações isostáticas dos mares epicontinentais durante o Devoniano, a sedimentação na Bacia do Parecis está diretamente relacionada com a sedimentação da Bacia do Paraná. Deste modo, sugere-se a utilização nomenclatural das formações Furnas e Ponta Grossa para as unidades litoestratigráficas devonianas (PEDREIRA & BAHIA, 2004).

Sendo a Formação Furnas a unidade basal de idade Siluriano-Devoniano Inferior, sobreposta pela Formação Ponta Grossa do Devoniano Médio-Superior

(SILVA *et al.*, 2003; PEDREIRA & BAHIA, 2004; BAHIA *et al.*, 2004, 2016). Porém, Costa *et al.* (1975) descrevem diamictitos na porção basal da formação Furnas e rochas carbonáticas (calcarenitos e calcilitos) no topo da formação Ponta Grossa, indicando uma singularidade da Bacia do Parecis neste período. Os trabalhos de cunho estratigráfico e paleontológico no Paleozóico da Bacia do Parecis são escassos, o que limita a interpretação e compreensão paleobiogeografia dos fósseis devonianos, os poucos trabalhos existentes trazem dados sobre braquiópodes e trilobitas na região sudoeste da bacia (CARVALHO & EDGEcombe, 1991; BOUCOT *et al.*, 2001).

A Bacia do Parnaíba por sua vez, localiza-se no norte e nordeste brasileiro, recobrendo uma área de aproximadamente 600 mil quilômetros quadrados nos estados do Maranhão, Piauí e parte do Tocantins, Pará e Ceará (Figura 2). Tanto nas bordas leste e oeste da bacia, as rochas devonianas podem ser encontradas com facilidade. Estas que estão organizadas crono-estratigraficamente nas formações Itaim, Pimenteira, Cabeças e Longá (GÓES & FEIJÓ 1994, OLIVEIRA & MOHRIAK 2003, ALMEIDA & CARNEIRO 2004, VAZ *et al.* 2007).

A Formação Itaim tem sua gênese associada a paleoambientes marinhos com correntes de marés e tempestades durante o Eifeliano, já a Formação Pimenteira remonta ambientes marinhos plataformais com grandes eventos transgressivos e regressivos do Eifeliano final ao Fameniano inicial. A Formação Cabeças por sua vez, possui idade semelhante à Formação Pimenteiras, porém sua gênese deposicional está relacionada a ambientes marinhos dominados por marés onde braquiópodes, crinóides, bivalves, conularídeos e trilobitas são comumente encontrados. Por fim, a Formação Longá tem sua base datada do final do Fameniano, onde uma rica fauna de icnofósseis é relatada (Figura 3) (SMALL, 1914; KEGEL, 1953; CAPUTO & LIMA, 1984; DELLA FÁVERA, 1990; GÓES & FEIJÓ, 1994).

Por fim, a Bacia do Solimões possui uma relação genética forte com a Bacia do Amazonas, porém são individualizadas pelo arco estrutural de Purus, a leste. Esta bacia ocorre exclusivamente no estado do Amazonas e recobre uma área aproximada de 440.000km² (Figura 2). A Bacia do Solimões não possui dados de afloramento quando nos referimos as rochas paleozóicas, sendo todos estes recobertos pelos pacotes meso-cenozóicos (BARATA & CAPUTO, 2007; FILHO *et al.*, 2007).

O Devoniano está representado nas rochas do Grupo Marimari (formações Jandiatuba e Uerê), resultado de uma transgressão marinha que teve início no Eifeliano e perdurou até o Carbonífero. Esta supersequência deposicional foi fortemente influenciada pelas condições climáticas, geotectônicas e paleoambientais, resultando numa variedade fisiológica (FILHO *et al.*, 2007; PEREIRA *et al.*, 2012). A formação Jandiatuba é descrita contendo folhelhos negros e diamictitos, ao passo que a formação Uerê agrupa arenitos, e siltitos com espículas silicosas, ambas depositadas em ambientes fluviais, glaciais, deltaico e marinho de plataforma proximal e distal (Figura 3) (QUADROS, 1988; CAPUTO & SILVA, 1990).

3.1.2. Braquiópodes devonianos das bacias Gondwânicas

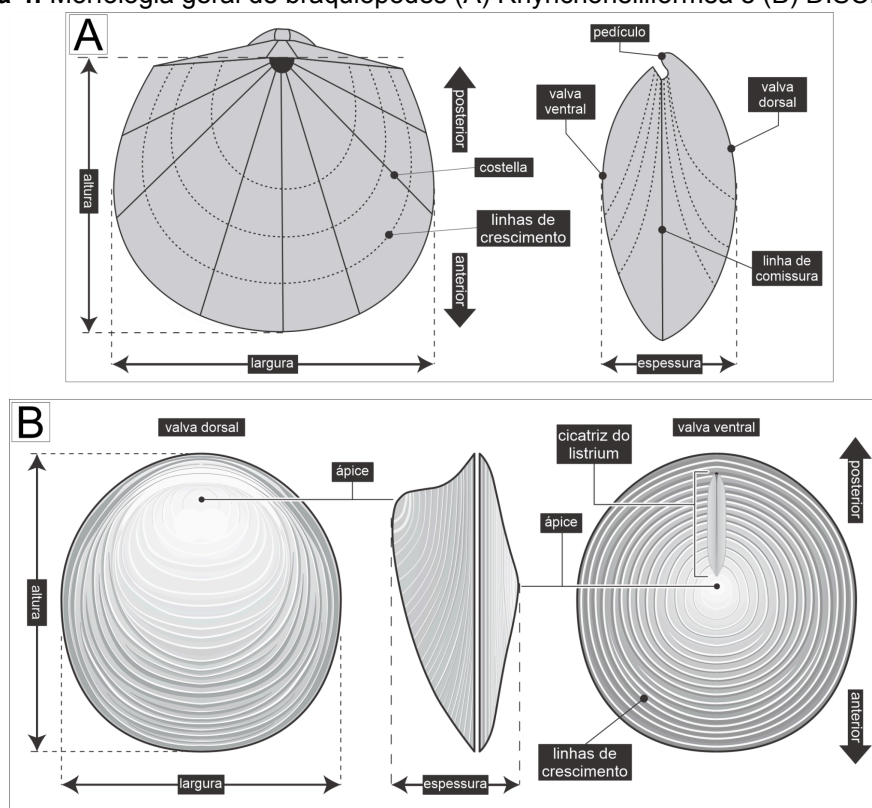
O filo Brachiopoda agrupa os lofoforados bivalves de concha organofosfática ou organocarbonática que possuem hábitos bentônicos e sésseis. Diferentemente dos moluscos bivalves, os braquiópodes podem ser diferenciados por suas conchas desiguais, sendo sua valva pedicular (ventral) maior que a valva braquial (dorsal). Além de possuírem um ângulo de 90° entre o plano de simetria e o plano de comissura da concha (WILLIAMS *et al.*, 2000) (Figura 4). Esses animais possuem um papel importante na compreensão da evolução das faunas marinhas, seu registro fóssil data desde Cambriano até os dias atuais, com picos de abundância durante o Paleozóico, sendo um destes durante o Devoniano (CARLSON, 2016).

No Brasil, os primeiros trabalhos exploratórios que encontraram braquiópodes fósseis ocorreram no século XVIII. A Comissão Geológica do Império do Brasil (1876) e a Expedição Morgan (1870 e 1871) foram pioneiras encontrando diversos animais no Pará, na Bacia do Amazonas (DERBY, 1878a; RATHBUN, 1878). Já na Bacia do Paraná as primeiras pesquisas aconteceram próximas da cidade de Ponta Grossa, estado do Paraná, em 1876 (DERBY, 1878b) e na Bacia do Parnaíba os primeiros achados foram formalizados apenas em 1913 (Kegel, 1953). Desde então diversos outros trabalhos sistemáticos, paleobiogeográficos e paleoecológicos vem sendo realizados nas mais diversas localidades brasileiras (CARVALHO, 1972; MUNIZ, 1978. MELO, 1985; GAMA JR., 2008; PONCIANO *et al.*, 2012; QUEIROZ *et*

al., 2013; RIBEIRO *et al.*, 2021; CORRÊA & RAMOS, 2021; PENN-CLARKE & HARPER, 2021).

Considerando os braquiópodes típicos da fauna Malvinohosana (*Australocoelia*, *Australospirifer*, *Australostrophia*, *Meristelloides*, *Derbyina*, *Lingula* e *Orbiculoidea*) e levando em consideração o objetivo deste trabalho, precisamos nos ater apenas aos gêneros *Australocoelia* e *Orbiculoidea*, que por sua vez possuem uma distribuição espacial e temporal vasta em escala global, principalmente no sudoeste da Gondwana. No gênero *Australocoelia* estão incluídas as espécies *A. palmata*, *A. boucoti*, *A. intermedia* e *A. tourteloti* (BOUCOT & GILL, 1956; BENEDETTO *et al.*, 1992; REZENDE *et al.*, 2019), enquanto que em *Orbiculoidea* estão as espécies *O. baini*, *O. bodenbenderi*, *O. collis*, *O. doello-juradoi*, *O. duraznensis*, *O. excentrica*, *O. falklandensis*, *O. forbesi*, *O. katzeri*, *O. lodensis* e *O. xinguensis* (MENDEZ, 1938; DOUMANI *et al.*, 1965; COMNISKEY, 2011; CARBONARO *et al.*, 2018; CORRÊA & RAMOS, 2021).

Figura 4: Morfologia geral de braquiópodes (A) Rhynchonelliformea e (B) DISCINIDAE.



Fonte: adaptado de Williams *et al.*, 2000.

Na Bacia do Amazonas há relatos de *Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi*, *O. excentrica*, *O. katzeri*, *O. lodensis*, *O. sp.*, *O. xinguensis* nas formações Manacapuru

(Lochkoviano), Ererê (Eifeliano-Givetiano) e Barreirinha (Frasniano-Fameniano) (MELO, 1985; CORRÊA & RAMOS, 2021). Já na Bacia do Paraná as espécies recorrentes são de *Australocoelia palmata*, *A. boucoti*, *A. tourteloti*, *Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica* nas formações Ponta Grossa (NeoPragiano-NeoEmsiano) e São Domingos (NeoEmsiano-Frasniano) (CLARKE, 1913; LANGE, 1943, QUADROS, 1987; COMNISKEY & BOSETTI, 2017; REZENDE *et al.*, 2019). Por outro lado, na Bacia do Parnaíba foram encontradas *Australocoelia palmata*, *A. sp.* e *A. tourteloti* na Formação Pimenteira (Eifeliano-Fameniano) e *Orbiculoidea sp.* nas formações Itaim (EoEmsiano), Longá (Fameniano) e Pimenteira (KEGEL, 1953; QUEIROZ *et al.*, 2013; SANTOS *et al.*, 2021; RIBEIRO *et al.*, 2021).

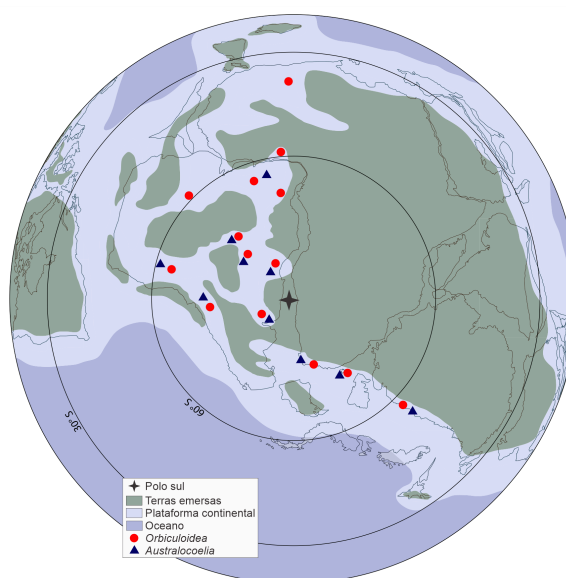
As rochas devonianas das Bacias do Alto Tapajós, Solimões, Jatobá e Parecis foram pobremente exploradas nos últimos anos. Nas bacias do Alto Tapajós e Solimões não há relatos de macroinvertebrados fósseis desta idade. Existem relatos apenas de *Orbiculoidea forbesi* na Formação Inajá (?Eifeliano-?Fameniano), Bacia do Jatobá (MUNIZ, 1978); além de *Australocoelia palmata*, *Orbiculoidea falklandensis* e *O. sp. cf. O. collis* na Formação Ponta Grossa (NeoPragiano-NeoEmsiano) da Bacia do Parecis (BOUCOT *et al.*, 2011).

Contudo, durante o Devoniano, estes animais não habitaram apenas as bacias intracratônicas brasileiras, sendo encontrados em outras localidades no sudoeste da Gondwana (Figura 5). Nas bacias da margem oeste, hoje sul do Peru, norte da Bolívia e norte do Chile, já foram encontrados *Australocoelia intermedia n. sp.*, *A. sp.*, *A. tourteloti*, *Orbiculoidea baini* e *O. sp.* nas formações Los Espejos (Lochkoviano), Talacasto (Lochkoviano), Lampa (Lochkoviano-MesoPragiano), Belén (Emsiano), Iclá (Emsiano) e Huamampampa (NeoEmsiano-MesoEifeliano) (ISAACSON, 1977; MELO, 1985; BENEDETTO *et al.*, 1992; ALBARIÑO *et al.*, 2002). Já no devoniano uruguaio pouco tem sido feito nos últimos anos, os únicos fósseis encontrados são da Formação Cordobés (Pragiano-Emsiano), sendo eles *Australocoelia tourteloti*, *Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi*, *O. collis*, *O. doello-juradoi n. sp.* e *O. duraznensis n. sp.* (MENDEZ, 1938; MELO, 1985), que carecem de uma revisão sistemática.

Já na África do Sul, os exemplares descritos são *Australocoelia sp.*, *A. tourteloti*, *Orbiculoidea collis* e *O. sp.* nas formações Gydo (Emsiano), Tra Tra (Eifeliano) e Gamka (Emsiano-Eifeliano), enquanto que *Orbiculoidea baini* está relatada apenas nas formações Witteberg (Givetiano-Frasniano) e Voorstehoek

(Eifeliano) (BOUCOT, 1956; OOSTHUIZEN, 1984; HILLER, 1990; PENN-CLARKE, 2019). Ainda no continente africano, porém na Líbia e Mauritânia, há relatos de *Orbiculoidea* sp. na Formação Tarut (Fameniano) e nas rochas do Grupo Aratane (Lochkoviano), respectivamente (HAVLICEK & ROHLICH, 1987; RACHEBOEUF *et al.*, 2004). Por fim, nas regiões mais austrais da Gondwana, *Orbiculoidea* cf. *falklandensis* e sp. cf. *O. baini* são descritos nas formações Mount Wyatt Earp (Emsiano) e Horlick (Emsiano) da Antártida (WEBERS *et al.*, 1992; DOUMANI *et al.*, 1965; BRADSHAW & MCCARTAN, 1991), enquanto *Australocoelia palmata*, *Orbiculoidea baini* e *O. falklandensis* foram identificados na Formação Fox Bay (Pragian-Emsiano) (STONE, 2012).

Figura 5: Sudoeste da Gondwana com as principais ocorrências de *Australocoelia* e *Orbiculoidea* durante o Devoniano.



Fonte: o autor

3.1.3. Esclerocronologia como ferramenta paleoambiental

As conchas dos braquiópode nada mais são do que o resultado da interação dos animais com o meio o qual eles vivem. Quando estes são submetidos a alterações físicas, químicas e até mesmo biológicas eles tendem a preservar estas mudanças em suas carapaças (RUDWICK, 1959). Wells (1963) identificou alterações paleoclimáticas diárias em corais devonianos, inferindo a durabilidade dos meses e anos naquele período. Scrutton (1965) também trabalhou com este

táxon, identificando a ciclicidade lunar e inferindo quão intensa foram as forças gravitacionais dos corpos celestes no crescimento animal. Recentemente Joral *et al.* (2011), Qiao & Shen (2014) e Ullman *et al.* (2020) retomaram os trabalhos focados na mensuração destas oscilações, porém aplicando apenas em fósseis dos Estados Unidos, China e Europa, localidades essas que encontravam-se em condições climáticas diferenciadas quando comparadas à América do Sul durante o Devoniano.

O processo para mensurar essas oscilações é feito pela esclerocronologia, que em linhas gerais atenta-se em conferir os padrões de crescimento das partes rígidas dos organismos vivos e fósseis, como corais, moluscos, braquiópodes, gastrópodes, etc. Esses padrões de crescimento, na maioria das vezes estão impressos nas linhas de crescimento dos animais e quando preservados podem indicar alterações no paleoambiente, provocados pela alteração na salinidade, toxicidade, disponibilidade de nutrientes, etc. (BUDDEMEIER *et al.*, 1974). Durante o processo ontogenético dos braquiópodes, a disposição destas linhas de crescimento podem ser modificadas, como ocorre com os animais dos Subfilos CRANIIFORMEA e RHYNCHONELLIFORMEA. Já nos braquiópodes do Subfilo LINGULIFORMEA (Superfamílias ACROTHELOIDEA, ACROTRETOIDEA, DISCINOIDEA, LINGULOIDEA, SIPHONOTRETIDA e Classe PATERINATA) a disposição dessas linhas pode estar preservada, podendo assim auxiliar na compreensão das condições paleoambientais as quais estes animais estavam submetidos (WILLIAMS *et al.*, 2000; OSCHMANN, 2009).

Segundo Hiller (2007) é possível observar três tipos de linhas de crescimento nas conchas dos braquiópodes, o primeiro estaria relacionado ao crescimento sutil e incrementos lento da concha, sendo impossível diferenciá-las até mesmo em microscópios eletrônicos de varredura (MEV). O segundo tipo agrupa linhas mais visíveis, essas por sua vez representam um atraso na periodicidade do crescimento do animal. Por fim, o terceiro tipo de linha de crescimento seria formado durante eventos episódicos abruptos, como mudanças na temperatura, densidade da água, salinidade, luminosidade, turbidez, etc.

O processo de crescimento dos braquiópodes da Superfamília DISCINOIDEA (Famílias TREMATIDAE e DISCINIDAE) é favorável à preservação das linhas de crescimento, isso porque durante o seu processo ontogenético a deformação na concha é insuficiente para desconfigurar as estruturas do animal, preservando o espaçamento das mesmas (ACKERLY, 1989). Por fim, as linhas de crescimento dos

braquiópodes são pouco estudadas e podem fornecer informações paleoambientais relevantes para a compreensão do Devoniano da Gondwana (BUENING & CARLSON, 1992).

3.1.4. Paleobiogeografia

À medida que o tempo geológico passa e as mudanças paleoambientais acontecem, os animais tendem a buscar meios para manterem-se vivos e escapar de eventos que podem levá-los à extinção. Para que um táxon habite uma certa localidade é necessário que os recursos para sua subsistência estejam disponíveis, porém à medida que o tempo geológico passa e estes recursos vão sendo redistribuídos pelo espaço, esses seres tendem a migrar de local, podendo até ser extintos. A Paleobiogeografia busca compreender justamente como esses processos dispersivos ocorrem, reconstruindo os padrões de distribuição geográfica, apontando possíveis causas dispersivas e associando-as aos demais processos que podem ter impactado a fauna no passado (GALLO & FIGUEIREDO, 2010; RIBEIRO & GHILARDI, 2020).

Segundo Ebach & Williams (2016) e Gallo *et al.*, 2021, os processos dispersivos podem acontecer de três formas distintas. Por dispersões organísmicas, quando estão relacionados às características individuais adaptativas dos animais. Por processos bióticos, quando um táxon adquire a capacidade de romper os limites biológicos preexistentes. Ou por processos específicos, que são adaptações derivadas dos impactos de grandes eventos geológicos (formação de orógenos, variações isostáticas do nível do mar, mudanças climáticas, etc.) na fauna. Quando consideramos os braquiópodes do Devoniano sul-americano, podemos dizer que as dispersões ocorreram por processos específicos, visto que poucos são os eventos perceptíveis no registro fóssil.

Quando um táxon ocorre de forma isolada e distal de seus correlacionáveis gênicos, podemos dizer que o mesmo é uma relíquia biogeográfica. Porém, quando ocorre numa vasta área geográfica, podemos dizer que este é um táxon cosmopolita (GALLO & FIGUEIREDO, 2010). Possuir um comportamento cosmopolita ou reliquiar dependerá do quão eficiente o táxon foi capaz de se dispersar pelo espaço e tempo. Grandes grupos taxonômicos surgem em áreas ancestrais, que podem ser

delimitadas a partir da ocorrência fóssil mais antiga (CABRERA & WILLINK, 1973; MORRONE & CRISCI, 1990; 1995). A partir das dispersões, ou retrações, as espécies tendem a ocupar novas regiões distantes das áreas ancestrais, apenas quando as condições físico-químicas do novo ambiente forem convenientes (BREMER, 1992; POSADAS *et al.*, 2006).

3.1.5. Base estatística

Muitas vezes, ao avaliarmos um dado, atrelamos a uma resposta dicotômica, de presença ou ausência de uma característica, reagir ou não reagir a certo impulso, aceitar ou não aceitar dada condição, porém esta escolha dual pode inviabilizar o reconhecimento de outros senões. Diversas áreas fazem uso de análises estatísticas para poder sustentar suas hipóteses, porém quando adentramos a paleontologia de invertebrados ela vem sendo pouco utilizada (PARKER & PARKER, 1991; CUMMING, 2014). A morfometria linear pode ser aplicada no registro fóssil, pois ela abarca um conjunto de métodos no campo da estatística multivariada, onde medidas lineares (comprimentos, larguras, espessuras, distâncias, ângulos e proporções) são consideradas a partir de estruturas ou partes de organismos vivos e/ou fósseis (ROHLF & MARCUS, 1993).

Ao longo desta tese será utilizado o programa estatístico PAST, Paleontological Statistics, que executa diversas análises e operações múltiplas, criado originalmente para aplicação na paleontologia quantitativa de vertebrados. O programa associa dados do tipo planilha com estatísticas univariadas e multivariadas, ajuste de curvas, análise de séries temporais, plotagem de dados e análise filogenética simples (HAMMER & HARPER, 2001). Em todas as análises aqui proferidas, inicialmente, os dados morfológicos estudados foram testados quanto à normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk ($\alpha = 0,05$). Por fim, as comparações foram realizadas usando o teste de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0,05$) ou teste unidirecional ANOVA ($\alpha = 0,05$) para conferência de significância, seguida pelo teste Dunn ($\alpha = 0,05$) para identificação de incongruências nos dados (ZAR, 2010).

3.2. Trabalhos de campo

Três trabalhos de campo foram realizados para coletas nas bacias do Parecis, Paraná (sub-bacia de Alto Garças), Alto Tapajós e Jatobá (Tabela 1). Previamente, análises de satélite no Google Earth foram realizadas para definir as áreas mais promissoras com afloramentos. Em todos os afloramentos, as descrições litológicas foram feitas, bem como as coletas fossilíferas foram realizadas. As informações cartográficas foram tomadas em todos os pontos visitados, sempre utilizando o datum WGS84. As coletas fossilíferas, quando exequíveis, foram realizadas considerando o protocolo tafonômico proposto por Simões & Ghilardi (2000). Este protocolo sugere que seja estipulado um dimensionamento espacial para coleta dos fósseis, para que a mistura temporal seja reduzida e os dados obtidos em campo mantenham-se próximos da realidade.

Para verificar os afloramentos da sub-bacia de Alto Garças, 17 localidades foram visitadas nos arredores das cidades de Campinópolis, Chapada dos Guimarães, Dom Aquino, Jaciara, Juscimeira, Paranatinga, Rondonópolis e Novo São Joaquim (Figura 6). Sendo que outros três pontos não serão utilizados neste momento, isso porque nas localidades denominadas Cemitério (16° 16' 48.36" S / 54° 26' 10.66" W), Rio Seco (16° 18' 52.12" S / 54° 26' 23.72" W) e Açude (16° 24' 53.0" S / 54° 30' 30.4" W) amostras foram coletadas para fins palinológicos posteriores.

Trabalhos para fins paleontológicos no flanco sudoeste da Bacia do Alto Tapajós nunca foram feitos antes, estudos prévios para possíveis afloramentos foram realizados. Deste modo, as cercanias de Guarantã do Norte no Mato Grosso e sul de Altamira, no Pará foram a região foco das expedições (Figuras 7.A). Já os trabalhos de campo na Bacia do Parecis ocorreram nos arredores das cidades de Água Boa, Canarana e norte de Paranatinga, no centro-leste de Mato Grosso (Figuras 7.B).

Os poucos trabalhos sobre o Devoniano nesta bacia apontam uma diversidade de braquiópodes (*Orbiculoidea falklandensis*, O. sp. cf. *O. collis*, *Lingula* sp. cf. *Lingula lepta*, *Australostrophia mesembria*, *A. clarkei*, *Pleurochonetes sorucoi*, *Australospirifer* sp., *Australocoelia palmata*, *Pleurothyrella* cf. *knodi* e *Derbyina* sp.) e trilobitas (*Burmeisteria*, *Calmonia triacantha* e *Metacryphaeus australis*) na região (CARVALHO & EDGECOMBE, 1991; BOUCOT *et al*, 2001). Até

a entrega deste trabalho o trabalho de campo na Bacia do Jatobá não havia ocorrido ainda, assim sendo, as informações paleontológicas aqui consideradas serão aquelas derivadas da literatura fornecidas por Muniz (1978).

Tabela 1: Locais visitados durante os trabalhos de campo nos estados do Mato Grosso e Pará.

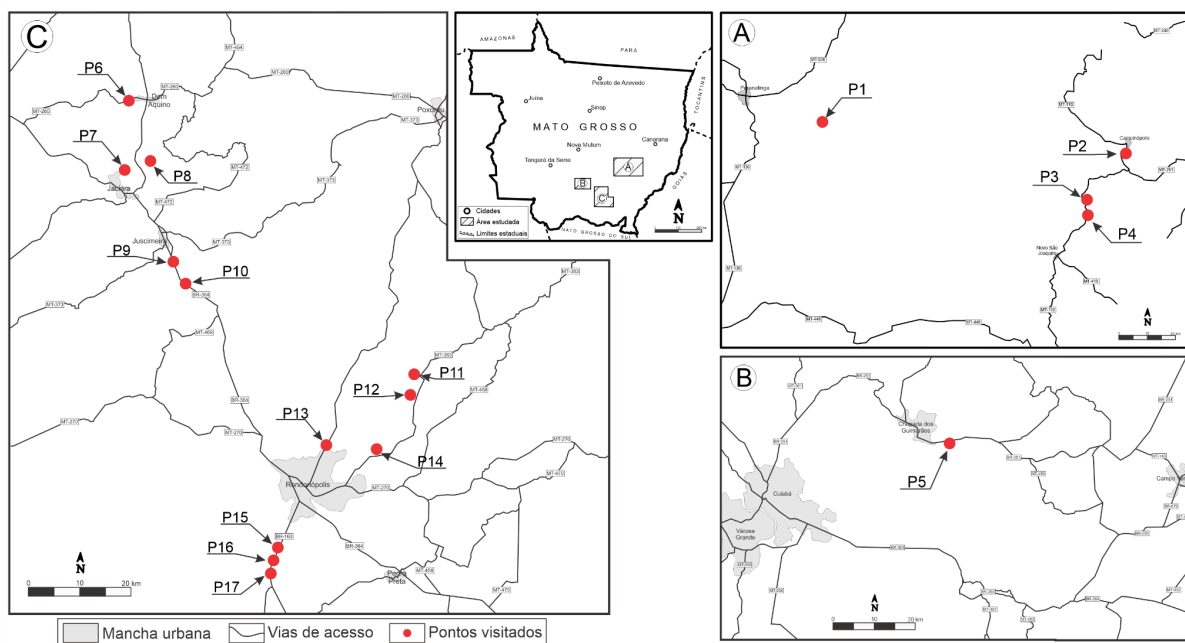
| Ponto | Coordenadas Geográficas | Município | Bacia |
|-------|-------------------------------|----------------------------|--------------|
| P1 | 14°30'24.53"S / 53°47'34.42"W | Paranatinga - MT | Paraná |
| P2 | 14°34'58.85"S / 52°48'23.18"W | Campinópolis - MT | |
| P3 | 14°43'48.62"S / 52°55'46.71"W | Novo São Joaquim - MT | |
| P4 | 14°45'37.10"S / 52°54'47.92"W | | |
| P5 | 15°28'49.86"S / 55°41'21.16"W | Chapada dos Guimarães - MT | |
| P6 | 15°28'49.9"S / 55°41'22.5"W | Dom Aquino - MT | |
| P7 | 15°55'52.2"S / 54°57'26.2"W | Jaciara - MT | |
| P8 | 15°55'02.9"S / 54°54'44.6"W | | |
| P9 | 16° 5'12.44"S / 54°52'12.71"W | Juscimeira - MT | |
| P10 | 16° 7'13.76"S / 54°51'12.51"W | | |
| P11 | 16°16'48.36"S / 54°26'10.66"W | Poxoréu - MT | |
| P12 | 16°18'52.12"S / 54°26'23.72"W | | |
| P13 | 16°23'59.13"S / 54°35'58.85"W | Rondonópolis - MT | |
| P14 | 16°24'53.0"S / 54°30'30.4"W | | |
| P15 | 16°33'48.99"S / 54°40'47.53"W | | |
| P16 | 16°36'26.4"S / 54°41'56.0"W | | |
| P17 | 16°36'38.62"S / 54°42'0.35"W | | |
| P18 | 8°44'16.97"S / 54°57'44.12"W | Altamira - PA | Alto Tapajós |
| P19 | 9°33'52.48"S / 54°51'29.42"W | Guarantã do Norte - MT | |
| P20 | 9°34'52.51"S / 54°52'45.02"W | | |
| P21 | 9°32'54.59"S / 54°54'10.64"W | | |
| P22 | 9°35'6.43"S / 54°53'30.77"W | | |
| P23 | 9°34'51.70"S / 54°52'46.92"W | | |
| P24 | 13°34'38.97"S / 51°55'43.58"W | Canarana - MT | Parecis |
| P25 | 13°40'55.51"S / 52° 0'3.78"W | Serra Dourada - MT | |
| P26 | 13°54'58.46"S / 52° 5'39.92"W | Água Boa - MT | |
| P27 | 13°49'18.69"S / 52°25'55.85"W | | |
| P28 | 13°40'41.02"S / 53°54'8.80"W | Paranatinga - MT | |
| P29 | 13°47'58.89"S / 53°41'7.97"W | | |

Fonte: o autor

3.3. Local de depósito dos fósseis coletados

Após os trabalhos de campo, os fósseis coletados foram depositados nas coleções científicas do Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA) da Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, UNESP - Bauru; Laboratório de Paleontologia e Estratigrafia (LPE), Departamento de Geociências, Universidade de Ponta Grossa, UEPG - Ponta Grossa, Paraná; e no Laboratório de Paleontologia e Palinologia de Mato Grosso (PALMA), na Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT, Cuiabá - Mato Grosso.

Figura 6: Mapa de localização dos pontos visitados na porção norte da Bacia do Paraná.



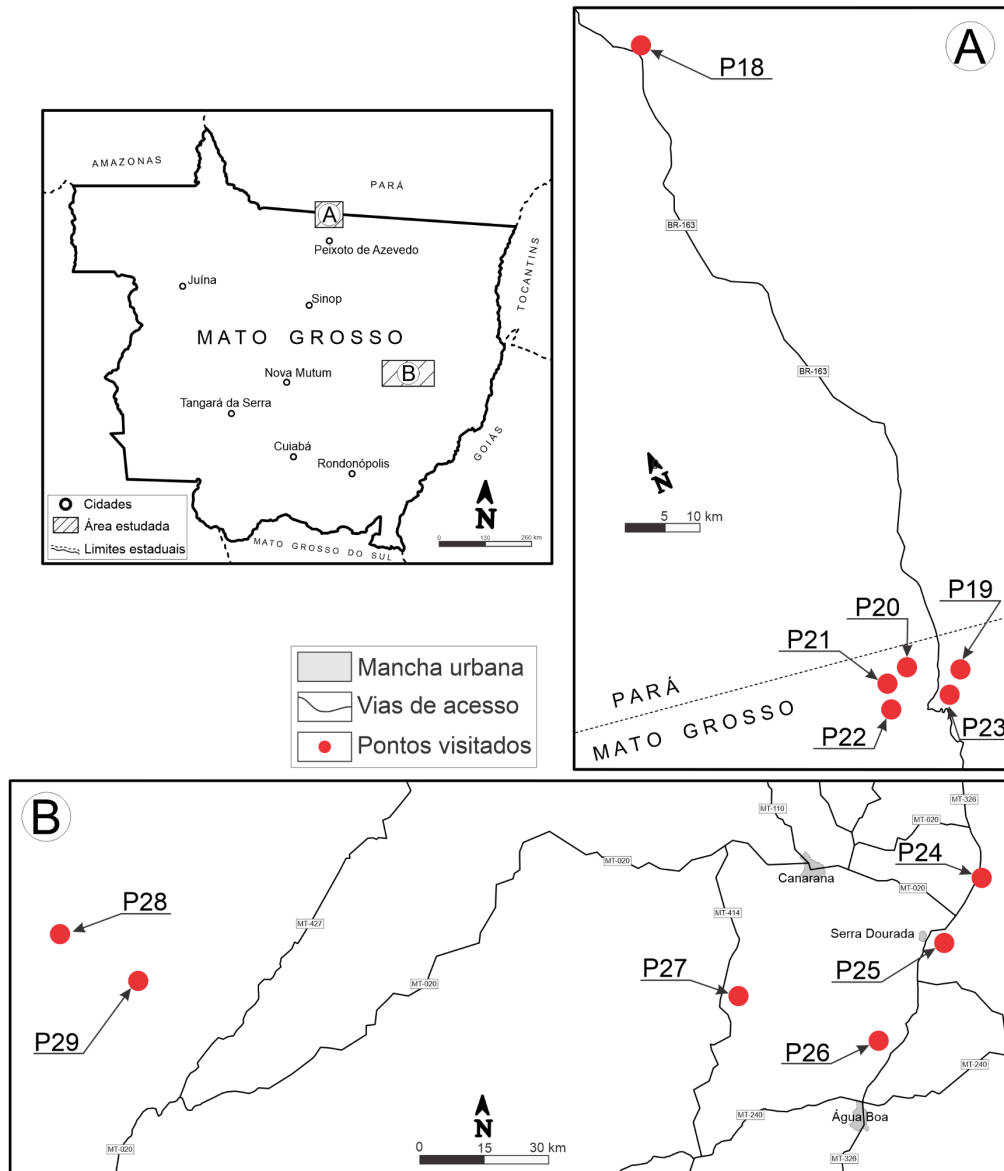
Fonte: o autor

Os fósseis oriundos do LAPALMA estão tombados com os números sequenciais precedidos do código de identificação CCLP (Coleção Científica LAPALMA). Por sua vez, o material utilizado que está no PALMA da UFMT vem com códigos PJ (Ponto Jaciara). Por fim, o material que está no Laboratório de Paleontologia e Estratigrafia da UEPG já havia sido coletado anteriormente, e foi utilizado a partir de visita à coleção, tendo o código MPI (Material de Pesquisa Invertebrados) precedendo seu número de tomo.

Para elaboração desta tese, foram utilizadas um total 36 conchas braquiais de *Australocoelia palmata* depositadas nos Laboratórios LAPALMA e PALMA (Tabela 2).

Considerando *Orbiculoidea*, foram utilizadas um total 48 amostras de *O. baini*, sendo 22 conchas dorsais e 26 braquiais (Tabela 3). Já *O. bodenbenderi* foram utilizadas um total de 28 fósseis, porém 23 deles eram a porção dorsal da concha e outros cinco a porção braquial (Tabela 4). Por fim, 15 fósseis de *O. excentrica* foram utilizados nesta tese, sendo destes 13 conchas dorsais e duas braquiais (Tabela 5).

Figura 7: Mapa de localização dos pontos visitados na Bacia do Alto Tapajós (A) e Parecis (B).



Fonte: o autor

Tabela 2: Exemplos de *Australocoelia palmata* utilizados durante a elaboração desta tese, contendo seus números de tombo, tipo da valva, localidade, cidade e estado onde foram coletados, bem como sua idade e unidade geológica.

| Nº de Depósito | Valva | Localidade | Cidade - Estado | Unidade Geológica | Idade |
|-----------------------|--------------|-------------------|----------------------------|---------------------------|------------------|
| CCLP-1361 | Braquial | Margens da BR-163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Pragiano-Emsiano |
| CCLP-1365 | Braquial | Margens da BR-163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Pragiano-Emsiano |
| CCLP-1370 | Braquial | Margens da BR-163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Pragiano-Emsiano |
| CCLP-1372 | Braquial | Margens da BR-163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Pragiano-Emsiano |
| CCLP-1374 | Braquial | Margens da BR-163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Pragiano-Emsiano |
| CCLP-1375 | Braquial | Margens da BR-163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Pragiano-Emsiano |
| CCLP-1377 | Braquial | Margens da BR-163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Pragiano-Emsiano |
| CCLP-1379 | Braquial | Margens da BR-163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Pragiano-Emsiano |
| PJ-16 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-20 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-24 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-25 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-26 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-29 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-31 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-33 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-36b | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-39a | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-42 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-44 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-45 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |
| PJ-46 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemsiano |

| | | | | | |
|---------|----------|-------------------|-----------------------|---------------------------|-------------|
| PJ-47 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-50 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-65 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-84a | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-84b | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-85 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-93b | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-94 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-105b | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-109 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-110b | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-150 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-151 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |
| PJ-155 | Braquial | Margens da BR-364 | Jaciara - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Neoemiliano |

Tabela 3: Exemplos de *Orbiculoidea baini* utilizados durante a elaboração desta tese, contendo seus números de tombo, tipo da valva, localidade, cidade e estado onde foram coletados, bem como sua idade e unidade geológica.

| Nº de Depósito | Valva | Localidade | Cidade - Estado | Unidade Geológica | Idade |
|----------------|---------|---------------------------|----------------------------|---------------------------|--------------------------|
| CCLP-880.1 | Ventral | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano-Eogivetiano |
| CCLP-880.2 | Ventral | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano-Eogivetiano |
| CCLP-886 | Ventral | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano-Eogivetiano |
| CCLP-135A | Ventral | Km 105 - BR 163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unit 2 - Chapada Group | Mesoemiliano |
| MPI-1734 | Dorsal | Boa Vista | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemiliano |
| MPI-3672B | Ventral | Sítio Wolf | Tibagi - Paraná | São Domingos Fm. | Eogivetiano |
| MPI-5017 | Dorsal | Vendrami | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemiliano |
| MPI-5247A | Ventral | Km 220 - | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemiliano |

| BR 153 | | | | | |
|-------------------|---------|-----------------------------|--------------------------|------------------|--------------------|
| MPI-5275A (F1) | Dorsal | Km 217 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5275A (F2) | Ventral | Km 217 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5276B | Ventral | Km 217 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5279 | Ventral | Km 217 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5282A | Dorsal | Km 217 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5289 (F1) | Ventral | Vila Vilela | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5289 (F2) | Dorsal | Vila Vilela | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5291 | Dorsal | Vila Vilela | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5323 | Dorsal | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5368 | Dorsal | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5370 | Dorsal | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5372 | Ventral | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5428B | Dorsal | Jaguariaíva | Jaguariaíva - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5432 (F1) | Ventral | Seção tipo do Mb. Tibagi | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5432 (F2) | Dorsal | Seção Tipo Mb. Tibagi | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5432 (F3) | Ventral | Seção tipo do Mb. Tibagi | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5594 (F1) | Ventral | Vila Vilela | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5688 (F1) | Ventral | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5688 (F10) | Ventral | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5688 (F2) | Dorsal | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5688 (F3) | Dorsal | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5688 (F4) | Dorsal | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5688 (F5) | Dorsal | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5688 | Ventral | Rio Caniú | Ponta Grossa - | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |

| | | | | | |
|---------------|---------|--------------------------|-----------------------|------------------|--------------------|
| (F6) | | | Paraná | | |
| MPI-5688 (F7) | Dorsal | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5688 (F8) | Ventral | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5688 (F9) | Dorsal | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5699 | Dorsal | Seção Tipo Mb. Tibagi | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5711 | Ventral | Seção tipo do Mb. Tibagi | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5905 | Ventral | Rio Caniú | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-6026B | Ventral | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-6033 | Dorsal | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-6037 | Ventral | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-6041 | Ventral | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-6042 | Dorsal | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Mesoemsiano |
| MPI-6054 | Ventral | Sítio Wolf | Tibagi - Paraná | São Domingos Fm. | Eogivetiano |
| MPI-6055 (F1) | Dorsal | Sítio Wolf | Tibagi - Paraná | São Domingos Fm. | Eogivetiano |
| MPI-6082 | Dorsal | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Mesoemsiano |
| MPI-6102 (F1) | Ventral | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-6102 (F2) | Ventral | Km 211 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |

Tabela 4: Exemplos de *Orbiculoidea bodenbenderi* utilizados durante a elaboração desta tese, contendo seus números de tombo, tipo da valva, localidade, cidade e estado onde foram coletados, bem como sua idade e unidade geológica.

| Nº de Depósito | Valva | Localidade | Cidade - Estado | Unidade Geológica | Idade |
|----------------|--------|------------|-----------------------|-------------------|--------------------|
| MPI-13667 | Dorsal | Curva 1 | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-13878 | Dorsal | Curva 1 | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-13978 | Dorsal | Curva 1 | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-3492 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5161 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |

| | | | | | |
|---------------|---------|-----------------|-----------------------|------------------|--------------------|
| MPI-5227 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5241 | Ventral | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5244 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5272 | Ventral | Km 217 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5417 | Dorsal | Vendrami | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5421 | Dorsal | Vendrami | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5424 | Dorsal | Vendrami | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5452 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5499 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5506 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5519 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5530 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5538 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5550 | Ventral | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5557 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5557 (F1) | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Eo -Mesoemsiano |
| MPI-5594 (F2) | Dorsal | Km 220 - BR 153 | Tibagi - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemsiano |
| MPI-5595 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5615 | Ventral | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5653 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5890 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-5895 | Dorsal | Rivadavia | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |
| MPI-87 | Ventral | Jaguariaíva | Jaguariaíva - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragiano-Eoemsiano |

Tabela 5: Exemplos de *Orbiculoidea excentrica* utilizados durante a elaboração desta tese, contendo seus números de tombo, tipo da valva, localidade, cidade e estado onde foram coletados, bem como sua idade e unidade geológica.

| Nº de Depósito | Valva | Localidade | Cidade - Estado | Unidade Geológica | Idade |
|----------------|---------|---------------------------|-------------------------------------|---------------------------|------------------------------|
| CCLP-1342A | Dorsal | Mirante | Chapada dos Guimarães - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Mesoemiano |
| CCLP-1369A | Dorsal | Km 105 - BR 163 | Rondonópolis - Mato Grosso | Unidade 2 - Grupo Chapada | Pragian- Eoemiano |
| CCLP-877A | Dorsal | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano- Eogivetiano |
| CCLP-905 | Dorsal | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano- Eogivetiano |
| CCLP-959 | Dorsal | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano- Eogivetiano |
| CCLP-966 | Dorsal | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano- Eogivetiano |
| CCLP-973 | Dorsal | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano- Eogivetiano |
| CCLP-991 | Dorsal | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano- Eogivetiano |
| CCLP-993 | Dorsal | BR 158 - Faz. Olho D'água | Caiapônia - Goiás | Unidade 4 - Grupo Chapada | Neoeifeliano- Eogivetiano |
| MPI-13903 | Ventral | Jaguariaíva | Jaguariaíva - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Pragian-Emsian |
| MPI-5422 | Dorsal | Vendrami | Ponta Grossa - Paraná | Ponta Grossa Fm. | Neoemiano |
| MPI-6053 | Dorsal | Sítio Wolf | Tibagi - Paraná | São Domingos Fm. | Eogivetiano |
| MPI-6055 | Dorsal | Sítio Wolf | Tibagi - Paraná | Formação São Domingos | Neoeifeliano- Eogivetiano |
| MPI-6055 (F2) | Ventral | Sítio Wolf | Tibagi - Paraná | São Domingos Fm. | Eogivetiano |
| MPI-6058 A | Dorsal | Sítio Wolf | Tibagi - Paraná | São Domingos Fm. | Eogivetiano |

CAPÍTULO I

Morphometric reduction in *Australocoelia palmata* associated with the Devonian marine transgression

Victor Rodrigues Ribeiro*

Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033360, Bauru, São Paulo, Brazil. <https://orcid.org/0000-0002-6290-5599>. victor18lapalma@gmail.com

Caio Santos Nogueira

Laboratório de Morfologia de Invertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Departamento de Biologia, Via de Acesso Prof. Paulo Donato Castellane, s/n, 14884-900, Jaboticabal, São Paulo, Brazil. <https://orcid.org/0000-0001-8539-0551>. caiosnogueira@hotmail.com

Daniel Sedorko

Museu Nacional; Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040; Rio de Janeiro, RJ - Brazil. <https://orcid.org/0000-0002-9324-3460>. sedorko@mn.ufrj.com

Felipe Nascimento Sousa

Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033360, Bauru, São Paulo, Brazil. <https://orcid.org/0000-0002-9801-0324>. fn.sousa@unesp.br

Silane Aparecida Ferreira da Silva Caminha

Laboratório de Paleontologia e Palinologia de Mato Grosso, Universidade Federal de Mato Grosso, Faculdade de Geociências, Av. Fernando Corrêa da Costa, 2367, Bairro Boa Esperança, 78060900, Cuiabá, Mato Grosso, Brasil. <https://orcid.org/0000-0003-4853-2789>. silane.silva@gmail.com

Renato Pirani Ghilardi

Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033360, Bauru, São Paulo, Brasil. <https://orcid.org/0000-0003-0410-8011>. renato.ghilardi@unesp.br

*Corresponding author (victor18lapalma@gmail.com)

ABSTRACT: During the Devonian, the Gondwana occupied areas close to the south pole and hosted many epicontinental seas, with a unique fauna of brachiopods. Due to the low preservation of chronostratigraphic markers (e.g. conodonts and graptolites) on this paleocontinent, the use of ichnology and palynology has helped to track Devonian events in the South American and African continents. In the Paraná Basin, there are records of several transgressive and regressive cycles having occurred throughout the Devonian. Thus, this study considers changes in the size and shape of the brachiopod (*Australocoelia palmata*) in the Lower-Middle Devonian Chapada Group (Eifelian Pragian-Early) in the state of Mato Grosso, Brazil as a proxy for paleoenvironmental change. Morphometric analysis (length, width and length x width) show that fossils collected in transgressive strata (Lower Unit 2, Chapada Group) had the most diverse sizes. However, fossils from a regressive context (Upper 2 Unit, Chapada Group) tend to be 25% smaller in length and width. This case of dwarfism in *Australocoelia palmata* may be related to changes in the composition of marine waters, resulting from an anoxic moment, driven by fluctuations in sea level.

KEY-WORDS: Brachiopod, Gondwana, linear morphometric, dwarfism, body shrinkage, Brazil.

1. INTRODUCTION

The Devonian was a period when sea level variations affected environments on a global scale (Haq & Schutter, 2008). Areas in the north of Gondwana, Laurentia and Baltica were close to the paleo-Equator and hosted oceans that underwent gradual cooling throughout the Lower-Middle Devonian, followed by a warming in the Middle-Late Devonian (Van Geldern *et al.*, 2006; Joachimski *et al.*, 2009; Elrick *et al.*, 2022). On the other hand, most part of the supercontinent Gondwana (Africa, Antarctica, Arabian Peninsula, India and South America) occupied areas from 60°S latitude down the south pole (Habicht, 1979; Rowley *et al.*, 1985; Golonka *et al.*, 1994; Scotese *et al.*, 1999). The epicontinental seas of Gondwana were partially isolated, with an upwelling zone on the west coast of South America, that carried cold waters to the equatorial areas of the Paleo-Tethys Ocean (Oczlon, 1990; Crasquin & Horne, 2018; Hüneke *et al.*, 2023).

Extinctions, dispersions (Walliser, 1996; Clack, 2007), sea level fluctuations (Haq & Schutter, 2008; Troth *et al.*, 2011), climate change and marine anoxia (De Vleeschouwer *et al.*, 2014) were common throughout Devonian (Le Hir *et al.*, 2011). The use of conodonts (Murphy, 2005; Weyant *et al.*, 2010; Mavrinskaya & Artyushkova, 2017), chitinozoans (Winchester-Seeto, 1993), placoderm fishes (Dupret & Blicek, 2009; Burrett *et al.*, 1990), palynomorphs (Richardson *et al.*, 1981), graptolites and dacroconarids (Suttner & Kido, 2016) helped to infer relative chronostratigraphic constraints, establishment and timing of evolutionary and paleoclimatic events in North America, Europe, Australasia and China (Chlupáč & Kukal, 1986; Chlupáč & Oliver, 1989; Feist *et al.*, 1997). On the other hand, in the southern Gondwana basins, chronostratigraphic calibration is difficult to do by the lack of biomarkers, especially conodonts and ammonoids, although palynomorphs have been applied (Loboziak *et al.*, 1971; Daemon, 1974; Daemon, 1974; Troth *et al.*, 2011; Grahn *et al.*, 2010; 2013).

In the Paraná Basin, one of the largest sedimentary basins in the interior of Gondwana, the Devonian is well represented by upper Furnas, Ponta Grossa, and São Domingos formations in the south, and the Chapada Group in the north (Bergamaschi & Pereira, 2001; Milani *et al.*, 2007; Grahn *et al.*, 2010, 2013). Vargas *et al.* (2020) suggested ten transgressive peaks throughout the Devonian, four of them in the Ponta Grossa Formation, and the others for the São Domingos Formation. It was in these transgressive contexts (followed by marine regressions) that the Malvinohosan fauna underwent dispersions and extinction. Penn-Clarke & Harper (2021) propose that during the Early-Middle Devonian the brachiopod fauna was strongly influenced by climate change and latitudinal effects in interior Gondwana. In the Paraná Basin, which occupied high latitude regions, the diversity among terebratulides, productides, and orthothetides was low, and the orthides were absent.

Some temporal markers have been reported in the Paraná Basin. Bosetti *et al.* (2011, 2012), Horodyski *et al.* (2014), and Ribeiro *et al.* (2024) suggested that the Kacák Event is recognizable in several locations, both in the south and north edges of Paraná Basin. The Eifelian-Givetian passage can be identified by taxonomic and body size reduction of the Malvinohosan fauna (Lilliput Effect) associated with changes in the palynological assemblage (Bosetti *et al.*, 2011; Bosetti *et al.*, 2012; Horodyski *et al.*, 2014). Additionally, Sedorko *et al.* (2018, 2019, 2021) recognized three general changes in the ichnological suite of the Paraná Basin, in the Pragian-Emsian boundary, in the Middle-Upper Emsian, and in the Eifelian. Other events, such as Emsian Zlíčov and Daleje, have been proposed based on reduction in diversity and sea level oscillations in Paraná Basin (Sedorko *et al.*, 2018, 2019).

Bosetti *et al.* (2011, 2012), Horodyski *et al.* (2014), Sedorko *et al.* (2018, 2019, 2021), and Vargas *et al.* (2020) developed high-resolution work recognizing paleoenvironmental changes during the Early-Middle Devonian of southern Gondwana, especially in the south of the Paraná Basin. At the same time, Penn-Clarke & Harper (2019, 2023) and Troth *et al.*

(2011) established good temporal markers and paleobiological changes in the Cape Basin and in the Bolivian Devonian. Considering the transgressive and regressive events in the Paraná Basin during the Devonian, and taking into account that paleoenvironmental variations can impact marine fauna. In this work we seek to apply linear morphometry analyzes in *Australocoelia palmata* to verify whether paleoenvironmental changes in the Early-Middle Devonian were capable of modifying their sizes (length and width).

1.1. Geological Background

The Paraná Basin occupies approximately 1.5 million km², covering portions of central-south in Brazil, northeastern Argentina, eastern Paraguay and Uruguay. In Brazil, relicts of this basin can be observed in Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, São Paulo, Paraná, Minas Gerais, Santa Catarina and Rio Grande do Sul states (Figure 1A). This basin was filled by several sedimentary cycles, named: Rio Ivaí (Middle Ordovician - Silurian age), Paraná (Silurian - Devonian), Gondwana I (Late Carboniferous - Early Triassic), Gondwana II (Middle to Late Triassic), Gondwana III (Late Jurassic - Early Cretaceous) and Bauru supersequences (Late Cretaceous) (Milani *et al.*, 2007).

In the southern Paraná Basin, the rocks are organized in the Furnas (Silurian-Lochkovian), Ponta Grossa (Pragian-Emsian) and São Domingos (Emsian-Frasnian) formations, with the Tibagi Member within São Domingos Formation (Emsian). All lithostratigraphic units were deposited in marine environments, from the offshore to shoreface, influenced by the action of storms (Assine, 1996, 2001; Bergamaschi, 1999; Bergamaschi & Pereira, 2001; Grahn *et al.*, 2010, 2013).

On the other hand, in the northern Paraná Basin the rocks are referred to as Chapada Group Units 1, 2, 3, and 4, from base to top. The Unit 1 (inferred as Lochkovian) has lithologies similar to those of the Furnas Formation, while Unit 2 (Pragian-Eifelian) has a

predominance of pelites and sandstones from a shoreface marine environment, with a diversity of macroinvertebrates. The Unit 3 (Eifelian), has its genesis associated with a marine regressive process, where deltas controlled deposition (Assine, 1999; Ribeiro *et al.*, 2019). Finally, Unit 4 (Givetian-Frasnian) represents a shoreface marine environment, similar to Unit 2, differing only in age (Ramos, 1970; Andrade & Camarço, 1978, 1980; Melo, 1988; Grahn *et al.*, 2010; Ribeiro *et al.*, 2019, 2021) (Figure 1C). In this paper, we follow the “Unit” nomenclatures as proposed by Grahn *et al.* (2010, 2013) for the Devonian rocks of the north of the Paraná basin.

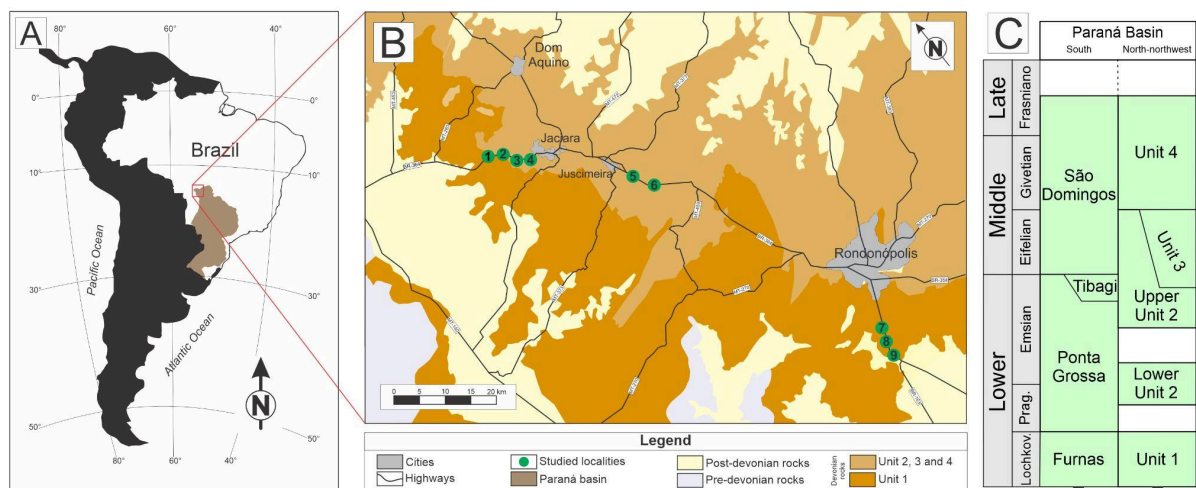


Figure 1: Location map of the Paraná Basin in Brazil (A), locations visited in the northern region of the basin (B) and the lithostratigraphic units from the south and north-northwest areas (C) (adapted from Grahn *et al.*, 2013).

2. MATERIAL AND METHODS

The studied region is located in the northwest flank of the Paraná Basin, in the state of Mato Grosso, where nine outcrops were visited around the cities of Jaciara, Juscimeira and Rondonópolis (Figure 1B) (Table 1). During fieldwork the lithology, sedimentary texture, primary sedimentary structures and fossiliferous content were recorded at each field site. The fossils are deposited in Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados - LAPALMA, in the Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" - UNESP, Bauru - São Paulo

(blocks with numbers CCLP-1361, CCLP-1365, CCLP-1370, CCLP-1372, CCLP-1374, CCLP-1375, CCLP-1377, CCLP-1379); and in the Laboratório de Paleontologia e Palinologia de Mato Grosso - PALMA, in the Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT, Cuiabá - Mato Grosso (samples PJ-16, PJ-20, PJ-24, PJ-25, PJ-26, PJ-29, PJ-31, PJ-33, PJ-36b, PJ-39a, PJ-42, PJ-44, PJ-45, PJ-46, PJ-47, PJ-50, PJ-65, PJ-84a, PJ-84b, PJ-85, PJ-93b, PJ-94, PJ-105b, PJ-109, PJ-110b, PJ-150, PJ-151 and PJ-155).

The lithological data were grouped into two composite sections, Rondonópolis and Jaciara with eight distinct sedimentary facies. The Rondonópolis section is approximately 65 m and includes the localities 7, 8 and 9 along the MT-163 highway. The Jaciara section is approximately 55 m and includes localities 1 to 6 along the highway BR-364, through the cities of Jaciara and Juscimeira. Finally, the facies associations were grouped considering lithology, sedimentary structures, layer geometry and depositional sedimentary processes, to better distinguish the facies, each one received an identification code (Table 2).

Table 1: Visited outcrops, geographic coordinates and nearby cities

| Locality | Geographical Coordinates | City | Reference Place |
|----------|--------------------------------------|--------------|-------------------------------|
| 1 | 15° 56' 41.090" S / 55° 0' 25.280" W | Jaciara | Margins of the BR-364 highway |
| 2 | 15° 56' 57.82"S / 55° 0' 9.05" W | | |
| 3 | 15°55'52.2"S / 54°57'26.2"W | | |
| 4 | 15°55'02.9"S / 54°54'44.6"W | | |
| 5 | 16° 5'12.44"S / 54°52'12.71"W | Juscimeira | |
| 6 | 16° 7'13.76"S / 54°51'12.51"W | | |
| 7 | 16°33'48.99"S / 54°40'47.53"W | Rondonópolis | Margins of the BR-163 highway |
| 8 | 16°36'26.4"S / 54°41'56.0"W | | |
| 9 | 16°36'38.62"S / 54°42'0.35"W | | |

All the *Australocoelia palmata* were collected in a grid system, following the taphonomic protocol proposed by Simões & Ghilardi (2000). A total of 67 shells of *Australocoelia palmata* were used for the linear morphometrics analysis considering the length and width of the brachial shells. The measurements were taken with a digital caliper considering the centimeter scale (Check Table 1 in the Supplementary Material). The length

of the shell is the maximum length of the brachial valve and width is maximum width of the brachial valve (Figure 2). The fossils used in the morphometric were collected in three different levels of the sections. The most basal grid (QR) was allocated at 58 m/61 m in the Rondonópolis section, the second (QJ1) and the third grid (QJ2) were allocated in the Jaciara section, between 5 m/8 m and the second in 9 m/12 m from the base.

Initially, the normality and homogeneity of data regarding the length and width of the shells were verified by the Shapiro-Wilk and Levene tests, respectively. The significance level for all statistical tests was set at $\alpha = 0.05$. The length and width of each group of fossils were compared using a Kruskal-Wallis test, followed by the Dunn test to perform multiple comparisons between each group. All mentioned analyses were performed using PAST v4.11 software (Hammer *et al.*, 2001).

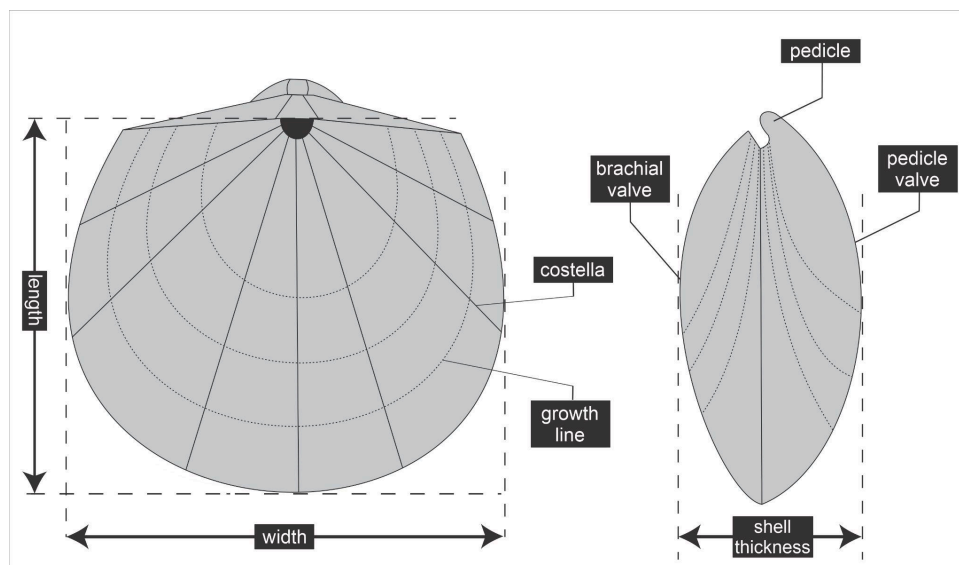


Figure 2: Scheme of measurements (length and width) taken on *Australocoelia palmata*.

3. RESULTS

In the studied area, six distinct facies associations were identified (Table 2). The Rondonópolis section (Figure 3) has a predominance of sandstones in the basal portion, which includes the St, Sw and Sl facies. The fossil assemblage was found only at the top of this

section, where there is a predominance of mudstone and siltstone locally interbedded by fine and very-fine sandstone, the parallel stratification are common in the siltstone and mudstone, while the cross-stratification and wave ripples can be found in the sandstone (Mp facie). The fossils found were brachiopods (*Australocoelia palmata*, *Derbyina* sp.), mollusks (Bivalves and Gastropods) and *Tentaculites* (Figure 4).

Ribeiro *et al.* (2019) studied some outcrops around Jaciara city (localities 1 to 4), but without analyzing the fossil content. Here, we are adding the locations 5 and 6 in the Jaciara section (Figure 5). The most basal facies of this section are the same ones found at the top of the Rondonópolis (Mp) section, however in Jaciara they are overlapped by siltstones and shales with parallel stratification and wave ripples, interbedded by very fine and fine sandstones with hummocky cross-stratification (Sh).

Table 2: Sedimentary facies analyzed around Jaciara, Juscimeira, and Rondonópolis in the state of Mato Grosso.

| Code | Lithology | Sedimentary structure | Geometry | Sedimentary Process |
|------|--|---|--------------------|--|
| St | Coarse- to medium-grained sandstone | Trough cross-stratification | Tabular, Channeled | High energetic unidirectional flows |
| Sw | Medium-to fine-grained sandstone | Wave ripples | Lenticular | Oscillatory flows, above fair-weather |
| Sl | Medium fine-grained sandstone | Low-angle cross stratification | Tabular | Oscillatory flows, above fair-weather |
| Mp | Mudstone and siltstone locally interbedded fine- and very fine-grained sandstone | Parallel lamination in the siltstone and mudstone, wave ripples in the sandstone lenses | Tabular | Decantation interrupted sporadically by thunderstorms close to the storm wave base |
| Sh | Very fine- to fine-grained sandstone | Hummocky cross-stratification | Lenticular | Oscillatory flows generated by storms and tides, close to fair-weather wave base |
| Cg | Polymictic conglomerate | Faint low-angle cross stratification to massive | Lenticular | Packets from breakup of deltaic marginal dykes |

Another sedimentary facies from Jaciara section is fine- to coarse-grained sandstone with channelled trough cross-bedding with random ferruginous siltstone (St), alternation of siltstones with parallel stratification (Sp), medium-grained sandstone with low-angle cross stratification (Sl), wave ripples (Sw) and polymictic conglomerate (Cg) were described.

Finally, it occurs very fine- to medium-grained sandstone with channeled trough cross-bedding (Sc). The macrofossils found are mollusks (Bivalves and Gastropods) and *Tentaculites*, brachiopods (*Australocoelia palmata*, *Australospirifer* sp., *Chonetes* sp. Fischer Von Waldheim, 1830, Lingulidae Gray, 1840, *Notiochonetes* sp. Muir-Wood, 1962, *Orbiculoidea baini* Sharpe, 1856, *O. excentrica* Lange, 1943, Obolidae King, 1846), *Serpulites* Blumenbach, 1803 and trilobites (*Metacryphaeus australis* Clarke, 1913) in Mp facies; additionally to plant remains and infaunal lingulid in the Sh facies.

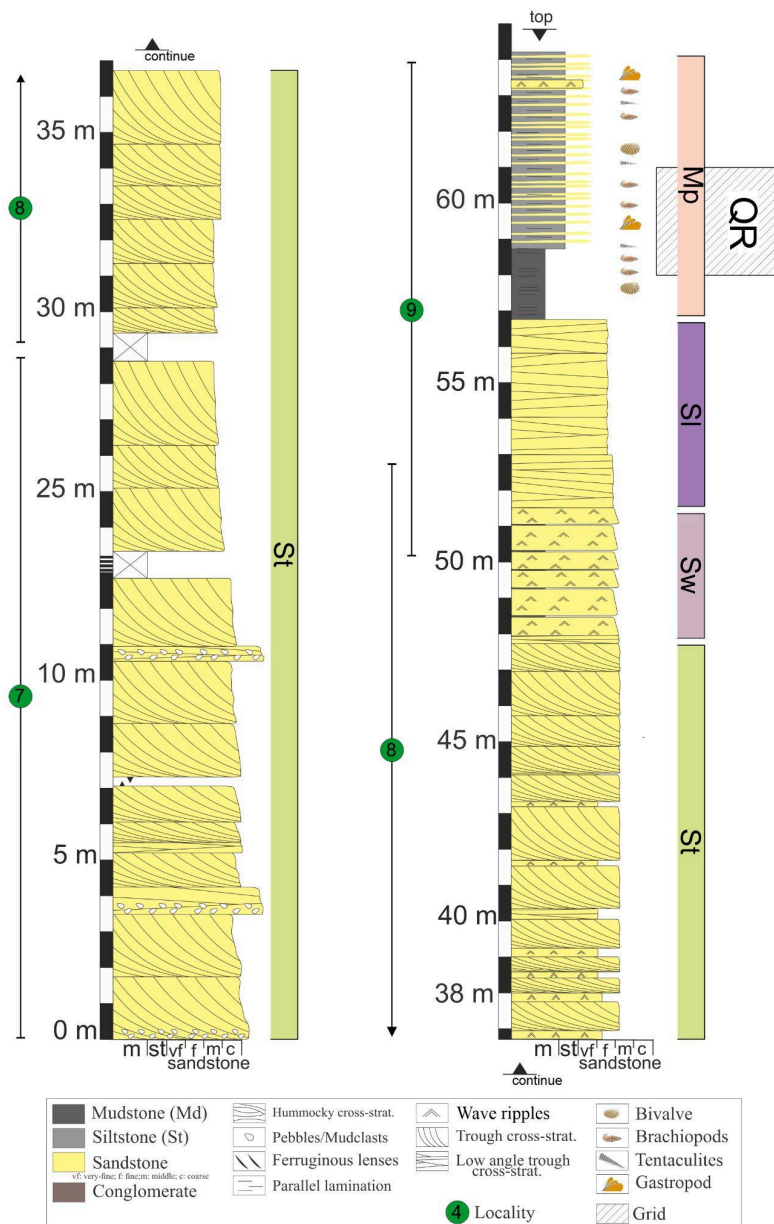


Figure 3: Rondonópolis section, with facies, locations, fossils found and collection grip.

Considering the linear morphometric analyses of *Australocoelia palmata*, the mean value of the brachial valve length was 1.3 ± 0.48 in QR (base of Rondonópolis section), 1.29 ± 0.59 in QJ1 (base of Jaciara section), and 0.5 ± 0.33 in QJ2 (middle part of Jaciara section) (Figure 6.A). As for the width, the mean value of the brachial valve was 1.2 ± 0.44 in QR, 1.7 ± 0.65 in QJ1, and 0.5 ± 0.34 in QJ2 (Figure 6.B). When performing a linear regression between both variables (length vs. width), a positive size relationship is observed ($r^2 = 0.80$ and $p < 0.001$), with QJ2 individuals presenting smaller sizes, and QJ1 and QR presenting larger sizes (Figure 6.C).

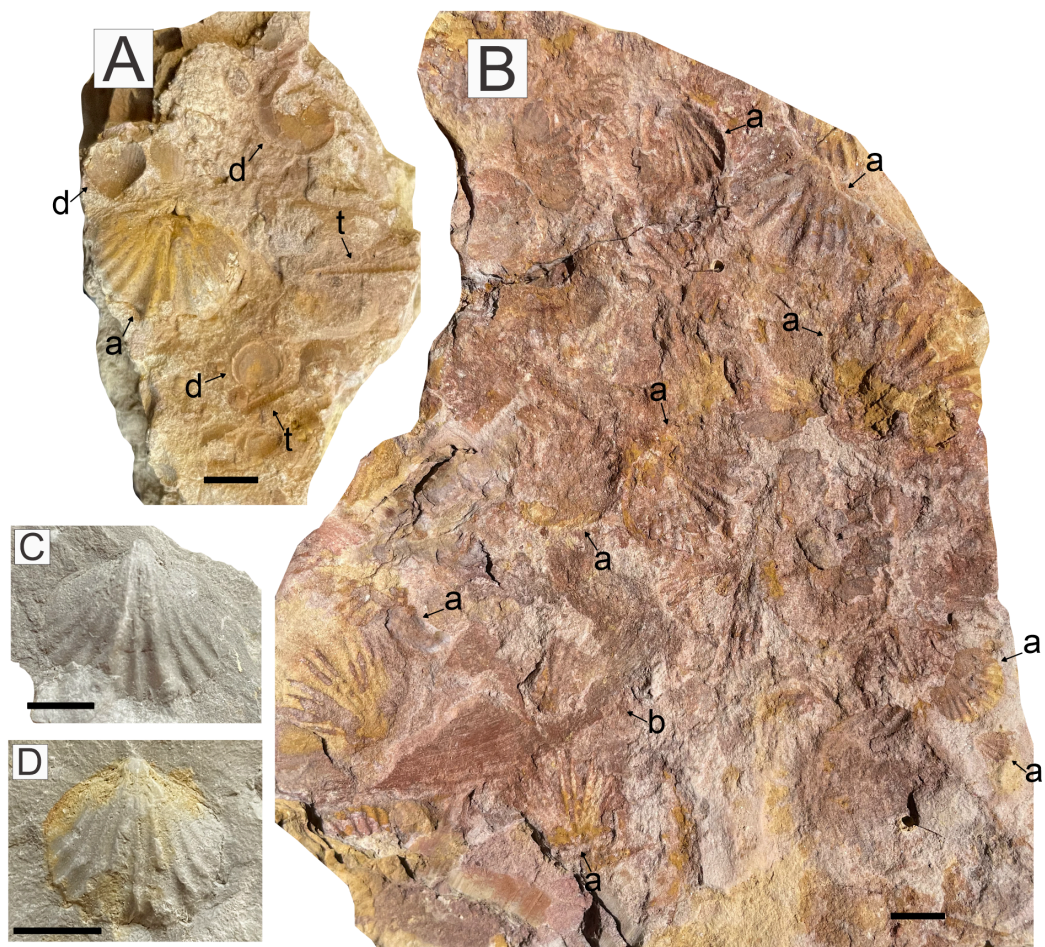


Figure 4: Fossils collected in Rondonópolis section, state of Mato Grosso. **(A)** cluster sample containing **a**-*Australocoelia palmata*, **d**-*Derbyina* sp. and **t**-*Tentaculites* sp. (CCLP-1365); **(B)** cluster sample containing **a**-*Australocoelia palmata* and **d**-*Bivalvia* (CCLP-1361); **(C)** pedicle valve of *Australocoelia palmata* (CCLP-1372); **(D)** brachial valve of *Australocoelia palmata* (CCLP-1375). Scale bar = 1 cm.

The Kruskal-Wallis test showed statistical differences between the length (Kruskal-Wallis test; $H = 14.6$ and $p < 0.001$) and width (Kruskal-Wallis test; $H = 13.2$ and $p = 0.001$) of the different groups of fossils from Rondonópolis (QR) and Jaciara (QJ1 and QJ2). The results observed in the multiple comparisons tests followed the same pattern for both variables (width and length). There was a statistical difference between the length of QR vs. QJ2 (Dunn test; $p < 0.001$), and QJ1 vs. QJ2 (Dunn test; $p < 0.001$; Table 3). There was no statistical difference between the length of QR vs. QJ1 (Dunn test; $p = 0.47$; Table 3). As for the width, there was a statistical difference between QR vs. QJ2 (Dunn test; $p = 0.003$), and QJ1 vs. QJ2 (Dunn test; $p < 0.001$; Table 3). Similarly to the previous variable, there was no statistical difference between the width of QR vs. QJ1 (Dunn test; $p = 0.19$; Table 3).

4. DISCUSSION

In the Jaciara and Rondonópolis sections, Units 1, 2, and 3 of the Chapada Group were identified based on faciological associations and fossil content. In the Rondonópolis, the rocks, sedimentary structures and the fossil assemblage (bivalves, gastropods, tentaculites and brachiopods) indicate shoreface (St, Sw and Sl) and transitional offshore (Mp) conditions, corresponding to Unit 1 at the base and Unit 2 at the top, as proposed by Andrade & Camarço (1980) and Melo (1988). The sandstones at the base of Rondonópolis section (St, Sw and Sl) were deposited during a low-rank regressive phase, when the wave action was constant on the nearby sands, close to the fair weather wave base.

Petri & Fúlfaro (1966) studied rocks in the region of Aragarças, a town close to Jaciara and Rondonópolis, and identified basal Devonian sandstones. They named the sandstones as Furnas Formation and compared it to the lithostratigraphic units of the southern Paraná Basin. After that, Andrade & Camarço (1980) suggest that the Devonian transgression ended with the deposition of these sandstones, calling them Unit 1 of the Chapada Group.

Melo (1988) summarizes the stratigraphic works in the northwest region of the Paraná Basin and reinforces the use of Unit 1 as equivalent for the Furnas Formation.

Table 3: Dunn's test results regarding the comparisons of *Australocoelia palmata* from Rondonópolis (QR) and Jaciara (QJ1 and QJ2). *Statistical differences.

| Morphometric variable | Groups comparison | Dunn's <i>p</i> -value |
|-----------------------|-------------------|------------------------|
| Length | QJ1 vs. QJ2 | < 0.001* |
| | QJ1 vs. QR | 0.47 |
| | QJ2 vs. QR | < 0.001* |
| Width | QJ1 vs. QJ2 | < 0.001* |
| | QJ1 vs. QR | 0.19 |
| | QJ2 vs. QR | 0.003* |

Assine (1996) also studied the top of the Furnas Formation in the state of Mato Grosso and suggested a marine paleoenvironment for these rocks, deposited between the fair weather wave base and the storm wave base. Recently, based on ichnological analyzes Sedorko *et al.* (2017, 2019) suggest that the upper unit of the Furnas Formation in Paraná state would have been deposited on a lower shoreface during the Pridoli-Lower Emsian, as proposed by Assine (1996), while lower and middle units of Furnas Formation are from Early Silurian. Apparently, the basal sandstones of the Rondonópolis section (St, Sw and Sl) would be associated with the top of the Furnas Formation (Petri & Fulfaro, 1966) or the upper unit 1 (Andrade & Camarço, 1980; Melo, 1988), deposited during the Early Devonian.

The Rondonópolis section is overlain by offshore siltstones (Mp), which were also identified at the base of the Jaciara section. According to Ribeiro *et al.* (2019), these siltstones are part of Unit 2 of the Chapada Group (Andrade & Camarço, 1980; Melo, 1988). A great amount of paleoinvertebrates was found, including brachiopods (*Australocoelia palmata*, *Australospirifer* sp., *Chonetes* sp., infaunal lingulids, *Notiochonetes* sp., *Orbiculoidea baini*, *O. excentrica*, *Obolidae*), mollusks (bivalves, gastropods, and tentaculites), Polychaeta *Serpulites* sp., and trilobites (*Metacryphaeus australis*). These fossils characterize the classic

Devonian fauna of Gondwana, the Malvinohosan fauna (sensu Penn-Clarke & Harper, 2021). Assine (1996) described similar rocks in the region, but naming it as Ponta Grossa Formation.

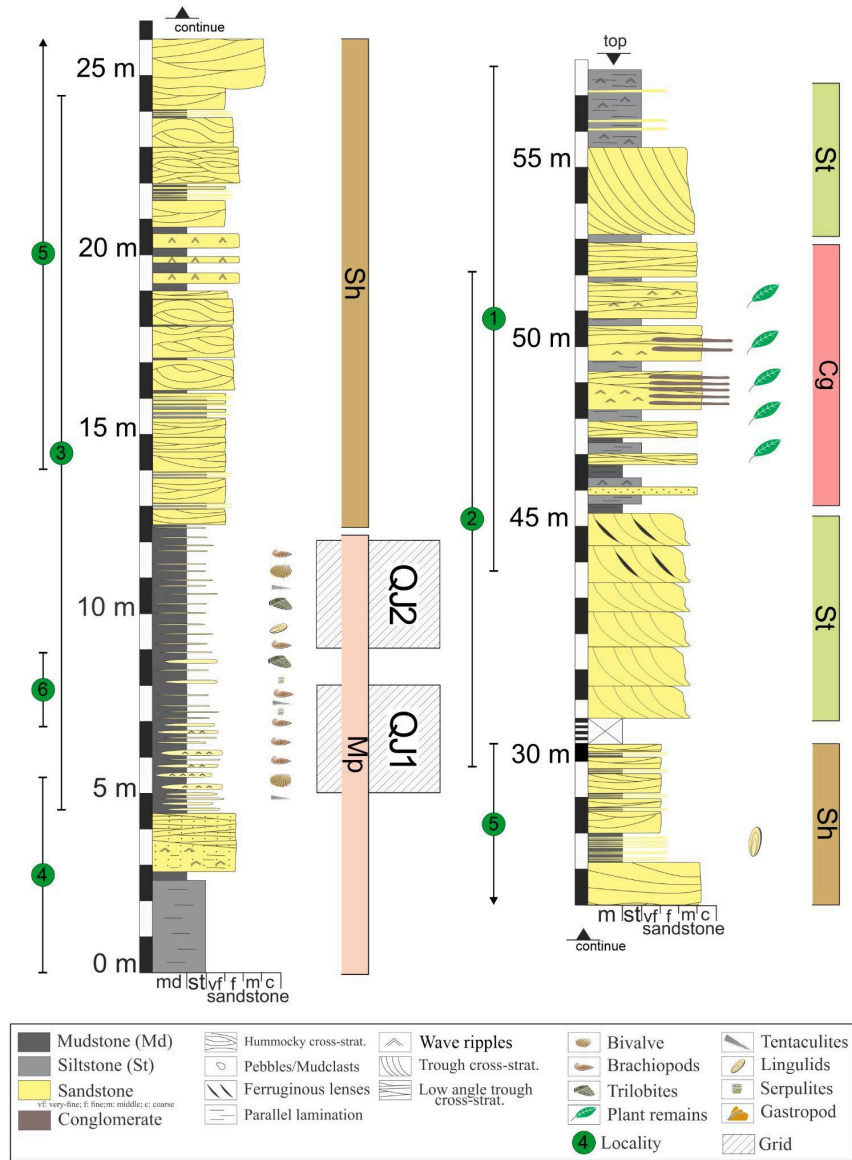


Figure 5: Jaciara section, with facies, locations, fossils found and collection grid. (adapted from Ribeiro *et al.*, 2019)

In Jaciara, according to Ribeiro *et al.* (2019), the facies Sh, St and Cg were deposited within deltaic influence. Andrade & Camarço (1980) also identified rocks from delta environments on the northeast flank of the basin, in the region of Caiapônia and Jataí in the State of Goiás. These rocks indicate marine conditions of shallow waters associated with a

high sediment supply from the continent during the Late Emsian (Andrade & Camarço, 1988; Melo, 1988; Ribeiro *et al.*, 2019). Assine (1996, 1999) suggested that on the north and northeast flanks (states of Goiás, Mato Grosso and Mato Grosso do Sul) the presence of rocks from the deltaic paleoenvironment would be linked to the context of the edge of the basin. On the other hand, the rocks from the south (Paraná state) would be immersed in a distal shelf dominated by storms.

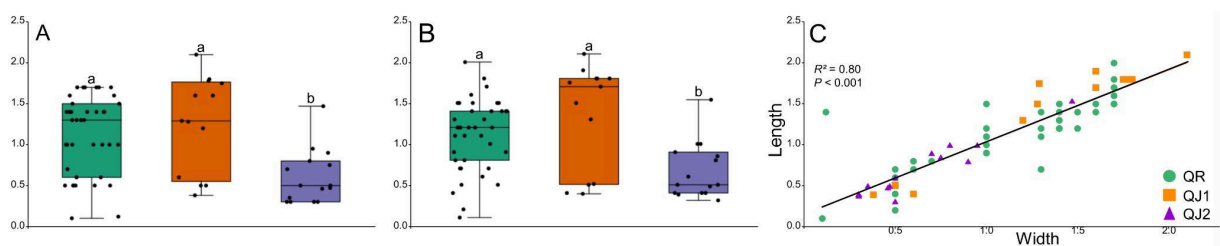


Figure 6: Morphometric data of *Australocoelia palmata* from Rondonópolis (QR) and Jaciara (QJ1 and QJ2). **(A)** and **(B)** Variation of length and width among individuals from QR, QJ1, and QJ2, respectively. The black line within each jittered boxplot represents the mean value. **(C)** Data of the size ratio between length and width of individuals from QR, QJ1, and QJ2.

The *Australocoelia palmata* studied here were preserved in the Mp facies, where offshore conditions were dominant (Chapada Unit 2), but in three distinct levels (Figure 7). The first group of fossils (QR) were collected in the beginning of the transgression, at the Basal Unit 2 (Grahn *et al.*, 2010), while the other two (QJ1 and QJ2) were collected in intervals associated with open sea conditions, correlated to the Maximum Flooding Surface proposed by Ribeiro *et al.* (2019), in Upper Unit 2 (e.g. Grahn *et al.*, 2010). After the linear morphometric analysis performed, in all cases (length, width and length x width) different morphological patterns were observed.

During the Lower Devonian, there were several global transgressive and regressive events, identified as a major transgression associated with marine anoxia (Barnes *et al.*, 1996; Becker *et al.*, 2016). For House (1985) the Lower Devonian events have less impact on the biota when compared to those of the Upper Devonian. During the Emsian for example, the sea

rose on a global scale and this record is reported in Laurentia, north Africa and other basins in Prague and Germany. This major transgression did not cause a faunistic extinction, it only caused subtle impacts on ammonite morphology and goniatites in Prague Basin (House, 2002; Ferrová *et al.*, 2012).

A maximum transgression event can be associated with dark-colored fine sedimentary rocks (indicative of dysoxia or anoxia), often overlain by regressive facies (House, 2002). Considering the geological Units 1, 2, and 3 in the north of the Paraná Basin, we can recognize transgressive (Rondonópolis section) and regressive (Jaciara section) events which impacted the *Australocoelia palmata*. The *Australocoelia palmata* associated with the onset of transgression (QR) have the most diverse dimensions, a similar pattern was checked in fossils allocated before MFS (QJ1). In other words, during the transgressive phases in the Lower Devonian, the benthic fauna observed in those sections had favorable paleoecological conditions for its growth. Furthermore, *Australocoelia palmata* that were associated with the maximum transgression (QJ2) tend to be significantly smaller in size (length and width). When compared to those collected at the beginning of the transgression, the morphotypes associated with the MFS have a reduction of up to 25% in length and width.

During regressive phases the terrestrial input increases and the chemical composition of the water changes, which can affect the body size of brachiopods (He *et al.*, 2007; 2015). Additionally, brachiopods can also undergo morphological changes (length and width) when subjected to paleoenvironmental modifications, and these changes may not be related to extinction events, or faunal mixture (Jin, 2001; Novack-Gottshaal; 2005; Stempien *et al.*, 2005). Changes in the chemical composition of seawater, availability of diluted oxygen in the water, presence of mud, changes in salinity, and bathymetric fluctuations can impact the invertebrate fauna, potentially causing dwarfism (Shimer, 1908). At the beginning of the TST, the sedimentary facies tend to be more sandy (very fine sandstones), so it is understandable

that the marine fauna has been dominated by epibenthic aerobic habits, such as brachiopods. However, in the late TST the systems tend to become anoxic close to the MFS, so at this time the benthic fauna will have different responses (House, 2002).

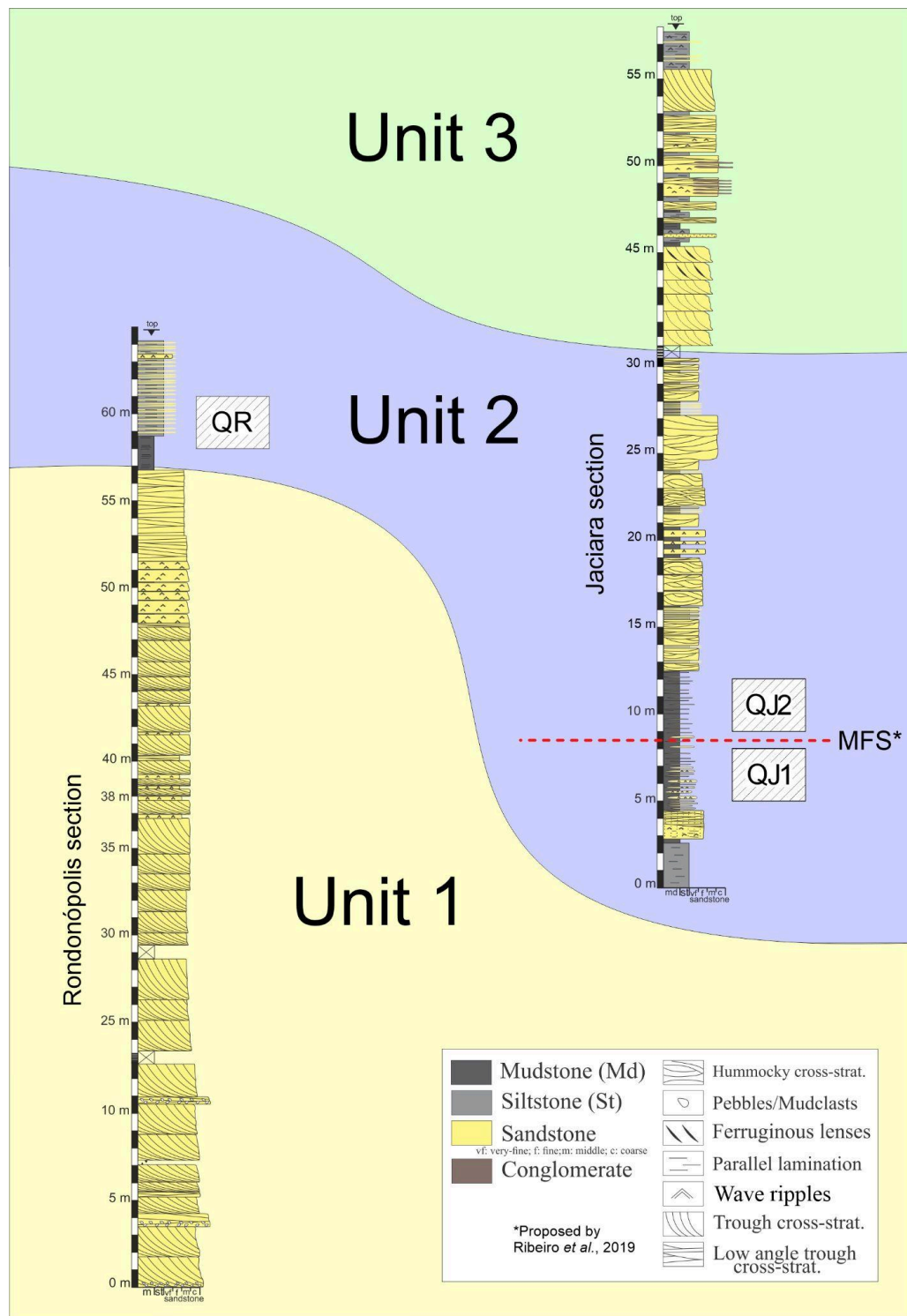


Figure 7: Lithostratigraphic correlation of the locations studied (Jaciara and Rondonópolis) with the positioning of collected grid and MFS (Maximum flooding surface) proposed by Ribeiro *et al.* (2019).

Previously, a reduction in the body size of brachiopods (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*) was reported in the Paraná Basin. However, this reduction was associated with the Kačák biocrisis, on the Eifelian-Givetian boundary, when the fauna acquired dwarf conditions (Bosetti *et al.*, 2011; 2012; Horodyski *et al.*, 201; Sedorko *et al.*, 2019; 2021; Ribeiro *et al.*, 2024). This new dwarfism in the shells of *Australocoelia palmata* from the northern of the Paraná Basin is interpreted as a response to paleoenvironmental changes controlled by for a transgressive anoxic moment, represented in Units 2 and 3 of the Chapada Group.

5. CONCLUSIONS

After lithostratigraphic studies in the northwest portion of the Paraná Basin, in the Mato Grosso state, rocks from Units 1, 2, and 3 of the Chapada Group were identified. The Unit 1 (equivalent to Furnas Formation) is represented by sandstones possibly deposited during Lochkovian in a shoreface environment. In the Unit 2 there is prevalence of shoreface to offshore paleoenvironment with a high diversity of Malvinohosan fossils, from Pragian-Emsian age. Unit 3 is characterized by rocks from deltaic environments during the Eifelian and Unit 4 by rocks deposited in shoreface to offshore settings.

Morphometric evaluations (length, width and length x width) were performed on *Australocoelia palmata* in the Lower and Upper Unit 2, Chapada Group. The brachiopods collected within Lower Unit 2 have varied sizes, while those from regressive systems tracts (Upper Unit 2) have a significant body reduction. These dwarf animals are statistically smaller than normal, reaching 25% smaller in length and width. This reduction in fauna can happen when there is oscillations in availability of oxygen in seawater, at the transgression to regression.

6. ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES) of Brazil for funding Sousa (88887.485579/2020-00) and Ribeiro 's (88887.483986/2020-00) doctoral scholarship. C.S.N. thanks FAPESP (2023/01445-8) for funding post-doctoral scholarship. R.P.G thanks FAPESP (2020/12409-4) for financial support. DS thanks the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) of Brazil for the research productivity scholarship (CNPq 306493/2022-5). We would also like to thank the reviewers, especially Dra. Juliana Leme and Dra. Alejandra Farjat who helped in the construction of this paper, bringing new perspectives and comments

CRedit authorship contribution statement Victor Rodrigues Ribeiro: Writing – original draft, Resources, Methodology, Investigation, Conceptualization. Caio Santos Nogueira: original draft, Resources, Methodology, Investigation, Conceptualization. Daniel Sedorko: Writing – review & editing, Methodology, Investigation. Felipe Nascimento Sousa: Writing – original draft, Methodology, Investigation. Silane Aparecida Ferreira da Silva Caminha: Writing – review & editing. Renato Pirani Ghilardi: Writing – review & editing, Project administration, Funding acquisition.

7. REFERENCES

Andrade, S. M., & Camarço, P. E. N. (1978). Projeto Amarinópolis; mapeamento geológico a leste das cidades de Iporá–Amarinópolis. *Goiania: Nuclebras.(Nuclebras unpublished report.)*.

Andrade, S. D., & Camarço, P. E. N. (1980). Estratigrafia dos sedimentos devonianos do flanco nordeste da Bacia do Paraná. In *Congresso Brasileiro de Geologia* (Vol. 31, pp. 2828-2836).

Assine, M. L. (1996). Aspectos da estratigrafia das seqüências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil. 1996. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar), USP, São Paulo, SP. 207 p.

Assine, M. L. (1999). Fácies, icnofósseis, paleocorrentes e sistemas deposicionais da Formação Furnas no flanco sudeste da Bacia do Paraná. *Brazilian Journal of Geology*, 29(3), 357-370.

Assine, M. L. (2001). O ciclo Devoniano na Bacia do Paraná e correlações com outras Bacias Gondwânicas. *Ciência-Técnica-Petróleo*, seção: Exploração de Petróleo. Rio de Janeiro, 20: 55-62.

Barnes, C. R., Hallam, A., Kaljo, D., Kauffman, E. G., & Walliser, O. H. (1996). Global event stratigraphy. *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic: Results of the International Interdisciplinary Cooperation in the IGCP-Project 216 "Global Biological Events in Earth History"*, 319-333.

Becker, R. T., Königshof, P., & Brett, C. E. (2016). Devonian climate, sea level and evolutionary events: an introduction. *Geological Society, London, Special Publications*, 423(1), 1-10.

Bergamaschi, S. (1999). Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. 1999. 167 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Bergamaschi, S. & Pereira, E. (2001). Caracterização de Sequências deposicionais de 3ª ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. *Ciência Técnica-Petróleo* 20, 63–72.

Bosetti, E. P., Grahn, Y., Horodyski, R. S., Mendlowicz Mauller, P., Breuer, P., & Zabini, C. (2011). An earliest Givetian "Lilliput Effect" in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. *Paläontologische zeitschrift*, 85, 49-65.

Bosetti, E. P., Grahn, Y., Horodyski, R. S., & Mauller, P. M. (2012). The first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences. *Journal of south American Earth sciences*, 37, 228-241.

Boucot, A. J. (1990). Silurian and pre-Upper Devonian bio-events. In- Kauffman E.G., Walliser O.H. (eds) *Extinction Events in Earth History. Lecture Notes in Earth Sciences*, vol 30. Springer, Berlin, Heidelberg.

Boucot, A. J., Benedetto, J. L., Grahn, Y., & Melo, J. H. G. (1999). 51 South American marine Silurian communities.

Boucot, A. J., & Gill, E. D. (1956). Australocoelia, a new Lower Devonian brachiopod from South Africa, South America, and Australia. *Journal of Paleontology*, 1173-1178.

Blumenbach, J. F. (1803). *Specimen archaeologiae telluris terrarumque inprimis Hannoveranarum*. Dieterich.

Burrett, C., Long, J., & Stait, B. (1990). Early-Middle Palaeozoic biogeography of Asian terranes derived from Gondwana. *Geological Society, London, Memoirs*, 12(1), 163-174.

Carvalho, M. G. P., Melo, J. H. G., & Quadros, L. P. (1987). Trilobitas Devonianos do flanco noroeste da Bacia do Paraná. In *Congresso Brasileiro de Paleontologia* (Vol. 10, p. 36).

Caster KE. 1939. A Devonian fauna from Colombia. *Bull Am Paleontol.* 24 (83):101–318.

Chlupáč, I. (1994). Devonian trilobites—evolution and events. *Geobios*, 27(4), 487-505.

Chlupáč, I., & Kukul, Z. (2005, October). Reflection of possible global Devonian events in the Barrandian area, CSSR. In *Global Bio-Events: A Critical Approach Proceedings of the First International Meeting of the IGCP Project 216: "Global Biological Events in Earth History"* (pp. 169-179). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Chlupáč, I., & Oliver, W. A. (1989). Decision on the Lochkovian-Pragian boundary stratotype (Lower Devonian). *Episodes Journal of International Geoscience*, 12(2), 109-114.

Clack, J. A. (2007). Devonian climate change, breathing, and the origin of the tetrapod stem group. *Integrative and Comparative Biology*, 47(4), 510-523.

Clarke, J. M. (1913). Fósseis devonianos do Paraná. In: *Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, Rio de Janeiro, p. 1 - 353.

Conrad, T. A. (1841). Fifth annual report on the paleontology of the state of New York. *New York Geological Survey Annual Report*, 5, 25-57.

Crasquin, S., & Horne, D. J. (2018). The palaeopsychrosphere in the Devonian. *Lethaia*, 51(4), 547-563.

Daemon, R.F. (1974). Palinomorfos-guias do Devoniano Superior e Carbonífero Inferior das bacias do Amazonas e Parnaíba. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 46, 549–587.

De Vleeschouwer, D., Crucifix, M., Bounceur, N., & Claeys, P. (2014). The impact of astronomical forcing on the Late Devonian greenhouse climate. *Global and Planetary Change*, 120, 65-80.

Derby, O. A. (1878). A Geologia da região diamantífera da Província do Paraná no Brasil. *Archivos do Museu Nacional*, 3: 89-96

Dupret, V., & Blicek, A. (2009). The Lochkovian–Pragian boundary in Podolia (Lower Devonian, Ukraine) based upon placoderm vertebrates. *Comptes Rendus Geoscience*, 341(1), 63-70.

Elrick, M., Gilleaudeau, G. J., Romaniello, S. J., Algeo, T. J., Morford, J. L., Sabbatino, M., Goepfert, T., Cleal, C., Cascales-Miñana, B. & Chernyavskiy, P. (2022). Major Early-Middle Devonian oceanic oxygenation linked to early land plant evolution detected using high-resolution U isotopes of marine limestones. *Earth and Planetary Science Letters*, 581, 117410.

Feist R., Ivanov K. S., Sapelnikov V. P., Ancigin N. Ya., Ivanov S. N., Mizens L. I., Bikbayev A. Z. & Lubov L. V. (1997) (1997). Correlations between the evolution of benthic faunal communities and convergent movements of lithospheric blocks from the Silurian to the Late Devonian in the mid-Palaeozoic Uralian basin. *Tectonophysics*, 276(1-4), 301-311.

Ferrová, L., Frýda, J., & Lukeš, P. (2012). High-resolution tentaculite biostratigraphy and facies development across the Early Devonian Daleje Event in the Barrandian (Bohemia): implications for global Emsian stratigraphy. *Bulletin of Geosciences*, 87(3).

Fischer V. W.,G. (1830). *Oryctographie du Gouvernement de Moscou*. Moscow, de l'imprimerie d'Auguste Semen. 202p

Ghilardi, R. P. (2004). *Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), Estado do Paraná, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, SP. p. 125.

Grahn, Y., Mauller, P. M., Pereira, E., & Loboziak, S. (2010). Palynostratigraphy of the Chapada Group and its significance in the Devonian stratigraphy of the Paraná Basin, south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 29(2), 354-370.

Grahn, Y., Mauller, P. M., Bergamaschi, S., & Bosetti, E. P. (2013). Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): additional data and correlation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 198, 27-44.

Gray J. (1840). *Synopsis of the contents of the British Museum*. London: British Museum, In: 42° International Symposium Devonian System, 2: 921-935.

Golonka, J.; Ross, M. I.; Scotese, C. R. (1994). Phanerozoic paleogeographic and paleoclimatic modeling maps. In: Pangea: Global Environments and Resources. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 17 (1 - 47).

Habicht, J. K. A. (1979). Paleoclimate, Paleomagnetism, and Continental Drift. American Association of Petroleum Geologists. Studies in Geology No. 9. x 29 pp., 11.

Hall, J., & Whitfield, R. P. (1869). *Preliminary notice of the Lamellibranchiate shells of the upper Helderberg, Hamilton and Chemung groups with others from the Waverly sandstones: part 2*. State Cabinet of Natural History.

Hammer, Ø., Harper, D.A., Ryan, P.D., (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4 (1), 9.

Haq, B. U., & Schutter, S. R. (2008). A chronology of Paleozoic sea-level changes. *Science*, 322(5898), 64-68.

He, W. H., Shi, G. R., Twitchett, R. J., Zhang, Y., Zhang, K. X., Song, H. J., Yue, M.-L., Wu, S.-B., Wu, H.-T., Yang, T.-L. & Xiao, Y. F. (2015). Late Permian marine ecosystem collapse began in deeper waters: evidence from brachiopod diversity and body size changes. *Geobiology*, 13(2), 123-138.

He, W., Shi, G. R., Feng, Q., Campi, M. J., Gu, S., Bu, J., ... & Meng, Y. (2007). Brachiopod miniaturization and its possible causes during the Permian–Triassic crisis in deep water environments, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(1-2), 145-163.

Horodyski, R. S., Holz, M., Grahn, Y., & Bosetti, E. P. (2014). Remarks on sequence stratigraphy and taphonomy of the Malvinokaffric shelly fauna during the Kačák Event in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin), Brazil. *International Journal of Earth Sciences*, 103, 367-380.

House, M. R. (1985). Correlation of mid-Palaeozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations. *Nature*, 313(5997), 17-22.

House, M. R. (2002). Strength, timing, setting and cause of mid-Palaeozoic extinctions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 181(1-3), 5-25.

House, M. R., & Gradstein, F. M. (2004). The Devonian Period, 202–221. *A geologic time scale*.

Hüneke, H., Gibb, M. A., Mayer, O., Kniest, J. F., Mehlhorn, P., Gibb, L. M., Aboussalam, S. Z., Becker, R. T., El Hassani, A. & Baidder, L. (2023). Bioclastic bottom-current deposits of a Devonian contourite terrace: Facies variability and depositional architecture (Tafilalt Platform, Morocco). *Sedimentology*.

Jin, J. (2001). Evolution and extinction of the North American *Hiscobeccus* brachiopod fauna during the Late Ordovician. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38(2), 143-151.

Joachimski, M. M., Breisig, S., Buggisch, W., Talent, J. A., Mawson, R., Gereke, M., Morrow, J. R., Day, J. & Weddige, K. (2009). Devonian climate and reef evolution: insights from oxygen isotopes in apatite. *Earth and Planetary Science Letters*, 284(3-4), 599-609.

King, W. (1850). A monograph of the Permian fossils of England. *Monographs of the Palaeontographical Society*, 3(5), ix-258.

Königshof, P. (2009). Devonian change: case studies in palaeogeography and palaeoecology-an introduction. *Geological Society, London, Special Publications*, 314(1), 1-6.

Lange, F. W. (1943). Novos fósseis devonianos do Paraná. *Arq. Mus. Paran.*, v. 3, p. 223-225.

Le Hir, G., Donnadieu, Y., Goddérís, Y., Meyer-Berthaud, B., Ramstein, G., & Blakey, R. C. (2011). The climate change caused by the land plant invasion in the Devonian. *Earth and Planetary Science Letters*, 310(3-4), 203-212.

Lyashenko, G.P. 1955. Novye dannye o sistimatike tentakulitov, novakiyi I stiliolii. *Biulleten Moskovskogo Obschestva Ispytatelei Prirody, Otdel Geologichskii, Novaia Seria*, 30: 94-95. (In Russian)

Loboziak, S., Strel, M., Caputo, M. V., & de Melo, J. H. G. (1991). Evidence of West European defined miospore zones in the uppermost Devonian and Lower Carboniferous of the Amazonas Basin (Brazil). *Geobios*, 24(1), 5-11.

Mavrinskaya, T. M., & Artyushkova, O. V. (2017). Conodont characteristic of the Lochkovian-Pragian boundary interval in the Mindigulovo section (western slope of the Southern Urals). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 97(3), 391-404.

McCoy, F. (1852). A synopsis of the classification of the of the British Palaeozoic rocks [By the Rev. Adam Sedgwick] with a systematic description of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge [by Frederick McCoy] with figures of the new and imperfectly known species. London, Parker & Son, 661 p

Miller, J. S. (1821). *A natural history of the Crinoidea, or lily-shaped animals: with observations on the genera, Asteria, Euryale, Comatula & Marsupites.* author.

Melo, J. H. G. (1988). The malvinokaffric realm in the Devonian of Brazil. In: Mcmillan, N. J.; Embry, A.F.; Glass, D.J. (Eds.), *Devonian of the World.* Canadian Society of Petroleum Geologists Members, v.1, n.14, p.669-703.

Milani, E. J.; Melo, J. H. G.; Souza, P. A.; Fernandes, L. A.; França, A. B. (2007). Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da PETROBRAS*, 15, 227-251.

Muir-Wood, H. M. (1962). On the morphology and classification of the brachiopod suborder Chonetoidea. *Memoir, British Museum (Natural History)*, 132 p

Murphy, M. A. (2005). Pragian conodont zonal classification in Nevada, western North America. *Spanish Journal of Palaeontology*, 20(2), 177-206.

Oczlon, M. S. (1990). Ocean currents and unconformities: the north Gondwana Middle Devonian. *Geology*, 18(6), 509-512.

Novack-Gottshall, P. M. (2005). Assemblage-wide, bodysize trends in Cambrian-Devonian marine biotas; what do we leave out by emphasizing individual lineages. In *Abstracts with Programs-Geological Society of America* (Vol. 37, p. 14).

Penn-Clarke, C. R., & Harper, D. A. (2021). Early–Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitudes: A case study from southwestern Gondwana. *Bulletin*, 133(3-4), 819-836.

Penn-Clarke, C. R., & Harper, D. A. (2023). The rise and fall of the Malvinokhosan (Malvinokaffric) bioregion in South Africa: Evidence for Early-Middle Devonian biocrises at the South Pole. *Earth-Science Reviews*, 104595.

Petri, S., & Fúlfaro, V. J. (1966). Sobre a geologia da área balizada pelas cidades de Barra do Garças e Guiratinga, Mato Grosso e Jataí e Amarinópolis, Goiás. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 15(3), 59-801.

Ramos, A. N. (1970). Aspecto paleo-estruturais da Bacia do Paraná e sua influência na sedimentação. *Boletim Técnico da Petrobrás*, v. 13, n. 3, p. 85 - 93.

Ribeiro, V. R., & Ghilardi, R. P. (2023). Macroevolution and adaptive processes of the Leptocoeliidae family (Brachiopoda) throughout the Silurian and Devonian. *Terr@ Plural*, 17, 1-16.

Ribeiro, V. R., Ghilardi, R. P., & Caminha, S. A. F. D. S. (2019). Fácies deltaicas devonianas de Jaciara-Mato Grosso: o início de uma nova proposta estratigráfica para a sub-bacia de Alto Garças. *Geosciences= Geociências*, 38(3), 687-698.

Ribeiro, V. R., Horodyski, R. S., Sousa, F. N., Comniskey, J. C., & Ghilardi, R. P. (2024). Linear morphometry and sclerochronology as paleoclimatic tools through Middle Devonian Kačák Event (Paraná Basin, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, 104762.

Ribeiro, V. R.; Sousa, F. N.; Gaia, G. A.; Carbonaro, F. A.; Scheffler, S. M.; Ghilardi, R. P. (2021). Macroinvertebrados devonianos do estado de Tocantins: histórico de ocorrências e novos achados. *Terr@ Plural*, [S. l.], v. 15, p. 1–16.

Ribeiro, V. R., Horodyski, R. S., Sousa, F. N., Comniskey, J. C., & Ghilardi, R. P. (2024). Linear morphometry and sclerochronology as paleoclimatic tools through Middle Devonian Kačák Event (Paraná Basin, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, 104762.

Richardson, J. B., Rasul, S. M., & Al-Ameri, T. (1981). Acritarchs, miospores and correlation of the Ludlovian-Downtonian and Silurian-Devonian boundaries. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 34(2), 209-224.

Rocha, L. R., de Souza, E. S., Ribeiro, H. J. P. S., Franco, D. M. M., Covas, T., Vaz, B. G., & da Cruz, G. F. (2023). Detection of Early-Middle Devonian biotic crises in East Gondwana, Paraná Basin, Brazil: An organic geochemical approach. *Organic Geochemistry*, 181, 104629.

Rodrigues, R. C.; Simões, M. G.; Leme, J. M. (2003). Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, 3(4):381-390.[

Rowley, D. B.; Raymond, A.; Parrish, J. T.; Lottes, A. L.; Scotese, C.; Ziegler, A. M. (1985). Carboniferous paleogeographic, phytogeographic, and paleoclimatic reconstructions. *International Journal of Coal Geology*. 5 (7 - 42).

Scotese, C. R.; Boucot, A. J.; Mckerrow, W. S. (1999). Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *J. Afr. Earth Sci.* 28, 99 - 114.

Sedorco, D., Netto, R. G., Savrda, C. E., Assine, M. L., & Tognoli, F. M. (2017). Chronostratigraphy and environment of Furnas Formation by trace fossil analysis: calibrating the lower Paleozoic Gondwana realm in the Paraná Basin (Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487, 307-320.

Sedorco, D., Netto, R. G., & Savrda, C. E. (2018). Ichnology applied to sequence stratigraphic analysis of Siluro-Devonian mud-dominated shelf deposits, Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 83, 81-95.

Sedorco, D., Netto, R. G., & Horodyski, R. S. (2019). Tracking Silurian-Devonian events and paleobathymetric curves by ichnologic and taphonomic analyzes in the southwestern Gondwana. *Global and Planetary Change*, 179, 43-56.

Sedorco, D., Netto, R. G., Scheffler, S. M., Horodyski, R. S., Bosetti, E. P., Ghilardi, R. P., Mauller, P. M., Vargas, M. R., Videira-Santos, R., Silva, R. C. & Myzyski-Junior, L. (2021). Paleoecologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. *Journal of South American Earth Sciences*, 109, 103200.

Simões, M. G., & Ghilardi, R. P. (2000). Protocolo Tafonômico/Paleoautoecológico com Ferramenta nas Análises Paleossinecológicas de Invertebrados: Exemplos de Alpicação

em Concentrações Fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. *Pesquisas em Geociências*, 27(2), 3-13.

Sharpe, D. (1856). Description of Palaeozoic mollusca from South Africa. *Trans. Geol. Soc. London*, v. 2, n. 7, p. 206-215.

Shimer, H. W. (1908). Dwarf faunas. *The American Naturalist*, 42(499), 472-490.

Stempien, J. A., Krause Jr, R. A., Kowalewski, M., & Miller, A. I. (2005). Brachiopod and bivalve size during the Ordovician: interpreting general trends. In *Geological Society of America Abstracts with Programs* (Vol. 37, No. 7, p. 14).

Struve, W., (1958). Über einige Fälle von Homonymie bei Gattungen der Phacopacea: *Senckenbergiana Lethae*, no. 39, p. 301, 302.

Suttner, T. J., & Kido, E. (2016). Distinct sea-level fluctuations and deposition of a megaclast horizon in the neritic Rauckkofel Limestone (Wolayer area, Carnic Alps) correlate with the Lochkov–Prag Event. *Geological Society, London, Special Publications*, 423(1), 11-23.

Troth, I., Marshall, J. E., Racey, A., & Becker, R. T. (2011). Devonian sea-level change in Bolivia: A high palaeolatitude biostratigraphical calibration of the global sea-level curve. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(1-2), 3-20.

Van Geldern, R., Joachimski, M. M., Day, J., Jansen, U., Alvarez, F., Yolkin, E. A., & Ma, X. P. (2006). Carbon, oxygen and strontium isotope records of Devonian brachiopod shell calcite. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240(1-2), 47-67.

Waagen, W. (1885). Productus Limestone Fossils. *Palaeontol. Indica*, Series 13 v. 1, n. 4, p. 729-770, 1885.

Weyant, M., Bultynck, P., Plusquellec, Y., & Racheboeuf, P. R. (2010). Reassessment of Lochkovian-Pragian conodont faunas from the Rade de Brest and the Presqu'île de Crozon (Massif Armoricaïn, France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 258(1), 73-88.

Winchester-Seeto, T. (1993). Chitinozoa from the Early Devonian (Lochkovian–Pragian) Garra Limestone, central New South Wales, Australia. *Journal of Paleontology*, 67(5), 738-758.

Zabini, C.; Bosetti, E. P.; Holz, M. (2010). Taphonomy and taphofacies analysis of lingulid brachiopods from Devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292: 44-56.

CAPÍTULO II

APLICAÇÃO DA MORFOMETRIA E ESCLEROCRONOLOGIA NOS BRAQUIÓPODES (DISCINIDAE: *ORBICULOIDEA*) DO DEVONIANO INFERIOR-MÉDIO DA BACIA DO PARANÁ

Victor Rodrigues Ribeiro*

Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033360, Bauru, São Paulo, Brasil.
<https://orcid.org/0000-0002-6290-5599>. victor18lapalma@gmail.com

Renato Pirani Ghilardi

Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033360, Bauru, São Paulo, Brazil.
<https://orcid.org/0000-0002-6290-5599>. renato.ghilardi@unesp.br

*Corresponding author

ABSTRACT

During the Devonian, several global regressive and transgressive events impacted marine faunas, but the epicontinental seas of Gondwana were hardly influenced by these processes. The Paraná Basin is home to a rich Devonian fauna of invertebrates, by studying this fauna we can also understand how it behaved over time. Therefore, the main objective of this article is to evaluate the impact of paleoenvironmental changes on *Orbiculoidea* brachiopods (*O. baini*, *O. bodenbenderi*, *O. excentrica*) throughout the Devonian. To this end, morphometric analyzes (length and width) associated with sclerochronological studies (evaluating the growth pattern of animals) were carried out in several locations in the Paraná Basin. The brachiopod fauna shows no morphometric differences (width and breadth) during the Pragian-Eoefelian. However, during the Neoeifelian-Eogivetian there was a significant reduction in the dimensions of the shell. This reduction may be associated with Kačák's worldwide transgression. During the Eopragian-Neoemsian period, brachiopods presented good vital conditions, the animals reached the most diverse dimensions. However, during the Neoemsian the paleoenvironments became extremely stressed, resulting from the Choteč transgression, intensely impacting the ontogenetic process of the *Orbiculoidea*.

Keywords: Kačák Event, Choteč Event, Paraná Basin, Gondwana,

INTRODUÇÃO

Nos mares interiores do sudoeste da Gondwana (África, Antártica, Península Arábica, Índia e América do Sul) a passagem Siluriano-Devoniana é reconhecida por várias pequenas extinções, porém, alguns braquiópodes Silurianos conseguiram ultrapassar esta barreira, como fizeram aqueles da Família Discinidae (Boucot, 1971, 1990; Chlupác, 1994; Ribeiro & Ghilardi, 2023). Com as mudanças nas temperaturas em escala global ao longo do Devoniano, grandes processos regressivos e transgressivos ocorreram nesses mares interiores, levando à extinção de vários táxons (Algeo *et al.*, 2001; Joachimski & Buggisch, 2002; Becker *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2021). O Kačák é um dos eventos globais mais significativos que aconteceram na passagem do Eifeliano-Givetiano (Boucot, 1990; Penn-Clarke *et al.*, 2018; Penn-Clarke, 2019) e pode ser reconhecido na porção sul da Bacia do Paraná pelo Efeito Lilliput (Bosetti *et al.*, 2011; Bosetti *et al.*, 2012; Horodyski *et al.*, 2014; Sedorko *et al.*, 2019). No entanto, no Devoniano da América do Sul, outras extinções e mudanças paleoecológicas são difíceis de reconhecer no registro fóssil.

As conchas dos braquiópodes são resultados da interação do animal com o ambiente o qual eles vivem, quando submetidos a alterações físico-químicas essas conchas tendem a preservar essas variações em suas estruturas (Rudwick, 1959). A esclerocronologia, a partir da análise dos padrões de crescimento das partes rígidas dos organismos, auxilia na identificação dessas variações paleoclimáticas e paleoambientais. Quando preservadas, as linhas de crescimento podem indicar alterações no paleoambiente, podendo ser modificadas à medida que a salinidade, toxicidade, disponibilidade de nutrientes e mudanças climáticas globais altera (Buddemeier *et al.*, 1974). Durante o processo ontogenético dos Discinidae (*e.g.* *Orbiculoidea*), devido o formato holoperiférico da concha, há pouca deformação no padrão distributário das linhas de crescimento, possibilitando o reconhecimento de variações paleoambientais que acometeram os animais, com base em seus padrões de crescimento (Rudwick, 1959; Ackerly, 1989; Buening & Carlson, 1992).

Apenas os gêneros *Acrosaccus* Willard 1928, *Chynithelle* Havlicek 1996, *Gigadiscina* Mergl & Massa 2005, *Oehlertella* Clarke 1892, *Opatrilkiella* Mergl 2001, *Orbiculoidea* d'Orbigny 1847, *Rugadiscina* Mergl 2006 e *Schizotreta* Kutorga 1848 eram recorrentes nos mares devonianos da Gondwana. O gênero *Orbiculoidea*, foco deste trabalho, possuía um comportamento extremamente cosmopolita, com ocorrências que abrangiam desde a Antártica (Bradshaw & McCartan, 1991; Webers

et al., 1992), Argentina (Méndez-Alzola & Sprechmann, 1971), Bolívia (Melo, 1988), Brasil (Melo, 1988; Bosetti *et al.*, 2011, Corrêa & Ramos, 2020), Líbia (Havlicek & Rohlich, 1987), Ilhas Malvinas (Stone, 2012), Maurítânia (Rachebouef *et al.*, 2004), África do Sul (Oosthuizen, 1984; Hiller, 1990) e Uruguai (Melo, 1988).

No Brasil, mais especificamente na Bacia do Paraná, exemplares de *Orbiculoidea* são encontrados nas formações Ponta Grossa e São Domingos, além das unidades 2 e 4 do Grupo Chapada (e.g. Clarke, 1913; Boucot, 1971; Bosetti, 1989, 2004; Horodyski *et al.*, 2014; Sedorko *et al.*, 2018; Penn-Clarke *et al.*, 2018; Ribeiro *et al.*, 2024). A Bacia do Paraná é uma das maiores e mais importantes bacias intracratônicas da América do Sul, ocupando uma área de aproximadamente 1.500.000 km² e aflorando nos estados de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul, São Paulo, Goiás e Minas Gerais (Ramos, 1970; Assine *et al.*, 1998; Milani *et al.*, 2007) (Figure 1A). Ao sul da bacia, a Formação Ponta Grossa possui idade Eopragiano-Neoemiliano já a Formação São Domingo Neoemiliano-Mesofrasniano (Assine *et al.*, 1998; Milani *et al.*, 2007; Vargas *et al.*, 2020). No flanco norte da bacia, a Unidade 2 possui idade Neopragiano-Neoeifeliano, enquanto que a Unidade 4 data do Eogivetiano-Mesofrasniano (Grahm *et al.*, 2010, 2013, 2016) (Figure 1B).

Considerando as mudanças paleoambientais durante o Devoniano e a dificuldade de reconhecimento destas no sudoeste de Gondwana, pretendemos investigar se os padrões de crescimento dos braquiópodes (Família Discinidae) foram modificados ao longo do Devoniano da Bacia do Paraná. Para isso, exemplares de *Orbiculoidea* (*O. baini*, *O. bodenbenderi*, *O. excentrica*) provenientes de diferentes localidades (Mato Grosso, Goiás e Paraná) foram utilizados, suas dimensões (comprimento e largura) e as distâncias entre as linhas de crescimento foram mensuradas, para assim identificar as mudanças paleoambientais no registro fóssilífero.

MATERIAL E MÉTODOS

Os fósseis estudados foram coletados em diferentes regiões da Bacia do Paraná, nos estados de Goiás (no entorno da cidade de Caiapônia), Mato Grosso (cidades de Chapada dos Guimarães e Juscimeira) e no Paraná (cidades de Ponta Grossa, Jaguariaíva e Tibagi) (Tabela 1). Os braquiópodes do estado de Goiás foram coletados na Unidade 4 do grupo Chapada, enquanto os do Mato Grosso

foram encontrados na Unidade 2 Inferior. Por fim, os fósseis do Paraná são provenientes das formações Ponta Grossa e São Domingos (Figura 1). Os fósseis coletados nos estados de Mato Grosso e Goiás estão na coleção científica do Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados da Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, UNESP - Bauru, Estado de São Paulo. Já os fósseis do estado do Paraná estão no Laboratório de Paleontologia e Estratigrafia, Departamento de Geociências, Universidade de Ponta Grossa, UEPG - Ponta Grossa, Paraná, Brasil.

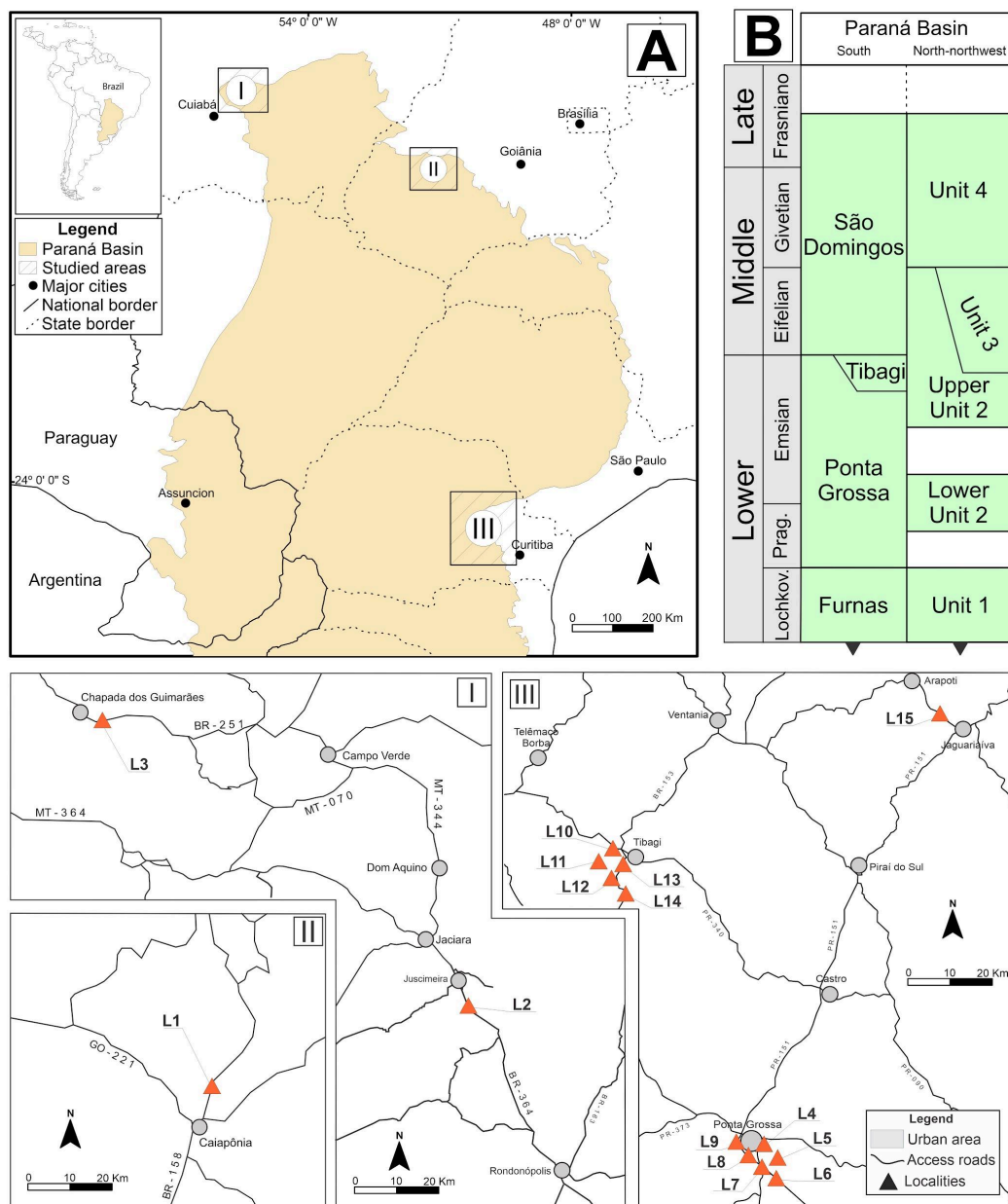


Figura 1: (A) Área de abrangência da Bacia do Paraná com os locais de coleta dos braquiópodes (*Orbiculoidea* sp.) nos estados de Goiás (I), Mato Grosso (II) e Paraná (III). **(B)** Cronoestratigrafia das rochas Devonianas das porções norte e sul da bacia (adaptado de Grahn *et al.*, 2013).

As conchas dos braquiópodes foram individualizadas em dorsais e ventrais e suas dimensões (comprimento e largura) foram tomadas para fins morfométricos. Para estudos esclerocronológicos, foram utilizadas apenas aqueles fósseis onde a integridade das linhas de crescimento (ou rugalae) foram mantidas, conchas fragmentadas durante a coleta não foram utilizadas. Primeiramente, foi definido como ponto zero (0) o ápice da concha, de onde as medições foram iniciadas, dali três transectos foram definidos para avaliação das distâncias das linhas. O primeiro transecto sai do ponto zero e vai em direção a região anterior da concha, paralelo ao plano médio ('a'). Os outros dois transectos ('b' e 'c') também saem do ápice da concha e vão em direção marginal, fazendo um ângulo de 30° à direita e à esquerda do transecto 'a' (Figura 2).

Tabela 1: Origem dos fósseis coletados no estudo.

| | Localidade | Coordenadas geográficas | Cidade | Estado |
|------------|---------------------------|----------------------------------|-----------------------|---------------|
| L1 | BR 158 - Faz. Olho D'água | 16°42'43.08"S, 52°15'46.897"W | Caiapônia | Goiás |
| L2 | BR 364 - Santa Elvira | 16° 7'13.76"S, 54°51'12.51"W | Juscimeira | |
| L3 | Mirante | 15° 28' 49.0"S, 55° 41' 22.50"W | Chapada dos Guimarães | Mato Grosso |
| L4 | Boa Vista | 25° 04' 38,01"S, 50° 11' 25,01"W | Ponta Grossa | Paraná |
| L5 | Curva 1 | 25° 03' 34,56"S, 50° 08' 04,09"W | | |
| L6 | Rio Caniú | 25° 18' 48,0"S, 50° 05' 32,0"W | | |
| L7 | Rivadavia | 25° 15' 05,47"S, 50° 03' 06,21"W | | |
| L8 | Vendrami | 25° 08' 57,27"S, 50° 11' 25,01"W | | |
| L9 | Vila Vilela | 25° 05' 17,40"S, 50° 09' 16,37"W | | |
| L10 | Km 217 - BR 153 | 24° 36' 34,88"S, 50° 26' 37,73"W | Tibagi | |
| L11 | Km 220 - BR 153 | 24° 38' 02,19"S, 50° 27' 40,35"W | | |
| L12 | Km 211 - BR 153 | 24° 34' 29,19"S, 50° 27' 05,03"W | | |
| L13 | Sítio Wolf | 24° 28' 11,21"S, 50° 32' 08,46"W | | |
| L14 | Seção tipo Mb. Tibagi | 24° 31' 32,65"S, 50° 27' 52,05"W | | |
| L15 | Jaguariaíva | 24° 14' 05,0"S, 49° 42' 34,0"W | Jaguariaíva | |

Fonte: o autor

Os braquiópodes foram fotografados com a câmera fotográfica Nikon D7000 e as imagens foram tratadas no software CorelDRAW 2021 (64-bit). Neste mesmo as medições foram realizadas, considerando sempre a escala de milimétrica (até a terceira casa decimal). As medições foram organizadas em tabelas Excel e inseridas no programa estatístico PAST, Paleontological Statistics (Hammer & Harper, 2001).

Inicialmente, em todas as análises aqui proferidas, os dados morfológicos (comprimento e largura) foram testados quanto à normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk ($\alpha = 0,05$). Por fim, as comparações foram realizadas usando o teste de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0,05$) para conferência de significância, seguida pelo teste Dunn ($\alpha = 0,05$) para identificação das anomalias de dados (Zar, 2010).

Para melhor visualização dos dados ao longo do Devoniano, os braquiópodes foram agrupados por idade, sendo Neopragiano-Eoemsiano (T1), Neoemsiano (T2) e Neoeifeliano-Eogivetiano (T3). Por fim, as amostras ganharam um código composto por uma letra e dois números, a letra remete ao tipo de concha, sendo D (dorsal) V (ventral), o primeiro número faz alusão ao agrupamento (1 para amostras do T1, 2 para as do T2 e 3 para aquelas do T3), seguido de um número sequencial (1, 2, 3, etc.).

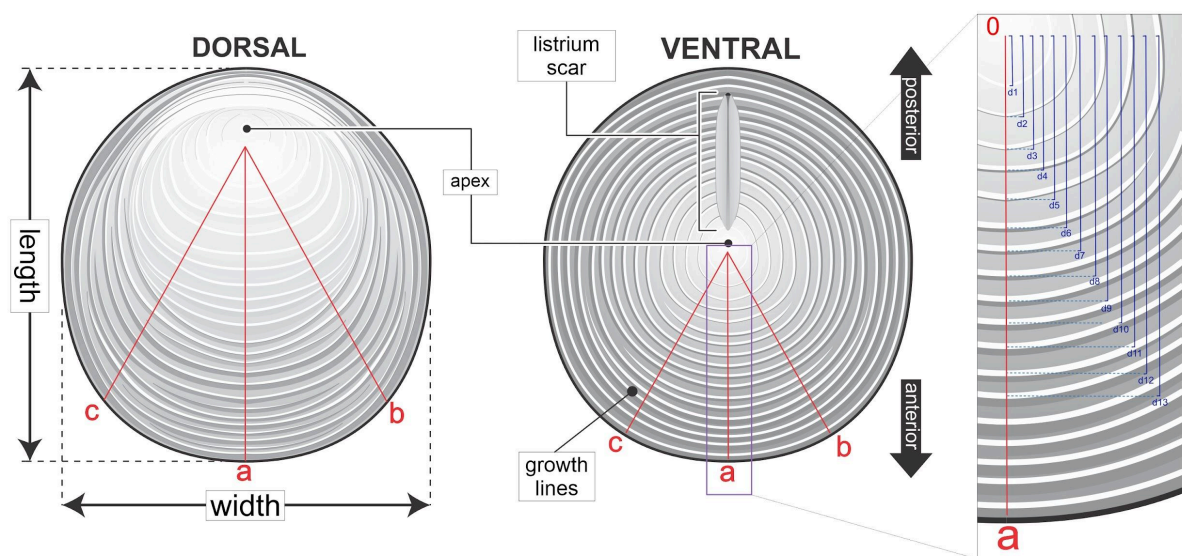


Figura 2: Morfologia de um discinídeo hipotético contendo os três transectos mensurados ('a', 'b' e 'c').

RESULTADOS

Foram utilizadas 92 amostras, sendo 56 valvas dorsais e 36 valvas ventrais coletadas nas mais diversas localidades da Bacia do Paraná. Considerando as espécies identificadas temos 52 exemplares de *Orbiculoidea baini* (23 valvas dorsais e 29 ventrais), 29 amostras de *O. bodenbenderi* (22 valvas dorsais e sete ventrais), 11 amostras de *O. excentrica* (valvas dorsais). As dimensões das conchas foram tomadas, comprimento e largura (Anexo 1), bem como as distâncias das linhas de

crescimento para o ápice foram mensuradas, tanto nas conchas dorsais quanto nas ventrais (Anexo 2).

Quanto aos tamanhos, foi possível verificar que as conchas dorsais de *Orbiculoidea baini* tem em média total de 15.665 mm de comprimento por 15.116 mm de largura, já as ventrais médias de 13.651 mm de comprimento por 13.694 mm de largura. Por sua vez, em *O. bodenbenderi* as médias gerais são de 22.646 mm (comprimento) por 21.137 mm (largura) nas valvas dorsais e de 21.474 mm (comprimento) por 20.937 mm (largura) nas ventrais. Já *O. excentrica* apresentou médias totais de 12.522 mm de comprimento por 12.451 mm de largura nas valvas dorsais (Tabela 2).

Considerando as dimensões (comprimento e largura) das valvas levando em conta as faixas temporais estudadas (T1, T2 e T3) é possível observar médias distintas daquelas médias totais. Os materiais oriundos do Neopragiano-Eoemsiano (T1) possuem valores distintos, em *Orbiculoidea baini* às médias de comprimento e largura nas valvas dorsais são de 17.328 mm por 16.013 mm e 16.594 mm por 16.617 mm nas ventrais. Em *O. bodenbenderi* as médias das valvas dorsais são de 22.649 mm por 21.334 mm (comprimento e largura) e nas ventrais de 22.853 mm por 22.300 mm (comprimento e largura), já em *O. excentrica* as médias das valvas dorsais são de 23.310 mm (comprimento) por 23.311 mm (largura).

Já os *Orbiculoidea* do Neoemsiano (T2) apresentam valores médios de 16.448 mm (comprimento) por 15.991 mm (largura) na porção dorsal de *O. baini* e 15.902 mm (comprimento) por 16.012 mm (largura) na porção ventral. *O. bodenbenderi* tem em média de 22.633 mm de comprimento por 20.254 mm de largura, já as ventrais valores de 13.200 mm de comprimento por 12.760 mm de comprimento. Por fim, nas valvas dorsais de *O. excentrica* os valores são de 21.788 mm e 20.794 mm (comprimento e largura). Por fim, os fósseis de T3 (Neoeifeliano-Eogivetiano) tem médias de comprimento e largura de 5.239 mm e 5.868 mm nas valvas dorsais e 3.986 mm e 3.903 mm em *Orbiculoidea baini*, enquanto as valvas dorsais de *O. excentrica* apresentaram valores médios de 8.666 mm (comprimento) por 8.693 mm (largura).

Os testes Kruskal-Wallis mostram diferenças significativas entre os valores de comprimento e largura de todas as espécies avaliadas (Anexo 3). Em *Orbiculoidea baini* foram vistos valores de $H = 43.85$ e $p = 0,003$ nas valvas dorsais $H = 55.87$ e $p = 0,001$ nas porções ventrais. Já no teste Dunn não é possível verificar um padrão

de distribuição das significâncias entre as valvas dorsais, apresentando-se de forma irregular quando comparamos todas as valvas nos três períodos avaliados (T1, T2 e T3). Porém, nas valvas ventrais os valores de p tornam-se muito mais significativos em T3 (Neoeifeliano-Eogivetiano) para os demais (T1 e T2). Por sua vez, apenas as valvas dorsais de *O. bodenbenderi* apresentaram valores significativos no teste Kruskal-Wallis, com $H = 38.69$ e $p = 0.010$, já no teste Dunn não foi possível observar um padrão de distribuição destes valores nos distintos tempos geológicos (T1 e T2). Por fim, o teste Kruskal-Wallis das valvas dorsais de *O. excentrica* apresentou valores de $H = 20.77$ e $p = 0.022$, já no teste Dunn foi possível notar que as diferenças tornam-se bastante significativas ao comparar os exemplares do Neoeifeliano-Eogivetiano (T3) com os demais tempos estudados.

Tabela 2: Dimensões (em milímetros) de *Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*. C: comprimento; L: largura; M.T.: média total; T1: Neopragiano-Eoemsiano; T2: Neoemsiano; T3: Neoeifeliano-Eogivetiano.

| | <i>Orbiculoidea baini</i> | | | | <i>Orbiculoidea bodenbenderi</i> | | | | <i>Orbiculoidea excentrica</i> | | | |
|-------------|---------------------------|--------|---------------|--------|----------------------------------|--------|---------------|--------|--------------------------------|--------|---------------|---|
| | Valva dorsal | | Valva ventral | | Valva dorsal | | Valva ventral | | Valva dorsal | | Valva ventral | |
| | C | L | C | L | C | L | C | L | C | L | C | L |
| M.T. | 15.665 | 15.116 | 13.651 | 13.694 | 22.646 | 21.137 | 21.474 | 20.937 | 12.522 | 12.451 | - | - |
| T1 | 17.328 | 16.013 | 16.594 | 16.617 | 22.649 | 21.334 | 22.853 | 22.300 | 23.310 | 23.311 | - | - |
| T2 | 16.448 | 15.991 | 15.902 | 16.012 | 22.633 | 20.254 | 13.200 | 12.760 | 21.788 | 20.794 | - | - |
| T3 | 5.239 | 5.868 | 3.986 | 3.903 | - | - | - | - | 8.666 | 8.693 | - | - |

Comparando o padrão de distribuição das linhas de crescimento entre as conchas ventrais e dorsais dos braquiópodes, a diferença é significativa em todas as espécies (*Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) e em todos os transectos ('a', 'b' e 'c'). O teste Kruskal-Wallis de *Orbiculoidea baini* mostrou diferença significativa de $H = 280.40$ e $p = 1.14,10^{-46}$ no transecto 'a' e $H = 275$ e $p = 1.36,10^{-45}$ no transecto 'b' + 'c' das valvas dorsais. Nas valvas ventrais os valores de mantêm-se significativos, sendo $H = 300.6$ e $p = 1.828,10^{-45}$ no transecto 'a' e $H = 280.7$ e $p = 1.637,10^{-41}$. Já no teste Dunn foi possível notar que essas significâncias tendem a aumentar consideravelmente ao comparar os exemplares do Neoeifeliano-Eogivetiano (T3) com aqueles do Neopragiano-Eoemsiano (T1) e Neoemsiano (T2).

Já em *Orbiculoidea bodenbenderi*, o teste Kruskal-Wallis tiveram valores de $H = 269.20$ e $p = 5.499,10^{-45}$ no transecto 'a' e $H = 257.0$ e $p = 1.466,10^{-29}$ no transecto

'b' + 'c' nas valvas dorsais; e $H = 139.6$ e $p = 1.22, 10^{-27}$ no transecto 'a' e $H = 141.7$ e $p = 4.48, 10^{-28}$ no transecto 'b' + 'c' nas ventrais. Contudo, no teste Dunn não foi observado um padrão de distribuição destas significâncias entre as amostras estudadas, ocorrendo de forma irregular entre todas elas. Por fim, em *O. excentrica* o teste Kruskal-Wallis mostrou diferença significativa de $H = 115.30$ e $p = 4.547, 10^{-20}$ no transecto 'a' e $H = 123.6$ e $p = 9.27, 10^{-22}$ no transecto 'b' + 'c'. No teste Dunn há um padrão de significância semelhante àquele visto em *O. baini*, sendo muito mais significativo quando comparamos os exemplares do Neoeifeliano-Eogivetiano com os demais tempos (Anexo 4).

DISCUSSÃO

Ao longo do Devoniano as oscilações do nível do mar, anoxias, modificações na composição química da água impactam diretamente nos braquiópodes (Kießling, 2008; Blicek *et al.*, 2010; Giesen & Berry, 2013). Nos Estados Unidos e na Europa, eventos como Daleje, Chotec, Kačák, Condroz e Annulata podem ser reconhecidos nos registros fossilíferos e estratigráficos. Esses eventos têm um impacto global e geralmente são associados a oscilações na temperatura, aumentos eustáticos e anoxia das águas marinhas, que por sua vez podem levar gêneros e espécies à extinção (Becker *et al.*, 2016).

Contudo, quando falamos destes eventos no sudoeste da Gondwana, dificilmente eles podem ser reconhecidos. Marshall (2016) propôs que os eventos eustáticos durante o Devoniano tenham acarretado duas grandes transgressões no sudoeste da Gondwana. A primeira delas datada do Neoemiliano-Eoifeliano, correlacionável ao Evento global Choteč, e a segunda transgressão na passagem Eifeliano-Givetiano, correlata ao Kačák. Brett *et al.* (2011) avaliando as bacias devonianas norte-americanas reconhece dois eventos transgressivos a partir de reposições faunísticas, sendo um deles relacionado ao Daleje, que teria ocorrido no Meso-Neoemiliano, e um outro ao Evento Choteč. Já na Bacia do Paraná, Horodyski *et al.* (2014) reconheceram na porção sul da bacia uma redução faunística nos invertebrados dentro do contexto Eifeliano-Givetiano.

Vargas *et al.* (2020), ao discutir os eventos transgressivos e regressivos na Bacia do Paraná, propuseram duas curvas de subida/descida do nível do mar (3ª Ordem) durante o Emsiano. Essas curvas são perceptíveis em escala global, registradas também na Austrália, Estados Unidos e Europa (Haq & Schutter, 2008;

Uriz, 2016; Penn-Clarke, 2019). A primeira grande transgressão, iniciada ainda no final do Pragiano, possibilitou a expansão dos ambientes marinhos no interior da Gondwana, viabilizando a dispersão e ocupação da fauna marinha nos mais diversos nichos. Horodyski *et al.*, (2019) sugere que é neste contexto transgressivo que a fauna devoniana na Bacia do Paraná tenha atingido o seu ápice de diversidade.

Os Discinídeos (*Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) do Neopragiano-Eoemsiano possuem similaridade morfométrica entre si, os seus tamanhos (comprimento e largura) não foram impactados pelos processos transgressivos-regressivos. Ou seja, as condições paleoambientais eram propícias para que eles atingissem as mais diversas dimensões durante todo esse tempo. Contudo, ao comparar com aqueles animais que habitavam a Bacia do Paraná no contexto transgressivo do Eoefeliano-Neogivetiano as dimensões são ligeiramente inferiores quando comparados aos do Neopragiano-Eoemsiano. Além dos morfotipos subnormais já apontados anteriormente por Bosetti *et al.* (2011), os dados estatísticos aqui apresentados mostram uma redução significativa entre os Discinídeos (com Kruskal-Wallis podendo chegar a p : 0.001 para ambas as conchas) (Figura 3).

Observando o padrão de crescimento dos braquiópodes estudados, é possível notar que aqueles que habitavam a Bacia do Paraná durante o Neopragiano-Eoemsiano tiveram totais condições de crescimento ininterrupto. Porém os dados estatísticos mostram diferenças proeminentes entre alguns exemplares. Segundo o teste Dunn (Anexo 4) os valores se tornam significativos quando observamos os exemplares desta faixa temporal, para ambas as conchas (dorsal e ventral) e em ambos os transectos ('a' e 'b+c'). Essas diferenças podem estar relacionadas às variações paleoambientais durante este período. Sedorko *et al.* (2019) e Vargas *et al.* (2020) sugeriram que durante todo o Emsiano a Bacia do Paraná tenha vivenciado dois picos regressivos de terceira ordem, o que pode ter influenciado no processo ontogenético dos braquiópodes (*Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*). Podemos relacionar esse evento transgressivo-regressivo ao Zlichov, evento este já relatado por Sedorko *et al.* (2018a) em estudos icnológicos no sul da Bacia do Paraná.

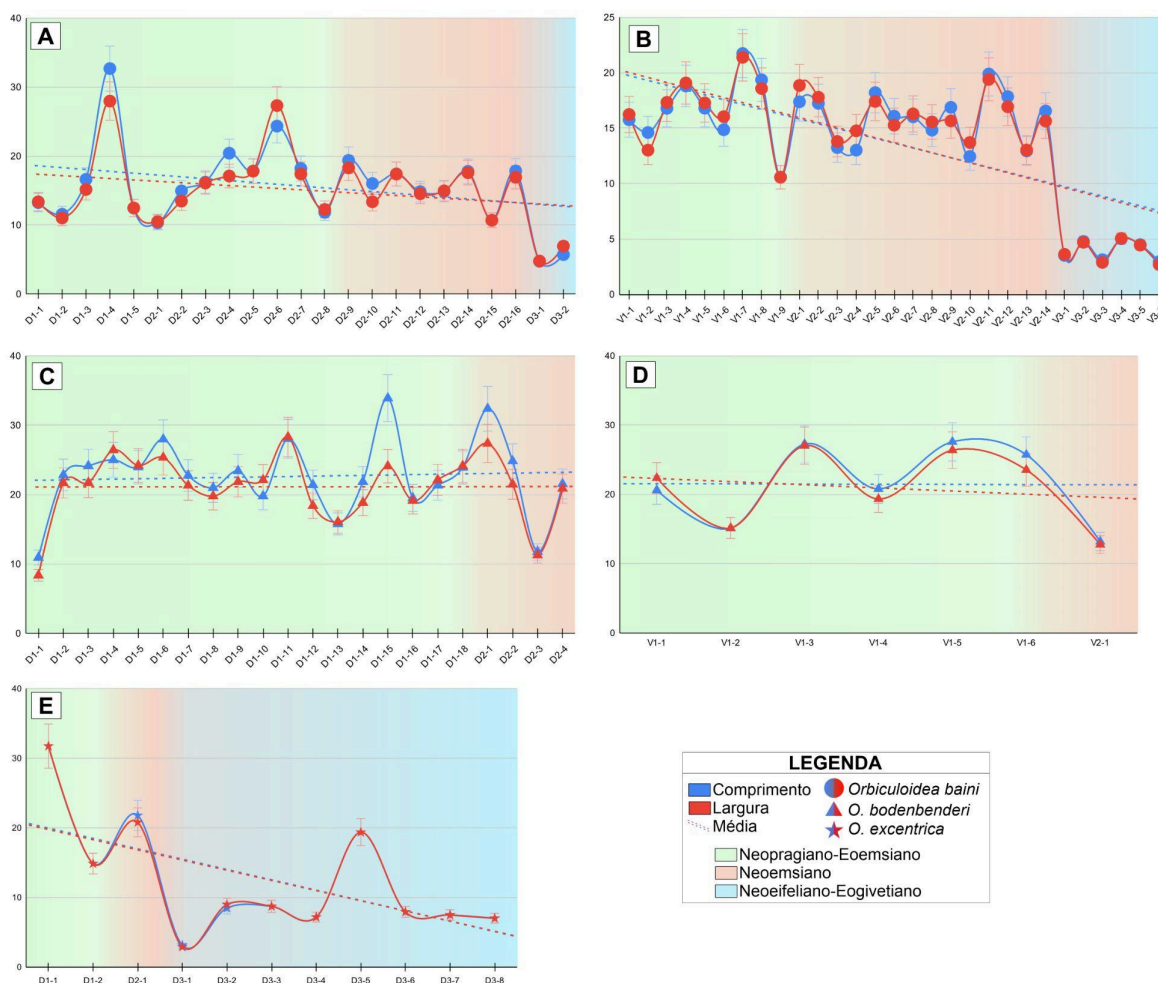


Figura 3: Comprimento e largura dos braquiópodes estudados do Devoniano da Bacia do Paraná. *O. bairni* nas porções dorsais (A) e ventrais (B); *O. bodendenderi* nas porções dorsais (C) e ventrais (D) e a porção dorsal de *O. excentrica* (E) (todas as medidas estão em milímetros).

Considerando apenas o comprimento e largura das valvas, não há diferenças morfológicas entre aqueles do Neopragiano-Eoemiano (T1) para aqueles do Neoemiano (T2). Contudo, avaliando a distribuição das linhas de crescimento notamos que os valores são distintos e significativos entre todos os exemplares do Neoemiano, com $p < 0.05$. Os *Orbiculoidea* (*O. bairni*, *O. bodendenderi* e *O. excentrica*) do Neopragiano-Eoemiano apresentaram linhas de crescimento regularmente espaçadas entre si, já aquelas do Neoemiano tem espaçamentos irregulares entre suas linhas de crescimento. Ou seja, ao longo de todo o Pragiano-Emsiano as mudanças paleoambientais não foram capazes de dizimar as espécies, contudo os padrões de crescimento destes animais foram diretamente influenciados.

Na Bacia do Paraná, o final do Emsiano é marcado por um acentuada e drástica regressão (Vargas *et al.*, 2020) que teria reduzido significativamente os

paleoambientes marinhos, logo os nichos sobreviventes teriam condições distintas daqueles anteriores, com uma limitada disponibilidade de oxigênio e nutrientes. Essa modificação estaria impressa nos distintos padrões de crescimento de *Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*, que apresentaram padrões de crescimentos totalmente distintos quando avaliamos T1 e T2.

Na passagem do Meso-Neoemiano, com o aumento do nível do mar e a anoxia parcial das águas, uma mudança gradual de fauna marinha acontece, relatada na Europa e no oeste dos Estados Unidos, denominada de Evento Daleje (Walliser, 1996). Chulpáč & Kukul (1986) apontam que tentaculites e alguns grupos de trilobitas foram substituídos pelos seus respectivos congêneres durante este contexto transgressivo. Para a Bacia do Paraná, os dados morfométricos (comprimento e largura) entre os *Orbiculoidea* aqui estudados não apontam uma diferença significativa daqueles viventes antes e depois desta crise biótica, Daleje. Reforçando o proposto por Penn-Clarke & Harper (2021) de que a fauna Devoniano da Bacia do Paraná (fauna Malvinoxhosan) permaneceu sem alterações significativas durante todo o Devoniano Inferior, perdendo sua diversidade gradualmente ao longo de todo o Eifeliano, e sendo completamente extinta apenas no Givetiano, com apenas alguns exemplares reliquiares (Bosetti *et al.*, 2011).

A passagem do Emsiano-Eifeliano é marcada por uma subida considerável no nível do mar, registrada tanto em escala global (Walliser, 1996) quando na Bacia do Paraná (Vargas *et al.*, 2020), ocasionando a crise biótica do Choteč. Inicialmente esse evento não teria ocasionado uma extinção propriamente dito, porém, para House (1985, 2002) foi durante essa transgressão global que a crise biótica marinha do Devoniano teria iniciado, gerando diversos estresses nas faunas marinhas de invertebrados. Segundo os dados estatísticos (Anexo 3 e 4) os *Orbiculoidea* (*O. baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) da Bacia do Paraná que viviam durante o Neoemiano (T2) já eram afetados pelas variações eustáticas do nível do mar. Os animais desta faixa temporal possuem padrões de crescimento totalmente descompassados entre eles e as significâncias tornam-se muito mais marcadas quando comparamos com aqueles do Neopragiano-Eoemiano (T1) e do Neoifeliano-Eogivetiano (T3). Esses padrões distintos podem ter sido reflexo de uma modificação na disponibilidade de oxigênio na água, como House (2002) propôs que teria sido o evento Choteč.

Um segundo evento transgressivo de segunda ordem ocorreu no Devoniano da Bacia do Paraná, para Assine (1996), Sedorko *et al.* (2018) e Vargas *et al.* (2020) este evento possui seu ápice no Eogivetiano e seria correlacionável a extinção do Kačák. Segundo Becker *et al.* (2016) o Evento Kačák seria um evento global de terceira ordem, que após uma elevada subida do nível do mar teria ocasionado diversas extinções globais, porém em baixos níveis taxonômicos, gêneros e espécies apenas (Figura 4).

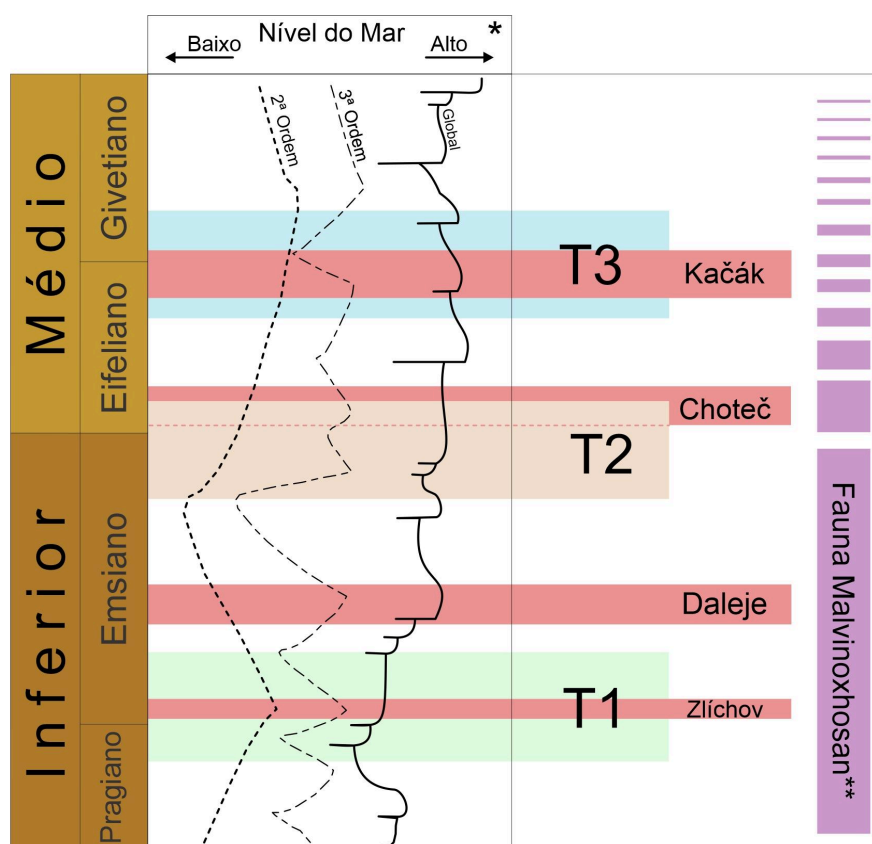


Figura 4: Principais eventos do Devoniano Inferior-Médio, contendo os intervalos estudados Neopragiano-Eoemsiense (T1), Neoemsiense (T2) e Neoeifeliano-Eogivetiano (T3). (*curvas de 2ª e 3ª ordem propostas por Vargas *et al.* (2020) para a Bacia do Paraná e curva global proposta por Walliser (1996); **Distribuição temporal da fauna devoniana segundo Penn-Clarke & Harper, 2021).

Os *Orbiculoidea* (*O. baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) aqui estudados do Neoeifeliano-Eogivetiano (T3) são os que possuem dimensões (comprimento e largura) totalmente discrepantes quando comparados aos demais exemplares do Devoniano (T1 e T2). *Orbiculoidea baini* possui uma média total de 15.665 mm (comprimento) por 15.116 mm (largura) nas valvas dorsais e 13.651 mm (comprimento) por 13.694 mm (largura) nas ventrais. Porém quando consideramos apenas os exemplares do T3 esses valores caem para 5.239 mm (comprimento) por

5.868 mm (largura) nas valvas dorsais e 3.986 mm (comprimento) por 3.903 mm (largura) nas ventrais. As conchas dorsais de *O. excentrica* também registram essa redução morfométrica, deixando uma média total de 12.522 mm (comprimento) por 12.451 mm (largura) e passam a ter 8.666 mm (comprimento) por 8.693 mm (largura). Por fim, avaliando a distribuição das linhas de crescimento dos braquiópodes do Neoeifeliano-Eogivetiano (T3) é possível notar que as significâncias no teste *Dunn* são muito representativas, ultrapassando $p < 0.05$ (Anexo 4).

Anteriormente, Bosetti *et al.* (2011, 2012) e Horodyski *et al.* (2014) relataram uma redução morfológica na fauna de invertebrados do estado do Paraná, correlacionado ao evento transgressivo do Kačák. Após análises de morfometria linear e esclerocronologia podemos inferir que os padrões de crescimentos dos *Orbiculoidea* (*O. baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) do Neoeifeliano-Eogivetiano (T3) são completamente diferentes daqueles encontrados no Neopragiano-Eoemsiano (T1) e Neoemsiano (T2), demonstrando que os animais cresceram num paleoambiente completamente estressante da Bacia do Paraná.

CONCLUSÃO

Durante o Devoniano, a Bacia do Paraná estava suscetíveis apenas às mudanças eustáticas do nível do mar, ela hospeda uma diversa fauna marinha de invertebrados (trilobitas, moluscos, braquiópodes, crinóides, etc.), a chamada fauna Malvinoxhosan. Contudo, o impacto das transgressões-regressões ao longo do Devoniano na fauna de braquiópodes (*Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) não havia sido mensurado de forma sistemática até então.

Os braquiópodes estudados (*Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) não apresentam diferenças morfométricas (comprimento e largura) ao longo do Neopragiano-Eoeifeliano. Porém, quando comparamos com aqueles do Neoeifeliano-Eogivetiano podemos verificar uma redução significativa nas dimensões das valvas. Essa diferença morfométrica pode ser o “Efeito Lilliput”, resultado da transgressão do Neoeifeliano-Eogivetiano, reconhecida mundialmente como crise biótica do Kačák.

Na passagem do Eopragiano-Neoemsiano (T1), os braquiópodes possuía boas condições vitais, os dados morfométricos indicam que neste momento os animais atingiram as mais diversas dimensões. Onde *O. baini* apresentou morfotipos

que variavam (comprimento e largura) de 17.328 mm por 16.013 mm nas valvas dorsais e 16.594 mm por 16.617 mm nas ventrais. Em *O. bodenbenderi* as valvas dorsais são de 22.649 mm por 21.334 mm (comprimento e largura) e ventrais 22.853 mm por 22.300 mm (comprimento e largura). Já *O. excentrica* as valvas dorsais possuem valores médios de 23.310 mm (comprimento) por 23.311 mm (largura).

Os *Orbiculoidea* (*O. baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) do Neoemsiano (T2) conviviam em paleoambientes bastante distintos daqueles viventes no Eopragiano-Neoemsiano (T1). Os dados esclerocronológicos mostram que os animais em T2 possuíam um padrão de crescimento totalmente irregular, o que não foi visto em T1. Esses paleoambientes distintos podem ser correlacionável à crise biótica do Choteč. Por fim, o Evento global Kačák foi identificado a partir do “Efeito Lilliput” nos *Orbiculoidea* (*O. baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) em toda a abrangência da Bacia do Paraná. Corroborando a hipótese anóxica da transgressão do Neoeifeliano-Eogivetiano.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Laboratório de Paleontologia e Estratigrafia, Departamento de Geociências, Universidade de Ponta Grossa, por tornar este artigo possível. Os autores agradecem à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento da bolsa de doutorado de Ribeiro (88887.483986/2020-00). Por fim, a R.P.G agradece à FAPESP (2020/12409-4) pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS

- Ackerly, S. C. (1989). Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and molluscs. *Paleobiology*, 15(2), 147-164.
- Algeo, T. J., Scheckler, S. E., & Maynard, J. B. (2001). Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas, and global climate. In *Plants invade the land: evolutionary and environmental perspectives* (pp. 213-236). Columbia University Press.
- Andrade, S. M., & Camarço, P. E. N. (1978). Projeto Amarinópolis; mapeamento geológico a leste das cidades de Iporá–Amarinópolis. *Goiania: Nuclebras. (Nuclebras unpublished report.)*.
- Assine, M.L., Perinotto, J.A., Fulfaro, V.J., Petri, S., 1998. Progradação deltaica Tibagi no Devoniano médio da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociencias* 28, 125–134.
- Becker, R. T., Königshof, P., & Brett, C. E. (2016). Devonian climate, sea level and evolutionary events: an introduction. *Geological Society, London, Special Publications*, 423(1), 1-10.
- Bergamaschi, S., Pereira, E., 2001. Caracterização de Sequências deposicionais de 3ª ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. *Ciência Técnica-Petróleo* 20, 63–72.
- Bosetti, E.P. Revisão sistemática dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado do Paraná, Brasil. In: CON. BRASILEIRO DE PALEO.,11,Curitiba. Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia, p.73, 1989.
- Bosetti, E.P. Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil. Porto Alegre. 137 f. Tese de Doutorado em Geociências, Ins. de Geo., UFRGSI, Porto Alegre, 2004.
- Bosetti, E. P., Grahn, Y., Horodyski, R. S., Mendlowicz Muller, P., Breuer, P., & Zabini, C. (2011). An earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. *Paläontologische zeitschrift*, 85, 49-65.
- Bosetti, E. P., Grahn, Y., Horodyski, R. S., & Muller, P. M. (2012). The first recorded

- decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences. *Journal of South American Earth sciences*, 37, 228-241.
- Boucot, A. J. (1971). Malvinokaffric Devonian Marine Community Distribution and m Implications for Gondwana. *Anais da Academia Brasileira de Ciência, Supl.*, v. 43, p. 23 - 49.
- Boucot, A. J. (1990). Silurian and pre-Upper Devonian bio-events. In- Kauffman E.G., Walliser O.H. (eds) *Extinction Events in Earth History. Lecture Notes in Earth Sciences*, vol 30. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Blieck, A., Clément, G. & Streel, M. (2010). The biostratigraphical distribution of earliest tetrapods (Late Devonian) – a revised version with comments on biodiversification. In: Vecoli, M., Clément, G. & Meyer-Berthaud, B. (eds) *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere–Geosphere Interface. Geological Society, London, Special Publications*, 339, 129–138,
- Bradshaw, M. A. & McCartan, L. (1991). Palaeoecology and systematics of Early Devonian bivalves from the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica. *Alcheringa* 15(1):1-42.
- Brett, C. E., Baird, G. C., Bartholomew, A. J., DeSantis, M. K., & Ver Straeten, C. A. (2011). Sequence stratigraphy and a revised sea-level curve for the Middle Devonian of eastern North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(1-2), 21-53.
- Buddemeier R. W., Maragos J. E., Knutson D. W. (1974). Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *J Exp Mar Biol Ecol* 14:179–200.
- Buening, N., & Carlson, S. J. (1992). Geochemical investigation of growth in selected Recent articulate brachiopods. *Lethaia*, 25(3), 331-345.
- Chen, B., Ma, X., Mills, B. J., Qie, W., Joachimski, M. M., Shen, S., Whang, C., Xu, H., & Wang, X. (2021). Devonian paleoclimate and its drivers: A reassessment based on a new conodont $\delta^{18}\text{O}$ record from South China. *Earth-Science Reviews*, 222, 103814.
- Chlupáč, I. (1994). Devonian trilobites—evolution and events. *Geobios*, 27(4), 487-505.
- Chlupáč, I. & Kukul, Z. (1986). Reflection of possible global Devonian events in the

- Barrandian area, CSSR. In *Global Bio-Events: A Critical Approach Proceedings of the First International Meeting of the IGCP Project 216: "Global Biological Events in Earth History"* (pp. 169-179). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Corrêa, L. F. A. & Ramos, M. I. F. (2021). Discinoids (Brachiopoda: Lingulata) from the upper Manacapuru Formation (Early Devonian), south border of Amazonas Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 105, 102960.
- Clarke, J.M. (1913). Fósseis devonianos do Paraná. In: Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, Rio de Janeiro, p. 1 - 353.
- Giesen, P. & Berry, C.M. (2013). Reconstruction and growth of the early tree Calamophyton (Pseudosporochneales, Cladoxylopsida) based on exceptionally complete specimens from Lindlar, Germany (Mid-Devonian): organic connection of Calamophyton branches and Duisbergia trunks. *International Journal of Plant Sciences*, 174, 665–686.
- Grahn, Y., Mauller, P. M., Pereira, E., & Loboziak, S. (2010). Palynostratigraphy of the Chapada Group and its significance in the Devonian stratigraphy of the Paraná Basin, south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 29(2), 354-370.
- Grahn, Y., Mauller, P.M., Bergamaschi, S., Bosetti, E.P. (2013). Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, South Brazil): additional data and correlation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 198, 27–44.
- Grahn, Y., Horodyski, R.S., Mendlowicz Mauller, P., Bosetti, E.P., Ghilardi, R.P., Carbonaro, F.A., (2016). A marine connection between Parnaíba and Paraná basins during the Eifelian/ Givetian transition: Review and new data. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19, 357–366.
- Haq, B.U., Schutter, S.R., 2008. A chronology of Paleozoic sea-level changes. *Science* 322, 64–68.
- Hammer, Ø., & Harper, D. A. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 1.
- Havlicek, V., & Röhlich, P. (1987). Devonian and Carboniferous brachiopods from the northern flank of the Murzuq Basin (Libya). *Sborník geologických věd. Paleontologie*, (28), 117-177.

- Hiller, N. (1990). Benthic communities and sedimentary facies in the Lower Witteberg Group, (Devonian, South Africa). *Annals of the South African Museum* 99(7):215-230.
- Horodyski, R. S., Holz, M., Grahn, Y., & Bosetti, E. P. (2014). Remarks on sequence stratigraphy and taphonomy of the Malvinokaffric shelly fauna during the Kačák Event in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin), Brazil. *International Journal of Earth Sciences*, 103, 367-380.
- Horodyski, R. S., Brett, C. E., Sedorko, D., Bosetti, E. P., Scheffler, S. M., Ghilardi, R. P., & Iannuzzi, R. (2019). Storm-related taphofacies and paleoenvironments of Malvinokaffric assemblages from the Lower/Middle Devonian in southwestern Gondwana. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 514, 706-722.
- House, M.R., 1985. Correlation of mid-Palaeozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations. *Nature* 313, 17[^]22.
- House, M. R. (2002). Strength, timing, setting and cause of mid-Palaeozoic extinctions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 181(1-3), 5-25.
- Joachimski, M. M., & Buggisch, W. (2002). Conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. *Geology*, 30(8), 711-714.
- Kiessling, W. 2008. Sampling-standardized expansion and collapse of reef building in the Phanerozoic. *Fossil Record*, 11, 7–18.
- Königshof, P. (2009). Devonian change: case studies in palaeogeography and palaeoecology-an introduction. *Geological Society, London, Special Publications*, 314(1), 1-6.
- Marshall, J. E. A. (2016). Palynological calibration of Devonian events at near-polar palaeolatitudes in the Falkland Islands, South Atlantic. *Geological Society, London, Special Publications*, 423(1), 25-44
- Méndez-Alzola, R., & Sprechmann, P. (1971). Algunas orbiculoideas devónicas de la Precordillera de San Juan, Rep. Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 26(4), 517-525.
- Melo, J. H. G. (1988). The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. In:

- McMillan, N.J.; Embry, A.F. & Glass, D.J. (Eds.). Devonian of the World: Proceedings of the 2nd International Symposium on the Devonian System. Canadian Society of Petroleum Geologists. v. 14, p. 669 - 703.
- Milani, E. J.; Melo, J. H. G.; Souza, P. A.; Fernandes, L. A.; França, A. B. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 15, n. 2, p. 265 - 287, 2007.
- Oosthuizen, R. D. F. (1984). Preliminary catalogue and report on the biostratigraphy and palaeogeographic distribution of the Bokkeveld fauna. *Transactions of the Geological Society of South Africa* 87:125-140
- Penn-Clarke, C. R., Rubidge, B. S., & Jinnah, Z. A. (2018). Two hundred years of palaeontological discovery: review of research on the Early to Middle Devonian Bokkeveld Group (Cape Supergroup) of South Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 137, 157-178.
- Penn-Clarke, C. R. (2019). The Malvinokaffric Realm in the Early-Middle Devonian of South Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 158, 103549.
- Penn-Clarke, C. R., & Harper, D. A. (2021). Early–Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitudes: A case study from southwestern Gondwana. *Bulletin*, 133(3-4), 819-836
- Racheboeuf, P. R., Gourvenec, R., Deynoux, M., & Brice, D. (2004). The Devonian of the Hodh area (Islamic Republic of Mauritania): paleontology and stratigraphy. *Journal of Paleontology*, 78(1), 98-110.
- Ramos, A. N. Aspecto paleo-estruturais da Bacia do Paraná e sua influência na sedimentação. *Boletim Técnico da Petrobrás*, v. 13, n. 3, p. 85 - 93, 1970.
- Ribeiro, V. R., & Ghilardi, R. P. (2023). Macroevolution and adaptive processes of the Leptocoeliidae family (Brachiopoda) throughout the Silurian and Devonian. *Terr@ Plural*, 17, 1-16.
- Rudwick, M. J. (1959). The growth and form of brachiopod shells. *Geological Magazine*, 96(1), 1-24.
- Sedorko, D.; Bosetti, E. P.; Ghilardi, R. P. Myszynski-Júnior, L. J.; Silva, R. C.; Scheffler, S. M. (2018). Paleoenvironments of a regressive Devonian section from Paraná Basin (Mato Grosso do Sul state) by integration of iconologia, taphonomic and sedimentologic analyses. *Brazilian Journal of Geology*. 48 (4), 805 - 820.
- Sedorko, D., Netto, R. G., & Horodyski, R. S. (2019). Tracking Silurian-Devonian

- events and paleobathymetric curves by ichnologic and taphonomic analyzes in the southwestern Gondwana. *Global and Planetary Change*, 179, 43-56.
- Sedorko, D., Netto, R. G., Scheffler, S. M., Horodyski, R. S., Bosetti, E. P., Ghilardi, R. P., Mauller, P. M., Vargas, M. R., Videira-Santos, R., Rafael Costa da Silva & Myzynski-Junior, L. (2021). Paleoecologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. *Journal of South American Earth Sciences*, 109, 103200.
- Stone, P. (2012). Devonian and Permian fossils from the Falkland Islands in the biostratigraphy collection of the British Geological Survey.
- Uriz, N.J., Cingolani, C.A., Basei, M.A.S., Blanco, G., Abre, P., Portillo, N.S., Siccardi, A., (2016). Provenance and paleogeography of the Devonian Durazno Group, southern Parana Basin in Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences* 66, 248–267.
- Vargas, M. R., da Silveira, A. S., Bressane, A., D'Avila, R. S. F., Faccion, J. E., & Paim, P. S. G. (2020). The Devonian of the Paraná Basin, Brazil: sequence stratigraphy, paleogeography, and SW Gondwana interregional correlations. *Sedimentary Geology*, 408, 105768.
- Walliser, O. H. (1996). Global events in the Devonian and Carboniferous. In *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic: Results of the International Interdisciplinary Cooperation in the IGCP-Project 216 "Global Biological Events in Earth History"* (pp. 225-250). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Webers, G. F., Glenister, B., Pojeta, J., & Young, G. (1992). Devonian fossils from the Ellsworth Mountains, West Antarctica. *Geological Society of America Memoir* 170:269-278
- Zar, J. H. (2010). 'Biostatistical Analysis.' (Prentice Hall: Upper Saddle River, NJ, USA.

CAPÍTULO III

Linear morphometry and sclerochronology as paleoclimatic tools through Middle Devonian Kačák Event (Paraná Basin, Brazil)

Victor Rodrigues Ribeiro*

Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033360, Bauru, São Paulo, Brasil. <https://orcid.org/0000-0002-6290-5599>. victor18lapalma@gmail.com

Rodrigo Scalise Horodyski

Laboratório de História da Vida e da Terra, Museu de História Geológica do Rio Grande do Sul, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Av. Unisinos, 950 - Cristo Rei, São Leopoldo - RS, 93022-750, Brasil, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brazil. <https://orcid.org/0000-0001-7195-2170>. rhododyski@unisinos.br.

Felipe Nascimento Sousa

Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033360, Bauru, São Paulo, Brazil. <https://orcid.org/0000-0002-9801-0324>. fn.sousa@unesp.br

Jeanninny Carla Comniskey

Laboratório de Paleontologia e Estratigrafia, Departamento de Geociências, Universidade de Ponta Grossa. Av. General Carlos Cavalcanti - Uvaranas, 84030-000, Ponta Grossa, Paraná, Brazil. <https://orcid.org/0000-0001-9024-3740>. comniskey@gmail.com

Renato Pirani Ghilardi

Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033360, Bauru, São Paulo, Brazil. <https://orcid.org/0000-0003-0410-8011>. renato.ghilardi@unesp.br

*Corresponding author

ABSTRACT

The Devonian was a geological period marked by many climatic, geological and biological changes on a global scale. The Kačák Event is one of them, and it was the result of anoxia generated by a major marine transgression that began in the late Eifelian and lasted through the Givetian. In the Paraná Basin, this event had already been recognized, based on the Lilliput Effect, but without any morphometric or statistical data to infer this. Thus, we applied morphometric analysis (height and width) of brachiopods from different localities in the Paraná Basin. It was possible to verify a reduction of 67,93% (height) and 70,30% (width) in the dorsal valves, 74,59% (height) and 73,96% (width) in the ventral valves of *Orbiculoidea baini*. In *Orbiculoidea excentrica* the reduction is about 62,10% (height) and 61,57% (width) in dorsal valves, and 87,80% (height) and 87,70% (width) in the ventral valves. However, relictual benthic invertebrates that surpassed the Eifelian-Givetian transition inhabited altered paleoenvironmental conditions after the biotic crisis. The brachiopods found in the north of the basin had a growth pattern distinct from those in the south. This may be related to the stressed conditions at the edge of the basin associated with the entry of warm waters from the Parnaíba Basin.

Key-words: *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea excentrica*, southwest Gondwana, Eifelian-Givetian boundary, Lilliput Effect.

INTRODUCTION

The Devonian period was considerably hot with constant climate changes, which strongly impacted the marine macroinvertebrate fauna (Chlupáč, 1994; Boucot, 1990; Königshof, 2009; Becker *et al.*, 2016). In the inland seas of Gondwana (Africa, Antarctica, Arabian Peninsula, India and South America), the Silurian-Devonian boundary is recognized by several small extinctions, but some Silurian brachiopods were able to overcome this paleoclimatic barrier (Chlupáč, 1994; Boucot, 1990; Ribeiro & Ghilardi, 2023). With the rise of temperatures on a global scale throughout the Devonian, large regressive-transgressive events occurred in the epicontinental seas, leading to the extinction of several taxa (House, 1996; Königshof, 2009; Ribeiro & Ghilardi, 2023). The Kačák Event is one of the most significant global events that occurred in the Eifelian-Givetian transition (Boucot, 1990; Penn-Clarke *et al.*, 2018; Penn-Clarke, 2019).

This Event was a result of a marine transgression on a global scale, which in the epicontinental seas of Gondwana enabled faunal migration between sedimentary basins (Clarke, 1913; Melo, 1988; House, 1996; Grahn *et al.*, 2016; Dowding & Ebach, 2019). The Kačák Event can be recognized in Australia, Bolivia, China, Czech Republic, England, France, Morocco, western part of the United States, Scotland, Spain, Malvinas Islands (House, 1996; Barnes *et al.*, 1996; Marshall, 2016). In Brazil, the Kačák Event can be identified by the Lilliput Effect, fauna size reduction, in the southern portion of the Paraná Basin (Bosetti *et al.*, 2011; 2012; Comniskey *et al.*, 2016). In the Paraná Basin the event was the result of a relative sea level rise and generalized black shale deposition caused by the Middle Devonian Kačák Event (Horodyski *et al.*, 2014; Sedorko *et al.*, 2019).

Some families of brachiopods were able to break the Silurian-Devonian paleoclimatic barrier, such as some taxa in the Family Discinidae Gray, 1840. *Acrosaccus* Willard, 1928, *Chynithele* Havlicek & Vaněk, 1996, *Gigadiscina* Mergl & Massa, 2005, *Oehlertella* Hall & Clarke, 1890, *Opatrilkiella* Mergl, 2001, *Orbiculoidea* d'Orbigny, 1847, *Rugadiscina* Mergl, 2006, and *Schizotreta* Kutorga, 1848 were recurrent in the seas of Gondwana during the Devonian. The genus *Orbiculoidea* had an extremely cosmopolitan behavior, species of this genus can be found in rocks of Antarctica (Bradshaw & McCartan, 1991; Webers *et al.*, 1992), Bolivia (Melo, 1988), Brazil (Melo, 1988; Bosetti *et al.*, 2011, Corrêa & Ramos, 2021), Libya (Havlicek & Rohlich, 1987), Malvinas Islands (Stone, 2012), Mauritania, South Africa (Oosthuizen, 1984; Hiller, 1990) and Uruguay (Melo, 1988).

Considering the extinctions during the Devonian and the difficulty to recognize them in the interior basins of Gondwana, this paper aims to identify the Kačák Event in different

locations in the Paraná Basin (northwest and south areas). This will be carried out using linear morphometry, comparing the dimensions (height x width) of brachiopods (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*) before and after the Eifelian-Givetian boundary. Additionally, the fossils were subjected to sclerochronological analysis, in order to certify whether the animals went through similar ontogenetic processes between them after the Kačák biocrises.

Geological Background

The Paraná Basin is one of the largest intracratonic basins in Gondwana, occupying an area of approximately 1.500.000 km² in South America (Figure 1A). In Brazil, this basin outcrops in the states of Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, São Paulo, Paraná, Minas Gerais, Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Milani *et al.*, 2007). However, during the Devonian, due to different values of crustal subsidence two depocenters were formed, one in the south (with outcrops in Paraná state) and another in the north (with outcross in Goiás, Mato Grosso and Mato Grosso do Sul states) (Ramos, 1970).

In the south, the Devonian rocks are organized in the Paraná Group (Furnas, Ponta Grossa and São Domingos Formations) while in the northern region the rocks are in the Chapada Group (Units 1, 2, 3 and 4) from the base to the top (Andrade & Camarço, 1978; Assine *et al.*, 1998; Melo, 1988; Bergamaschi & Pereira, 2001; Vargas *et al.*, 2020; Sedorko *et al.*, 2021). However, brachiopod fossils are found only in the Ponta Grossa, São Domingos Formations, additionally to Units 2 and 4 in the Chapada Group (e.g. Clarke, 1913; Boucot, 1971; Bosetti, 1989, 2004; Horodyski, 2014; Sedorko *et al.*, 2018; Penn-Clarke *et al.*, 2018). The Ponta Grossa Formation has a Pragian-Emsian age and is chronocorrelated to Unit 2, while the São Domingo Formation is coeval to Unit 4 from the Emsian-Frasnian (Grahm *et al.*, 2010, 2013, 2016). In the Goiás and Paraná states the Kačák Event was registered by Grahm *et al.*, (2016) and Horodyski *et al.*, (2014) in latest Eifelian earliest Givetian in age.

MATERIAL AND METHODS

Study area

The fossils studied here were collected in different areas of the Paraná Basin, in the states of Goiás (around the Caiapônia municipalitie), Mato Grosso (Chapada dos Guimarães and Rondonópolis municipalities) and in Paraná (Ponta Grossa, Jaguariaíva and Tibagi municipalities). The samples from the states of Mato Grosso and Goiás are deposited in the Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados at Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, UNESP - Bauru, São Paulo State, Brazil and the samples from the Paraná

state are stored the Laboratório de Paleontologia e Estratigrafia, Departamento de Geociências, Universidade de Ponta Grossa, UEPG - Ponta Grossa, Paraná State, Brazil.

In the laboratory, the excess sediment was removed from the fossils, maintaining their physical integrity. The degree of preservation (fragmentation, compaction, abrasion, dissolution, etc.) was considered, discarding those that were deteriorated or those with any taphonomic alteration. The brachiopods from the state of Goiás were collected in Unit 4 of the Chapada group, while those from Mato Grosso were found in Unit 2. Finally, the fossils from Paraná come from the Ponta Grossa and São Domingos formations (Figure 1B).

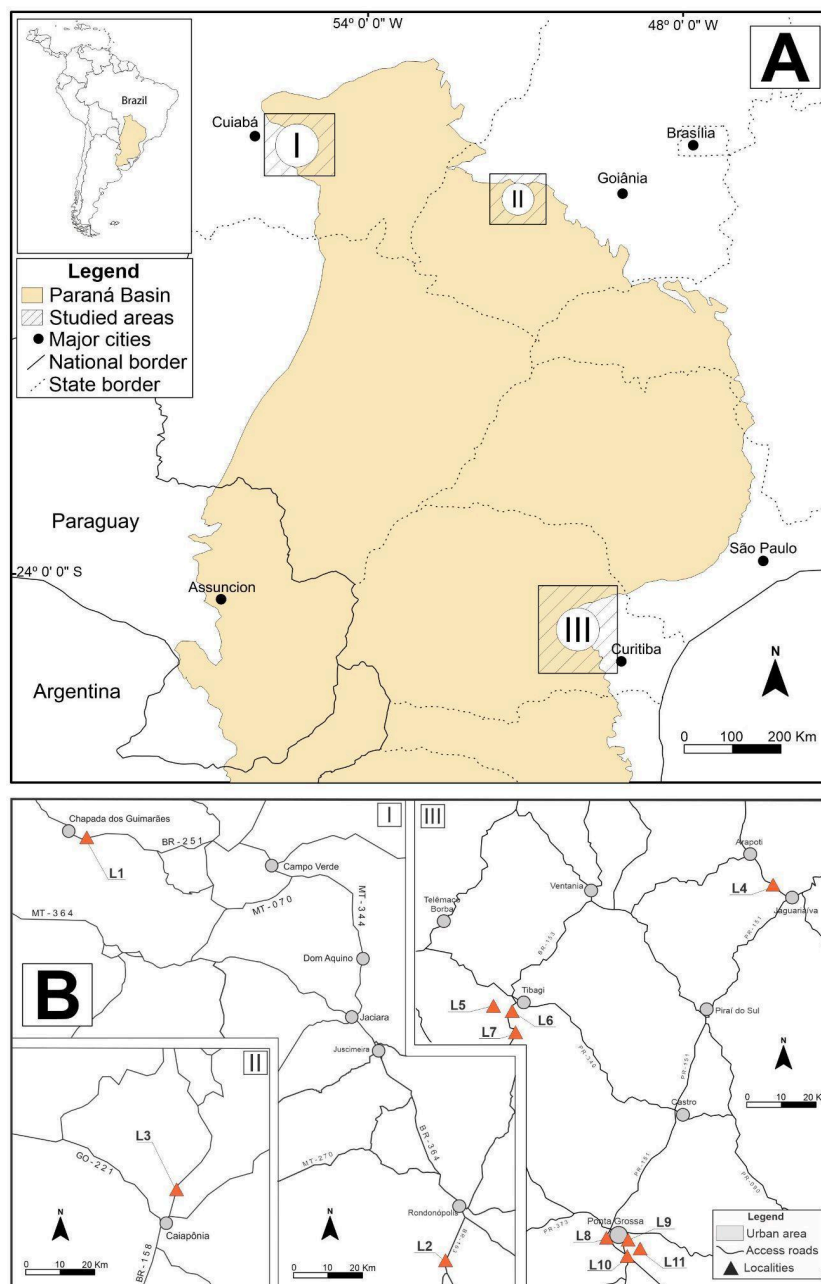


Figure 1: Coverage area of the Paraná Basin (A) with the locations where the brachiopods (*Orbiculoidea* sp.) were collected in the states of Mato Grosso, Goiás and Paraná (B).

The measurements were made in the CorelDRAW 2021 program (64-bit) on the millimeter scale, considering up to the third decimal number. Statistics were done using the PAST v4.11 software (Paleontological Statistics), which performs univariate and multivariate statistical conferences, curve fitting, time series analysis, data plotting and simple phylogenetic analysis (Hammer & Harper, 2001).

Statistical analysis

The dorsal and ventral valves of *Orbiculoidea baini* and *O. excentrica* were individualized and their dimensions, height and width, were taken. For measurements of growth lines, the apex of the valves was defined as point zero (0), where the measurements begin. Three transects were defined to evaluate the distances of the lines, the first transect leaves the zero point and goes towards the anterior region of the valves, parallel to the midplane of the valves ('a'). The other two transects ('b' and 'c') also leave the apex of the valves and go in a marginal direction, making an angle of 30° to the right and left of transect 'a' (Figure 2). Finally, the average values of transects 'b' and 'c' were used in statistical analyses.

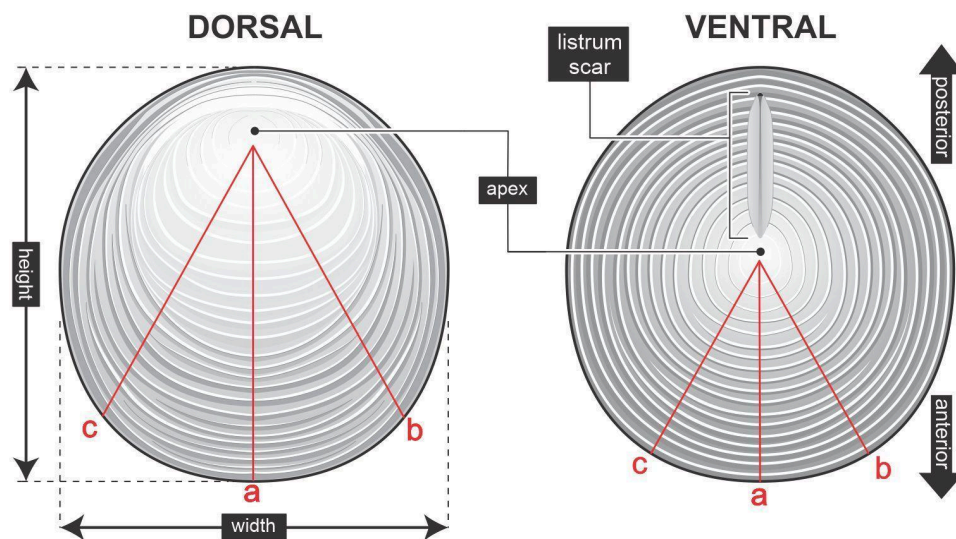


Figure 2: Morphology of a hypothetical brachiopod (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*) with the three measured transects ('a', 'b' and 'c').

All data were initially tested for normality and homogeneity by the Shapiro-Wilk and Levene tests, respectively. After that, the brachiopods were subjected to two statistical tests, the first comparing the sizes (height and width) of the valves before and after the Eifelian-Givetian boundary (Table 1 in the Supplementary data to check all the fossils site,

measurements and geological units). The second test was carried out to verify if the growth pattern of *Orbiculoidea* (*O. baini* and *O. excentrica*) is the same among all samples after the Kačák crisis (Table 2 in the Supplementary data to see the measurements of the distances from the growth lines to the apex of the studied valve). Both comparisons (dimensions of the valve and growth lines distances) were done using the Kruskal-Wallis test ($\alpha = 0.05$) to see if there is a relevant statistical difference, followed by the Dunn test ($\alpha = 0.05$) to identify which valves are distinct from each other (Zar, 2010).

RESULTS

In total, 27 valves of *Orbiculoidea* (13 *O. baini* and 14 *O. excentrica*) were used for morphometric comparisons (height and width), 16 dorsal valves and 11 ventral (Figure 3). Taphonomic events could have modified the morphology of the valves, however statistical data show that the values become significantly different only when we consider the places where the animals were collected. Thus, we can infer that morphological distinctions are more associated with the geographic layout than with taphonomic events.

In *Orbiculoidea baini*, the valves from before Kačák have average dimensions ranging from 15,836mm by 16,662mm in the dorsal valves and an average of 16,361mm in height by 15,766mm in width in the ventral valves. The valves collected in the rocks after the Kačák crisis have average values of height of 5,078mm and width of 4,947mm in the dorsal valves and height of 4,156mm and width of 4,105mm in the ventral valves. For *Orbiculoidea excentrica*, the average of dorsal valves is 22,976mm (height) and 23,225mm (width); and 25,725mm (height) and 23,536mm for those before the Kačák. On the other hand, the dimensions goes to 8,707mm by 8,924mm in the dorsal valves and an average of 3,137mm in height by 2,893mm in width in the ventral valves after the Kačák event (Table 1).

Table 1: Valves Dimensions (height and width) from before and after Kačák (all measurements in millimeters).

| | <i>Orbiculoidea baini</i> | | | | <i>Orbiculoidea excentrica</i> | | | |
|-------------------|---------------------------|--------|---------------|--------|--------------------------------|--------|---------------|--------|
| | Dorsal valve | | Ventral valve | | Dorsal valve | | Ventral valve | |
| | Height | Width | Height | Width | Height | Width | Height | Width |
| Pre-Kačák | 15,836 | 16,662 | 16,361 | 15,766 | 22,976 | 23,225 | 25,725 | 23,536 |
| Post-Kačák | 5,078 | 4,947 | 4,156 | 4,105 | 8,707 | 8,924 | 3,137 | 2,893 |

The statistical results of shell dimensions, height and width, show different patterns. In *Orbiculoidea baini*, the dimensions are significant just between the dorsal valves with $H = 16.84$ and $p = 0.0318$, considering the brachial valves the test does not show a significant

difference. On the other hand, comparing the brachial sizes of *Orbiculoidea excentrica* the $H = 22.80$ and $p = 0.01886$, and between the ventral valves the test does not show a significant difference (Table 3 in the Supplementary data with the statistics results).

The second statistical analysis, to verify the growth pattern of *Orbiculoidea* (*O. baini* and *O. excentrica*) after the Kačák crisis, showed significant values in the Kruskal-Wallis test, both for the dorsal and ventral valves. There was a statistical difference between the fossils collected in the north and south of the Paraná Basin ($p < 0,000$), and when we observe the values between brachiopods from the same locality there are no significant values between them, in all transects measured (Table 4 in the Supplementary data with the statistics results).

DISCUSSION

Throughout the Devonian, several biological, geological and paleoclimatic events occurred around the world, which impacted the most diverse marine faunas (Kieessling, 2008; Blicek *et al.*, 2010; Giesen & Berry, 2013). Third-order events, such as Daleje, Choteč, Kačák, Condroz and Annulata, can be recognized in the fossil record from several localities in the United States, Europe, Brazil, Bolivia and China. These events have a global impact and are associated with climate warming, eustatic oscillations and anoxia of marine waters, which could have led several marine taxa to extinction (Becker *et al.*, 2016). However, when we consider these events in southwest Gondwana, they are recognized in Malvinas Island, Bolivia and in Brazil.

In Malvinas Island, the Kačák event was identified by an assemblage of spores associated with black shales (Marshall, 2016). Additionally, goniatites and spores from Bolivia make it possible to identify this same event in the Los Monos Formation (Troth *et al.*, 2011). In Brazil, the Kačák event was recognized by ichnological (Sedorko *et al.*, 2019), taphonomic (Horodyski *et al.*, 2014) and palynological inferences (Grahm *et al.*, 2016).

Marshall (2016) proposes that eustatic events during the Devonian led to two major transgressions in southwestern Gondwana. The first of them dated from the early Pragian to late Emsian, correlatable to the Choteč Event in Europe, and the second transgression in the Eifelian-Givetian transition, the Kačák event, which led to the extinction of the fauna of the Malvinoxhosan Realm (Penn-Clarke & Harper, 2021).

The Kačák Event was a result of a global sea level rise, which led to the deposition of dark shales on continental platforms. Biological changes are mainly evident in pelagic faunas, such as goniatite cephalopods, conodonts and dacroconarids (Barnes *et al.*, 1996; House, 1996; Becker and House, 2000; DeSantis & Brett, 2011). For Penn-Clarke and Harper (2021,

2023), the brachiopod fauna of southwest Gondwana (Malvinohosan Realm) gradually collapsed throughout the Eifelian transgression, and became completely extinct at the end of the Givetian. This can be illustrated by the occurrences of taxa originating from warm areas in polar areas, such as *Tropidoleptus carinatus* during the South African Givetian (Penn-Clarke, 2019) and the presence of conodonts in the Amazon basin (Brazil) during the Upper Devonian (Hünicken *et al.*, 1988).

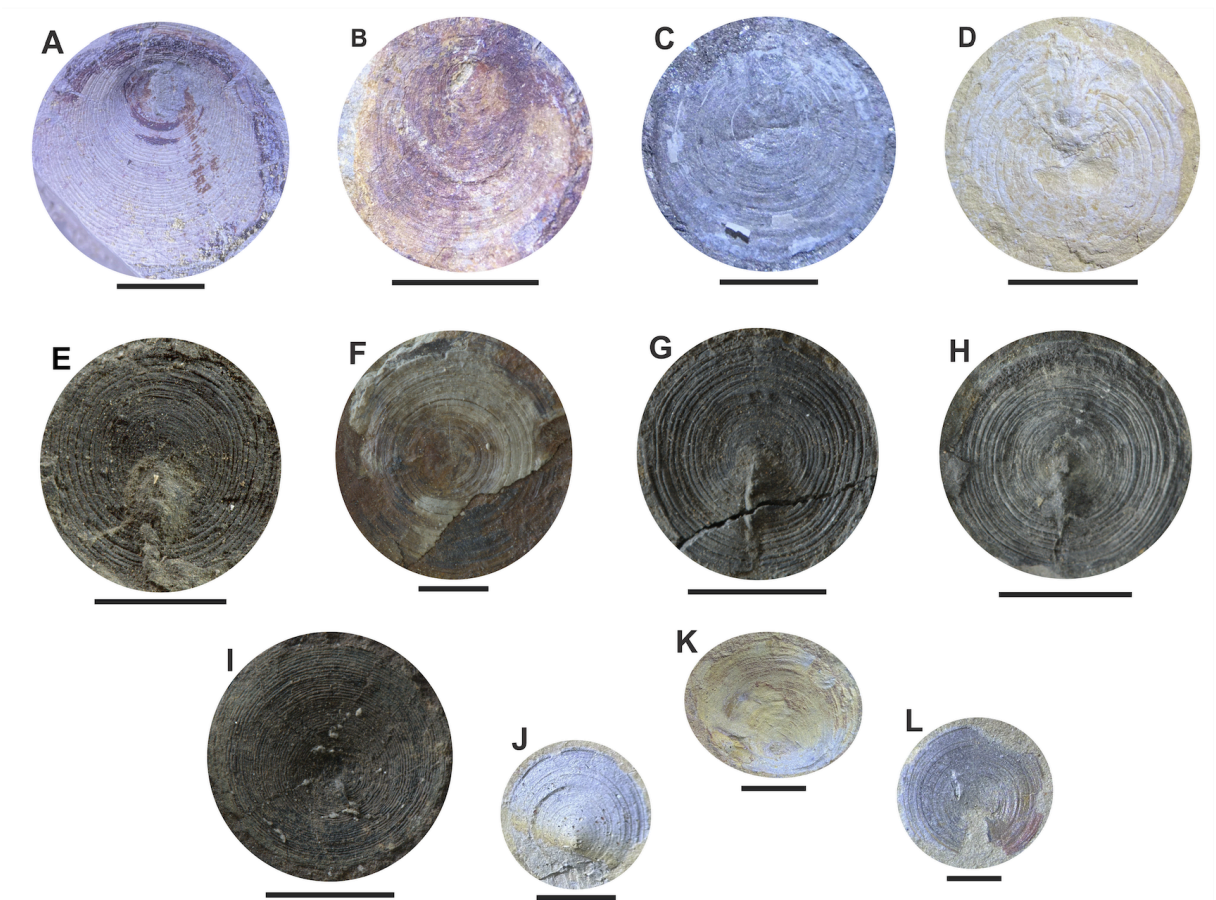


Figure 3: Some of the brachiopods studied in this paper. *Orbiculoidea excentrica* from Unit 2 (A: CCLP-1369, scale bar 5mm) and Unit 4 (B: CCLP-905, scale bar 5mm); *O. bairni* from Unit 4 (C: CCLP-886, scale bar 1mm), Unit 2 (D: CCLP-1352.A, scale bar 5mm), São Domingos Formation (E: MPI-5291, scale bar 10mm; G: MPI-5289, scale bar 10mm; J: MPI-6053, scale bar 2,5mm; K: MPI-6058.A, scale bar 2,5mm; L: MPI-3672.B, scale bar 1,25mm) and Ponta Grossa Formation (F: MPI-5688.F10, scale bar 5mm; H: MPI-6041, scale bar 10mm; I: MPI-13667, scale bar 10mm).

The brachiopod valves are the result of animal/environment interaction and when subjected to physicochemical changes they tend to preserve these variations in their carapaces. When preserved, growth lines can indicate changes in the paleoenvironment, which can be caused by salinity variations, toxicity in the environment, nutrient availability and global climatic change (Rudwick, 1959; Buddemeier *et al.*, 1974). During the ontogenetic process of *Orbiculoidea*, due to the holoperipheral shape of their valve, there are small

deformations in the distributary pattern of the growth lines. Enabling the identification of physical-chemical oscillations to which these animals were subjected in the past (Ackerly, 1989; Buening & Carlson, 1992).

Under pre-Kačák conditions, when there are no paleoenvironmental interruptions, *Orbiculoidea* (*O. baini* and *O. excentrica*) is considerably wide, ranging from 10mm to 29mm (Comniskey & Bosetti, 2017). The fossils collected in the Devonian strata before the Kačák biotic crisis have dimensions like this in studied localities, in the south and north of the Paraná Basin. However, brachiopods from the post-crisis context have different dimensions. In *Orbiculoidea baini* there is a reduction of 67,93% (height) and 70,30% (width) in the dorsal valves and in the ventral valves, the values are 74,59% (height) and 73,96% (width). Considering *Orbiculoidea excentrica*, the values follow the same pattern, in the dorsal valves reductions of 62,10% (height) and 61,57% (width) were diagnosed, while in the ventral valves the values are 87,80% (height) and 87,70% (width) (Figure 4).

After the Kačák Event, a relictual fauna (conulariids, brachiopods, bivalves and trilobites) takes over the south of the Paraná Basin. This fauna has low diversity and tends to survive through paleoenvironmental disturbances, presenting subnormal morphotypes (Bosetti *et al.*, 2011). However, the Eifelian transgression also affected the brachiopod fauna (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*) in the northern portion of the basin, in the states of Goiás and Mato Grosso. Statistical data indicate a significant reduction between the analyzed morphotypes, with a high significance in the Kruskal-Wallis for test $p = 0.0318$ (ventral valves of *Orbiculoidea baini*) and $p = 0,01886$ (dorsal valves of *Orbiculoidea excentrica*).

The surviving specimens from the Kačák biological crisis, both in the southern and northern regions of the Paraná Basin, have significantly lower measurements, both in the dorsal (5,078mm x 4,947mm) and in the ventral valves (4,156mm x 4,105mm) in *Orbiculoidea baini* and (8,707mm x 8,924mm) and in the ventral valves (3,137mm x 2,893mm) in *Orbiculoidea excentrica*. However, when checking the distribution of their growth lines, we can infer that these animals have completely different patterns.

The brachiopods (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*) that lived in the south of the basin (state of Paraná) have constant and uninterrupted growth patterns, however, when compared to those that inhabited the north of the basin (state of Goiás), the patterns are completely different. The distances of the lines of the animals that were living in the north of the basin were also constant, but they followed a different pattern from those living in the south. The significance values between them, according to the Kruskal-Wallis test, are high, with $p = 0.0000$ in all transects (a, b and c) analyzed in both valves (dorsal and ventral).

Carbonaro and Ghilardi (2016) had already reported a faunal reduction in the northern region of the Paraná Basin caused by the Kačák biotic crisis, but now it is possible to verify that this faunal reduction occurred in different ways across the basin. These disparities may be associated with paleo-latitudes, the state of Goiás was subject to basin edge conditions, while in Paraná deeper marine environments dominated, which may have impacted the growth pattern of brachiopods in different ways (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*).

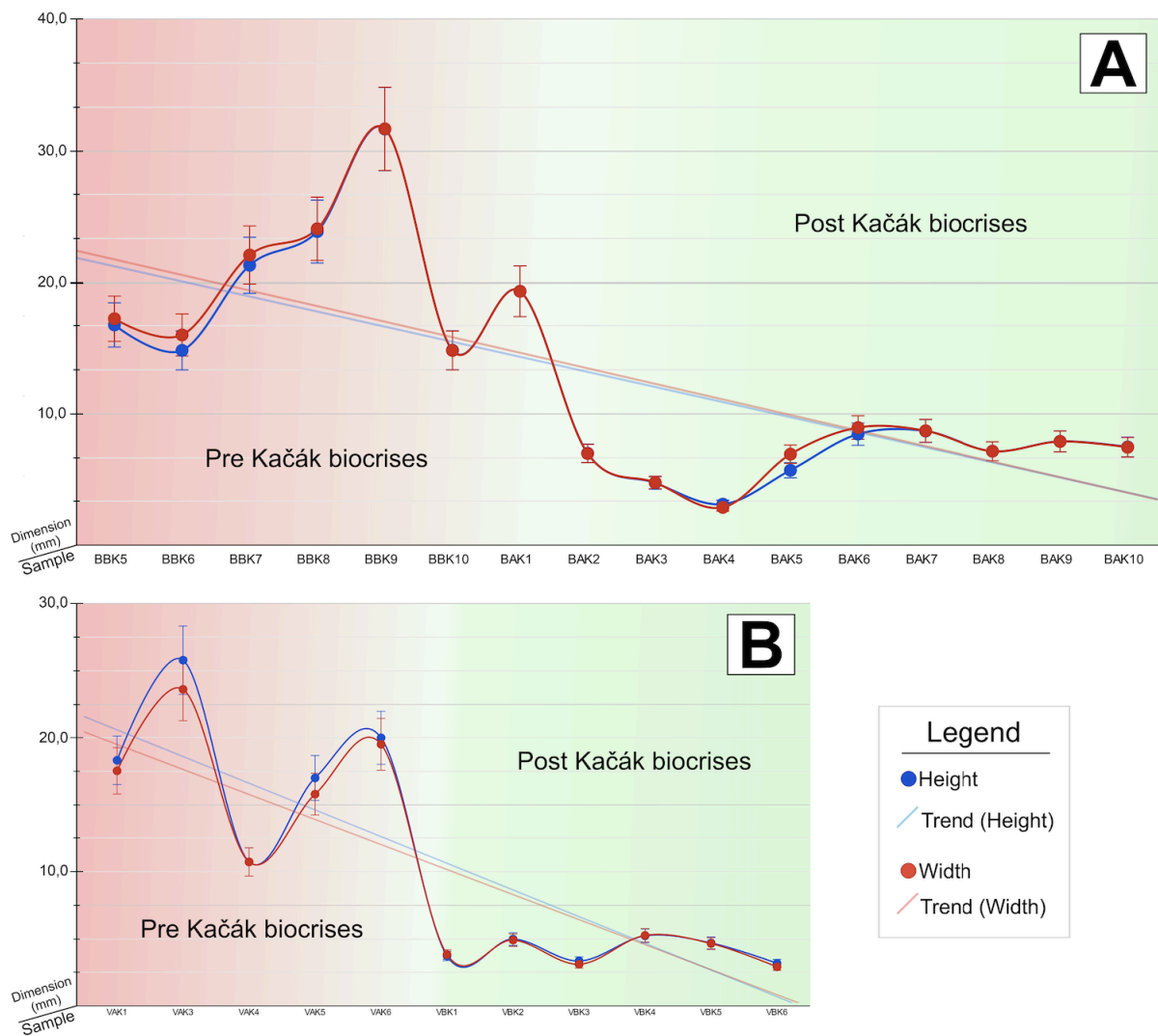


Figure 4: Graph containing the dimensions (height and width) of the dorsal (A) and ventral (B) valves of brachiopods (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*) before and after the Kačák biotic crisis.

CONCLUSION

Several climate changes occurred on a global scale throughout the Devonian period. These changes are difficult to recognize in southwest Gondwana, especially in the interior

basins, such as the Paraná Basin, in Brazil. The Kačák biotic crisis, one of the most important events in the Eifelian-Givetian boundary, is identified by the absence of brachiopods typical of the Malvinoxhosan Kingdom. After morphometric analysis on brachiopods (*Orbiculoidea baini* and *O. excentrica*) typical of the interior seas of Gondwana, it was possible to verify a reduction of 67,93% (height) and 70,30% (width) in the dorsal valves and in the ventral valves, the values are 74,59% (height) and 73,96% (width) in *Orbiculoidea baini*. Additionally, in *Orbiculoidea excentrica* the dorsal valve reduction is about 62,10% (height) and 61,57% (width), while in the ventral valves the values are 87,80% (height) and 87,70% (width). However, those animals that survived the maximum transgression of the Kačák, which caused great anoxia in the inland seas, did not encounter the same paleoenvironmental conditions throughout the Paraná Basin. Those that occupied the deep regions of the basin, in the state of Paraná, had different growth conditions when compared to those at the edge of the basin, in the states of Goiás and Mato Grosso. Furthermore, this biotic stress may be related to the incursion of equatorial waters from the basins north of Gondwana, the Parnaíba and Amazon Basins. Thereby the Eifelian-Givetian biotic crisis affected the brachiopod fauna in different ways throughout the Paraná Basin.

ACKNOWLEDGMENT

The authors thank the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES) of Brazil for funding Ribeiro 's (88887.483986/2020-00) and Sousa's (88887.485579/2020-00) doctoral scholarship. R.P.G thanks FAPESP (2020/12409-4) for financial support. We also thank the Laboratório de Paleontologia e Estratigrafia, Departamento de Geociências, Universidade de Ponta Grossa for making the fossils studied here available.

CRedit authorship contribution statement Victor Rodrigues Ribeiro: Writing – original draft, Methodology, Investigation, Conceptualization. Rodrigo Scalise Horodyski: Writing – review & editing. Felipe Nascimento Sousa: Writing – review & editing. Jeanninny Carla Comniskey: Data curation. Renato Pirani Ghilardi: Writing – review & editing, Project administration, Funding acquisition.

REFERENCES

- Ackerly, S. C. (1989). Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and molluscs. *Paleobiology*, 15(2), 147-164.
- Andrade, S. M., & Camarço, P. E. N. (1978). Projeto Amarinópolis; mapeamento geológico a leste das cidades de Iporá–Amarinópolis. *Goiania: Nuclebras. (Nuclebras unpublished report.)*.
- Assine, M.L., Perinotto, J.A., Fulfaro, V.J., Petri, S., 1998. Progradação deltaica Tibagi no Devoniano médio da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências* 28, 125–134.
- Barnes, C. R., Hallam, A., Kaljo, D., Kauffman, E. G., & Walliser, O. H. (1996). Global event stratigraphy. *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic: Results of the International Interdisciplinary Cooperation in the IGCP-Project 216 “Global Biological Events in Earth History”*, 319-333.
- Becker, R. T., Königshof, P., & Brett, C. E. (2016). Devonian climate, sea level and evolutionary events: an introduction. *Geological Society, London, Special Publications*, 423(1), 1-10.
- Becker, R.T., House, M.R., (2000). Devonian ammonoid zones and their correlation with established series and stage boundaries. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 220, 113–151.
- Bergamaschi, S., Pereira, E., 2001. Caracterização de Sequências deposicionais de 3ª ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. *Ciência Técnica-Petróleo* 20, 63–72.
- Bosetti, E.P. Revisão sistemática dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado do Paraná, Brasil. In: CON. BRASILEIRO DE PALEO.,11,Curitiba. Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia, p.73, 1989.
- Bosetti, E.P. Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil. Porto Alegre. 137 f. Tese de Doutorado em Geociências, Ins. de Geo., UFRGS, Porto Alegre, 2004.
- Bosetti, E. P., Grahn, Y., Horodyski, R. S., Mendlowicz Mauller, P., Breuer, P., & Zabini, C. (2011). An earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. *Paläontologische Zeitschrift*, 85, 49-65.
- Bosetti, E. P., Grahn, Y., Horodyski, R. S., & Mauller, P. M. (2012). The first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences. *Journal of South American Earth Sciences*, 37, 228-241.
- Boucot, A. J. (1971). Malvinokaffric Devonian Marine Community Distribution and Implications for Gondwana. *Anais da Academia Brasileira de Ciência*, Supl., v. 43, p. 23 - 49.
- Boucot, A. J. (1990). Silurian and pre-Upper Devonian bio-events. In- Kauffman E.G., Walliser O.H. (eds) *Extinction Events in Earth History. Lecture Notes in Earth Sciences*, vol 30. Springer, Berlin, Heidelberg.

- Blieck, A., Clément, G. & Streef, M. 2010. The biostratigraphical distribution of earliest tetrapods (Late Devonian) – a revised version with comments on biodiversification. In: Vecoli, M., Clément, G. & Meyer-Berthaud, B. (eds) *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere–Geosphere Interface*. Geological Society, London, Special Publications, 339, 129–138.
- Bradshaw, M. A. & McCartan, L. (1991). Palaeoecology and systematics of Early Devonian bivalves from the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica. *Alcheringa* 15(1):1-42.
- Buddemeier R. W., Maragos J. E., Knutson D. W. Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *J Exp Mar Biol Ecol* 14:179–200. 1974.
- Buening, N., & Carlson, S. J. (1992). Geochemical investigation of growth in selected Recent articulate brachiopods. *Lethaia*, 25(3), 331-345.
- Carbonaro, F. A., & Ghilardi, R. P. (2016). Fósseis do Devoniano de Goiás, Brasil (Sub-bacia Alto Garças, Bacia do Paraná). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 56, 135-149.
- Chlupác, I. (1994). Devonian trilobites—evolution and events. *Geobios*, 27(4), 487-505.
- Comniskey, J. C., Bosetti, E. P., & Horodyski, R. S. (2016). Taphonomic aspects and the Lilliput effect on Devonian discinoids of the Paraná Basin, Apucarana Sub-basin, Brazil. *GAEA J. Geosci*, 9(1), 55-64.
- Comniskey, J. C., & Bosetti, E. P. (2017). DISCINOIDS OF MALVINOKAFFRIC REALM: STRATIGRAPHIC AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION AND SYSTEMATIC REVIEW. *Terr@ Plural*, 11(2), 175-192.
- Corrêa, L. F. A., & Ramos, M. I. F. (2021). Discinoids (Brachiopoda: Lingulata) from the upper Manacapuru Formation (Early Devonian), south border of Amazonas Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 105, 102960.
- Clarke, J.M. Fósseis devonianos do Paraná. In: *Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, Rio de Janeiro, p. 1 - 353, 1913.
- D'Orbigny, A., 1847. Considerations zoologiques et geologiques sur les Brachiopodes ou Pal-liobranches. *Comptes Rendus Hebdo- madaires des Seances de l'Academie des Sciences*, Paris. 25: 193–195, 266–269.
- DeSantis, M. K., & Brett, C. E. (2011). Late Eifelian (Middle Devonian) biocrises: timing and signature of the pre-Kačák Bakoven and Stony Hollow events in eastern North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(1-2), 113-135.
- Dowding, E. M., & Ebach, M. C. (2019). Evaluating Devonian bioregionalization: quantifying biogeographic areas. *Paleobiology*, 45(4), 636-651.
- Giesen, P. & Berry, C.M. 2013. Reconstruction and growth of the early tree Calamophyton (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida) based on exceptionally complete specimens from

- Lindlar, Germany (Mid-Devonian): organic connection of Calamophyton branches and Duisbergia trunks. *International Journal of Plant Sciences*, 174, 665–686.
- Grahn, Y., Mauller, P. M., Pereira, E., & Loboziak, S. (2010). Palynostratigraphy of the Chapada Group and its significance in the Devonian stratigraphy of the Paraná Basin, south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 29(2), 354-370.
- Grahn, Y., Mauller, P.M., Bergamaschi, S., Bosetti, E.P., (2013). Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, South Brazil): additional data and correlation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 198, 27–44.
- Grahn, Y., Horodyski, R.S., Mendlowicz Mauller, P., Bosetti, E.P., Ghilardi, R.P., Carbonaro, F.A., (2016). A marine connection between Parnaíba and Paraná basins during the Eifelian/Givetian transition: Review and new data. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19, 357–366.
- Gray, J. E. (1840): Synopsis of the contents of the British Museum, 42th edition. – British Museum, London. 370 pp.
- Hall, James, & J. M. Clarke. (1890). Extract. *Palaeontology of New York*, vol. 8, part 1. Charles van Benthuysen & Sons. Albany. p. 120–137, 160, pl. 4E–4F
- Hammer, Ø., & Harper, D. A. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 1.
- Havlicek, V., & Röhlich, P. (1987). Devonian and Carboniferous brachiopods from the northern flank of the Murzuq Basin (Libya). *Sborník geologických věd. Paleontologie*, (28), 117-177.
- Havlíček, V. & Vaněk, J. (1996). Brachiopods and trilobites in the Chýnice Limestone (Emsian) at Bubovice (Čeřinka hillside; Prague Basin). *Palaeontologica Bohemiae* 2, 1–16.
- Hiller, N. (1990). Benthic communities and sedimentary facies in the Lower Witteberg Group, (Devonian, South Africa). *Annals of the South African Museum* 99(7):215-230.
- Horodyski, R. S., Holz, M., Grahn, Y., & Bosetti, E. P. (2014). Remarks on sequence stratigraphy and taphonomy of the Malvinokaffric shelly fauna during the Kačák Event in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin), Brazil. *International Journal of Earth Sciences*, 103, 367-380.
- House, M. R. (1996). The Middle Devonian Kačák Event. *Proceedings of the USSHER Society*, 9(1), 79-84.
- Hünicken, M.A., Gonçalves de Melo, J.H. and Brasil Lemos, V., 1988, Devonian conodonts from the Upper Amazon Basin, northwestern Brazil, in McMillan, N.J., Embry, A.F., and Glass, D.J., eds., *Devonian of the World, Volume III: Palaeontology, Palaeoecology and Biostratigraphy. Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System*, Calgary, Canada: Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir 14, p. 479–483.
- Kiessling, W. 2008. Sampling-standardized expansion and collapse of reef building in the Phanerozoic. *Fossil Record*, 11, 7–18.

- Königshof, P. (2009). Devonian change: case studies in palaeogeography and palaeoecology-an introduction. *Geological Society, London, Special Publications*, 314(1), 1-6.
- Kutorga, S.S. (1848): Ueber die Brachiopoden-familie der Siphonotretaceae. – Russisch-Kaiserliche Mineralogische Gesellschaft zu St. Petersburg, Verhandlungen 1847: 250–286.
- Marshall, J. E. A. (2016). Palynological calibration of Devonian events at near-polar palaeolatitudes in the Falkland Islands, South Atlantic. *Geological Society, London, Special Publications*, 423(1), 25-44.
- Melo, J. H. G. (1988). The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. In: McMillan, N.J.; Embry, A.F. & Glass, D.J. (Eds.). Devonian of the World: Proceedings of the 2nd International Symposium on the Devonian System. Canadian Society of Petroleum Geologists. v. 14, p. 669 - 703.
- Mergl, M. (2001). Lingulate brachiopods of the Silurian and Devonian of the Barrandian. *Acta Musei nationalis Pragae, Series B – historia naturalis*, 57(1-2): 1-49
- Mergl, M. (2006). A review of Silurian discinoid brachiopods from historical British localities. *Bulletin of geosciences*, 81(4), 215-236.
- Mergl, M. (2018). The late Emsian association of weakly plicate brachiopods from Hamar Laghdad (Tafilalt, Morocco) and their ecology. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 153-182.
- Mergl, M. (2019). Lingulate brachiopods across the Kačák Event and Eifelian-Givetian boundary in the Barrandian area, Czech Republic. *Bulletin of Geosciences*, 94(2), 169-186.
- Mergl, M., & Massa, D. (2005). A new giant discinoid brachiopod from the Lower Devonian of Algeria. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50(2).
- Milani, E. J.; Melo, J. H. G.; Souza, P. A.; Fernandes, L. A.; França, A. B. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 15, n. 2, p. 265 - 287, 2007.
- Oosthuizen, R. D. F. (1984). Preliminary catalogue and report on the biostratigraphy and palaeogeographic distribution of the Bokkeveld fauna. *Transactions of the Geological Society of South Africa* 87:125-140
- Penn-Clarke, C. R., Rubidge, B. S., & Jinnah, Z. A. (2018). Two hundred years of palaeontological discovery: review of research on the Early to Middle Devonian Bokkeveld Group (Cape Supergroup) of South Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 137, 157-178.
- Penn-Clarke, C. R. (2019). The Malvinokaffric Realm in the Early-Middle Devonian of South Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 158, 103549.
- Penn-Clarke, C. R., & Harper, D. A. (2021). Early–Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitudes: A case study from southwestern Gondwana. *GSA Bulletin*, 133(3-4), 819-836.

- Penn-Clarke, C. R., & Harper, D. A. (2023). The rise and fall of the Malvinokhosan (Malvinokaffric) bioregion in South Africa: Evidence for Early-Middle Devonian biocrises at the South Pole. *Earth-Science Reviews*, 104595.
- Ramos, A. N. (1970). Aspectos paleo-estruturais da Bacia do Paraná e sua influência na sedimentação. *Boletim Técnico da Petrobrás*, v. 13, n. 3-4, p. 85–93.
- Ribeiro, V. R., & Ghilardi, R. P. (2023). Macroevolution and adaptive processes of the Leptocoeliidae family (Brachiopoda) throughout the Silurian and Devonian. *Terr@ Plural*, 17, 1-16.
- Rudwick, M. J. (1959). The growth and form of brachiopod shells. *Geological Magazine*, 96(1), 1-24.
- Sedorko, D.; Bosetti, E. P.; Ghilardi, R. P. Myszynski-Júnior, L. J.; Silva, R. C.; Scheffler, S. M. Paleoenvironments of a regressive Devonian section from Paraná Basin (Mato Grosso do Sul state) by integration of iconologia, taphonomic and sedimentologic analyses. *Brazilian Journal of Geology*. 48 (4), 805 - 820. 2018.
- Sedorko, D., Netto, R. G., & Horodyski, R. S. (2019). Tracking Silurian-Devonian events and paleobathymetric curves by ichnologic and taphonomic analyzes in the southwestern Gondwana. *Global and Planetary Change*, 179, 43-56.
- Sedorko, D., Netto, R. G., Scheffler, S. M., Horodyski, R. S., Bosetti, E. P., Ghilardi, R. P., ... & Myszynski-Junior, L. (2021). Paleocologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. *Journal of South American Earth Sciences*, 109, 103200.
- Stone, P. (2012). Devonian and Permian fossils from the Falkland Islands in the biostratigraphy collection of the British Geological Survey.
- Troth, I., Marshall, J. E., Racey, A., & Becker, R. T. (2011). Devonian sea-level change in Bolivia: A high palaeolatitude biostratigraphical calibration of the global sea-level curve. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(1-2), 3-20.
- Vargas, M. R., da Silveira, A. S., Bressane, A., D'Avila, R. S. F., Faccion, J. E., & Paim, P. S. G. (2020). The Devonian of the Paraná Basin, Brazil: sequence stratigraphy, paleogeography, and SW Gondwana interregional correlations. *Sedimentary Geology*, 408, 105768.
- Webers, G. F., Glenister, B., Pojeta, J., & Young, G. (1992). Devonian fossils from the Ellsworth Mountains, West Antarctica. *Geological Society of America Memoir 170*:269-278.
- Willard, B. (1928): The brachiopods of the Ottosee and Holston formations of Tennessee and Virginia. – *Bulletin of the Harvard Museum of Comparative Zoology*, 68: 255–292.
- Zar, J. H. (2010). Chapter 23: Contingency Tables. *Biostatistical Analysis, 5th ed.*; Prentice-Hall/Pearson: Upper Saddle River, NJ, USA, 490-517.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando o proposto, até no presente momento pode-se concluir que:

- Os processos transgressivos e regressivos do Pragiano-Eifeliano no norte da bacia do Paraná influenciaram diretamente nos tamanhos dos braquiópodes;
- Exemplares de *Australocoelia palmata* que viviam num ambiente marinho transgressivo possuíam tamanhos variados, porém aqueles que viviam num contexto regressivo apresentaram tamanhos corporais 25% menores;
- Esta redução da fauna pode acontecer quando há alterações na composição das águas marinhas e na salinidade, resultantes de uma fase regressiva;
- Aplicando a morfometria linear nos braquiópodes (*Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) não foi possível identificar diferenças morfométricas ao longo de todo o Devoniano;
- Porém, quando comparamos os animais do Pragiano-Eoifeliano com aqueles do Neoeifeliano-Eogivetiano podemos verificar uma redução significativa nas dimensões das conchas;
- Essa alteração pode estar associada à transgressão do Neoeifeliano-Eogivetiano, também reconhecida mundialmente como crise biótica do Kačák;
- Braquiópodes (*Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) do Eopragiano-Neoemiliano possuíam boas condições vitais, os dados morfométricos indicam que neste momento os animais atingiram as mais diversas dimensões;
- Os braquiópodes (*Orbiculoidea baini*, *O. bodenbenderi* e *O. excentrica*) do Neoemiliano viveram em paleoambientes estressados devido às constantes oscilações do nível do mar, correlacionável à crise biótica do Choteč;
- O Evento global Kačák foi identificado e estatisticamente mensurado em toda a abrangência da Bacia do Paraná. Reforçando ainda mais a hipótese anóxica da transgressão do Neoeifeliano-Eogivetiano.
- Os animais que sobreviveram à passagem Eifeliano-Givetiano não encontraram as mesmas condições paleoambientais após a crise biótica. Os braquiópodes encontrados no norte da Bacia do Paraná apresentaram um padrão de crescimento distinto daqueles que viviam no sul.

5. ANEXOS

PALEONTOLOGIA: O QUE É E ONDE ENCONTRAR FÓSSEIS NO ESTADO DE MATO GROSSO?

VICTOR RODRIGUES RIBEIRO • SILANE A. F. DA SILVA CAMINHA • LIDIANE ASEVEDO • CARLOS D'APOLITO • RENATO PIRANI GHILARDI
MAPA LUIZA BARROS PITA ROCHA SALA • ANA CAROLINA DA SILVA RODRIGUES • SUZANA SHISUCO HIROOKA • RAQUEL QUADROS

INTRODUÇÃO

A Paleontologia é uma ciência antiga, que se desenvolveu, principalmente, nos séculos XVII e XVIII. O termo deriva do grego, no qual "palaios" significa velho, antigo; "ontos" remete ao ser vivo, e "logos" é o ato de estudar, ou seja, Paleontologia é o estudo da vida antiga. A Paleontologia busca compreender a evolução da vida no planeta Terra, ao longo do tempo. Tem como objeto de estudo os fósseis ou vestígios de suas atividades, que carregam informações importantes sobre o passado (CARVALHO, 2010a). Trata-se de uma ciência dinâmica e interdisciplinar, possuindo relações com outras áreas de conhecimento, como Biologia, Física, Geologia e Oceanografia, por exemplo.

Assim, fósseis são restos ou vestígios de animais, plantas e de outros microorganismos (algas, bactérias, fungos etc.), ou seja, todo registro de vida do passado que tenha sobrevivido a intempéries climáticas e do tempo. Assim, os fósseis também ajudam a compreender como eram as paisagens, biomas e climas do planeta, auxiliando na reconstrução dos paleoambientes (VEGA et al., 2015). Os fósseis são encontrados em rochas sedimentares, as quais são de ocorrência comum em Mato Grosso, assim como há registros fossilíferos em várias localidades do estado.

Devido a sua ampla aplicabilidade, a Paleontologia pode ser subdividida em três grandes áreas: a Paleozoologia, a Paleobotânica e a Micropaleontologia.

A Paleozoologia foca no estudo de animais fósseis, invertebrados ou vertebrados, procu-

rando compreender suas interações ecológicas, biológicas, além de sua função no ecossistema (Figura 1).



Figura 1 – Fósseis de vertebrados coletados na Gruta do Curupira, em Rosário Oeste, MT. Foto: Pedro Ivo de Lima Almeida Prado

REGISTROS PALEONTOLÓGICOS DO PALEOZÓICO

SILANE APARECIDA FERREIRA DA SILVA CAMINHA; VÍCTOR RODRIGUES RIBEIRO; DIEGO RUAN RODRIGUES CRUZ; RENATO PIRANI GHILARDI; ALLIF VINÍCIUS DA SILVA NEVES; CARLOS D'APOLITO.

6.1 - APRESENTAÇÃO

A Chapada já foi mar, mas isso aconteceu há muito tempo, durante um período geológico chamado de Devoniano, que ocorreu há aproximadamente 420 milhões de anos. Foi nesse tempo distante que surgiram os primeiros tubarões, os primeiros anfíbios e artrópodes terrestres, os peixes dominavam os mares e as plantas haviam invadido também os continentes. Falando em continentes, a configuração deles era diferente da que conhecemos atualmente.

Durante este período havia três grandes massas de terras emersas: Euramérica (formada por parte da Europa e América do Norte), Sibéria (que era isolada naquela época) e Gondwana (localizada nas regiões próximas ao Polo Sul, formadas pelas massas de terra que, atualmente, representam América do Sul, África, Antártida, Índia e Península Arábica) (SCOTSE *et al.*, 1999, KEAREY *et al.*, 2014).

O estudo de mudanças ocorridas no Devoniano é de grande importância, pois houve intensas transformações nos ecossistemas terrestres e marinhos. Contudo, o evento mais famoso deste período é, sem dúvida, a grande extinção que ocorreu próximo ao intervalo Devoniano/Carbonífero. Acredita-se que esta extinção tenha atingido 60% das espécies e que foi causada por mudanças climáticas, vulcanismo, e/ou impacto de asteroides (MCGHEE, 1996; MCGHEE, 2005).

Ainda durante o Devoniano, a região em que hoje está localizada a Chapada dos Guimarães estava submersa em um vasto mar com águas frias próximo ao Hemisfério Sul. Nesse mar viviam organismos, a maioria deles já extinta, mas semelhantes aos que habitam mares atuais, como animais com conchas, peixes e corais. No entanto, devido a temperatura da água ser fria, somente algumas espécies conseguiram viver naquele ambiente, e ao conjunto de espécies que viviam lá chamamos de fauna malvinocáfrica.

A fauna malvinocáfrica era composta por braquiópodes (um grupo de animais que possuíam conchas) e trilobitas grupo já extinto de artrópodes, além de outros invertebrados, sendo que restos e vestígios fossilizados destes animais são facilmente encontrados em localidades de Chapada dos Guimarães. Basta caminhar atento no mirante da cidade para achá-los e a foto no início do capítulo mostra alguns exemplares.

6.2 - A EVOLUÇÃO DO CONHECIMENTO SOBRE OS FÓSSEIS DE ANIMAIS MARINHOS DE CHAPADA DOS GUIMARÃES E OUTROS REGISTROS

A Chapada dos Guimarães é um planalto que se estende, em Mato Grosso, desde as cabeceiras do rio das Mortes para oeste, em busca do Cuiabá. Região pouco habitada hoje, já teve seus dias de fausto com grande atividade mineradora de ouro no tempo colonial. Entrou para a geologia brasileira, como uma

5.3. Record of *Lingulapholis* (Craniopsidae, Brachiopoda) in the Pimenteira Formation (Devonian, Parnaíba Basin)

OCURRENCE OF *LINGULAPHOLIS* (CRANIOPSIDAE, BRACHIOPODA) IN THE PIMENTEIRA FORMATION (DEVONIAN, PARNAÍBA BASIN)

REGISTRO DE *LINGULAPHOLIS* (CRANIOPSIDAE, BRACHIOPODA) NA FORMAÇÃO PIMENTEIRA (DEVONIANO, BACIA DE PARNAÍBA)

Victor Rodrigues RIBEIRO¹, Felipe Nascimento SOUSA¹, Daniel SEDORKO², Willian Mikió Kurita MATSUMURA³, Renato Pirani GHILARDI¹

¹Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados - LAPALMA; São Paulo State University (UNESP), School of Sciences, Avenida Engenheiro Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01; Vargem Limpa - Bauru, São Paulo, Brazil. E-mails: victor18lapalma@gmail.com; fn.sousa@unesp.br; renato.ghilardi@unesp.br

²National Museum; Federal University of Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão - Rio de Janeiro - Brazil. E-mail: dsedorko@gmail.com

³Department of Biology, Center for Natural Sciences, Federal University of Piauí; University Campus Minister Petronio Portella - Ininga - Teresina, Piauí - Brazil. E-mail: willian.matsumura@ufpi.edu.br

Introduction
Geological and historical context
Collection site
Results
Discussion
Conclusions
Acknowledgments
References

RESUMO - O gênero *Lingulapholis* teve restrições temporais e espaciais durante o Devoniano, sendo encontrado apenas na Colômbia e nos Estados Unidos. No Brasil, seu táxon relacionado *Craniops* é comum nas bacias do Amazonas, Paraná e Parnaíba. Novos dados das cidades de Picos e Itainópolis, flanco leste da Bacia do Parnaíba, levaram à descoberta de um gênero de braquiópode ainda não descrito para esta região do Gondwana. O braquiópode *Lingulapholis* foi encontrado associado a fragmentos de plantas em condições de moderada a baixa energia hidrodinâmica, conforme indicado pela assembleia icnológica, em expressões próximas de icnofácies *Cruziana* alternadas a icnofácies *Skolithos*. A presença de *Lingulapholis* sugere que a Bacia do Parnaíba esteve inserida na zona de mistura faunística difusa durante o Devoniano Médio.

Palavras-chave: *Lingulapholis*. Craniopsidae. Devoniano. Gondwana. Icnologia.

ABSTRACT - The genus *Lingulapholis* had temporal and spatial restrictions during the Devonian, being found only in Colombia and the United States. In Brazil, its related taxa *Craniops* is common in the Amazonas, Paraná, and Parnaíba basins. New data from the cities of Picos and Itainópolis, east flank of Parnaíba Basin, led to the discovery of a yet previously undescribed brachiopod genus for this region of Gondwana. The *Lingulapholis* brachiopod was found associated with plant fragments under conditions of moderate to low hydrodynamic energy as indicated by ichnological assemblage, in proximal expressions of *Cruziana* ichnofacies alternated to *Skolithos* ichnofacies. The presence of *Lingulapholis* suggests that the Parnaíba Basin was inserted in the zone of diffuse faunal mixing during the Middle Devonian.

Keywords: *Lingulapholis*. Craniopsidae. Devonian. Gondwana. Ichnology.

INTRODUCTION

The genus *Lingulapholis* Schuchert, 1913 is inserted in the family Craniopsidae Williams, 1963, which also includes *Craniops* Hall & Clarke, 1892, *Discinopsis* Hall & Clarke, 1892, *Heliomedusa* Sun & Hou, 1987, *Paracraniops* Williams, 1963, *Pseudopholidops* Bekker, 1921, and *Wrightiops* Popov & Cocks, 2014. The family occurs from the Lower Cambrian (Epoch 2) to the Lower Carboniferous (Tournaisian) in many localities around the world. (Raasch, 1958; Skovsted & Holmer, 2005; Popov & Holmer, 2009).

During the Devonian, the family was represented just by two genera: *Craniops*, with records in Argentina, Australia, Brazil, Canada, China, Colombia, and the United States; and

Lingulapholis, from Colombia and the United States. In Brazil, the family was only represented by *Craniops* in Amazonas (Grahn, 1992), Paraná (Quadros, 1987) and Parnaíba (Melo, 1988) basins. This study aims to present new paleontological data from the Parnaíba Basin confirming the occurrence of the genus *Lingulapholis* in the Brazilian Devonian.

Geological and historical context

The Parnaíba Basin comprises an area of approximately 600,000 km² in the north/northeast of Brazil, encompassing the states of Bahia, Ceará, Maranhão, Pará, Piauí and Tocantins (Figure 1.A). On the eastern flank (state of Piauí) and on the western flank (state of Tocantins), crops

5.4. Paleobiogeography of Lower-Middle Devonian Conulariids from southwest Gondwana

Journal of South American Earth Sciences 131 (2023) 104618



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of South American Earth Sciences

journal homepage: www.elsevier.com/locate/james



Paleobiogeography of Lower-Middle Devonian Conulariids from southwest Gondwana

Victor Rodrigues Ribeiro^{a,*}, Elizabeth M. Dowding^b, Felipe Nascimento Sousa^a, Fábio Augusto Carbonaro^a, Renato Pirani Ghilardi^a

^a Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrão Coube, 14-01, 17033360, Bauru, São Paulo, Brazil

^b Friedrich-Alexander-University of Erlangen-Nürnberg, Bavaria, Germany

ARTICLE INFO

Keywords:
South America
Clustering
Bioregion
Diversity
Paleontology

ABSTRACT

The bioregionalization of the Devonian fauna in southwest Gondwana has been extensively studied, focusing on the occurrences of brachiopods and trilobites, however, little attention has been given to Conulariids. The main goal of this paper is to propose a bioregionalization for the Conulariids (*Conularia albertensis*, *C. quichua*, *C. sp.*, *Paraconularia africana*, *P. ulrichana*, and *Reticulaconularia baini*) from the Lower-Middle Devonian in southwest Gondwana. After a clustering analysis and diversity tests we have identified two distinct bioregions for Conulariids: the Amazon and southwest Gondwana, in the Amazon region the diversity is low, and can be attributed to scarcity of palaeontological data on the area. On the other hand, in the southwest Gondwana bioregion, diversity ranges from moderate to relatively high, which helps define a second-order bioregion, the Andean-South Africa and Interior Gondwana. The first includes areas where diversity has higher values bordering southwest Gondwana (Bolivian Chaco-Peru, Zorritos-NOA-South Bolivia, South Africa and Malvinas areas). Further, in the Interior Gondwana bioregion are the Parnaíba (Parnaíba Basin), Alto Garças (north and northwest of Paraná Basin), Paraná (south of Paraná Basin, Uruguay and Paraguay) areas, where the diversity is slightly lower when compared to the Andean-South Africa bioregion.

1. Introduction

The provincialism of Devonian marine fauna in southwest Gondwana is already very well explored in the literature (e.g. Richter, 1941; Boucot et al., 1969; Boucot, 1975; Boucot and Racheboeuf, 1993; Anderson et al., 1999). This fauna had a high degree of generic endemism and low specific diversity; and it was represented by trilobites (*Pennaia* Clarke, 1913, *Phacopina* Clarke, 1913 and *Tibagya* Struve, 1958), brachiopods (*Australocoelia* Boucot and Gill, 1956; *Australospirifer* Caster, 1939; *Australostrophia* Caster, 1939; *Derbyina* Clarke, 1913, Lingulidae Gray, 1840; *Meristelloides* Waagen, 1883 and *Orbiculoidea* d'Orbigny, 1847), bivalve molluscs (*Nuculites* Conrad, 1841; *Palaeoneilo* Hall and Witfield, 1869 and *Pleurodapis* Clarke, 1913), additional to Bellerophonitidae McCoy, 1852 gastropods, Tentaculitida Lyashenko, 1955, Conulariidae Walcott, 1886; Crinoidea Miller, 1821 in a small amount (Boucot, 1971, 1975; Melo, 1988; Bosetti et al., 2011; Penn-Clarke and Harper, 2021). Previously, the bioregionalization of Gondwana was proposed using

brachiopods (Boucot et al., 1969), gastropods (Blodgett et al., 1990) and trilobites (Kobayashi and Hamada, 1975). However, the determination of bioregional using the Conulariids has not been made yet.

Conulariids are medusozoan cnidarians with an apatitic test, in life they were fixed to a solid substrate with the adaperturnal region facing upwards (Van Iten et al., 2013; Vinn et al., 2019; Vinn, 2022). They inhabited mostly shallow marine platforms (Collins et al., 2000; Marques and Collins, 2004; Rodrigues et al., 2006; Leme et al., 2004, 2008a, 2008b; Van Iten et al., 2006, 2013) and its fossil record ranges from the terminal Ediacaran to the Late Triassic (Ivantsov and Fedonkin, 2002; Van Iten et al., 2006; Lucas, 2012; Leme et al., 2022).

These organisms were common in the Devonian faunistic provinces of South America, being most abundant in Argentina, Bolivia, Brazil, Chile, Malvinas Islands, Paraguay, Peru and Uruguay (Thomas, 1905; Clarke, 1913; Mendéz-Alzola and Sprechmann, 1973; Babcock et al., 1987; Babcock, 1993; Velazco, 2012; Leme et al., 2004, 2015; Ribeiro et al., 2021). Historically, the Devonian provinces were proposed using

* Corresponding author.

E-mail addresses: victor18lapalma@gmail.com (V. Rodrigues Ribeiro), dowding.e.m@gmail.com (E.M. Dowding), fn.sousa@unesp.br (F. Nascimento Sousa), fabiocarbonaro@gmail.com (F. Augusto Carbonaro), renato.ghilardi@unesp.br (R. Pirani Ghilardi).

<https://doi.org/10.1016/j.james.2023.104618>

Received 5 September 2023; Received in revised form 20 September 2023; Accepted 20 September 2023

Available online 21 September 2023

0895-9811/© 2023 Elsevier Ltd. All rights reserved.

5.5. Macroevolution and adaptive processes of the Leptocoeliidae family (Brachiopoda) throughout the Silurian and Devonian

DOI: 10.5212/TerraPlural.v.17.2321742.005

Macroevolution and adaptive processes of the Leptocoeliidae family (Brachiopoda) throughout the Silurian and Devonian

Macroevolução e processos adaptativos da família Leptocoeliidae (Brachiopoda) ao longo do Siluriano e Devoniano

Macroevolución y procesos adaptativos de la familia Leptocoeliidae (Brachiopoda) a lo largo del Silúrico y Devónico

Victor Rodrigues Ribeiro

<https://orcid.org/0000-0002-6290-5599>

victor18lapalma@gmail.com

Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" - UNESP, Bauru, SP, Brasil

Renato Pirani Ghilardi

<https://orcid.org/0000-0003-0410-8011>

renato.ghilardi@unesp.br

Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" - UNESP, Bauru, SP, Brasil

Abstract: The Leptocoeliidae family (genera *Anabaia*, *Australocoelia*, *Eocoelia*, *Leptocoelia*, *Leptocoelina* and *Pacificocoelia*) has an important place in the global paleobiogeography, during the Silurian and Devonian. During these periods, global climate changes impacted a lot of invertebrate faunas in the epicontinental seas of Gondwana. In the Silurian, the genus *Eocoelia* reached a cosmopolitan behavior, while *Leptocoelia* emerged by adaptive sympatric processes and *Anabaia* became extinct. After that, during the Devonian, the genus *Australocoelia* emerged and reached cosmopolitan levels while *Leptocoelina* and *Pacificocoelia* emerged by sympatries in the equatorial regions. *Australocoelia*, during the Devonian, occupied the same ecological niches that were previously occupied by *Anabaia* in the Silurian. It can be said that the same occurred with *Pacificocoelia* and *Eocoelia* in the seas of Laurentia, configuring a process of succession of faunas.

Keywords: succession of faunas, paleobiogeography, Gondwana, climate change

Resumo: A família Leptocoeliidae (gêneros *Anabaia*, *Australocoelia*, *Eocoelia*, *Leptocoelia*, *Leptocoelina* e *Pacificocoelia*) ocupa um lugar importante na paleobiogeografia global, durante o Siluriano e Devoniano. Durante esses períodos, as mudanças climáticas globais impactaram muitas faunas de invertebrados nos mares epicontinentais de Gondwana. No Siluriano, o gênero *Eocoelia* atingiu um comportamento cosmopolita, enquanto *Leptocoelia* emergiu por processos simpátricos adaptativos e *Anabaia* foi extinto. Depois disso, durante o Devoniano, o gênero *Australocoelia* emergiu e atingiu níveis cosmopolitas enquanto *Leptocoelina* e *Pacificocoelia* surgiram por simpatrias nas regiões equatoriais. *Australocoelia*, durante o Devoniano, ocupou os mesmos nichos ecológicos que antes eram ocupados por *Anabaia* no Siluriano. Pode-se dizer que o

5.6. Scientific societies have a part to play in repatriating fossils.

Comment

<https://doi.org/10.1038/s41559-023-02296-2>

Scientific societies have a part to play in repatriating fossils

Herminio Ismael de Araújo-Júnior, Renato Pirani Ghilardi, Victor Rodrigues Ribeiro, Ana Maria Ribeiro, Fernando Henrique de Souza Barbosa, Francisco Ricardo Negri & Sandro Marcelo Scheffler

 Check for updates

The Brazilian Society of Palaeontology (BSP) has recently taken steps to become more involved in the repatriation of fossil specimens – a central issue in the global palaeontological community, as interest in combating scientific colonialism grows – both through collaboration with researchers and other Latin American scientific associations. We discuss our experience, including the challenges we have faced and how we have overcome them, in the hope of inspiring other scientific societies to play their part.

Scientific societies have a vital role in advancing scientific knowledge and fostering collaboration among researchers. In the case of palaeontological societies (among others), in addition to fostering discussion, the protection of natural heritage is also a key concern. Given their status as a forum motivated by interest in and concern for fossils, it is fitting that Latin American palaeontological associations

– including those from [Argentina](#), [Brazil](#), [Chile](#), [Mexico](#) and [Peru](#) – should be actively engaged in discussions and participation related to repatriation processes.

Repatriation refers to the act of returning cultural, natural or scientific artefacts (including fossils) to their countries of origin. Given the colonial origins of palaeontology (as is the case with other ecology and evolutionary fields), we find ourselves in a situation in which much of the natural heritage of former European colonies is held in collections outside of those countries. The historical colonization process that occurred in Latin America was one of the main factors in the removal of fossil specimens and their allocation in foreign institutions (especially in Europe). However, although the colonial process has ended in most of Latin America, the improper removal of fossil specimens in these nations continues. Illicit trafficking and illegal commercialization of fossils constitute the main mechanisms for removing specimens from their nations of origin. There has been growing recognition of the injustice of this and of the inequalities that this perpetuates, both inside and outside of the academy: we know that both the fossil record itself and those who get to work on it have been distorted by this process¹, and that there are impacts on the national sovereignty of the country from which the cultural item originates, diminishing the potential for its people to better understand their heritage and culture². This situation has led to global calls for the repatriation of heritage³.

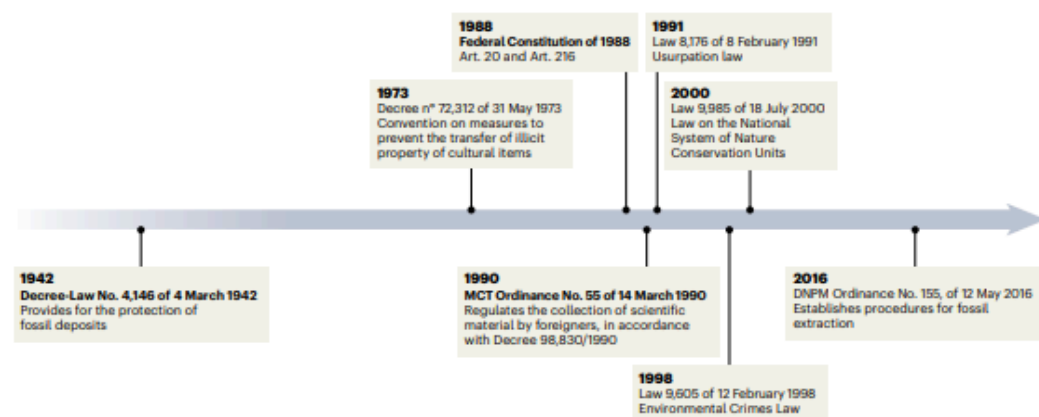


Fig. 1 | Timeline of the promulgation of laws related to Brazilian palaeontological heritage. Bold highlights the main laws on this topic.

nature ecology & evolution

6.7. Designation as cultural heritage best protects Brazilian fossils

Correspondence

<https://doi.org/10.1038/s41559-024-02397-6>

Designation as cultural heritage best protects Brazilian fossils

 Check for updates

Kuhn et al.¹ write that in our recent *Nature Ecology & Evolution* publication², we overlook Brazilian legislation that considers fossils as mineral or natural heritage in favour of legislation that considers fossils to be cultural heritage, and that fossils are more appropriately considered as mineral heritage. Given the constraints of format, we emphasize that the information in our Comment on Brazilian legislation was illustrative rather than exhaustive (a necessary condition given the complexity of Brazilian law on the subject of fossils). The laws that we discussed and presented in figure 1 of ref. 2 are those that are most important and that have served as the basis for decision-making regarding repatriations (especially with Brazilian and foreign ministries). Furthermore, the laws presented in figure 1 of ref. 2 do in fact cover laws on natural (=mineral) heritage (laws of 1942, 1990, 2000 and 2016), as well as cultural heritage (laws of 1973 and 1988) and environmental protection (law of 1998). Thus, we disagree that we have presented a biased portrayal of fossils under Brazilian law.

We also disagree with the idea that laws related to mineral and cultural heritage are conflicting.

In the case of Brazil, where there are still legal loopholes regarding palaeontological heritage (as described in ‘Laws are broken when fossils are removed’ in ref. 2), existing laws on natural and cultural heritage are complementary, as some cultural heritage laws fill gaps that were not foreseen in the laws of natural heritage, and vice versa. For example, Brazilian laws of natural heritage provide for the protection of ‘fossiliferous deposits’ but not of a ‘palaeontological site’ (something that is definitely larger than a fossiliferous deposit, as it includes not only the fossiliferous deposit but also the geomorphological, lithological and environmental setting, which is protected only by cultural heritage laws). In this sense, it is important that – once again – we highlight Brazil’s Federal Constitution of 1988, which states in Article 216 that³:

“Brazilian cultural heritage consists of the assets of a material and immaterial nature, taken individually or as a whole, which bear reference to the identity, action and memory of the various groups that form Brazilian society, therein included ...





V – urban complexes and sites of historical, natural, artistic, archaeological, paleontological, ecological and scientific value.”

That is to say, the fundamental set of principles and rules by which the country is organized recognizes that fossils are cultural heritage. Instituto do Patrimônio Histórico e Artístico Nacional (IPHAN; Institute of National Historical and Artistic Heritage, the body that oversees Brazil’s cultural heritage) does not act by executing actions or creating regulations, and does not override what is stated in the constitution. That is to say, the absence of action by a government body does not minimize or nullify the fact that fossils are cultural heritage. We pointed out in our Comment the intriguing nature of palaeontological heritage in the context of mineral heritage laws (“[...] fossils cannot be sold in Brazil, but rocks containing fossils can be extracted and sold”⁴.) – this is also a point highlighted by Kuhn et al. As such the Brazilian Society of Palaeontology (BSP) board considers the reformulation of Brazilian mineral heritage laws to be essential in order to clarify the importance of protecting palaeontological heritage based on measures that safeguard fossils and their associated context (as foreseen in the Brazilian Constitution), rather than moving towards a relaxation of mineral heritage laws with a view to a supposed controlled commercialization of fossils and rocks that contain fossils, as proposed by the Brazilian Federation of Geologists (FEBRAGEO)⁴.

Kuhn et al. call for international reconciliation of mineral extraction and heritage preservation. In fact, international bodies support the cultural nature of Brazilian palaeontological heritage. For example, the International Council of Museums includes Brazilian fossils in its Red List of cultural assets⁵. Simultaneously, and as discussed in our

Comment, the federal government of Brazil and the governments of other countries (those that held fossils from Brazil) are working on fossil repatriation processes that are primarily premised on the argument that fossils are Brazilian cultural heritage.

We appreciate the concerns of Kuhn and collaborators regarding Brazilian palaeontological heritage and, once again, we express that the BSP is open to discussing – together with FEBRAGEO and any other entity or institution – actions, regulations and discussions that can effectively contribute to the scientific and cultural progress of Brazil.

Hermínio Ismael de Araújo-Júnior ^{1,2}✉, **Renato Pirani Ghilardi** ^{1,3}, **Silane Aparecida Ferreira da Silva Caminha** ^{1,4}, **Victor Rodrigues Ribeiro**^{1,3}, **Fernando Henrique de Souza Barbosa** ^{1,2,5}, **Sandro Marcelo Scheffler**^{1,6} & **Ana Maria Ribeiro**^{1,7}

¹Board of the Brazilian Society of Palaeontology. ²Departamento de Estratigrafia e Paleontologia, Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil. ³Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista, Bauru, Brazil.

⁴Laboratório de Paleontologia e Palinologia, Faculdade de Geociências, Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, Brazil.

⁵Escola Normal Superior, Universidade do Estado do Amazonas, Manaus, Brazil.

⁶Laboratório de Paleoinvertebrados, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil.

⁷Museu de Ciências Naturais, Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Brazil.

✉ e-mail: presidente@sbbpbrasil.org

Published online: 29 March 2024

References

1. Kuhn, C. E. S. et al. *Nat. Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02396-7> (2024).
2. Araújo-Júnior, H. I. et al. *Nat. Ecol. Evol.* **8**, 355–358 (2024).

nature ecology & evolution

6. REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, F. F. M. & NOGUEIRA, F. J. V. (1959). Reconhecimento Geológico do rio Aripuanã. DNPM, Rio de Janeiro, Boletim, 199: 1-43.
- ALMEIDA, M. E.; COSTA, U. A. P. (2014). Geologia e recursos minerais da Folha Sumaúma – SB.20- Z-D, Estado do Amazonas. Escala 1:250.000 – Manaus: CPRM.
- ALVES, C. L. & RIZZOTTO, G. J.; RIOS, F. S.; GONÇALVES, G. A. (2019) Áreas de relevante interesse mineral - Projeto evolução crustal e metalogenia da Província Mineral Juruena-Teles Pires. Cleber Ladeira Alves, Gilmar José Rizzotto, Francisco Sene Rios, Gabriel Freitas Gonçalves. Goiânia: CPRM,. 226 p.
- ANDRADE, S. M. & CAMARÇO, P. E. N. (1978). Mapeamento Geológico a Leste das Cidades de Iporá - Amorinópolis. Relatório Final da Nuclebrás. Goiânia. Brasil, p. 32.
- ANDRADE, S. M. & CAMARÇO, P. E. N. (1980). Estratigrafia dos sedimentos devonianos do flanco nordeste da Bacia do Paraná. Anais do 31º Congresso Brasileiro de Geologia. Santa Catarina, Balneário de Camboriú, Sociedade Brasileira de Geologia, v. 5, p. 2828 - 2834.
- ASSINE, M. L. (1996). Aspectos da estratigrafia das seqüências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil. 1996. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar), USP, São Paulo, SP. 207 p.
- ASSINE, M. L. (2001). O ciclo Devoniano na Bacia do Paraná e correlações com outras Bacias Gondwânicas. Ciência-Técnica-Petróleo, seção: Exploração de Petróleo. Rio de Janeiro, 20: 55-62.
- BAHIA, R. B. C., & REIS, N. J. (2010). Estratigrafia de sequência do grupo Alto Tapajós na porção ocidental da Bacia Alto Tapajós (paleozóico), estado do Amazonas-dados preliminares.
- BAHIA, R. B. C. (2007). Evolução tectonossedimentar da Bacia dos Parecis-Amazônia. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Ouro Preto – UFOP. Contribuições às Ciências da Terra. v. 18, n. 26, 149 p.
- BAHIA, R. B. C., MARTINS, M. A. N., BARBOSA, M. S. C., & PEDREIRA, A. J. (2016). Revisão estratigráfica da bacia dos Parecis–Amazônia. Revista Brasileira de Geociências, 36(4), 692-703.
- BARATA, C. F., & CAPUTO, M. V. (2007). Geologia do petróleo da Bacia do Solimões. O “estado da arte”. In 4 Congresso Brasileiro de Pesquisa e

Desenvolvimento em Petróleo e Gás. DPETRO (Vol. 4, No. 1.1).

BARRETO, P. M. (1968). O Paleozóico da bacia de Jatobá, Pernambuco. Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia, 17(1), 29-45.

BENEDETTO, J. L., RACHEBOEUF, P. R., HERRERA, Z., BRUSSA, E. D., & TORO, B. A. (1992). Brachiopodes et biostratigraphie de la formation de Los Espejos, Siluro-Dévonien de la Précordillère (NW Argentine). Geobios, 25(5), 599-637.

BERGAMASCHI, S. (1999). Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. 1999. 167 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

BOSETTI, E. P.; GRAHN Y.; HORODYSKI R. S.; MAULLER P. M.; BREUER P.; ZABINI C. (2011). An earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Parana Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. Palaontologische Zeitschrift 85:49–65.

BOUCOT, A. J. (2005). Silurian and pre-Upper Devonian bio-events. In Extinction Events in Earth History: Proceedings of the Project 216: Global Biological Events in Earth History (pp. 125-132). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

BOUCOT, A. J. (1971). Malvinokaffric Devonian Marine Community Distribution and Implications for Gondwana. Anais da Academia Brasileira de Ciência, Supl., v. 43, p. 23 - 49, 1971.

BOUCOT, A. J. (1975). Evolution and Extinction Rate Controls. In Developments in Palaeontology and Stratigraphy. Oxford, New York. 1. Elsevier Scientific Publishing Company. 3- 394.

BOUCOT, A. J., & GILL, E. D. (1956). Australocoelia, a new Lower Devonian brachiopod from South Africa, South America, and Australia. Journal of Paleontology, 1173-1178.

BOUCOT, A.J., ROWELL, A.J., RACHEBOUEF, P., PEREIRA, E., & MELO, J.H.G. (2001). Position of the Malvinokaffric Realm's northern boundary (Early Devonian) based on newly discovered brachiopods from the Parecis Basin (Brazil). Journal of the Czech Geological Society, 46, 109-120.

BREMER, K. (1992). Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. Systematic Biology, v. 41, n. 4, p. 436-445.

BURRETT, C., LONG, J., & STAIT, B. (1990). Early-Middle Palaeozoic biogeography of Asian terranes derived from Gondwana. Geological Society, London, Memoirs,

12(1), 163-174.

CABRERA, A.L.; WILLINK, A. (1973). Biogeografía de América Latina. Organización de los Estados Americanos (OEA), Serie de Biología, Monogr. Washington, D.C. n. 13, p. 117.

CAPUTO, M. V. & SILVA, O. B. (1990). Sedimentação e Tectônica da Bacia do Solimões. In: RAJA GABAGLIA, G.P. & MILANI, J.E. (Eds). Origem e Evolução de Bacias Sedimentares, p. 169-193.

CARBONARO, F. A., COMNISKEY, J. C., CORRAL, H. S., & GHILARDI, R. P. (2018). *Orbiculoidea baini* and *Orbiculoidea excentrica* (Brachiopoda, Discinidae) from the Middle Devonian (Alto Garças Sub-basin, Paraná Basin) of Caiapônia, Goiás (Brazil). *Geologia USP. Série Científica*, 18(4), 11-20.

CARLSON, S. J. (2016). The evolution of Brachiopoda. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 44, 409-438.

CARVALHO, M. G. P., & EDGECOMBE, G. D. (1991). Lower-Early Middle Devonian calmonioid trilobites from Mato Grosso, Brazil, and related species from Paraná. *American Museum novitates*, 3022, 1-13.

CARVALHO, R. G. D. (1972). Braquiópodes devonianos da bacia do Amazonas (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

CARVALHO, R. R., NEUMANN, V. H., FAMBRINI, G. L., VIEIRA, M. M., & ROCHA, D. E. A. (2010). Origem e Proveniência das Sequência Siliciclástica Inferior da Bacia do Jatobá. *Estudos Geológicos*, 20(2), 113

CHLUPÁČ, I. (1994). Devonian trilobites—evolution and events. *Geobios*, 27(4), 487-505

CHLUPÁČ, I., & KUKAL, Z. (1986). Reflection of possible global Devonian events in the Barrandian area, CSSR. In *Global Bio-Events: A Critical Approach Proceedings of the First International Meeting of the IGCP Project 216: "Global Biological Events in Earth History"* (pp. 169-179). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

CHLUPÁČ, I., & OLIVER, W. A. (1989). Decision on the Lochkovian-Pragian boundary stratotype (Lower Devonian). *Episodes Journal of International Geoscience*, 12(2), 109-114.

CLARKE, J.M. (1913). Fósseis devonianos do Paraná. In: *Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, Rio de Janeiro, p. 1 - 353.

COMNISKEY, J.C. (2011). Paleontologia dos Discinidae (Brachiopoda: Linguliformea) da sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Estado do Paraná, Brasil: Revisão Sistemática, distribuição geográfica e estratigráfica. Ponta Grossa, PR. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Ponta Grossa, 182 p

CORRÊA, L. F. A., & RAMOS, M. I. F. (2021). Discinoids (Brachiopoda: Lingulata) from the upper Manacapuru Formation (Early Devonian), south border of Amazonas Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 105, 102960.

COSTA, S. A. G.; FRAGOMENI, P. R. P.; FRAGOMENI M. G. (1975). Projeto Serra do Roncador. Reconhecimento geológico. DNPM/CPRM, Goiânia, Relatório final, 3 v.

COSTA, I. P.; BUENO, G. V.; MILHOMEM, P. S.; SILVA, H. S. R. L.; KOSIN, M. D. (2007). Sub-bacia de Tucano Norte e Bacia de Jatobá. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, 9.

CRASQUIN, S., & HORNE, D. J. (2018). The palaeopsychrosphere in the Devonian. *Lethaia*, 51(4), 547-563.

CRUZ N.M.da C. (2005). Palinologia e Palinofácies do Furo TPN-5. no rio Sucundurí, Estado do Amazonas (AM), Brasil. In/ SBP, Cong. Bras. Paleontol., 19, Cong. Latinoamer. Paleontol., 6, Aracajú, Anais, CD-ROM.

CRUZ, N. M. Da C. 1982. Palinoplancton de sedimentos paleozóicos do estado do Amazonas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54 (2): 355-363.

CUMMING, G. (2014). The new statistics: Why and how. *Psychological science*, 25(1), 7-29.

CUNHA, P. R. C.; MELO, J. H. G.; SILVA, O. B. (2007). Bacia do Amazonas. In: *Bol. Geoc. Petrobras*, Rio de Janeiro. v.15, n. 2, p. 227-251.

DAEMON, R. F.; CONTREIRAS, C. J. A. (1971). Zoneamento palinológico da Bacia do Amazonas. In: *CONGRES- SO BRASILEIRO DE GEOLOGIA*, 25., São Paulo. Anais. São Paulo: Sociedade Brasileira de Geologia, v. 3, p. 79-88.

DERBY, O. A. (1878a). Contribuições para a geologia da região do Baixo Amazonas. *Archivos do Museu Nacional*, 2: 77–104.

DERBY, O. A. (1878b). A Geologia da região diamantífera da Província do Paraná no Brasil. *Archivos do Museu Nacional*, 3: 89-96.

DOUMANI, G. A.; BOARDMAN, R. S.; ROWELL, A. J.; BOUCOT, A. J.; JOHNSON, J. G.; MCALESTER, A. L. G.; ... & MILES, R. S. (1965). Lower Devonian Fauna of

the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica¹. *Geology and Paleontology of the Antarctic*, 6, 241-274

DOWDING, E. M. & EBACH, M. C. (2019). Evaluating Devonian bioregionalization: quantifying biogeographic areas. *Paleobiology* (1 - 16).

DUPRET, V., & BLIECK, A. (2009). The Lochkovian–Pragian boundary in Podolia (Lower Devonian, Ukraine) based upon placoderm vertebrates. *Comptes Rendus Geoscience*, 341(1), 63-70.

EBACH, M. C.; WILLIAMS, D. M. (2016). Dispersalism and neodispersalism. *The Future of Phylogenetic Systematics: The Legacy of Willi Hennig*, v. 86, p. 286.

ELRICK, M.; BERKYOVÁ, S.; KLAPPER, G.; SHARP, Z.; JOACHIMSKI, M.; FRYDA, J. (2009). Stratigraphic and oxygen isotope evidence for My-scale glaciation driving eustasy in the Early-Middle Devonian greenhouse world. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 276.

FEIST, R., IVANOV, K. S., SAPELNIKOV, V. P., ANCIGIN, N. Y., IVANOV, S. N., MIZENS, L. I., ... & LUBOV, L. V. (1997). Correlations between the evolution of benthic faunal communities and convergent movements of lithospheric blocks from the Silurian to the Late Devonian in the mid-Palaeozoic Uralian basin. *Tectonophysics*, 276(1-4), 301-311.

FILHO, J. R. W., EIRAS, J. F., & VAZ, P. T. (2007). Bacia do Solimões. *Boletim de Geociências da PETROBRAS*, 15(2), 217-225.

GALLO, V. & FIGUEIREDO, F. (2010). Paleobiogeografia. In: CARVALHO, I. S. *Paleontologia, Conceitos e Métodos*. v. 1, ed. 3, p. 247 - 265.

GALLO, V., FIGUEIREDO, F. J., & ABSOLON, B. A. (2021). Uma Breve história da Biogeografia: De Linnaeus à Revolução Croizatiana. *Revista Sustinere*, 9(1), 297-322.

GAMA Jr., J. M. (2008). Braquiópodes da Formação Pimenteiras (Devoniano Médio/Superior), na região sudoeste da Bacia do Parnaíba, município de Palmas, Estado do Tocantins, Brasil. Dissertação de Mestrado em Geociências, Universidade Federal de Brasília, UFB, Brasília, Brasil

GHILARDI, R. P. (2004). Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), Estado do Paraná, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, SP. p. 125.

GOLONKA, J.; ROSS, M. I.; SCOTESE, C. R. (1994). Phanerozoic paleogeographic and paleoclimatic modeling maps. In: Pangea: Global Environments and Resources. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 17 (1 - 47).

GRAHN, Y; HORODYSKI, R. S.; MENDLOWICZ MAULLER, P.; BOSETTI, E. P.; GHILARDI, R. P.; CARBONARO, F. A. (2016). A marine connection between Parnaíba and Paraná basins during the Eifelian/ Givetian transition: Review and new data. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19, 357–366.

GUZMÁN, J.; FAMBRINI, G. L.; OLIVEIRA, E.; USMA-CUERVO, C. (2015). Estratigrafia da Bacia de Jatobá: estado da arte. *Estudos Geológicos*, 25(1), 53-76.

HABICHT, J. K. A. (1979). Paleoclimate, Paleomagnetism, and Continental Drift. American Association of Petroleum Geologists. Studies in Geology No. 9. x 29 pp., 11.

HAMMER, Ø. & HARPER, D. A. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 1.

HÜNEKE, H.; GIBB, M. A.; MAYER, O.; KNIEST, J. F.; MEHLHORN, P.; GIBB, L. M.; ABOUSSALAM S.; BECKER, R. T.; EL HASSANI., A.; BAIDDER, L. (2023). Bioclastic bottom-current deposits of a Devonian contourite terrace: Facies variability and depositional architecture (Tafilalt Platform, Morocco). *Sedimentology*.

MATSUDA, N. S.; WINTER, W. R.; WANDERLEY, J. R. F.; CACELA, A. S. M. (2010). O Paleozoico da borda sul da Bacia do Amazonas, Rio Tapajós - Estado do Pará. *Boletim de Geociências da Petrobras*, Rio de Janeiro. v. 18, n. 1, p. 123-152.

MAVRINSKAYA, T. M. & ARTYUSHKOVA, O. V. (2017). Conodont characteristic of the Lochkovian-Pragian boundary interval in the Mindigulovo section (western slope of the Southern Urals). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 97(3), 391-404.

MCGHEE Jr, G. R. (1990). The Frasnian-Famennian mass extinction record in the eastern United States. In *Extinction Events in Earth History: Proceedings of the Project 216: Global Biological Events in Earth History* (pp. 161-168). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

MELO, J. H. G. (1985). A província malvinocáfrica no devoniano do Brasil: estado atual dos conhecimentos. *Anuário do Instituto de Geociências*, 16, 79-80.

MELO, J. H. G. (1988). The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. In: McMillan, N.J.; Embry, A.F. & Glass, D.J. (Eds.). *Devonian of the World: Proceedings of the 2nd International Symposium on the Devonian System*. Canadian Society of Petroleum Geologists. v. 14, p. 669 - 703.

MELO, J. H. G. & LOBOZIAK, S. (2003). Devonian - Early Carboniferous miospore biostratigraphy of the Amazon Basin, Northern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 124, 2003. p. 131-202.

MENDEZ, A. R. (1938). Fósiles Devónicos del Uruguay. *Inst. Geol. Uruguay Boi.* 24, Montevideo.

MILANI, E. J.; MELO, J. H. G.; SOUZA, P. A.; FERNANDES, L. A.; FRANÇA, A. B. (2007). Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 15, n. 2, p. 265 - 287.

MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V. (1990). Panbiogeografía: Fundamentos y Metodos. *Evolución Biológica*, v. 4, p. 119 - 140.

MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V. (1995). Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 373–401.

MUNIZ, G. C. B. (1978). Braquiópodes Devonianos da Formação Inajá no Estado de Pernambuco. *Anais, XXX Congresso Brasileiro de Geologia*. Recife. 2: 975-985.

MURPHY, M. A. (2005). Pragian conodont zonal classification in Nevada, western North America. *Spanish Journal of Palaeontology*, 20(2), 177-206.

OCZLON, M. S. (1990). Ocean currents and unconformities: the north Gondwana Middle Devonian. *Geology*, 18(6), 509-512.

PARKER, R. E. & Parker, R. E. (1991). *Introductory statistics for biology* (Vol. 43). Cambridge University press.

PEDREIRA, A. J. & BAHIA, R. B. C. (2004). *Estratigrafia e evolução da bacia dos Parecis: região amazônica, Brasil*. Brasília: CPRM.

PENN-CLARKE, C. R.; RUBIDGE, B. S.; JINNAH, Z. A. (2018). Two hundred years of palaeontological discovery: review of research on the Early to Middle Devonian Bokkeveld Group (Cape Super-group) of South Africa. *Journal of African Earth Sciences* 137 (157–178).

PENN-CLARKE, C. R. (2019). The Malvinokaffric Realm in the Early-Middle Devonian of South Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 158, 103549.

PENN-CLARKE, C. R. & HARPER, D. A. (2021). Early–Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitudes: A case study from southwestern Gondwana. *Bulletin*, 133(3-4), 819-836.

PEREIRA, E.; CARNEIRO, C. D. R.; BERGAMASCHI, S. & ALMEIDA, F. D. (2012). Evolução das sinéclises paleozóicas: províncias Solimões, Amazonas, Parnaíba e Paraná. *Geologia do Brasil*, 12, 21.

PEREIRA, P. A.; ALMEIDA, J. A. C.; BARRETO, A. M. F. (2012). Paleoecologia dos bivalves e braquiópodes da Formação Inajá (Devoniano), Bacia do Jatobá (PE), Brasil. *Estudos Geológicos*, v. 22, n. 1, p. 37-53.

PONCIANO, L. C. M. O.; CORRAL, L.; CASTRO, A. S. F.; FONSECA, V. M., & MACHADO, D. M. C. (2012). Tafocenoses da Formação Pimenteira, Devoniano da Bacia do Parnaíba, Piauí: mapeamento, inventário e relevância patrimonial. *Anuário do Instituto de Geociências*, 35(1).

POSADAS, P.; CRISCI, J. V.; KATINAS, L. (2006). Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, v. 66, n. 3, p. 389-403.

QUADROS, L. P. (1988). Zoneamento bioestratigráfico do Paleozóico Inferior e Médio (Seção marinha) da Bacia do Solimões. *Boletim de Geociências da Petrobras*, Rio de Janeiro, v. 2, n. 1, p. 95-109.

RAMOS, A. N. (1970). Aspecto paleo-estruturais da Bacia do Paraná e sua influência na sedimentação. *Boletim Técnico da Petrobrás*, v. 13, n. 3, p. 85 - 93.

RATHBUN, R. (1878). The Devonian Brachiopoda of the province of Para, Brazil. *Boston Society of Natural History, Proceedings*, 20: 14-39.

REIS, N. J.; BAHIA, R. B. C.; ALMEIDA, M. E.; COSTA, U. A. P.; BETIOLLO, L. M.; OLIVEIRA, A. C.; SPLENDOR, F. (2013). O supergrupo Sumaúma no contexto geológico da Folha SB. 20-ZD (SUMAÚMA), sudeste do Amazonas: modo de ocorrência, discussão de idades em zircões detríticos e correlações no SW do Cráton do Amazonas. *Contribuições à Geologia da Amazônia*. Belém, Sociedade Brasileira de Geologia Núcleo Norte (SBG-NO), 8, 199-222.

REZENDE, J. M. P.; MACHADO, D. M. C.; PONCIANO, L. C. M. O. (2019). A taxonomic review of the brachiopod genus *Australocoelia* (Boucot & Gill, 1956) in the Devonian of Brazil. *Zootaxa*, 4683(4), 515-530.

RIBEIRO, V. R.; CARBONARO, F. A.; CAMINHA, S. A. F. S.; PICCOLI, A. D.; SOUSA, F. N.; GHILARDI, R. P. (2021). Trilobitas devonianos das bacias do Paraná e Parecis no estado de Mato Grosso, Brasil. *Terr@ Plural*, 15, 1-15.

RIBEIRO, V. R., GHILARDI, R. P., & CAMINHA, S. A. F. S. C. (2019). Fácies

deltaicas devonianas de Jaciara-Mato Grosso: o indício de uma nova proposta estratigráfica para a Sub-bacia de Alto Garças. *Geociências*. v. 38, n. 3. p. 687-698.

RIBEIRO, V. R.; SOUSA, F. N.; GAIA, G. A.; CARBONARO, F. A.; SCHEFFLER, S. M.; GHILARDI, R. P. (2021). Macroinvertebrados devonianos do estado de Tocantins: histórico de ocorrências e novos achados. *Terr@ Plural*, [S. l.], v. 15, p. 1–16.

RIBEIRO, V. R. & GHILARDI, R. P. (2020). *Paleobiogeografia. Aprendendo Ciência* (ISSN 2237-8766), v. 9, n. 1, p. 26-30.

RICHARDSON, J. B.; RASUL, S. M.; AL-AMERI, T. (1981). Acritarchs, miospores and correlation of the Ludlovian-Downtonian and Silurian-Devonian boundaries. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 34(2), 209-224.

RIKER, S. R. L. & OLIVEIRA, M. A. (2001). Enfoque Geológico-Geotectônico da Região do Domo do Sucunduri – estado do Amazonas. In: *Simpósio de Geologia da Amazônia*, 6, Belém. Sessão Temática IX, SBG, pp. 15–18.

RODRIGUES, R. C.; SIMÕES, M. G.; LEME, J. M. (2003). Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, 3(4):381-390.

ROHLF, F. J. & MARCUS, L. F. (1993). A revolution morphometrics. ***Trends in ecology & evolution***, v. 8, n. 4, p. 129-132.

ROWLEY, D. B.; RAYMOND, A.; PARRISH, J. T.; LOTTES, A. L.; SCOTESE, C.; ZIEGLER, A. M. (1985). Carboniferous paleogeographic, phytogeographic, and paleoclimatic reconstructions. *International Journal of Coal Geology*. 5 (7 - 42).

SANTOS J. O. S.; HARTMANN L. A.; GAUDETTE H. E.; GROVES, D. I; MCNAUGHTON N. J.; FLETCHER I. R. (2000). A New Understanding of the Provinces of the Amazon Craton based on Integration of Field Mapping and U-Pb and Sm-Nd Geochronology. *Gondwana Research*, 3(4):453-488.

SANTOS, T. B; MANCINI, F; ROSTIROLLA, S. P; BARROS, C. E. M; SALAMUNI, E. (2011). Registro da deformação pós-paleozoica na Bacia do Amazonas, região de Itaituba (PA). *Revista Brasileira de Geociências*. v. 41, n. 1, p. 95-107.

SCOTESE, C. R.; BOUCOT, A. J.; MCKERROW, W. S. (1999). Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *J. Afr. Earth Sci.* 28, 99 - 114.

SEDORKO, D., NETTO, R. G., SCHEFFLER, S. M., HORODYSKI, R. S., BOSETTI, E. P., GHILARDI, R. P., MAULLER, P. M.; VARGAS, M. R.; VIDEIRA-SANTOS, R.;

SILVA, R. C.; MYZYNSKI-JUNIOR, L. (2021). Paleoeologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. *Journal of South American Earth Sciences*, 109, 103200.

SILVA, A. J. P.; LOPES R. C.; VASCONCELOS, A. M.; BAHIA, R.B.C. (2003). Bacias Sedimentares Paleozoicas e Meso-Cenozoicas Interiores. In L.A. Bizzi, C. Schobbenhaus, R.M. Vidotti, & J.H. Gonçalves (eds.). *Geologia, Tectônica e Recursos Minerais do Brasil*. (pp. 55-85). Brasília: CPRM.

SIMÕES, M. G. & GHILARDI, R. P. (2000). Protocolo Tafonômico/Paleoautoecológico com Ferramenta nas Análises Paleossinecológicas de Invertebrados: Exemplos de Alpicação em Concentrações Fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. *Pesquisas em Geociências*, 27(2), 3-13.

SUTTNER, T. J. & KIDO, E. (2016). Distinct sea-level fluctuations and deposition of a megaclast horizon in the neritic Rauchkofel Limestone (Wolayer area, Carnic Alps) correlate with the Lochkov–Prag Event. *Geological Society, London, Special Publications*, 423(1), 11-23.

TASSINARI C. G. C. & MACAMBIRA M. J. B. (1999). Geochronological Provinces of the Amazonian Cráton. *Episodes*, 22(3):174-182.

THOMPSON, J. B. & NEWTON, C. R. (1988). Late Devonian mass extinction: episodic climatic cooling or warming? 29-34.

TOCZECK, A.; SCHMITT, R. S.; BRAGA, M. A. S.; MIRANDA, F. P. (2019). Tectonic evolution of the Paleozoic Alto Tapajós intracratonic basin-A case study of a fossil rift in the Amazon Craton. *Journal of South American Earth Sciences*, 94, 102225.

VARGAS, M. R.; SILVEIRA, A. S.; BRESSANE, A.; D'AVILA, R. S. F.; FACCION, J. E.; PAIM, P. S. G. (2020). The Devonian of the Paraná Basin, Brazil: sequence stratigraphy, paleogeography, and SW Gondwana interregional correlations. *Sedimentary Geology*, 408, 105768.

WEYANT, M., BULTYNCK, P., PLUSQUELLEC, Y., & RACHEBOEUF, P. R. (2010). Reassessment of Lochkovian-Pragian conodont faunas from the Rade de Brest and the Presqu'île de Crozon (Massif Armoricaín, France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 258(1), 73-88.

WILLIAMS, A.; CARLSON, S.J. & BRUNTON H.C. (2000). Brachiopoda. In: R .L. Kaesler (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, Revised, v.2*. The Geological Society of America e The University of Kansas Press, p.28-29

WINCHESTER-SEETO, T. (1993). Chitinozoa from the Early Devonian

(Lochkovian–Pragian) Garra Limestone, central New South Wales, Australia. *Journal of Paleontology*, 67(5), 738-758.

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

ZAR, J. H. (2010). Chapter 23: Contingency Tables. *Biostatistical Analysis, 5th ed.*; Prentice-Hall/Pearson: Upper Saddle River, NJ, USA, 490-517.