

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS – CAMPUS BAURU
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

PAULO HENRIQUE YUSUKE KANNO

**INFERÊNCIAS PALEOAMBIENTAIS UTILIZANDO PADRÕES TAFONÔMICOS E
ECOLÓGICOS DE INVERTEBRADOS DA BACIA DOS PARECIS (FORMAÇÃO
PONTA GROSSA – DEVONIANO INFERIOR-MÉDIO)**

BAURU-SP

2025



PAULO HENRIQUE YUSUKE KANNO

**INFERÊNCIAS PALEOAMBIENTAIS UTILIZANDO PADRÕES TAFONÔMICOS E
ECOLÓGICOS DE INVERTEBRADOS DA BACIA DOS PARECIS (FORMAÇÃO
PONTA GROSSA – DEVONIANO INFERIOR-MÉDIO)**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel no curso de Ciências Biológicas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, UNESP.

Orientador: Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi

BAURU-SP

2025

K16i

Kanno, Paulo Henrique Yusuke

Inferências paleoambientais utilizando padrões tafonômicos e ecológicos de invertebrados da Bacia dos Parecis (Formação Ponta Grossa – Devoniano Inferior-médio) / Paulo Henrique Yusuke Kanno.

-- Bauru, 2025

52 p.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências, Bauru

Orientador: Renato Pirani Ghilardi

1. paleontologia. 2. devoniano. 3. tafonomia. 4. paleoecologia. I.

Título.

PAULO HENRIQUE YUSUKE KANNO

**INFERÊNCIAS PALEOAMBIENTAIS UTILIZANDO PADRÕES TAFONÔMICOS E
ECOLÓGICOS DE INVERTEBRADOS DA BACIA DOS PARECIS (FORMAÇÃO
PONTA GROSSA – DEVONIANO INFERIOR-MÉDIO)**

Trabalho de conclusão de curso de graduação em Ciências Biológicas, bacharelado,
apresentado ao Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências, pela
Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" Campus Bauru.

Aprovado em: 26 de novembro de 2025.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Felipe Nascimento Sousa

Dr. Victor Rodrigues Ribeiro

Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi

Aos meus pais e avós, que me ensinaram a amar essa vida como se fosse a única.

AGRADECIMENTOS

Nesse espaço gostaria de agradecer às instituições e pessoas que de alguma forma ajudaram na elaboração desse trabalho e no caminho dessa graduação.

Agradeço a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa concedida durante a Iniciação Científica e pelo financiamento das coletas de campo do material estudado (Processos FAPESP n.º 2020/12409-4; 2024/16899-7; 2024/20236-3).

Agradeço imensamente ao meu orientador Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi pela confiança depositada em mim desde o meu início de laboratório, pelas conversas, orientações, atenção e apreço dado a esse material, além, é claro, dos momentos leves e descontraídos durante toda essa jornada.

Agradeço a todos os professores que tive na graduação pela contribuição em uma formação acadêmica, profissional e humanista. Agradeço a todos os profissionais do Departamento de Ciências Biológicas da UNESP de Bauru que tornaram viável cada etapa da graduação.

Agradeço aos meus amigos e colegas do LAPALMA pela ajuda sempre precisa. Agradeço a Felps, Victor e Prof. Daniel pela coleta de material e ajuda com o escopo teórico sem os quais esse trabalho jamais teria ocorrido. Agradeço a Mateus, Emília, Gabe, Davi, João, Sílvio, Henrique, Mau-mau, Adriana, Ana Laura, Yuuri, Juliana, Débora e Lucas por cada auxílio prático, conversa, trocas e cafés, muitos cafés, que auxiliaram tanto nessa pesquisa quanto na divertida trilha que foi esse início de jornada acadêmica.

Agradeço aos meus colegas de turma (Bio Integral 022) pela incrível jornada que essa graduação se tornou! Em especial, aos meus amigos Hugo, Jacob, LF, Vitorinho, Lali, Laura, Leta, Manu, Gisloti, Lucas, Magal, Enzo e Katy pela força, acolhimento, alegria e UBAs, que iluminaram todo o caminho prazeroso e sinuoso da graduação em Ciências Biológicas.

Agradeço a minha namorada Maria, que acreditou em mim mesmo quando eu mais duvidei, pelo amor e incentivo constantes e, principalmente, pela paciência com o meu mau humor ao escrever esse trabalho.

Por fim e mais importante, agradeço a minha família pelo incondicional incentivo à busca dos meus anseios. Ao meu pai Paulo, meu maior exemplo de inventividade e generosidade, que, mesmo desafiando a lógica estabelecida, sempre me incentivou a seguir

meus sonhos e convicções. Ao meu avô Masami, meu primeiro professor, pela valorização do estudo. A minha avó Luzia por manter a chama da minha curiosidade sempre acesa. Espero que estejam um pouco orgulhosos de mim onde quer que estejam!

Gostaria de fazer um agradecimento especial a minha mãe Lílian por acreditar nas minhas escolhas e me impulsionar na busca à minha felicidade, sempre sendo minha maior inspiração de trabalho árduo. Ao meu padrasto Fábio pela ajuda em momentos difíceis e por cuidar da minha mãe por mim.

RESUMO

Definir o paleoambiente de depósitos sedimentares é uma das principais questões da paleontologia. Para tanto, a tafonomia e as análises ecológicas por meio de guildas podem ser ferramentas úteis. A Bacia dos Parecis, localizada nos estados de Mato Grosso e Rondônia, possui depósitos devonianos pouco estudados, sobretudo sob a ótica tafonômica. Desse modo, o objetivo deste trabalho é realizar inferências paleoambientais, sobre o ambiente deposicional de fósseis do Devoniano por meio de análises bioestratinômicas e paleoecológicas. O material foi coletado entre os municípios de Gaúcha do Norte e Paranatinga (MT) e compreende fósseis, distribuídos em dois níveis de deposição denominados camada 1 e 2 (C1 e C2). Para cada amostra foram coletadas assinaturas bioestratinômicas e classificadas taxonomicamente e em guildas paleoecológicas. Posteriormente, foram realizadas análise de cluster clássica, análise de correspondência (PCA), testes de biodiversidade alfa e beta. A C1 é dominada por lingulídeos, trilobitas homalonotídeos, tentaculídeos e conularídeos em arenito fino com estratificação cruzada de baixo ângulo, possuindo esqueletos do tipo bivalve concordantes, inteiros, com poucos sinais de abrasão, bioerosão ou incrustação, trilobitas concordantes, fragmentados e desarticulados, crinóides inteiros e articulados, esqueletos univalves fragmentados e dispersos quanto ao acamamento e conularídeos paralelos, fragmentados, agrupados, achatados e sem incrustação, com alguns oblíquos, preenchidos e inteiros. C1 apresentou maior diversidade taxonômica e de guildas, menores índices de fragmentação e abrasão, sugerindo soterramento rápido, possivelmente associado a eventos episódicos de tempestade. A coexistência de diferentes modos tafonômicos e preservação de elementos autóctones a parautóctones indicam a presença de *time-averaging*. A composição ecológica, marcada pela predominância de infauna, semi-infauna e epifauna móvel, aponta para substratos relativamente estáveis, menor frequência de eventos erosivos e maior disponibilidade de matéria. Por outro lado, a Camada 2 é composta majoritariamente por conularídeos fragmentados, sem incrustação, concordantes ao acamamento e achatados, esqueletos bivalves predominantemente desarticulados, concordantes, com sinais de abrasão e inteiros, e esqueletos univalves fragmentados e paralelos associados a arenito fino com estratificação horizontal, evidenciando maior fragmentação, abrasão e desarticulação, além de menor diversidade taxonômica e predominância de conularídeos. Esses atributos sugerem maior energia hidrodinâmica, intenso retrabalhamento do fundo marinho, menor acomodação sedimentar e maior tempo de residência dos bioclastos na zona tafonomicamente ativa (TAZ). Ecologicamente, o domínio de organismos epifaunais suspensívoros indica substrato mais firme e maior influência de correntes oscilatórias.

Palavras-chave: paleontologia, devoniano, tafonomia, paleoecologia

ABSTRACT

Defining the paleoenvironment of sedimentary deposits is a primary concern in paleontology. To this end, taphonomy and ecological analyses using guilds can be useful tools. The Parecis Basin, located in the states of Mato Grosso and Rondônia, contains Devonian deposits that have been little studied, especially from a taphonomic perspective. Thus, the aim of this study is to carry out paleoenvironmental inferences regarding the depositional environment of Devonian fossils through biostratigraphic and paleoecological analyses. The material was collected between the cities of Gaúcha do Norte and Paranatinga (MT) and comprises fossils distributed across two depositional levels, referred to as layers 1 and 2 (C1 and C2). For each sample, biostratigraphic signatures were collected and classified taxonomically and into paleoecological guilds. Subsequently, classical cluster analysis, correspondence analysis (PCA), and alpha and beta biodiversity tests were performed. C1 is dominated by lingulids, homalonotid trilobites, tentaculitids, and conulariids in fine sandstone with low-angle cross-stratification, containing concordant, complete bivalve-type skeletons with few signs of abrasion, bioerosion, or encrustation; concordant, fragmented, and disarticulated trilobites; complete and articulated crinoids; fragmented univalve skeletons dispersed with respect to bedding; and parallel, fragmented, clustered, flattened, and non-encrusted conulariids, with some oblique, infilled, and complete specimens. C1 exhibits higher taxonomic and guild diversity, as well as lower degrees of fragmentation and abrasion, suggesting rapid burial, possibly associated with episodic storm events. The coexistence of different taphonomic modes and the preservation of autochthonous to parautochthonous elements indicate the presence of time-averaging. The ecological composition, characterized by the predominance of infauna, semi-infauna, and mobile epifauna, suggests relatively stable substrates, a lower frequency of erosive events, and greater availability of organic matter. In contrast, Layer 2 is composed mainly of fragmented, non-encrusted, bedding-parallel, and flattened conulariids; predominantly disarticulated, bedding-parallel bivalve skeletons with signs of abrasion and complete specimens; and fragmented, parallel univalve skeletons associated with fine sandstone with horizontal stratification, indicating greater fragmentation, abrasion, and disarticulation, as well as lower taxonomic diversity and the predominance of conulariids. These attributes suggest higher hydrodynamic energy, intense reworking of the seafloor, lower sedimentary accommodation, and longer residence time of bioclasts within the taphonomically active zone (TAZ). Ecologically, the dominance of epifaunal suspension-feeding organisms indicates a firmer substrate and greater influence of oscillatory currents.

Keywords: paleontology, Devonian, taphonomy, paleoecology.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Fases e eventos que fazem parte do processo de fossilização.....	9
Figura 2: Modelo de tafofácies proposto para o Grupo Hamilton (Nova Iorque, EUA), sendo D=desarticulação; R/S=reorientação; F=fragmentação; C=corrosão.....	11
Figura 3: Mapa da Bacia dos Parecis	14
Figura 4: Mapa do local de coleta.	17
Figura 5: Perfil litoestratigráfico da Seção Morro Vermelho.....	18
Figura 6: Gráfico de tipos esqueléticos das amostras separados por camada.	21
Figura 7: Características tafonômicas da Camada 1.....	22
Figura 8: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos bivalves de C1.	23
Figura 9: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos multielemento de C1....	24
Figura 10: Características tafonômicas de esqueletos univalves de C1.	24
Figura 11: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos frágeis unitários de C1.	25
Figura 12: Fósseis da Camada 1.....	26
Figura 13: Características tafonômicas da Camada 2.....	27
Figura 14: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos frágeis unitários de C2.	28
Figura 15: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos bivalves de C2.	28
Figura 16: Características tafonômicas de esqueletos univalves de C2	29
Figura 17: Fósseis da Camada 2.....	30
Figura 18: Prevalência de guildas paleoecológicas por camada.....	34

LISTA DE TABELAS

Quadro 1: Guildas do Devoniano da Bacia do Paraná	12
Quadro 2: Descrição das fácies do perfil litoestratigráfico.	17
Quadro 3: Índices de diversidade das camadas	31
Quadro 4: Táxons, guildas e referências da literatura.	32
Quadro 5: Quantidade de espécimes por guilda	33

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
1.1. Inferências Paleoambientais	8
1.2. Tafonomia	8
1.3. Tafofácies.....	10
1.4. Paleoecologia	11
1.5. Contexto Geológico	13
2. OBJETIVOS.....	15
3. MATERIAL E MÉTODOS	16
3.1 Material de estudo.....	16
3.2. Metodologia	19
3.2.1. Levantamento dos dados tafonômicos	19
3.2.2. Classificação taxonômica e paleoecológica	20
4. RESULTADOS.....	21
4.1. Dados Tafonômicos	21
4.1.1. Camada 1	22
4.1.2. Camada 2.....	27
4.2. Dados taxonômicos e paleoecológicos	31
5. DISCUSSÃO.....	34
5.1. Assinaturas tafonômicas	34
5.2. Comparações tafonômicas entre camadas	37
5.3. Paleoecologia voltada a inferências ambientais.....	40
6. CONCLUSÃO	43
7. REFERÊNCIAS	44

1. INTRODUÇÃO

1.1. Inferências Paleoambientais

A definição de um paleoambiente de depósitos sedimentares é uma das principais questões que envolvem as geociências desde seu nascimento. Um ambiente deposicional pode ser definido como um local particular onde os sedimentos são depositados e acumulados, sendo influenciado por processos físicos, químicos e biológicos até a formação da rocha (Miall, 2017). Desse modo, o estudo desses processos ajuda em sua reconstituição, e por fim, inferir condições ambientais como tipo de ambiente (marinho, continental, entre outros), profundidade, salinidade, tipo de substrato e energia do ambiente (Brenchley; Harper, 1998; Suguio, 2003;)

As informações sedimentares sempre foram a chave para a interpretação ambiental. Observações sobre composição, tamanho de grão, separação, espessura de leito e estruturas sedimentares permitem a discriminação de fácies sedimentares, que são um reflexo do ambiente de deposição. No entanto, os fósseis possuem uma função crítica na separação de ambiguidades causadas pelos indicadores sedimentológicos (Brenchley; Harper, 1998), já que os processos que atuam na formação de um depósito sedimentar são os mesmos que controlam a gênese, acúmulo e soterramento de restos orgânicos ou bioclastos (Holz; Bertoni-Machado; Simões, 2010).

O entendimento dos ambientes deposicionais e dos fatores climáticos associados pode ser compreendido por meio da integração de análises tafonômicas, sedimentológicas, paleoecológicas e icnológicas (Pineda-Salgado; Parras; Griffin, 2022). Essa abordagem de múltiplas variáveis ou *multi-proxy* permite interpretar como se formaram as assembleias fossilíferas de maneira mais refinada e inferir características do ambiente no momento de sua gênese.

1.2. Tafonomia

A tafonomia (do grego: *tafos* = sepultamento e *nomos* = lei) é um ramo das geociências que estuda os processos de preservação de restos orgânicos e como eles afetam as informações do registro fóssilífero (Behrensmeier; Kidwell, 1985), podendo ser dividida em duas amplas áreas, a bioestratinomia e a fossildiagênese (Figura 1). A bioestratinomia compreende a história sedimentar entre a morte ou produção biogênica até o soterramento, incluindo as causas da morte, decomposição e transporte, enquanto a diagênese abrange os processos físicos e

químicos pós soterramento, incluindo o metamorfismo (Holz; Simões, 2002; Fernández-López; Fernández-Jalvo, 2002). Dessa forma, essa ciência pode ser utilizada para realizar interpretações paleoecológicas e paleoambientais, diminuindo os vieses do processo de fossilização, visto que concentrações fossilíferas são resultado de condições ambientais e climáticas, simbolizando parte da comunidade viva daquele local (Behrensmeier; Kidwell; Gastaldo, 2000).

A análise bioestratinômica de amostras fósseis é uma ferramenta fundamental na elucidação de tendenciamentos causados pelo processo deposicional, condições ambientais e processos de sedimentação, sendo amplamente utilizada em invertebrados marinhos (Kidwell; Fürsich; Aigner, 1986; do Prado *et al*, 2016; Pineda-Salgado; Parras; Griffin, 2022; Sousa, 2024). Essa análise pode ser realizada por meio da interpretação de assinatura tafonômicas, ou seja, atributos interpretados nas amostras fossilíferas que indicam modificações ocorridas nos bioclastos na Zona Tafonomicamente Ativa (TAZ), que para ambientes aquáticos é a interface sedimento-água e o sedimento imediatamente abaixo (Davies; Powell; Stanton, 1989; Olszewski, 1999; Erthal; Ritter; Kotzian, 2017). Os danos tafonômicos no ambiente marinho podem ser construtivos ou destrutivos, quando há adição ou perda de estruturas ou sedimentos associados, respectivamente, e de origem física, biológica ou química (Smith; Nelson, 2003). Para a interpretação em fósseis de invertebrados, os dados mais comuns são desarticulação, fragmentação, reorientação, disposição do fóssil quanto ao plano de acamamento (biofábrica), abrasão, corrosão e segregação em relação ao tamanho (Brett; Baird 1986; Kidwell; Fürsich; Aigner, 1986; Kidwell; Bosence, 1991; Kidwell; Holland, 1991).

Figura 1: Fases e eventos que fazem parte do processo de fossilização



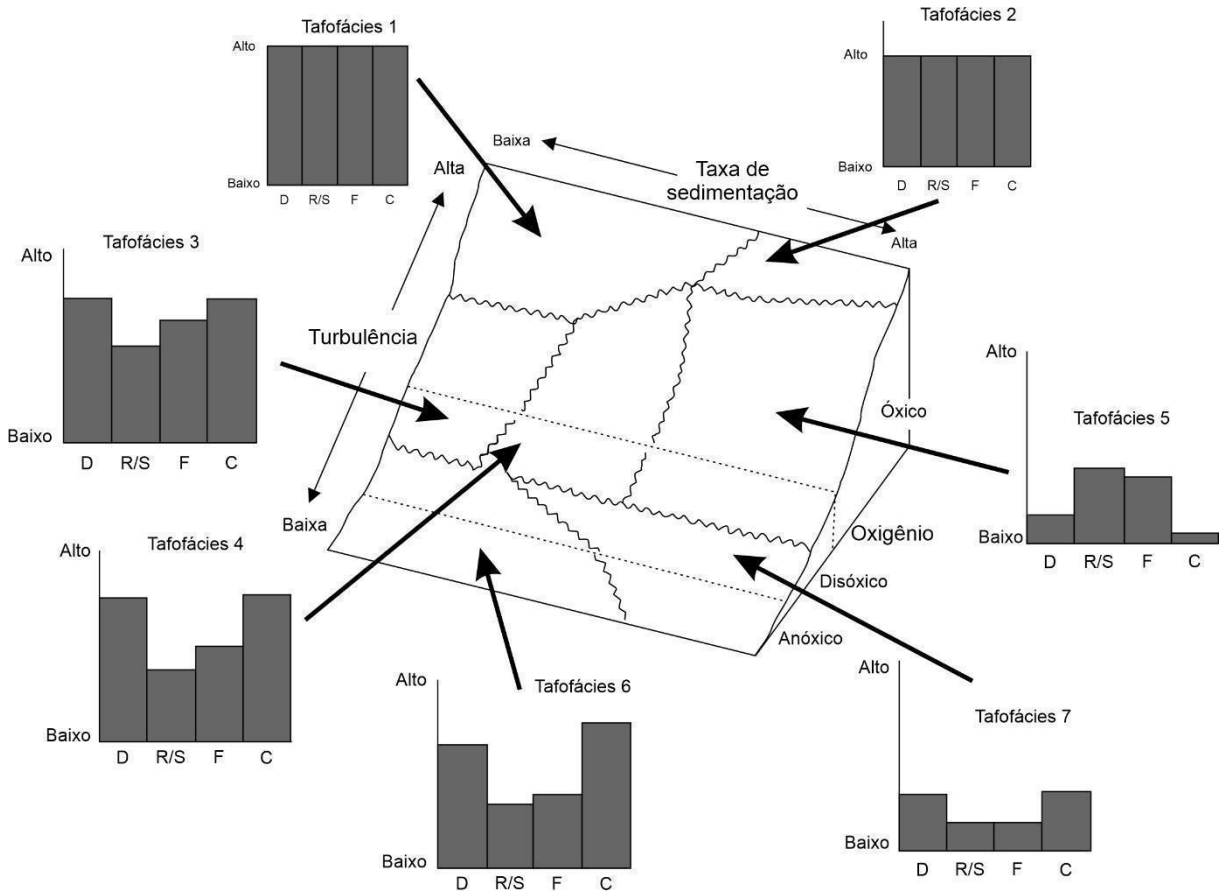
Fonte: Holz; Simões, 2002.

1.3. Tafofácies

Outro aspecto importante para a reconstituição de um paleoambiente é a caracterização das fácies. Uma fácies pode ser definida como expressão material do ambiente sedimentar, sendo a soma de características petrológicas, paleontológicas e petrogeoquímicas (Feng, 2022). A análise faciológica compreende um conjunto de métodos descritivos de como caracterizar a rocha sedimentar, como aspectos referentes à sua composição (siliciclástica, carbonática, entre outros), granulometria (silte, argila, areia, grânulo) e estruturas sedimentares (estratificações plano-paralelas, cruzada-acanalada). Portanto, essa área, aliada a tafonomia comparada, é de fundamental importância para o entendimento integral do registro fóssil e corrobora com o conceito de tafofácies (Speyer; Brett, 1986; Brett; Baird, 1986).

O termo tafofácies foi criado por Speyer e Brett (1986) e consiste nas informações tafonômicas de uma associação fossilífera, associadas ao seu nível sedimentar e estratigráfico, evidenciando o modo em que esse material se depositou. Os autores levaram em consideração taxa de sedimentação, bioturbação e retrabalhamento de sedimentos e fósseis de trilobitas do Devoniano Médio do Grupo Hamilton (Nova Iorque, EUA). Posteriormente, utilizaram essa metodologia para outros tipos de esqueletos de diferentes táxons paleozóicos, relacionando desarticulação, reorientação, fragmentação e abrasão/corrosão com taxas de turbulência, sedimentação e oxigenação do ambiente e obtendo sete tafofácies (Figura 2) (Speyer; Brett, 1988; Horodyski *et al*, 2017). Assim, é possível realizar inferências sobre o paleoambiente envolvido na gênese fossilífera de ambientes marinhos utilizando fósseis de invertebrados (*eg.* Rodrigues; Simões; Leme, 2003; Ghilardi, 2004; Holz; Simões, 2005; Zabini, 2010; Horodyski *et al*, 2014, Saldanha, 2023).

Figura 2: Modelo de tafofácies proposto para o Grupo Hamilton (Nova Iorque, EUA), sendo D=desarticulação; R/S=reorientação; F=fragmentação; C=corrosão.



Fonte: Retirado de Sousa (2024); adaptado de Speyer e Brett (1988).

1.4. Paleoecologia

Além dos dados tafonômicos, a ecologia e associação dos animais preservados é fundamental para uma reconstrução paleoambiental fidedigna e, também, pode indicar o estilo de vida, alimentação, interação e o local que ocupavam (Brett; Bartholomew; Baird, 2007; Ghilardi; Simões, 2000, Kurovski; Bosetti; Goltz, 2022). A paleoecologia estuda as relações entre os organismos fósseis e seus ambientes de vida, sendo uma ciência multidisciplinar que envolve a sistemática paleontológica e as geociências, estudando as interações entre a biota e o ambiente, preservada no registro fóssil em um intervalo de tempo não controlado (Lawrence, 1971; Dodd; Stanton, 1991; Brenchley; Harper, 1998)

Para tanto, a classificação dos organismos em guildas é uma ferramenta bastante utilizada para o entendimento da paleoecologia dos indivíduos e seus hábitos de vida

(biocenose) (Aberhan, 1994). Uma guilda é definida como um conjunto de espécies que utilizam os recursos ambientais de forma análoga, sem considerar a classificação taxonômica, sendo um conjunto artificial e polifilético na maior parte das vezes (Root, 1967), definidas, em geral, através de três fatores: fonte de alimento, utilização do espaço e estrutura corporal (*bauplan*) (Bambach, 1983).

A análise de guildas pode corroborar com a reconstrução paleoambiental (Velázquez-Heras *et al.*, 2022). Ghilardi (2004) separou os animais encontrados na Formação Ponta Grossa, do Devoniano, na Sub-bacia Apucarana, em nove guildas de invertebrados marinhos (Quadro 1) e constatou que a composição ecológica mudava de acordo com o tipo de sedimentação e com as características faciológicas e estratigráficas. Por exemplo, animais detritívoros podem ser indicativos de ambiente de baixa energia e ricos em matéria orgânica.

Ademais, a interpretação de uma assembleia fossilífera pode sofrer tendenciamentos advindos de mistura de gerações (*time-averaging*), como indivíduos de gerações diferentes agrupados juntos (Kowalewski, 1996). Desse modo, a interpretação de guildas, aliada a tafonomia, pode auxiliar na diminuição desses vieses.

Quadro 1: Guildas do Devoniano da Bacia do Paraná

Guilda	Abreviação	Exemplos
Animais suspensívoros de infauna rasa a moderadamente profunda	IRMP-S	Lingúlideos infaunais
Animais detritívoros de infauna rasa	IR-D	Bivalves da ordem Nuculida Dall, 1889
Animais suspensívoros endobissados (semi-infauna)	SIEN-S	<i>Bivalves do gênero Corbula</i> Bruguière, 1797
Animais suspensívoros epibissados	EP-S	Bivalves do gênero <i>Arcuatula</i> Jousseume, 1919
Animais suspensívoros de epifauna livre	EL-S	<i>Braquiópodes da ordem Spheriferida</i> Waagen (1883); <i>Orbiculoidea</i> d'Orbigny 1847
Animais suspensívoros de epifauna sésil	ES-S	<i>Conularia quichua</i> Ulrich 1890
Animais detritívoros e herbívoros de epifauna móvel	EV-D/H	Gastrópodes, <i>Tentaculites</i> von Schlotheim 1820
Animais carnívoros de epifauna móvel	EV-C	Equinodermatas da classe Asteroidea Blainville, 1830

Fonte: adaptado de Ghilardi (2004)

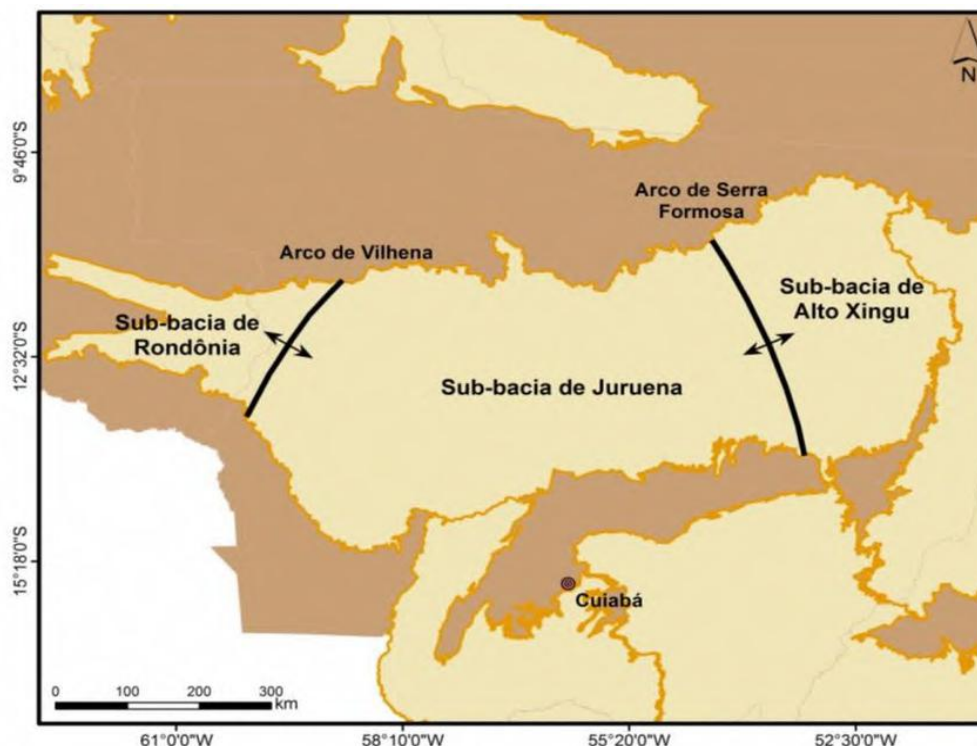
1.5. Contexto Geológico

A Bacia dos Parecis é uma bacia intracratônica localizada no Brasil central, nos estados de Mato Grosso e Rondônia, entre as bacias do Alto Tapajós, Paraná e Solimões, definindo com essas o conjunto de bacias paleozoicas brasileiras adjacentes a depressão Sub-andina (Siqueira, 1989; Pedreira; Bahia, 2004). A Bacia abrange uma área de 500.000 km², contendo mais de 6.000 metros de registros de rochas sedimentares siliciclásticas e químicas, intercaladas com rochas vulcânicas, em diferentes sequências sedimentares depositadas do Neoproterozoico ao Mesozoico (Silva *et al.*, 2024).

Seus pacotes paleozoicos se encontram em duas porções: uma que abrange toda a Sub-bacia de Rondônia na porção oeste e outra que se estende ao sul da Sub-bacia Alto Xingu (Figura 3), na porção leste, onde as unidades devonianas são chamadas de formações Furnas e Ponta Grossa (Haeser *et al.*, 2014; Bahia *et al.*, 2006).

A Formação Furnas é formada por conglomerados e arenitos seixosos, com estratificação plano paralela, caracterizando um ambiente marinho raso, sendo um contato gradacional com a Formação Ponta Grossa. Esta, por sua vez, é composta por arenitos finamente laminados granodecrescentes, siltitos e folhelhos micáceos, com seu conteúdo fóssilífero (trilobitas e braquiópodes) indicando um ambiente marinho raso a profundo (Pedreira; Bahia, 2004; Bahia *et al.*, 2006).

Figura 3: Mapa da Bacia dos Parecis



Fonte: Haeser *et al*, 2014.

1.6. Problemática

O Devoniano esteve em foco desde os primórdios da pesquisa paleontológica brasileira, sendo os grandes expoentes dela os trabalhos de Clarke (1899), Derby (1878) e Katzer (1903) sobre a Bacia do Amazonas, além de Clarke (1913) sobre o Devoniano no estado do Paraná. Durante o século XX, os trabalhos sobre as porções devonianas no país cresceram vertiginosamente, tanto na parte geológica como paleontológica, podendo ser citados os trabalhos de Petri (1948), Lange (1967), Melo (1988) e Boucot (1971, 1974), que ajudaram a compreender as origens de deposição e a biogeografia dos organismos, principalmente os invertebrados marinhos.

Nos últimos 30 anos, a pesquisa sobre o período foi alavancada sob a perspectiva de novas metodologias, como a Tafonomia (eg. Simões *et al.*, 2002, 2003; Rodrigues, 2002; Rodrigues; Simões; Leme; 2003; Ghilardi, 2004; Bosetti, 2004; Zabini, 2007; Zabini; Bosetti; Holz, 2010; Zabini *et al*, 2012, Bosetti *et al*. 2010; Ponciano; Fonseca; Machado, 2012; Horodyski, 2010; 2014) e a Estratigrafia de Sequências (Assine; Petri, 1996; Assine, 2001;

Bergamaschi; Pereira, 2001), auxiliando em melhores datações bioestratigráficas (Grahn; Pereira; Bergamaschi, 2000; Grahn; Bergamaschi; Pereira, 2002, Grahn *et al.* 2010). Os trabalhos tafonômicos auxiliaram a interpretação de novos ambientes deposicionais ocupados pela paleofauna, se tornando uma ferramenta eficaz e bem estabelecida para o estudo de invertebrados marinhos e possibilitando a visualização de eventos globais como o evento de Extinção Kacák (Bosetti *et al.*, 2012; Horodyski, 2014).

Apesar do grande número de estudos citados, a maioria deles é focada na porção Centro-Sul da Bacia do Paraná. Ainda, outros pacotes devonianos brasileiros tem sido alvo de estudos paleontológicos mais recentemente, como os do norte da Bacia do Paraná (Carbonaro; Ghilardi, 2016; Sedorko *et al.*, 2021; da Silva *et al.*, 2023; Rodrigues Ribeiro *et al.*, 2023, 2024) e da Bacia dos Parecis. Nesta última, pode-se citar Siqueira (1989), Carvalho e Edgecombe (1991), Boucot *et al.* (2001) e Ribeiro *et al.* (2021). Nesses trabalhos sobre a Bacia dos Parecis, pouco se abordou sobre a tafonomia e paleoecologia, que, como explicado anteriormente, contribuem com valiosas informações deposicionais que somente a análise sedimentológica não é capaz de suprir.

Dito isso, é inegável a importância de estudar a Tafonomia e a Paleoecologia de invertebrados marinhos da Bacia dos Parecis, visto que trabalhos desse cunho nessa região são incipientes e podem contribuir com importantes informações paleoambientais. Em consonância a isso, a comparação do trabalho com a literatura já estabelecida da Bacia do Paraná pode trazer mais respostas sobre as similaridades tafonômicas e ecológicas dos ambientes deposicionais que formavam o Devoniano em sua extensão. Ainda, esse trabalho pode servir de base para estudos biogeográficos e estratigráficos, também pouco estudados, o que pode contribuir para preencher lacunas de conhecimento sobre as incursões marinhas, transgressões e regressões do Devoniano e como elas afetaram essa porção geográfica nesse período.

2. OBJETIVOS

O objetivo principal deste trabalho é realizar inferências paleoambientais, definindo o ambiente deposicional de amostras fósseis do Devoniano na Bacia dos Parecis por meio de análises bioestratinômicas e ecológicas.

Para atender ao objetivo proposto, os objetivos secundários são:

- a) Analisar os dados bioestratinômicos das amostras;
- b) Classificar os organismos fósseis taxonomicamente;
- c) Classificar os organismos fósseis em guildas paleoecológicas;

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material de estudo

Os fósseis foram coletados no dia 7 de julho de 2023, entre as cidades de Paranatinga e Gaúcha do Norte, MT, local conhecido como Morro Vermelho na literatura (Figura 4), no escopo do Processo FAPESP n.º 2020/12409-4. Eles foram depositados na coleção científica do Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA) da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Campus Bauru, sob os números de catalogação CCLP 1549; 1550; 1550B; 1551AB; 1553A; 1553B; 1553C; 1553D; 1554; 1555; 1556; 1557; 1558; 1559; 1560; 1561A; 1562; 1563; 1564A; 1564B; 1565A; 1565B; 1565C; 1566A; 1566C; 1567A; 1567B; 1568; 1569; 1570; 1571; 1573; 1574; 1575; 1576; 1577; 1578; 1579; 1580; 1580A; 1580B; 1617; 1619; 1620; 1621A; 1622; 1623; 1624; 1625A; 1625B; 1626; 1626C; 1628; 1629; 1630; 1631; 1631A; 1631B; 1632; 1634; 1635; 1636; 1637; 1638; 1639; 1640; 1641; 1642

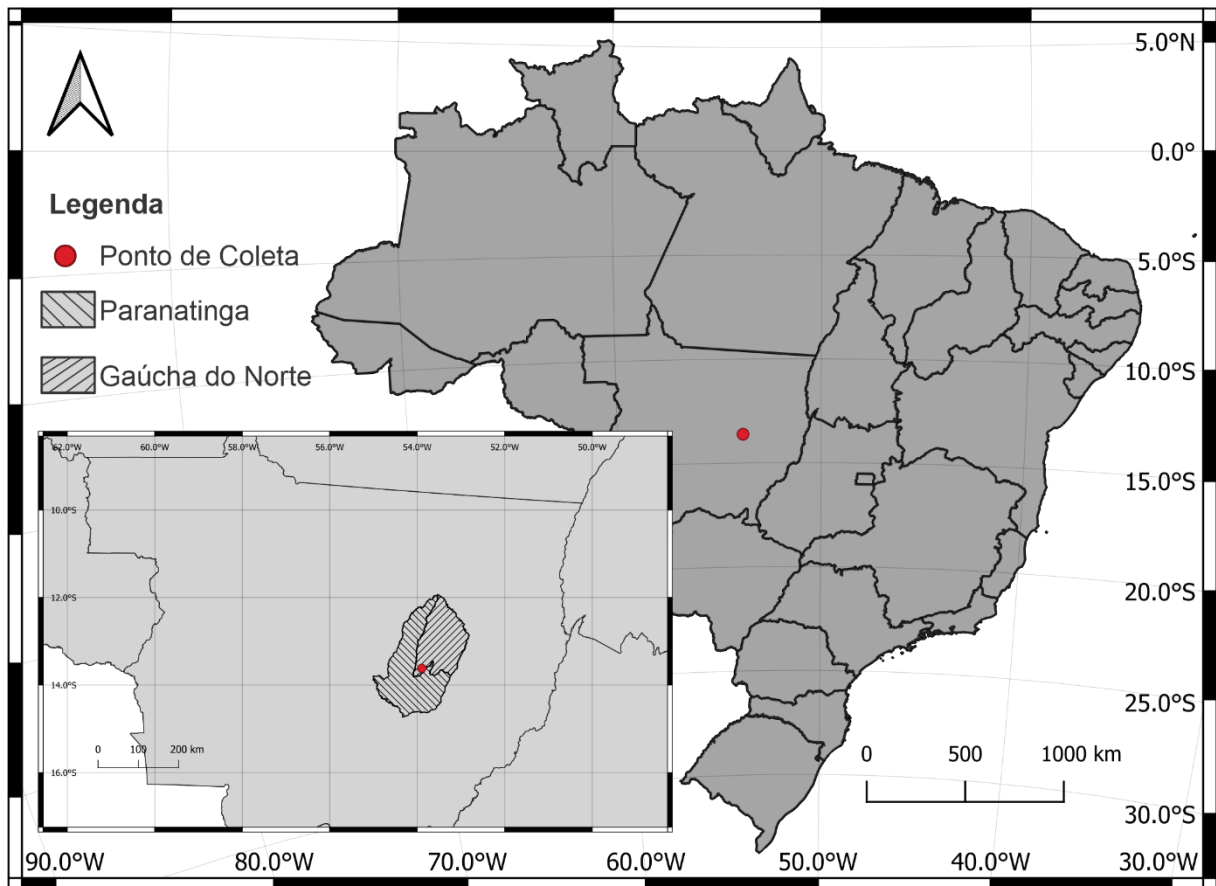
No total, foram 191 fósseis analisados de táxons de invertebrados: conulárias, trilobitas, braquiópodes (discinídeos, lingulídeos e spiriferídeos), gastrópodes, bivalves, tentaculítídeos, crinoides e briozoários, distribuídos em dois horizontes diferentes, denominados nesse trabalho como Camada 1 e 2, no perfil litoestratigráfico de seção composta levantada em campo (Figura 5). A Camada 1 é composta de arenitos finos com estratificação cruzada de baixo ângulo enquanto a Camada 2 é composta de arenito fino com estratificação horizontal (Quadro 2).

Quadro 2: Descrição das fácies do perfil litoestratigráfico.

Fácies	Estrutura sedimentar
Lamito intercalado com laminações de arenito muito fino a fino	Estratificação horizontal
Arenito muito fino	Marcas de onda
Arenito fino	Massiva
Arenito fino	Estratificação cruzada de baixo ângulo
Arenito fino	Estratificação cruzada tipo <i>Hummocky</i>
Arenito fino	Estratificação horizontal

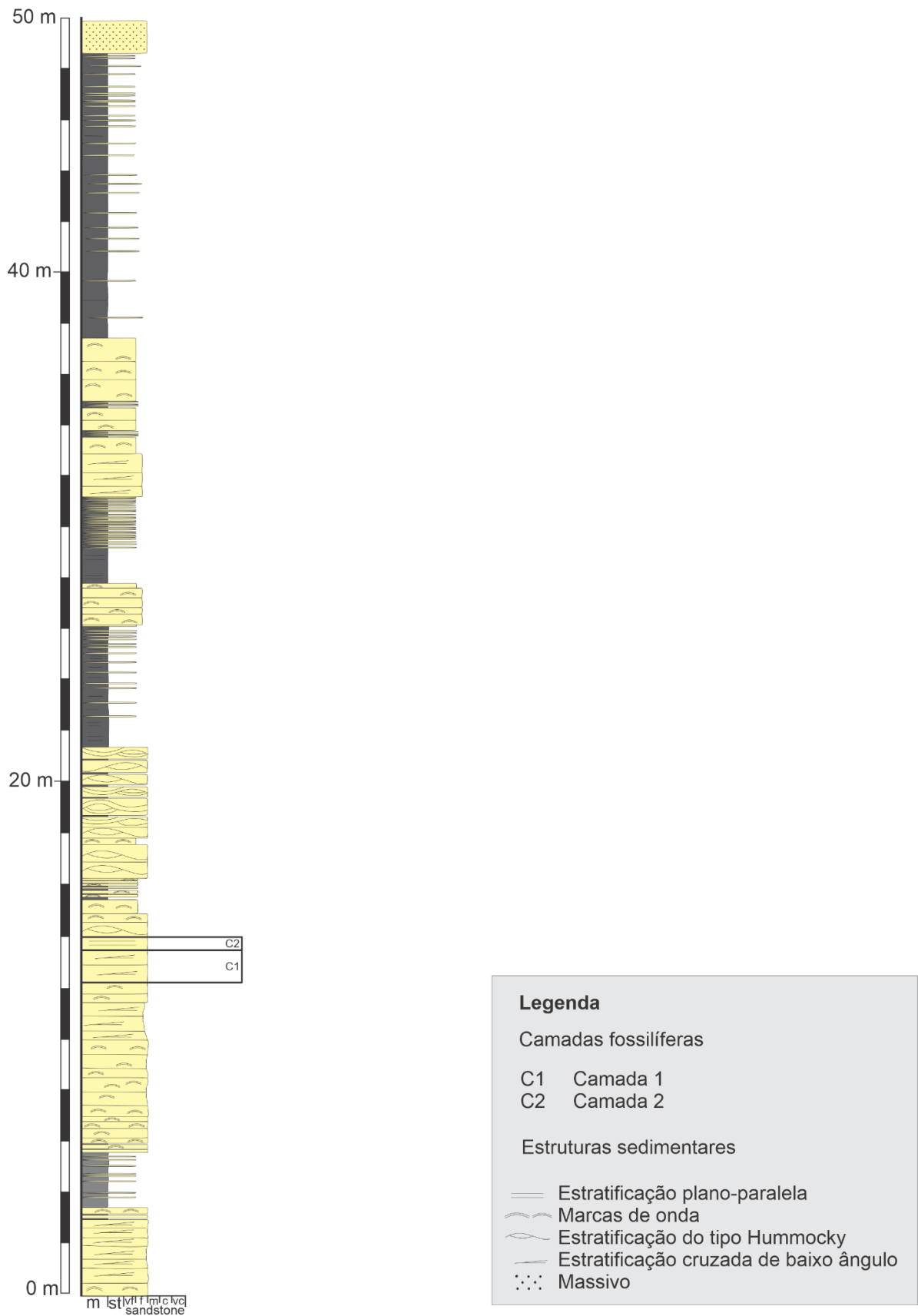
Fonte: autoral.

Figura 4: Mapa do local de coleta.



Fonte: autoral.

Figura 5: Perfil litoestratigráfico da Seção Morro Vermelho.



Fonte: Adaptada de Profº Daniel Sedorko.

3.2. Metodologia

3.2.1. Levantamento dos dados tafonômicos

Para a coleta dos dados tafonômicos, foi utilizada a metodologia adaptada de Brett e Baird (1986), Brett e Baird (1988) e Kidwell, Fürsich e Aigner (1986), em que foram coletados os dados para cada fóssil:

a) Tipo de esqueleto: Brett e Baird (1988) dividiram os fósseis de invertebrados marinhos do Devoniano do Grupo Hamilton em 5 tipos de esqueletos: massivos, representados por esqueletos densos sem forma definida, como corais rugosos, arborescentes, definidos com um crescimento ramificado, como em briozoários Cryptostomata, univalves, representados por organismos com apenas uma concha, com gastrópodes e Tentaculida, bivalves, definidos por indivíduos formados por duas valvas, como bivalves e braquiópodes e multielemento, formados por diversos segmentos articulados, como trilobitas e crinóides. Para esse trabalho, os conularídeos foram classificados como organismos frágeis unitários, por não se encaixar exatamente como univalves ou multielemento, já os briozoários encontrados foram classificados como incrustantes, pois foram encontrados incrustados em rocha ou outros organismos;

b) Desarticulação: processo pós-morte em que ocorre a separação de metâmeros ou valvas;

c) Fragmentação: quebra de segmentos corpóreos, ocorrendo pós-morte ou por predação;

d) Abrasão: processo de desgaste físico que ocorre no bioclasto por ação energética;

e) Bioerosão: perfurações de origem biológica;

f) Bioincrustação: processo em que organismos esclerobiontes aderem ao corpo de outro indivíduo;

g) Plano de acamamento: característica da deposição do fóssil em relação ao plano de acamamento do registro sedimentar.

Para os esqueletos frágeis unitários foram coletadas adicionalmente informações relevantes para os estudos preservacionais em Conulatae (Rodrigues; Simões; Leme, 2003):

h) Achatamento: processo de deformação das tecas de conularídeos, ocasionada por processos preservacionais, pode ocorrer lateralmente ou longitudinalmente. Em contrapartida, a deposição de sedimentos finos em ambientes com pouco fluxo de correntes, ocasiona o processo de preenchimento da teca dos conularídeos.

i) Agrupamento: estado em que se encontram conulárias que apresentam hábito gregário ou colonial, formando agregados. Dessa forma, encontrá-las isoladas, pode ser indicativo que houve desagregação por correntes.

As análises foram realizadas com auxílio de uma lupa estereoscópica Leica S8AP0 de aumento de 80x e uma câmera Nikon D7000.

Posteriormente, os dados tafonômicos foram submetidos a análises multivariadas no software *Paleontological Statistics (PAST 5.0)* (Hammer *et al.*, 2001), com o objetivo de identificar relações e semelhanças entre as assinaturas tafonômicas. Uma matriz de dados foi produzida, utilizando dados binários, representando ausência (0), presença (1) ou dado não informado (?), que não foi computado para as análises. Essa matriz foi submetida a análise de agrupamentos (*cluster*) clássica utilizando o método de grupos não ponderados com uma média aritmética simples (UPGMA), passando pelo Índice de Similaridade de Dice (Coeficiente de Sørensen) e a análise de correspondência (PCA), adaptando a metodologia de Sousa, Dangio e Ghilardi (2024). O Índice de similaridade de Dice é uma medida de similaridade entre dois grupos, útil para comparar dados binários, sendo menos sensível ao tamanho desigual de amostras (Dice, 1945), enquanto a PCA é uma técnica de ordenação em eixos independentes, chamados componentes, usada para reduzir a dimensionalidades de grandes conjuntos de dados, possibilitando a visualização das variações.

3.2.2. Classificação taxonômica e paleoecológica

Primeiramente, os fósseis foram classificados taxonomicamente por meio da comparação com a literatura estabelecida para as bacias devonianas brasileiras (*eg.* Clarke, 1913; Boucot *et al.*, 2001; Leme *et al.*, 2004). Esses dados foram submetidos a índices de Diversidade Alfa, como o Índice de Shannon-Wiener e Índice de Simpson, e Diversidade Beta, como o Índice de Bray-curtis, comparando os fósseis dos dois níveis no perfil litoestratigráfico. O software *R* foi utilizado para realizar as análises e gerar os gráficos.

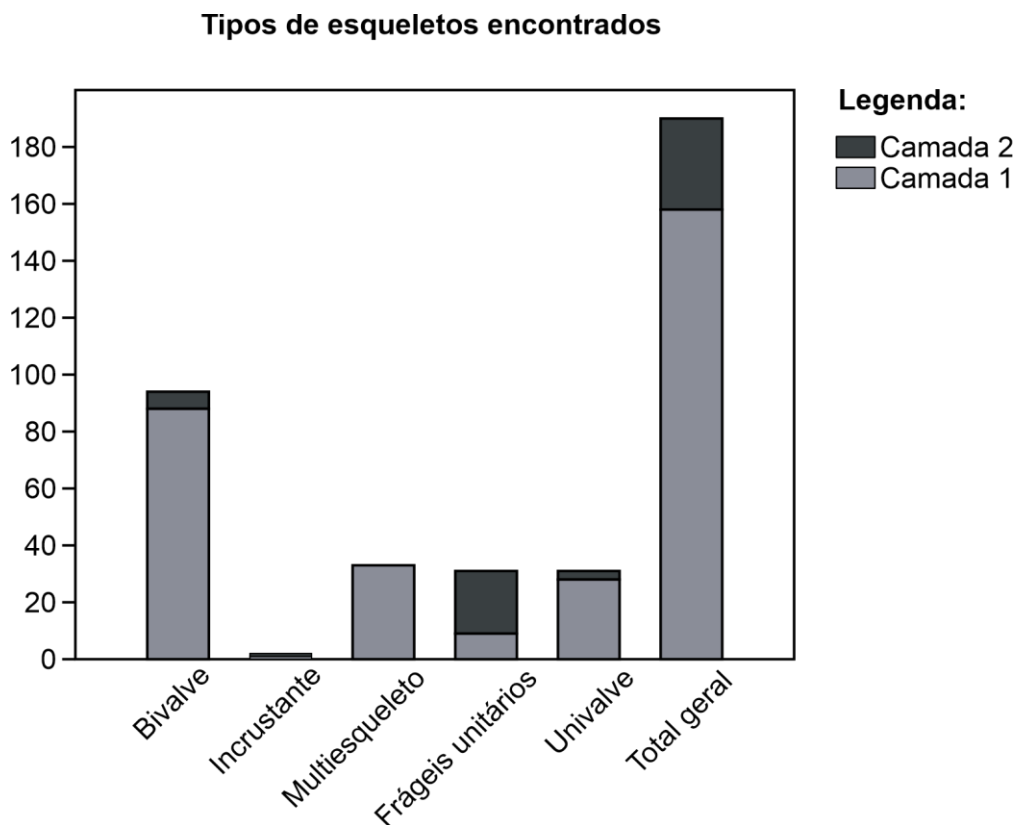
Em seguida, esses fósseis foram classificados em guildas paleoecológicas, seguindo a metodologia proposta por Aberhan (1983), adaptada em Ghilardi (2004) e Pereira (2023), para os organismos do Devoniano da Bacia do Paraná. Foi realizada uma revisão na literatura sobre os táxons encontrados e hábitos de vida, utilizando informações sobre hábito alimentar, plano corporal e habitat de vida para sua classificação para classificação em cada guilda.

4. RESULTADOS

4.1. Dados Tafonômicos

Os fósseis foram divididos em tipos de esqueleto (univalve, bivalve, multielemento, incrustante, frágeis unitários) para facilitar a interpretação tafonômica, visto que a forma corporal influencia diretamente em como os efeitos do ambiente e de preservação agem nos organismos fossilizados. Dos 191 fósseis classificados, 159 estavam na Camada 1 e 32 estavam na Camada 2 (Figura 6).

Figura 6: Gráfico de tipos esqueléticos das amostras separados por camada.

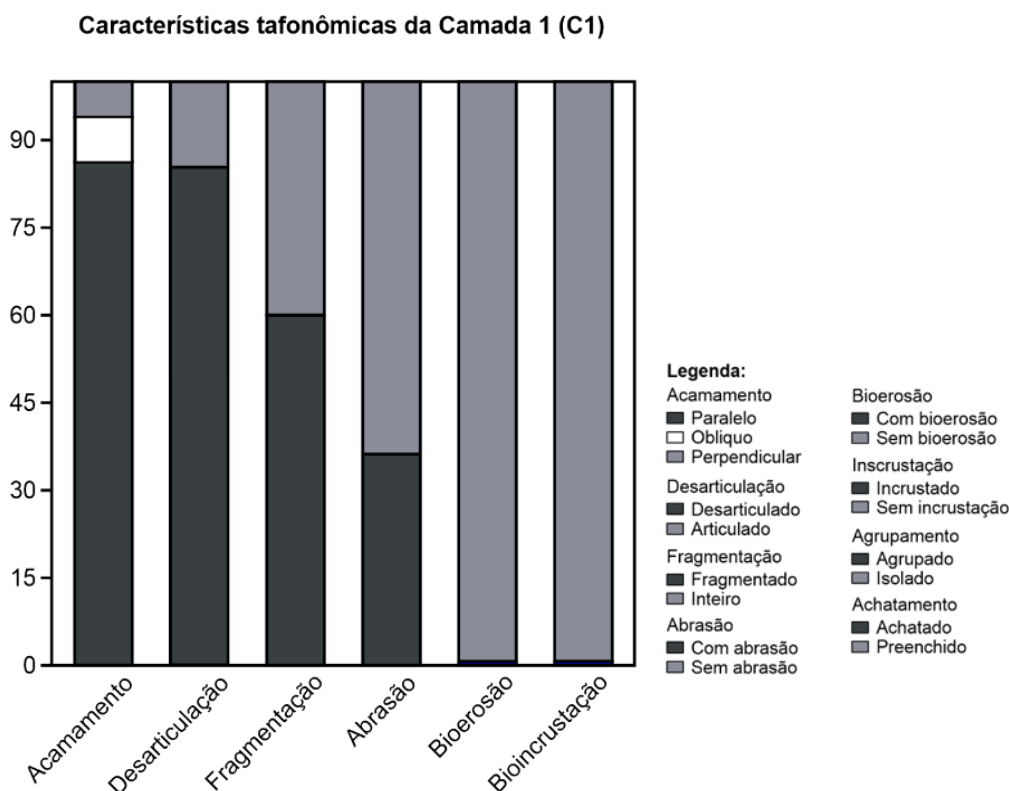


Fonte: autoral.

4.1.1. Camada 1

Os fósseis da camada 1 estão em sua maioria paralelos ao acamamento (n=113; 86,25%), desarticulados (n=36; 85,71%), fragmentados (n=63; 60%) e com poucos sinais de abrasão (n=38; 36,19%), bioerosão (n=1; 0,64%) e bioincrustação (n=1; 0,67%) (Figura 7). Essa camada é dominada por lingulídeos, trilobitas homalonotídeos e tentaculítídeos, mas com presença de outros braquiópodes, conulariídeos, bivalves, gastrópodes, artrópodes e crinóides (Figura 12).

Figura 7: Características tafonômicas da Camada 1.

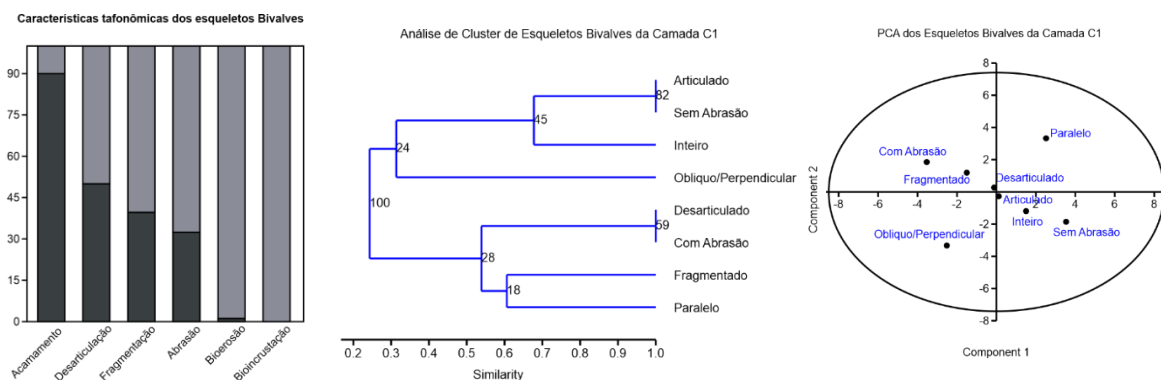


Fonte: autoral

Os esqueletos bivalves (n=88) estão em sua maioria paralelos ao plano de acamamento (n=63; 90%), inteiros (n=35; 60,34%), com pouca abrasão (n=24; 32,43%), bioerosão (n=1; 1,14%) e bioincrustação (n=0; 0%). Quanto à articulação, metade apresentou valvas articuladas (n=5; 50%) e a outra valvas desarticuladas (n=5; 50%). Entre eles, havia uma amostra de *Orbiculoidea* sp. com as valvas juntas “em tesoura”. Nos lingulídeos as informações sobre desarticulação não puderam ser retiradas devido ao tipo de preservação encontrado nessa assembleia, que impossibilita a distinção entre valvas articuladas e inarticuladas. Com a análise de cluster pode-se perceber que há duas classes tafonômicas principais: a de bivalves

articulados, sem abrasão e inteiros e de bivalves desarticulados, com abrasão, fragmentados e paralelos. Também foi feita uma análise apenas com lingulídeos não considerando a característica de desarticulação e nota-se que as mesmas classes são encontradas: lingulídeos inteiros e sem abrasão e lingulídeos fragmentados, com abrasão e paralelos. Na análise do PCA, houve a alocação dos caracteres abrasão e fragmentação do lado esquerdo do componente 2 e inteiros e sem abrasão do lado direito, reiterando essa correlação. As características paralelo e oblíquo estão alocadas nas extremidades do eixo da componente 1 (Figura 8).

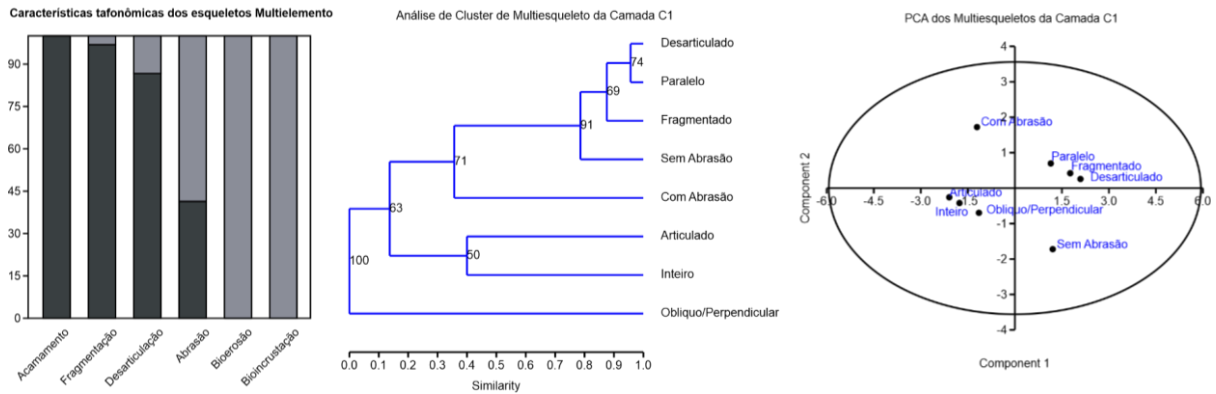
Figura 8: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos bivalves de C1.



Fonte: autoral

Os esqueletos do tipo multielemento (n=33) foram encontrados concordantes ao plano de acamamento (n=33; 100%), fragmentados (n=26; 86,66%), desarticulados (n=31; 96,87%), com pouca abrasão (n=12; 41,37%) e sem bioerosão (n=0; 0%) e bioincrustação (n=0; 0%). A maior parte deles formada por trilobitas homalonotídeos (n=30) bastante fragmentados e desarticulados. Já os multielemento crinóides (n=2) apresentaram bom estado de preservação, sendo que um está articulado e inteiro e o outro está com o cálice preservado, com as outras informações perdidas na coleta, sendo retiradas, pois poderiam estar enviesadas. Dessa forma, na análise de cluster pode-se perceber dois agrupamentos principais: o de indivíduos desarticulados, paralelos, fragmentados e sem abrasão, com mais de 75% de similaridade e outro de indivíduos inteiros e articulados. No PCA, os caracteres paralelo, fragmentado e desarticulado obtiveram alto grau de correspondência no quadrante superior direito e os caracteres articulado e inteiro no inferior esquerdo. Já os dados de abrasão situam-se longe do centroide, não correspondendo tanto com os demais caracteres (Figura 9).

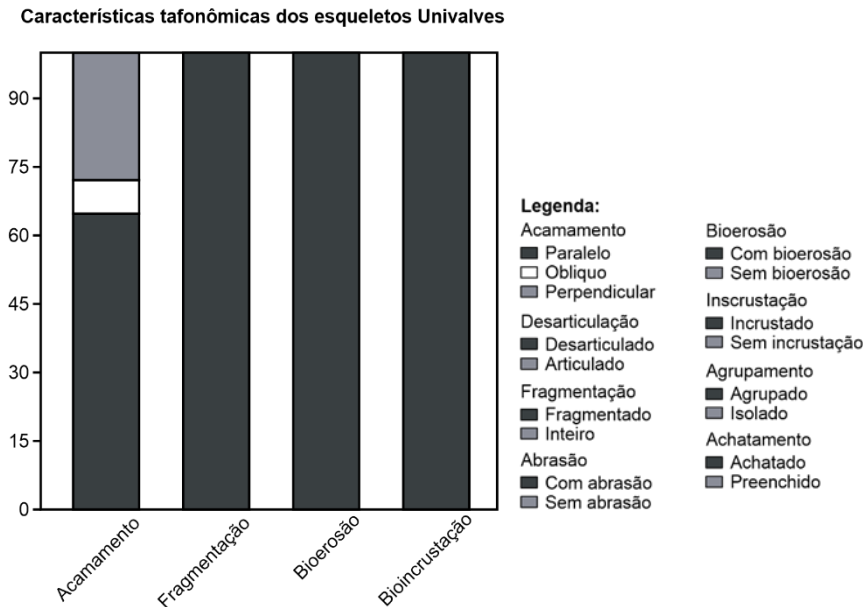
Figura 9: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos multielemento de C1.



Fonte: autoral

Os esqueletos univalves estavam todos fragmentados, mas livres de incrustação e bioerosão. O plano de acamamento variou, apresentando 66,66% de espécimes paralelos (n=18) ao acamamento, 3,7% oblíquos (n=1) e 29,3% de perpendiculares (n=8). Os tentaculídeos, que formam a maioria desse tipo esquelético, foram encontrados em diversas posições, mesmo próximos uns dos outros, não obtendo correlação quanto ao plano (Figura 10).

Figura 10: Características tafonômicas de esqueletos univalves de C1.

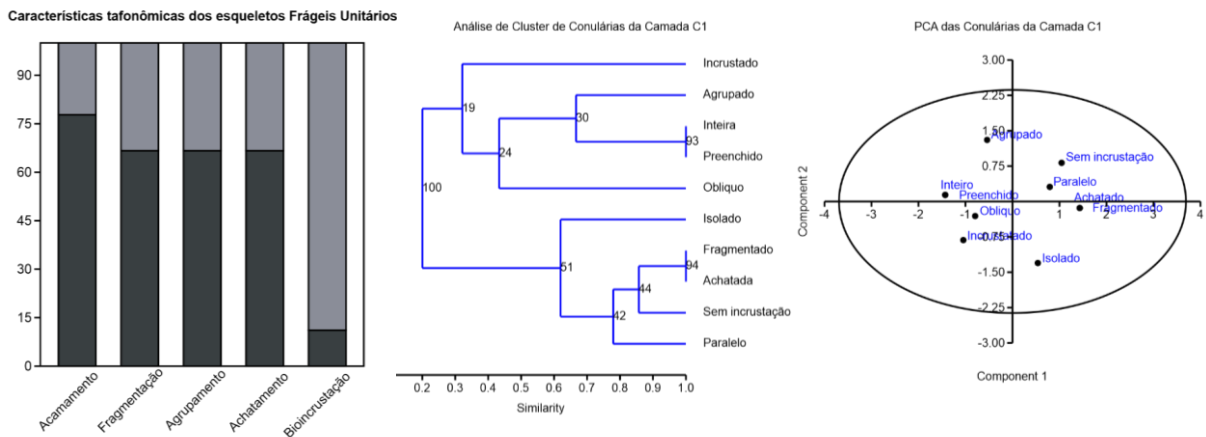


Fonte: autoral

Os esqueletos frágeis unitários, interpretados como esqueletos frágeis unitários, formados por conulariídeos, apresentaram em sua maioria orientação em relação ao acamamento paralela (n=7; 77,77%), fragmentação (n=6; 66,66%), agrupamento (n=6;

66;66%) e achatamento (n=6; 66;66%), porém em menor quantidade comparado aos fósseis da C2. Ocorreu bioincrustação por briozoários em um exemplar de conulariídeos que estava inteiro, preenchido, agrupado e oblíquo ao plano. Pode-se notar pela análise de cluster que alguns conulariídeos se encontram inteiros, preenchidos e agrupados, podendo ter incrustação enquanto outras estão fragmentados, achatados, sem incrustação e paralelos, correspondendo com a análise de PCA (Figura 11).

Figura 11: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos frágeis unitários de C1.

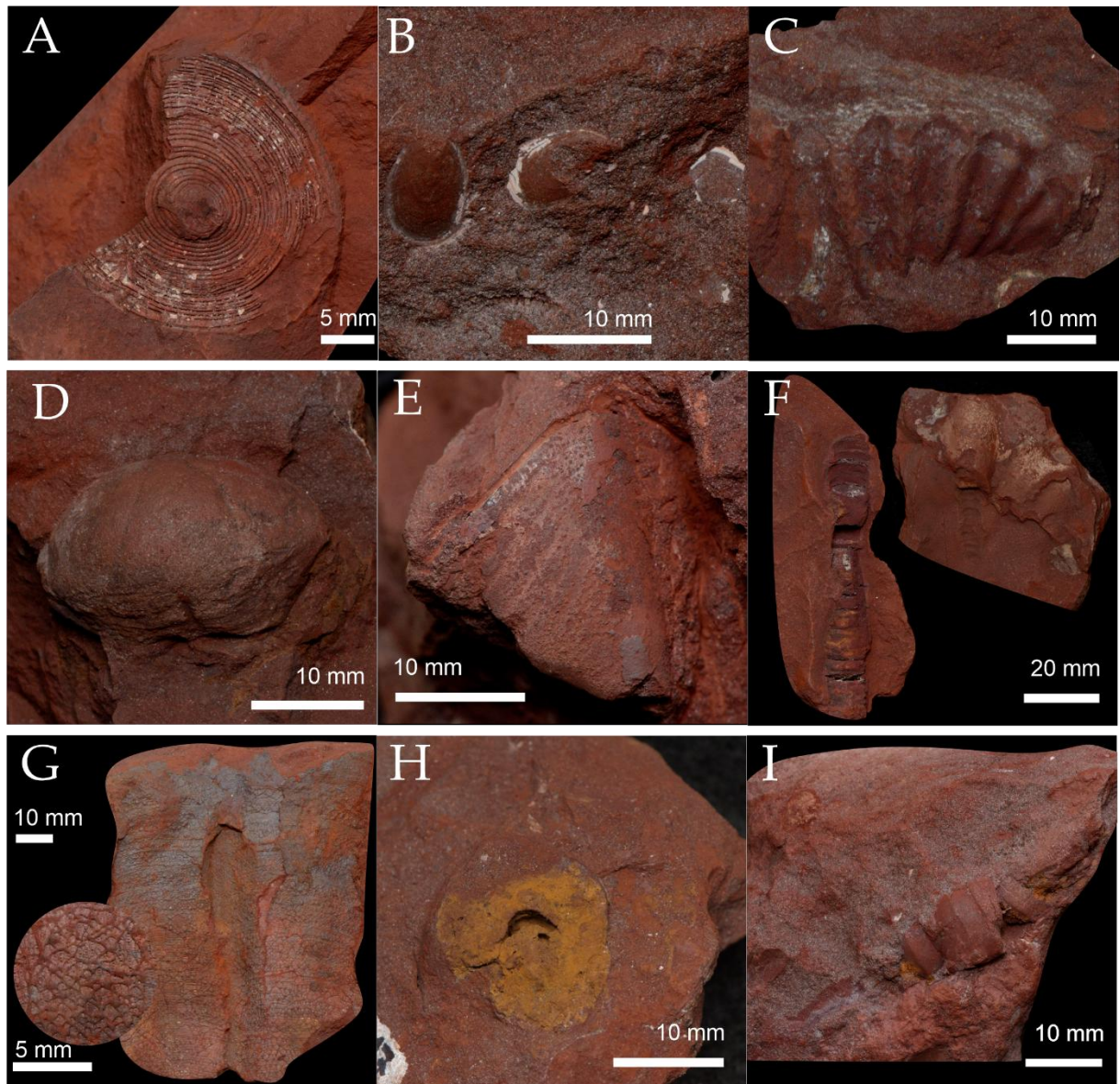


Fonte: autoral

Os caracteres tafonômicos desta camada podem ser resumidos a seguir:

Camada 1: Essa camada possui uma maior diversidade de biocenose em relação à camada 2, sendo dominada por lingulídeos, trilobitas homalonotídeos e tentaculídeos. Os esqueletos bivalves, compostos majoritariamente pelos lingulídeos, eram em sua maioria concordantes ao acamamento, inteiros e sem abrasão, sinais de bioerosão ou incrustação, podendo estar desarticulados ou não. A maioria dos fósseis multiesqueléticos (trilobitas, artrópodes e crinóides) estavam concordantes ao acamamento, fragmentados e desarticulados, mas pouco abradidos e sem sinais de bioerosão e bioincrustação. Nota-se que os crinóides estavam pouco fragmentados e articulados, diferente dos fragmentos de trilobitas. Os esqueletos univalves foram encontrados fragmentados e limpos de bioerosão e incrustação, porém tanto paralelos quanto perpendiculares ou oblíquos ao acamamento. A maioria dos conulariídeos estavam paralelos, fragmentados, agrupados, achatados e limpos de incrustação.

Figura 12: Fósseis da Camada 1.



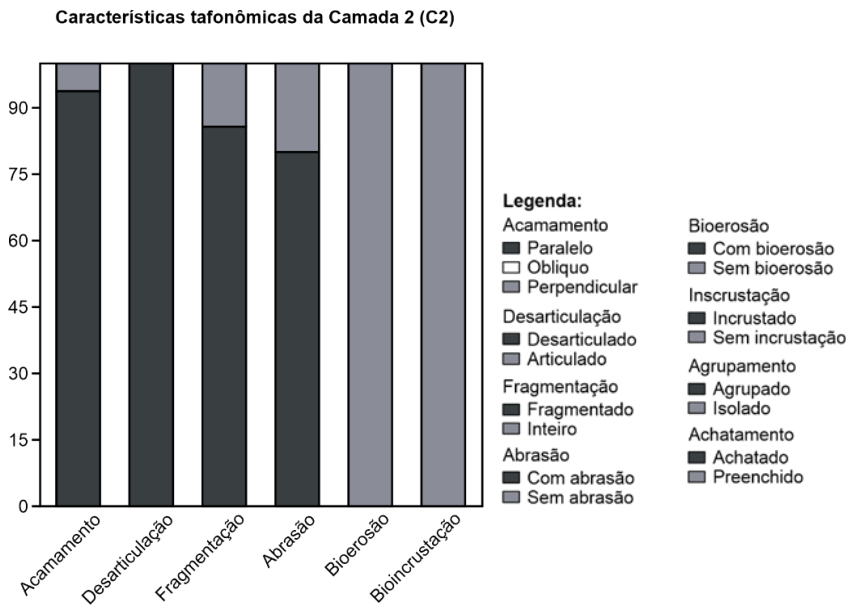
Fonte: autoral

Legenda: A) *Orbiculoidea* sp.; B) Lingulídeos infaunais; C) Braquiópode da ordem Spiriferida articulado; D) Molusco bivalve; E) Pigídeo de trilobita homalonotídeos; F) Crinóide articulado; G) Conulariídeo incrustado com briozoário; H) Gastrópode; I) Artrópode não identificado.

4.1.2. Camada 2

Os fósseis da camada 2 (C2) (n=32) estão em sua maioria paralelos entre si (n=30; 93,75%), desarticulados (n=3; 100%), fragmentados (n=24; 85,57%), com sinais de abrasão (n=4; 80%) e todos limpos de bioerosão e incrustação (Figura 13). Essa camada possui uma menor diversidade de biocenose em relação à C1, sendo composta majoritariamente por conulariídeos (Figura 17).

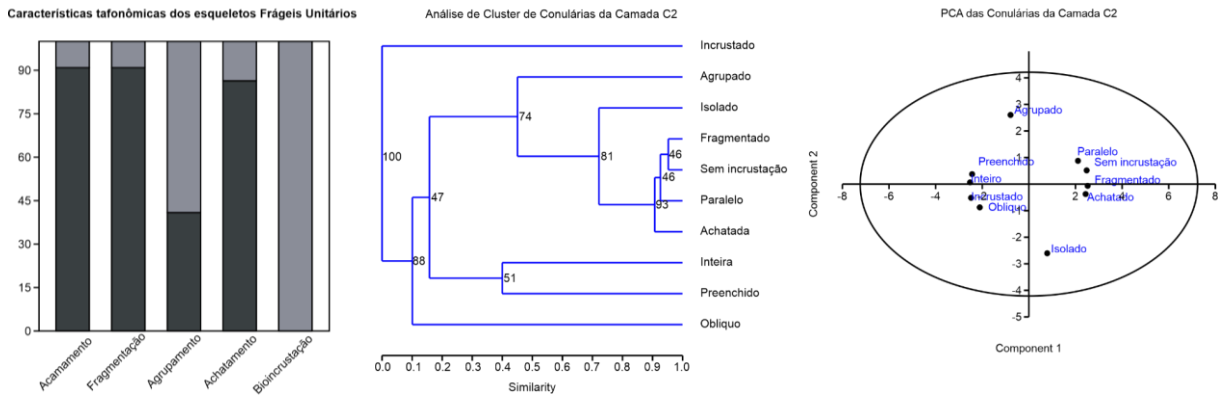
Figura 13: Características tafonômicas da Camada 2.



Fonte: autoral

Os conulariídeos de C2 se encontram majoritariamente concordantes ao plano de acamamento (n=20; 90,91%), fragmentados (n=20; 90,91%), achatados (n=19; 86,36), isolados (n=13; 59,09%) e limpos de incrustação (n=22; 100%). Assim a classe tafonômica predominante na amostra foi de conulárias fragmentadas, limpas, paralelas e achatadas, apresentando similaridade de mais de 90% na análise de cluster e proximidade no PCA (Figura 14).

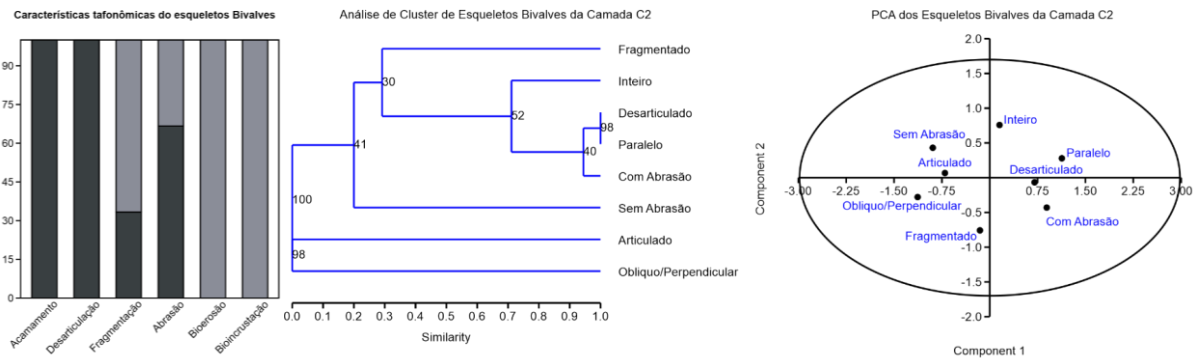
Figura 14: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos frágeis unitários de C2.



Fonte: autoral

Foram encontrados poucos fósseis de outros táxons. Os esqueletos bivalves (n=6) foram representados por dois *Orbiculoidea excentrica*, um discinídeo indeterminado e três lingulídeos. Eles estavam paralelos ao acamamento (n=6; 100%), desarticulados (n=3; 100%), com valvas inteiras (n=2; 66,66%) e com sinais de abrasão (n=4; 80%), porém livres de bioerosão e bioincrustação. Segundo a análise de cluster, a maior similaridade está relacionada a bivalves desarticulados, paralelos e com abrasão, apresentando alta correspondência pelo PCA (Figura 15).

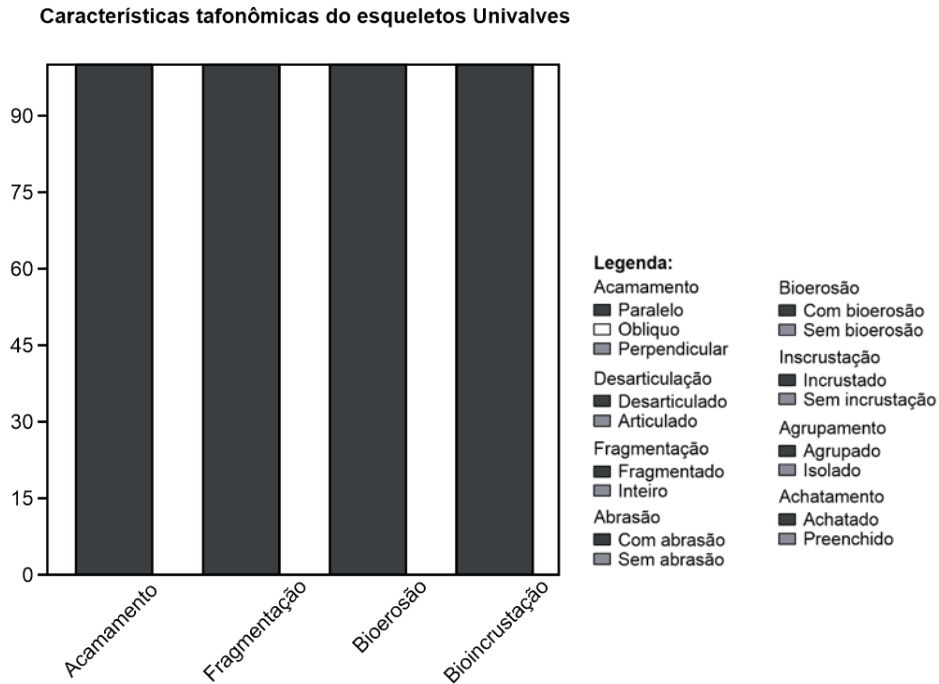
Figura 15: Características tafonômicas, cluster e PCA dos esqueletos bivalves de C2.



Fonte: autoral

Os tentaculídeos (n=3) e o briozoário (n=1) possuem poucas características tafonômicas perceptivelmente impressas. Os primeiros se encontram paralelos (n=3, 100%), fragmentados (n=3; 100%) e sem sinais de incrustação ou bioerosão. Sinais de abrasão não foram perceptivelmente interpretados nem como positivos nem negativos, então ficaram de fora da contagem. Já o último apenas pode ser classificado como fragmentado (Figura 16).

Figura 16: Características tafonômicas de esqueletos univalves de C2

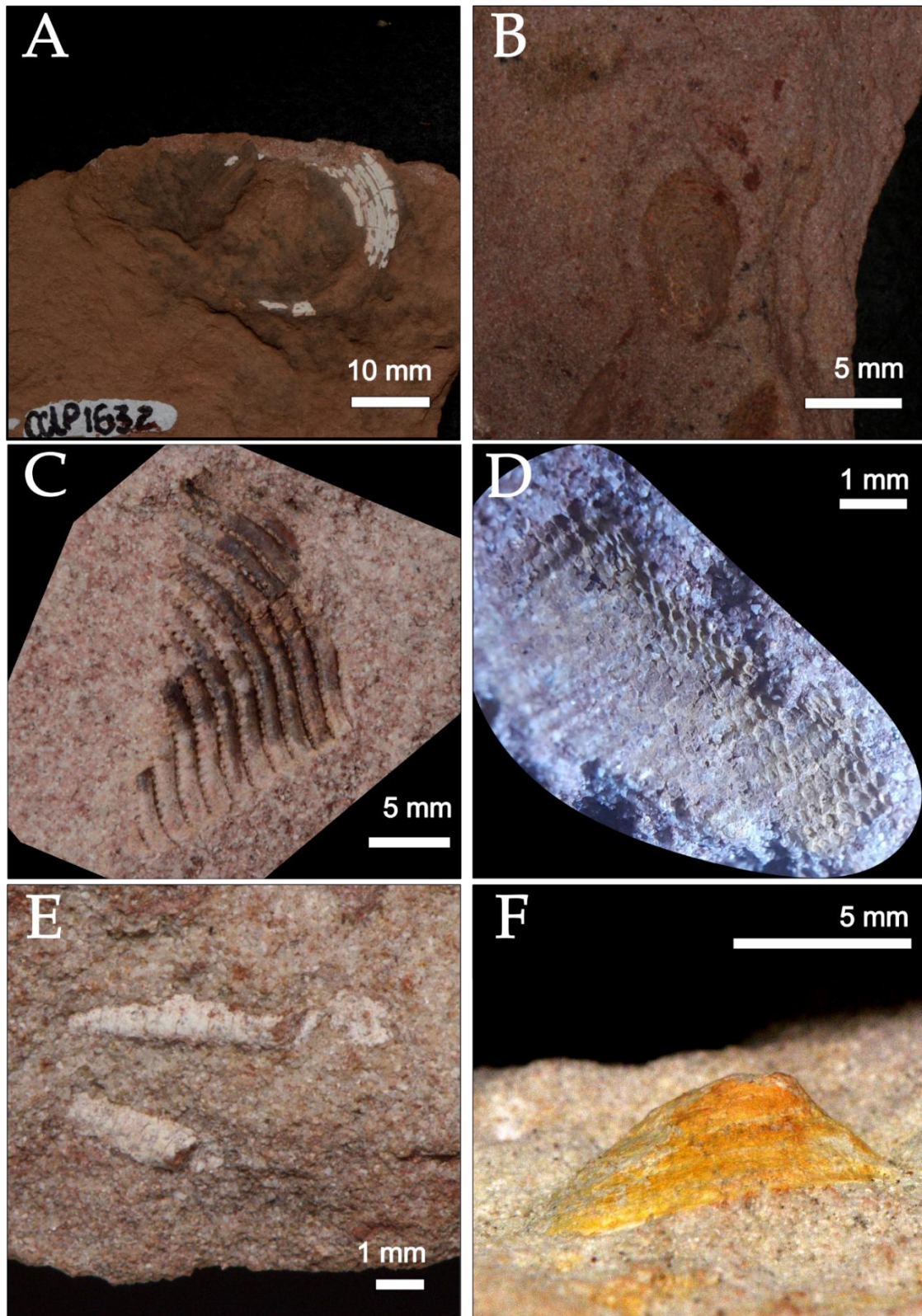


Fonte: autoral

Essas análises podem ser sumarizadas a seguir:

Camada 2: essa camada é composta majoritariamente por fósseis de conulariídeos fragmentados, sem incrustação, concordantes ao acamamento e achatados, podendo estar tanto isolados quanto agrupados, porém essas assinaturas foram mais prevalentes do que na camada 1. Houve baixa preservação de outros táxons comparado às conulárias. Os esqueletos bivalves (*Orbiculoidea excentrica* e lingulídeos) estavam predominantemente desarticulados, concordantes ao acamamento, com sinais de abrasão e inteiros. Os esqueletos univalves, compostos exclusivamente por tentaculítídeos, apresentaram poucas assinaturas distinguíveis, mas estavam fragmentados e paralelos ao plano.

Figura 17: Fósseis da Camada 2.



Fonte: autoral

Legenda: A) Braquiópode discinídeo; B) Lingulídeo infauna; C) Conulariídeo; D) Briozoário; E) Tentaculítídeos; F) *Orbiculoidea* sp.

4.2. Dados taxonômicos e paleoecológicos

Foram calculados os valores de Índice de Diversidade de Shannon-Wiener e Simpson (1-d) de cada camada e o Índice de Bray-Curtis entre as camadas, como mostrado na Quadro 3.

Quadro 3: Índices de diversidade das camadas

Camada	Shannon	Simpson	Bray-Curtis
<i>C1</i>	1,632444	0,7060638	NA
<i>C2</i>	1,091333	0,5039062	NA
<i>C1 x C2</i>	NA	NA	0,8010471

Fonte: autoral

Pode-se perceber que C1 possui uma diversidade maior que C2, tanto em número de táxons quanto em número de guildas. Os fósseis de C1 foram divididos em sete guildas: Carnívoro de semi-infauna móvel (SIM-C); Detritívoro ou herbívoro de epifauna móvel (EM-D/H); Suspensívoro de epifauna móvel (EM-S); Suspensívoro de epifauna séssil (ES-S); Suspensívoro incrustante (I-S); e Suspensívoro de infauna rasa a moderadamente profunda (IRMP-S). Enquanto os fósseis de C2 camada foram divididos em quatro guildas: Detritívoro ou herbívoro de epifauna móvel (EM-D/H); Suspensívoro de epifauna séssil (ES-S); Suspensívoro incrustante (I-S); e Suspensívoro de infauna rasa a moderadamente profunda (IRMP-S). As guildas foram definidas segundo o levantamento bibliográfico exposto no Quadro 4.

A C1 é formada predominantemente por Suspensívoro de infauna rasa a moderadamente profunda, em sua totalidade formados pelos braquiópodes lingulídeos, seguido de carnívoros semi-infaunais e detritívoros ou herbívoros epifaunais. Já a C2 é composta primordialmente por fósseis da guilda Suspensívoro de epifauna séssil, primariamente composto por Conulariídeos, seguido de poucos fósseis de outras guildas como vistos no Quadro 5 e Figura 18.

Quadro 4: Táxons, guildas e referências da literatura.

Táxon	Guilda paleoecológica	Referência	C1	C2
Artrópode	-	-	1	-
Bivalve (?)	-	-	5	-
Braquiópode indeterminado	-	-	2	-
Briozoário	Suspensívoros incrustantes	Taylor; Waeschenbach (2015)	1	1
Conularídeo	Suspensívoro de epifauna sésil	Van Iten (1991); Rodrigues et al (2003)	9	22
Crinóide	Suspensívoro de epifauna sésil	Scheffler (2010)	2	-
Discinídeo	Suspensívoro de epifauna sésil	Comninsky (2011); Mergl (2005)	1	1
Gastrópode	-	-	2	-
Lingulídeo	Suspensívoro de infauna rasa a moderadamente profunda	Ghilardi (2004); Zabini (2007)	76	3
Molusco (?)	-	-	1	-
<i>Orbiculoidea</i> sp.	Suspensívoro de epifauna sésil	Comninsky (2011); Mergl (2005)	2	2
Spiriferídeo	Suspensívoro de epifauna móvel	Ghilardi (2004)	2	-
Tentaculítídeo	Detritívoro ou herbívoro de epifauna móvel	Ghilardi (2004); Comninsky (2013)	25	3
Trilobite homalonotídeo	Carnívoro de semi-infauna móvel	Rustan (2020)	30	-

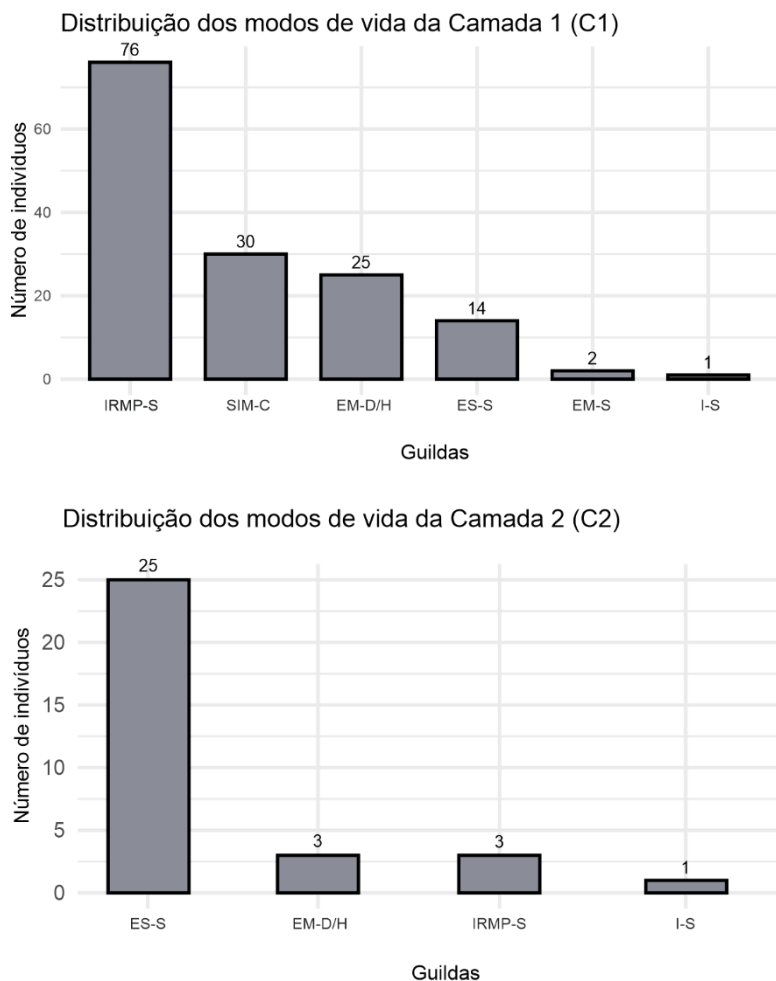
Fonte: autoral

Quadro 5: Quantidade de espécimes por guilda

Fácies	Guilda	Quantidade
Camada C1	Carnívoro de semi-infauna móvel	30
	Detritívoro ou herbívoro de epifauna móvel	25
	Suspensívoro de epifauna móvel	2
	Suspensívoro de epifauna sésil	14
	Suspensívoro incrustante	1
	Suspensívoro de infauna rasa a moderadamente profunda	76
Camada C1 Total		148
Camada C2	Detritívoro ou herbívoro de epifauna móvel	3
	Suspensívoro de epifauna sésil	25
	Suspensívoro incrustante	1
	Suspensívoro de infauna rasa a moderadamente profunda	3
Camada C2 Total		32
Total geral		180

Fonte: autoral

Figura 18: Prevalência de guildas paleoecológicas por camada.



Fonte: autoral.

Legenda: Carnívoro de semi-infauna móvel (SIM-C); Detritívoro ou herbívoro de epifauna móvel (EM-D/H); Suspensívoro de epifauna móvel (EM-S); Suspensívoro de epifauna séssil (ES-S); Suspensívoro incrustante (I-S); e Suspensívoro de infauna rasa a moderadamente profunda (IRMP-S).

5. DISCUSSÃO

5.1. Assinaturas tafonômicas

A orientação quanto ao plano de acamamento é uma das variáveis tafonômicas indicativa da intensidade de processos energéticos, que causam redeposição e transporte de fósseis (Kidwell; Fürsich; Aigner, 1986; Kidwell; Bosence, 1991). Nas duas camadas há predominância de indivíduos concordantes ao acamamento, fora da posição de vida, o que denota que houve redeposição, principalmente em C2, podendo indicar correntes (Brett, Baird, 1986). Em C1, a preservação de alguns esqueletos epifaunais de posição oblíqua como os

conulariídeos, pode indicar que o soterramento foi mais rápido (Brett, Baird, 1986). Outro fator que pode ser levado em conta para a reorientação são os distúrbios biológicos. Os alimentadores de depósitos infaunais que são o grupo mais potencialmente bioturbador estão restritos a areia fina, silte e lama (Speyer; Brett, 1988).

A desarticulação é a separação dos elementos esqueléticos ligados por articulações e é um indicador ambiental importante, que afeta de maneira diferente cada tipo de esqueleto. Apesar dos lingulídeos (Figura 12 B) serem a espécie mais prevalente, as informações sobre desarticulação e diferenciação entre valvas ventrais e dorsais não são distinguíveis para o tipo da fossilização do afloramento estudado. No trabalho de Zabini *et al* (2010), esse fator foi levado em consideração e os lingulídeos paralelos ao acamamento foram considerados desarticulados. Porém, neste trabalho optou-se por desconsiderar essa característica para esse táxon por conta da incerteza em classificá-los como articulados ou não.

A presença de um *Orbiculoidea* sp. (Figura 12 A) em tesoura pode indicar um relativo sepultamento rápido de fundo, mas não instantâneo na C1 (Schäfer; Oertel; Craig, 1972, Speyer; Brett, 1988). A presença de braquiópodes da ordem Spiriferida articulados (Figura 12 C) e fechados podem indicar um sepultamento rápido, mesmo que estudos atualísticos mostrem que braquiópodes podem permanecer articulados por longos períodos em situações de preenchimento interno de sedimentos finos pela abertura do pedículo (Tomašových *et al*, 2022).

Na C1, os esqueletos multielementares foram encontrados em sua maioria desarticulados, o que pode indicar que o tempo de exposição no substrato foi maior. Porém, estudos com equinodermos e artrópodes atuais indicam que a desarticulação ocorre muito rapidamente para esses esqueletos após a morte ou ecdise, podendo levar horas ou semanas após a morte (Speyer, 1987; Speyer; Brett 1988). Dessa forma, esqueletos multielementares, como o crinoide articulado e com cálice inteiro em C1, só poderiam ser preservados por eventos rápidos de sedimentação do fundo. Apesar de que, geralmente, os depósitos serem formados por eventos episódicos, ainda são preservados eventos de sedimentação do tipo “background” ou contínua (Brett; Baird, 1986), assim, os restos desarticulados dos esqueletos multielemento podem ser encontrados juntos com esqueletos articulados de outros contextos. Além disso, a maioria dos leitos de tempestade são caracterizados pela presença de multielementos bem preservados e articulados (Brett; Baird, 1986).

A fragmentação envolve a quebra de esqueletos ou partes de esqueletos não ligadas por articulações naturais. É resultado de destruição mecânica, erosão do fundo oceânico ou impacto entre grãos, governada pela energia das ondas, correntes e tempo de exposição (Brett; Baird, 1986; Kidwell; Bosence, 1991).

Os restos de trilobitas (Figura 12 E) foram os que sofreram maiores níveis de desarticulação e fragmentação, podendo significar que foram os que permaneceram mais tempo na zona tafonomicamente ativa (TAZ) antes do sepultamento final. Dito isso, primeiramente, é importante destacar que esses organismos deixavam ecdises e, acredita-se, que suas mudas eram extremamente calcificadas, com camada adicional fosfática, não sendo reabsorvidas, como em artrópodes atuais (Speyer, 1991; Dalingwater; Siveter; Mutvei, 1999; Ghilardi, 2004). Os escleritos quitino-fosfáticos eram frágeis, mas resistentes à dissolução, possibilitando que seus fragmentos ficassem um tempo maior expostos na superfície (Speyer, 1987). Dessa forma, essas mudas mineralizadas e desarticuladas poderiam compor o fundo marinho, ficando tempo suficiente no substrato até sua fossilização. A eventual fragmentação pode indicar tanto uma alta energia do ambiente, podendo ser gerada por um transporte inicial, ou um ambiente com forte turbulência.

A abrasão é a acumulação física da interação dos grãos com os fósseis, resultando em corrosão, raspagem e fragmentação (Brett; Baird, 1986). É uma das maiores causas de destruição de conchas, principalmente em ambientes mais próximos à costa, onde a energia do ambiente é maior. Em ambientes mediais para distais da costa a energia é menor, não sendo suficientes para a destruição completa dos esqueletos, porém ainda permanecem no substrato (Speyer; Brett, 1988). Quanto mais longo o tempo de exposição, mais sujeito o esqueleto está à abrasão mecânica, bioerosão e bioincrustação. O fator profundidade também é importante, pois quanto mais profundo, menor é a oxigenação do ambiente e as assinaturas biogênicas são menos frequentes, dando lugar às assinaturas químicas, podendo resultar na dissolução de conchas (Brett; Baird, 1986). Porém, na prática, é difícil distinguir processos de abrasão mecânica, bioerosão e dissolução. Brett e Baird (1986) englobaram esses três atributos no termo *corrasion*. Neste trabalho, sinais de abrasão foram separados de evidentes sinais de bioerosão e bioincrustação, o que pode ter influenciado no baixo n amostral desses últimos e alto no primeiro. Assim, mesmo sendo atributos tafonômicos que possibilitam a retirada de uma ampla gama de inferências paleoambientais, deve ser considerada uma diferenciação clara entre

atributos físicos, químicos e biológicos (Smith; Nelson, 2003) que não podem ser totalmente elucidados estudando os fósseis desta seção.

Para os conularídeos, as características de preenchimento das tecas e agrupamento também podem auxiliar às análises ambientais (eg. Rodrigues; Simões; Leme, 2003; Rodrigues; Leme; Simões, 2006; Sousa; Dangió; Ghilardi, 2024). As conulárias possuem tecas no formato piramidal, compostas de apatita, com uma abertura voltada para cima (Leme *et al*, 2004; van Iten, 2014; Vinn, 2019) e que podem ser infladas e preenchidas por sedimento mais finos que a matriz antes de serem sepultadas, indicativo de depósitos de sufocamento com soterramento rápido e alto nível de sedimentação, durante a passagem de tempestades (Simões *et al*, 2000; Rodrigues; Simões; Leme, 2003). Já as tecas achatadas seriam indicativas de baixo nível de sedimentação, não possibilitando o seu preenchimento. Esses organismos são achados na literatura (eg. van Iten; Cox, 1992; Rodrigues; Leme; Simões, 2006) tanto agrupados, com seu ápice em contato, quanto individualizados. Dessa forma, conulárias agrupadas podem indicar que foram formadas pelo mesmo assentamento preferencial de larvas, podendo estar *in situ*, com menor grau de reorientação e transporte, já conulárias individualizadas podem indicar assembleias parautóctones ou alóctones (Sousa; Dangió; Ghilardi, 2024).

5.2. Comparações tafonômicas entre camadas

Em C2, a maioria dos esqueletos são do tipo bivalve, dos quais majoritariamente são compostos de lingulídeos infaunais. A maioria dos lingulídeos se encontra inteiros, sem abrasão, bioerosão e bioincrustação, indicativos de soterramento rápido. No entanto, não foram encontrados lingulídeos em posição de vida, ou em “tesoura”, posição característica de duas valvas articuladas preservadas verticalmente, indicativa de soterramento ainda em vida (Zabini, 2007), o que pode indicar tanto redeposição quanto bioturbação. Estudos atualísticos com braquiópodes de concha quitino-fosfática dos gêneros *Lingula* indicam que seus esqueletos são rapidamente degradados em 2 a 3 semanas no substrato, principalmente por ações abrasivas em ambientes mais energéticos (Emig, 1990). No entanto, Zabini *et al* (2012), em uma análise diagenética da biomineralização de lingulídeos do Devoniano da Bacia do Paraná, detectou que eles possuíam maior extensão de partes biomineralizadas do que seus correspondentes atuais, hipótese que explica a sua maior preservação no Paleozóico, apontada por Kowalewski e Flessa (1996). Ou seja, mesmo as características tafonômicas apontando um baixo tempo de exposição

na TAZ, não pode ser descartado o fato de que se expostos, os lingulídeos paleozóicos poderiam aguentar mais tempo sem serem degradados.

Os outros esqueletos bivalves como *Orbiculoidea* sp. em tesoura e braquiópodes da ordem Spiriferida articulados e fechados também corroboram com o soterramento rápido, mas não necessariamente instantâneo, juntamente ao fato de apresentarem 50% de desarticulação (Schäfer, 1972, Speyer; Brett, 1988). No entanto, os esqueletos bivalves encontrados nesta camada podem ser divididos em duas classes tafonômicas principais: a de bivalves articulados, sem abrasão e inteiros e a de bivalves desarticulados, com abrasão, fragmentados e paralelos; corroboradas pelas análises de cluster clássico e PCA, indicando um possível *time-averaging* entre esses esqueletos (Kidwell, 1998), exemplo favorecido pela bioerosão em um bivalve indeterminado, exposto a mais tempo em uma condição de mais oxigenação.

Nos esqueletos multielementares percebe-se a divisão em duas classes principais: os trilobitas concordantes ao acamamento, fragmentados e desarticulados, mas pouco abradidos e sem sinais de bioerosão e bioincrustação; e os crinóides inteiros e articulados, sem abrasão, bioerosão ou bioincrustação. Os trilobitas foram os mais afetados pela desarticulação e fragmentação, o que pode refletir longos períodos na zona tafonomicamente ativa (TAZ). Suas mudas calcificadas e fosfatadas, apesar de frágeis mecanicamente, são resistentes à dissolução e podem permanecer tempo considerável expostas antes da fossilização (Speyer, 1991; Dalingwater, 1999). Essas características podem indicar possível aumento da turbidez, *time-averaging* e/ou bioturbação, enquanto a ausência de abrasão pode indicar que não houve muito transporte (Brett; Baird, 1986). Já os crinóides (Figura 12 F) são indicativos de autoctonia a parautoctonia e soterramento rápido, por conta da ótima qualidade de preservação e ausência de desarticulação e aumento da taxa de sedimentação, também indicado pela presença de lama.

Os esqueletos univalves, como tentaculídeos e gastrópodes (Figura 12 H), podem ter sido fragmentados e foram dispostos de maneira não uniforme na rocha por conta de uma maior taxa de sedimentação. O hábito de vida da ordem Tentaculitida é atualmente debatido, inferindo-se que são bentônicos e eles geralmente são encontrados agrupados, muitas vezes com a abertura da concha voltada para apenas um lado, demonstrando fluxo unidirecional ou possível comportamento incrustante (Lange; Petri, 1967; Ciguel, 1989; Comniskey; Ghilardi 2013). Os tentaculídeos dessa camada são encontrados isolados, fragmentados e sem direção definida, sugerindo fluxo oscilante (Comniskey; Ghilardi, 2013).

Já os conulariídeos da C1 são encontrados em dois modos tafonômicos diferentes. A maioria está paralela, fragmentada, achatada e sem incrustação, porém em menor prevalência que em C2, podendo indicar um ambiente mais calmo. Já o segundo modo tafonômico é representado por conulárias oblíquas, inteiras, preenchidas e com uma delas sendo incrustada por briozoários, indicativas de soterramento rápido e alta taxa de sedimentação (Rodrigues *et al.*, 2006). A presença de esclerobiontes, como os briozoários (Figura 12 G), é um paleoindicador ambiental importante, pois eles geralmente se desenvolvem em ambientes mais calmos (Zaton *et al.*, 2022). O briozoário recobriu parcialmente a superfície externa do conulariídeos provavelmente em posição de vida. Os dois modos tafonômicos na mesma tafofácies podem significar um possível *time-averaging*.

Em C2, os fósseis de conulariídeos (Figura 17 C) predominantemente fragmentados, sem incrustação, concordantes ao acamamento e achatados pode indicar um processo de gênese mais energético, com conulariídeos parautóctones ou alóctones, expostos por um longo período na zona tafonomicamente ativa (TAZ), indicado pelo alto grau de fragmentação e reorientação, sem esqueletos em posição de vida. O achatamento sem preenchimento das tecas e a menor taxa de agrupamento que C1 pode indicar maior energia do ambiente (Rodrigues *et al.*, 2006).

Ainda em C2, os fósseis de esqueletos bivalves (Figura 17 A, B e F), mesmo com baixo número amostral (n=6), denotam que pode ter ocorrido reorientação, pois a maioria está paralela ao acamamento. A desarticulação e a abrasão são indicativas de tempo de exposição na TAZ. Já os tentaculídeos (Figura 17 E) fragmentados e paralelos (reorientados) são indicativos de maior energia do ambiente. A ausência de assinaturas biológicas pode indicar um ambiente pouco oxigenado, mais profundo, porém transporte e abrasão podem ser deletérios a preservação dessas assinaturas.

Essa análise tafonômica revela uma alteração na energia hidrodinâmica e no tempo de residência dos bioclastos ao longo da sucessão C1–C2, evidenciando que os processos preservacionais de C1 foram diferentes dos que ocorreram em C2. Em C1 predominam menores graus de fragmentação e abrasão em relação a C2, além de escassa bioerosão, sugerindo soterramento relativamente rápido, possivelmente devido a ação de ondas de tempestade (Horodyski *et al.*, 2019), e condições deposicionais mais calmas (Kidwell; Bosence, 1991; Miller; Brett; Parsons, 1988). A boa preservação de alguns elementos, indicando menor retrabalhamento físico e menor tempo de exposição subaérea ou no fundo antes do soterramento final (Behrensmeyer; Kidwell; Gastaldo, 2000). No entanto, os graus de desarticulação são altos

e há abrasão e fragmentação, indicativos de possível energia de fundo, possivelmente por estar em uma zona com influência de ondas de tempo bom.

Em direção ao topo, C2 apresenta aumento de fragmentação, abrasão, sugerindo maior permanência dos bioclastos no fundo, retrabalhamento recorrente, relacionados à maior energia de fundo (Kidwell; Bosence, 1991; Zuschin; Stachowitsch; Stanton, 2003). A maior fragmentação, desarticulação e abrasão reforçam a atuação de ondas e correntes, indicando um contexto próximo ao litoral e, possivelmente, de menor profundidade relativa a C1 (Kidwell; Bosence, 1991). Assim, a sucessão tafonômica registra um aumento da energia e da exposição pós-morte na direção de C1 para C2.

5.3. Paleoecologia voltada a inferências ambientais

Os índices de diversidade calculados para as camadas C1 e C2 evidenciam diferenças ecológicas dos fósseis preservados. A camada C1 apresenta maiores valores de diversidade alfa (Shannon = 1,632444; Simpson = 0,7060638) em comparação com a C2 (Shannon = 1,091333; Simpson = 0,5039062), indicando não apenas maior riqueza de táxons, mas também uma distribuição mais equilibrada das abundâncias. A camada C2, por outro lado, é dominada por conulariídeos, refletindo uma comunidade com menor equitabilidade e possivelmente maior influência de processos seletivos tafonômicos (Kidwell; Holland, 1991)

A análise de β -diversidade (Bray–Curtis = 0,8010471) mostra que C1 e C2 diferem em composição faunística, sugerindo que cada camada registra uma comunidade com características ecológicas distintas. A presença de certos táxons em cada camada, como lingulídeos e trilobitas em C1, pode indicar condições ambientais diferentes, como variação na energia do ambiente, substrato ou oxigenação, que influenciaram tanto a comunidade viva quanto os processos de preservação (Lazo, 2004). Soma-se a isso, que lingulídeos e trilobitas homalonotídeos são organismos semi-infaunais, divergindo da dominância de organismos epifaunais em C2.

As análises estatísticas com guildas ecológicas são muito utilizadas para animais vivos, integrando seus hábitos de vida às características do ambiente, como profundidade, salinidade e temperatura (Baker; Hollowed, 2014). Já para a paleontologia, o modo de vida dos organismos bentônicos pode influenciar no desenvolvimento das tafofácies e níveis estratigráficos, porque, após a morte, a infauna tende a permanecer enterrada dentro do

sedimento, enquanto a epifauna tende a permanecer exposta na interface sedimento-água (Lazo, 2004). Dessa forma, organismos infaunais possuem uma melhor condição *pós-mortem* e possivelmente maior potencial de fossilização em média de tempo do que organismos epifaunais (Lazo, 2004), além de preferencialmente serem favorecidos por disóxia moderada (Cherns; Wheeley; Wright, 2008).

Segundo Ghilardi (2004), ambientes de baixa energia favorecem organismos detritívoros da guilda infauna rasa detritívora, que se proliferam em sedimentos relacionados às Superfícies de Inundação Marinha, onde há condições de baixa energia e alto acúmulo de matéria orgânica. Por outro lado, a passagem para uma comunidade com mais epifauna pode indicar uma mudança para ambientes com maior energia, como sugerido na análise de depósitos e preservação ao longo das sequências da Formação Ponta Grossa na Bacia do Paraná.

Em Horodyski *et al* (2019), os conceitos de infauna e epifauna são utilizados como importantes indicadores paleoambientais e tafonômicos. A infauna está associada a ambientes com maior taxa de sedimentação. Esses organismos, como os lingulídeos, são frequentemente encontrados preservados em posição de vida, o que indica soterramento rápido, geralmente causado por eventos de tempestade. Esse tipo de preservação sugere substratos oxigenados e ricos em matéria orgânica suspensa, típicos de zonas de transição entre ambientes costeiros e marinhos mais profundos. Por outro lado, a epifauna, formada por organismos que vivem sobre o sedimento ou superfícies duras, indica ambientes mais estáveis, com menor taxa de sedimentação. Esses organismos são encontrados em camadas que permaneceram expostas por mais tempo, o que favorece processos tafonômicos como a bioturbação, desarticulação por necrose e ação de necrófagos. A presença de epifauna desarticulada sugere ambientes de maior energia, mas que podem ter sido ocasionalmente influenciados por tempestades.

Quanto a análise taxonômica dos fósseis, pode-se inferir que a presença de gastrópodes, lingulídeos, spiriferídeos e trilobitas da família Homalonotidae indicam comumente águas rasas, acima do nível de base de ondas de tempestade, sendo potencialmente mais preservados nesses contextos ambientais, apesar de possível parautoctonia de algumas classes tafonômicas analisadas (Soares, 2007; Pereira, 2023).

Dessa forma, do ponto de vista paleoecológico, a sucessão C1–C2 evidencia uma mudança nos modos de vida bentônicos. Em C1 observa-se maior representatividade de infauna rasa a moderada (especialmente lingulídeos), bem como fauna móvel epibentônica, compatível

com substratos relativamente macios e maior disponibilidade de matriz fina (Buatois; Mángano, 2011; Zuschin; Stachowitsch, 2009). Esses organismos dependem de estabilidade relativa do fundo para escavação e alimentação, indicando menor frequência de eventos erosivos de fundo. A diversidade taxonômica mais elevada sugere condições bentônicas menos estressantes, com maior heterogeneidade ambiental. Em contraste, C2 é dominada por organismos suspensívoros de epifauna sésil, que se beneficiam de maior fluxo de partículas em suspensão e requerem substrato mais firme, coerente com retrabalhamento constante e remoção de partículas por ação de ondas (Sedorko *et al.*, 2018; Zuschin; Stachowitsch, 2009). A mudança no domínio bentônico, do infaunal para o epifaunal, pode indicar um aumento de energia hidrodinâmica e maior exposição do substrato, sendo esse padrão amplamente associado à retrabalhamento recorrente do fundo marinho (Brett; Baird, 1986).

Em ambientes de plataforma dominados por ondas, o aumento do retrabalhamento tende a reduzir a estabilidade do sedimento superficial, intensificar a exumação de organismos infaunais e favorecer epifauna (Brett; Baird, 1986; Zuschin; Stachowitsch, 2009). Sob condições de tempestades frequentes e taxas de sedimentação relativamente baixas, assembleias epifaunais tornam-se mais comuns, enquanto a preservação de infauna diminui devido ao retrabalhamento e à mobilização recorrente do substrato (Horodyski *et al.*, 2019). Essa reorganização ecológica, associada ao aumento dos sinais tafonômicos de retrabalhamento pode ser indicativa de aumento da energia do ambiente entre C1 e C2, possivelmente, indicando uma possível tendência de aproximação com a linha de costa.

Dessa forma, a composição taxonômica junto as fácies indicam que a gênese fossilífera altamente energética nas duas concentrações. Também, pode-se inferir que C1, composta por arenitos finos com estratificação cruzada de baixo ângulo, com níveis medianos de fragmentação, desarticulação e abrasão, além de boa preservação de alguns fósseis, teve ação predominante de ondas de tempo bom, sob menor retrabalhamento e soterramento relativamente rápido, por ação de ondas de tempestades (Horodyski *et al.*, 2019). Em contraposição, C2 exhibe arenitos finos com estratificação plano-paralela gerada por ondas mais vigorosas e intermitentes, ocasionando maior dano tafonômico e, possível retrabalhamento, com maior preservação de organismos epifaunais, típico de condições de remobilização do substrato, com exumação da infauna, condizentes a uma gênese mais energética e bioclastos parautóctones presentes por maior tempo na Zona Tafonomicamente ativa (TAZ) (Brett; Baird, 1986; Zuschin; Stachowitsch, 2009; Sedorko *et al.*, 2018).

6. CONCLUSÃO

Com base nos resultados apresentados, pode-se concluir que as duas camadas amostradas (C1 e C2) registram assinaturas tafonômicas distintas, refletindo variações nos processos hidrodinâmicos e no tempo de exposição pós-morte, advindos de padrões de preservação diferentes evidenciados pelas análises estatísticas tafonômicas (cluster e PCA).

A camada C1 apresentou maior diversidade taxonômica e de guildas, menores índices de fragmentação e abrasão e ocorrência de esqueletos articulados e preenchidos, sugerindo soterramento relativamente rápido, possivelmente associado a eventos episódicos de tempestade. A coexistência de diferentes modos tafonômicos denota a possível presença de *time-averaging* na assembleia fossilizada, bem como preservação de elementos autóctones a parautóctones. A composição ecológica, com predominância de infauna e epifauna móvel, indica substratos relativamente estáveis, menor frequência de eventos erosivos e maior disponibilidade de matéria orgânica.

Por outro lado, a camada C2 evidenciou maior fragmentação, abrasão e desarticulação, menor diversidade taxonômica e predominância de conulariídeos em estado fragmentado e achatado. Tais atributos apontam para maior energia hidrodinâmica, maior retrabalhamento do fundo marinho, menor acomodação sedimentar e maior tempo de residência dos bioclastos na zona tafonomicamente ativa (TAZ). Ecologicamente, o domínio de organismos epifaunais suspensívoros sugere substrato mais firme e maior influência de correntes oscilatórias.

As análises estatísticas ecológicas (diversidade alfa, diversidade beta) sustentam essas interpretações, revelando distinção faunística entre as camadas e mudanças na estrutura paleoecológica de uma camada fossilífera para outra, possivelmente, em consonância aos processos de preservação distintos.

Assim, a integração entre dados tafonômicos, paleoecológicos e sedimentológicos permite concluir que a sucessão estudada registra uma diferença preservacional entre as camadas fossilíferas. Essa informação pode ser útil para estudos estratigráficos de sessões da Formação Ponta Grossa da Bacia dos Parecis, contribuindo para o melhor entendimento dessa formação em futuros estudos ambientais e sobre a influência biogeográfica para o Devoniano da porção sudoeste do Gondwana.

Em suma, os resultados obtidos permitem concluir que as camadas C1 e C2 registram um gradiente tafonômico e paleoecológico associado a diferentes processos de preservação e ambientes. Dessa forma, a análise integrada dos atributos tafonômicos e das guildas paleoecológicas demonstrou-se fundamental para essa reconstrução, reforçando o valor dessa abordagem em estudos paleoambientais.

7. REFERÊNCIAS

- ABERHAN, Martin. Guild-structure and evolution of Mesozoic benthic shelf communities. **Palaios**, p. 516-545, 1994.
- ASSINE, M.L. O ciclo Devoniano na Bacia do Paraná e correlação com outras Bacias Gondwanicas. In: Melo, J.H.G.; Terra, G.J.S. (Eds.), Correlação de sequências paleozóicas Sul-americanas. Ciência-Técnica-Petróleo, **Seção Exploração de Petróleo**, n.20, p.55-62, 2001.
- ASSINE, M.L.; PETRI, S. Sequências e tratos deposicionais no pré-Carbonífero da Bacia do Paraná, Brasil. **Anais do Simpósio Sul-americano do Siluro-Devoniano**, p.357-361, 1996.
- BAHIA, Ruy Benedito Calliari et al. **Revisão Estratigráfica da Bacia dos Parecis-Amazônia**. 2006.
- BAKER, M. R.; HOLLOWED, A. B. Delineating ecological regions in marine systems: Integrating physical structure and community composition to inform spatial management in the eastern Bering Sea. **Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography**, v. 109, p. 215–240, 2014.
- BAMBACH, Richard K. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. In: Tevesz, M. J. S. et al., Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. Boston, MA: **Springer US**, 1983. p. 719-746.
- BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M. Taphonomy's contributions to paleobiology. **Paleobiology**, v. 11, n. 1, p. 105–119, 1985.
- BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M.; GASTALDO, R. A. Taphonomy and paleobiology. **Paleobiology**, [s. l.], v. 26, n. sp4, p. 103–147, 2000.
- BERGAMASCHI, S. **Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (formações Furnas e Ponta Grossa da Sub-bacia de Apucarana), Bacia do Paraná, Brasil**. São Paulo, Tese de Doutorado em Geologia, Universidade de São Paulo, 1999.
- BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E. Caracterização de sequências deposicionais de 3ª ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. Ciência-Técnica-Petróleo, **Seção Exploração de Petróleo**, n.20, p.63-72, 2001.

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

BOSETTI, E.P.; GRAHN, Y.; HORODYSKI, R.S.; MENDLOWICS MAULLER, P.; BREUER, P. 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**, v.37, p.1-14, 2012.

BOSETTI, E.P.; HORODYSKI, R.S.; ZABINI, C.; MATSUMURA, W.M.K.; PENTEADO, A.C. Ocorrência de fenótipos subnormais no limite Neoeifeliano/Eogivetiano, Tibagi, Estado do Paraná: implicações tafonômicas e paleossinecológicas. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Ciências Naturais**, v.5, n.2, p.135-149, 2010.

BOUCOT, A. J., 1971. Malvinokaffric Devonian marine community distribution and implications for Gondwana. **Anais da Academia Brasileira de Ciência**, 43(Suplemento): 23-49.

BOUCOT, A. J., 1974. Silurian and Devonian biogeography. In: C. A. ROSS (Ed.): Paleogeography provinces and provinciality: 165-176. **Society of Economic Mineralogists and Paleontologists** (Special Publication, 21), Tulsa.

BOUCOT, A.J. et al. Position of the Malvinokaffric Realm's northern boundary (Early Devonian) based on newly discovered brachiopods from the Parecis Basin (Brazil). **Journal of Geosciences**, v. 46, n. 3-4, p. 109-120, 2001.

BRENCHLEY, Patrick J.; HARPER, David AT. Evolutionary palaeoecology of the marine biosphere. In: **Palaeoecology**. Springer US, 1998. p. 303-357.

BRETT, C. E.; BARTHOLOMEW, A. J.; BAIRD, G. C. Biofacies recurrence in the Middle Devonian of New York State: an example with implications for evolutionary paleoecology. **Palaios**, v. 22, n. 3, p. 306-324, 2007.

BRETT, Carlton E.; BAIRD, Gordon C. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. **Palaios**, p. 207-227, 1986.

CARBONARO, Fábio Augusto; GHILARDI, Renato Pirani. Fósseis do Devoniano de Goiás, Brasil (Sub-bacia Alto Garças, Bacia do Paraná). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 56, n. 11, p. 135-149, 2016.

CARVALHO, Maria da Glória Pires de; EDGEcombe, Gregory D. Lower-Early Middle Devonian calmonioid trilobites from Mato Grosso, Brazil, and related species from Paraná. **American Museum novitates**; no. 3022. 1991.c

CATUNEANU, Octavian. Principles of sequence stratigraphy. Newnes, 2022.

CHERNS, L.; WHEELLEY, J. R.; WRIGHT, V. P. Taphonomic windows and molluscan preservation. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [s. l.], v. 270, n. 3, Biotic–sediment interactions, p. 220–229, 2008.

CIGUEL, Jose Henrique Godoy. **Bioestratigrafia dos Tentaculitoidea no flanco oriental da Bacia do Paraná e sua ocorrência na América do Sul (Ordoviciano-Devoniano)**. 1989. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

CLARKE, J.M. Fósseis devonianos do Paraná. **Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil**, 353 f., 1913.

COMNISKEY, Jeanninny Carla; GHILARDI, Renato Pirani. Levantamento histórico da Classe Tentaculitoidea no Devoniano brasileiro: principais características e padrões de preservação. **Terr@ Plural**, v. 7, p. 115-126, 2013.

DA SILVA, N. N. et al. Paleoenvironmental characterization of the Ponta Grossa formation (Devonian) at the northwest border of the Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 130, p. 104540, 2023.

DALINGWATER, John E.; SIVETER, Derek J.; MUTVEI, Harry. Cuticular microstructure of some Silurian homalonotid trilobites from Sweden. **Journal of Paleontology**, v. 73, n. 2, p. 256-262, 1999.

DAVIES, David J.; POWELL, Eric N.; STANTON JR, Robert J. Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 72, p. 317-356, 1989.

DE SIQUEIRA, Luiz Peixoto. Bacia dos Parecis. **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**, v. 3, n. 1-2, p. 3-16, 1989.

DERBY, Orville A. Contribuições para a geologia da região do Baixo Amazonas. **Archivos do Museu Nacional (Rio de Janeiro)**, v. 2, p. 77-107, 1878.

DICE, Lee R. Measures of the amount of ecologic association between species. **Ecology**, v. 26, n. 3, p. 297-302, 1945.

DO PRADO, Ludmila Alves Cadeira et al. Tafonomia dos Invertebrados do Sítio Canastra, Formação Romualdo, Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, Araripina, Pernambuco, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 39, n. 2, 2016. READING, H. G. *Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy*. [S. l.]: John Wiley & Sons, 2009.

DODD, J. R.; STANTON, R. J. **Paleoecology: Concepts and Applications**. [S. l.]: John Wiley & Sons, 1991.

DOWDING, Elizabeth M.; EBACH, Malte C.; MAVRODIEV, Evgeny V. Validating marine Devonian biogeography: a study in bioregionalization. **Palaeontology**, v. 65, n. 1, p. e12578, 2022.

EMIG, Ch C. Examples of post-mortality alteration in Recent brachiopod shells and (paleo) ecological consequences. **Marine Biology**, v. 104, n. 2, p. 233-238, 1990.

ERTHAL, F.; RITTER, M. do N.; KOTZIAN, C. B. Assinaturas tafonômicas em moluscos recentes e seu significado paleoambiental. **Terrae Didactica**, v. 13, n. 1, p. 4–29, 2017.

FENG, Zeng-Zhao. Some new thoughts of definitions of terms of sedimentary facies: Based on Miall's paper (1985). **Journal of Palaeogeography**, v. 11, n. 1, p. 1-7, 2022.

FERNÁNDEZ LÓPEZ, Sixto Rafael; FERNÁNDEZ JALVO, Yolanda. **The limit between biostratigraphy and fossilization**. 2002.

GHILARDI, Renato Pirani. **Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), Estado do Paraná**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

GHILARDI, Renato Pirani; SIMÕES, Marcello Guimarães. Bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar: um estudo de caso do Paleozóico Superior da Bacia do Paraná, Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 23, n. 51, p. 3-20, 2000.

GRAHN, Yngve et al. Palynostratigraphy of the Chapada Group and its significance in the Devonian stratigraphy of the Paraná Basin, south Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 29, n. 2, p. 354-370, 2010.

GRAHN, Yngve; PEREIRA, Egberto; BERGAMASCHI, Sergio. Middle and Upper Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. **Palynology**, v. 26, n. 1, p. 135-165, 2002.

GRAHN, Yngve; PEREIRA, Egberto; BERGAMASCHI, Sérgio. Silurian and Lower Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. **Palynology**, v. 24, n. 1, p. 147-176, 2000.

HAESER, Bolívar et al. **Revisão litoestratigráfica da Bacia dos Parecis e implicações para a exploração de petróleo**. In: Rio Oil & Gas Espo and Conference. 2014.

HOLZ, Michael; BERTONI-MACHADO, Cristina; SIMÕES, Marcelo Guimarães. A estratigrafia de seqüências e o registro fóssil. Paleontologia, Rio de Janeiro: **Interciência**, p. 111-138, 2010.

HOLZ, Michael; SIMÕES, Marcello G. **Elementos fundamentais de tafonomia**. Ed. Universidade, 2002.

HOLZ, Michael; SIMÕES, Marcello G. Taphonomy—overview of main concepts and applications to sequence stratigraphic analysis. **Applied stratigraphy**, p. 249-278, 2005.

HORODYSKI, R. S. et al. Storm-related taphofacies and paleoenvironments of Malvinokaffric assemblages from the Lower/Middle Devonian in southwestern Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [s. l.], v. 514, p. 706–722, 2019.

HORODYSKI, R. S. et al. Tafofácies e a tafonomia estratigráfica em ambientes marinhos. In: HORODYSKI, R. S.; ERTHAL, F. **Tafonomia: Métodos, Processos e Aplicação**. Curitiba, CRV, 2017.

HORODYSKI, R.S. **Tafonomia dos invertebrados fósseis na sequência eifeliana-frasniana da sucessão devoniana da Subbacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Tibagi – PR, Brasil**. Dissertação de Mestrado em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

HORODYSKI, Rodrigo Scalise et al. 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**, v. 103, p. 367-380, 2014.

KATZER, Fridrich. **Grundzüge der Geologie des unteren Amazonasgebietes (des Staates Pará in Brasilien)**. Leipzig, 1903.

KIDWELL, S. M.; HOLLAND, S. M. Field Description of Coarse Bioclastic Fabrics. **PALAIOS**, [s. l.], v. 6, n. 4, p. 426–434, 1991.

KIDWELL, Susan M.; BOSENCE, Daniel W. J. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. **Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record**, v. 9, p. 115-209, 1991.

KIDWELL, Susan M.; FÜRSICH, Franz T.; AIGNER, Thomas. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. **Palaaios**, p. 228-238, 1986.

KOWALEWSKI, Michał. Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. **The Journal of Geology**, v. 104, n. 3, p. 317-326, 1996.

KOWALEWSKI, Michał; FLESSA, Karl W. Improving with age: the fossil record of lingulide brachiopods and the nature of taphonomic megabiases. **Geology**, v. 24, n. 11, p. 977-980, 1996.

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

LAWRENCE, D. R. The Nature and Structure of Paleocology. **Journal of Paleontology**, [s. l.], v. 45, n. 4, p. 593–607, 1971.

LEME, J. M., Sistemática dos Conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), estado do Paraná, Bacia do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 2004.

MELO, J.H.G. The Malvinokaffric realm in the Devonian of Brazil. In: McMILLAN, N.J.; EMBRY, A.F.; GLASS, D.J. (eds.). **INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE**

DEVONIAN SYSTEM, 2, **Proceedings. Calgary, Canadian Society of Petroleum Geologists**, v.1 (Regional Synthesis), p. 669-703, 1988.

MIALL, A. D. Depositional Environments. In: SORKHABI, R. (org.). **Encyclopedia of Petroleum Geoscience**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 1–16.

MILLER, K. B.; BRETT, C. E.; PARSONS, K. M. The Paleocologic Significance of Storm-Generated Disturbance within a Middle Devonian Muddy Epeiric Sea. **PALAIOS**, [s. l.], v. 3, n. 1, p. 35–52, 1988.

OLSZEWSKI, T. Taking Advantage of Time-Averaging. **Paleobiology**, v. 25, n. 2, p. 226–238, 1999.

PEDREIRA, Augusto J.; BAHIA, Ruy Benedito Calliari. Estratigrafia e evolução da bacia dos Parecis: região amazônica, Brasil. **CPRM-Serviço Geológico do Brasil**, 2004.

PEREIRA, Iniwara Kurovski. **Paleocomunidades e Paleoambientes do Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil**. 2023. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Ponta Grossa, Paraná, 2023

PEREIRA, Iniwara Kurovski; BOSETTI, Elvio; GOLTZ, Gabrieli. Paleocomunidades e guildas: conceitos chave para a compreensão da fauna de invertebrados marinhos bentônicos fósseis. **Terr@ Plural**, v. 16, p. 1-23, 2022.

PEREIRA, P.; SALES, A.M.F.; BARRETO, A. Invertebrate Taphonomy of Sítio Canastra, Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Araripe Basin, Araripina, Pernambuco, Brazil. **Anuário do Instituto de Geociências UFRJ**, v. 39, p. 77–87, 2016.

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

PINEDA-SALGADO, G.; PARRAS, A.; GRIFFIN, M. Taphonomic analysis of fossil concentrations from the Monte León Formation (lower Miocene), Santa Cruz Province, Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 114, p. 103671, 2022.

PONCIANO, Luiza Corral Martins; DA FONSECA, Vera Maria Medina; DA COSTA MACHADO, Deusana Maria. Taphofacies analysis of late early Givetian fossil assemblages of the Parnaíba Basin (State of Piauí, northeast Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 326, p. 95-108, 2012.

RIBEIRO, V. R. et al. Trilobites devonianos das bacias do Paraná e Parecis no estado de Mato Grosso, Brasil. **Terr@ Plural**, v. 15, p. 1–15, 2021.

RIBEIRO, Victor Rodrigues et al. Morphometric reduction in *Australocoelia palmata* associated with the Devonian marine transgression. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 141, p. 104947, 2024.

RODRIGUES RIBEIRO, V. et al. Paleobiogeography of Lower-Middle Devonian Conulariids from southwest Gondwana. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 131, p. 104618, 2023.

RODRIGUES, S.C. **Tafonomia comparada dos conulatae Collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (? Lochkoviano-Frasniano) Bacia do Paraná: Implicações paleoautoecológicas e Paleoambientais**. São Paulo. Dissertação de Mestrado em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 2002.

RODRIGUES, S.C.; SIMÕES, M.G.; LEME, J.M. Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, v.33, p.1-10, 2003.

RODRIGUES, Sabrina C.; LEME, Juliana M.; SIMÕES, Marcello G. Significado paleobiológico de agrupamentos (coloniais/gregários) de Conularia quichua Ulrich, 1890 (Cnidaria), Formação Ponta Grossa, Devoniano (Pragian-Emsiano), Bacia do Paraná, Brasil. **Ameghiniana**, v. 43, n. 2, p. 273-284, 2006.

ROOT, Richard B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. **Ecological Monographs**, v. 37, n. 4, p. 317-350, 1967.

RUSTÁN, Juan José; WAISFELD, Beatriz G.; VACCARI, N. Emilio. The homalonotid trilobite *Burmeisteria Salter, 1865* in the Lower Devonian of Argentina: new data in the context of southwestern Gondwana. **Journal of Paleontology**, v. 94, n. 3, p. 498-512, 2020.

SALDANHA, Joao Pedro et al. Taphonomy and paleoecology of the Lontras Shale Lagerstätte: detailing the warming peak of a Late Paleozoic Ice Age temperate fjord. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 609, p. 111326, 2023.

SCHÄFER, Wilhelm; OERTEL, Irmgard; CRAIG, Gordon Younger. **Ecology and palaeoecology of marine environments**. Univ. Chicago Press, 1972.

SCHEFFLER, S.M. **Crinóides e blastóides do Devoniano brasileiro**. Rio de Janeiro. Tese de Doutorado em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2010.

SEDORKO, D. et al. Paleoecologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 109, p. 103200, 2021.

SEDORKO, D. et al. Paleoenvironments of a regressive Devonian section from Paraná Basin (Mato Grosso do Sul state) by integration of ichnologic, taphonomic and sedimentologic analyses. **Brazilian Journal of Geology**, [s. l.], v. 48, p. 805–820, 2018.

SILVA, I. T. M. et al. Sedimentary provenance and U-PB detrital zircon in the mesozoic record of the Parecis Basin, Rondonia and Juruena sub-basin. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 148, p. 105137, 2024.

SIMÕES, M.G.; RODRIGUES, S.C.; LEME, J.M.; ITEN, H.V. Some Middle Paleozoic conulariids (Cnidaria) as possible examples of taphonomic artifacts. **Journal of Taphonomy**, v.1, p.165-186, 2003.

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

SIMÕES, Marcello Guimarães et al. Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 4, p. 757-762, 2000.

SMITH, Abigail M.; NELSON, Campbell S. Effects of early sea-floor processes on the taphonomy of temperate shelf skeletal carbonate deposits. **Earth-Science Reviews**, v. 63, n. 1-2, p. 1-31, 2003.

SOARES, Sabrina Pereira. **Sistemática, tafonomia e paleoecologia de trilobita, phacopida (homalonotidae, calmoniidae), Formação Ponta Grossa (Devoniano), sub-bacia Apucarana, Estado do Paraná, Brasil. 2007.** Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

SOUSA, F. N. **Tafonomia de paleoinvertebrados e seus padrões bioestratinômicos como ferramentas em análises paleoambientais do Devoniano da Bacia do Parnaíba.** UNESP, 2024.

SOUSA, Felipe Nascimento; DANGIÓ, Ana Laura; GHILARDI, Renato Pirani. Taphonomic analyses of *Conularia quichua* (Cnidaria, Conulariidae) from Pimenteira Formation (Middle Devonian), Parnaíba Basin, Tocantins State, Brazil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 54, n. 2, p. e20230060, 2024.

SPEYER, S.E. Trilobites taphonomy: a basis for comparative studies of arthropod preservation, functional anatomy and behaviour. In: DONOVAN, S. K. (ed.) **The Process of Fossilization**. Belhaven Press, Londres. p. 194-219, 1991

SPEYER, Stephen E. Comparative taphonomy and palaeoecology of trilobite lagerstätten. **Alcheringa**, v. 11, n. 3, p. 205-232, 1987.

SPEYER, Stephen E.; BRETT, Carlton E. Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 63, n. 1-3, p. 225-262, 1988.

SPEYER, Stephen E.; BRETT, Carlton E. Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. **Palaios**, p. 312-327, 1986.

SUGUIO, Kenitiro. **Geologia sedimentar**. Editora Blucher, 2003.

TAYLOR, Paul D.; WAESCHENBACH, Andrea. Phylogeny and diversification of bryozoans. **Palaeontology**, v. 58, n. 4, p. 585-599, 2015.

TOMAŠOVÝCH, Adam et al. How long does a brachiopod shell last on a seafloor? Modern mid-bathyal environments as taphonomic analogues of continental shelves prior to the Mesozoic Marine Revolution. **Palaeontology**, v. 65, n. 6, p. e12631, 2022.

VAN ITEN, Heyo et al. Cladistics and mass extinctions: the example of conulariids (Scyphozoa, Cnidaria) and the End Ordovician Extinction Event. **Gff**, v. 136, n. 1, p. 275-280, 2014.

VAN ITEN, Heyo; COX, Robt S. Evidence of clonal budding in a radial cluster of *Paraconularia crustula* (White)(Pennsylvanian: ? Cnidaria). **Lethaia**, v. 25, n. 4, p. 421-426, 1992.

VELÁZQUEZ-HERAS, J. E. et al. Paleocology of a Lower Cretaceous (lower Albian) marine community of Cerro de Oro, central Sonora, Mexico. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 113, p. 103667, 2022.

VINN, Olev et al. Symbiosis of conulariids with trepostome bryozoans in the Upper Ordovician of Estonia (Baltica). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 518, p. 89-96, 2019.

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

ZABINI, Carolina et al. **Lingulídeos da sucessão devoniana da Bacia do Paraná, região dos Campos Gerais, Brasil: revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonômica básica**. Dissertação de Mestrado em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

ZABINI, Carolina et al. Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: a Devonian (Pragian/Eifelian) example of the Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 33, n. 1, p. 8-20, 2012.

ZATOŃ, Michał et al. Episkeletobionts of large rugose corals from the Middle Devonian mesophotic palaeoenvironment recorded in the Pokrzywianka Beds (Holy Cross Mountains, Poland). In: **Annales Societatis Geologorum Poloniae**. 2022. p. 465–484-doi: 10.14241/asgp.2022.01.

ZUSCHIN, M.; STACHOWITSCH, M. EPIFAUNA-DOMINATED BENTHIC SHELF ASSEMBLAGES: LESSONS FROM THE MODERN ADRIATIC SEA. **PALAIOS**, [s. l.], v. 24, n. 4, p. 211–221, 2009.

ZUSCHIN, M.; STACHOWITSCH, M.; STANTON, R. J. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. **Earth-Science Reviews**, [s. l.], v. 63, n. 1, p. 33–82, 2003.