

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

PAULA GIOVANA PAZINATO

CRUSTÁCEOS MALACOSTRACA DO MEMBRO TAQUARAL,
FORMAÇÃO IRATI, PERMIANO INFERIOR DA BACIA DO PARANÁ:
SISTEMÁTICA, TAFONOMIA E PALEOECOLOGIA

Rio Claro – SP

2017

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

Instituto de Geociências e Ciências Exatas

Câmpus de Rio Claro

PAULA GIOVANA PAZINATO

**CRUSTÁCEOS MALACOSTRACA DO MEMBRO TAQUARAL,
FORMAÇÃO IRATI, PERMIANO INFERIOR DA BACIA DO PARANÁ:
SISTEMÁTICA, TAFONOMIA E PALEOECOLOGIA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas do Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Profa. Dra. Rosemarie Rohn Davies

Rio Claro – SP

2017

560 Pazinato, Paula Giovana
P348c Crustáceos Malacostraca do Membro Taquaral, formação
Irati, Permiano inferior da Bacia do Paraná: sistemática,
tafonomia e paleoecologia / Paula Giovana Pazinato. - Rio
Claro, 2017
88 f. : il., figs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Orientador: Rosemarie Rohn Davies

1. Paleontologia. 2. Clarkecaris. 3. Syncarida. 4.
Hoplocarida. 5. Stomatopoda. 6. Cisuraliano. I. Título.

PAULA GIOVANA PAZINATO

**CRUSTÁCEOS MALACOSTRACA DO MEMBRO TAQUARAL,
FORMAÇÃO IRATI, PERMIANO INFERIOR DA BACIA DO PARANÁ:
SISTEMÁTICA, TAFONOMIA E PALEOECOLOGIA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas do Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre.

Comissão Examinadora

Profa. Dra. Rosemarie Rohn Davies

Profa. Dra. Karen Adami-Rodrigues

Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi

Resultado: aprovada

Rio Claro, 25 de abril de 2017

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Profa. Dra. Rosemarie Rohn Davies pela orientação, intenso apoio e incentivo, por partilhar seus ensinamentos e pela confiança em mim depositada.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento em Pesquisa (CNPq) pela bolsa de mestrado.

Ao Prof. Dr. Lucas Veríssimo Warren pelas instigações geológicas e por ceder bibliografias e equipamentos essenciais para esta pesquisa.

Ao Prof. Dr. George Luiz Luvizotto pela generosidade, disposição, por possibilitar e auxiliar nas análises microscópicas deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Reinaldo José Bertini e à Lília Maria Dietrich Bertini, do Museu de Paleontologia e Estratigrafia da UNESP-Rio Claro, pela disponibilidade e amostras emprestadas que possibilitaram esta pesquisa.

Ao Prof. Dr. Max Cardoso Langer, da USP de Ribeirão Preto, pela pronta resposta e generosidade em ceder conselhos, bibliografias e amostras fundamentais para a execução deste trabalho.

À Profa. Dra. Karen Adami-Rodrigues, da Universidade Federal de Pelotas, pelo apoio, incentivo, disponibilidade e discussões.

Ao Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi, da UNESP-Bauru, pela acolhida calorosa, paciência, sugestões e, sobretudo, pela compreensão.

À Profa. Dra. Marina Bento Soares e ao geólogo Protásio Antônio Vervloet Paim, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, pelo suporte, empréstimo de amostras e oportunidades.

Ao Dr. Daniel Françoso de Godoy, da UNESP-Rio Claro, pelo auxílio e ensinamentos na utilização do microscópio eletrônico.

Aos colegas do Programa de Pós-Graduação pela acolhida carinhosa, pelos ensinamentos e pela amizade.

Aos colegas do Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA) da UNESP-Bauru que me acolheram com carinho e sempre estiveram dispostos a auxiliar no que fosse necessário.

Ao corpo docente e aos funcionários do Instituto de Geociências da UNESP de Rio Claro.

Aos meus familiares pela paciência, disposição, apoio e carinho de sempre.

Ao Samuel, pelo amor, confiança, compreensão e apoio constante.

RESUMO

Este trabalho apresenta uma análise dos crustáceos Malacostraca do Membro Taquaral, unidade basal da Formação Irati, de idade artinskiana-kunguriana do Cisuraliano (época inicial do Permiano), de um afloramento próximo ao Rio Passa Cinco, Município de Rio Claro, São Paulo. Normalmente, o membro é caracterizado por pelitos escuros com cristais dispersos de pirita, porém uma intrusão básica cretácea na área do afloramento alterou as rochas localmente para pelitos róseos pouco friáveis. Os fósseis do membro são pouco diversificados, limitando-se a pequenos restos de peixes paleonisciformes e celacantiformes, minúsculos bivalves (somente numa delgada camada), alguns palinomorfs incluindo raros acritarcas, além dos crustáceos. Assume-se que o Membro Taquaral represente condições distais de um mar epicontinental raso muito restrito, possivelmente com salinidade variável, baixa energia e fundo redutor. Os crustáceos das coleções do IGCE-UNESP (Rio Claro), da FFCL-USP (Ribeirão Preto) e obtidos em novas coletas, estudados por microscopia ótica tradicional e por microscopia eletrônica de varredura, encontram-se preservados como moldes recobertos por óxido de ferro. Ocorrem três assinaturas bioestratinômicas: 1) elementos esqueléticos quase totalmente articulados; 2) parcialmente articulados; e 3) como peças isoladas. Após quase um século desde a descoberta do Syncarida *Clarkecaris brasiliensis* (Clarke, 1920), o presente estudo confirma que o primeiro segmento torácico está fusionado ao céfalo, o que requer a inclusão da espécie na ordem Anaspidacea. Julgava-se que este abundante Malacostraca fosse o único do Membro Taquaral, porém estudos recentes revelaram a existência de raros fósseis articulados e desarticulados de uma segunda espécie, aqui referida como “morfotipo 1”, com preservação inclusive de moldes do trato digestivo e fibras musculares. Trata-se de um Hoplocarida da ordem Stomatopoda, diagnosticado pelos quatro pares de apêndices subquelados e telson com um espinho mediano terminal. Segundo a análise filogenética, o morfotipo 1 pode ser atribuído a uma nova família de Archaeostomatopodea. A associação de Syncarida e Hoplocarida é inédita no registro fóssil e levanta interessantes reflexões. Os sincáridos mais antigos estão registrados em depósitos estuarinos salobros do Carbonífero; os sincáridos da ordem Anaspidacea eram conhecidos em depósitos gondwânicos estritamente continentais, do Triássico ao Recente. *Clarkecaris brasiliensis* estende a distribuição da ordem para o Permiano inferior e para ambientes que provavelmente não foram continentais. Por outro lado, os Stomatopoda tiveram grande diversidade em ambientes marinhos rasos e estuarinos carboníferos da Laurásia. O registro de Stomatopoda no Membro Taquaral é, portanto, o primeiro do Permiano, o mais antigo do Gondwana e de camadas formadas em mar muito restrito. *Clarkecaris* era detritívoro, já o morfotipo 1, carnívoro e um potencial predador do primeiro. Ambos foram endêmicos à Bacia do Paraná, o que sugere que sofreram especiação dentro da bacia. E ambos eram bentônicos, não devendo ter ocupado o fundo redutor inferido para o ambiente deposicional do Membro Taquaral. Assim, os fósseis devem retratar carcaças alóctonas de crustáceos que viviam sobre fundo oxidante de águas costeiras.

PALAVRAS-CHAVE: *Clarkecaris*, Syncarida, Hoplocarida, Stomatopoda, Cisuraliano, Grupo Passa Dois, paleocarcinologia.

ABSTRACT

This study analyses malacostracean crustaceans of the Artinskian-Kungurian (Cisuralian, Permian) Taquaral Member, basal Irati Formation of the Paraná Basin, from an outcrop close to the Passa Cinco River, Rio Claro municipality, State of São Paulo, Brazil. Dark mudstones with dispersed pyrite crystals usually characterize this member; however, a Cretaceous basic magmatic intrusion in the outcrop area locally altered the dark mudstones into sturdy pinkish mudstones. The low diversity fossil assemblage comprises palaeonisciformes and coelacanthiformes fish remains, very small bivalve mollusks (only in a thin bed), palynomorphs including rare acritarchs, in addition to the malacostraceans. It is assumed that the Taquaral Member represents distal conditions of a shallow epicontinental sea, very restricted, with variable salinity, low energy and anoxic bottom. The crustaceans of the paleontological collections of IGCE-UNESP (Rio Claro) and FFCL-USP (Ribeirão Preto), as well as the new collected fossils were analyzed under optical and SEM microscopes and are preserved as compressed moulds with surface coated by iron oxide. The fossils show three biostratigraphic signatures: 10 almost entirely articulated skeletal elements; 2. partially articulated elements; and 30 isolated parts. After almost one century since the discovery of the syncarid *Clarkecaris brasiliensis* (Clarke, 1920), this revision confirms that the first thoracic somite is fused to the cephalon, which implies that this species must be replaced into Anaspidacea. It was believed that this abundant Malacostraca was the only crustacean species of the Taquaral Member, but recent studies revealed that some fossils belong to another Malacostraca taxon, referred provisionally as “morphotype 1”, with soft parts preserved, as portions of the digestive tract and muscular tissue. Four pairs of quelate thoracopods and a telson with a high-developed median spine confirms that this new crustacean is hoplocarid stomatopod. A phylogenetic analysis suggests it belongs to a new family of Archaeostomatopodea. An association of Syncarida and Hoplocarida is recorded for the first time and raises interesting insights. The oldest syncarids were found in Carboniferous estuarine deposits from Laurasia; the Anaspidacea syncarids were known in strictly continental Gondwana deposits from Triassic to Recent. *Clarkecaris brasiliensis* extends the range of Anaspidacea to the Permian and to a probably not continental paleoenvironment. In contrast, stomatopods had high diversity in Carboniferous marine and estuarine deposits of Laurasia. Therefore, the Taquaral Member records the first stomatopod from the Permian, the oldest for Gondwana, and the first one recorded in beds from a very restricted sea. *Clarkecaris* was a detritivore and morphotype 1 a carnivore, possibly a potential predator of the first one. Both were endemic to Paraná Basin, suggesting speciation within the basin. In addition, both were benthic and thus they should have not lived close to the probably anoxic bottom of the paleoenvironment inferred for the Taquaral Member. The fossils figure allochthonous carcasses of crustaceans that lived in aerobic bottoms of shallow coastal paleoenvironments.

KEY-WORDS: *Clarkecaris*, Syncarida, Hoplocarida, Stomatopoda, Cisuralian, Passa Dois Group, paleocarcinology.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	I
LISTA DE TABELAS.....	II
1 INTRODUÇÃO.....	13
2 OBJETIVOS.....	15
3 GEOLOGIA REGIONAL.....	16
3.1 Bacia do Paraná.....	16
3.2 Formação Irati.....	18
3.3 Formações correlatas.....	22
3.4 Contexto deposicional e interpretações paleoambientais.....	23
4 CRUSTACEA.....	27
4.1 Malacostraca: Morfologia e sistemática.....	27
4.2 Syncarida.....	29
4.3 Hoplocarida.....	32
4.4 Malacostráceos do Membro Taquaral.....	36
4.4.1 <i>Clarkecaris brasílicus</i>	36
4.4.2 Outro Malacostraca.....	41
5 MATERIAS E MÉTODOS.....	43
5.1 Área de estudo.....	43
5.2 Materiais.....	43
5.3 Métodos.....	44
6 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	45
6.1 Litologia.....	45
6.2 Paleontologia sistemática.....	47
6.2.1 <i>Clarkecaris brasílicus</i> (Clarke, 1920).....	47
6.2.1.1 Discussão.....	55
6.2.2 Morfotipo 1.....	58
6.2.2.1 Análise filogenética do morfotipo 1.....	66
6.3 Tafonomia e Paleoecologia.....	69
7 CONCLUSÕES.....	75
REFERÊNCIAS.....	76
ANEXOS.....	86

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	(A) Carta estratigráfica simplificada da Bacia do Paraná, indicando as Supersequências designadas por Milani, 1997 (adaptada de HOLZ <i>et al.</i> , 2010). (B) Mapa geológico simplificado da Bacia do Paraná, mostrando a distribuição do registro das Supersequências (adaptado de MILANI, 1997).....	17
Figura 2 –	Unidades estratigráficas e interpretações da supersequência Gondwana I, segundo MILANI <i>et al.</i> , 2007 Destacado, em vermelho, a Formação Irati.....	18
Figura 3 –	Mapas do Gondwana mostrando as hipóteses da posição aproximada do “mar” onde ocorreu a deposição das formações Irati (Bacia do Paraná), Whitehill (Bacia Karoo), Huab (Bacia Huab) e Port Sussex, do Membro Black Rock (Ilhas Falklands). Segundo Lavina (1991) a comunicação do “mar” com o oceano Pantalassa seria mais aberta (A), através de regiões hoje pertencentes à Argentina e Chile. Já para Araújo (2001), o “mar” teria comunicação bem mais restrita com o oceano Pantalassa (B), apenas no extremo sul da América do Sul, em área hoje correspondente à Terra do Fogo [(A) modificado de SOARES, 2003 e de (B) ROHN <i>et al.</i> , 2015, baseados em FAURE & COLE, 1999].....	25
Figura 4 –	Morfologia externa de um camarão generalizado mostrando as principais divisões em tagmas de Crustacea. A cabeça consiste em uma porção inicial que contém o ácron, os olhos e cinco segmentos e seus respectivos pares apêndices cefálicos: ântenulas, antenas, maxílulas, maxila e mandíbula. Neste exemplo o tórax (ou péreon) possui oito segmentos portando três maxilípodos e cinco toracópodos. O pléon possui seis segmentos e uma porção final, o télson (modificado de RUPPERT <i>et al.</i> , 2005).....	27
Figura 5 –	Classificação taxonômica da Classe Malacostraca até a hierarquia de ordem (modificada de MARTIN & DAVIS, 2001 e SCHRAM <i>et al.</i> , 2013).....	28
Figura 6 –	Morfologia externa de um (A) Anaspidacea e um (B) Palaeocaridacea generalizados. Em Anaspidacea um sulco cervical (sc) delimita o local onde o primeiro segmento torácico foi fusionado ao céfalo (c), já em Palaeocaridacea há oito segmentos torácicos livres. C: céfalo; sc: sulco cervical; ol: olhos; a1: antênula; a2: antena; ea: escama antenal; t: télson; ur: urópodos (modificado de CAMACHO & VALDECASAS, 2008).....	29
Figura 7 –	Classificação taxonômica dos grandes táxons de Hoplocarida (modificado de Martin & Davis, 2001 e Schram <i>et al.</i> , 2013).....	32
Figura 8 –	Morfologia externa de um Stomatopoda moderno (modificado de RUPPERT <i>et al.</i> , 2005).....	33
Figura 9 –	Reconstrução de Aeschronectida <i>Kallidechtes richardsoni</i> (SCHRAM <i>et al.</i> , 2013).....	33
Figura 10 –	Exemplos de Palaeostomatopodea. (A) Vista lateral de <i>Archaeocaris vermiformis</i> Meek, 1862. (B) Vista dorsal de <i>Perimecturus rapax</i> Schram & Horner, 1978. (C) Detalhe, em vista dorsal, do leque caudal de <i>Perimecturus parki</i> (Peach, 1882) em vista dorsal. Escala: 10 mm (adaptado de SCHRAM <i>et al.</i> , 2013).....	35

Figura 11 –	Representantes das famílias de Archaeostomatopodea. (A) Vista lateral de um Tyrannophontidae, (B) Vista lateral de um Gorgonophontidae, (C) Detalhe, em vista dorsal, do leque caudal de um Daidalidae. Escala: 10 mm (adaptado de SCHRAM, <i>et al.</i> , 2013).....	36
Figura 12 –	Ilustrações originais de Clarke (1920) na proposta de <i>Gampsonix brasiliacus</i> , que mais tarde Mezzalira (1946) reclassificou como <i>Uronectes brasiliacus</i> e posteriormente (MEZZALIRA, 1952) como <i>Clarkecaris brasiliacus</i>	37
Figura 13 –	Ilustrações de <i>Clarkecaris brasiliacus</i> por Mezzalira (1952). (A) Detalhe em vista dorsal do cefalotórax composto pelo céfalo e pelo primeiro segmento torácico. (B) Vista dorsal do tórax e abdome mostrando os sete segmentos torácicos livres, seis segmentos abdominais e urópodos. (C) Detalhe em vista dorsal do leque caudal, mostrando o último segmento abdominal, o télson com furca dupla e os urópodos estiliformes.....	38
Figura 14 -	Representação da coluna estratigráfica de Mezzalira (1954), mostrando a posição relativa dos crustáceos no poço de Saltinho, SP.....	39
Figura 15 –	Fotografia (acima) e ilustração em câmara clara (abaixo) de <i>Clarkecaris brasiliacus</i> feitas por Pinto (1985) a partir da amostra descrita por Brito & Quadros (1978) coletada no Paraná. Escala: 10 mm.....	41
Figura 16 –	Amostras descritas por Foehringer (2004). O télson portando um espinho mediano e o par de urópodos birremes foram equivocadamente descritos como a porção frontal de um Decapoda. Escala: 5 mm.....	42
Figura 17 –	Télson e urópodos descritos por Chahud & Petri (2013a). Escala: 5 mm.....	42
Figura 18 –	Mapa do estado de São Paulo indicando (em preto) as áreas onde ocorrem afloramentos da Formação Irati. Em detalhe, a posição geográfica do afloramento, entre os municípios de Rio Claro e Ipeúna (fonte: Google Maps, 2016).....	43
Figura 19 -	(A) Vista geral do afloramento em uma das margens da estrada de terra e (B) detalhe da litologia fossilífera (em vista oblíqua), <i>a priori</i> um pelito róseo, mas que deve ter sido um pelito acinzentado antes da provável alteração causada por intrusão básica nas proximidades. Escala: 30 cm.....	45
Figura 20 –	Fotografia em microscópio petrográfico da rocha do afloramento, com nicóis paralelos (A) e com nicóis cruzados (B). As flechas amarelas apontam grãos de quartzo em meio ao argilito maciço. Escala: 100µm.....	46
Figura 21 –	<i>Clarkecaris brasiliacus</i> (Clarke, 1920). (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do espécime URC.AC.195.1 em vista dorsal; (B) a1: antena 1; a2: antena 2; ea: escama antenal; c: céfalo; sc: sutura cefálica; t: télson; u: urópodos.....	51

Figura 22 –	Fotografias de <i>Clarkecaris brasiliacus</i> . (A) Espécime URC.AC.195.8, preservado lateralmente. No pléon é possível notar as pleuras arredondadas e os pleópodos estiliformes. (B) Espécime URC.AC.195.2, preservado em vista dorsal, sem télson e urópodos preservados. Escala: 4 mm.....	51
Figura 23 –	Fotografia, em vista dorsal, do cefalotórax e toracômeros 1 a 3 de <i>Clarkecaris brasiliacus</i> , amostra IG-UFRJ-445 I. As flechas indicam os espinhos; eso: espinho supraorbital. Fotografia do Prof. Dr. Irajá Damiani Pinto. Escala: 2 mm.....	52
Figura 24 –	(A) Três artigos compõem as antenulas de <i>C. brasiliacus</i> , notam-se pequenos espinhos na margem do segundo artigo. (B) Detalhe dos artigos 2 e 3, com restos do flagelo duplo. A: 1 mm, B: 500 µm.....	52
Figura 25 –	<i>Clarkecaris brasiliacus</i> (Clarke, 1920). (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do espécime URC.AC.195.3b preservado lateralmente, expondo o cefalotórax, tórax e parte do pléon, com uma das antenas e escafocerito preservados.....	53
Figura 26 –	Amostra IGG 731-I, um espécime de <i>Clarkecaris brasiliacus</i> preservado lateralmente, onde é possível observar cefalotórax, tórax e pléon. No pléon, destacam-se as pleuras com margens arredondadas e os pleópodos estiliformes; pl1: pleura do pleômero 1, pl2: pleura do pleômero 2, pl3: pleura do pleômero 3, pl4: pleura do pleômero 4, pds: pleópodos. Fotografia do Prof. Dr. Irajá Damiani Pinto.....	53
Figura 27 –	Detalhes de <i>Clarkecaris brasiliacus</i> . (A) Fotografia da pleura do segundo toracômero. (B) Fotografia e (C) ilustração em câmara clara de um dos pleópodos. Escalas: A: 500 µm, B: 2 mm.....	54
Figura 28 –	(A) Fotografia dos pleômeros 1 e 2 de <i>C. brasiliacus</i> , as flechas indicam as cicatrizes dos espinhos, o quadrado preto evidencia a fileira de pequenos espinhos que ornamenta os pleômeros (URC.AC.195.3a). (B) Imagem obtida em MEV da fileira transversal de espinhos no meio de um dos pleômeros (URC.AC.195.8). Escalas: A: 2 mm, B: 200 µm.....	54
Figura 29 –	(A) Fotografia do pléon de <i>C. brasiliacus</i> , preservado lateralmente, sem o leque caudal, p1: pleômero 1, pleômero 2, pleômero 3, pleômero 4, pleômero 5, pleômero 6, pd3: pleópodo 3, pd4: pleópodo 4, pd5: pleópodo 5 (URC.AC.195.15). (B) Detalhe do quinto e sexto pleômero com pleópodos, as flechas indicam os espinhos que ornamentam o sexto pleômero (URC.AC.195.13). Escalas: A: 2 mm, B: 2 mm.....	54
Figura 30 –	(A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do espécime URC.AC.195.11, um leque caudal de <i>Clarkecaris brasiliacus</i> (Clarke, 1920) em vista dorsal. Neste é possível observar o sexto pleômero, télson com furca terminal e urópodos; pl 6: pleômero 6; u: urópodo; ex: exópodo; end: endópodo; t: télson; f: furca.....	55
Figura 31 –	(A) Ilustração de <i>Anaspides tasmaniae</i> (Thompson, 1904), espécie moderna restrita à Oceania, e (B) fotografia de <i>Anaspidites antiquus</i> (Chilton, 1929), fóssil do Triássico da Austrália. Fonte: (A) BROOKS, 1962b; (B) CHILTON, 1929.....	57

Figura 32 – Morfotipo 1. (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do holótipo URC.AC.196.1a, em vista lateral. (B) a1: antena 1; a2: antena 2; o: olhos; c: céfalo; tp: toracópodos; pp: pleópodos; t: télson; u: urópodos.....	61
Figura 33 – Morfotipo 1. Fotografia do parátipo URC. AC. 196.2, preservado dorsalmente, sem o céfalo e com apenas um apêndice ambulatorial inteiramente preservado.....	61
Figura 34 – (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do parátipo URC.AC.196.3a, em vista lateral, com parte do tórax e pléon preservados. No pléon é possível notar os pleópodos ovais e com cerdas em suas margens. (B): tp: toracópodos, t: toracômeros 6 a 8; pp: pleópodos; p: pleômeros 1 a 6; u: urópodo.....	62
Figura 35 – (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do parátipo URC.AC.196.5b, em vista lateral, com céfalo e parte do tórax preservados; a1: antena 1.....	62
Figura 36 – Morfotipo 1, holótipo URC.AC.196,1a em vista lateral. (A) Imagem obtida em MEV da porção anterior do céfalo, as flechas amarelas indicam o espinho ântero-lateral e espinhos laterais. (B) Fotografia do molde da carapaça, evidenciando a ornamentação. (C) Imagem obtida em MEV de um dos olhos; p: pedúnculo ocular; go: glóbulo ocular. (D) Fotografia do primeiro toracópodo; m: mero; c: carpo; p: própodo. Escala: A,C,D: 500 µm.....	63
Figura 37 – Imagem obtida em MEV do primeiro toracômero do morfotipo 1, espécime URC.AC.196,1a em vista lateral. As porções proximais e distais são mais elevadas que a central.....	63
Figura 38 – Morfotipo 1, holótipo URC.AC.196.1a. (A) Detalhe da ornamentação na porção central dos toracômeros. A flecha vermelha indica a cicatriz do espinho mediano e as flechas amarelas, as pontuações em série, cicatrizes de pequenos espinhos ou cerdas. (B) Detalhe da ornamentação das porções elevadas dos toracômeros. Escala: 50 µm.....	64
Figura 39 – (A) Fotografia e (B) ilustração em câmara clara do morfotipo 1, parátipo URC.AC.196.4a em vista lateral, evidenciando os toracópodos raptoriais. (B) i: ísquio; m: mero; c: carpo; p: própodo; d: dáctilo; id: ísquio direito; ie: ísquio esquerdo; md: mero direito; me: mero esquerdo; cd: carpo direito; c: carpo esquerdo; pd: própodo direito.....	64
Figura 40 – (A) Pléon do espécime LPRP/USP 0003 A, em vista lateral; pl: pleuras; td: tubo digestivo; u: urópodo; emt: espinho mediano terminal. (B) Imagem obtida em MEV dos pleômeros 1 e 2, onde as flechas vermelhas indicam as pleuras angulares e as flechas amarelas, a série de pontuações que ornamenta os pleômeros. Escala: A: 2 mm, B: 500 µm.....	64
Figura 41 – (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do leque caudal do parátipo URC.AC.196.2 em vista dorsal. Nota-se o longo espinho mediano terminal. p: pleômeros 5 e 6; t: télson; emt: espinho mediano terminal; u: urópodos; end: endópodo; ex: exópodo, pb: processo basipodal.....	65

Figura 42 –	Imagens obtidas em MEV de detalhes da preservação em molde de tecidos internos do Morfotipo 1, holótipo URC.AC.196.1a. (A) Molde da porção final do tubo digestivo, entre pleômeros 4 e 5; td: tubo digestivo. (B) Molde de fibras musculares expostas entre pleômeros 2 e 3. Escala: A: 500 µm, B: 50 µm.....	65
Figura 43 –	Árvores filogenéticas 1 e 2, resultantes da análise realizada no software TNT (GOLOBOFF & CATALANO, 2016). O posicionamento do morfotipo 1 está destacado em amarelo.....	67
Figura 44 –	Árvores filogenéticas 3 e 4, resultantes da análise realizada no software TNT (GOLOBOFF & CATALANO, 2016). A árvore 4 é a mais parcimoniosa. O posicionamento do morfotipo 1 está destacado em amarelo.....	68
Figura 45 –	EDS de um contramolde do cefalotórax de <i>Clarkecaris brasílicus</i> . Os picos de oxigênio e ferro indicam que o molde se encontra recoberto por óxido de ferro. Os picos de alumínio e sílica correspondem aos silicatos que compõem a rocha.....	69
Figura 46 –	Parte e contra parte de um molde do cefalotórax de <i>Clarkecaris brasílicus</i> , IG 727-a,b em vista dorsal. Os fósseis encontram-se circulados.....	70
Figura 47 –	Os fósseis de crustáceos deste estudo estão preservados de três maneiras: quase totalmente articulados, onde faltam apenas alguns apêndices (A-B), parcialmente articulados (C-D) e peças isoladas, como artículos (E,G) e urópodos.....	71

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Lista taxonômica de sincarídeos fósseis (modificado de CAMACHO & VALDECASAS, 2008 e SCHRAM <i>et al.</i> , 2013).....	31
Tabela 2 –	Lista taxonômica de hoplocarídeos fósseis do Paleozoico, ordem Aeschronectida e ordem Stomatopoda, subordens Palaeostomatopodea e Archaeostomatopodea.....	34
Tabela 3 –	Classificações sistemáticas adotadas na literatura para o gênero <i>Clarkecaris</i>	41
Tabela 4 –	Tabela 4 – Medidas dos tagmas e télson de <i>Clarkecaris brasiliacus</i> (Clarke, 1920), em mm.....	55

1 INTRODUÇÃO

Crustáceos estão entre os invertebrados predominantemente aquáticos mais diversos e abundantes, havendo aproximadamente 62 mil táxons atuais (MARTIN & DAVIS, 2001). Com uma longa e bem-sucedida história evolutiva, com representantes fósseis registrados do Cambriano ao Recente, a variedade morfológica e ecológica dos crustáceos deve-se em grande parte à especialização de um grande número de apêndices, permitindo-os colonizar ambientes marinhos, salobros, de água doce e terrestres (THIEL & DUFFY, 2007). Ainda antes do final do Cambriano surgiu a classe Malacostraca, porém o auge da radiação adaptativa das subclasses Hoplocarida e Eumalacostraca ocorreu no Carbonífero, marcada por inúmeros e abundantes representantes fósseis das superordens Palaeostomatopodea (Hoplocarida); Syncarida, Peracarida e Eucarida (Eumalacostraca) (SCHRAM, 1982). Muitos não passaram do limite Permo-Triássico; os sobreviventes deram origem a novas radiações, especialmente dentre os Decapoda (Eucarida), originando os padrões de distribuição e diversidade encontrados no Recente (FÖRSTER, 1985).

No Brasil, o melhor registro de malacostráceos paleozoicos é encontrado na Formação Irati (Artinskiano e/ou Kunguriano) da Bacia do Paraná, unidade conhecida pelo folhelho betuminoso, pelo calcário dolomítico, pelos fósseis de mesossauros e por constituir um excelente *datum* na bacia, devido à grande extensão lateral e fácil reconhecimento de suas fácies. Os fósseis de mesossaurídeos – que também estão registrados em duas bacias da África – constituíram importante evidência da teoria da deriva continental de Alfred Wegener, 1912. Formalmente é subdivida em dois membros, Taquaral e Assistência. O Membro Taquaral é composto por siltitos e pelitos cinza-claros e azulados. O Membro Assistência é constituído principalmente por folhelhos cinza-escuros, folhelhos pretos pirobetuminosos e intercalações de calcários dolomíticos (HOLZ *et al.*, 2010). Este membro apresenta maior proporção de carbonatos na porção norte da bacia e folhelhos betuminosos na porção sul, com evidências de evaporitos principalmente perto da base (HOLZ *et al.*, 2010).

Em ambos os membros há representantes de diferentes grupos de Malacostraca, havendo uma substituição abrupta das assembleias de crustáceos, provavelmente condicionada por significativas mudanças ambientais no decorrer da deposição. No Membro Taquaral há atualmente apenas uma espécie de crustáceo descrita, *Clarkecaris brasiliacus* (Clarke, 1920), um Syncarida relativamente abundante, preservado como molde, totalmente ou parcialmente articulado. Entretanto, há registro

de um táxon inédito (FOEHRINGER & LANGER, 2003; CHAHUD & PETRI, 2013a), objeto de estudo deste trabalho. No Membro Assistência ocorre apenas espécimes da ordem fóssil Pygocephalomorpha (Eumalacostraca, Peracarida), havendo nove espécies descritas alocadas em seis gêneros, *Paulocaris* Clarke, 1920, *Liocaris* Beurlen, 1931, *Pygaspis* Beurlen, 1934 (ADAMI-RODRIGUES & PINTO, 2000), *Iraticaris*, *Permocaris* e *Pittinucaris* Adami-Rodrigues et al., 2016 (ADAMI-RODRIGUES, PAZINATO & PINTO, 2016).

2 OBJETIVOS

Os objetivos desta pesquisa são:

- Revisão sistemática de *Clarkecaris brasilicus* (Clarke, 1920) do Membro Taquaral, Formação Irati, Bacia do Paraná (Cisuraliano);
- Estudo do táxon de Malacostraca inédito que ocorre associado a *Clarkecaris*;
- Interpretação dos crustáceos e de seus atributos tafonômicos no que se refere à paleoecologia, paleoambiente de vida e deposicional.

3 GEOLOGIA REGIONAL

3.1 Bacia do Paraná

A Bacia do Paraná é uma vasta região sedimentar na porção centro-leste do continente sul-americano com eixo de orientação aproximadamente N-S e compreende uma área de cerca de 1,7 milhão de quilômetros quadrados (MILANI *et al.*, 2007). A área estende-se pelo Brasil (≈ 1.1 milhão km²), abrangendo parte dos estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, pelo Paraguai (≈ 100 mil km²), Uruguai (≈ 100 mil km²) e Argentina (≈ 400 mil km²), onde é conhecida por Bacia do Chaco-Paraná (SCHNEIDER *et al.*, 1974).

O registro estratigráfico da bacia, chegando a quase 7 mil metros de espessura foi subdividido por Milani (1997), com última revisão em Milani *et al.* (2007) em seis supersequências que representam Ciclos de 2ª ordem de Vail, i. e., estratos rochosos retratando intervalos temporais com dezenas de milhões de anos de duração, limitados por superfícies de discordância de caráter inter-regional. As denominações das Supersequências são: Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano), Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico), Gondwana II (Meso a Neotriássico), Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo) (fig. 1). As três primeiras são compostas por sucessões sedimentares de ciclos transgressivos-regressivos paleozoicos, enquanto que as demais são representadas por unidades continentais mesozoicas com rochas ígneas associadas (MILANI, 1997).

A Formação Irati, onde estão registrados os fósseis descritos neste trabalho, pertence à supersequência Gondwana I. Este intervalo, com espessura máxima da ordem de 2500 m, é subdividido nos grupos, da base para o topo: Itararé, Guatá e Passa Dois (fig. 2). O primeiro grupo, quase inteiramente Pensilvaniano, é composto por depósitos diretamente relacionados à importante glaciação ocorrida no sul do Gondwana. O Grupo Guatá, de idade Cisuraliana (Eopermiano), subdividido nas formações Rio Bonito e Palermo nos estados sul-brasileiros, contém depósitos marinhos, costeiros e continentais, com destaque para as principais camadas de carvão da Bacia do Paraná, porém muito discretas em comparação ao carvão carbonífero do Hemisfério Norte. No estado de São Paulo, o Grupo Guatá compreende a Formação Tatuí. Próximo ao topo desta formação, e apenas

Ma	GEOCRONOLOGIA			NATUREZA DA SEDIMENTAÇÃO	AMBIENTE DEPOSICIONAL	DISCORDÂNCIAS	LITOESTRATIGRAFIA			ESPESSURA MÁXIMA (m)	SEQUÊNCIAS
	ERA	PERÍODO	ÉPOCA				GRUPO	FORMAÇÃO	MEMBRO		
250	CARBONÍFERO	PERMIANO	EO-TRIÁSSICO	CONTINENT.	EÓLICO FLUVIAL LAGOS RASOS	EOTRIÁSSICA	PASSA DOIS	PIRAM-BOIA			GONDWANA I
			LOPINGIANO					RIO DO RASTO	MORRO PELADO SERRINHA	650	
			GUADALUPIANO					TERESINA		850	
			GUADALUPIANO					SERRA ALTA		100	
			CISURALIANO					IRATI	ASSISTÊNCIA TAQUARAL	70	
			CISURALIANO					PALERMO	SIDERÓPOLIS PARAGUACU TRIUNFO	300	
			CISURALIANO					RIO BONITO		350	
			CISURALIANO					TACIBA	RIO DO SUL		
			CISURALIANO					CAMPO MOURÃO L. AZUL		1500	
			CISURALIANO					AQUIDAUANA	C. TENENTE		
300	CARBONÍFERO	PERMIANO	PERMIANO	MARINHO	PERI-GLACIAL		GUATÁ				
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
350	CARBONÍFERO	PERMIANO	PERMIANO	CONTINENT.	EÓLICO FLUVIAL LAGOS RASOS		PASSA DOIS				
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								
			PERMIANO								

Figura 2 – Unidades estratigráficas e interpretações da supersequência Gondwana I, segundo MILANI *et al.*, 2007. Destacado, em vermelho, a Formação Irati.

3.2 Formação Irati

A Formação Irati, ou Subgrupo Irati (segundo HACHIRO, 1991; 1996), é a unidade basal do Grupo Passa Dois. No Brasil aflora nos estados de Goiás, Mato Grosso, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Aflora, também, na Argentina, Paraguai e no Uruguai, onde é correlata à Formação Mangrullo (DELANEY & GONI, 1963) (fig. 1B).

A espessura média da Formação Irati é apenas 40 m, chegando a 70 m na porção mais meridional da bacia (HOLZ *et al.*, 2010). A formação é utilizada como *datum* da bacia, visto o fácil reconhecimento de suas fácies, a grande extensão lateral, pequena espessura e o conteúdo fossilífero singular (PREMAOR *et al.*, 2006; HOLZ *et al.*, 2010).

A formação é dividida, pelos atributos litológicos e paleontológicos, em dois membros: Taquaral, basal, e Assistência, superior (BARBOSA & ALMEIDA, 1949; SCHNEIDER *et al.*, 1974). Apesar da espessura relativamente uniforme da Formação Irati, os dois membros mostram variações consideráveis, especialmente na região do Arco de Ponta Grossa, no centro-norte do Estado do Paraná, onde o Membro Taquaral alcança 26 m, contrastando com as espessuras da ordem de 15 m ao sul do arco e de 6 m no estado de São Paulo (LAGES, 2004). Por outro lado, o Membro Assistência se adelgaça para 14 m na região do arco, enquanto alcança, nas áreas vizinhas, espessuras da ordem de 30 m (LAGES, 2004).

O Membro Taquaral apresenta características relativamente uniformes. É geralmente composto por folhelhos siltico-argilosos cinza não-betuminosos, cinza

escuras quando intemperizadas, muito friáveis, com cristais de pirita (HACHIRO, 1996). Em subsuperfície nos estados do Paraná e São Paulo, logo acima do contato com o Grupo Guatá, geralmente ocorrem arenitos finos subcentrimétricos com abundantes restos de peixes paleonisciformes (ROHN *et al.*, 2003; LAGES, 2004). As escamas encontram-se bem mais dispersas nos folhelhos acima do contato. Os testemunhos de sondagem e os respectivos perfis geofísicos revelam que o membro se divide em duas discretas sucessões granocrescentes ascendentes (ou cinco sucessões menores), mais evidentes nos últimos milímetros a centímetros de cada sucessão pela ocorrência de calcilutitos, ou interlaminações de arenitos finos com acamamento *wavy* e discreta bioturbação, ou *bone beds* compostos por restos de peixes (LAGES, 2004). Num dos calcilutitos foram registradas conchas de minúsculos bivalves (ROHN *et al.*, 2003; LAGES, 2004; MATOS *et al.*, 2017).

Em afloramentos do estado de São Paulo, a porção basal do Membro Taquaral pode localmente apresentar conglomerados e arenitos conglomeráticos (HACHIRO, 1996; MILANI, 1997). Nestes níveis são encontrados fragmentos de vertebrados, ossos e dentes de peixes e de anfíbios (CHAHUD & PETRI, 2010; CHAHUD & PETRI, 2013a). Os fósseis mais expressivos do Membro Taquaral foram encontrados nos folhelhos siltico-argilosos de afloramentos, particularmente o crustáceo sincarídeo *Clarkecaris Mezzalira*, 1952 (MEZZALIRA, 1980), além de fragmentos de vertebrados, como ossos, escamas e dentes de peixes paleonisciformes e celacantiformes e de anfíbios (CHAHUD & PETRI, 2010).

Acima do Membro Taquaral ocorre o Membro Assistência. De litologia complexa, o Membro Assistência apresenta diversas fácies e fósseis abundantes. Está representado em afloramentos em todos os estados de ocorrência da Formação Irati e possui maior variação lateral que o Membro Taquaral. A porção basal, especialmente no nordeste da bacia, é marcada por uma brecha dolomítica que alcança 2 m de espessura, comumente silicificada, com pseudomorfos de gipsita e microbialitos (HACHIRO, 1996; ARAÚJO, 2001; ROHN *et al.*, 2003; LAGES, 2004). O restante do membro é constituído por camadas geralmente tabulares de folhelhos betuminosos e de dolomitos (dololutitos a dolosiltitos), em distintas proporções, com abundantes nódulos de sílica e cristais de pirita (VIEIRA *et al.*, 1991; LAVINA *et al.*, 1991; HACHIRO, 1996; MILANI, 1997; ROHN *et al.*, 2003; LAGES, 2004), incluindo pequenas intercalações de siltitos não betuminosos aproximadamente na porção média do membro (ARAÚJO, 2001; ROHN *et al.*, 2003; LAGES, 2004). No nordeste

da bacia, a camada mais espessa de dolomito (cerca de 4 m), aproximadamente na parte média do membro, é explorada e usada como corretivo de acidez de solo. No estado de Goiás, as camadas de dolomitos variam de poucos centímetros até 10 m de espessura, exibindo marcas onduladas e gretas de contração (VIEIRA *et al.*, 1991). Os folhelhos betuminosos também têm importância econômica, pois o teor de matéria orgânica total (COT) chega a 17 % (HOLZ *et al.*, 2010), sendo explorados experimentalmente pela PETRO-SIX em São Mateus do Sul (PR) para a extração de hidrocarbonetos. A principal camada de dolomito, especialmente na porção nordeste da bacia, é sucedida por um ritmito de dolomitos e folhelhos betuminosos submétricos, com adelgaçamento das camadas até o topo do membro. As camadas dolomíticas superiores têm proporções maiores de nódulos de sílica (ROHN *et al.*, 2003; LAGES, 2004). O número e a espessura de camadas dolomíticas diminuem das bordas para o centro da bacia, mas elas não desaparecem totalmente (ARAÚJO, 2001; LAGES, 2004). Na porção sul da bacia também há predomínio de folhelhos negros, betuminosos e não betuminosos, com intercalações de carbonatos menos expressivas em espessura do que nas porções do nordeste e norte da bacia (LAVINA *et al.*, 1991). No Rio Grande do Sul, no afloramento Passo do São Borja, as camadas de dolomitos alcançam, no máximo, 40 centímetros e são encontradas marcas onduladas, gretas de contração, tempestitos carbonáticos intercalados aos folhelhos e *bone-beds*, compostos por fragmentos de ossos de mesossaurídeos (SOARES, 1996).

Em comparação ao Membro Taquaral, o Membro Assistência é altamente fossilífero. Neste estão registrados os três gêneros descritos de mesossaurídeos: *Stereosternum*, *Brazilosaurus* e *Mesosaurus* (MEZZALIRA, 1980). Ocorrem três gêneros de crustáceos pigocefalomorfos; *Pygaspis* Beurlen, 1934, *Liocaris* Beurlen, 1931 e *Paulocaris* Clarke, 1920 (MEZZALIRA, 1954; PINTO, 1971), lenhos de gimnospermas (MUSSA *et al.*, 1980; ALVES, 2001); insetos (RÖSLER *et al.*, 1981; PINTO, 1987), icnofósseis, como pegadas de mesossaurídeos (VIEIRA *et al.*, 1991) e pistas de invertebrados identificadas como o icnofóssil *Didymaulichnus lyelli* (Rouault, 1850), geralmente atribuído à gastrópodes, artrópodes ou ainda, bivalves (SILVA *et al.*, 2003) e, localmente, calcários dolomíticos estromatolíticos, registrados em afloramentos em Santa Rosa do Viterbo, ao norte de São Paulo (RICARDI-BRANCO *et al.*, 2008; ROHN *et al.*, 2015), no distrito de Paraisolândia, no município de

Charqueada, SP (CALÇA, 2014), e junto ao Astroblema de Araguaína em Mato Grosso (FAIRCHILD *et al.*, 1985).

Em geral, as preparações palinológicas de testemunhos de sondagem da Formação Irati resultaram em lâminas pobres, com baixa diversidade de palinomorfos, raríssimos acritarcas e algas *Bothryococcus* (DAEMON & QUADROS, 1970; ARAÚJO, 2001; LAGES, 2004). As algas *Bothryococcus* e acritarcos normalmente são importantes para interpretações ambientais, porém contraditórios para a Formação Irati por indicarem, respectivamente, condições de água doce e marinhas. A baixa representação de acritarcos pode ser explicada por conexão extremamente restrita das águas da bacia ao oceano (ARAÚJO, 2001; LAGES, 2004). Entretanto, segundo Chahud & Petri (2013b), os acritarcas pertencem a táxons que toleram salinidades variadas e as algas dulciaquícolas *Bothryococcus* são facilmente transportadas de rios para os mares, sendo assim, observam que estes fósseis não seriam bons indicadores paleoambientais. Ao contrário da má recuperação de palinomorfos nos folhelhos, houve relativo sucesso na investigação de microfósseis de parede orgânica em *cherts* ou dolomitos silicificados do Membro Assistência, formados em fase precoce da diagênese, conforme o trabalho de Calça & Fairchild (2012). Em seções delgadas destas rochas foram encontradas assembleias relativamente diversificadas de grãos de pólen preservados tridimensionalmente, assim como cianobactérias da comunidade bentônica preservadas *in situ* e microalgas clorofíceas do fitoplâncton. Alguns micro-organismos podem ter vivido em águas hipersalinas.

As assembleias palinológicas da Formação Irati equivalem à Zona L, Subzona L2, do tradicional esquema bioestratigráfico da Petrobras elaborado por Daemon (1966) e Daemon & Quadros (1970), formalizada por Souza & Marques-Toigo (2001) como Zona *Lueckisporites virkkiae*. Esta palinozona ("L" ou *L. virkkiae*) já mereceu diversas interpretações de idade, como Kazaniano ($\approx$ início do Guadalupiano) (DAEMON & QUADROS, 1970), Tatariano ($\approx$ final do Guadalupiano-início do Lopingiano) (DAEMON, 1966; MARQUES-TOIGO, 1991; SOUZA & MARQUES-TOIGO, 2001) e Kunguriano (ARAI, 1980; para um intervalo informal equivalente). As supostas idades kasanianas a tatarianas sugeridas pela Palinologia para a Formação Irati geraram estimativas de idades até neotriássicas para a parte superior do Grupo Passa Dois (FRANÇA *et al.*, 1995; MILANI, 1997) - interpretações extremamente conflitantes em relação às idades sugeridas por diversos macrofósseis (e.g., os

próprios mesossauros) e com sérias implicações nas correlações estratigráficas e reconstruções paleogeográficas para o Gondwana. O impasse começou a ser desfeito por Santos *et al.* (2006), quando obtiveram a idade aproximada de 278,4 Ma para cinzas vulcânicas na porção basal da Formação Irati através de datação radiométrica por zircão U-Pb SHRIMP. Rocha-Campos *et al.* (2011) determinaram a idade aproximada de 274 Ma para cinzas na parte superior da formação. Desta forma, Santos *et al.* (2006) posicionaram a Palinozona *L. virkkiae* no andar Artinskiano (aproximadamente meio do Cisuraliano ou, informalmente, meio do Permiano inferior). Cabe esclarecer que na Carta Estratigráfica Internacional (COHEN *et al.*, 2013), versão de 2016/12, as idades absolutas apontadas para os limites entre os andares já não são mais as que eram aceitas por ocasião da publicação de Santos *et al.* (2006). Portanto, levando em consideração as datações destes autores e de Rocha-Campos *et al.* (2011), a Formação Irati agora pode ser atribuída ao andar Kunguriano (parte superior do Cisuraliano).

3.3 Formações correlatas

A Formação Irati é correlacionável à Formação Mangrullo na Bacia do Paraná no Uruguai, Formação Whitehill na Bacia do Karoo na África do Sul (OELOFSEN, 1987), Formação Huab, Bacia do Huab na Namíbia (STOLLHOFEN *et al.*, 2000) e Membro Upper Black Rock da Formação Port Sussex nas Ilhas Falklands (FAURE & COLE, 1999; ARAÚJO *et al.*, 2001). Todas as unidades são caracterizadas por folhelhos betuminosos, mas nem todas apresentam rochas carbonáticas, mesossauros e crustáceos. São aqui destacadas as unidades que apresentam registros de crustáceos.

A Formação Mangrullo aflora no nordeste do Uruguai, com espessura aproximada de 40m. A litologia predominante é de folhelhos betuminosos com laminação plano-paralela, argilitos e siltitos intercalados por lentes ou camadas tabulares de calcário de espessuras variáveis (DE SANTA *et al.*, 2006). O registro fóssilífero é amplo, levando Piñeiro *et al.*, 2012, referirem-se aos afloramentos uruguaios como exemplos de *Konservat Lagerstätten*. Dentre os fósseis mais abundantes estão mesossaurídeos, crustáceos pigocefalomorfos, escamas e restos ósseos de peixes, restos vegetais, asas de insetos, coprólitos e outros icnofósseis.

A Formação Whitehill, Bacia do Karoo na África do Sul, possui como fácies predominantes, tanto em afloramento como em subsuperfície, folhelhos negros com presença de pirita, finamente laminados com até 17% de carbono orgânico, e espessura variável, entre 10m e 80m. Fósseis comuns incluem restos de plantas, de peixes paleoniscídeos e o crustáceo pigocefalomorfo *Notocaris tapscottii* Broom, 1931, além dos mesossaurídeos *Stereosternum* e *Mesosaurus*. São registradas ainda raras asas de insetos (JOHNSON *et al.*, 2006).

3.4 Contexto deposicional e interpretações paleoambientais

Apesar do amplo registro e de inúmeros trabalhos acerca da Formação Irati, não há consenso entre pesquisadores sobre qual seria o ambiente deposicional e as condições abióticas das águas. Mar aberto e mar epicontinental restrito foram as hipóteses mais estudadas, sendo que atualmente a última é a mais aceita. Amaral (1971) sumarizou as primeiras ideias acerca das condições de sedimentação da Formação Irati e, pela primeira vez, atribuiu a alternância de calcários e folhelhos das pedreiras no estado de São Paulo à alternância de climas secos e climas úmidos, respectivamente. O sílex seria, em parte, singenético, como resultado da dissolução de espículas de esponjas; outra parte do sílex seria diagenético. Schneider *et al.* (1974) consideraram que as litologias representariam um ambiente marinho de águas calmas, o que foi refutado por Petri e Fulfaro (1983), pela falta de fósseis tipicamente marinhos, atribuindo-as, assim, a um ambiente lagunar de deposição.

Lavina (1991) em análise de depósitos relacionados ao Membro Assistência no Rio Grande do Sul, descreveram fácies de tempestitos carbonáticos e interpretaram os ritmitos carbonáticos-pelíticos como episódios de sedimentação turbidítica carbonática que interrompiam um contexto deposicional calmo de costa-afora (sic) anóxico. Para tal hipótese, os autores consideraram a ocorrência de estromatólitos em Santa Rosa de Viterbo (SP), assumindo que em grandes áreas da margem original da bacia tivessem existido estromatólitos - possivelmente a fonte dos carbonatos redepositados pelos turbiditos. Lavina (1991; LAVINA *et al.*, 1991) interpretou que o “Mar Irati” tivesse comunicação com o Oceano Pantalassa através de regiões hoje pertencentes à Argentina e Chile (fig. 3A).

Hachiro & Coimbra (1993) e Hachiro (1996) foram os primeiros autores a reconhecer a presença de evaporitos no Membro Assistência e também a interpretar

os ritmos de calcários e folhelhos como reflexo de variações climáticas no âmbito de Ciclos de Milankovitch, em contexto marinho. Milani (1997) também sugeriu estar representado na Formação Irati um ambiente deposicional em um golfo (“golfo Irati”) ou em um mar epicontinental (“mar Irati-Whitehill”).

Araújo (2001) pressupôs a existência de um mar bem mais restrito, comunicando-se com o Oceano Pantalassa apenas em área que hoje corresponde aproximadamente à Terra do Fogo, no extremo sul da América do Sul, mas com circulação interna plena entre as águas das bacias do Paraná, Karoo, Huab e Ilhas Falklands (fig. 3B). Atualmente a hipótese de Lavina (1991, LAVINA *et al.*, 1991) já foi descartada, sendo substituída pela sugestão de Araújo (2001).

As interpretações de Araújo (2001) e Araújo *et al.* (2001) envolveram uma combinação complexa de parâmetros e numerosos dados (petrográficos, geoquímicos, geofísicos e palinológicos) de superfície e subsuperfície. Em síntese, o paleoambiente deposicional teria sido uma rampa basculada para sudoeste, dividida em: rampa interna carbonática (às vezes com evaporitos ou, ao contrário, com algas *Bothryococcus* em locais de baixa salinidade); rampa intermediária com sedimentação carbonática e siliciclástica mista, às vezes, sob influência de tempestades; e rampa distal, com predomínio de sedimentos siliciclásticos finos. Conforme as variações do nível relativo da água e a velocidade das variações, a água se tornava estratificada, estagnada e com fundo anóxico. O clima teria exercido forte influência, tanto pela ciclicidade (provavelmente na escala de alguns milhares de anos, como os Ciclos de Milankovitch), quanto pela latitude, facultando deposição carbonática somente nas regiões de menor latitude do Gondwana, não na Bacia do Karoo, nem nas Ilhas Falklands.

Rohn *et al.* (2003) e Lages (2004), através do estudo de testemunhos de sondagem nos estados de São Paulo e Paraná, concordaram em grande parte com as conclusões de Araújo (2001), porém questionaram a relação entre os membros Taquaral e Assistência e também da Formação Serra Alta (sobrepota) na ótica da estratigrafia de sequências. Conforme as espessuras dos dois membros na região do Arco de Ponta Grossa e nas áreas vizinhas, Lages (2004) e Rohn (2007) concluíram que no arco ocorreram taxas relativamente mais altas de subsidência durante a deposição do Membro Taquaral do que na deposição do Membro Assistência. A mudança marcante no comportamento estrutural da bacia no Arco de Ponta Grossa parece evidenciar que a sedimentação dos dois membros foi interrompida por um

hiato temporal significativo e, portanto, elas não poderiam fazer parte da mesma sequência estratigráfica. Da mesma forma, as concentrações milimétricas de restos de peixes que separam o Membro Assistência da Formação Serra Alta devem representar um limite de sequência (*lag* transgressivo desta formação), de modo que a sequência estratigráfica iniciada no Membro Assistência não deve terminar na unidade sobreposta (ROHN *et al.*, 2003; LAGES, 2004; ROHN, 2007; WARREN *et al.*, 2015).

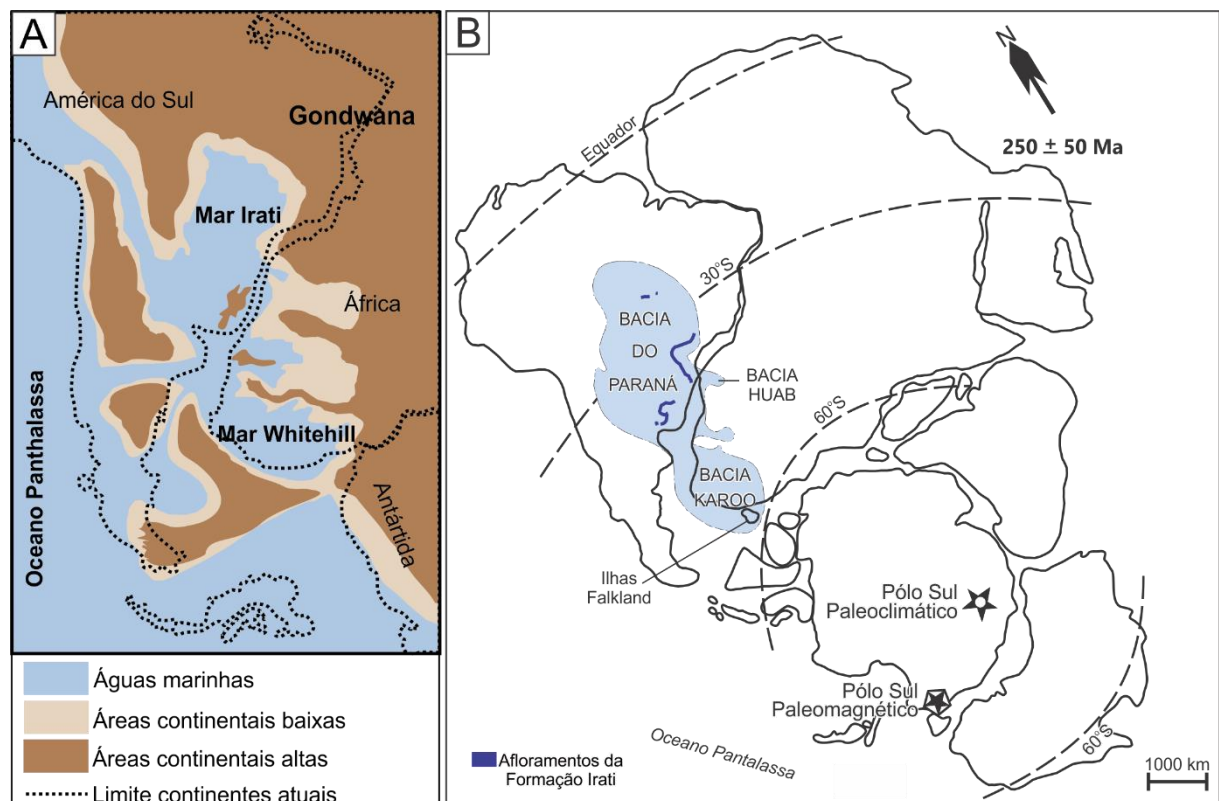


Figura 3 – Mapas do Gondwana mostrando as hipóteses da posição aproximada do “mar” onde ocorreu a deposição das formações Irati (Bacia do Paraná), Whitehill (Bacia Karoo), Huab (Bacia Huab) e Port Sussex, do Membro Black Rock (Ilhas Falklands). Segundo Lavina (1991) a comunicação do “mar” com o oceano Pantalassa seria mais aberta (A), através de regiões hoje pertencentes à Argentina e Chile. Já para Araújo (2001), o “mar” teria comunicação bem mais restrita com o oceano Pantalassa (B), apenas no extremo sul da América do Sul, em área hoje correspondente à Terra do Fogo [(A) modificado de SOARES, 2003 e de (B) ROHN *et al.*, 2015, baseados em FAURE & COLE, 1999].

Na região de Rio Claro, Limeira e Ipeúna, a sucessão de ritmitos de dolomitós e folhelhos é sobreposta por uma camada (0,4-1,0 m) de arenitos muito finos a siltitos com estratificação plano-paralela (e estratificação *hummocky* em Ipeúna) apresentando níveis com grandes concentrações de fragmentos de crustáceos, alguns crustáceos não fragmentados e ossos de mesosauros não fragmentados, às

vezes, até articulados (ROHN, 1998; LAGES, 2004; ROHN, 2007). Segundo Warren *et al.* (2015), este pacote corresponderia ao *lag* transgressivo da parte basal da Formação Serra Alta, os ossos articulados teriam sido retrabalhados, sugerido pela existência de um diastema logo abaixo deste pacote.

4 CRUSTACEA

4.1 Classe Malacostraca: Morfologia e Sistemática

Dentre as seis classes de Crustacea, Malacostraca abriga a maior diversidade de espécies; são mais de 40 mil espécies viventes (MARTIN & DAVIS, 2001). Estima-se que já tenham sido descritos mais de 500 gêneros fósseis (SEPKOSKI, 2002). Atualmente é amplamente aceito que os Malacostraca representam um grupo monofilético, suportado por caracteres morfológicos compartilhados, como um corpo com 19 segmentos, tagmatizado em céfalo, tórax e abdome (fig. 6), e apoiado por análises moleculares (HASSANIN, 2006). Tradicionalmente Malacostraca possui três subclasses, que comportam 16 ordens (fig. 7), entretanto as relações entre as ordens ainda não são completamente entendidas (SCHRAM *et al.*, 2013).

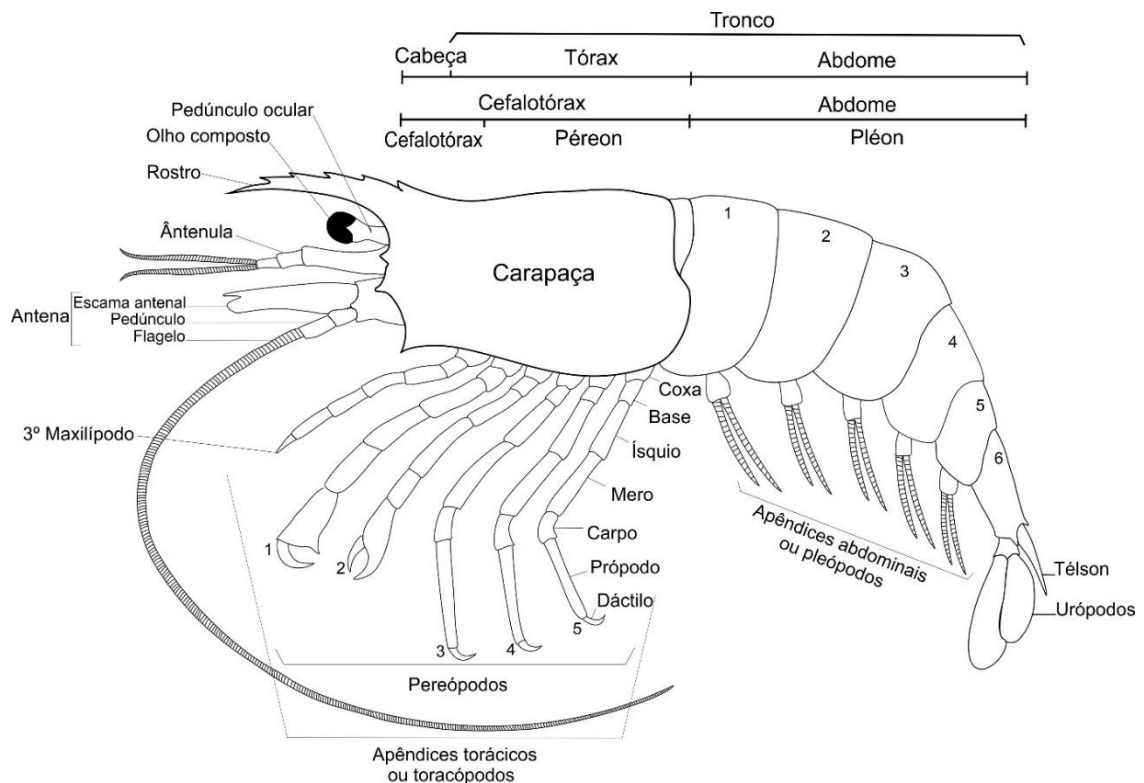


Figura 4 – Morfologia externa de um camarão generalizado mostrando as principais divisões em tagmas de Crustacea. A cabeça consiste em uma porção inicial que contém o cérebro, os olhos e cinco segmentos e seus respectivos pares apêndices cefálicos: antenulas, antenas, maxílas, maxila e mandíbula. Neste exemplo o tórax (ou péleon) possui oito segmentos portando três maxílipodos e cinco toracópodos. O pléon possui seis segmentos e uma porção final, o télson (modificado de RUPPERT *et al.*, 2005).

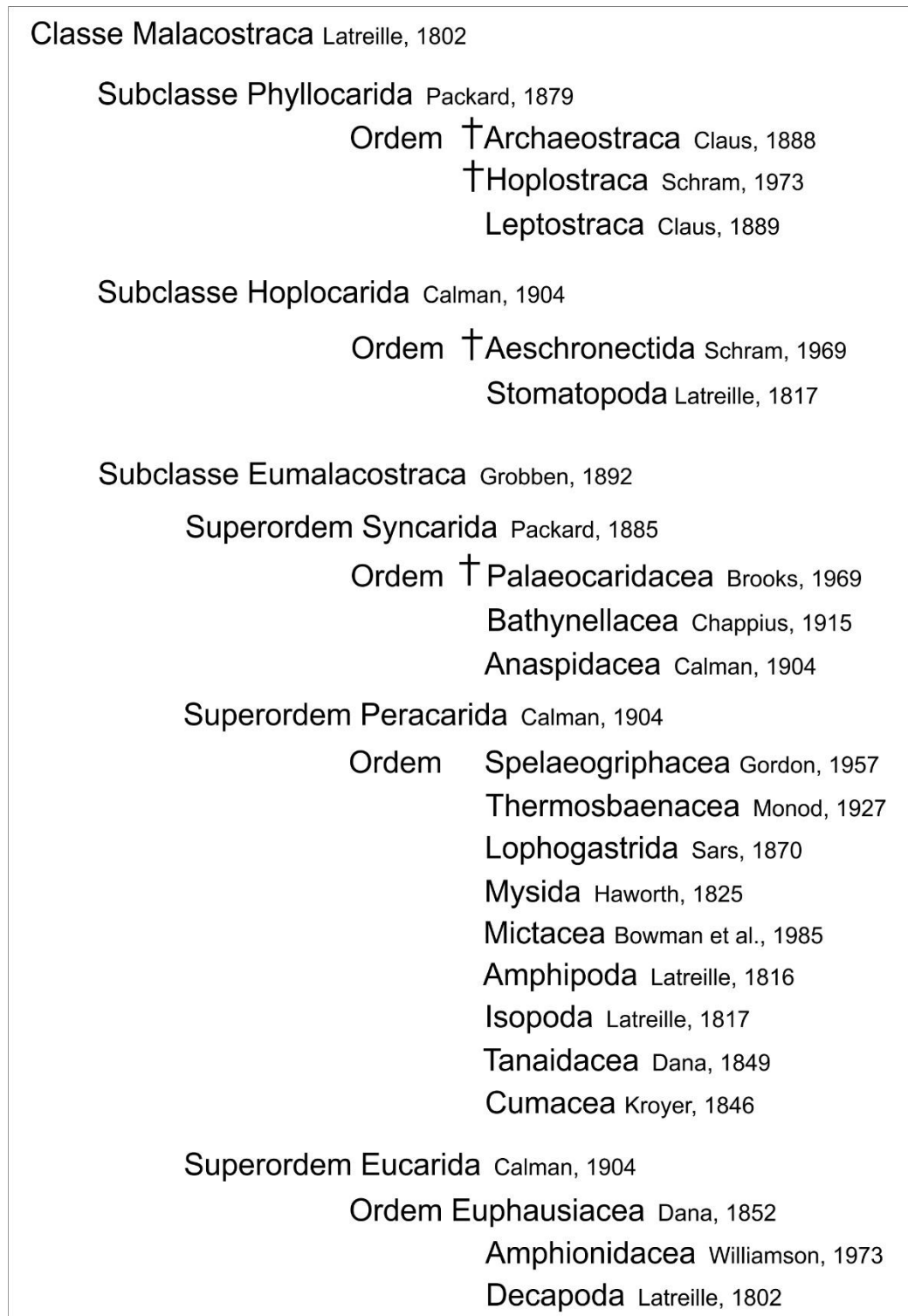


Figura 5 – Classificação taxonômica da Classe Malacostraca até a hierarquia de ordem (modificada de MARTIN & DAVIS, 2001 e SCHRAM *et al.*, 2013).

Os crustáceos deste estudo incluem representantes das subclasses Eumalacostraca (superordem Syncarida) e Hoplocarida.

4.2 Syncarida

Syncarida inclui duas ordens com representantes atuais, Anaspidacea e Bathynellacea, e Palaeocaridacea, conhecida apenas pelo registro fóssil (fig. 7), os syncarídeos atuais incluem 200 espécies de água doce. Os batineláceos possuem distribuição cosmopolita e habitam águas intersticiais, enquanto os anaspidáceos são estritamente gondwânicos, e podem ser planctônicos, nectônicos ou epibentônicos. São crustáceos pequenos, atingindo no máximo 55 mm de comprimento, que possuem o corpo aproximadamente cilíndrico, ausência de carapaça, apresentam péreon com oito somitos livres (em Bathynellacea e Palaeocaridacea) ou sete somitos livres e o primeiro fusionado à cabeça compondo o cefalotórax (Anaspidacea); pléon com seis somitos livres mais o télson (Anaspidacea), ou com o télson fusionado ao sexto somito (Bathynellacea); toracópodos são birremes, pleópodos podem estar presentes ou ausentes e o télson possui furca terminal (fig. 8) (BRUSCA & BRUSCA, 2007; CAMACHO & VALDECASAS, 2008).

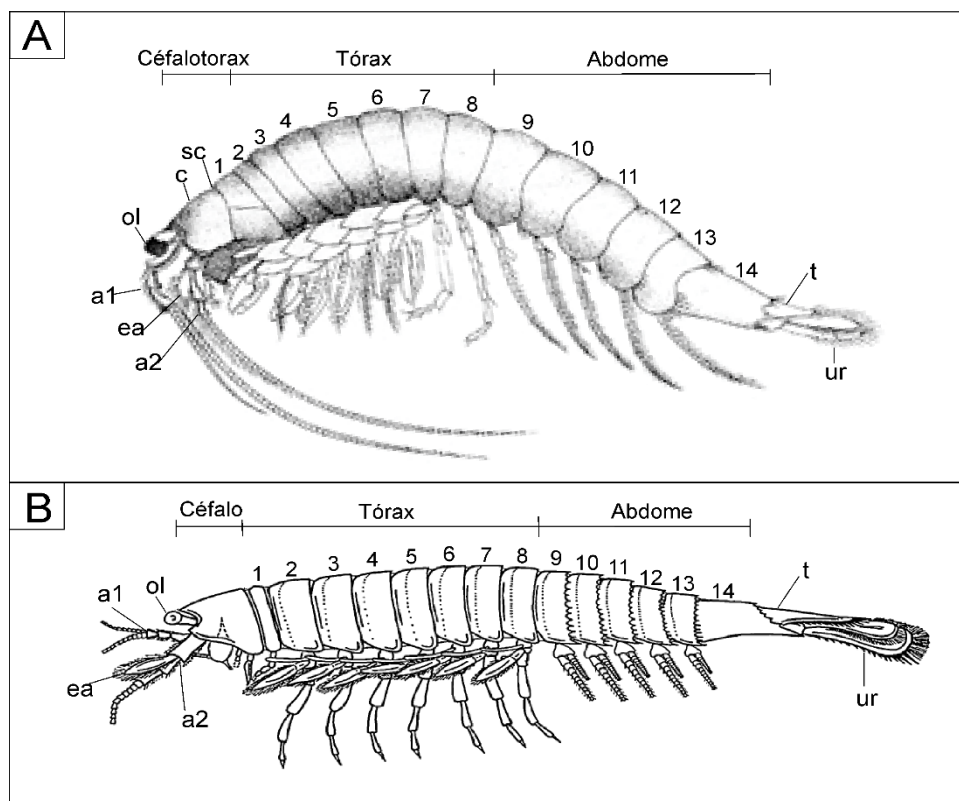


Figura 6 – Morfologia externa de um (A) Anaspidacea e um (B) Palaeocaridacea generalizados. Em Anaspidacea um sulco cervical (sc) delimita o local onde o primeiro segmento torácico foi fusionado ao céfalo (c), já em Palaeocaridacea há oito segmentos torácicos livres. C: céfalo; sc: sulco cervical; ol: olhos; a1: antênula; a2: antena; ea: escama antenal; t: télson; ur: urópodos (modificado de CAMACHO & VALDECASAS, 2008).

O registro fóssil de Syncarida é relativamente abundante e compreende as ordens Palaeocaridacea e Anaspidacea (tab. 1, p. 31). Curiosamente o grupo foi estabelecido através do fóssil de *Uronectes fimbriatus* (Jordan, 1847) do Permiano Inferior da Alemanha, cerca de cinquenta anos antes da descoberta de um representante atual em um lago na cidade de Praga (SCHRAM, 1984; CAMACHO & VALDECASAS, 2008). Palaeocaridacea apresentou ampla diversificação e distribuição durante o Paleozoico, com muitas espécies no Carbonífero da Laurásia e Permiano da Laurásia e Gondwana, sendo registrados em depósitos de ambientes de água doce e/ou salobra (PERRIER *et al.*, 2006). A principal característica que une os representantes da ordem é um corpo com oito segmentos torácicos livres (BROOKS, 1962; 1969a SCHRAM, 1982; 1984).

Anaspidacea é interpretada, atualmente, como uma ordem surgida no Triássico da Austrália e que manteve sua distribuição no hemisfério sul até o Recente, sempre associada a ambientes de água doce. Dois gêneros monoespecíficos são reconhecidos, *Anaspidites* (Triássico) e *Koonaspides* (Cretáceo Inferior ao Recente) (vide tab. 1) (CAMACHO & VALDECASAS, 2008; PERRIER *et al.*, 2006). Todos os anaspidáceos possuem o primeiro segmento do tórax fusionado à cabeça, e sete segmentos torácicos livres (BROOKS, 1962; 1969a; SCHRAM, 1982; 1984; SCHRAM *et al.*, 2013).

Os syncarídeos fósseis habitavam águas marinhas, doces e salobras, em estuários e lagunas, do Pensilvaniano ao Cisuraliano (SCHRAM, 1982). Atualmente são encontrados, em sua maioria, em ambientes de água doce, e apenas alguns Bathynellacea habitam estuários. Com exceção de umas poucas espécies de Anaspidacea que ocupam águas superficiais de lagos, cavernas, riachos, a grande maioria dos syncarídeos vive em águas subterrâneas (capilares ou de cavernas), caminhando por entre os sedimentos, geralmente com granulometria entre seixos e areias finas; porém, algumas espécies chegam a habitar profundidades de até 1440 m, como no lago Baikal, Rússia (CAMACHO & VALDECASAS, 2008). Os syncarídeos intersticiais são detritívoros, alimentando-se de bactérias, restos de matéria orgânica e fungos aderidos aos sedimentos; já os Anaspidacea epibentônicos podem ser herbívoros, carnívoros ou ainda se alimentarem de restos fecais, em geral caminham ou nadam entre a vegetação e possuem uma reação de escape conhecida como “resposta caridóide”, plesiomorfia de muitos Malacostraca (SCHRAM, 1984).

Tabela 1 – Lista taxonômica de sincarídeos fósseis (modificado de CAMACHO & VALDECASAS, 2008 e SCHRAM *et al.*, 2013).

Ordem	Família	Gênero	Espécie	Autor, ano	Cronoestrat.	Ocorrência
Anaspidacea	Anaspididae	<i>Anaspidites</i>	<i>A. antiquus</i>	(Chilton, 1929)	Triássico	Austrália
		<i>Koonaspides</i>	<i>K. indistinctus</i>	Jell & Duncan, 1986	Cretáceo	Austrália
Palaeocaridacea	Minicarididae	<i>Minicaris</i>	<i>M. brandi</i>	Schram, 1979	Carb. Inf.	Escócia
		<i>Erythrogaulos</i>	<i>E. carrizoensis</i>	Schram, 1984	Perm. Inf.	EUA
	Acanthotelsonidae	<i>Acanthotelson</i>	<i>A. stimpsoni</i>	Meek & Worthen, 1865	Carb. Sup.	EUA
			<i>A. kentuckiensis</i>	Schram & Chestnut, 1984	Carb. Sup.	EUA
		<i>Palaeosyncaris</i>	<i>P. dakotensis</i>	Brooks, 1962	Carb. Inf.	EUA
			<i>P. micra</i>	Schram, 1984	Carb. Sup.	EUA
		<i>Uronectes</i>	<i>U. fimbriatus</i>	(Jordan, 1847)	Perm. Inf.	Alemanha
			<i>U. kinniensis</i>	Schram & Schram, 1979	Carb. Sup.	EUA
			<i>U. palatinus</i>	Uhl & Raisch, 1999	Carb. Sup.	Alemanha
	Palaeocarididae	<i>Palaeocaris</i>	<i>P. typus</i>	Meek & Worthen, 1865	Carb. Sup.	EUA
			<i>P. retractata</i>	Calman, 1932	Carb. Sup.	Reino Unido
			<i>P. secretanae</i>	Schram, 1984	Carb. Sup.	França
		<i>Monicaris</i>	<i>M. rudnicensis</i>	Stamberg, 2000	Perm. Inf.	Rep. Tcheca
	Squilitidae	<i>Squillites</i>	<i>S. spinosus</i>	Scott, 1938	Carb. Inf.	USA
		<i>Nectotelson</i>	<i>N. krejcii</i>	(Fritsch, 1875)	Perm. Inf.	Rep. Tcheca/ França
		<i>Praeanaspides</i>	<i>P. praeacursor</i>	Woodward, 1908	Carb. Sup.	Reino Unido
	Incertae sedis	<i>Pleurocaris</i>	<i>P. annulatus</i>	Calman, 1911	Carb. Sup.	Reino Unido/ França
			<i>P. juengeri</i>	Schöllmann, 1999	Carb. Sup.	Alemanha
		<i>Spinocaris</i>	<i>S. horribilis</i>	Uhl, 1999	Carb. Sup.	Alemanha
		<i>Williamocalmania</i>	<i>W. vandergrachtii</i>	(Pruvost, 1922)	Carb. Inf.	Holanda
		<i>Brooksyncaris</i>	<i>B. canadensis</i>	Brooks, 1962	Carb. Sup.	EUA
		<i>Palaeorchestia</i>	<i>P. parallela</i>	(Fritsch, 1876)	Perm. Inf.	Rep. Tcheca
		<i>Clarkecaris</i>	<i>C. brasiliensis</i>	(Clarke, 1920)	Perm. Inf.	Brasil

A associação de fósseis encontrada no Carbonífero do hemisfério norte indica que se tratavam de espécies provavelmente marinhas (SCHRAM, 1981; 1984), mas os dados sobre a evolução do grupo no Paleozoico e uma possível mudança ecológica, de habitats marinhos para límnicos, ainda são esparsos.

4.3 Hoplocarida

A subclasse Hoplocarida compreende duas ordens, a extinta Aeschronectida e Stomatopoda, com três subordens Palaeostomatopodea, Archaeostomatopodea e Unipeltata (fig. 9).

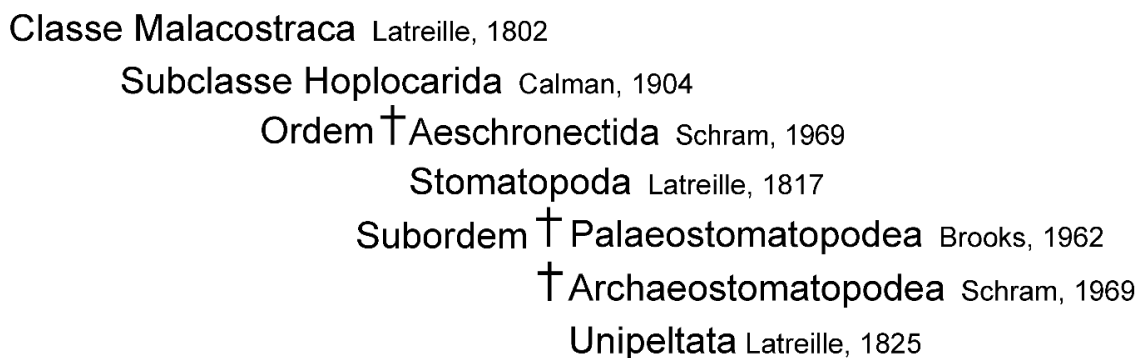


Figura 7 – Classificação taxonômica dos grandes táxons de Hoplocarida (modificado de Martin & Davis, 2001 e Schram *et al.*, 2013).

Atualmente há cerca de 450 espécies, todas classificadas na subordem Unipeltata, surgida no Mesozoico, que tem como característica principal o segundo toracópodo quelado e superdesenvolvido em relação aos demais, utilizado para predação e proteção (SCHRAM *et al.*, 2013), daí o nome popular de camarão louva-deus (*mantis-shrimp*), ou ainda, tamarutaca ou lacraia-do-mar. Os representantes de Unipeltata possuem corpo achatado dorso-ventralmente, que atinge até 40 cm de comprimento. Os olhos são super desenvolvidos. Uma carapaça recobre o céfalo e quatro segmentos do tórax (de um total de oito segmentos). Respectivamente, há oito pares de toracópodos, com o primeiro reduzido, os pares 2 a 5 subquelados e os três últimos aquelados, utilizados para locomoção, juntamente com os pleópodos e leque caudal bem desenvolvido, este composto por télson e urópodos birremes (HAUG *et al.*, 2012) (fig. 10). Todas as espécies atuais vivem em ambientes marinhos rasos, são carnívoros raptoriais bentônicos, sendo que a grande maioria das espécies habita tocas escavadas, onde o leque caudal endurecido é utilizado para fechar a entrada da toca (BRUSCA & BRUSCA, 2007).

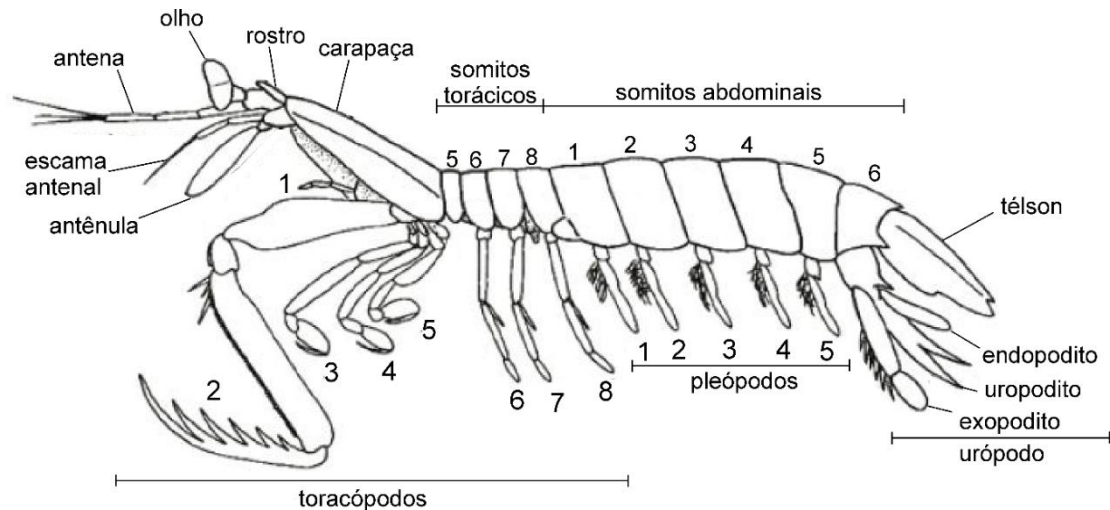


Figura 8 – Morfologia externa de um Stomatopoda moderno (modificado de RUPPERT *et al.*, 2005).

Apesar dos estomatópodos modernos pertencerem a uma só ordem, no Paleozoico o grupo experimentou grande diversidade morfológica, com formas menos especializadas (BROOKS, 1962b; 1969b). Há 26 espécies descritas na literatura (tab. 2, p. 34), incluídas na ordem Aeschronectida, um grupo-irmão monofilético de Stomatopoda, e nas subordens Palaeostomatopodea e Archaestomatopodea, dois clados basais parafiléticos (SCHRAM, 2007; JENNER *et al.*, 2008, SCHRAM *et al.*, 2013). Os representantes de Aeschronectida possuem toracópodos de tamanho semelhante e aquelados, pouco especializados para alimentação, e carapaça recobrindo totalmente céfalo e tórax (fig. 11). São endêmicos e comuns nas faunas marinhas e estuarinas do Carbonífero Superior da Laurásia, onde dominam em número total de indivíduos (SCHRAM, 1982; HYZNY *et al.*, 2014).

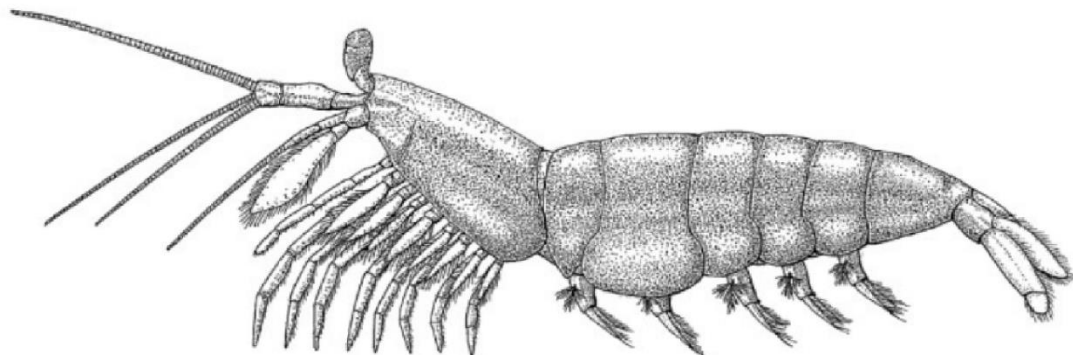


Figura 9 – Reconstrução de Aschronectida *Kallidechtes richardsoni* (SCHRAM *et al.*, 2013).

Tabela 2 - Lista taxonômica de hoplocarídeos fósseis do Paleozoico, ordem Aeschronectida e ordem Stomatopoda, subordens Palaeostomatopodea e Archaeostomatopodea.

Ordem/Subordem	Família	Gênero	Espécie	Autor, ano	Cronoestrat.	Ocorrência	
Aeschronectida	Aenigmacarididae	<i>Aenigmacaris</i>	<i>A. cornigerum</i>	Schram & Horner, 1978	Carb. Inf.	EUA	
			<i>A. minima</i>	Schram & Schram, 1979	Carb. Sup.	EUA	
		<i>Joanellia</i>	<i>J. elegans</i>	Schram, 1979	Carb. Inf.	Reino Unido	
			<i>J. lundi</i>	Schram & Schram, 1979	Carb. Inf.	EUA	
			Aratidecthidae	<i>Aratidecthes</i>	<i>A. johnsoni</i>	Schram, 1969	Carb. Sup.
		Kallidecthidae	<i>Crangopsis</i>	<i>C. eskdalensis</i>	(Peach, 1882)	Carb. Inf.	Reino Unido, EUA
	<i>C. socialis</i>			(Salter, 1861)	Carb. Inf.	Reino Unido	
	<i>C. cf. socialis</i>			(Salter, 1861)	Carb. Inf.	Rep. Tcheca	
	<i>Kallidecthes</i>			<i>K. eagari</i>	Schram, 1979	Carb. Sup.	Reino Unido
				<i>K. richardsoni</i>	Schram, 1969	Carb. Sup.	EUA
	Palaeostomatopodea			Archaeocarididae	<i>Archaeocaris</i>	<i>A. vermiformis</i>	Meek, 1872
		<i>A. graffhami</i>	Brooks, 1962			Carb. Inf.	EUA
Perimecturidae		<i>Perimecturus</i>	<i>P. parki</i>	(Peach, 1882)	Carb. Inf.	Escócia	
			<i>P. rapax</i>	Schram & Horner, 1978	Carb. Inf.	EUA	
			<i>Bairdops</i>	<i>B. elegans</i>	(Peach, 1908)	Carb. Inf.	Escócia
<i>B. beargulchensis</i>		Schram and Horner, 1978		Carb. Inf.	EUA		
Archaeostomatopodea	? Eopteridae	<i>Eopterum</i> <i>Eopteridium</i>	<i>E. devonicum</i>	Rohdendorf, 1961	Dev. Sup.	Rússia	
			<i>E. striatum</i>	Rohdendorf, 1970	Dev. Sup.	Ucrânia	
	Daidalidae	<i>Daidal</i>	<i>D. pattoni</i>	(Peach, 1908)	Carb. Inf.	Inglaterra	
			<i>D. acanthocercus</i>	(Jenner, Hof & Schram, 2008)	Carb. Inf.	EUA	
			<i>D. schoellmanni</i>	Schram, 2007	Carb. Inf.	EUA	
	Gorgonophontidae	<i>Gorgonophontes</i> <i>Chabardella</i>	<i>G. fraiponti</i>	(Van Straelen, 1923)	Carb. Sup.	Bélgica	
			<i>G. peleron</i>	Schram,1984	Carb. Sup.	EUA	
			<i>C. spinosa</i>	Racheboeuf, Schram & Vidal, 2009	Carb. Sup.	França	
Tyrannophontidae	<i>Tyrannophontes</i>	<i>T. theridion</i>	Schram, 1969	Carb. Inf.	EUA		
		<i>T. gigantion</i>	Schram, 2007	Carb. Inf.	EUA		

Palaeostomatopodea abriga os crustáceos antes conhecidos como Palaeostomatopoda (BROOKS, 1962; 1969b), caracterizados por possuírem os toracópodos 2 a 5 quelados e de tamanho semelhante. Devido à má preservação, pouco se conhece sobre a morfologia do grupo, que atualmente se encontra dividido em duas famílias: Perimecturidae e Archaeocarididae. A primeira possui carapaça que recobre totalmente céfalo e tórax, e télson, terminado em um longo espinho mediano; enquanto que a segunda apresenta carapaça livre dos toracômeros, exibindo a porção dorsal destes, e télson sem espinho terminal (fig. 12). Os palaeostomatopódeos compreendem espécies de depósitos marinhos do Carbonífero da Euramerica (SCHRAM, 1969), e possivelmente os mais antigos hoplocarídeos, do Devoniano Superior da Rússia, separados por Schram *et al.* (2013) em uma terceira família, Eopteridae, ainda em discussão sobre a sua validade. Os eopterídeos foram, a princípio, interpretados como restos de insetos, porém, posteriormente redescritos como restos do leque caudal de duas espécies de crustáceos (ROHDENDORF, 1972). Schram (1980) apontou semelhanças ao gênero carbonífero *Perimecturus*, porém uma revisão é necessária para afirmar se pertencem, de fato, aos Hoplocarida (SCHRAM *et al.*, 2013).

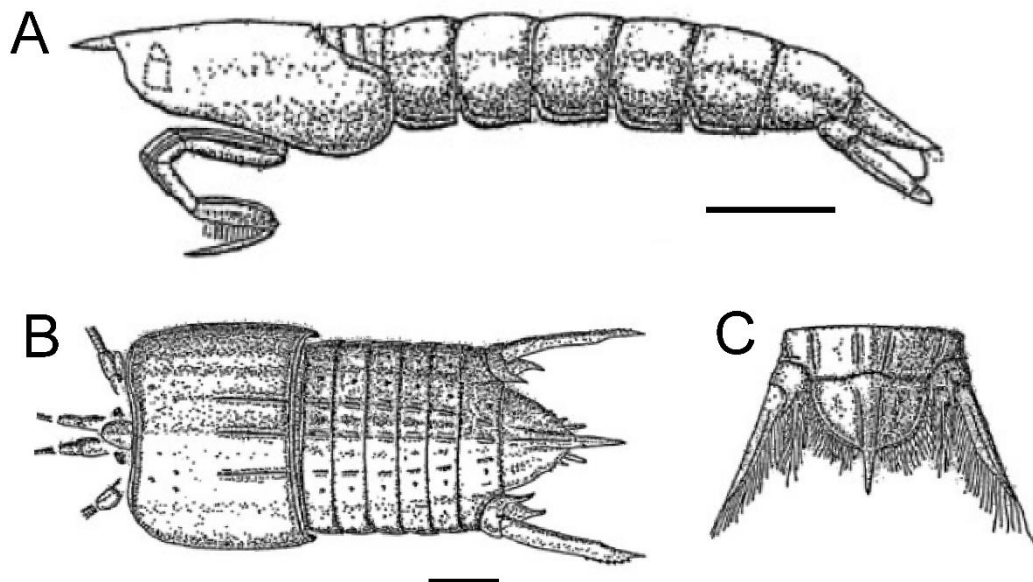


Figura 10 – Exemplos de Palaeostomatopodea. (A) Vista lateral de *Archaeocaris vermiformis* Meek, 1862. (B) Vista dorsal de *Perimecturus rapax* Schram & Horner, 1978. (C) Detalhe, em vista dorsal, do leque caudal de *Perimecturus parki* (Peach, 1882) em vista dorsal. Escala: 10 mm (adaptado de SCHRAM *et al.*, 2013).

Archaeostomatopodea compreende espécies de depósitos marinhos do Carbonífero da Laurásia que apresentam um mosaico de características encontradas nos modernos Unipeltata. Atualmente, a subordem encontra-se dividida em três famílias: Gorgonophontidae, que possui o segundo par de toracópodos ligeiramente mais desenvolvido que os pares 3 a 5; Daidalidae, com toracópodos de tamanho semelhante, mas o télson apresenta dentes laterais móveis, como nos Unipeltata; e Tyrannophontidae, cujo segundo par de toracópodos é superdesenvolvido em relação aos toracópodos 3 – 5 (JENNER *et al.*, 2008; SCHRAM, 2007; SCHRAM *et al.*, 2013) (fig. 13).

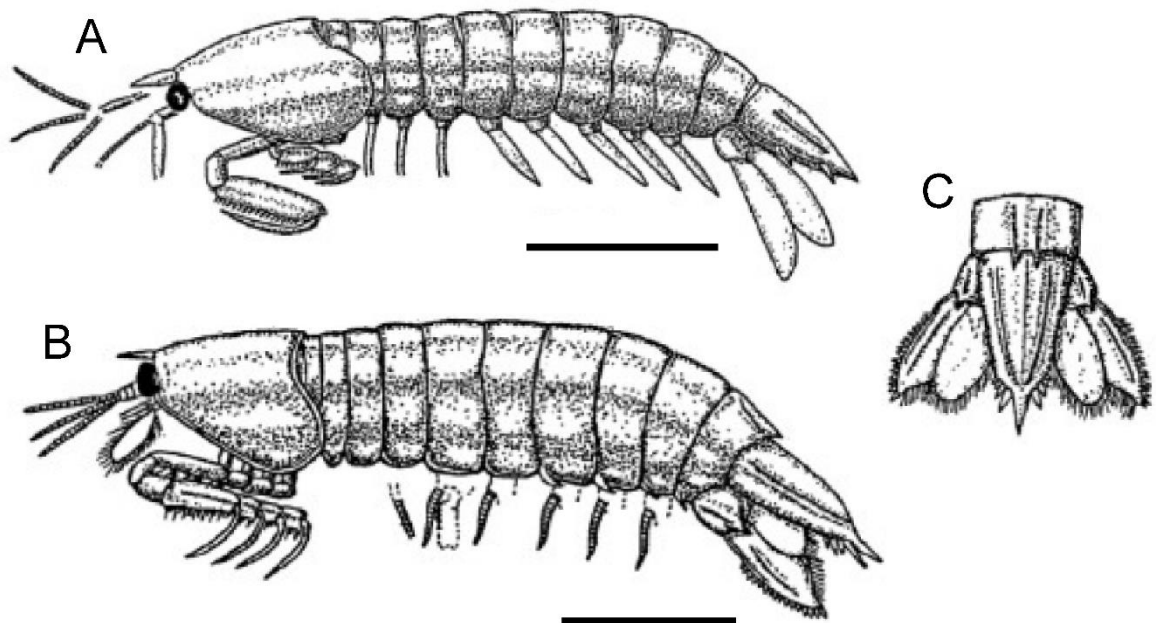


Figura 11 – Representantes das famílias de Archaeostomatopodea. (A) Vista lateral de um Tyrannophontidae, (B) Vista lateral de um Gorgonophontidae, (C) Detalhe, em vista dorsal, do leque caudal de um Daidalidae. Escala: 10 mm (adaptado de SCHRAM, *et al.*, 2013).

4.4 Malacostráceos do Membro Taquaral

4.4.1 *Clarkecaris brasiliacus*

O primeiro registro de crustáceos fósseis do Membro Taquaral é de Clarke (1920), referente a restos articulados e isolados do tórax e abdome encontrados em um testemunho de sondagem de folhelho cinza-claro do município de Guareí, São Paulo (SP) (fig. 14). O autor relacionou os restos ao gênero *Gampsonix* Jordan, 1847, descrevendo como a nova espécie *Gampsonix brasiliacus*. Na tradução do trabalho de

Clarke, Mezzalira (1946) informou, em nota, que o gênero passa a ser conhecido como *Uronectes* (Jordan, 1847), espécie *Uronectes brasilius* (Clarke, 1920).

Mezzalira (1952) descreveu novos exemplares da região de Tatuí, SP, do mesmo crustáceo descrito por Clarke (1920). Através da análise dos novos espécimes, mais completos, o autor concluiu que estes apresentam caracteres gerais que não correspondem a *Uronectes*, um gênero de hoplocarídeos encontrados no Carbonífero Superior do Reino Unido (fig. 15). O autor criou um novo gênero para acomodá-lo, *Clarkecaris*, espécie-tipo *Clarkecaris brasilius* (Clarke, 1920). Adicionalmente, constatou que a espécie pertence à subclasse Syncarida, visto que não apresenta carapaça e o primeiro segmento torácico é fusionado ao céfalo.

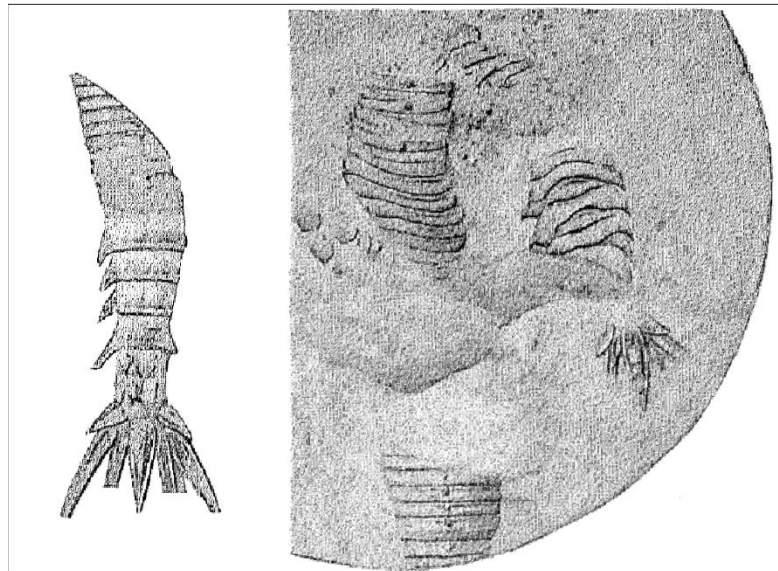


Figura 12 – Ilustrações originais de Clarke (1920) na proposta de *Gampsonix brasilius*, que mais tarde Mezzalira (1946) reclassificou como *Uronectes brasilius* e posteriormente (MEZZALIRA, 1952) como *Clarkecaris brasilius*.

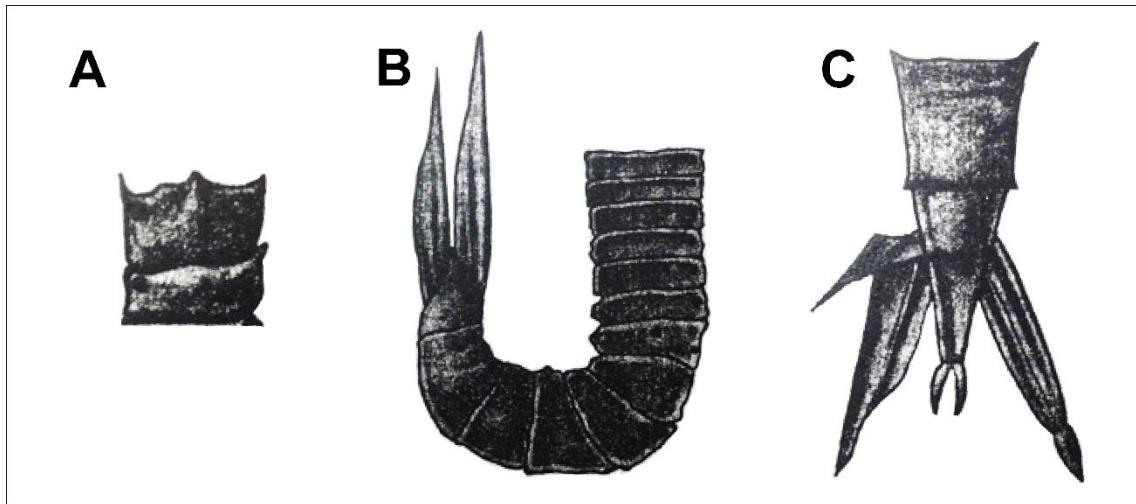


Figura 13 – Ilustrações de *Clarkecaris brasiliensis* apresentadas por Mezzalira (1952). (A) Detalhe em vista dorsal do cefalotórax composto pelo céfalo e pelo primeiro segmento torácico. (B) Vista dorsal do tórax e abdome mostrando os sete segmentos torácicos livres, seis segmentos abdominais e urópodos. (C) Detalhe em vista dorsal do leque caudal, mostrando o último segmento abdominal, o télson com furca dupla e os urópodos estiliformes.

O mesmo autor, ao descrever novas ocorrências de crustáceos da Formação Irati, *Clarkecaris* e pigocefalomorfos, percorreu pela primeira vez sobre o posicionamento estratigráfico destes fósseis. Através da análise de material de um furo de sondagem do município de Saltinho, SP, verificou que *Clarkecaris* ocorria em profundidade maior que a dos pigocefalomorfos (MEZZALIRA, 1954), conforme representado na figura 16. Em trabalho posterior (MEZZALIRA, 1957) posicionou o Membro Taquaral dentro da Formação Irati, anteriormente situado na antiga Série Tubarão – atualmente grupos Itararé e Guatá, comprovando que os siltitos cinzentos do Membro Taquaral estão sempre acima dos conglomerados que marcam o topo da antiga série, e apontou *Clarkecaris brasiliensis* como fóssil guia destas camadas no estado de São Paulo, com presença registrada em diversos trabalhos (MEZZALIRA, 1946; 1959; 1980).

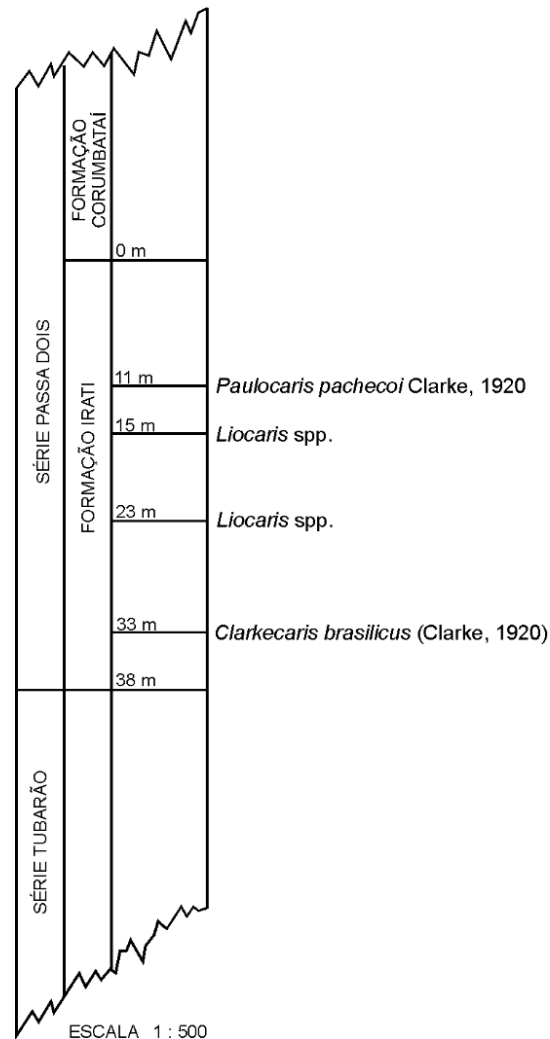


Figura 14 - Representação da coluna estratigráfica de Mezzalira (1954), mostrando a posição relativa dos crustáceos no poço de Saltinho, SP.

Brooks (1962a) apresentou uma descrição detalhada de um espécime de *Clarkecaris* coletado na Fazenda Pitanga em Rio Claro, SP, e depositado no Museu de História Natural Americano, além de alguns espécimes de *Anaspidites* (Triássico da Austrália). Concluiu que ambos possuem o primeiro segmento torácico fusionado à cabeça e os demais sete segmentos torácicos livres, incluindo-os assim na ordem Anaspidacea. Ainda propôs a nova ordem Palaeocaridacea para acomodar os táxons fósseis laurasianos que possuem oito segmentos torácicos livres. O mesmo autor afirmou que os Anaspidacea evoluíram a partir dos Palaeocaridacea durante o Permiano no Hemisfério Sul, utilizando como justificativa a tendência de redução da separação entre céfalo e tórax (BROOKS, 1962b).

A posição sistemática de *Clarkecaris* foi alterada por Brooks (1969) após a proposta da ordem Stygocaridacea por Noodt (1964), para um grupo de crustáceos modernos cavernícolas do Chile, distintos dos demais por possuírem estatocistos nas antenas e furca no télson. Segundo Brooks (1969), a furca é um caractere ancestral dos crustáceos, já que não está presente na maioria dos Eumalacostraca adultos; rudimentos de furca estão presentes em alguns Euphasiacea e em estágios larvais dos Eucarida. O sincarídeo ancestral possuiria oito somitos torácicos e seis abdominais livres, apêndices torácicos birremes e uma furca no télson. Sendo assim, para Brooks (1969) os membros de Stygocaridacea, incluindo *Clarkecaris*, seu mais antigo fóssil, deviam pertencer a um estoque ancestral de sincarídeos, já que nenhum dos Palaeocaridacea possui furca, e os Anaspidacea seriam seus descendentes.

Mezzalana (1971), a partir de crustáceos encontrados em Limeira, SP, descreveu pela primeira vez apêndices cefálicos, restos dos protopodito da antena e ântenulas, sem citar a presença de estatocistos, seguindo a classificação sistemática de Brooks (1962). Posteriormente, Brito & Quadros (1978) registraram a espécie também no estado do Paraná, no município de Irati, ampliando seu valor como fóssil-guia do Membro Taquaral para além do estado de São Paulo. Segundo os autores, no Paraná, Santa Catarina e São Paulo a Formação Irati pode ser dividida nos Membros Taquaral e Assistência, não havendo registro de *Clarkecaris brasiliensis* em Santa Catarina. Estes autores seguiram a classificação sistemática de Brooks (1969), posicionando o fóssil na ordem Stygocaridacea.

Pinto (1985), em uma revisão da espécie, seguiu o mesmo caminho quanto ao posicionamento sistemático (tab. 3, p. 41). Seu trabalho ampliou o conhecimento sobre a espécie, apresentando uma redescrição mais minuciosa, a partir de espécimes previamente descritos na literatura, nos trabalhos supra-citados (fig. 17). Após o trabalho clássico de Pinto (1985), a presença de *Clarkecaris* continuou a ser registrada no Membro Taquaral, especialmente no estado de São Paulo (HACHIRO, 1996; CHAHUD, 2011; CHAHUD & PETRI, 2013b).

Tabela 3 – Classificações sistemáticas adotadas na literatura para o gênero *Clarkecaris*.

	Superordem	Ordem	Família	Gênero
Brooks, 1962b		Anaspidacea		
Mezzalira, 1952		Calman, 1904		
Brooks, 1969	Syncarida Packard, 1885		Clarkecarididae Brooks, 1962	<i>Clarkecaris</i> Mezzalira, 1952
Brito & Quadros, 1971		Stygocaridacea Noodt, 1964		
Pinto, 1985				

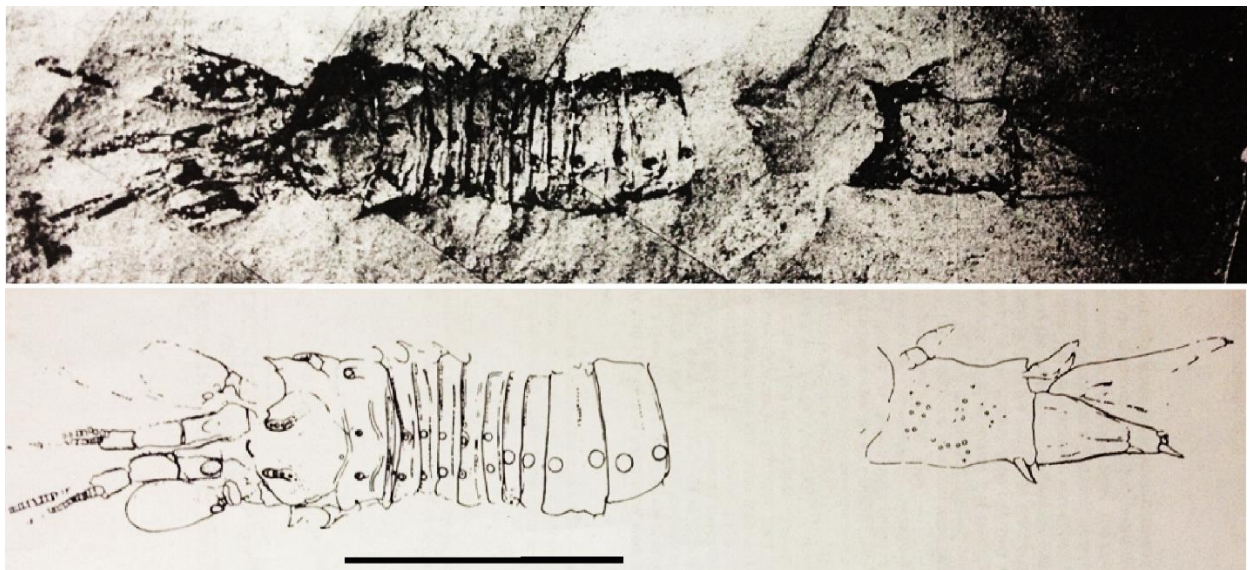


Figura 15 – Fotografia (acima) e ilustração em câmara clara (abaixo) de *Clarkecaris brasiliensis* feitas por Pinto (1985) a partir da amostra descrita por Brito & Quadros (1978) coletada no Paraná. Escala: 10 mm.

4.4.2 Outro Malacostraca

Por cerca de um século, julgou-se que *C. brasiliensis* fosse a única espécie de crustáceo do Membro Taquaral, mas análises na última década revelaram a existência de raros fósseis articulados e desarticulados de outro Malacostraca. A primeira referência a este novo táxon deve-se a Foehring & Langer (2003). Naquele momento apenas restos desarticulados do leque caudal, télson e urópodos, haviam sido encontrados (fig. 18), levando os autores a supor que se tratavam do céfalo e apêndices de um crustáceo relacionado aos Decapoda (FOEHRINGER & LANGER, 2003; FOEHRINGER, 2004).

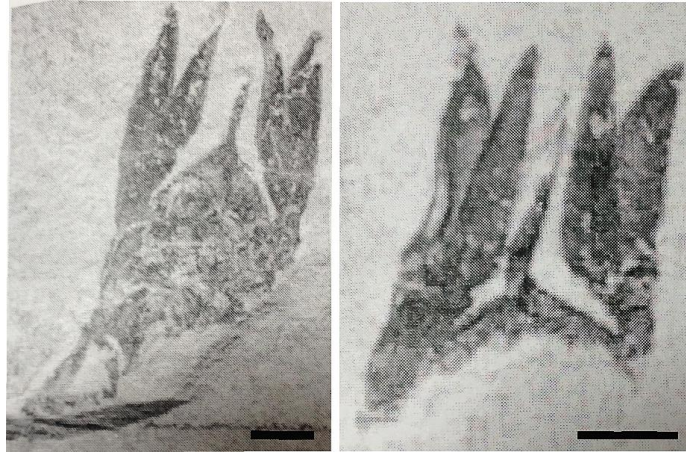


Figura 16 – Amostras descritas por Foehrer (2004). O télson portando um espinho mediano e o par de urópodos birremes foram equivocadamente descritos como a porção frontal de um Decapoda. Escala: 5 mm.

Chahud & Petri (2013a) descreveram outra amostra do leque caudal, afirmando ser a feição mais diagnóstica deste novo táxon de crustáceo, e identificaram os ramos caudais como urópodos utilizados para a locomoção (fig. 19). Os autores não atribuíram classificação taxonômica e sistemática para a amostra, devido à pobre preservação, porém afirmaram haver semelhanças com *Squillites* Schram & Schram, 1974, um sincarídeo do Mississippiano dos EUA.

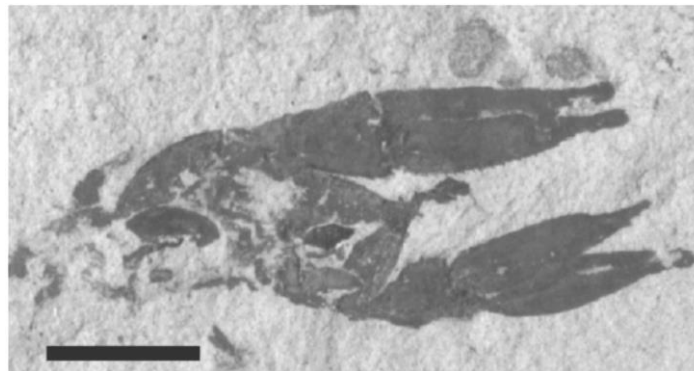


Figura 17 – Télson e urópodos descritos por Chahud & Petri (2013a). Escala: 5 mm.

5 MATERIAIS E MÉTODOS

5.1 Área de estudo

O afloramento localiza-se próximo ao Rio Passa Cinco (fig. 18), UTM 23K 0228516 7512602, no município de Rio Claro, SP, num desvio da estrada de terra que liga Rio Claro a Ipeúna, nas proximidades da Serra d'Água.

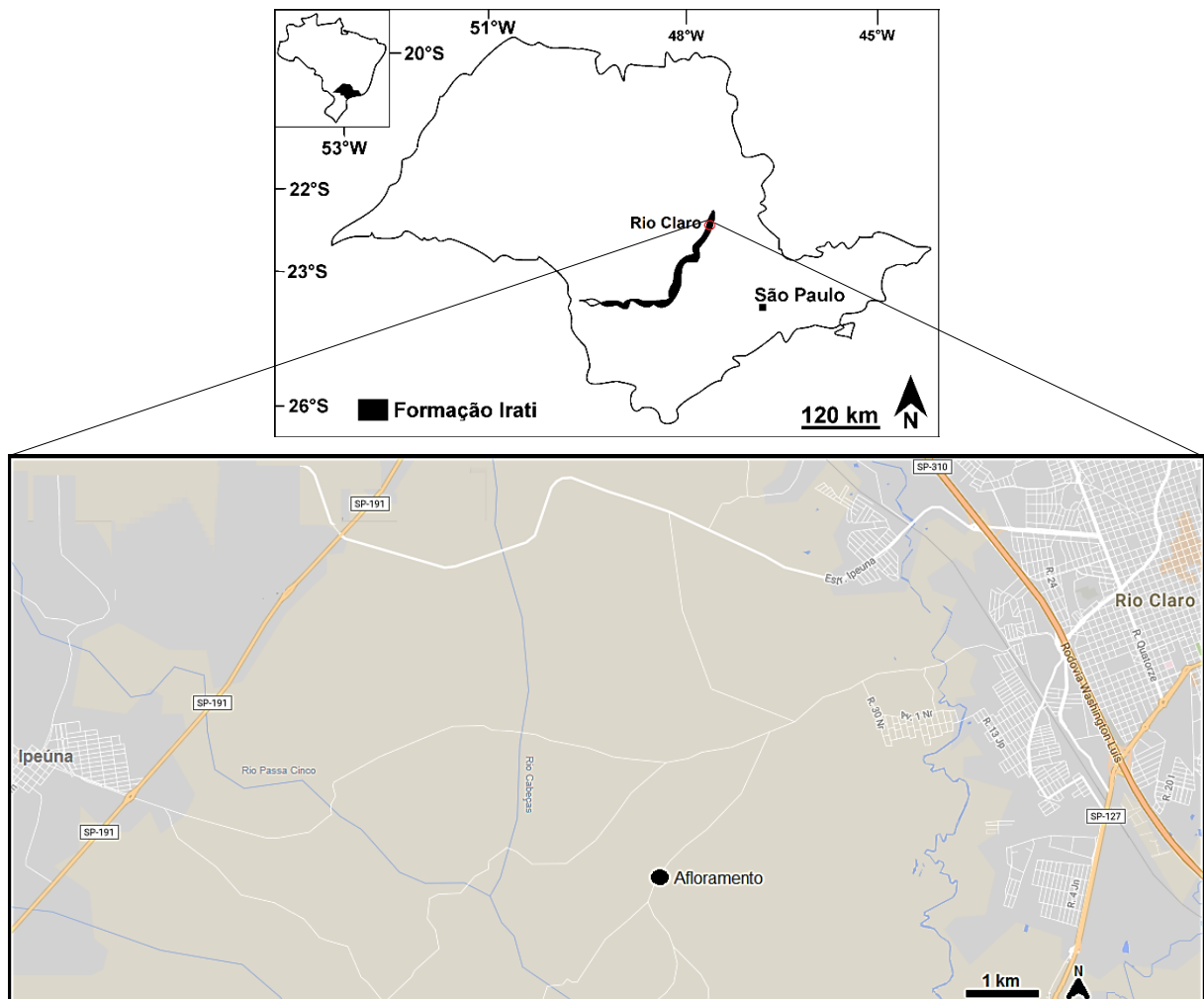


Figura 18 - Mapa do estado de São Paulo indicando (em preto) as áreas onde ocorrem afloramentos da Formação Irati. Em detalhe, a posição geográfica do afloramento, entre os municípios de Rio Claro e Ipeúna (fonte: Google Maps, 2016).

5.2 Materiais

As amostras utilizadas neste estudo provêm de coletas realizadas no afloramento nos anos de 2015 e 2016 pela autora e de amostras previamente coletadas e tombadas na Coleção do Museu de Paleontologia e Estratigrafia “Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim” do Instituto de Geociências (IGCE) da UNESP, Campus de Rio Claro (amostras com sigla “URC.AC.”) e na Coleção de Paleontologia da

Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras (FFCL) da USP, Campus de Ribeirão Preto (amostras com sigla "FFCL").

As amostras de *Clarkecaris brasiliicus* que fazem parte da Coleção do Museu de Paleontologia da UNESP são resultado de vinte anos de coleta no afloramento de estudo, e correspondem a 144 amostras contendo restos articulados, em sua maioria, e desarticulados de *C. brasiliicus*. Já as amostras de um provável táxon novo (gênero e espécie), a ser proposto na publicação referente à dissertação de mestrado, e referido aqui como morfotipo 1, são encontradas em menor quantidade no afloramento, e raramente são encontrados restos articulados. Foram recuperados e analisados 15 espécimes do novo táxon.

5.3 Métodos

As amostras foram analisadas em estereomicroscópio *Leica*® e selecionadas. Quando necessário, o excesso de sedimento nos moldes foi retirado manualmente, utilizando mini martelo e talhadeira ou broca ortodôntica e motor de suspensão. Após limpeza, as amostras foram fotografadas com câmera *Sonny*® 14.1 megapixels sob pedestal.

Fotografias em detalhe foram obtidas por câmara acoplada ao estereoscópio *Olympus*® SZ61, através do software *Olympus Soft Imaging Solution GMBH* (Modelo LC20). Medições foram aferidas manualmente utilizando escala gráfica e digitalmente no software *Olympus Soft Imaging Solution GMBH* sobre as fotografias.

Foram realizados desenhos manuais na câmara clara *Leica*®, e redesenhados digitalmente no software *CorelDraw*® X7. Algumas amostras foram submetidas a Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), marca JEOL, modelo JSM-6010LA. As amostras não foram metalizadas para preservar os poucos espécimes recuperados do morfotipo 1.

A análise filogenética do morfotipo 1 foi realizada no software *TNT*, utilizando uma matriz prévia (HAUG *et al.*, 2010) montada no software *MESQUITE* com 20 táxons e 36 caracteres binários (anexo 1) inserindo o morfotipo 1. A matriz pode ser encontrada no anexo 2.

As estruturas observadas foram comparadas com àquelas descritas na literatura de anaspidáceos e estomatópodos fósseis e atuais.

6 RESULTADOS E DISCUSSÃO

6.1 Litologia

O afloramento apresenta litologia uniforme, correspondente ao Membro Taquaral da Formação Irati, Cisuraliano da Bacia do Paraná. O afloramento compreende dois cortes de estrada com menos de 1 metro de altura em ambas as margens (fig. 5A). No início do aclave da estrada ocorre a parte superior da Formação Tatuí, seguindo-se um arenito mal selecionado com cerca de 20 cm de espessura, rico em pequenos fragmentos ósseos e alguns dentes e escamas de paleonisciformes isolados inteiros. Segundo Chahud (2008), esta camada equivale à Fácies Ibicatu ainda pertencente à Formação Tatuí, mas também poderia corresponder a um *lag* basal do Membro Taquaral (M. ASSINE, comunicação verbal). No afloramento estudado, o Membro Taquaral alcança cerca de 6 m de espessura, seguindo-se a parte basal do Membro Assistência, um trecho encoberto e diabásio. Os fósseis foram coletados nos dois metros inferiores do Membro Taquaral.

A faciologia difere daquela normalmente encontrada no Membro Taquaral da Formação Irati, pois, ao invés de folhelhos e argilitos acinzentados, predominam pelitos róseos quase maciços, pouco laminados, relativamente compactos (fig. 5B). Esta litologia anômala provavelmente resultou de intemperismo recente sobreposto a metamorfismo local relacionado à intrusão de diabásio cretácea das proximidades. Os pelitos róseos são menos friáveis do que os normais, o que diminui o risco de fragmentação dos fósseis durante a coleta.



Figura 19 – (A) Vista geral do afloramento em uma das margens da estrada de terra e (B) detalhe da litologia fossilífera (em vista oblíqua), a priori um pelito róseo, mas que deve ter sido um pelito acinzentado antes da provável alteração causada por intrusão básica nas proximidades. Escala: 30 cm

Uma lâmina petrográfica dos pelitos mostra predominância da fração argila e poucos grãos de quartzo dispersos, de granulação silte (fig. 20).

Os fósseis são encontrados dispersos em diversos níveis. Ocorrem restos de malacostráceos articulados e desarticulados, escamas, ossos e dentes de peixes celacantiformes e paleonisciformes, geralmente desarticuladas, apesar de ocorrerem alguns raros conjuntos articulados com até quatro escamas. Os fósseis são moldes recobertos por óxido de ferro, com exceção de algumas escamas e dentes de paleonisciformes que apresentam conservação parcial.

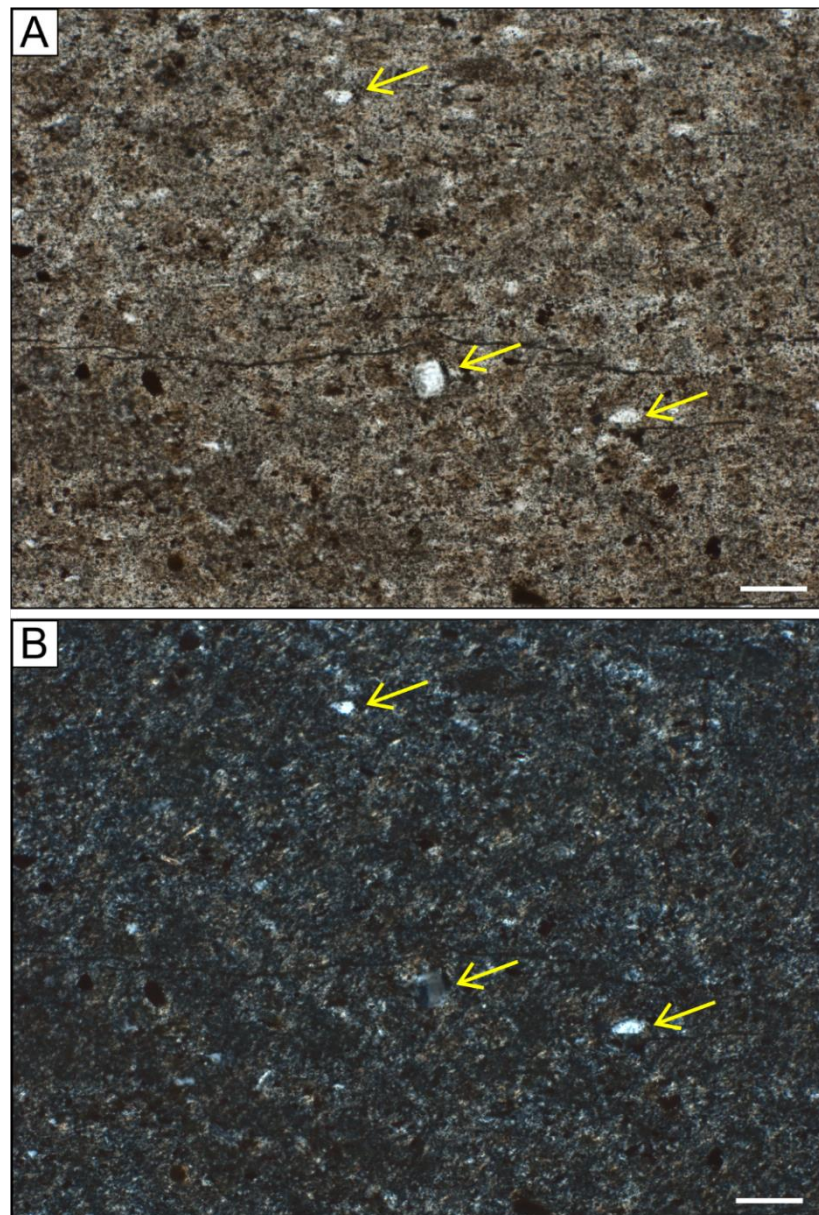


Figura 20 – Fotografia em microscópio petrográfico da rocha do afloramento, com nicóis paralelos (A) e com nicóis cruzados (B). As flechas amarelas apontam grãos de quartzo em meio ao argilito maciço. Escala: 100µm.

6.2 Paleontologia sistemática

Este capítulo obedece rigorosamente ao Código de Nomenclatura Zoológica. Contudo, ressalta-se que a emenda na diagnose de *Clarkecaris brasiliacus* e o tratamento taxonômico do novo gênero e espécie (aqui designados como Morfotipo 1) são apenas ensaios para publicação, sem validade formal.

6.2.1 *Clarkecaris brasiliacus* (Clarke, 1920)

Visto que o gênero *Clarkecaris* é monotípico, julga-se, neste momento, desnecessário e confuso haver diagnoses distintas entre gênero e espécie, apresentando aqui uma única diagnose (para ambas hierarquias taxonômicas) que abrange as principais características distintivas deste crustáceo dos demais sincarídeos. Para tal, foram consideradas as diagnoses genérica de Mezzalira (1952) e específica de Pinto (1985), com alterações.

Subclasse EUMALACOSTRACA Grobben, 1892

Superordem SYNCARIDA Packard, 1885

Ordem ANASPIDACEA Calman, 1904

Família CLARKECARIDIDAE Brooks, 1962

Gênero *Clarkecaris* Mezzalira, 1952

Diagnose: [Mezzalira, 1952] Corpo estreito, alongado, carapaça ausente; somitos torácicos em número de 8, estreitos e pustulosos; somitos abdominais em número de 6, distintamente mais largos e sem postulação em série. Telson longo, bífido, com expansões laterais, uma de cada lado, achatadas e terminando em ponta.

Diagnose (emendada): Corpo estreito, alongado; céfalo subretangular; um par de espinhos supraorbitais; sulco transversal profundo entre céfalo e primeiro segmento torácico, que apresenta um par de espinhos medianos; segunda antena com escafocerito; primeiro segmento torácico fusionado com o céfalo e sete segmentos torácicos livres, estreitos, apresentando um par de espinhos medianos; seis segmentos pleonais, distintamente mais largos que os torácicos e apresentando um espinho mediano; último somito pleonal duas vezes mais comprido que os demais, sem espinho; pleuras torácicas pleonais e pleuras pleonais arredondadas, pleópodos

estiliformes direcionados para trás; télson triangular alongado, com furca terminal; urópodos alongados, exópodo mais longo que endópodo.

Clarkecaris brasiliacus (Clarke, 1920)

(figuras 12, 21-30)

Sinônimos: *Gampsonix brasiliacus* Clarke, 1920: p. 137, pr. 3, figs. 9-10. (Síntipos).

Uronectes brasiliacus (Clarke, 1920) Mezzalira, 1946: p. 116-118.

Clarkecaris brasiliacus (Clarke, 1920) Mezzalira, 1952: p. 46-51, figs. 1-3.

Clarkecaris brasiliacus (Clarke, 1920); Mezzalira, 1954: p.168-169.

Clarkecaris brasiliacus (Clarke, 1920); Brooks, 1962a: p. 229-242, pr. 5, fig. 1.

Clarkecaris brasiliacus (Clarke, 1920); Brooks, 1969a: p. 358, fig. 174 (2).

Clarkecaris brasiliacus (Clarke, 1920); Brito & Quadros, 1978: p. 417-421, fig. 3.

Clarkecaris brasiliacus (Clarke, 1920); Mezzalira, 1971: p. 319, est. 1, fig. 1, est. III, figs. 1-6.

Clarkecaris brasiliacus (Clarke, 1920); Pinto, 1985: p. 253-259, pr. I-IV.

Diagnose: [Pinto, 1985] Forte sulco transversal dividindo o céfalo em duas partes, ambas apresentando dois grandes espinhos pterigostomais. Olhos pedunculados; segunda antena com escafocerito. Sutura vestigial entre cabeça e primeiro tergito torácico; longas pleuras torácicas e abdominais, semelhantes a espinho, dirigidas anteriormente e posteriormente, respectivamente; dois grandes pares de espinhos supraorbitais e hepáticos dorsalmente; furca presente.

Diagnose específica (emendada): Mesma do gênero.

Horizonte e localidade: Afloramento próximo ao Rio Passa Cinco, desvio de estrada de chão entre os municípios de Rio Claro e Ipeúna, Rio Claro, São Paulo, Brasil, Permiano Inferior, Formação Irati, Membro Taquaral.

Materiais: 115 espécimes de *C. brasiliacus* foram utilizados para análise e descrição e encontram-se depositadas no Museu de Paleontologia e Estratigrafia “Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim” no Departamento de Geologia Aplicada da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Câmpus de Rio Claro, São Paulo. As amostras encontram-se tombadas com o código URC.AC. 195. As amostras

citadas no texto estão especificadas com números reais em série (ex: URC.AC.195.1). Para comparação foram consultadas amostras descritas por Pinto (1985), dentre as quais, IGG 727-I, 733-I e 734-I do Instituto Geológico do Estado de São Paulo, coletados por Sérgio Mezzalana em 1954 na estrada entre Ipeúna e Fonte Nova na margem direita do Ribeirão Passa Cinco, município de Ipeúna, São Paulo. As amostras são moldes de crustáceos em argilito acinzentado e/ou amarelado. Fotografias da amostra IG-445 I, depositado na coleção da Universidade Federal do Rio de Janeiro também foram utilizadas para comparação.

Descrição: A descrição feita aqui é a partir da vista dorsal do crustáceo, modo de preservação mais comum (figs. 21A, 22B). O comprimento do corpo atinge, em média, 30 mm, incluindo o télson. As medidas de cada tagma e do télson estão identificadas na tabela 4 (p. 55).

Cefalotórax. O cefalotórax apresenta formato subretangular, geralmente a porção anterior não se encontra bem preservada. Da margem anterior partem dois sulcos que se direcionam para trás, até um pouco menos de 1/3 do comprimento da cabeça, e são impressões dos espinhos supraorbitais. Entre os dois sulcos a margem anterior é aparentemente reta e ligeiramente côncava entre os sulcos e a margem lateral (fig. 23). Um sulco transversal profundo delimita o início do primeiro segmento torácico, dividindo a porção cefalotorácica em duas. O sulco converge a partir das margens laterais, aproximadamente do meio da margem lateral, com uma curvatura suave, alcançando o terço posterior do cefalotórax. Na altura das margens laterais ele se afunila formando uma ponta estiliforme. Logo abaixo do sulco, há dois espinhos medianos paralelos. A margem posterior da porção cefálica é curva nas laterais e aproximadamente reta no centro (fig. 23).

Apêndices cefálicos. Os apêndices cefálicos comumente preservados são as antenulas e antenas. As antenulas, o primeiro par de antenas, são compostas por três artículos e dois flagelos multi-articulados (fig. 24B). As antenas, o segundo par de antenas, apresentam três artículos, cerca de duas vezes o tamanho daqueles das antenulas, e um flagelo multiarticulado. O exópodo das antenas é modificado em uma escama antenal (escafocerito) grande e arredondada, com longas cerdas nas margens (figs. 21, 25). Não há registro de maxilípodos.

Tórax. Sete segmentos torácicos (toracômeros) livres, estreitos (figs. 21, 22, 25) e de largura aproximadamente igual ao céfalo. Cada toracômero possui uma fileira de

pequenas protuberâncias arredondadas na margem superior, possivelmente impressões de espinhos, e, ao chegar na porção mediana do segmento, há um par de protuberâncias maiores paralelas no eixo transversal, provavelmente impressões de um par de espinhos grande (figs. 22B, 23). Nas laterais de cada toracômero estão pleuras estiliformes pequenas, voltadas para frente (fig. 27A).

Apêndices torácicos. Não há registro de apêndices torácicos preservados.

Pléon. Em vista dorsal e lateral, o pléon é mais largo que o céfalo e o tórax. São seis segmentos pleonais (pleômeros), sendo que do primeiro ao quinto o tamanho é semelhante, possuem comprimento cerca de duas vezes e meia maior que os torácicos e são ligeiramente mais largos (fig. 22B). Os pleômeros diminuem gradativamente em largura, sendo que o sexto e último segmento é mais estreito e apresenta, em sua porção mais distal, aproximadamente metade da largura dos segmentos anteriores (fig. 22B). O sexto pleômero também é mais comprido, com cerca de uma vez e meia o comprimento dos anteriores. Nas margens superiores, inferiores e no meio dos pleômeros 1 ao 5 há fileiras transversais de pequenas protuberâncias arredondadas, possivelmente impressões de espinhos (fig. 28), e um par de protuberâncias grandes e paralelas entre si no eixo sagital-mediano, possivelmente impressões de um grande par de espinhos (figs. 22B, 28A). Já no sexto segmento há pequenas protuberâncias arredondadas espalhadas por todo o segmento, sem ordem aparente (fig. 29B). Em vista lateral os pleômeros tem aparência sigmoide, as pleuras são arredondadas na base e não apresentam sobreposição (figs. 26, 29A). O télson tem formato de um triângulo invertido, apresentando largura semelhante na porção proximal, afunilando gradualmente até a porção distal. Possui aproximadamente o mesmo comprimento do último pleômero e as margens são retilíneas. Pequenas protuberâncias arredondadas podem ser vistas, sem ordem aparente e na extremidade distal há um par de furca caudal estiliforme (fig. 30).

Apêndices pleonais. Os apêndices pleonais, pleópodos e urópodos, dificilmente se encontram bem preservados. Foi possível constatar que do primeiro ao quinto segmento pleonal, os pleópodos são estiliformes e encontram-se geralmente direcionados para trás, apenas dois artículos são distinguíveis e provavelmente tratam-se do exópodo (figs. 27B-C). Os urópodos são alongados, mais longos que o télson. O exópodo, linear, é mais longo e estreito que o endópodo, lanceolado (fig. 30).

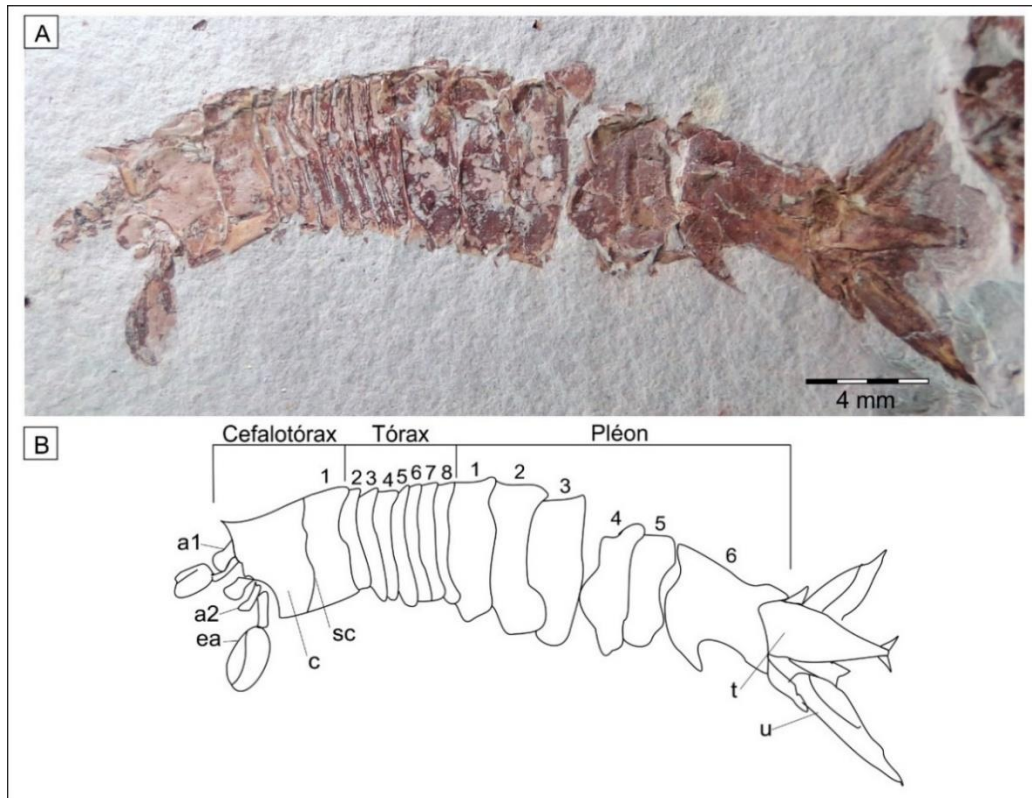


Figura 21 – *Clarkecaris brasiliensis* (Clarke, 1920). (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do espécime URC.AC.195.1 em vista dorsal; (B) a1: antena 1; a2: antena 2; ea: escama antenal; c: céfalo; sc: sutura cefálica; t: télson; u: urópodos.



Figura 22 – Fotografias de *Clarkecaris brasiliensis*. (A) Espécime URC.AC.195.8, preservado lateralmente. No pléon é possível notar as pleuras arredondadas e os pleópodos estiliformes. (B) Espécime URC.AC.195.2, preservado em vista dorsal, sem télson e urópodos preservados. Escala: 4 mm.

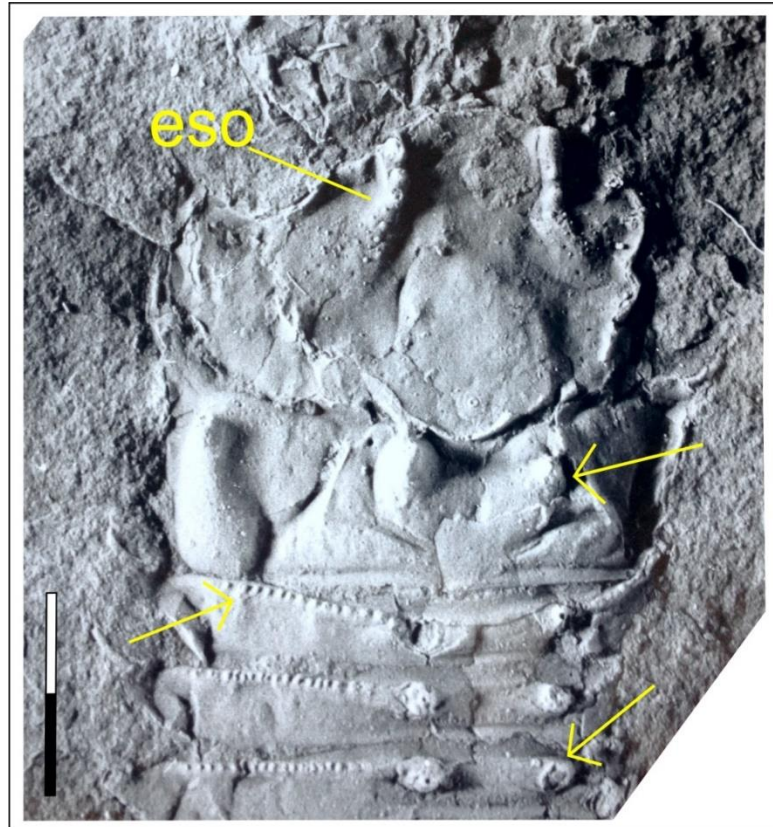


Figura 23 - Fotografia, em vista dorsal, do cefalotórax e toracômeros 1 a 3 de *Clarkecaris brasílicus*, amostra IG-UFRJ-445 I. As flechas indicam os espinhos; eso: espinho supraorbital. Fotografia do Prof. Dr. Irajá Damiani Pinto. Escala: 2 mm.

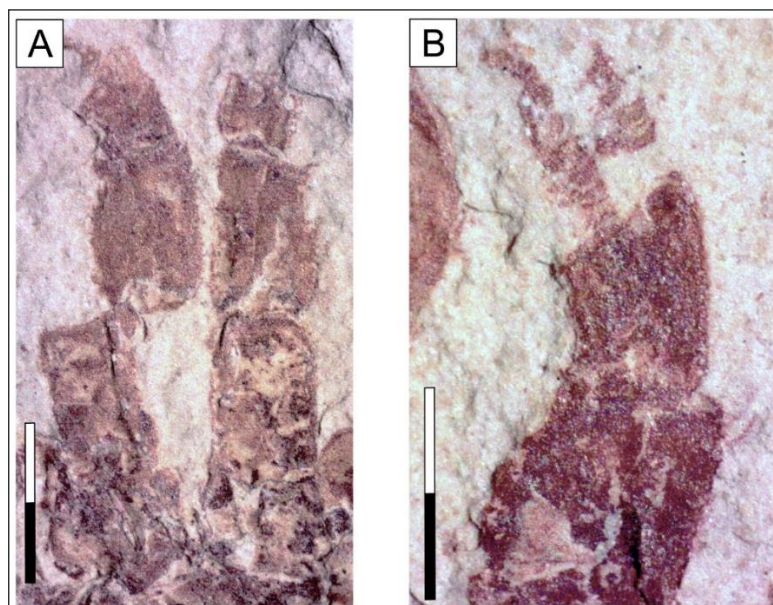


Figura 24 - (A) Três artigos compõem as antenas de *C. brasílicus*, notam-se pequenos espinhos na margem do segundo artigo. (B) Detalhe dos artigos 2 e 3, com restos do flagelo duplo. A: 1 mm, B: 500 μ m.

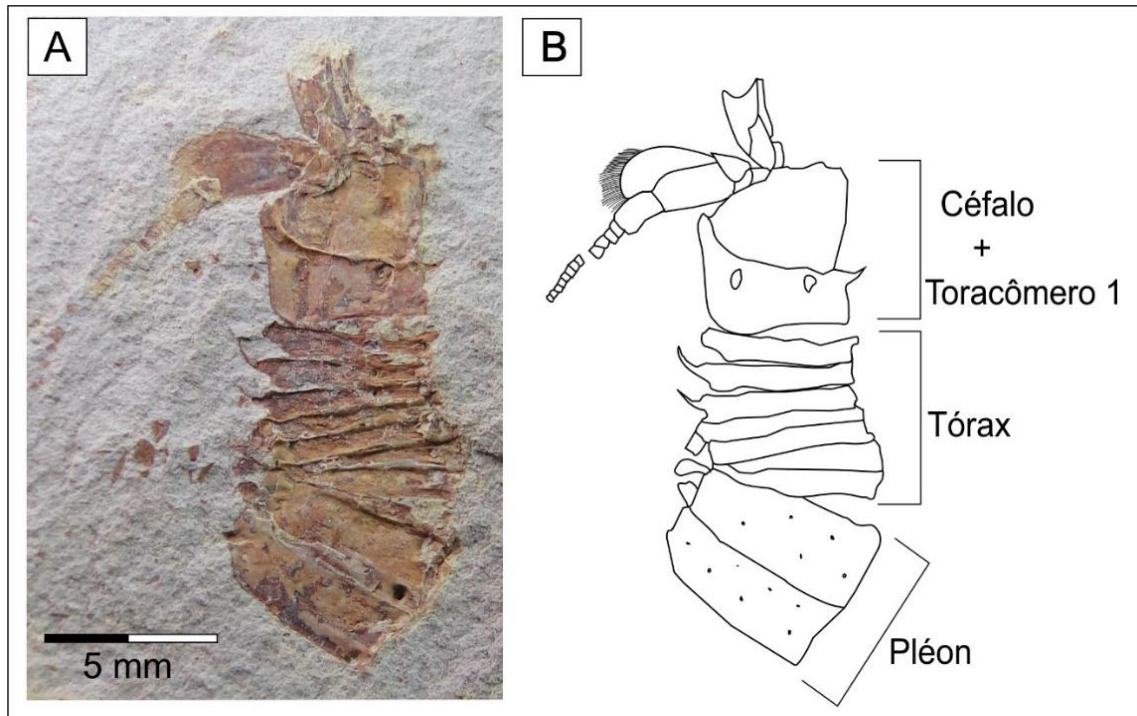


Figura 25 – *Clarkecaris brasiliensis* (Clarke, 1920). (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do espécime URC.AC.195.3b preservado lateralmente, expondo o cefalotórax, tórax e parte do pléon, com uma das antenas e escafocerito bem preservados.

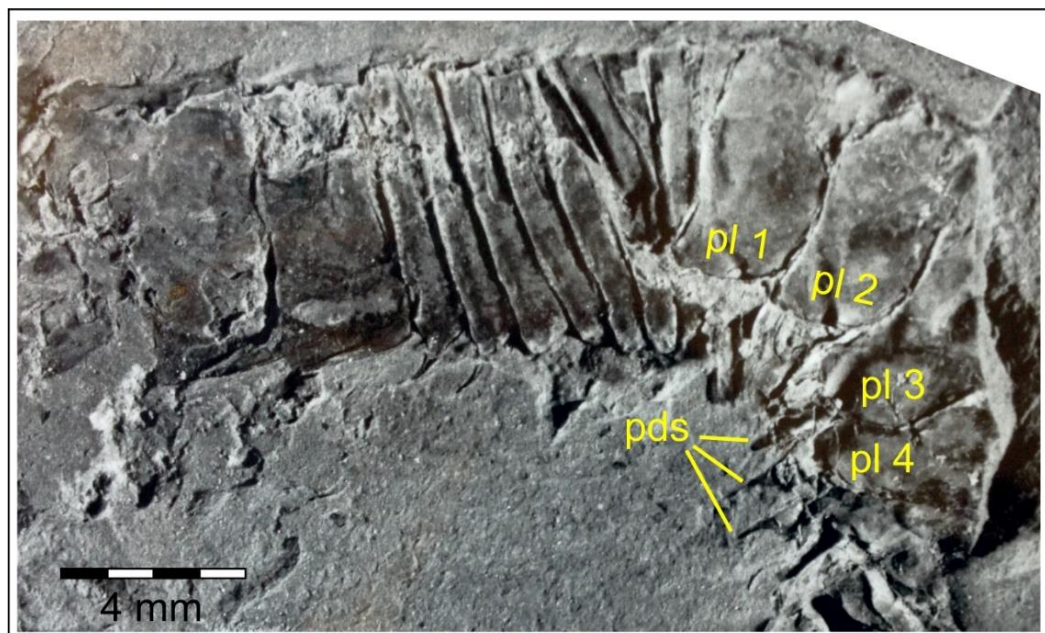


Figura 26 - Amostra IGG 731-I, um espécime de *Clarkecaris brasiliensis* preservado lateralmente, onde é possível observar cefalotórax, tórax e pléon. No pléon, destacam-se as pleuras com margens arredondadas e os pleópodos estiliformes; pl1: pleura do pleômero 1, pl2: pleura do pleômero 2, pl3: pleura do pleômero 3, pl4: pleura do pleômero 4, pds: pleópodos. Fotografia do Prof. Dr. Irajá Damiani Pinto.

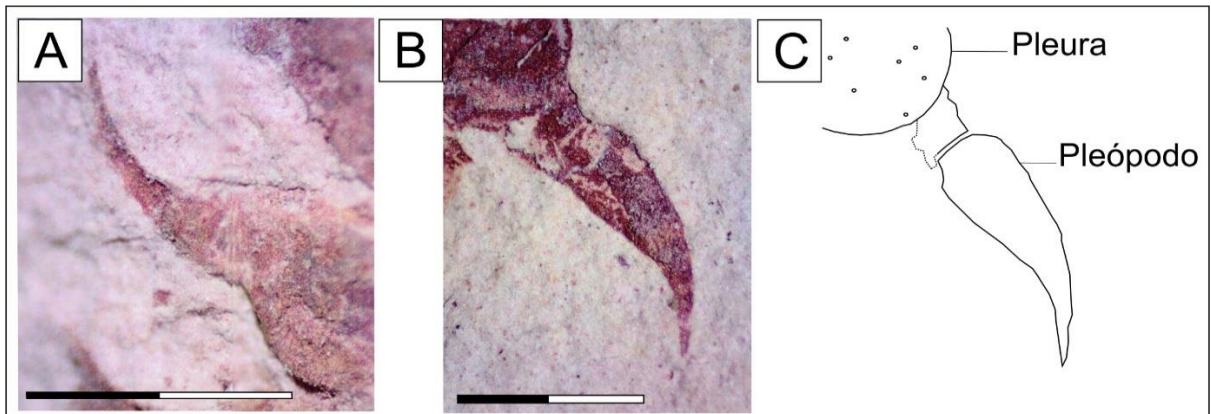


Figura 27 – Detalhes de *Clarkecaris brasiliensis*. (A) Fotografia da pleura do segundo toracômero. (B) Fotografia e (C) ilustração em câmara clara de um dos pleópodos. Escalas: A: 500 μ m, B: 2 mm.

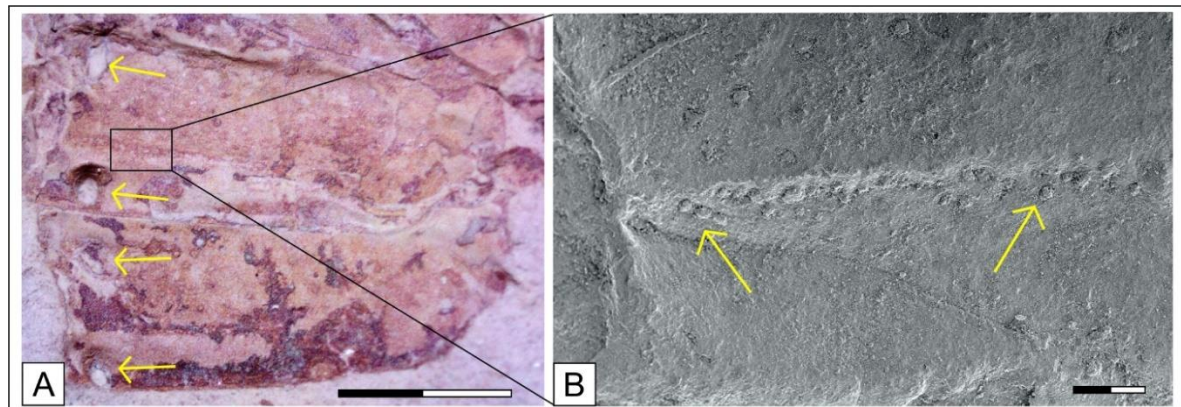


Figura 28 - (A) Fotografia dos pleômeros 1 e 2 de *C. brasiliensis*, as fechas indicam as cicatrizes dos espinhos, o quadrado preto evidencia a fileira de pequenos espinhos que ornamenta os pleômeros (URC.AC.195.3a). (B) Imagem obtida em MEV da fileira transversal de espinhos no meio de um dos pleômeros (URC.AC.195.8). Escalas: A: 2 mm, B: 200 μ m,

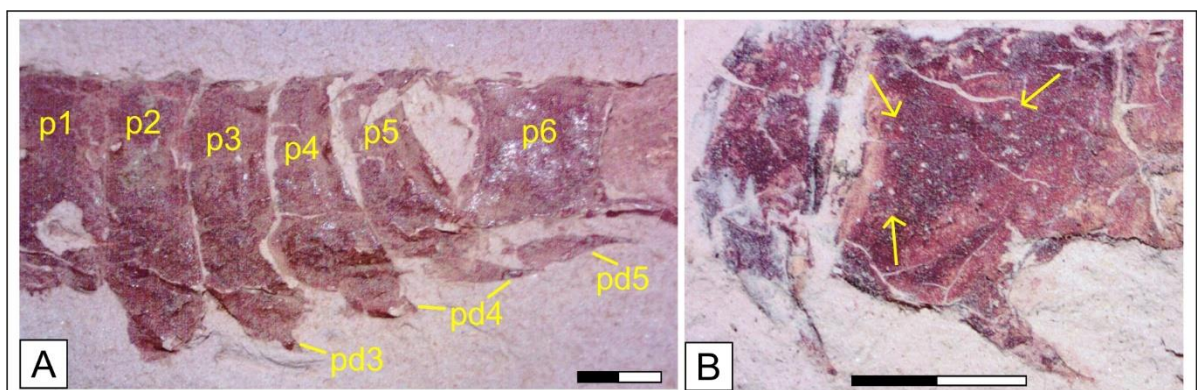


Figura 29 - (A) Fotografia do pléon de *C. brasiliensis*, preservado lateralmente, sem o leque caudal, p1: pleômero 1, pleômero 2, pleômero 3, pleômero 4, pleômero 5, pleômero 6, pd3: pleópodo 3, pd4: pleópodo 4, pd5: pleópodo 5 (URC.AC.195.15). (B) Detalhe do quinto e sexto pleômero com pleópodos, as flechas indicam os espinhos que ornamentam o sexto pleômero (URC.AC.195.13). Escalas: A: 2 mm, B: 2 mm.

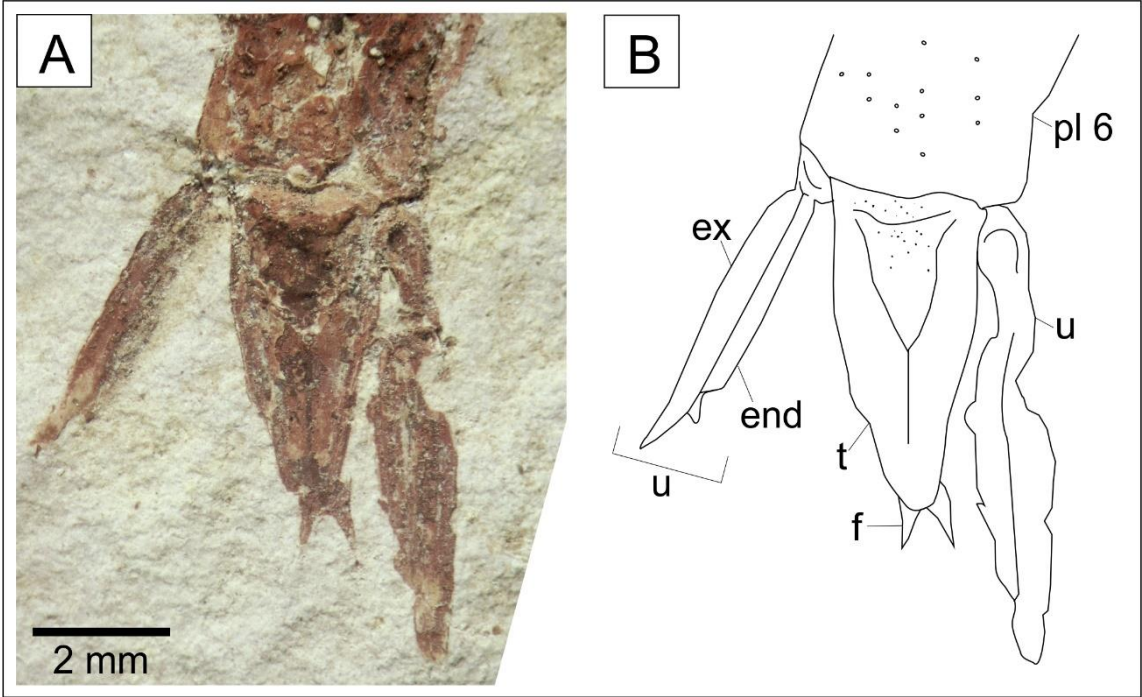


Figura 30 – (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do espécime URC.AC.195.11, um leque caudal de *Clarkecaris brasiliensis* (Clarke, 1920) em vista dorsal. Neste é possível observar o sexto pleômero, télson com furca terminal e urópodos; pl 6: pleômero 6; u: urópodo; ex: exópodo; end: endópodo; t: télson; f: furca.

Tabela 4 – Dimensões dos tagmas e télson de *Clarkecaris brasiliensis* (Clarke, 1920), em mm.

Espécimes	Cefalotórax		Tórax		Pléon		Télson
	Comp.	Largura	Comp.	Largura	Comp.	Largura°	
URC.AC.195.1	4,2	4,4	5,1	4,8	13,1	6,1	4,3
URC.AC.195.2	4,0	4,2	4,3	4,1	12,3	4,5	4,6
URC.AC.195.3	4,1	4,5	5,1	4,3	12,0	5,2	-
IGG 731-I*	3,84	4,16	4,74	-	11,52	-	4,48
IG-UFRJ-445*	5,12	5,05	5,20	-	16,00	-	4,42

* Medidas registradas por Pinto (1985). ° Medida a partir da porção mais larga.

6.2.1.1 Discussão

Os novos exemplares estudados podem ser indubitavelmente identificados como pertencentes à espécie *Clarkecaris brasiliensis* (Clarke, 1920) e sua boa preservação permitiu detalhar sua descrição em relação às anteriores (MEZZALIRA, 1952; BROOKS, 1962; BRITO & QUADROS, 1978; PINTO, 1985). Adicionalmente, são propostas algumas alterações em relação à nomenclatura usada anteriormente.

Na diagnose emendada considerou-se desnecessário mencionar “carapaça ausente”, visto que é uma característica comum a todos os Syncarida; o texto original “somitos torácicos em número de oito” foi substituído por “primeiro segmento torácico

fusionado com o céfalo e sete segmentos torácicos livres”; o termo “pústula” foi suprimido por tratar-se de uma nomenclatura exclusiva de Ostracoda; a descrição dos urópodos substituiu “expansões laterais, uma de cada lado, achatada e terminando em ponta”; o caractere “olhos pedunculados” foi suprimido por inexistir alguma informação a respeito dos olhos nos fósseis analisados, inclusive nos plesiotipos; outros termos suprimidos são “pterygostomial spines” (espinhos pterigostomiais) e “hepatic spines” (espinhos hepáticos), pois estes são utilizados normalmente para a ordem Decapoda, não cabendo seu uso neste táxon. O espinho hepático, por exemplo, é assim chamado pois está na porção hepática que nos decápodos encontra-se anteriormente, recoberta pela carapaça.

Duas ordens de Syncarida são reconhecidas: Anaspidacea e Paleocaridacea. A principal e mais importante distinção entre as duas ordens é a fusão do primeiro segmento torácico ao céfalo, existente na primeira e ausente na segunda (fig. 6). *Clarkecaris brasiliacus*, conforme já apontado por Mezzalana (1952), Brooks (1962) e Pinto (1985) apresenta esta característica, devendo assim estar posicionado dentre os Anaspidaceae (BROOKS, 1962; BROOK *et al.*, 1969; SCHRAM, 1984). Porém publicações importantes apontam que o fóssil brasileiro apresenta um céfalo + 8 segmentos torácicos livres, posicionando-o, erroneamente, como Palaeocaridacea (SCHRAM, 1984; PERRIER *et al.*, 2006). A correção de tal equívoco tem uma importante implicação, *C. brasiliacus* é o mais antigo registro de um Anaspidacea, trazendo a origem evolutiva do táxon para o Cisuraliano, ou seja, parte inicial do Permiano, ao invés do Triássico como previamente estabelecido, através do fóssil australiano de depósitos de águas continentais, *Anaspidites antiquus* (Chilton, 1929) (SCHRAM, 1984; PERRIER, 2006).

A espécie brasileira apresenta diversas semelhanças à espécie australiana (CHILTON, 1929; BROOKS, 1962), que por sua vez assemelha-se a *Anaspides tasmaniae* (Thompson, 1904), um representante moderno dos Anaspidacea restrito à Oceania (AHYONG, 2016) (fig. 31). O céfalo é marcado por um forte sulco transversal que delimita o início do primeiro segmento torácico; os toracômeros são reduzidos em comprimento, em relação aos primeiros pleômeros; o último pleômero é cerca de duas vezes mais comprido que os anteriores e o télson subtriangular possui furca terminal (AHYONG, 2016; BROOKS, 1962; CHILTON, 1929; SCHRAM, 1984).

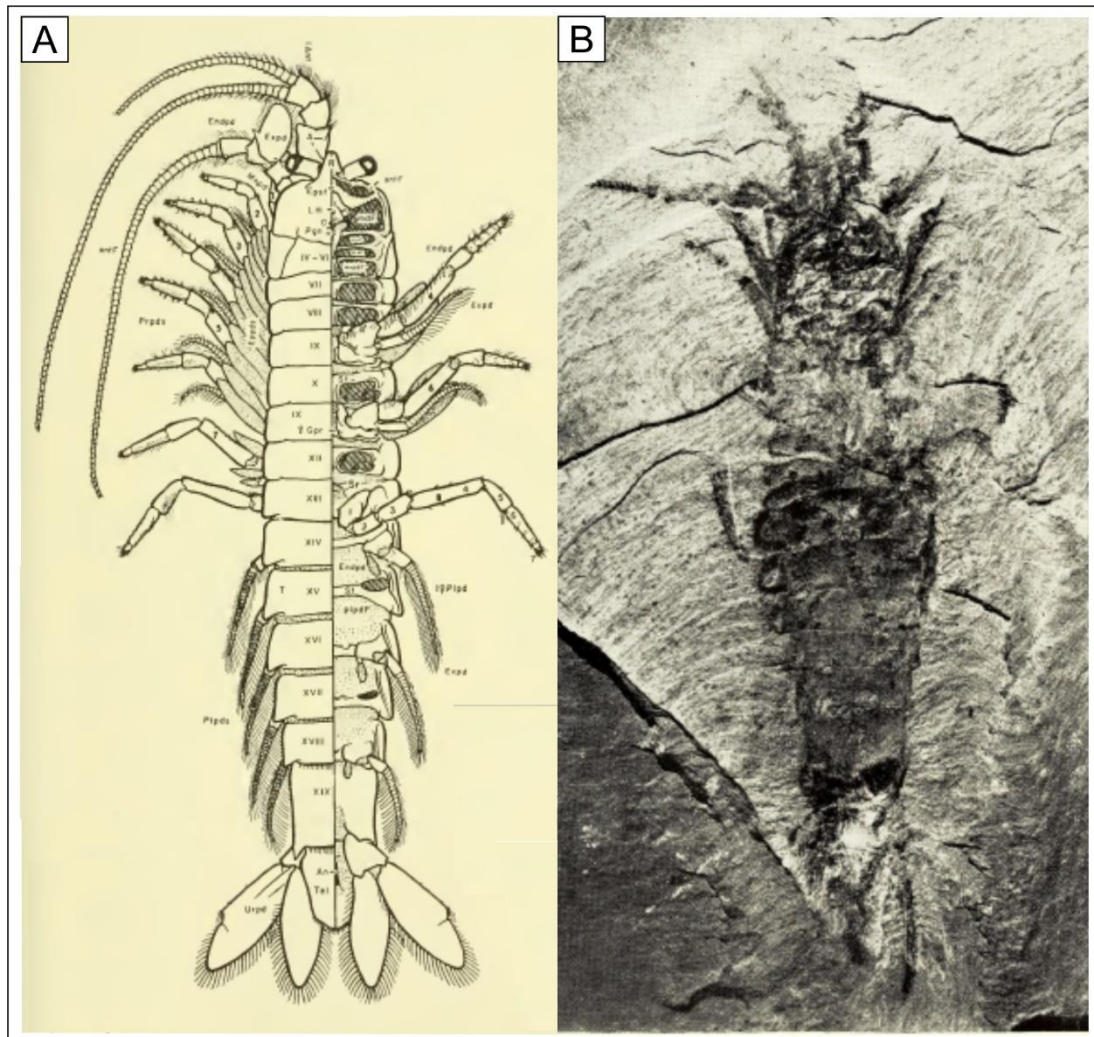


Figura 31 – (A) Ilustração de *Anaspides tasmaniae* (Thompson, 1904), espécie moderna restrita à Oceania, e (B) fotografia de *Anaspidites antiquus* (Chilton, 1929), fóssil do Triássico da Austrália. Fonte: (A) BROOKS, 1962b; (B) CHILTON, 1929.

A ordem sempre esteve restrita ao Gondwana, provavelmente derivada de um Palaeocaridacea do hemisfério Norte (SCHRAM, 1984). A origem filogenética entre os anaspidáceos fósseis ainda se encontra em aberto, mas é aceito que eles formam um clado monofilético (SCHRAM, 1984). Os anaspidáceos do Triássico da Austrália poderiam ser derivados de *C. brasiliensis*, mas isto implicaria numa ligação aquática entre as duas bacias, para ocorrer a dispersão das larvas, inexistente durante a deposição da Formação Irati (ARAÚJO, 2001; FAURE & COLE, 1999). Outra hipótese é que *C. brasiliensis* seja derivado de uma forma do Gondwana Oriental ainda a ser descoberta, e que, uma vez adentrando a bacia, sofreu especiação. Ainda, ambos podem compartilhar um ancestral comum que já apresentava a fusão do céfalo e

primeiro segmento torácico, pois é improvável ambos terem desenvolvido esse caractere de modo independente.

6.2.2 Morfotipo 1

O morfotipo 1 designa provisoriamente um novo gênero e nova espécie de Malacostraca no Membro Taquaral, devendo ser apresentado formalmente em publicação.

Subclasse HOPLOCARIDA Calman, 1904

Ordem STOMATOPODA Latreille, 1817

Subordem ARCHAEOSTOMATOPODEA Schram, 1969

Morfotipo 1

(figs. 32-42)

Horizonte e localidade: Afloramento próximo ao Rio Passa Cinco, desvio de estrada de chão entre os municípios de Rio Claro e Ipeúna, Rio Claro, São Paulo, Brasil, Permiano Inferior, Formação Irati, Membro Taquaral.

Materiais: 15 amostras do morfotipo 1 foram utilizadas para descrição e encontram-se depositadas no Museu de Paleontologia e Estratigrafia “Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim” no Departamento de Geologia Aplicada da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Câmpus de Rio Claro, São Paulo. Das 15 amostras analisadas, cinco possuem parte e contraparte do mesmo espécime. As amostras encontram-se tombadas com o código URC.AC. 196. As amostras citadas no texto estão especificadas com números reais em série (ex: URC.AC.196.1). Também foi utilizada uma amostra, contendo parte e contra parte de um espécime (LPRP/USP 0003 A,B), da Coleção de Paleontologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras (FFCL) da USP, Campus de Ribeirão Preto.

Holótipo: URC.AC.196.1a/b

Parátipos: URC.AC.196.2, URC.AC.196.3a/b, URC.AC.196.4a/b, URC.AC.196.5a/b, URC.AC.196.7.

Descrição: O corpo é dividido em céfalo, tórax e pléon (não havendo sinais da presença de um cefalotórax) e atinge, em média, 50 mm, incluindo o télson (fig. 32).

Céfalo. O céfalo é curto (aprox. 3 mm) e apresenta-se totalmente recoberto por uma carapaça de formato subtrapezoidal (figs. 32, 35). As margens da carapaça não se encontram bem preservadas, mas aparentemente a margem anterior é levemente convexa, e ao se aproximar da margem lateral apresenta uma concavidade culminando num pequeno espinho ântero-lateral. As margens laterais são levemente onduladas, parecendo acompanhar uma suposta segmentação do céfalo e apresentar um pequeno espinho lateral mediano por segmento (fig. 36A). Já a margem posterior é lisa e levemente convexa. A única ornamentação visível são pequenas pontuações sem padrão aparente que dão um aspecto estriado à superfície da carapaça (fig. 36B). No holótipo estão preservados grandes olhos pedunculados (fig. 32, 36A, 36C).

Apêndices cefálicos. Apenas parte de uma das antenas encontra-se preservada, onde é possível distinguir três artículos. Os artículos são estreitos (400 μ m), o basal e o médio apresentam comprimento semelhante (600 μ m) e o mais distal é ligeiramente mais longo que os anteriores (800 μ m). Não há registro de escama antenal. Somente fragmentos das ântenulas estão preservados, e os artículos são expressivamente mais largos (1,5 mm) e longos (1,75 mm) que nas antenas (fig. 32).

Tórax. O tórax é a porção mais comprida do corpo, todos os toracômeros são mais largos que longos, porém diferem ligeiramente nas suas dimensões. Os toracômeros 1 a 5 são mais largos (aprox. 5,5 mm) que os segmentos 6 a 8 (aprox. 4 mm), formando uma cintura em vista lateral. Todos os toracômeros apresentam comprimento semelhante (aprox. 1,5 mm). As margens laterais apresentam-se onduladas e, quando vistos em microscópio eletrônico de varredura (MEV), mostram-se elevados nas margens proximais e distais, e mais baixos na faixa central (fig. 37). No MEV foi possível identificar que o mesmo toracômero apresenta dois tipos de ornamentação, havendo um aspecto gretado nas porções mais elevadas e uma série de pequenas cicatrizes de espinhos (ou cerdas) na porção mais baixa formando uma espécie de cinta que envolve o toracômero, além de uma cicatriz de um provável espinho mediano bem desenvolvido (fig. 38).

Apêndices torácicos. O primeiro par de apêndices é reduzido em comparação aos demais (cerca de 1/10 do tamanho) e apenas 3 artículos encontram-se preservados (fig. 36D). Os toracópodos 2 a 5 apresentam morfologia similar, e parecem compreender no mínimo cinco artículos que são denominados aqui, a partir da porção proximal, como ísquio, mero, carpo, própodo e dáctilo (fig. 39B). Os toracópodos 2 a 5, são distintamente maiores que os toracópodos 6 a 8 (fig. 32). Nos primeiros o

própodo e o carpo são compridos e largos, o dáctilo é alongado, quase do comprimento do própodo e curvado para trás em direção deste (fig. 39). O carpo e própodo apresentam inúmeras cerdas nas margens internas (figs. 32, 39). A morfologia distintiva permite identificar estes toracópodos anteriores como apêndices raptorais. Os toracópodos 6 a 8 são alongados e estreitos, indiferenciados, com todos os artículos apresentando a mesma largura (figs. 32, 34), sendo interpretados como apêndices ambulatoriais. Os toracópodos não apresentam exópodos.

Pléon. O pléon é mais largo que as demais partes do corpo. Os somitos pleonais possuem aproximadamente o mesmo comprimento (~2 mm), mas aumentam gradativamente em largura (fig. 33). As pleuras são angulares e se direcionam para trás (figs. 33, 40). Os pleômeros são ornamentados com pontuações dispersas sem direção aparente e nas margens proximais possuem uma fileira de pontuações paralelas (fig. 40B). Télson e urópodos formam um leque caudal desenvolvido. O télson é ligeiramente mais longo que largo e apresenta na porção proximal dois sulcos que se afunilam até se encontrarem no plano mediano sagital. Um longo espinho mediano terminal deixa o télson com o formato aproximado de um funil (figs. 33, 41). Possui como ornamentação pontuações dispersas, semelhantes às dos somitos pleonais (figs. 40A, 41), e as margens são lisas.

Apêndices pleonais. Apenas uma amostra apresenta restos de pleópodos (fig. 34). Estes apresentam formato oval e cerdas em suas margens, tratam-se possivelmente de exópodos, não havendo registro de endópodos. Os urópodos são bem desenvolvidos e birremes. Apresentam a base larga (aprox. 1,8mm), endópodo e exópodo foliares, com cerdas nas margens externas. O processo basipodal é ventral e pouco desenvolvido. Pontuações dispersas são encontradas tanto na base quanto nos ramos (fig. 41).

Características internas. Quando recuperados inteiros, o morfotipo 1 apresentou preservação excepcional, visto que quase todas as amostras apresentam moldes do tubo digestivo preservados (figs. 33, 40A, 42A), inclusive tridimensionais, especialmente em sua porção final, na região dos pleômeros, porém não foi possível identificar o conteúdo intestinal. Uma das amostras apresentou ainda uma série de linhas longitudinais entre os pleômeros (fig. 42B), tratando-se possivelmente de moldes de fibras musculares.

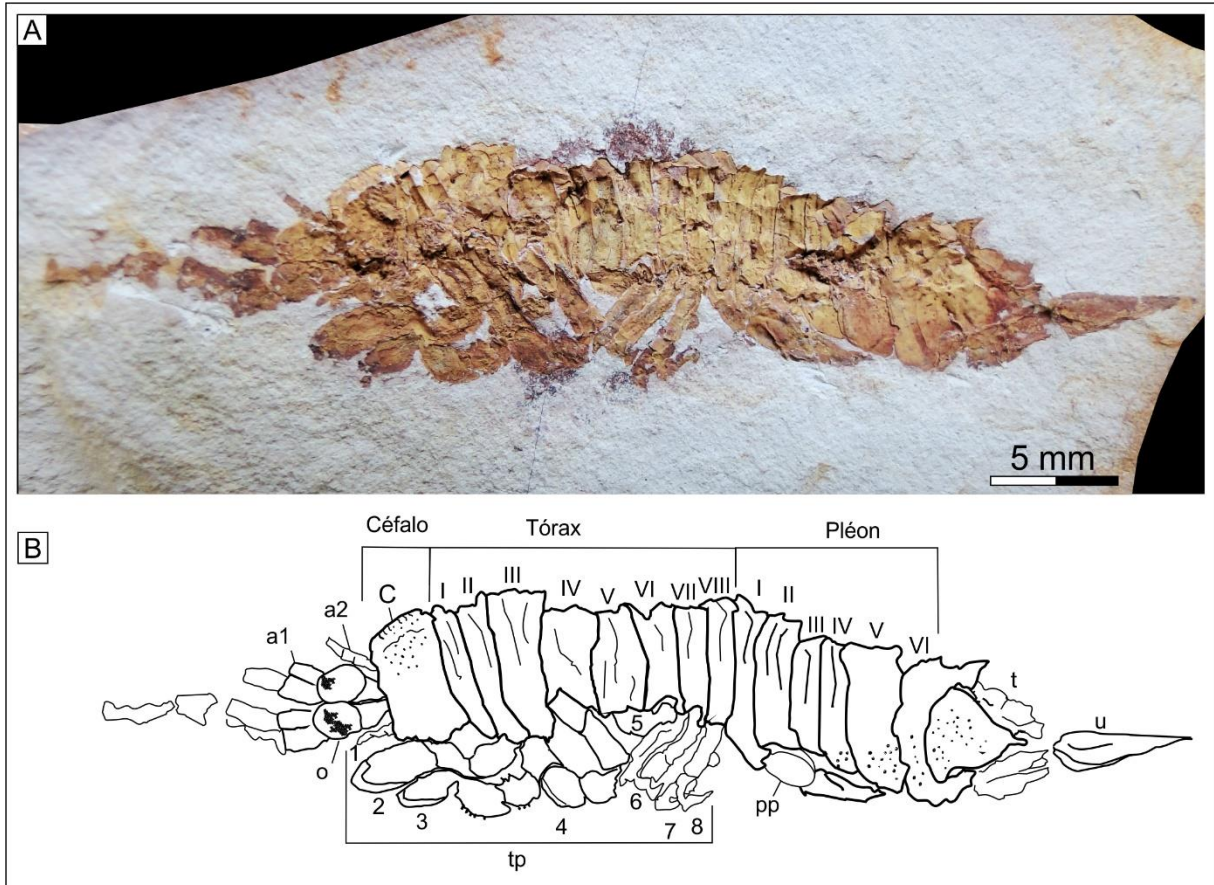


Figura 32 – Morfotipo 1. (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do holótipo URC.AC.196.1a, em vista lateral. (B) a1: antena 1; a2: antena 2; o: olhos; c: céfalo; tp: toracópodos; pp: pleópodos; t: télson; u: urópodos.



Figura 33 – Morfotipo 1. Fotografia do parátipo URC. AC. 196.2, preservado dorsalmente, sem o céfalo e com apenas um apêndice ambulatorial inteiramente preservado.

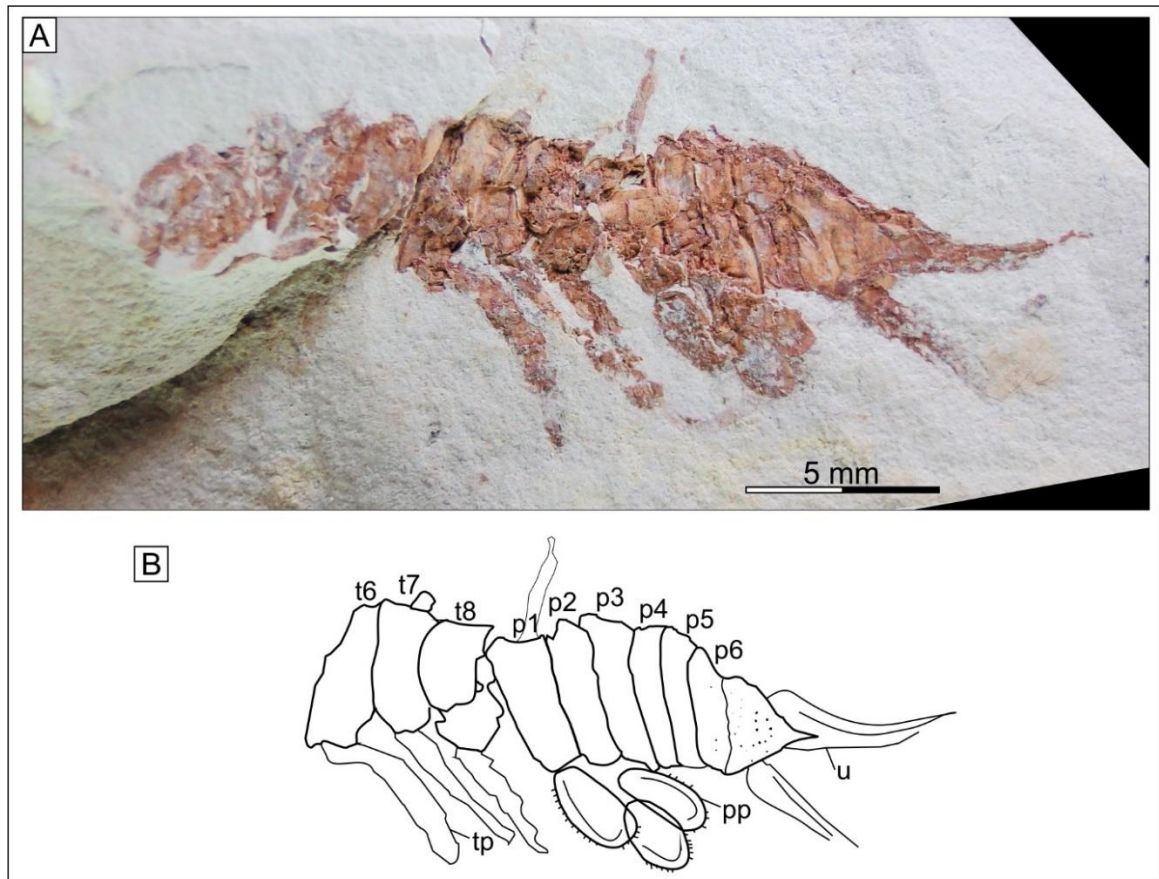


Figura 34 - (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do parátipo URC.AC.196.3a, em vista lateral, com parte do tórax e pléon preservados. No pléon é possível notar os pleópodos ovais e com cerdas em suas margens. (B): tp: toracópodos, t: toracômeros 6 a 8; pp: pleópodos; p: pleômeros 1 a 6; u: urópodo.

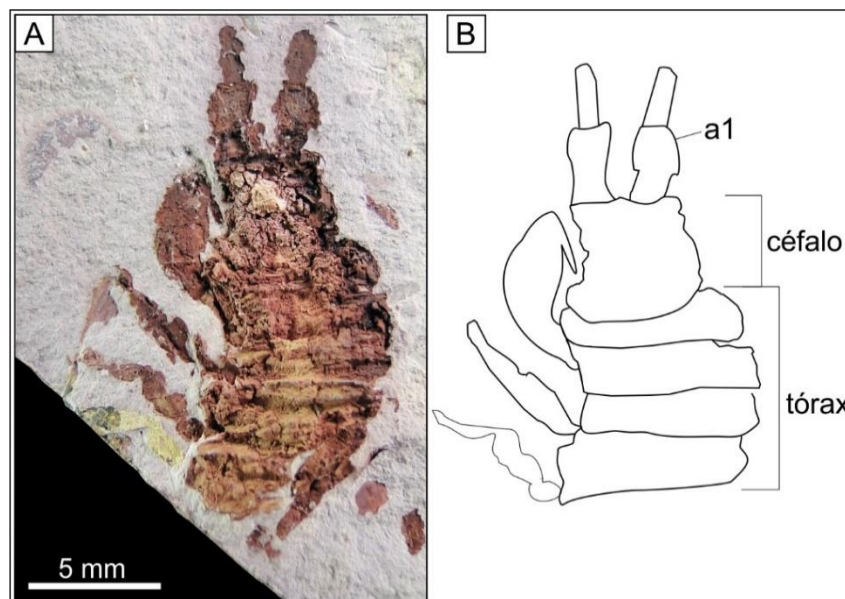


Figura 35 - (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do parátipo URC.AC.196.5b, em vista lateral, com céfalo e parte do tórax preservados; a1: antena 1.

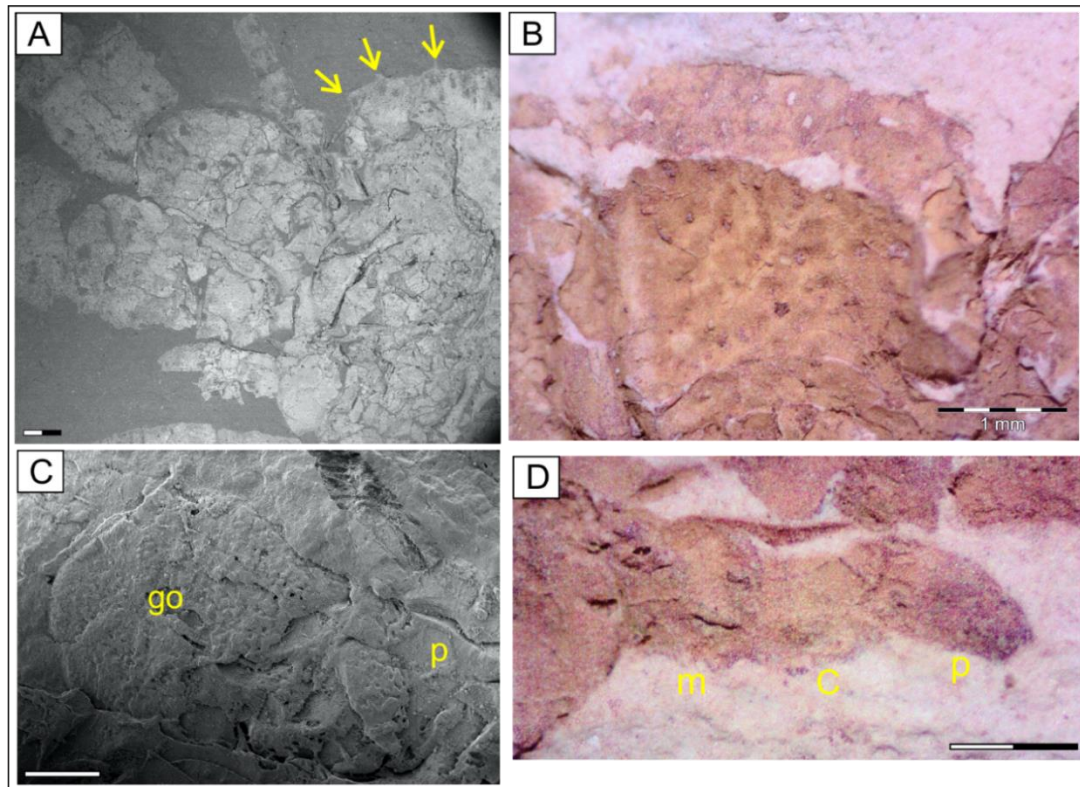


Figura 36 – Morfotipo 1, holótipo URC.AC.196,1a em vista lateral. (A) Imagem obtida em MEV da porção anterior do céfalo, as flechas amarelas indicam o espinho ântero-lateral e espinhos laterais. (B) Fotografia do molde da carapaça, evidenciando a ornamentação. (C) Imagem obtida em MEV de um dos olhos; p: pedúnculo ocular; go: glóbulo ocular. (D) Fotografia do primeiro toracópodo; m: mero; c: carpo; p: própodo. Escala: A,C,D: 500 μ m.

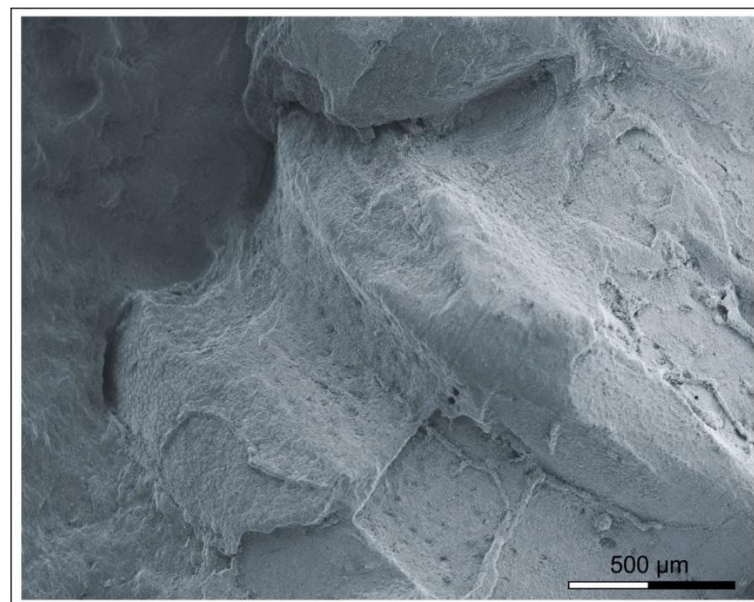


Figura 37 – Imagem obtida em MEV do primeiro toracômero do morfotipo 1, espécime URC.AC.196,1a em vista lateral. As porções proximais e distais são mais elevadas que a central.

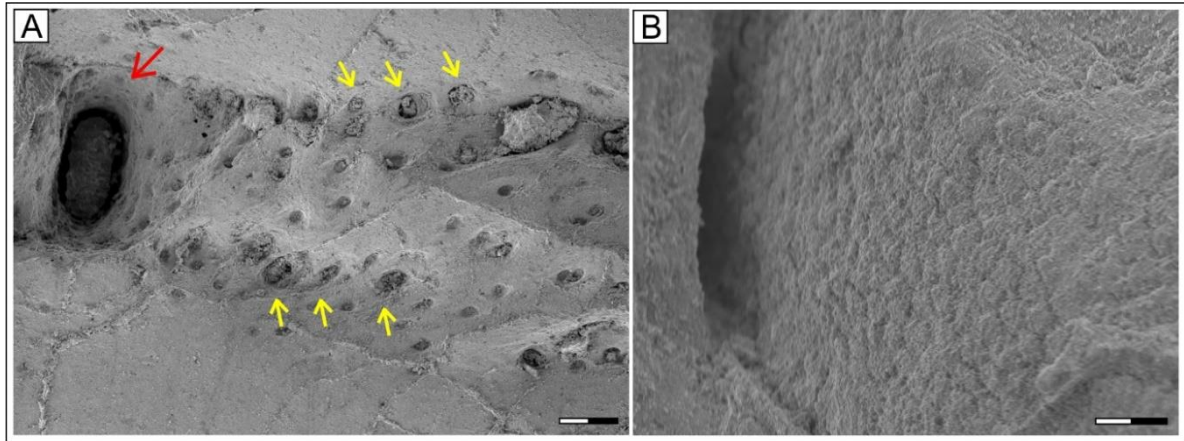


Figura 38 – Morfotipo 1, holótipo URC.AC.196.1a. (A) Detalhe da ornamentação na porção central dos toracômeros. A flecha vermelha indica a cicatriz do espinho mediano e as flechas amarelas, as pontuações em série, cicatrizes de pequenos espinhos ou cerdas. (B) Detalhe da ornamentação das porções elevadas dos toracômeros. Escala: 50 µm.

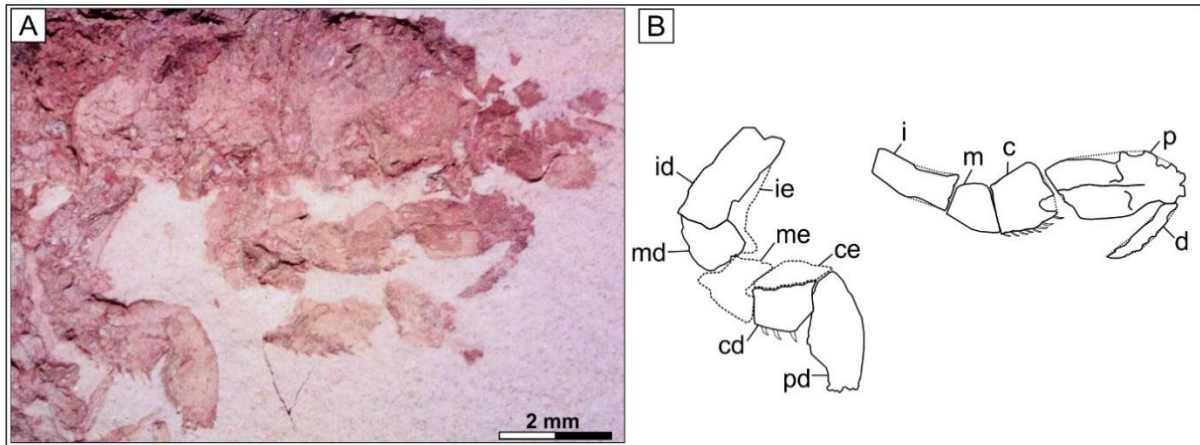


Figura 39 – (A) Fotografia e (B) ilustração em câmara clara do morfotipo 1, parátipo URC.AC.196.4a em vista lateral, evidenciando os toracópodos raptorais. (B) i: ísquio; m: mero; c: carpo; p: própodo; d: dátilo; id: ísquio direito; ie: ísquio esquerdo; md: mero direito; me: mero esquerdo; cd: carpo direito; c: carpo esquerdo; pd: própodo direito.

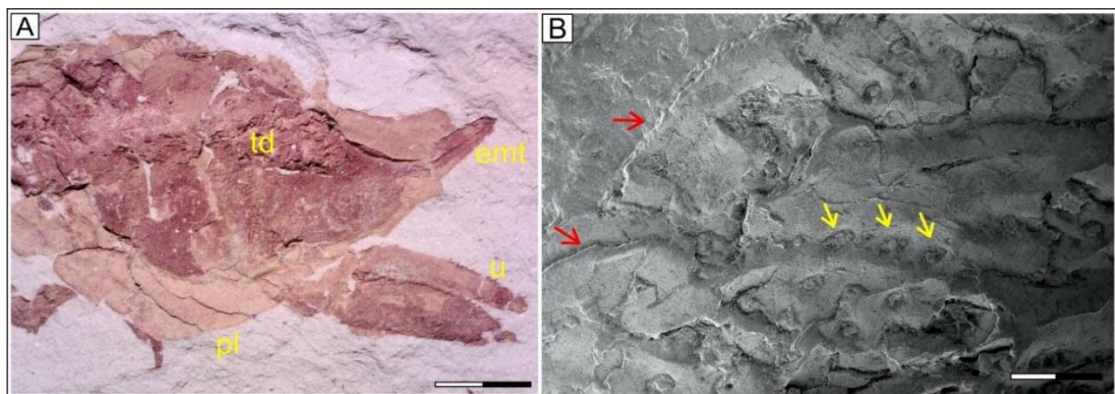


Figura 40 - (A) Pléon do espécime LPRP/USP 0003 A, em vista lateral; pl: pleuras; td: tubo digestivo; u: urópodo; emt: espinho mediano terminal. (B) Imagem obtida em MEV dos pleômeros 1 e 2, onde as flechas vermelhas indicam as pleuras angulares e as flechas amarelas, a série de pontuações que ornamenta os pleômeros. Escala: A: 2 mm, B: 500 µm.

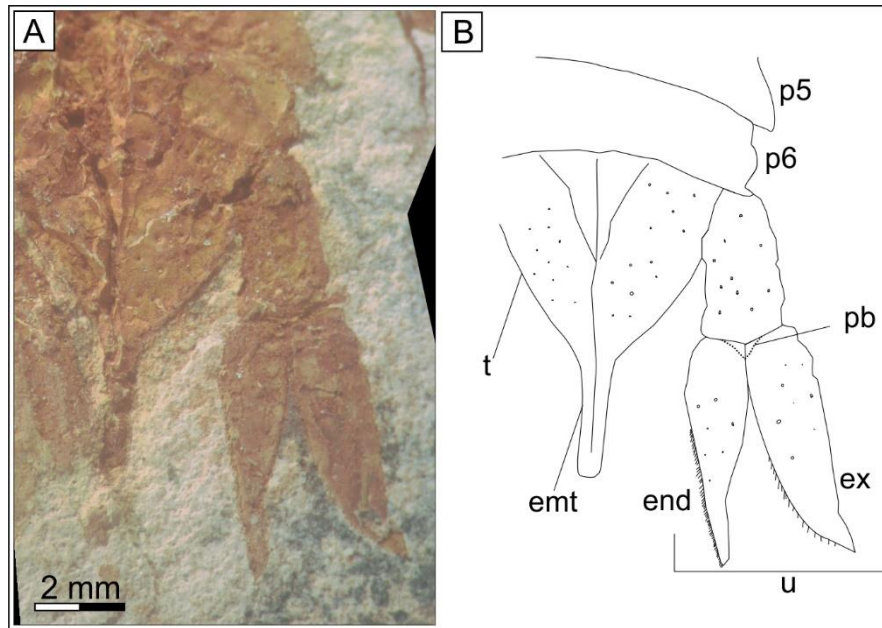


Figura 41 - (A) Fotografia e (B) desenho em câmara clara do leque caudal do parátipo URC.AC.196.2 em vista dorsal. Nota-se o longo espinho mediano terminal. p: pleômeros 5 e 6; t: télson; emt: espinho mediano terminal; u: urópodos; end: endópodo; ex: exópodo, pb: processo basipodal.

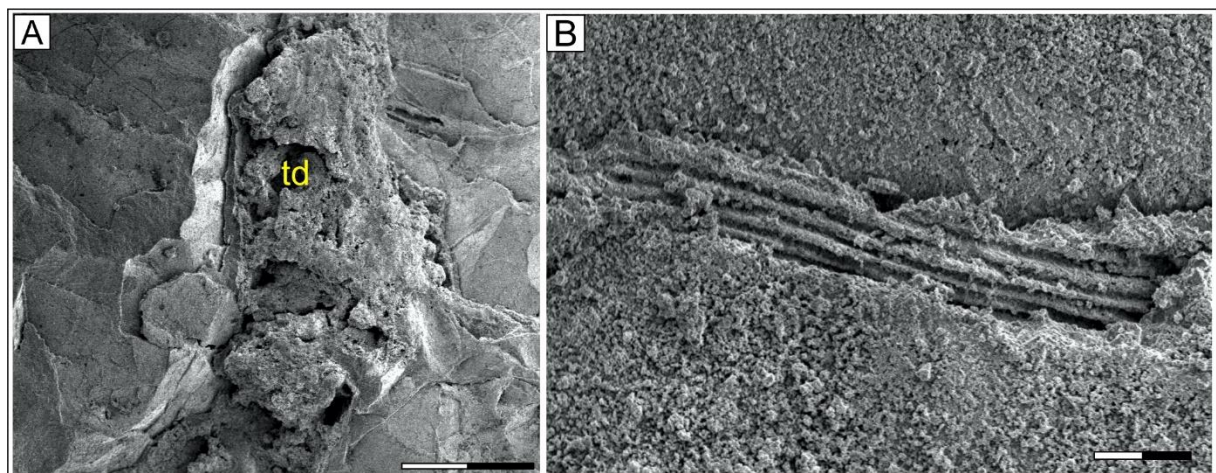


Figura 42 – Imagens obtidas em MEV de detalhes da preservação em molde de tecidos internos do Morfotipo 1, holótipo URC.AC.196.1a. (A) Molde da porção final do tubo digestivo, entre pleômeros 4 e 5; td: tubo digestivo. (B) Molde de fibras musculares expostas entre pleômeros 2 e 3. Escala: A: 500 µm, B: 50 µm.

Discussão. Os exemplares provisoriamente identificados como morfotipo 1, incluindo os anteriormente analisados por Foehring & Langer (2003), distinguem-se de quaisquer outros crustáceos da Bacia do Paraná e de outros do Gondwana e do hemisfério Norte. Sua inclusão em Stomatopoda baseia-se especialmente na morfologia dos toracópodos, havendo uma clara distinção entre apêndices raptorais

(2 a 5) e ambulatoriais (6 a 8), na morfologia do leque caudal desenvolvido, télson e urópodos e nos olhos superdesenvolvidos, típicos deste grupo de crustáceos predadores. O provável posicionamento deste novo táxon dentre os Stomatopoda e comparações com outros representantes desta ordem são apresentados através da análise filogenética, a seguir.

6.2.2.1 Análise filogenética do morfotipo 1

Os caracteres (anexo I) utilizados para a análise foram determinados por Haug *et al.* (2010), uma adaptação dos caracteres levantados por Schram (2007). O morfotipo 1 foi incluído na matriz (anexo II) resultante da análise daqueles autores, um Euphasiacea (Eucarida) foi utilizado como grupo externo. A análise filogenética do morfotipo 1 resultou em quatro árvores diferentes (figs. 43, 44). Destas, a árvore de número 4 (fig. 44) é a mais parcimoniosa, ou seja, a que apresentou o menor número de passos evolutivos e foi tomada como a mais correta para esta análise.

Tanto Palaeostomatopodea quanto Archaeostomatopodea são considerados clados parafiléticos, em parte pela falta de fósseis mais completos, já Unipeltata é apontado como um clado monofilético, originado no Jurássico que se mantém até o Recente (HAUG *et al.*, 2010). O morfotipo 1 é o único táxon Permiano conhecido e o primeiro para o Paleozoico do Gondwana. As dificuldades em posicionar filogeneticamente o morfotipo 1 decorrem dele apresentar um conjunto de caracteres singular: carapaça distinta dos demais Hoplocarida, maxilípodos semelhantes aos Archaeostomatopodea (Carbonífero) e télson similar aos Palaeostomatopodea (Carbonífero).

O arranjo de uma carapaça que recobre apenas o céfalo é inédito dentre os Hoplocarida. Até então a carapaça poderia cobrir todo o cefalotórax, estendendo-se até o toracômero 8 (Aeschronectida e Palaeostomatopodea), estar estendida até o toracômero 5 (Archaeostomatopodea), ou até o toracômero 4 (Unipeltata) (SCHARM *et al.*, 2013). O maxilípodo 2 (primeiro apêndice raptorial), maior que os maxilípodos 3 a 5 é encontrado em Archaeostomatopodea, desde ligeiramente maior na família Daidalidae, até com o dobro do tamanho dos maxilípodos 3 a 5, como na família Tyrannophontidae, espécies *Tyrannophontes giganton* e *T. theridion* (SCHARM, 1969; SCHARM, 2007). Já o télson é similar aos Palaeostomatopodea, família Perimecturidae, cujas espécies apresentam um télson subtriangular ornamentado

com um espinho mediano terminal (PEACH, 1908; SCHRAM, 1969; SCHRAM & HORNER, 1978).

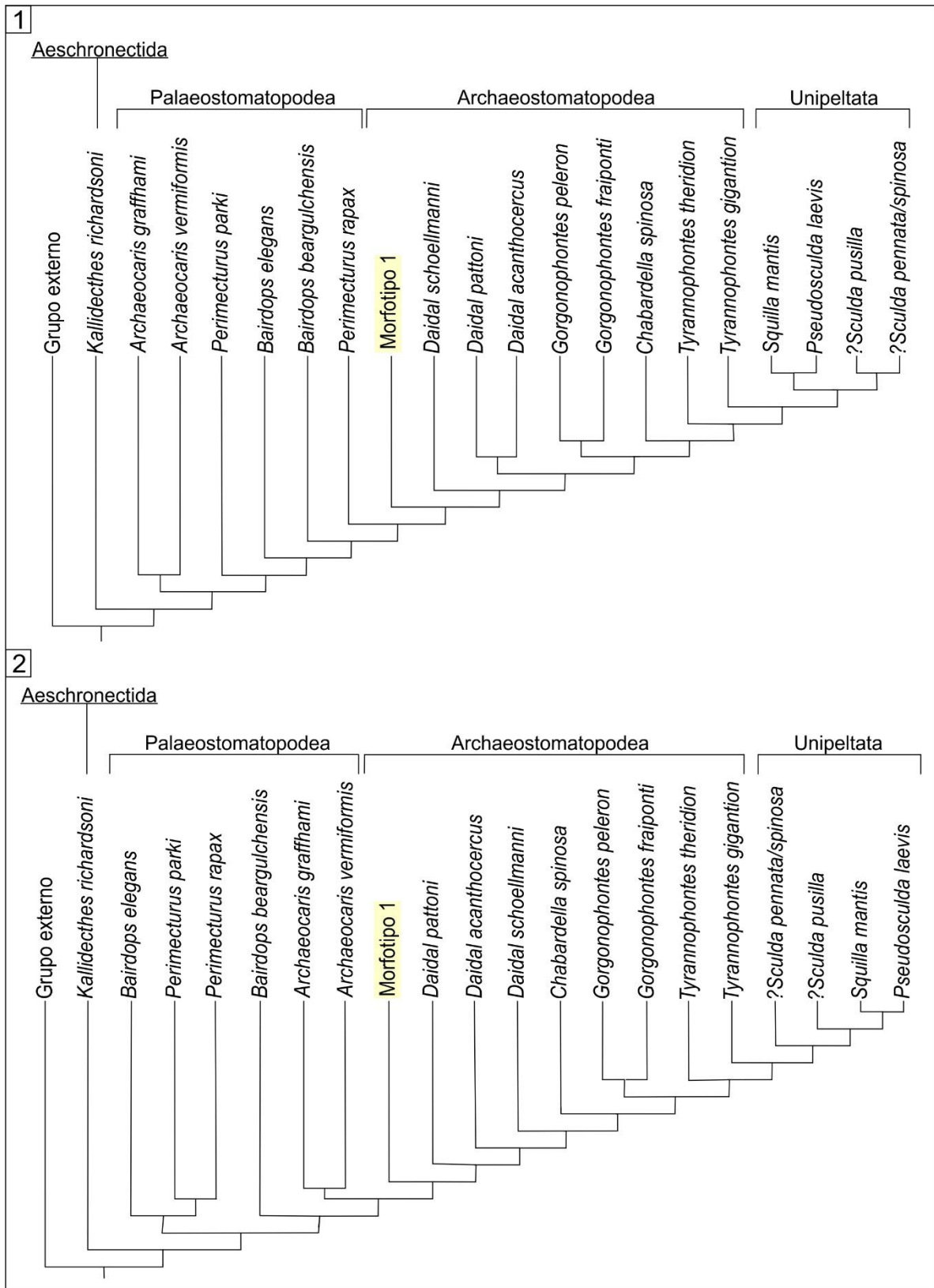


Figura 43 – Árvores filogenéticas 1 e 2, resultantes da análise realizada no software TNT (GOLOBOFF & CATALANO, 2016). O posicionamento do morfotipo 1 está destacado em amarelo.

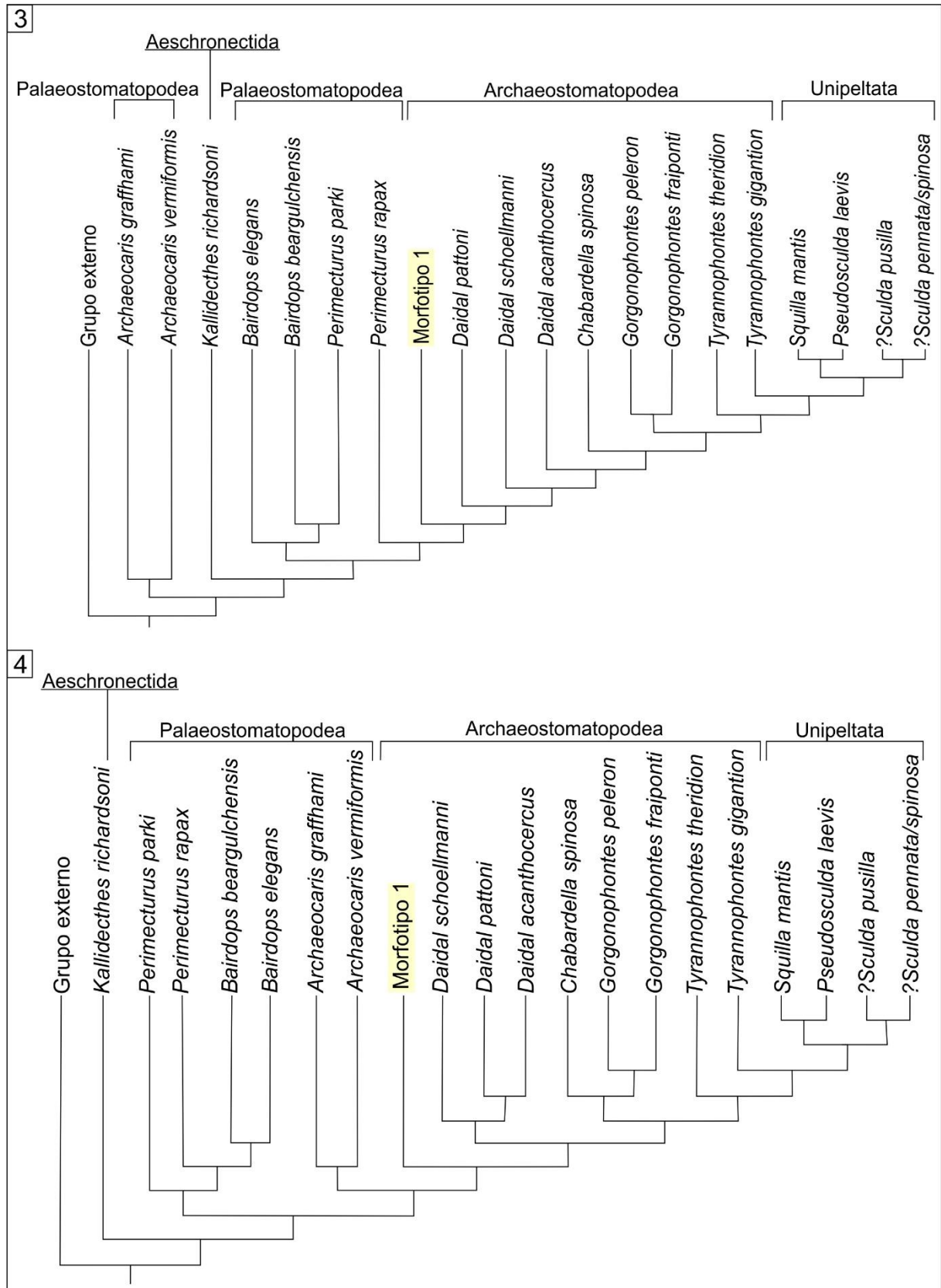


Figura 44 – Árvores filogenéticas 3 e 4, resultantes da análise realizada no software *TNT* (GOLOBOFF & CATALANO, 2016). A árvore 4 é a mais parcimoniosa. O posicionamento do morfotipo 1 está destacado em amarelo.

Segundo a árvore mais parcimoniosa obtida nesta análise, o morfotipo 1 seria uma forma evolutiva dentre os Archaeostomatopodea. Esse resultado difere do que supunha Schram (2013), que aludiu que poderia se tratar de um Perimecturidae (Palaeostomatopodea), devido ao longo espinho mediano terminal. Porém a suposição de Schram foi levantada pela análise de leques caudais isolados, sem conhecimento das informações agora levantadas sobre os apêndices raptorais e carapaça. Sendo assim, um espinho mediano terminal pode ser um caractere que surgiu independentemente em mais de um grupo de Stomatopoda, enquanto que a especialização do segundo par de apêndices raptorais e redução da carapaça parecem ter sido unidirecionais, admitindo-se aqui que será necessário erigir uma nova família para acomodá-lo entre os Archaeostomatopodea. A distintiva carapaça, recobrindo apenas o céfalo, seria uma autapomorfia do morfotipo 1.

6.3 Tafonomia e Paleoecologia

Quanto ao modo de preservação, os crustáceos deste estudo, assim como os demais fósseis deste afloramento, encontram-se preservados como moldes achatados recobertos por óxido de ferro, conforme os resultados da Espectroscopia por Dispersão de Energia de Raios X (EDS) (fig. 45). A impregnação por óxido de ferro deve ter acontecido tardiamente, durante ou após a intrusão do diabásio, além da provável influência do intemperismo recente, pois em outros afloramentos do Membro Taquaral os fósseis são preservados como moldes (fig. 46) e/ou contramoldes carbonificados (LAGES, 2004).

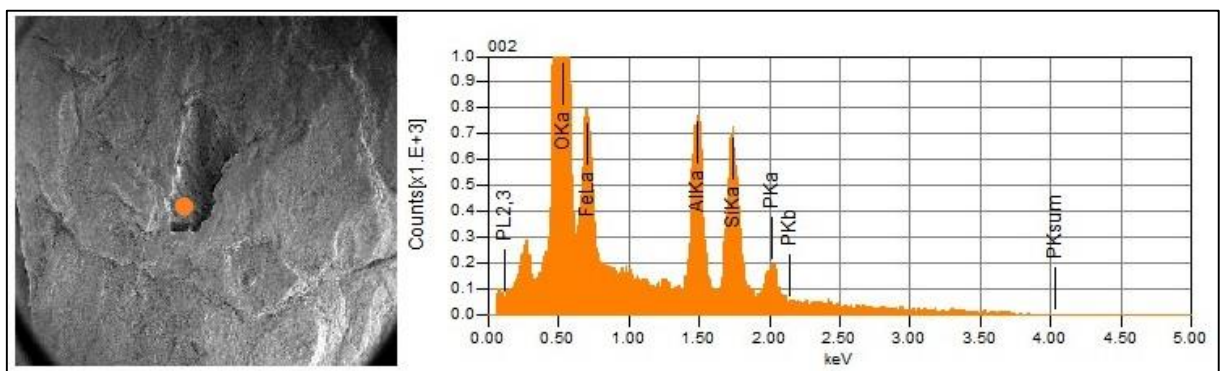


Figura 45 – EDS de um contramolde do cefalotórax de *Clarkearis brasiliensis*. Os picos de oxigênio e ferro indicam que o molde se encontra recoberto por óxido de ferro. Os picos de alumínio e sílica correspondem aos silicatos que compõem a rocha.



Figura 46 – Parte e contra parte de um molde do cefalotórax de *Clarkecaris brasiliensis*, IG 727-a,b em vista dorsal. Os fósseis encontram-se circutados.

Quanto à bioestratigrafia, os crustáceos são encontrados com três tipos de preservação, semelhante aos descritos por MATOS *et al.*, 2013, para os pigocéfalomorfos do Membro Assistência. O primeiro tipo é de crustáceos quase completamente articulados, com os tagmas e a maioria dos apêndices preservados articulados (fig. 47A-B). O segundo tipo é de crustáceos parcialmente articulados, onde há restos de até dois tagmas com ou sem alguns apêndices (fig. 47C-D). E o terceiro tipo de preservação é de peças isoladas, como segmentos, apêndices ou artículos (fig. 47E-G).

O primeiro tipo de preservação não é comum, não havendo registro de espécimes completamente articulados. Em *C. brasiliensis*, por exemplo, a completa ausência de apêndices torácicos nos fósseis estudados indica que o soterramento não foi imediato, mas não deve ter demorado a acontecer. Experimentos com malacostráceos modernos mostra que a degradação e desarticulação completa ocorre em poucos meses (ALLISON, 1986; PLOTNICK, 1986; PLOTNICK *et al.*, 1988; BRIGGS & KEAR, 1994; HOF & BRIGGS, 1997; STEMPIEN, 2005), sendo que os apêndices torácicos são, geralmente, as primeiras peças a desarticularem. Isso indica que as carcaças dos crustáceos deste estudo permaneceram expostos na interface água/sedimento por, pelo menos, algumas semanas e sofreram algum transporte, visto que a desagregação dos apêndices ocorre, facilmente, em poucos dias por perturbação mecânica (PLOTNICK, 1986).

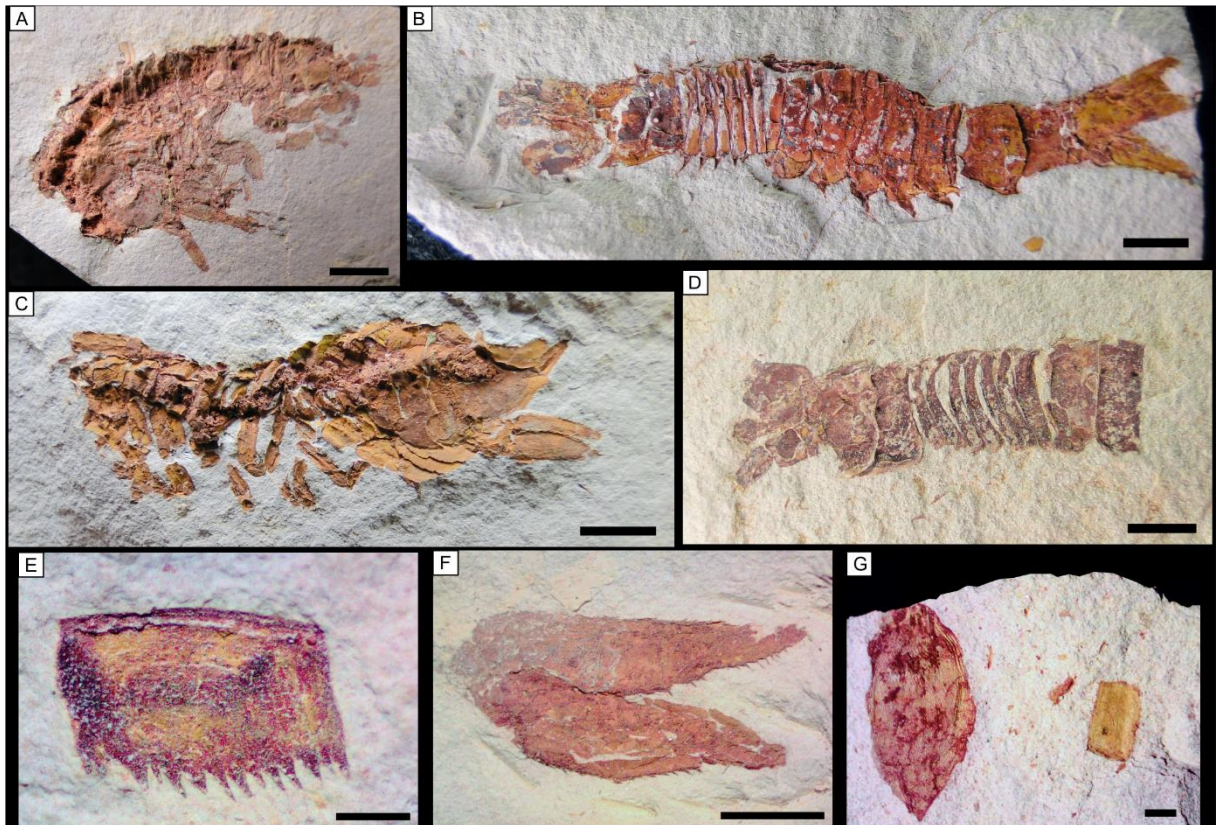


Figura 47 – Os fósseis de crustáceos deste estudo estão preservados de três maneiras: quase totalmente articulados, onde faltam apenas alguns apêndices (A-B), parcialmente articulados (C-D) e peças isoladas, como artículos (E,G) e urópodos.

Já o segundo tipo de preservação, parcialmente articulados, é o mais comum no afloramento. Contudo, são perceptíveis algumas diferenças quanto às porções preservadas das duas espécies. Em *C. brasiliicus* todo o corpo parece ter o mesmo potencial de desarticulação, onde não sobrepõem certas partes do corpo em relação a outras entre as amostras estudadas. Já no morfotipo 1, quando parcialmente articulado, há predomínio da ocorrência do leque caudal, composto pelo último segmento pleonal, télson e urópodos. Isso indica maior resistência às agressões físicas e químicas das peças que compõe o leque caudal do morfotipo 1, sugerindo que nessa região o exoesqueleto deveria ser mais mineralizado. Nos representantes modernos as porções com maior biomineralização do exoesqueleto são os apêndices raptoriais e o télson (TAYLOR & PATEK, 2010). Ambos resistem à degradação por semanas, sofrendo desarticulação apenas quando há perturbação física das carcaças (HOF & BRIGGS, 1997). Sugere-se que este padrão de mineralização ocorra pelo importante papel social das lutas intraespecíficas entre algumas espécies de Stomatopoda, cujo alvo é justamente o télson (TAYLOR & PATEK, 2010). Foi

observado que espécies atuais cujo télson é ornamentado com espinhos possuem lutas como rituais, e sugere-se que houve co-evolução entre o desenvolvimento de um télson “armado” e este comportamento (CALDWELL & DINGLE, 1976). Se esta hipótese for verdadeira, este comportamento já poderia estar presente no Paleozoico, visto que o morfotipo 1 apresenta tanto um segundo par de maxilípodos desenvolvido e um télson com espinho mediano terminal.

Experimentos que comparam a resistência à degradação de Stomatopoda e Decapoda mostraram ampla resistência das carcaças dos primeiros, indicando maior potencial para fossilização (HOF & BRIGGS, 1997). Entretanto, entre as duas espécies registradas no afloramento, *Clarkecaris brasilius* é o mais abundante, ocorrendo, dentre as amostras estudadas, numa proporção de aproximadamente 5:1 em relação ao morfotipo 1. Esse número foi obtido através da contagem das amostras tombadas na coleção do Museu de Paleontologia e Estratigrafia da UNESP Rio Claro, resultado de décadas de coleta, e de duas coletas realizadas para este trabalho. Cabe ressaltar que o afloramento é utilizado para fins didáticos, assim nem todas as amostras de crustáceos são recuperadas e tombadas em coleções e acredita-se que muitas amostras de peças isoladas tenham sido mal interpretadas como restos de *C. brasilius* por alunos e pesquisadores.

O estudo de fósseis de artrópodes deve considerar a possível preservação de exúvias, o que mascara a abundância relativa dos espécimes. No caso específico do morfotipo 1 nenhuma amostra apresentou indícios da muda do exoesqueleto, como um padrão de ruptura, ou ainda, espécimes preservados inteiros ou quase inteiros apresentam porções mais interiores do todo digestivo preservadas. Quanto aos exemplares de *Clarkecaris brasilius*, a maioria é de espécimes quase totalmente articulados, ou parcialmente articulados que dificilmente correspondem à exúvia. Cabe ressaltar que as amostragens são enviesadas, visto que restos isolados são em geral rejeitados por coletores e poucos chegam às coleções.

A abundância relativa de *C. brasilius*, apesar do maior potencial de fossilização do morfotipo 1, pode ser explicada pelas estratégias ecológicas destes crustáceos, por exemplo seus hábitos alimentares. A morfologia do aparato alimentar (maxilípodos) de *C. brasilius* e a comparação com os hábitos de representantes modernos e fósseis de Syncarida (CAMACHO & VALDECASAS, 2008; SCHRAM, 1981) indicam que se tratava de um animal herbívoro/detrítívoro, um elemento mais basal na cadeia trófica pretérita. Já o aparato alimentar do morfotipo 1 corresponde a

um predador carnívoro mais do topo da cadeia trófica, o qual poderia se alimentar de pequenos peixes, e, inclusive, de *C. brasiliacus*, caso co-habitassem. Sendo assim, é esperado que a população do detritívoro *C. brasiliacus* fosse maior que do carnívoro morfotipo 1, esta razão populacional já foi descrita para outras comunidades de crustáceos do Carbonífero e Permiano (SCHRAM, 1981). Entretanto, a associação entre Syncarida e Hoplocarida é inédita, e acarreta implicações ambientais.

Devido a sua ampla variedade ecológica crustáceos Malacostraca não são bons indicadores paleoambientais, porém alguns pontos merecem atenção. Atualmente todos os Stomatopoda são bentônicos e habitam águas marinhas rasas, preferencialmente recifes de corais. No Paleozoico, enquanto as espécies do Carbonífero europeu são encontradas em depósitos marinhos rasos, as da América do Norte são registradas em depósitos estuarinos. Já os Syncarida atuais são bentônicos ou intersticiais e habitam exclusivamente águas continentais, contudo algumas espécies fósseis do Paleozoico da Laurásia são encontradas em depósitos estuarinos (SCHRAM, 1981, 1984). Portanto, a associação destes grupos no Membro Taquaral indica que o “mar” Irati deveria conter águas salobras, possivelmente de salinidade variável lateralmente, controlando a distribuição geográfica destes organismos. A baixa diversidade e o endemismo dos crustáceos do Membro Taquaral, além da extrema escassez de fósseis de outros organismos, reforça a hipótese de que o corpo de água que originou a Formação Irati se manteve isolado do oceano Pantalassa (RUNNEGAR & NEWELL, 1971; MATOS *et al.*, 2017). Estas condições facultavam variações da salinidade e variações geográficas no âmbito da própria bacia.

Até o momento, apesar da ampla extensão do Membro Taquaral na Bacia do Paraná, *Clarkecaris brasiliacus* só foi encontrado nos estados de São Paulo e Paraná (BRITO & QUADROS, 1978; PINTO, 1985) e o morfotipo 1 é exclusivo do afloramento deste estudo. Se eles eram endêmicos de certas porções dentro da Bacia, deveria haver um controle ecológico (salinidade talvez), entretanto o aparente endemismo pode ser devido à falta de esforço amostral ou falta de reconhecimento em campo, e necessita de futuros estudos.

No afloramento é comum encontrar cristais de pirita, os quais sugerem condições anóxicas provavelmente sindeposicionais, pelo menos, na interface água sedimento, implicando que este substrato não deveria ser habitado por organismos bentônicos. Porém, tanto o morfotipo 1, quanto *Clarkecaris brasiliacus* deviam ser

bentônicos e conseguiam nadar por apenas pequenas distâncias, próximos ao fundo, impulsionados pelo movimento do leque caudal, semelhante aos das formas modernas, visto a morfologia dos apêndices torácicos no primeiro e dos apêndices pleonais no segundo. Este fato, associado ao modo de preservação dos crustáceos, indica que os fósseis são de organismos alóctonos. Num modelo semelhante ao descrito para bivalves por MATOS *et al.* (2017), as carcaças dos crustáceos do Membro Taquaral devem ter sido transportadas em suspensão por correntes geradas durante tempestades, de áreas rasas e óxicas para as áreas anóxicas distais do corpo de água. Supondo que as carcaças tenham flutuado após a morte dos organismos, é possível que até ventos fracos tenham sido suficientes para induzir correntes na água e promover o transporte dos crustáceos. Considerando a granulação fina dos sedimentos e as prováveis condições anóxicas indicadas pela pirita, além da preservação relativamente boa dos crustáceos, é pouco provável que seu transporte tenha sido por tração (no fundo). Longe da costa, com a diminuição da energia das correntes e o escape de gases das cavidades das carcaças, elas acabavam decantando. O fundo anóxico, ou seja, a ausência de organismos aeróbicos, evitava a destruição das carcaças depositadas por necrófagos e reduzia a taxa de decomposição, o que facultava a preservação de muitos crustáceos com segmentos ainda relativamente articulados. Falta registro sedimentar dos ambientes costeiros em que os crustáceos supostamente viviam, pois, os depósitos próximos à paleoborda original leste e nordeste da bacia já foram erodidos.

7 CONCLUSÕES

O Membro Taquaral, unidade basal da Formação Irati (Cisuraliano da Bacia do Paraná) apresenta duas espécies de Malacostraca: *Clarkecaris brasiliensis* (Clarke, 1920) e o morfotipo 1.

Clarkecaris brasiliensis é o mais antigo Anaspidacea (Syncarida) registrado até o momento, trazendo a origem evolutiva da ordem para o Cisuraliano do Gondwana, ao invés do Triássico, como previamente determinado pelo fóssil australiano *Anaspidites antiquus* (Chilton, 1929).

O morfotipo 1 é um Stomatopoda do clado parafilético Archaeostomatopodea, o primeiro representante do Permiano e para o Paleozoico do Gondwana.

Um dos exemplares do morfotipo 1 apresentou moldes de fibras musculares preservadas e mais de um dos exemplares inteiros apresentaram preservação de moldes do trato digestivo.

Os crustáceos são preservados através de moldes recobertos por óxido de ferro e há três padrões bioestratinômicos: quase totalmente articulados, parcialmente articulados e peças isoladas. O segundo tipo, parcialmente articulados, é o modo mais comum de preservação.

Apesar dos Stomatopoda serem mais resistentes à degradação, restos de *C. brasiliensis* são muito mais abundantes que do morfotipo 1, possivelmente reflexo de populações maiores do primeiro. Essa resposta na dinâmica populacional deve-se ao fato de *C. brasiliensis* ser detritívoro e o segundo carnívoro, ocupando um lugar mais alto na cadeia trófica.

Tendo em vista o paleoambiente aquático com fundo provavelmente redutor do Membro Taquaral, e a morfologia dos crustáceos indicativa de hábito bentônico, interpreta-se que suas carcaças foram alóctonos, portanto transportadas, em suspensão, do seu local de vida, um fundo óxico, para porções mais internas da bacia. As condições redutoras de fundo evitavam sua destruição por necrófagos e facultavam a preservação com segmentos frequentemente articulados, apesar do sepultamento relativamente lento.

REFERÊNCIAS

- ADAMI-RODRIGUES, K.; PAZINATO, P. G.; PINTO, I. D. 2016. New species of Pygocephalomorpha (Crustacea) from the Irati Formation, Paraná Basin, RS, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, n. 19, v. 4, p. 389-400.
- ADAMI-RODRIGUES, K. & PINTO, I. D. 2000. Os Crustáceos - Ordem Pygocephalomorpha. In: HOLZ, M.; DE ROS, L. F. (Eds.) **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: CIGO/UFRGS, p. 141-147.
- ALLISON, P. A. 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils. **Paleobiology**, v. 14, n. 2, p. 139-154.
- ALVES, L. S. R. 2001. Lenhos fósseis das formações Irati e Serra Alta (Permiano Superior), São Paulo e Rio Grande do Sul: Considerações estratigráficas e inferências paleoclimáticas. **Ciência-Técnica-Petróleo, Seção: Exploração de Petróleo**, v. 20, p. 203-208.
- AMARAL, S. E. 1971. Geologia e Petrologia da Formação Irati (Permiano) no Estado de São Paulo. **Boletim do Instituto de Geociências e Astronomia**, v.2, p. 5-81.
- ARAI, M. 1980. Contribuição dos pólenes estriados na bioestratigrafia neopaleozóica da parte NE da Bacia do Paraná. **Boletim IG - USP São Paulo**, v. 11, p. 125-135.
- ARAÚJO, L. M. 2001. **Análise da expressão estratigráfica dos parâmetros de geoquímica orgânica e inorgânica nas seqüências Irati**. 2v. 301f. Tese (Doutorado) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul UFRGS, Porto Alegre, 2001.
- ARAÚJO, L. M., RODRIGUES, R.; SCHERER, C. M. S. 2001. Seqüências deposicionais Irati: Arcabouço químico-estratigráfico e inferências paleoambientais. **Ciência-Técnica-Petróleo, Seção Exploração de Petróleo**, n. 20, p.193-202.
- ASSINE, M. L.; ZACHARIAS, A.A.; PERINOTTO, J.A. 2003. Paleocorrentes, paleogeografia e seqüências deposicionais da Formação Tatuí, Centro-Leste do Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 33, n. 1, p. 33-40.
- AHYONG, S. T. The Tasmanian Mountain Shrimps, *Anaspides* Thomson, 1894 (Crustacea, Syncarida, Anaspididae). **Records of the Australian Museum**, v. 68, n. 7 p. 313–364.
- BARBOSA, O. & ALMEIDA, F. F. M. 1949. A série Tubarão na Bacia do Rio Tietê, Estado de São Paulo. **Notas Preliminares e Estudos. DNPM/DGM**, n. 48, p. 1-16.
- BRIGGS, D. E. G. & KEAR, A. J. 1994. Decay and mineralization of shrimps. **Palaios**, v. 9, n. 5, p. 431-456.
- BRITO, I. M. & QUADROS, L. P. 1978. Ocorrência inédita de *Clarkecaris brasiliicus* (Crustacea – Malacostraca) no Permiano do estado do Paraná. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 50, n. 3, p. 417-421.

BROOKS, H. K. 1962a. On the fossil Anaspidacea, a revision of the classification of the Syncarida. **Crustaceana**, v. 4, 229–242.

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

BROOKS, H. K. 1969a. Syncarida In: MOORE, R. C. (Ed.) **Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda 4, Volume 1**. New York: Russel Rutter Company, p. 345-359.

BROOKS, H. K. 1969b. Hoplocarida In: MOORE, R. C. (Ed.) **Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda 4, Volume 2**. New York: Russel Rutter Company, p. 533-551.

BRUSCA, R. & BRUSCA, G.J. 2007. Crustacea. In: BRUSCA, R. & BRUSCA, G.J. (Eds.) **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, p. 531-608.

CALÇA, C. P. **Abordagem micropaleontológica e geoquímica da Formação Assistência (Subgrupo Irati, Permiano, Bacia do Paraná, Brasil)**. Versão revisada. 133f. Tese (Doutorado) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, USP, São Paulo, 2014.

CALÇA, C. P. & FAIRCHILD, T. 2012. Petrographic approach to the study of organic microfossils from the Irati Subgroup (Permian, Parana Basin, Brazil). **Journal of South American Earth Sciences**, v. 35, p. 51-61.

CALDWELL, R. L. & DINGLE, H. 1976. Stomatopods. **Scientific American**. v. 234, p. 80-89.

CALMAN, W. T. 1904. On the Classification of the Crustacea Malacostraca. **The Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology**, v. 13, n. 74, p. 144-158.

CAMACHO, A. I. & VALDECASAS, A. G. 2008 Global diversity of syncarids (Syncarida; Crustacea) in freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, p.257–266.

CHAHUD, A. 2008. **Geologia e paleontologia das Formações Tatuí e Irati no Centro-Leste do estado de São Paulo**. 298f. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, 2008.

CHAHUD, A.; PETRI, S. 2010. Anfíbio e Paleonisciformes da porção basal do Membro Taquaral, Formação Irati (Permiano), Estado de São Paulo, Brasil. **Geologia USP. Série Científica**, v. 10, p. 29-37.

CHAHUD, A. & PETRI, S. 2013a. Paleontology of Taquaral Member silty shale in the State of São Paulo. **Brazilian Journal of Geology**, V. 43, n. 1, p. 117-123.

CHAHUD, A. & PETRI, S. 2013b. The silty shale Taquaral Member of the early Permian Irati Formation (Paraná Basin, Brazil). *Paleontology and paleoenvironments. Swiss Journal of Palaeontology*, v. 132, n. 2, p. 119-128.

CHILTON, C. 1929. Notes on a fossil shrimp from Hawkesbury sandstone. *Journal of the Royal Society of New South Wales*, v. 62, p. 366-368.

CISNEROS, J. C.; ABDALA, F.; MALABARBA, M. C. 2005. Pareiasaurids from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: Biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 8, n. 1, p.13-24.

CLARKE, J. M. 1920. New Paleozoic crustaceans II. Crustacea from the Permian of São Paulo, Brazil. *New York State Museum Bulletin*, v. 219/220, n.15, p. 135-137.

COHEN, K.M.; FINNEY, S.C.; GIBBARD, P.L.; FAN, J. X. 2013 (atualizado). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, v. 36, p. 199-204. Disponível em <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2016-04.pdf>, acesso em 02 de julho de 2016.

DAEMON, R. F. 1966. Ensaio sobre a distribuição e zoneamento dos esporomorfos do Paleozóico Superior da Bacia do Paraná. *Boletim Técnico da PETROBRAS*, v. 9, n. 2, p. 211-218.

DAEMON, R. F. & QUADROS, L. P. 1970. Bioestratigrafia do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. In: XXIV Congresso Brasileiro de Geologia, 1970. Brasília, *Anais...* Brasília: Sociedade Brasileira de Geologia, p. 359-412.

DELANEY, P. J.; GONI, J. 1963. Correlação preliminar entre as Formações Gondwânicas do Uruguai e Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim Paranaense de Geografia*, v. 8, p. 3-20.

DE SANTA ANA, H.; GOSO, C.; DANERS, G. 2006. Cuenca Norte: estratigrafia del Carbonífero y Pérmico. In: VEROSLAVSKY, G.; UBILLA, M.; MARTÍNEZ, S. (Eds.). *Cuencas Sedimentarias de Uruguay: Geología, Paleontología y Recursos Minerales, Paleozoico*. Montevideo: Dirac-Facultad de Ciencias, p. 147-208.

FAIRCHILD, T. R.; COIMBRA, A. M.; BOGGIANI, P. C. 1985. Ocorrência de estromatólitos silicificados na Formação Irati (Permiano) na borda setentrional da Bacia do Paraná (MT, GO). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 57, p. 117.

FAURE, K. & COLE, D. 1999. Geochemical evidence for lacustrine microbial blooms in the vast Permian Main Karoo, Paraná, Falkland Islands and Huab basins of southwestern Gondwana. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, v. 152, p.189-213.

FERREIRA-OLIVEIRA, L. G. & ROHN, R. 2010. Leaiid conchostracans from the uppermost Permian strata of the Paraná Basin, Brazil: Chronostratigraphic and paleobiogeographic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 29, n. 2, p. 371-380.

FOEHRINGER, K. J. A. & LANGER, M. C. 2003. A descoberta de um decápodo reptântio (Crustacea, Malacostraca) na Formação Irati (Permiano da Bacia do Paraná) In: XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2003. Brasília. **Boletim de Resumos**, v. 1, p.132-133.

FOEHRINGER, K. J. A. 2004. **Um decápodo reptântio (Crustacea, Malacostraca) da Formação Irati (Permiano da Bacia do Paraná)**. 45f. Monografia (Graduação) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo (USP), Ribeirão Preto, 2004.

FÖRSTER, R. 1985. Evolutionary trends and ecology of Mesozoic Decapod crustaceans. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 76, p. 299-304.

FRANÇA, A. B.; MILANI, E. J.; SCHNEIDER, R. L.; LOPEZ P. O.; LOPEZ M. J.; SUAREZ S. R.; SANTA ANA, H.; WIENS, F.; FERREIRO, O.; ROSSELLO, E. A.; BIANUCCI, H. A.; FLORES, R. F. A.; VISTALLI, M. C.; FERNANDEZ-SEVESO, F.; FUENZALIDA, R. P.; MUNOZ, N. 1995. Phanerozoic correlation in southern South America. In: TANKARD, A. J.; SUAREZ-SORUCO, R.; WELSINK, H. J. (Eds.): **Petroleum basins of South America**, p. 129-161. American Association of Petroleum Geologists: Tulsa, Memoir 62.

GROBBEN, K. 1892. Zur Kenntnis des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen. **Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien (Mathematik-naturwissenschaft)**, v. 101, p. 237-274.

HACHIRO, J. 1991. **Litotipos, associações faciológicas e sistemas deposicionais da formação Irati no Estado de São Paulo**. 175 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, 1991.

HACHIRO, J. 1996. **O Subgrupo Irati (Neopermiano) da Bacia do Paraná**. 196 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, 1996.

HASSANIN, A. 2006. Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: Strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 38, n. 1, p. 100–116.

HAUG, C.; SALLAM, W. S.; MAAS, A.; WALOSZECK, D.; KUTSCHERA, V.; HAUG, J. T. 2012. Tagmatization in Stomatopoda – reconsidering functional units of modern-day mantis shrimps (Verunipeltata, Hoplocarida) and implications for the interpretation of fossils. **Frontiers in Zoology**, v. 9, n. 31, p. 1-14.

HOF, C. H. J & BRIGGS, D. E. G. 1997. Decay and mineralization of mantis shrimps (Stomatopoda, Crustacea) – A key to their fossil record. **Palaos**, v.12, p. 420-438.

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

HYZNY, M.; HOCH, I.; SCHRAM, F. R.; RYBÁR, S. 2014. *Crangopsis* Salter, 1863 from the Lower Carboniferous (Mississippian) of the Ostrava Formation – the first record for Aeschronectida (Malacostraca: Hoplocarida) from continental Europe. **Bulletin of Geosciences**, v. 89, n. 4, p. 707-717.

JENNER, R. A., HOF, C. F., SCHRAM, F. R. 2008. Palaeo and archaeostomatopods (Hoplocarida: Crustacea) from the Bear Gulch Limestone, Mississippian (Namurian), of central Montana. **Contributions to Zoology**, v. 67, n. 3, p. 155-186.

JOHNSON, M. R.; VAN VUUREN, C. J.; VISSER, J. N. J.; COLE, D. I.; WICKENS, H. V.; CHRISTIE, A. D. M.; ROBERTS, D. L.; BRANDL, G. 2006. Sedimentary Rocks of the Faroo Supergroup. In: JOHNSON, M. R., ANHAEUSSER, C. R., THOMAS, R. J. (Eds.): **Geology of South Africa**, p. 461-500. Geological Society of South Africa and the Council for Geoscience, 2006.

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

LANGER, M. C.; ELTINK, E.; BITTENCOURT, J. S.; ROHN, R. 2008. Serra do Cadeado, PR - Uma janela paleobiológica para o Permiano continental Sul-americano. In: WINGE, M.; SCHOBENHAUS, C.; SOUZA, C. R. G.; FERNANDES, A. C. S.; BERBERT-BORN, M.; QUEIROZ, E. T. (Eds.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Disponível em <http://sigep.cprm.gov.br/sitio007/sitio007.pdf>, acesso em 02 de julho de 2016.

LATREILLE, P.A. 1817. Les crustacés, les arachnides et les insectes, In: CUVIER, G. (Ed.) **Le Règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée**, 1^{ère} édition: Paris, France, Déterville, v. 31, p. 653.

LAVINA, E. L., 1991. **Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná**. 333f. 2v. Porto Alegre, Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, 1991.

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

MARQUES-TOIGO, M. 1991. Palynobiostratigraphy of the Southern brazilian Neopaleozoic Gondwana sequence. In: VII International Gondwana Symposium, 1988, São Paulo. **Proceedings...** São Paulo: IG-USP, p. 503-515.

MARTIN, J. W. & DAVIS, G. E. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. **Natural History Museum of Los Angeles County - Science Series**, v. 93, n. 1, p. 1-124.

MATOS, S. A., PRETTO, F. A.; SIMÕES, M. G. 2013. Tafonomia dos Pygocephalomorpha (Crustacea, Peracarida), Permiano, Bacia do Paraná, Brasil, e

seu significado paleoambiental. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 16, n. 1, p. 97-114.

MATOS, S. A.; WARREN, L. V.; VAREJÃO, F. G.; ASSINE, M. L.; SIMÕES, M. G. 2017. Permian endemic bivalves of the “Irati anoxic event”, Paraná Basin, Brazil: Taphonomical, paleogeographical and evolutionary implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 469, p. 18-33.

MEZZALIRA, S. 1946. Novos crustáceos Paleozóicos – Crustáceos do Permiano de São Paulo, Brasil. **OIGG, Revista do Instituto Geográfico e Geológico de São Paulo**, v. 4, n. 1, p. 115-118.

MEZZALIRA, S. 1952. *Clarkecaris*, novo gênero de crustáceo Syncarida do Permiano. **Revista da Sociedade Brasileira de Geologia**, v. 1, n. 1, p. 46-51.

MEZZALIRA, S. 1954. Novas ocorrências de crustáceos fósseis da Formação Irati do sul do Brasil. In: LANGE, F. W. (Org) **Paleontologia do Paraná**. Curitiba: Comissão de Comemoração do Centenário do Paraná, p. 163-173.

MEZZALIRA, S. 1957. Ocorrências fossilíferas da Série Passa Dois na região de Limeira – Rio Claro – Piracicaba. **Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia**, v. 6, n. 2, p. 37-58

MEZZALIRA, S. 1959. Nota preliminar sobre as recentes descobertas paleontológicas no Estado de São Paulo, no período 1958-1959. **Instituto Geográfico e Geológico de São Paulo**, Notas prévias, n. 2, p. 1-7.

MEZZALIRA, S. 1971 - Contribuição ao Conhecimento da Geologia de Sub-Superfície e da Paleontologia da Formação Irati, no Estado de São Paulo. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, n. 43, Suplemento, p. 273-336.

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

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

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

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

NOODT, W. 1964. Estudios sobre Crustaceos de aguas subterraneas, III. Crustacea Syncarida de Chile Central. **Investigaciones Zoológicas Chilenas**, v. 10, p. 151–167.

OELOFSEN, B. V. 1987. The biostratigraphy and fossils of the Whitehill and Irati shale Formations of the Karoo and Paraná Basins. In: **Gondwana Six: Stratigraphy, Sedimentology and Paleontology**. Washington: American Geophysical Union, p. 131-138.

PACKARD, A. S. 1885. The Syncarida, a group of Carboniferous Crustacea. **American Naturalist**, v. 19, p. 700-703.

PEACH, B. N. 1908. A monograph on the higher Crustacea of the carboniferous rocks of Scotland. **Monographs of the Geological Survey of Great Britain**, p. 82.

PERRIER, V.; VANNIER, J.; RACHEBOEUF, P. R.; CHARBONNIER, S.; CHABARD, D.; SOTTY, D. 2006. Syncarid crustaceans from the Monteceau Lagerstätte (Upper Carboniferous; France). **Palaeontology**, v. 49, n. 3, p. 647-672.

PETRI, S. & FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil (Fanerozóico)**. EDUSP: São Paulo, 633 p., 1983.

PIÑEIRO, G.; RAMOS, A.; GOSO, C.; SCARABINO, F.; LAURIN, M. 2012. Unusual environmental conditions preserve a Permian mesosaur-bearing Konservat-Lagerstätte from Uruguay. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 57, p. 299-318.

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

PINTO I.D. 1985. New data on the genus *Clarkecaris* Mezzalira, 1952 (Malacostraca) from Brazil. **DNPM, Série Geologia. Seção de Paleontologia e Estratigrafia**, v. 2, n. 27, p. 253-259.

PINTO, I. D. 1987. Permian Insects from Paraná Basin, South Brazil, IV Homoptera - 2 – Cicadidea. **Pesquisas em Geociências**, v. 19, p 13-22.

PLOTNICK, R. E. 1986. Taphonomy of a modern shrimp: implications for the arthropod fossil record. **Palaos**, v. 1, n. 3, p. 286-293.

PLOTNICK, R. E.; BAUMILLER, T.; WETMORE, K. L. 1988. Fossilization potential of mud crab, *Panopeus* (Brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 63, n. 1, p. 27-43.

PREMAOR, E.; FISCHER, T. V.; SOUZA, P. A. 2006. Palinologia da Formação Irati (Permiano Inferior da Bacia do Paraná), em Montevideu, Goiás, Brasil. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, v. 8, p. 221-230.

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

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

ROHDENDORF, B. B. 1972. Devonian eopterids were not insects but Eumalacostraca (Crustacea) [English translation]. **Entomology Reviews**, v. 51, p. 96–97.

ROHN, R. 1998. O topo da Formação Irati (Bacia do Paraná, Permiano) na região de Rio Claro- SP. In: XL Congresso Brasileiro de Geologia, Belo Horizonte, 1998. **Anais...**, Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Geologia, p.108.

ROHN, R. 2007. The Passa Dois Group (Paraná Basin, Permian): Investigations in progress. In: I Workshop - Problems in the western Gondwana geology, South America - Africa correlations: Du Toit revisited, Gramado, 2007. **Extended Abstracts...**, Porto Alegre: UFRGS, Petrobras, p. 151-157.

ROHN, R.; ASSINE, M. L.; MEGLHIORATTI, T. 2005. A new insight on the Late Permian environmental changes in the Paraná Basin, South Brazil. In: GONDWANA 12, Mendoza, 2005. **Abstracts ...**, Mendoza: Academia Nacional de Ciências, p. 316.

ROHN, R.; FAIRCHILD, T. R.; DIAS-BRITO, D. 2015. Microbialitos de Santa Rosa de Viterbo, Estado de São Paulo, Formação Irati, Permiano Inferior, Bacia do Paraná. In: FAIRCHILD, T. R.; ROHN, R.; DIAS-BRITO, D. (Eds.): **Microbialitos do Brasil do Pré-Cambriano ao Recente: um atlas**. Rio Claro: UNESP/IGCE/UNESPetro, Obra 2, p. 248-269, p. 270-317.

ROHN, R., LAGES, L. C., PENNATTI, J. R. R. 2003. Litofácies da Formação Irati no furo de sondagem FP-01-PR (Permiano, borda leste da Bacia do Paraná). In: II Congresso Brasileiro de P&D em Petróleo & Gás, Rio de Janeiro, 2003. **CD-ROM (trabalho completo) e resumos**, p. 1-6.

RÖSLER, O.; ROHN, R.; ALBAMONTE, L. Libélula permiana do Estado de São Paulo, Brasil (Formação Irati): *Gondvanoptilon brasiliense* gen. et sp. nov. In: CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2, Porto Alegre, 1981. **Anais...**, p. 221-232.

RUPPERT, E. E.; FOX, R.; BARNES, R. D. 2005. Crustacea In: RUPPERT, E. E.; FOX, R. & BARNES, R. D **Zoologia dos Invertebrados**. São Paulo: Roca, p. 702-811.

SANTOS, R.V.; SOUZA, P.A.; OLIVEIRA, C.G.; DANTAS, E.L.; PIMENTEL, M.M.; ARAÚJO, L.M.; ALVARENGA, C.J.S. 2006. SHRIMP U-Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. **Gondwana Research**, v. 9, p. 456-463.

SCHNEIDER, R. L.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F.; NOGUEIRA, A. A. 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 28, 1974, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre, SBG, v. 1, p. 41-66.

SCHRAM, F. R. 1969. Some Middle Pennsylvanian Hoplocarida (Crustacea) and their Phylogenetic Significance. **Fieldiana**, v. 12, n. 14, p. 235-289.

SCHRAM, F. R. & HORNER, J. 1978. Crustaceans of the Mississippian Bear Gulch Limestone of Central Montana. **Journal of Paleontology**, v. 52, n. 2, p. 394-406.

SCHRAM, F. R. 1980. Miscellaneous Late Paleozoic Malacostraca of the Soviet Union. **Journal of Paleontology**, v. 54, n. 3, p. 542-547.

SCHRAM, F. R. 1981. Late Paleozoic crustacean communities. **Journal of Paleontology**, v. 55, n.1, p. 126-137.

SCHRAM, F. R. 1982. The fossil record and the evolution of Crustacea. In: SCHRAM, F. R. (Ed.) **The Biology of Crustacea**. New York: Academic Press Inc., p. 94-149.

SCHRAM, F. R. 1984. Fossil Syncarida. **Transactions of the San Diego Society of Natural History**, v. 20, n. 13, p. 189-246.

SCHRAM, F. R. 2007. Paleozoic proto-mantis shrimp revisited. **Journal of Paleontology**, v. 81, n. 5, p. 895-916.

SCHRAM, F. R.; AHYONG, S. T.; PATEK, S. N.; GREEN, P. A.; ROSARIO, M. V.; BOK, M. J.; CRONIN, T. W.; VETTER, K. S. M.; CALDWELL, R. L.; SCHOLTZ, G.; FELLER, K. D.; ABELLÓ, P. 2013. Hoplocarida In: KLEIN, J. C. V.; CHARMANTIER-DAURES, M. & SCHRAM, F. R. (Eds.) **Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea, Volume 4, Part 1**, p. 179-355.

SEPKOSKI, J. 2002. A compendium of fossil marine animal genera (Malacostraca). **Bulletins of American Paleontology**, v. 363, p. 1-560.

SILVA, R. C.; FERNANDES, A. C. S.; SEDOR, F. A. 2003. Ocorrência de icnofósseis de invertebrados na Formação Irati (Permiano Superior da Bacia do Paraná, Brasil). **Arquivos do Museu Nacional**, v. 61, p. 261-266.

SOARES, 1996. **Mesossaurídeos (Proganosauria) da Formação Irati, Bacia do Paraná, Brasil: implicações tafonômicas**. 203f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, 1996.

SOARES, M. B. 2003. A taphonomic model for the Mesosauridae assemblage of the Irati Formation (Paraná Basin, Brazil). **Geologica Acta**, v. 1, n. 4, p. 349-361.

SOUZA, P. A. & MARQUES-TOIGO, M. 2001. Zona Vittatina: marco palinobioestratigráfico do Permiano Inferior da Bacia do Paraná. **Ciência-Técnica-Petróleo, Seção Exploração de Petróleo**, v. 20, p. 153-159.

STEMPIEN, J. A. 2005. Brachyuran Taphonomy in a Modern Tidal-Flat Environment: Preservation Potential and Anatomical Bias. **Palaïos**, v. 20, p.400–410.

STOLLHOFEN, H.; STANISTREET, I. G.; ROHN, R.; HOLZFÖRSTER, F.; WANKE, A. 2000. The Gai-As lake system, northern Namibia and Brazil. In: GIERLOWSKI-

KORDESCH, E. H. & KELTS, K. R. (Eds.) **Lake basins through space and time.** Tulsa: AAPG Studies in Geology, v. 46, p. 87-108.

TAYLOR, J. R. A. & PATEK, S. N. 2010. Ritualized fighting and biological armor: the impact mechanics of the mantis shrimp's telson. **Journal of Experimental Biology** , v. 213, p. 3496-3504.

THIEL, M. & DUFFY, J. E. 2007. The ecology behaviour of crustaceans: a primer in Taxonomy, Morphology, and Biology. In: DUFFY, J. E.; THIEL, M. (Eds.) **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems, Crustaceans as Model Organisms.** New York: Oxford University Press, p. 3-28.

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

WARREN, L. V.; ASSINE, M. L.; SIMÕES, M. G.; RICCOMINI, C.; ANELLI, L. E. 2015. A Formação Serra Alta, Permiano, no centro-leste do Estado de São Paulo, Bacia do Paraná, Brasil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 45, n. 1, p. 109-126.

ANEXOS

Anexo 1. Caracteres utilizados para a análise filogenética do morfotipo 1, levantados por Haug *et al.* (2010).

1. Carapaça recobrimdo segmento torácico 8 (nos adultos).
2. Carapaça recobrimdo segmento torácico 7.
3. Carapaça recobrimdo segmento torácico 5.
4. Carapaça arredondada em vista lateral.
5. Carapaça recobrimdo todo o tórax em vista lateral.
6. Carapaça subdividida em três regiões, uma mediana e duas laterais.
7. Tórax subdividido em unidades funcionais.
8. Porção 5 (“ísqurio”) do apêndice raptorial igual à porção 3 (“carpo”) (1) ou duas vezes maior (0).
9. Porção 4 (“mero”) do apêndice raptorial longa (0) ou curta (1).
10. Porção 4 (“mero”) do apêndice raptorial com cela.
11. Cela da porção 4 (“mero”) do apêndice raptorial incipiente (0) ou bem desenvolvida (1).
12. Porção 3 (carpo) do apêndice raptorial longa (0) ou curta (1).
13. Articulação *jackknife* presente.
14. Articulação *jackknife* entre a porção 4 (“mero”) e 3 (carpo) (0) ou porção 3 e 2 (própodo) (1).
15. Primeiro apêndice raptorial sub-igual (0) ou diferenciado (1) quando comparado ao segundo.
16. Primeiro apêndice raptorial pelo menos duas vezes o tamanho do segundo.
17. Primeiro apêndice raptorial pelo menos três vezes o tamanho do segundo.
18. Porção 2 (propodo) do primeiro apêndice raptorial com espinhos.
19. Porção 2 (propodo) do primeiro apêndice raptorial pectinado.
20. Exópodo e endópodo do urópodo lobados (0) ou laminares (1).
21. Exópodo do urópodo composto por um elemento (0) ou dois (1).
22. Exópodo do urópodo com a margem externa lisa (0) ou decorada com espinhos/serrilhados (1).
23. Endópodo do urópodo lobado simples (0) ou reduzido com uma pequena ponta (1).
24. Urópodo com processo basipodal dorsal.

25. Urópodo com processo basipodal ventral.
26. Processo basipodal do urópodo aumentado.
27. Télson com crista ou sulco mediano.
28. Télson com crista sub-mediana.
29. Télson com final mediano terminal.
30. Télson com processo mediano.
31. Processo mediano do télson subtriangular (0) ou como um espinho longo (1).
32. Télson com espinhos ao longo da margem.
33. Relação do comprimento x largura do télson maior que 1.5 (0) ou mais curta (1).
34. Primeiro apêndice raptorial diferenciado quando comparado ao quarto.
35. Primeiro apêndice raptorial pelo menos duas vezes mais largo que o quarto (comprimento do dáctilo ou própodo).
36. Primeiro apêndice raptorial pelo menos três vezes mais largo que o quarto (comprimento do dáctilo ou própodo).

Anexo 2. Matriz utilizada para análise filogenética, onde (0) caractere ausente, (1) caractere presente, (*) não se aplica, (?) desconhecido.

Character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	
outgroup	1	1	1	1	1	0	0	*	*	*	*	0	0	*	*	*	*	*	*	0	1	0	0	0	0	*	0	0	1	0	*	1	0	*	*	*	
<i>Kallidectes richardsoni</i>	1	1	1	1	1	0	0	*	*	*	*	0	0	*	*	*	*	*	*	1	0	0	0	0	0	*	0	0	0	0	*	0	0	*	*	*	
<i>Perimecturus rapax</i>	1	1	1	1	1	0	1	?	?	0	*	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	?	?	?	
<i>Perimecturus parki</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	*	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	*	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	
<i>Bairdops elegans</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	*	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	*	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	
<i>Bairdops beargulchensis</i>	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	*	1	1	0	0	0	0	?	?	1	0	0	?	0	0	*	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	
<i>Archaeocaris vermiformis</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	*	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	*	0	0	?	?	?	1	0	0	0	0	
<i>Archaeocaris graffhami</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	*	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	1	0	0	0	0	
<i>Gorgonophontes fraiponti</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	*	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	
<i>Gorgonophontes peleron</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	*	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	
<i>Daidal acanthocercus</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	*	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	?	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	
<i>Daidal pattoni</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	*	1	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	1	1	1	0	?	?	?	0	0	0
<i>Daidal schoellmanni</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	*	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	*	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	
<i>Tyrannophontes theridion</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	*	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	
<i>Tyrannophontes gigantion</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1
<i>Pseudosculda laevis</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	*	1	1	1	1	1	
? <i>Sculda pennata/spinosa</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	?	?	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	*	1	1	1	1	0	
? <i>Sculda pusilla</i>	0	?	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	?	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	*	1	1	1	1	1	
<i>Squilla mantis</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	*	1	1	1	1	1	
<i>Chabardella spinosa</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	?	?	1	1	0	1	0	0	0	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0
Morfotipo 1	0	0	0	?	0	?	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	